

Жуки-чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) на степных catenaх

В.Г. Мордкович

Darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the steppe catenae

V.G. Mordkovich

Зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: mu@zoo.nsk.ru

Резюме. На примере жуков-чернотелок дополнен принцип смены местообитаний. Проведено сравнение смены местообитаний у разных видов относительно единой стандартной зонально-катенной матрицы условий среды. Характер смены предопределен ступенчатым порядком изменения гидротермических условий на catenaх от зоны к зоне. Смена местообитаний у разных видов осуществляется разными путями и проявляется с разной интенсивностью. Переход видов из оптимальной для них широтной зоны в неоптимальную сопровождается не только снижением плотности популяций, но и появлением пространственных разрывов в катенном ряду биотопов. Учет отмеченных положений позволяет стандартизировать выделение “экологических групп видов” и превратить их из интуитивно субъективной категории в объективную, пригодную для целей зоодиагностики состояния экосистем.

Ключевые слова. Жуки-чернотелки, Coleoptera, Tenebrionidae, степные catenaы.

Abstract. Several important details are added to the general principle of the change of habitat on example of tenebrionid beetles. A comparison of the habitat change in different species is carried out relative to a standard table (zones and catenae) of the environmental parameters. The habitat change pattern is pre-requisites by a stepwise change of the humidity and temperature conditions from zone to zone in the catenae; the pattern varies between species, and the change is expressed at a varying degree. The distribution of a particular species into an unoptimal from the optimal natural zone results not only in a lower population density but also in disjunction of the catenal series of the biotopes. From this position the “ecological species-groups” usable for ecosystem zoodiagnostics can be standardized and transformed into an objective category from merely an intuitive one.

Key words. Darkling beetles, Coleoptera, Tenebrionidae, steppe catenae.

Введение

Одной из не решенных до конца проблем биогеографии остается порядок формирования так называемого “внутреннего кружева ареала” (Арнольди, 1957; Исаков, 1963). С обоснованием Бей-Биенко (1966) “правила смены местообитаний” стало ясно, что речь идет о системе рассредоточения популяций или их частей по местообитаниям внутри ареала вида, т. е. о структуре ареала.

Г.Я. Бей-Биенко определил смену местообитаний как процесс постепенного изменения набора населенных видов биотопов в ряду широтных зон вследствие увеличения засушливости климата в направлении с севера на юг. Далее Стебаевым (1974) было показано, что смена местообитаний от зоны к зоне происходит постепенно. Сначала изменяется плотность разных частей популяции в одинаковом наборе биотопов, затем часть популяции заселяет новые (по сравнению с оптимальной для этого вида широтной зоной) биотопы, и только на периферии ареала предпочитаемым становится другой биотоп. Позже выяснилось, что смена местообитаний определяется не столько предпочтениями вида в выборе биотопов, сколько детерминированностью географической арены, диктующей порядок смены (Мордкович, 1985, 2005). Из этого следует, что анализировать и конкретно сравнивать ход смены местообитаний множества разных видов возможно, лишь соотнося его с какой-то универсальной и неизменной системой, стандартной для крупного региона. В качестве такой системы может использоваться сетка, образуемая пересечением границ широтных зон и высотных-поясных или долинных рядов ландшафтов (Стебаев, Сергеев, 1982). Еще ярче детерминированный характер смены местообитаний выявляется при анализе характера распределения популяций относительно сетки, образованной пересечением линий инсоляционного градиента широтных зон с катенными стоково-геохимическими рядами биотопов в каждой ландшафтной зоне. При этом оказывается, что общий принцип постепенного смещения популяции из одних биотопов в другие варьирует в деталях у разных видов, что позволяет говорить об определенных “маршрутах” смены местообитаний, описывающих пределы и рисунок внутреннего кружева ареала (Мордкович, 1985; Мордкович и др., 1985; Мордкович, Любечанский, 1998).

Эти положения, сформулированные на примере отдельных таксонов животных, нуждаются в дальнейшей проработке и иллюстрациях на разных объектах. Одной из самых перспективных групп оказались жуки-чернотелки благодаря ярко выраженным морфологическим и физиологическим адаптациям к засушливости, замечательно проанализированным Г.С. Медведевым (1961, 1965), 75-летию которого посвящается эта работа. Цель ее – продемонстрировать соответствие распределения жуков-чернотелок общему принципу смены местообитаний.

