

УДК 595.713:631.46:582.29

## СООБЩЕСТВА МИКРОАРТРОПОД ПОД ЛИШАЙНИКАМИ НА ХРЕБТЕ ВОСТОЧНЫЙ ТАННУ-ОЛА (ТУВА)

© 2001 г. С. К. Стебаева<sup>1</sup>, Н. В. Седельникова<sup>2</sup>, В. С. Андриевский<sup>3</sup>, И. И. Волонихина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

<sup>2</sup>Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск 630090

<sup>3</sup>Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск 630000

Поступила в редакцию 24.06.99 г.

В петрофитной степи и елово-лиственничных лесах северного макросклона хребта Восточный Танну-Ола (Россия, Тува) под лишайниками 17 видов обнаружено 45 видов коллембол, 44 вида панцирных и 11 видов свободноживущих мезостигматических клещей. Под лишайниками в степной экосистеме в комплексе микроартропод численно преобладают коллемболы, в лесах нарастает доля всех групп клещей. Разнообразие и обилие микроартропод зависят от биотопа, жизненной формы лишайников и субстрата, на котором они растут. Обсуждаются региональные особенности лишайниковых комплексов и связанных с ними сообществ микроартропод.

Лишайники насчитывают в настоящее время не менее 26 тыс. видов (Окснер, 1974; Седельникова, 1997). Общее количество видов беспозвоночных, связанных с лишайниками, достигает 400 (Trave, 1963, цит. по: Бязров, 1988), а в конкретном районе, например в Подмосковье, – 140 (Бязров и др., 1971). Мелкие почвообитающие членистоногие – микроартроподы используют лишайники не только как надежное убежище, но и как постоянный источник пищи, так как любой лишайник – это симбиоз водоросли и гриба. Известно, что среди коллембол (*Collembola*) и панцирных клещей (*Oribatei*) большой процент видов принадлежит к альго- или мицетофагам (Стриганова, 1980); известны виды свободноживущих мезостигматических клещей (*Mesostigmata*), способные к микрофитофагии. Экспериментально показано, что панцирные клещи рода *Carabodes* питаются талломом лишайников (Бязров и др., 1971), для ряда клещей установлена пищевая избирательность по отношению к некоторым видам лишайников (Trave, 1963, цит. по: Бязров, Мелехина, 1990). Для пяти лесных экосистем рассчитано (Pike, 1978), что лишайники осуществляют около 10% годового надземного круговорота минеральных элементов, особенно азота. Поедание лишайников панцирными клещами ведет к значительной трансформации элементов в наземных экосистемах (Lawrey, 1980).

Консорции лишайников и отдельных групп беспозвоночных давно привлекают внимание исследователей не только своей древностью (Бязров и др., 1971), но и тем, что они являются важнейшей функциональной структурой начальных стадий почвообразовательного процесса при разрушении материнских пород. Показано, что при-

митивные наскальные почвы почти полностью состоят из экскрементов коллембол и панцирных клещей (Rusek, 1975). Наиболее детально комплексы микроартропод под лишайниковым покровом на территории бывшего СССР изучались на скалах в лесах Южного Урала (Стебаев, 1963), на скалах беломорских островов (Бызова и др., 1986), на скалах и деревьях в Абхазии (Тарба, 1992), а в консорциях конкретных видов лишайников – в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья (Бязров и др., 1971). В условиях аридного климата показана концентрация водорослей и беспозвоночных под лишайниками на вершинах отдельных останцов в южной Туве (Стебаев, Пивоварова, 1992), лишайниковые комплексы коллембол и панцирных клещей изучались в лесостепном районе Монголии – Хангае (Бязров и др., 1976; Голосова, 1982). Несмотря на большое число публикаций, посвященных лишайниково-микроартроподным комплексам (см., например, обзор Seyd, Seaward, 1984 за последние 100 лет), лишь в немногих из них рассматривается комплекс в целом. Характеристике всего комплекса микроартропод в лишайниковых консорциях Тувы, его связи с типом местообитания, жизненными формами и видами лишайников и посвящена данная работа.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на северном макросклоне хребта Восточный Танну-Ола вблизи пос. Шуурмак (Тува, Тес-Хемский р-н) в августе 1997 г. Отбор проб лишайников, их определение и описание проведены Н.В. Седельниковой, материалы по коллемболам обработаны С.К. Стебаевой,

по свободноживущим мезостигматическим клещам – И.И. Волонихиной и по панцирным клещам – В.С. Андриевским.

В соответствии с лесорастительным районированием (Типы лесов ..., 1980) район исследования входит в состав Алтае-Тувинско-Хангайской котловинно-горной лесорастительной провинции горных степей и лиственничных лесов (Северотаннуольский округ перистепных лиственничных и горно-таежных лиственничных и кедровых лесов). Таежные лиственничные леса обычно приурочены в Туве к средней части лесного пояса с абсолютными отметками 1300–1600 м над ур. м. на склонах преимущественно теневых экспозиций. По сравнению с климатическими условиями лесных районов Алтае-Саянской горной области, климат горно-таежного пояса в пределах Тувы более континентальный.

