

## Сезонная динамика сообществ насекомых фрагментарной солончаковой пустыни в Новосибирской области

### Seasonal dynamics of insect communities of fragmentary salt desert in Novosibirskaya oblast, Russia

И.В. Фёдоров  
I.V. Fyodorov

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: igor1988krimm@mail.ru.  
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

**Ключевые слова:** солончаковая пустыня, сукцессия, насекомые, динамика, численность.

**Key words:** salt desert, succession, insects, dynamics, abundance.

**Резюме.** В шести местообитаниях исследовано население насекомых-герпетобионтов, представленное 4 отрядами и 20 семействами. Прослежена сезонная динамика энтомофауны осушенной зоны, с максимумом в абсолютной солончаковой пустыне в середине и конце лета. В результате выявлено 5 сообществ: абсолютной солончаковой пустыни, травянистой солончаковой пустыни, полукустарничковой солончаковой пустыни, полукустарничково-травянистой солончаковой пустыни, злаково-разнотравного мезофитного луга. Установлено, что в первом и втором местообитании самая высокая динамическая плотность с доминированием 1 вида жуков.

**Abstract.** Population of herpetobiont insects of 4 orders and 20 families is investigated in six habitats. Seasonal dynamics of entomofauna in arid zone is studied, maximum in absolute salt desert in the middle and the end of summer is recorded. Five insect communities are revealed, as follows: absolute salt desert, grassy salt desert, dwarf semi-shrub salt desert, dwarf semi-shrub-grassy salt desert, and cereal-grass mesophytic meadow. The highest dynamic density with domination of a beetle species was recorded in first and second habitats.

#### Введение

Опустынивание — одна из самых актуальных проблем глобальной экологии, от которой напрямую зависит выживание человечества. Абсолютная площадь пустынь составляет около 42 млн. км<sup>2</sup>, что намного больше размеров любого другого биома суши [Реймерс, 1990]. Относительная территория, занятая различными пустынями составляет около 20 % поверхности суши. Более того, она растёт на 1–2 % с каждым десятилетием [Конвенция ..., 1994]. Процесс опустынивания наиболее активен в жарких и полярных широтах, но в связи с глобальным потеплением захватывает и умеренные широты (зоны степи и даже лесостепи). В основе опустынивания лежат не только антропогенные,

но и естественные природные процессы, например, новообразование солончаков на месте усыхающих солёных водоёмов, в депрессиях рельефа.

В условиях прогрессирующего глобального процесса опустынивания эта тема становится актуальной на юге Западно-Сибирской равнины, где проведены исследования энтомонаселения осушенных зон солёных озёр, которые квалифицируются как солончаковые пустыни. Насекомые первыми заселяют эти территории, активно меняют их облик и структуру, способствуя заселению растениями.

Все солончаковые пустыни могут быть разделены на два типа — приморские и внутриконтинентальные солончаковые. Первые расположены на побережьях морей. Вторые разбросаны внутри континентов, занимая днища озёрных котловин. Солончаков много в Азии, Африке, Австралии, Северной и Южной Америке.

Все эти экосистемы подвержены резким колебаниям уровня воды, влажности почвы, состава почвенного воздуха и содержания солей [Петров, 1973]. Столь же резкие изменения характерны для биоты, заселяющей солончаки. Может быть поэтому данные территории не пользуются популярностью у экологов. Только в XX в. начались исследования энтомофауны на солончаках. Первой экологической работой можно считать исследование В.Н. Беклемишева [1923], который отметил смешение морской и наземной фауны и охарактеризовал адаптации беспозвоночных морской супралиторали на примере Аральского моря.

В европейской части России до 1969 года почвообитающие животные на берегах солёных озёр практически не изучались. Работа А.В. Бушуевой [1969] посвящена беспозвоночным солончаков и солонцов Поволжья. Недавно проведены комплексные исследования в Заволжье [Макаров и др., 2009]. Лучше обстояли дела в азиатской части СССР.

З.Ф. Павлова [1976] анализировала экологический состав и изменение комплексов населения почвообитающих беспозвоночных в парагенетических рядах засоленных и солонцеватых почв по берегам континентальных степных водоёмов территорий Обь-Иртышского междуречья.

Детальные исследования, посвящённые изучению происхождения, специфики морфологии, соотношению групп наземных и водных беспозвоночных на солончаках проведены в Южной Хакасии [Мордкович, Волковинцер, 1965; Мордкович, 1973], Туве [Титлянова, Мордкович, 1970]. Комплексная работа по почвенным и напочвенным беспозвоночным проведена на солончаках Западного Забайкалья [Убугунова и др. 2007; Хобракова и др., 2010].

По территории Казахстана можно отметить работы Д.Д. Пирулина [1993а, б, 2004], в которых приводятся данные о насекомых осушной зоны острова Барсакельмес (Аральское море), а в работе Н.Б. Кабановой [1995] — по экологии жесткокрылых этого острова. А.В. Иванов [2012] привёл новые данные по фауне жесткокрылых Устьюртского заповедника.

Встречаются фаунистические данные по различным группам насекомых солончаков. Д. Чилдибаев [1980] в своей работе выделил экологические комплексы полужесткокрылых (Heteroptera) юго-востока Казахстана. На основе 560 видов полужесткокрылых выделено 4 фауны — пустынь, степей, гор и высокогорий. В пустынной зоне выделено 7 групп, в том числе солончаково-пустынная группа.

Работа Н.В. Набоженко [2006] посвящена обзору жуков-чернотелок рода *Ectromopsis* Antoine, 1947 (Coleoptera, Tenebrionidae) берегов озёр Эльтон и Баскунчак. Автор отмечает что, представители рода не обладают глубоко специализированными структурами, адаптированными к аридным условиям.

В окрестностях озера Баскунчак исследовались саранчовые (Orthoptera, Acridoidea) [Савицкий, 2010] и водные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) [Брехов, Фёдоров, 2004]. Была исследована структура сообществ саранчовых в основных местообитаниях, дифференциация экологических ниш саранчовых. У водных жуков выявлены предпочтения к разным местообитаниям.

В полупустынях северного Прикаспия проводились многолетние исследования видов жесткокрылых надсемейства Curculionoidea [Хрулёва и др., 2011].

По морским побережьям есть работы зарубежных [Schuster, 1962; Strenzke, 1963; Атлавините, 1966; Атлавините, Страздене, 1966; Торр, 1979] и отечественных учёных [Гурьянова, 1956; Мордкович, 2003; Алексеев, 2005, 2010].

Солончаки нуждаются в более детальном изучении энтомофауны, так как животные, а не растения оказываются пионерами освоения этих экстремальных почв и служат не только индикаторами, но и инициаторами сукцессий. В данной статье анализируется смена сообществ на берегу солёного

озера в Кулунде как составных элементов закономерных этапов сукцессии. Исследование насекомых солончаковых пустынь позволит расшифровать общие закономерности формирования состава, структуры пионерных наземных сообществ и делать прогнозы опустынивания лесостепного биома.

## Материал и методы

Количественный учёт насекомых проводился почвенными ловушками в осушной зоне озера Малое Солёное (Карасукский район Новосибирской области), которые проверялись через 5 суток с мая по сентябрь 2011–12 гг.

В качестве ловушек использованы пластиковые стаканчики диаметром 65 мм. Беспозвоночных извлекали из ловушек в лаборатории и выкладывали имаго на ватные матрасики.

Динамическая плотность рассчитана как среднее число особей, найденных в 10 ловушках в пересчёте на 1 м<sup>2</sup> их площади в сутки.