Материал, методы и район исследования

Материалом послужили жуки-чернотелки юга Западно-Сибирской равнины, Атбасарской и Тенгизской равнин Казахского мелкосопочника. В пределах этого региона проанализирована экологическая топография популяций 13 видов чернотелок (имаго), относящихся к трибам *Scutigerini*, *Opatrini*, *Pedinini*, *Platyscelidini*, *Blaptini*, *Tentyriini* и *Belopini*.

Количественные учеты проведены с применением ловушек Барбера, по 10 ловушек в биотопе в течение 5 суток подряд 5 раз в сезон (май, июнь, июль, август, сентябрь) в течение 3 лет. В качестве исходной величины при сравнении видов используется количество особей, собранных за 5 учетов в тот год, когда численность вида достигала максимальных для него значений. Расчет произведен на 250 ловушко-суток (10 ловушек, 25 суток).

В пределах исследованного региона с севера на юг сменяют друг друга 5 широтных ландшафтных зон. Учеты проведены в Новосибирской области (зоны подтайги и лесостепи), в 80 км южнее села Шортанды в Казахстане (зона типичной степи), близ с. Арыкты в Казахстане (зона сухой степи) и близ с. Баршын (Казахстан) (зона опустыненной степи). Структурную схему ландшафтов исследованной территории (56–48° с. ш., 66–76° в. д.) можно отобразить в виде координатной решетки, образуемой пересечением 5 изученных катен в 5 широтных зонах. Конечно, 25 вариантов экологических условий биотопов этой таблицы не отражают всего разнообразия геоэкографии региона, но все же позволяют проводить сравнение в довольно широком и репрезентативном диапазоне среды (табл. 1).

Особенности существования организмов в биотопах всех 25 биогеоценозов определяются, во-первых, влиянием широтной зоны, и, во-вторых, положением на конкретной катене. В качестве обобщающего показателя экологических условий обитания может быть использован гидротермический коэффициент (ГТК), представляющий собой отношение годовой суммы атмосферных осадков к сумме температур воздуха выше 10 °С (Димо, 1972). Этот показатель в исследованном регионе

меняется от подтайги на юг до опустыненных степей с 0.28 до 0.01. Однако зональный показатель характерен только для элювиальных позиций катен. На всех других позициях он корректируется перемещением воды по геоморфологическому профилю катены, что влияет и на распределение тепла и влаги в почве. Для характеристики смены экологических условий вдоль катены используется другой коэффициент (интегральный – ИГТК). Он представляет собой отношение годовой суммы атмосферных осадков и воды, поступающей в течение года на каждую соответствующую позицию катены с боковым стоком и грунтовыми водами, к годовой сумме температур выше 10 °С в почве на глубине 10 см. На модельной катене в лесостепной зоне ИГТК меняется от 0.19 до 0.72. С учетом поправки получены значения ИГТК для каждой ячейки зонально-катенной матрицы среды (табл. 2). Из таблицы следует, что изменения гидротермических условий в регионе имеют упорядоченный характер. Их можно назвать ступенчатыми, поскольку от зоны к зоне одинаковые значения ИГТК смещаются на 1 или 2 позиции. Такой порядок смены экологических условий определяет возможность продвижения организмов-мезофилов на юг, а ксерофилов – на север.

Таблица 1. Зонально-катенная решетка биотопов равнин Западной Сибири и Казахстана

Широтные ландшафтные зоны	Позиции катены				
	EL	TR	TRAC	AC	SA
Подтайга	1	2	3	4	5
Лесостепь	6	7	8	9	10
Типичная степь	11	12	13	14	15
Сухая степь	16	17	18	19	20
Опустыненная степь	21	22	23	24	25

Условные обозначения: EL – элювиальная, TR – транзитная, TRAC – транзитно-аккумулятивная, AC – аккумулятивная, SA – супераккумулятивная позиции (Мордкович, 2005).