В каждом местообитании определён солевой состав и гумус почвы, а также её влажность и температура. Методы измерений и полученные результаты ранее опубликованы [Фёдоров, Мордкович, 2012].

Для сравнения структуры сообществ по типам стратегий выживания в разные сезоны был использован индекс Погожева:

$$P = \frac{(a - a_1) + (b - b_1) + (c - c_1) + \dots}{a + a_1 + b + b_1 + c + c_1 + \dots}$$

где  $a$  — процентная доля особей с определённой стратегией выживания в первом местообитании за определённый сезон,  $a_1$  — доля особей с этой же стратегией во втором местообитании,  $b$  — процентная доля особей с другой определённой стратегией выживания в первом местообитании за этот же сезон,  $b_1$  — доля особей с этой же стратегией во втором местообитании и т. д.; в знаменателе — сумма особей с разными стратегиями выживания в двух сравниваемых местообитаниях.

Сравнение состава насекомых разных местообитаний в периоды исследования (всего 14 сроков) проведено методом кластерного анализа с помощью коэффициента Жаккара:

$$C_j = j / (a + b - j),$$

где  $j$  — число общих видов на обоих участках,  $a$  — число видов на участке  $A$ ,  $b$  — число видов на участке  $B$  [Мэгаран, 1992].

## Характеристика района исследований

В осушной зоне солёного озера исследованы 6 местообитаний. **1** — представляет собой озёрно-иловатый соровый солончак с запасом солей 6,8 %, без высшей растительности, который неоднократно подтапливался дождевыми водами в течение лета. **2** — это соровый озёрный солончак. Высшая растительность появляется здесь только к августу

в виде разрозненных ростков солероса солончакового (*Salicornia perennans* Wild.) Запас солей около 5 %. **3** — представляет собой луговой солончак с куртинами солероса солончакового и примесью других видов. Проективное покрытие растений 70 %. Запас солей резко падает до 0,6 %. **4** — это пояс равномерно разбросанных среди голого сора полукустарничков сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.). Здесь резко возрастает запас солей до 6,7 %, а температура почвы имеет самые низкие значения среди всех местообитаний осушной зоны. Возраст местообитания составляет не менее 25–28 лет. **5** — пояс из плотных куртин лебеды бородавчатой (*Atriplex verrucifera* Vieb.) и солероса солончакового с проективным покрытием 70 %. Запас солей — 5,6 %. **6** — это невысокий приозёрный вал, поросший злаками и разнотравьем с проективным покрытием около 100 %. Запас солей менее 1 %. По своим характеристикам это местообитание представляет собой мезофитный луг, переходный к луговой степи.

Более детальное описание местообитаний приведено в ранее опубликованной статье И.В. Федорова и В.Г. Мордковича [2012].

Все местообитания, кроме шестого являются по классификации, предложенной М.П. Петровым [1973], солончаковой внутриконтинентальной пустыней. В основе классификации — характер поверхностных отложений и почвогрунтов (литозадафические типы). Островное распространение таких пустынь связано с геоморфологическими и

геологическими факторами. Поэтому в их распределении нет какой-либо зональной особенности (закона зональности).

Ландшафтные типы пустынь внутри климатических областей определяются сочетанием следующих компонентов — рельефа, характера поверхностных отложений и особенно растительности. Пользуясь классификацией М.П. Петрова [1973] и М.А. Монахова [1970], можно выделить 4 ландшафтных типа пустынь — абсолютную солончаковую пустыню (местообитание 1 и 2), травянистую солончаковую пустыню (местообитание 3), полукустарничковую солончаковую пустыню (бугристые сарсазанчики) — местообитание 4 и полукустарничково-травянистую солончаковую пустыню (местообитание 5). Местообитание 6 относится к лугам (злаково-разнотравый солонцевато-солончаковый мезофитный луг).

### Особенности сезонной динамики животного населения солончаковых пустынь

Первое и второе местообитания расположены в нижней аккумулятивной части катены, поэтому за период исследования затапливались несколько раз. Первое местообитание находилось под водой с 18 по 22 июня и с 28 июня по 26 июля. Второе местообитание затапливалось с 27 июня по 25 июля. Остальные местообитания не подвергались затоплению.

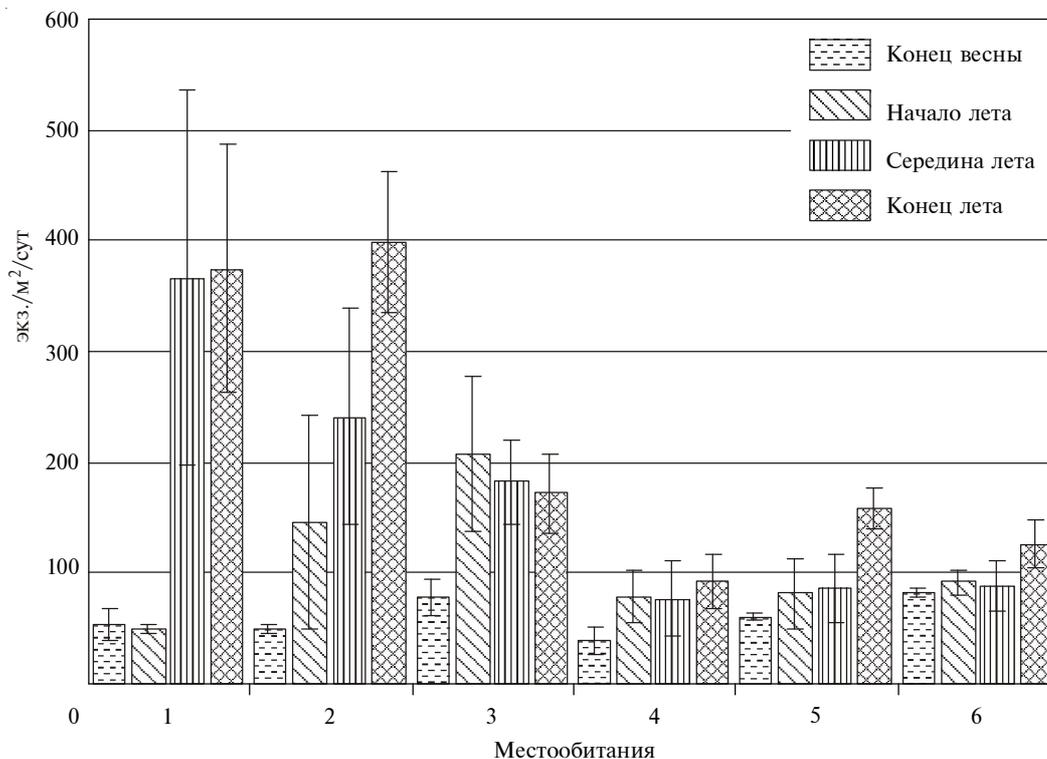


Рис. 1. Динамическая плотность насекомых в местообитаниях по сезонам, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ).

Fig. 1. Dynamic density of insects in habitats by seasons, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ).

В течение летнего сезона выделяются 4 периода: конец весны (с 29 мая по 17 июня) — время первого полного высыхания озера; начало лета (с 18 июня по 3 июля); середина лета (с 4 июля по 4 августа); конец лета — когда после пика динамической плотности происходит её снижение и затопление части осушенной зоны атмосферными осадками (с 5 по 23 августа). Каждый период длится 15–20 дней.

Таксономический состав членистоногих был ранее опубликован [Фёдоров, Мордкович, 2012]. В шести местообитаниях выявлено 122 таксона из них насекомые 95 таксонов меняют подстилающую поверхность. Спектр их разнообразия включает представителей четырёх отрядов: Coleoptera (жесткокрылые), Hymenoptera (перепончатокрылые), Orthoptera (прямокрылые) и Dermaptera (уховёртки).

Общая динамическая плотность по сезонам показана на рис. 1. Максимальная динамическая плотность в середине и конце лета характерна для абсолютной солончаковой пустыни. Минимальная динамическая плотность — в конце весны в полукустарничковой солончаковой пустыне.

Сезонная динамика насекомых в первом местообитании проявлялась изменениями, главным образом, динамической плотности жукелиц. Выявлено 2 пика динамической плотности в середине (60,6 экз./м<sup>2</sup>/сут. — с 31 июля по 4 августа) и конце (71,2 экз./м<sup>2</sup>/сут. — с 14 по 18 августа) лета. Ведущая доля принадлежит *Cardiaderus chloroticus* (Fischer von Waldheim, 1823) — 50 экз./м<sup>2</sup>/сут. и 45,4 экз./м<sup>2</sup>/сут. соответственно. В период с 29 мая по 3 июня данный вид не зафиксирован. Динамическая плотность *Cephalota elegans* (Fischer von Waldheim, 1823) максимальна в период с 14 по 18 августа — 8,3 экз./м<sup>2</sup>/сут. Существенный вклад в динамическую плотность вносит отряд уховёртки, представленный одним видом — *Labidura riparia* Pallas, 1773, который появляется здесь только в середине лета. Максимальная динамическая плотность этого вида зафиксирована в период с 14 по 18 августа — 9,8 экз./м<sup>2</sup>/сут. В конце весны (с 29 мая по 3 июня) максимум динамической плотности наблюдается у *Pogonistes rufoaeneus* (Dejean, 1828) — 2,5 экз./м<sup>2</sup>/сут.

Результаты наблюдений за сезонной динамикой населения насекомых в 1 местообитании на уровне двух характерных видов отражены на рис. 2.

Во втором местообитании сезонная динамика насекомых похожа с первым местообитанием. Максимум в конце лета (103,8 экз./м<sup>2</sup>/сут. с 14 по 18 августа), минимум в конце весны. Ведущая доля также принадлежит *Cardiaderus chloroticus*. Максимум данного вида приходится на конец лета — 60 экз./м<sup>2</sup>/сут. — с 14 по 18 августа (рис. 3). Динамическая плотность *Cephalota elegans* и *Pogonistes rufoaeneus* максимальна в период с 14 по 18 августа — 11,4 экз./м<sup>2</sup>/сут. и 7,6 экз./м<sup>2</sup>/сут. соответственно. В данном местообитании существенный вклад в общую динамическую плотность вносят

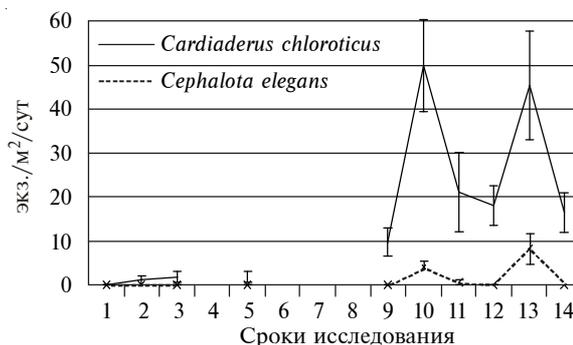


Рис. 2. Динамическая плотность двух характерных видов в местообитании 1 за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования: 1 — 29.05–3.06; 2 — 7–12.06; 3 — 13–17.06, 4 — 18–22.06; 5 — 23–27.06; 6 — 28.06–3.07; 7 — 4–8.07; 8 — 9–13.07; 9 — 26–30.07; 10 — 31.07–4.08; 11 — 5–9.08; 12 — 10–13.08; 13 — 14–18.08; 14 — 19–23.08.

Fig. 2. Dynamic density of two characteristic species in 1<sup>st</sup> habitat during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals: 1 — 29.05–3.06; 2 — 7–12.06; 3 — 13–17.06, 4 — 18–22.06; 5 — 23–27.06; 6 — 28.06–3.07; 7 — 4–8.07; 8 — 9–13.07; 9 — 26–30.07; 10 — 31.07–4.08; 11 — 5–9.08; 12 — 10–13.08; 13 — 14–18.08; 14 — 19–23.08.



Рис. 3. Динамическая плотность *Cardiaderus chloroticus* в местообитании 2 за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 3. *Cardiaderus chloroticus* dynamic density in 2<sup>nd</sup> habitat during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

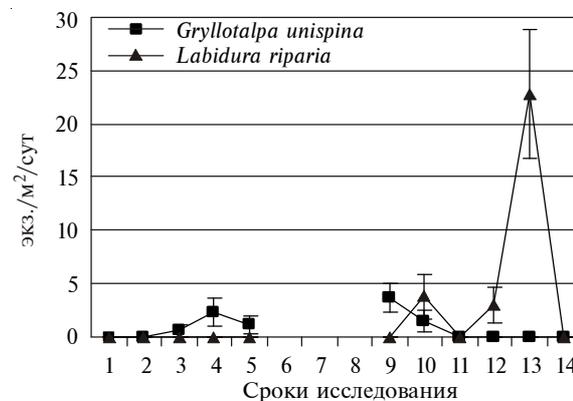


Рис. 4. Динамическая плотность *Gryllotalpa unispina* и *Labidura riparia* в местообитании 2 за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сутки ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 4. *Gryllotalpa unispina* and *Labidura riparia* dynamic density in 2<sup>nd</sup> habitat during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

медведка одношипная (*Gryllotalpa unispina* Saussure, 1874) и уховёртка прибрежная (*Labidura riparia*). Максимум динамической плотности у медведки наблюдается в середине лета в период с 26 по 30 июля — 3,6 экз./м<sup>2</sup>/сут., у уховёртки в конце лета в период с 14 по 18 августа — 22,7 экз./м<sup>2</sup>/сут. (рис. 4).

В травянистой солончаковой пустыне сохраняется доминирование жуков, но меняется их видовой состав. В конце весны наблюдается самая низкая динамическая плотность (4,5 экз./м<sup>2</sup>/сут.), а в начале лета динамическая плотность максимальна (33 экз./м<sup>2</sup>/сут.) (рис. 5). *Cymindis equestris* (Gebler, 1825) — в конце весны отсутствует, активен в середине и конце лета, имеет максимум динамической плотности в период с 31 июля по 4 августа — 10,6 экз./м<sup>2</sup>/сут. (рис. 6). *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, 1823 активен в начале лета, в конце лета отсутствовал (рис. 6). Максимум динамической плотности отмечается с 23 по 27 июня — 10,3 экз./м<sup>2</sup>/сут. В период с 18 по 22 июня были собраны 4 вида из семейства Meloidae. В остальные периоды такого видового богатства данного семейства не отмечено. В конце весны, середине и конце лета они вообще отсутствовали. Медведка одношипная имела максимум динамической плотности в период с 31 июля по 4 августа — 8,3 экз./м<sup>2</sup>/сут., отсутствует с 29 мая по 12 июня (рис. 7). Уховёртка прибрежная имела максимум динамической плотности с 14 по 18 августа — 6,1 экз./м<sup>2</sup>/сут.