1 – остепненный луг на выщелоченном черноземе, 2 – мезофитный луг на черноземно-луговой почве, 3 – ксеромезофитный луг на среднем солонце, 4 – мезогигрофитный луг на лугово-болотной почве, 5 – тростниковое болото-займище на торфяно-глеевой почве, 6 – луговая степь на обыкновенном черноземе, 7 – мезофитный луг на черноземно-луговой почве, 8 – ксеромезофитный луг на корковом солонце, 9 – галомезофитный луг на луговой осолоделой почве, 10 – светлуховое болото на торфяно-болотной почве, 11 – типичная злаково-разнотравная степь на южном черноземе, 12 – луговая степь на лугово-черноземной почве, 13 – остепненный луг на луговом высоком солонце, 14 – мезофитный луг на лугово-болотной осолоделой почве, 15 – мезогигрофитный луг на торфянисто-болотной почве, 16 – сухая разнотравно-злаковая степь на темно-каштановой почве, 17 – злаково-разнотравная степь на лугово-темно-каштановой почве, 18 – луговая степь на лугово-каштановом солонце, 19 – ксеромезофитный луг на лугово-перегнойной почве, 20 – мезогигрофитный луг на перегнойно-болотной почве, 21 – опустыненная степь на светло-каштановой почве, 22 – опустыненная степь на светло-каштановой солонцеватой почве, 23 – галофитная полупустыня на корковом луговом солонце, 24 – галофитная полупустыня на солонце-солончаке, 25 – влажный луг на лугово-илловато-болотной солончаковой почве.

Таблица 2. Значения интегрального гидротермического коэффициента (ИГТК) для всех ячеек зонально-катенной матрицы среды

Широтные зоны	EL	TR	TRAC	AC	SA
Подтайга	0.3	0.4	0.4	0.5	1.0
Лесостепь	0.2	0.3	0.3	0.4	0.8
Типичная степь	0.15	0.2	0.3	0.3	0.7
Сухая степь	0.1	0.15	0.2	0.3	0.4
Опустыненная степь	0.01	0.1	0.1	0.2	0.3

Результаты

Среди 13 изученных видов чернотелок подавляющее большинство освоило несколько широтных зон. Наиболее широкий зональный диапазон (по 4 зоны) имеют *Opatrum sabulosum* (L.),

Crypticus quisquilius (L.) и *Pedinus femoralis* (L.). В трех зонах встречаются *Oodescelis polita* (Sturm), *Gonocephalum pusillum* (F.), *Opatrum riparium* Gerh., *Blaps lethifera* Marsh. и *Tentyria nomas* (Pall.). Более узкий зональный диапазон отличает *Blaps halophila* F.-W., *Platyscelis hypolitha* (Pall.) (по две зоны) и особенно – *P. rugifrons* (F.-W.), *Anatolica lata* Stev. и *Belopus procerus* (Muls.) (по одной зоне). При этом широкий зональный диапазон характерен для видов, имеющих максимальную динамическую плотность популяций в середине рассматриваемого широтно-зонального ряда. У видов, предпочитающих широтные зоны на северном или южном пределах степей, отмечается сужение зонального диапазона.

Все изученные виды чернотелок в любой широтной зоне активно используют для распределения в пространстве широкий диапазон катены, встречаясь, как правило, на нескольких ее позициях (Мордкович и др., 1985). При этом у всех видов имеется не только предпочитаемая широтная зона, но и предпочитаемая позиция на катене, где плотность популяции максимальна для данного вида. Так, у *Opatrum riparium* популяционный оптимум приходится на EL-позицию в зоне подтайги (38%), у *O. sabulosum* – на EL-позицию лесостепной зоны (55%), у *Crypticus quisquilius* – на TR-позицию той же зоны, у *Blaps lethifera* – на TRAC-позицию зоны сухих степей (53%), а у *B. halophila* на EL-позицию той же зоны (57%). Популяционный оптимум *Pedinus femoralis* располагается на EL-позиции зоны типичных степей (28%), у *Gonocephalum pusillum* – на TR- и TRAC-позициях сухостепной зоны (38 и 33%). Плотность популяций *Tentyria nomas* и *Platyscelis hypolitha* наиболее высока на EL-позиции сухостепной зоны (53 и 59%). Более южные *Platyscelis rugifrons* и *Anatolica lata* предпочитают EL-позицию зоны опустыненных степей, а *Belopus procerus* – AC и SA-позиции той же зоны. Следовательно, предпочитаемой бывает не обязательно элювиальная позиция. Ряд видов предпочитает позиции середины катены, а некоторые – ее нижнюю часть.