В полукустарничковой солончаковой пустыне отмечена минимальная средняя динамическая плотность за весь период исследования среди всех шести местообитаний — 8,8 экз./м<sup>2</sup>/сут. (рис. 8). Самыми активными представителями семейства жужелиц были *Cymindis equestris*, *Pogonistes convexicollis* Chaudoir, 1871, *Pogonus meridionalis* (Dejean, 1828). Максимум динамической плотности у *Cymindis equestris* отмечен с 31 июля по 4 августа — 5,3 экз./м<sup>2</sup>/сут. Этот вид был активным только в июле и начале августа, в остальные периоды отсутствовал. *Pogonistes convexicollis* имел максимум динамической плотности в период с 28 июня по 3 июля — 5 экз./м<sup>2</sup>/сут. *Pogonus meridionalis* имел максимум динамической плотности с 31 июля по 4 августа — 3 экз./м<sup>2</sup>/сут. В данном местообитании ещё замечена медведка одношипная.

В полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне сезонная динамика также как и в предыдущих местообитаниях определялась плотностью жужелиц. С конца весны происходит тенденция к росту динамической плотности ко всему лету (рис. 9). В период с 31 июля по 4 августа максимум активности наблюдается у *Cephalota chiloleuca* (Fischer von Waldheim, 1820) — 7,6 экз./м<sup>2</sup>/сут., *Pogonistes convexicollis* — 3 экз./м<sup>2</sup>/сут. и *Pogonus cumanus* (Lutshnik, 1916) — 3 экз./м<sup>2</sup>/сут. Максимум активности у *Cymindis equestris* наблюдался в период с 10 по 13 августа — 3 экз./м<sup>2</sup>/сут.

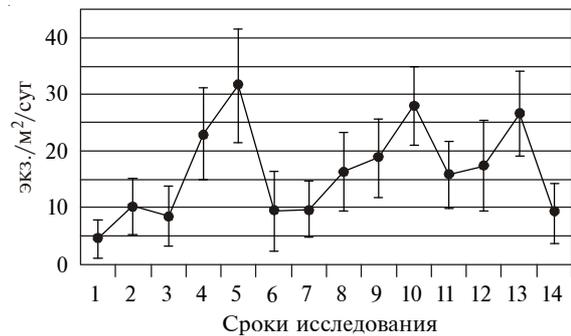


Рис. 5. Динамическая плотность насекомых в травянистой солончаковой пустыне за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 5. Dynamic density of insects in grassy salt desert during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

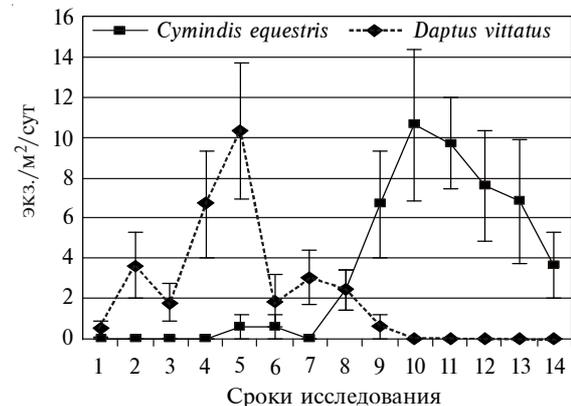


Рис. 6. Динамическая плотность *Cymindis equestris* и *Daptus vittatus* в травянистой солончаковой пустыне за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 6. *Cymindis equestris* and *Daptus vittatus* dynamic density in grassy salt desert during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

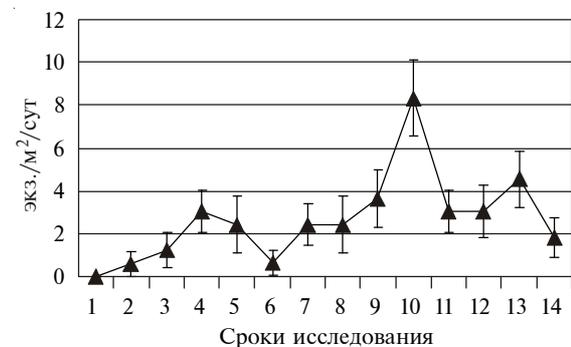


Рис. 7. Динамическая плотность *Gryllotalpa unispina* в травянистой солончаковой пустыне за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 7. *Gryllotalpa unispina* dynamic density in grassy salt desert during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

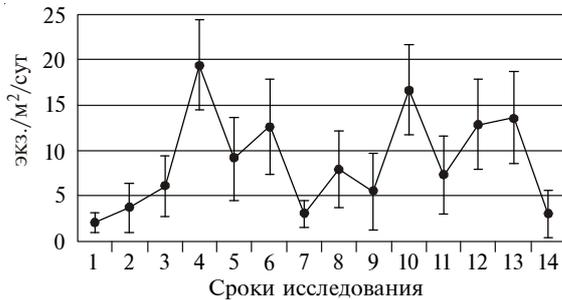


Рис. 8. Динамическая плотность насекомых в полукустарничковой солончаковой пустыне за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 8. Dynamic density of insects in dwarf semi-shrub salt desert during research period, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

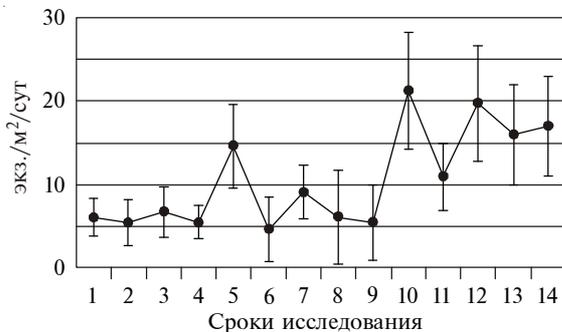


Рис. 9. Динамическая плотность насекомых в полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 9. Dynamic density of insects in dwarf semi-shrub-grassy salt desert during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

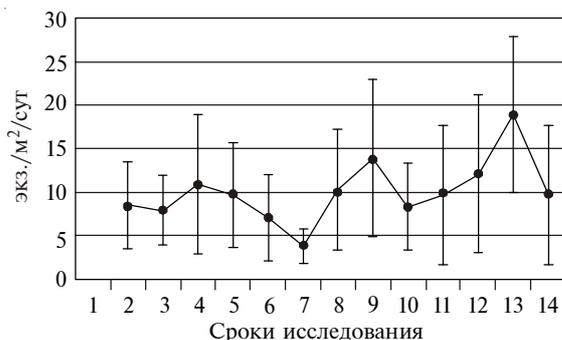


Рис. 10. Динамическая плотность насекомых в мезофитном лугу за весь период исследования, экз./м<sup>2</sup>/сут. ( $p < 0,05$ ). Сроки исследования как на рис. 2.

Fig. 10. Dynamic density of insects in mesophytous meadow during all period of research, specimen/m<sup>2</sup>/day ( $p < 0.05$ ). Research intervals as in Fig. 2.

В данном местообитании активными были 2 вида из отряда Orthoptera: *Epacromius pulverulentus* (Fischer von Waldheim, 1846) и *Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1845). Активность у *E. pulverulentus* отмечена только в конце лета и максимум зафиксирован в период с 14 по 18 августа — 3,8 экз./м<sup>2</sup>/сут. Максимальная динамическая плотность у *M. frontalis* отмечена в период с 31 июля по 4 августа — 3 экз./м<sup>2</sup>/сут.

**Мезофитный луг** характеризуется почти равномерным распределением в течение срока исследования *Staphylinus erythropterus* Linnaeus, 1758, *Calosoma denticolle* (Gebler, 1833), *Poecilus fortipes* (Chaudoir, 1850), кратковременным появлением *Broscus semistriatus*, *Curtonotus propinquus* (Ménétriés, 1832). Поэтому максимумов активности не выделяется. Общая динамическая плотность насекомых в данном местообитании показана на рис. 10.

Коэффициент Жаккара позволяет выделить два типа (кластера) распространения населения насекомых (рис. 11). Первый тип — население собственно осушной зоны. Этот тип объединяет население абсолютной, травянистой и полукустарничково-солончаковой пустынь. Население полукустарничково-травянистой солончаковой пустыни и мезофитного луга формируют второй тип.

С учётом сезонных повторностей выделяются подтипы разного порядка: два крупных первого порядка, которые в свою очередь делятся на подтипы второго, третьего и т.д. порядка. Первый подтип объединяет население с 3 по 5 местообитания в основном конце весны, середины и конца лета. Второй подтип объединяет население с 1 по 4 местообитания в основном конце весны, начала и середины лета. Особый вариант первого подтипа образует население 4 местообитания с 29 мая по 3 июня, с 28 июня по 3 июля и 5 местообитания с 29 мая по 3 июня, демонстрируя мобильность определённого населения как во времени, так и в пространстве. Другой вариант подтипа первого типа объединяет население разных местообитаний в разные сроки. Третий вариант первого типа объединяет население абсолютной солончаковой пустыни всех сезонов с травянистой солончаковой пустыней и полукустарничково-солончаковой пустыней конца весны и начала лета. То есть население 1-го и 2-го местообитания, неоднократно подвергающееся первичной сукцессии, схожи по населению ещё и с соседними местообитаниями в конце весны. Четвёртый подтип первого типа — это население травянистой солончаковой пустыни в начале лета (с 18 по 27 июня).

Во втором типе выделяется два подтипа. Первый подтип объединяет население мезофитного луга всего лета и полукустарничково-травянистой солончаковой пустыни начала лета. Что свидетельствует, возможно, о миграции луговых вариантов в 5 местообитание в начале лета в целях расширения ареала. Второй подтип объединяет население мезофитного луга конца весны и середины лета 5 местообитания. Таким образом, прослеживается схожесть населения разных местообитаний в определённые сезоны.

## Сообщества насекомых осушной зоны

Элементарными единицами анализа сообществ и их сравнения между собой служат жизненные формы и экологические группы видов, выделенные по стратегиям их выживания.

В составе насекомых жизненные формы жуужелиц выделены на основе частных морфоэкологических признаков, имеющих адаптивное значение [Шарова, 1981]. По аналогии с другими насекомыми, жизненные формы выделены по характеру воздействия на почву в определённый момент жизненного цикла.

Выделены 14 жизненных форм: подстилочно-роющие, подстилочно-скважные, подстилочные, эпигеобионты летающие, эпигеобионты, геобионты бегающие-роющие, педонеоттисы (от греч. «pedon» — почва и «neotis» — гнездо), устраивающие свои гнёзда в почве или откладывающие яйца в чужие гнёзда, геохортобионты гарпалоидные со смешанным питанием, геобионты роющие, поверхностно-трещинные, гемикриптобионты — предпочитающие чужие норы и другие укрытия, подстилочно-летающе-роющие — летающие некрофаги,

геохортобионты, хортобионты фитофаги, зарывающие кубышки [Фёдоров, Мордкович, 2012].

В абсолютной солончаковой пустыне (рис. 12) максимальная доля в составе энтомонаселения принадлежит геобионтам роющим (до 72,4 %). В 1 и 2 местообитаниях — это единственная жизненная форма, особи которой составляют более 50 % от общей динамической плотности. Доля насекомых всех остальных жизненных форм не превышает 40 %. Кроме того, население этих местообитаний обладает наименьшим набором жизненных форм (8). В травянистой солончаковой пустыне (рис. 13) выявлено уже 11 жизненных форм. Самая заметная доля принадлежит подстилочно-скважным (25,9 %), геобионтам роющим (20,6 %) и геохортобионтам гарпалоидным (15,7 %). В полукустарничковой солончаковой пустыне (рис. 14) 13 жизненных форм. Максимальную долю населения составляют под-

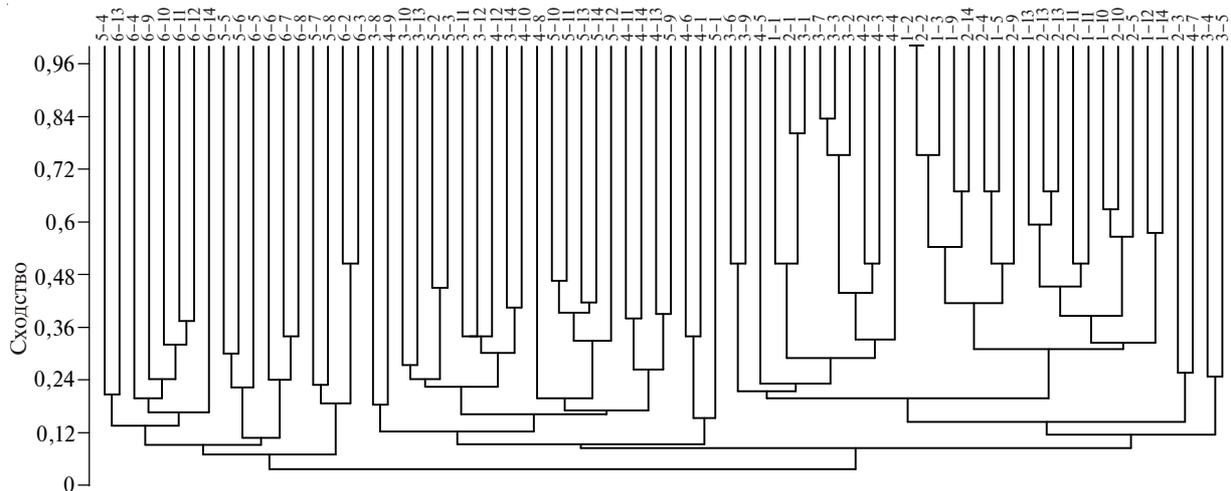


Рис. 11. Дендрограмма сходства населения по коэффициенту Жаккара. Условные обозначения: первая цифра показывает местообитание, вторая — сроки исследования (см. рис. 2).

Fig. 11. Dendrogram of population similarity by Jaccard coefficient. Legend: first figure shows habitat, second — research interval (as in Fig. 2).

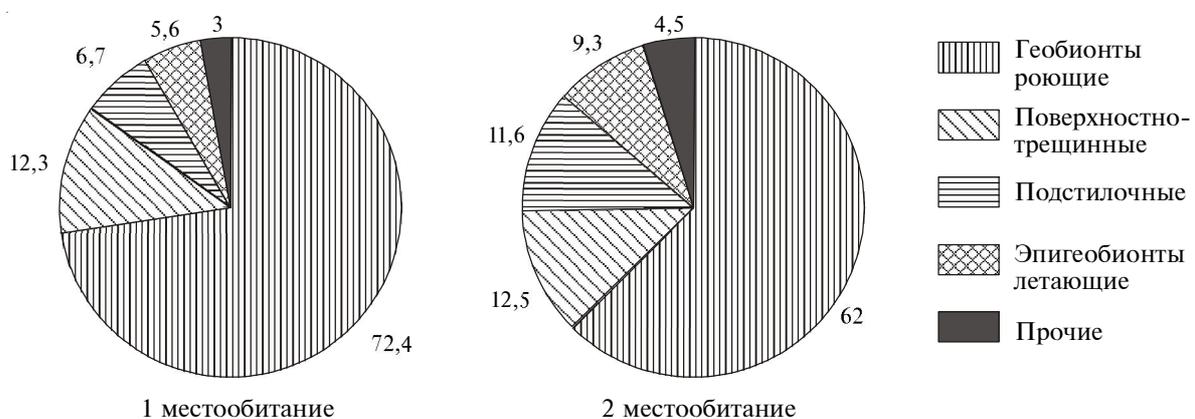


Рис. 12. Спектр жизненных форм абсолютной солончаковой пустыни (1<sup>st</sup> и 2<sup>nd</sup> местообитания) от общей динамической плотности, %.