Размещение популяции на катене не всегда непрерывно. Во влажные годы распространение ее просто сужается, а в сухие – становится прерывистым. В последнем случае между частями популяции на EL- и TRAC-позициях возникает пространственный разрыв на TR-позиции, где либо плотность популяции резко снижается, либо в течение части сезона или даже нескольких лет вид не встречается вовсе. Такой порядок распространения характерен для *Opatrum riparium* в подтаежной зоне, для *Blaps halophila* и *Tentyria nomas* – в сухостепной, для *Anatolica lata* – в пустынно-степной зонах. Дискретное размещение популяции обусловлено особыми свойствами солонцов – почв, подстилающих трансэлювиально-аккумулятивные позиции всех изученных катен. Дело в том, что во влажном состоянии солонцовый горизонт, погруженный на 5–20 см под гумусовый и насыщенный вязкими коллоидами, хорошо удерживает влагу и, когда наступает ее дефицит, щедро делится водными запасами с вышележащим незасоленным горизонтом почвы, препятствуя, таким образом, поселению сухолюбивых видов. В сухие периоды лета солонцовый горизонт, наоборот, высыхает полностью, хорошо прогревается, аккумулирует много тепла и обогревает вышележащий гумусовый горизонт, увеличивая в нем испарение и создавая благоприятные условия для поселения видов-ксерофилов. Пользуясь двойственностью этой позиции, ксерофильные южные виды проникают в северную, а северные виды – в южную часть степной зоны (табл. 3).

Обсуждение

Анализ пространственного распределения популяций различных видов позволяет сделать несколько обобщений, детализирующих особенности смены местообитаний.

Во-первых, каждый широтно-зональный тип размещения популяций предопределяет особый вариант смены местообитаний в широтно-зональной системе катен. При этом для большинства видов характерны изменение набора заселенных биотопов от катены к катене в широтно-зональном ряду и даже смена предпочитаемого из них. Смена местообитаний не означает смену всего характерного набора экологических условий, а лишь указывает на пренебрежение частью условий, характерных для оптимального биотопа в оптимальной широтной зоне.

Во-вторых, смена местообитаний наблюдается не у всех видов и проявляется у разных видов не в одинаковой степени. В наибольшей мере это явление характерно для видов, предпочитающих биотопы с относительно консервативным экологическим режимом в краевых зонах широтно-зонального ряда. При продвижении на юг такие виды избегают в первую очередь именно

элювиальных позиций и смещаются вниз по катене, где влажнее и прохладнее. Южные виды расширяют ареалы на север, смещаясь вверх по катене, где теплее и суше. Наоборот, у видов, предпочитающих луговые солонцы середины катен с их частой переменной условий, смена местообитаний выражена слабо и только количественно, без смены предпочитаемой позиции при переходе из одной зоны в другую.

Таблица 3. Размещение имаго жуков-чернотелок в зонально-катенной системе местообитаний юга Западно-Сибирской равнины и равнин Северного Казахстана (% в биотопе от общего обилия во всей системе биотопов)

Широтные зоны	Позиции катены														
	EL	TR	TRAC	AC	SA	EL	TR	TRAC	AC	SA	EL	TR	TRAC	AC	SA
	<i>Opatrum riparium</i>					<i>O. sabulosum</i>					<i>Crypticus quisquilius</i>				
1	38	2	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	5	21	8	-	3	-	-	-	-	8	21	18	-	-
3	-	1	10	2	-	53	20	7	1	-	5	6	10	4	2
4						-	2	5	1		-	5	8	3	3
5						-	-	3	1		-	-	-	5	2
	<i>Blaps halophila</i>					<i>B. lethifera</i>					<i>Pedinus femoralis</i>				
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	16	-	-	-	-	20	3	1	-	-
3	6	3	1	-	-	27	-	-	-	-	28	6	7	3	-
4	57	4	26	2	1	-	-	57	-	-	2	5	2	2	-
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4	8	6	-
	<i>Oodescelis polita</i>					<i>Gonocephalum pusillum</i>					<i>Tentyria nomas</i>				
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
3	5	1	1	-	-	1	1	2	1	-	53	7	17	4	3
4	9	2	9	-	-	6	13	38	33	2	1	4	6	2	1
5						-	-	28	45	-	-	-	1	1	1
	<i>Platyscelis hypolitha</i>					<i>P. rugifrons</i>					<i>Anatolica lata</i>				
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	59	-	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	18	-	-	44	24	31	1	-	72	7	21	-	-
	<i>Belopus procerus</i>														
1	-	-	-	-	-										
2	-	-	-	-	-										
3	-	-	-	-	-										
4	-	-	-	-	-										
5	-	-	26	32	42										

Условные обозначения: 1 – зона подтайги, 2 – зона лесостепи, 3 – зона типичных степей, 4 – зона сухих степей, 5 – зона опустыненных степей. Позиции катены как в табл. 1.