Fig. 12. Spectrum of life forms in absolute salt desert (1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> habitats) by general dynamic density, %.

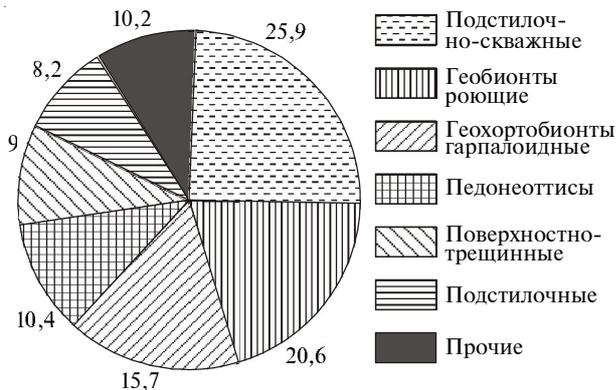


Рис. 13. Спектр жизненных форм травянистой солончаковой пустыни от общей динамической плотности, %.

Fig. 13. Spectrum of life forms in grassy salt desert by general dynamic density, %.

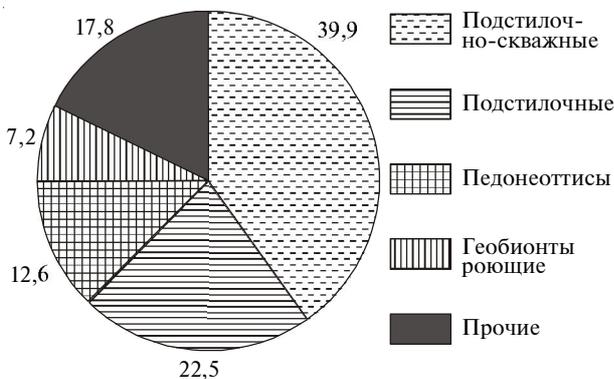


Рис. 14. Спектр жизненных форм полукустарничковой солончаковой пустыни от общей динамической плотности, %.

Fig. 14. Spectrum of life forms in dwarf semi-shrub salt desert by general dynamic density, %.

стильно-скважные насекомые (39,9 %), на втором месте подстилочные (22,5 %), приуроченные к сарсазану. В полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне (рис. 15) представлено 12 жизненных форм. Здесь лидируют эпигеобионты летающие (21 %), за ними следуют подстильно-



Рис. 15. Спектр жизненных форм полукустарничково-травянистой солончаковой пустыни от общей динамической плотности, %.

Fig. 15. Spectrum of life forms in dwarf semi-shrub-grassy salt desert by general dynamic density, %.

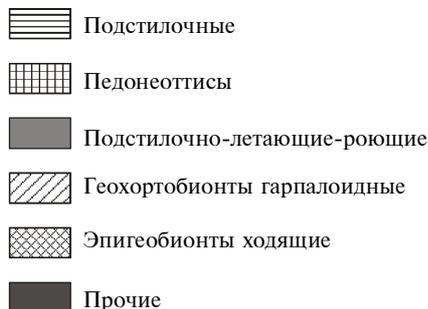
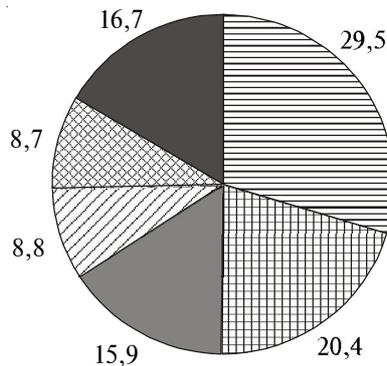


Рис. 16. Спектр жизненных форм мезофитного луга от общей динамической плотности, %.

Fig. 16. Spectrum of life forms of mesophytous meadow by general dynamic density, %.

скважные (14,2 %). В мезофитном лугу (рис. 16) выявлены насекомые 13 жизненных форм. Лидируют подстильные (29,5 %), на втором месте педонеоттисы (20,4 %), замыкает тройку лидеров подстильно-летающие-роющие насекомые (15,9 %).

По характеру стратегии выживания и количественному предпочтению определённых местообитаний выделены 4 экологические группы видов — «десантники», «оккупанты», «колонизаторы», «аборигены» [Фёдоров, Мордкович, 2012].

Стратегия выживания «десантников» — высидится на территории, ещё вчера бывшей под водой, быстро достичь высокой плотности популяций за

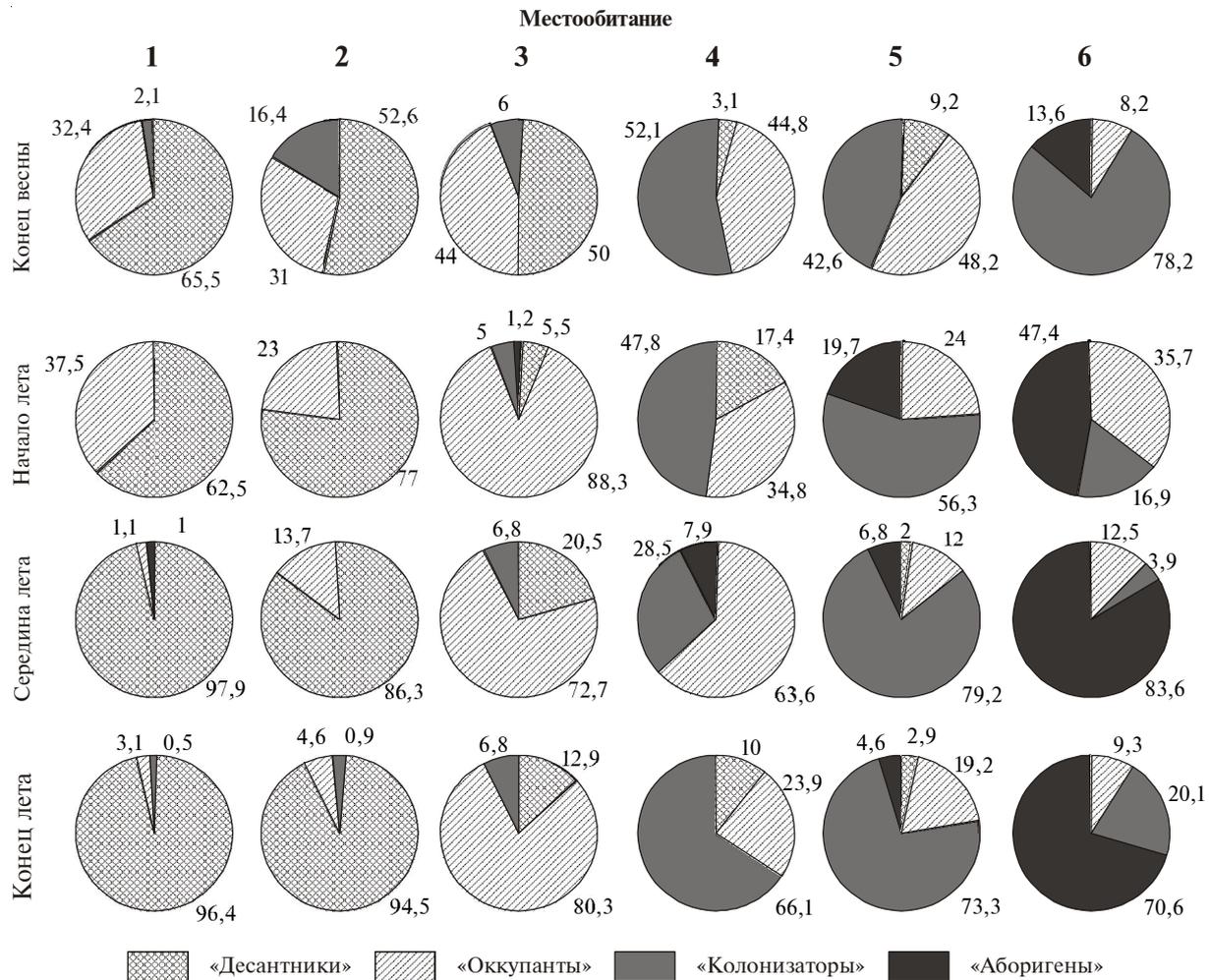


Рис. 17. Спектры стратегий выживания в 6 местообитаниях, % от общей средней динамической плотности за сезоны.  
 Fig. 17. Spectra of survival strategy in 6 habitats, % from general average dynamic density for seasons.

счёт интенсивного размножения и использования быстропортящихся ресурсов водного ценоза. «Оккупанты» отличаются толерантностью, выносливостью и склонностью к эвакуации при затоплении. Стратегия выживания «колонизаторов» — использовать трещины, норы других насекомых, подстилку для размещения, растения и других насекомых в качестве пищи. «Аборигены» типичные обитатели лугов, где экологические ниши разделены между видами с низкой конкуренцией.

Спектр жизненных стратегий в местообитаниях показан по сезонам за исследованный период на рис. 17. Доля «десантников» закономерно снижается от 1 местообитания к полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне. Десантники не отмечены только в мезофитном лугу. В абсолютной солончаковой пустыне их доля увеличивается с конца весны (от 52,6 %) к концу лета (до 96,4 %) «Оккупанты» встречаются во всех биотопах, но максимальная доля зафиксирована в травянистой солончаковой пустыне в начале лета (88,3 %). Велика

их доля (63,6 %) в полукустарничковой солончаковой пустыне в середине лета. Доля «колонизаторов» максимальна (79,2 %) в полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне в середине лета. Высокая доля насекомых с этой стратегией выживания отмечена и в полукустарничковой пустыне в конце лета — около 66 %. «Аборигены» заселяют в основном самый устойчивый по экологическим условиям биотоп относительно других мест — мезофитный луг (до 83,6 % в середине лета).

В конце весны после усыхания озера и осушения территории начинается процесс освоения новообразованных местообитаний. В 1 и 2 местообитаниях высока доля «десантников» (65,5 % и 52,6 % соответственно), и значительна доля «оккупантов» (около 30 %). Данные спектры характеризуют начальную стадию сукцессии. В травянистой солончаковой пустыне доля «десантников» (50 %) в конце весны остаётся высокой, на втором месте — «оккупанты» (44 %). Высокая доля «десантников» объясняется «молодостью» территории — расти-

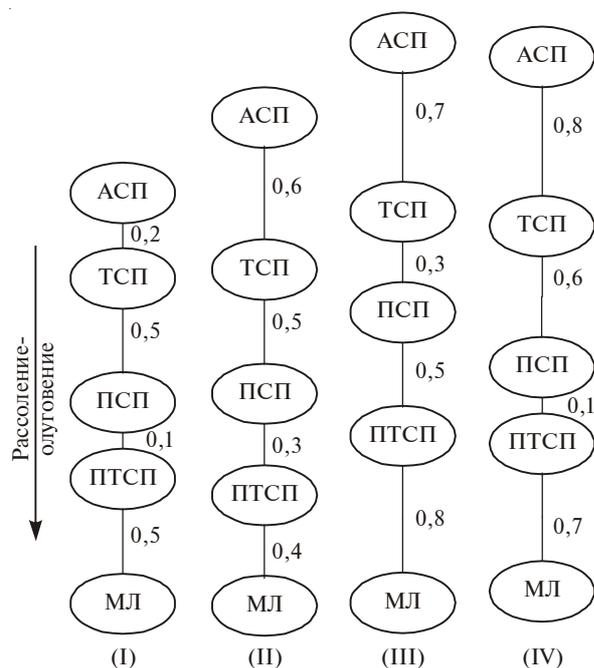


Рис. 18. Схема экологических связей и сукцессионных трансформаций сообществ насекомых в конце весны (I), в начале лета (II), в середине лета (III) и в конце лета (IV). АСП — абсолютная солончаковая пустыня, ТСП — травянистая солончаковая пустыня, ПСП — полукустарничковая солончаковая пустыня, ПТСП — полукустарничково-травянистая солончаковая пустыня, МЛ — мезофитный луг.

Fig. 18. Scheme of ecological relationships and succession transformations of communities of insects at the end of spring (I), the beginning of summer (II), the middle of summer (III) and the end of summer (IV). АСП — absolute salt desert, ТСП — grassy salt desert, ПСП — dwarf semi-shrub salt desert, ПТСП — dwarf semi-shrub-grassy salt desert, МЛ — mesophytous meadow.

тельность только сформировалась и наиболее типичные виды-«оккупанты» (*Gryllotalpa unispina*, *Cymindis equestris*) в это время года неактивны. Такая же ситуация наблюдается в полукустарничковой и полукустарничково-травянистой солончаковой пустыне, когда виды с разными жизненными стратегиями имеют разную активность по времени. Поэтому здесь в начале образования осушной зоны наблюдается сочетание «оккупантов» и «колонизаторов». В мезофитном лугу уже в конце весны лидируют «колонизаторы» (78,2 %), а доля «аборигенов» низкая (13,6 %).

В начале лета в абсолютной солончаковой пустыне сочетаются «десантники» и «оккупанты». В середине и конце лета доминируют только «десантники (до 97,9 %). С начала лета в травянистой солончаковой пустыне отмечен рост доли «оккупантов», который сохраняется до конца исследования. В полукустарничковой солончаковой пустыне на протяжении сезонов сочетаются «колонизаторы» и «оккупанты». В полукустарничково-травянистой пустыне на протяжении всех сезонов преобладают «колонизаторы», а с начала лета по-

являются «аборигены». В мезофитном лугу «аборигены» начинают доминировать с начала лета.

Таким образом, смена спектров жизненных форм и стратегий выживания иллюстрирует активное участие насекомых в сукцессии осушной зоны. Тем не менее, анализ сезонной динамики (по коэффициенту общности Жаккара) показал сохранение определённого сходства населения разных местообитаний.

Сравнение исследованных стратегий выживания по сезонам с помощью индекса Погожева позволяет выделить 5 сообществ.

Сообщество, населяющее сезонно осушающееся дно озера или абсолютной солончаковой пустыни (АСП), состоит из видов, предпочитающих первое и второе местообитания. Население объединено из-за низкого показателя индекса Погожева ( $P$  составляет от 0,1 до 0,01), отсутствия растительности, схожей сезонной динамики. Это же подтверждают похожие спектры стратегий выживания и жизненных форм. Это сообщество маркирует начальную стадию сукцессии солончака.

Сообщество травянистой солончаковой пустыни (ТСП) (местообитание 3). Данное сообщество характеризуется пёстрым спектром жизненных форм, но с доминированием «оккупантов».

Сообщество полукустарничковой солончаковой пустыни (ПСП), сформировано видами, предпочитающими четвёртое местообитание. Оно имеет низкие показатели динамической плотности. «Колонизаторы» и «оккупанты» формируют данное сообщество. Доминирующая жизненная форма — подстилочная.