В-третьих, спектр заселенных биотопов и особенно выбор предпочитаемого из них сменяются тем сильнее и резче, чем дальше популяция расположена от зонального оптимума вида. Переход из оптимальной широтной зоны в неоптимальную у всех без исключения видов обязательно

сопровождается последовательным снижением плотности популяций. У ксеробионтных видов также уменьшается, а у мезобионтных – возрастает разобщенность популяций, т. е. возникают пространственные разрывы и нарушение непрерывности популяционного континуума на катене и наступает более или менее продолжительная изоляция части популяции из верхнего отдела катены от ее частей из среднего и нижнего отделов.

В-четвертых, процесс смены местообитаний происходит как с продвижением вида с севера на юг под влиянием нарастающей засушливости, так и при расселении вида с юга на север в связи с уменьшением количества тепла в почве и ростом ее увлажненности. Поэтому лесостепные виды чернотелок на юге занимают более низкие части катен, а пустынно-степные виды, наоборот, на севере поднимаются из нижних и средних частей катен на их элювиальные позиции.

Особенности смены местообитаний не связаны с систематическим положением видов.

Выявленные закономерности позволяют не только описать пространственную структуру внутреннего кружева ареала, но и объяснить ее экологическую подоплеку. Например, кружево ареала *Opatrum riparium* вписывается в рамки условий, характеризующихся ИГТК, равным 0,3, 0,4; ареала *O. sabulosum* – 0,2, 0,3; *Crypticus quisquilius* – 0,3, 0,2; *Tentyria nomas* – 0,1, 0,2; *Anatolica lata* – 0,01, 0,1, и т. д. (сравнить табл. 2 и 3). При таком подходе понятие “экологический стандарт вида” приобретает реальное содержание.

Различия в структуре “внутреннего кружева” ареалов и соответствующие им экологические стандарты видов могут служить объективными критериями для корректного сравнения видов и выделения “экологических групп”, которые пока выделяются на основе субъективных суждений, зачастую и просто впечатлений. Применение зонально-катенной матрицы среды позволяет стандартизировать эту процедуру и превратить “экологические группы” в объективную категорию сравнительного анализа животного населения и диагностики его состояния в разных местообитаниях и ситуациях.

Литература

- Арнольди К. В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. *Зоол. журн.* **36**(11): 1609–1629.
- Бей-Биенко Г. Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. *Журн. общ. биол.* **47**(1): 7–11.
- Димо В. Н. 1972. *Тепловой режим почв СССР*. М.: Колос. 359 с.
- Исаков Ю. А. 1963. Ареал и популяции у птиц и млекопитающих. Зоол. ин-т АН СССР. Доклад, представленный на соискание уч. степени д. биол. наук. М.: ИГАН. 47 с.
- Медведев Г. С. 1961. Типы эколого-морфологических приспособлений чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Туркмении. *Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Л. 21 с.
- Медведев Г. С. 1965. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae). *Энтомол. обозр.* **44**(4): 803–826.
- Мордкович В. Г. 1985. Принципы зоодиагностики почв. *Дис. ... докт. биол. наук*. Новосибирск. 468 с.
- Мордкович В. Г. 2005. *Основы биогеографии*. М.: Товарищество научных изданий КМК. 236 с.
- Мордкович В. Г., Любечанский И. И. 1998. Зонально-катенный порядок экологической ординации населения жуужелиц Западно-Сибирской равнины. *Успехи совр. биологии*. **118**(2): 205–215.
- Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. 1985. *Степные катены*. Новосибирск: Наука. 115 с.
- Стебаев И. В. 1974. Биологический принцип смены местообитаний и общие особенности ландшафтного распределения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) на примере горно-аридных районов южной Сибири. *Энтомол. обозр.* **53**(1): 3–23.
- Стебаев И. В., Сергеев М. Г. 1982. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых. *Журн. общ. биол.* **43**(3): 399–410.