Сообщество полукустарничково-травянистой солончаковой пустыни (ПТСП) базируется в местообитании 5. Здесь доминируют «колонизаторы», которые в конце весны сочетаются с «оккупантами».

Сообщество мезофитного луга (МЛ) сосредоточено в местообитании 6. Характеризуется богатым видовым разнообразием и равномерным распределением динамической плотности насекомых по видовым популяциям. Данное сообщество следует считать климаксовой стадией сукцессии солончаковой экосистемы.

Таким образом, выделяется 5 сообществ, которые представляют собой сукцессионные этапы превращения животного населения осушной зоны (рис. 18), но с обязательным наследованием хотя бы в некоторые сроки летнего сезона солончакового ядра населения.

## Благодарности

Автор признателен Р.Ю. Дудко, Ю.Н. Данилову, С.Э. Чернышёву, М.Г. Сергееву, В.К. Зинченко, А.А. Легалову за помощь в определении насекомых.

Работа выполнена в рамках интеграционного проекта СО РАН: ИП-Р № 4-14, а также при поддержке гранта РФФИ № 12-04-00566-а.

## Литература

- Алексеев В.И. 2005. Жесткокрылые (Coleoptera) песчаных бездревесных стадий побережья Куршской косы // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Вып.3. Калининград: РГУ им. Канта. С.3–19.
- Алексеев В.И. 2010. Фауна жесткокрылых семейства Anthicidae Latreille, 1819 и Aderidae Winkler, 1927 (Coleoptera, Tenebrionoidea) Калининградской области // Известия КГТУ. No.19. С.142–149.
- Атлавитин О.П. 1966. Почвенные беспозвоночные косы Куршского Ньяря (5. Экология дождевых червей) // Труды Института зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Т.40. Вып.2. С.177–187.
- Атлавитин О.П., Страдене В.М. 1966. Почвенные беспозвоночные косы Куршского Ньяря (10. Распространение личинок насекомых) // Труды Института зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Т.40. Вып.2. С.237–254.
- Беклемишев В.Н. 1923. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала // Известия Биологического института при Пермском университете. Т.1. С.9–10.
- Брехов О.Г., Фёдоров Д.В. 2004. Хищные водные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) водоёмов в окрестностях озера Баскунчак // Известия Волгоградского государственного педагогического университета. No.4. С.85–90.
- Бушуева А.В. 1969. Влияние концентрации и состава солей почвенного раствора на поведение педобионтов // Материалы III Всесоюзного совещания по проблемам почвенной зоологии. Казань. С.28–29.
- Гурьянова Е.Ф. 1956. Исследования осушной зоны Китайских морей // Известия АН СССР. Серия биологическая. No.5. С.741–759.
- Иванов А.В. 2012. Новые данные по фауне жесткокрылых семейства Histeridae, Tenebrionidae и надсемейства Scarabaeoidea Устьртского заповедника в Казахстане // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.3. С.223–235.
- Кабанова Н.Б. 1995. Материалы по фауне и экологии жесткокрылых (Coleoptera) острова Барсакельмес (Аральское море) // Труды Зоологического института РАН. Т.262. Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья. Ч.2. Экосистемы суши. С.145–166.
- Конвенция ООН по борьбе с опустыниванием. 1994. Женева. 66 с.
- Макаров К.В., Маталин А.В., Комаров Е.В. 2009. Фауна жесткокрылых (Coleoptera) окрестностей озера Эльтон // Животные глинистой полупустыни Заволжья. М.: КМК. 95–134 с.
- Монахов М.А. 1970. Об экстраполяции индикационных схем в пределах солончаков // Труды МОИП. Т.36. С.159–166.
- Мордкович В.Г. 1973. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах солёных озёр юга Сибири // Зоологический журнал. Т.53. No.9. С.1321–1329.
- Мордкович В.Г., Волковинцев В.В. 1965. Животное население почв побережий солёных озёр Южной Хакасии и Тувы // Зоологический журнал. Т.14. No.12. С.1747–1760.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Набоженко М.В. 2006. Обзор Иранских видов подрода *Helopocerodes* Reitter, 1922 рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) // Труды Русского энтомологического общества. Т.77. С.245–249.
- Павлова З.Ф. 1976. Особенности животного населения прибрежных озёр с различной степенью солёности (Северная Куршская коса и Юго-Западная Бараба) // Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 144–177 с.
- Петров М.П. 1973. Пустыни земного шара. Л.: Наука. 435 с.
- Пириулин Д.Д. 1993а. Членистоногие полосы осушки о. Барсакельмес // Труды Зоологического института РАН. Т.250. Экологический кризис на Аральском море. С.121–138.
- Пириулин Д.Д. 1993б. К формированию энтомокомплексов материковой осушки Арала // Труды Зоологического института РАН. Т.250. Экологический кризис на Аральском море. С.139–153.
- Пириулин Д.Д. 2004. Членистоногие временных водоёмов и высохшего дна Аральского моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ЗИН РАН. 19 с.
- Пириулин Д.Д., Озерский П.В. 1995. Orthopteroidea острова Барсакельмес и Приаралья // Труды Зоологического института РАН. Т.262. Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья. Ч.2. Экосистемы суши. С.75–105.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль. 639 с.
- Савицкий В.Ю. 2010. Фауна, структура сообществ и особенности дифференциации экологических ниш саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) в окрестностях озера Баскунчак // Русский энтомологический журнал. Т.19. Вып.4. С.267–304.
- Титлянова А.А., Мордкович В.Г. 1970. Некоторые биогеоценотические особенности осушной зоны озера Большой Чинданд // Известия СО РАН. Серия биология. No.5 (170). Вып.1. С.59–66.
- Убугунова В.И., Лаврентьева И.Н., Убугунов Л.Л., Нихелеева Т.П. 2007. Мезофауна почв Иволгинской котловины (Западное Забайкалье) // Почвоведение. No.8. С.968–977.
- Фёдоров И.В., Мордкович В.Г. 2012. Уровень и структура разнообразия насекомых новообразованной экосистемы осушной зоны солёного озера в Кулунде // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.4. С.359–371.
- Хобракова Л.Ц., Лаврентьева И.Н., Данилов С.Н., Убугунова В.И., Убугунов Л.Л. 2010. Численность, биомасса и сезонная динамика беспозвоночных животных чиевой степи Западного Забайкалья // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. No.2. С.112–122.
- Хрулёва О.А., Чернов Ю.И., Коротяев Б.А., Питеркина Т.В. 2011. Жуки надсемейства Curculionioidea (Coleoptera) комплексной полупустыни в связи с изменением климата Северной Прикаспия // Зоологический журнал. Т.90. Вып.3. С.311–324.
- Чилдибаев Д. 1980. Экологические комплексы полужесткокрылых (Heteroptera) юго-востока Казахстана // Труды института зоологии. АН КазССР. Т.39. С.55–60.
- Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука. 360 с.
- Mordkovich V.G. 2003. Spatial distribution of arthropods along the seashore catena of the Kunashir island (the Kurils) // Russian Entomological Journal. Vol.12. No.1 P.1–9.
- Schuster R. 1962. Das marine Litoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden // Internationale Revue gesamten Hydrobiologie. Vol.47. Is.3. S.359–412.
- Strenzke K. 1963. Die Arthropodensuccession im Strandwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen // Pedobiologie. Bd.3. H.2/3. S.95–141.
- Topp W. 1979. Insekten der Watten und Strände des «Hohen Knechtsands» // Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens. Bd.32. H.4/5. S.106–112.

Поступила в редакцию 28.06.2013