Обследовано население микроартропод в консорциях 17 видов лишайников среднегорий (1450–1600 м над ур. м.), в том числе в петрофитной степи (на скалах и на почве) – 7 видов, в елово-лиственничном лесу (на стволах и пнях лиственниц) – 11 видов и в бруснично-моховом лиственничном лесу (на почве) – 2 видов лишайников. В целом обследованы консорции двух накипных, десяти листоватых и пяти видов кустистых лишайников. Следует заметить, что участки петрофитных степей в районе исследований занимают южные экспозиции склонов и сравнительно невелики по площади. Из двух типов леса бруснично-моховой лиственничник располагался на нескольких больших высотах (1500–1600 м), нежели два других местообитания.

Пробы отбирали во влажный период. Лишайники, растущие в комлевой части деревьев, вырезали с тонким слоем коры (не более 0.5–1 см). Накипные лишайники транспортировали вместе со скальным субстратом и перед раскладкой в эклекторы осторожно отделяли острым скальпелем от материнской породы. С поверхности камней микроартропод снимали мягкой кисточкой. С почвы лишайники отбирали практически без подстилающего субстрата. Во всех случаях каждый вид лишайника отбирали в 3–4 местах, суммарная площадь смешанного образца одного вида составляла 100 см<sup>2</sup>. Все образцы помещали в увлажненные матерчатые шламочные мешочки, затем в полиэтиленовые мешки. Во время транспортировки пробы периодически увлажняли, период транспортировки не превышал 5 дней. В лабораториях проводили выгонку микроартропод на эклекторах без подогрева до полного высыхания субстрата, в течение 7 дней. Для оценки видового разнообразия рассчитывали информационный индекс Шеннона ( $H'$ ). Фаунистическое сходство оценивали по коэффициенту Жаккара (Песенко, 1982).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Собранные лишайники относятся к накипным, кустистым и листоватым, последние в нашем материале были более разнообразны.

### Специфика исследованных лишайниковых комплексов

Ниже мы приводим список лишайников (с учетом жизненных форм) и их условные обозначения, используемые в табл. 1–3. Накипные лишайники: *Rhizoplaca chrysoleuca* (Smith) Zopf – Rc, *Lecanora argopholis* (Ach.) Ach. – La; листоватые лишайники: *Melanelia tominii* (Oxn.) Essl. – Mt, *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. – Psx, *P. sulcata* Tayl. – Psl, *Xanthoparmelia somloënsis* (Gieln.) Hale – Xs, *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl. – Ls, *Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Räs. – Hb, *H. physodes* (L.) Nyl. – Hp, *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm. – Pp, *P. aphthosa* (L.) Willd. – Pa, *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale – Fs; кустистые лишайники: *Evernia mesomorpha* Nyl. – Em, *Usnea subfloridana* Stirt. – Us, *Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng. – Cc, *C. amaurocraea* (Flk.) Schaer. – Ca, *C. pyxidata* (L.) Hoffm. – Cp.

Накипные лишайники, характеризующиеся горизонтально распростертым слоевищем в виде корки и плотно срастающимся с субстратом, в отмеченных двух консорциях представлены экологической группой эпилитов. Одну консорцию образует *Rhizoplaca chrysoleuca* с жизненной формой диморфного слоевища, ареолированного в центральной части и лопастного по краю, другую формирует *Lecanora argopholis* с бородавчатым слоевищем.

В консорциях лишайников с жизненной формой листоватого слоевища микроартропод изучали в трех различных по отношению к субстрату экологических группах: лишайники-эпилиты (развивающиеся на камнях) объединили четыре консорции, эпифлеодные лишайники (на коре деревьев) – шесть консорций и напочвенные, или эпигейные (на почве) – одну консорцию. Следует оговорить, что некоторые виды лишайников могут расти на различных субстратах, и в связи с этим один и тот же вид может входить в разные экологические группы. Все листоватые лишайники в анатомо-морфологическом отношении гораздо более сложные, по сравнению с накипными. Они рыхло прикрепляются к субстрату, благодаря чему между слоевищем и субстратом всегда образуется прослойка воздуха, задерживающая влагу, что создает условия, более благоприятные для фотосинтеза. Рыхлое прикрепление лишайников к субстрату может способствовать и большим скоплениям обитающих здесь беспозвоночных.

Таблица 1. Массовые виды микроартропод под лишайниками разных жизненных форм в петрофитной степи

Вид	На скалах						На почве
	Накипные		Листоватые				Кустистые
	Rc	La	Mt	Psx	Ls	Xs	Cp
<b>Collembola</b>							
<i>Proisotoma cf. ananevae</i> Babenko 1997	8	<b>35</b>	<b>17</b>	2	–	<b>36</b>	<b>58</b>
<i>Folsomia continentalis</i> Potapov et Dunger 2000	–	–	–	<b>141</b>	<b>109</b>	–	2
<i>Hypogastrura (Mucrella) yoshiana</i> Babenko 2000	–	–	–	<b>41</b>	5	–	–
<i>Micranurida pygmaea</i> (Borner 1901)	–	–	–	<b>10</b>	–	1	–
<i>Anurida cf. confinis</i> Babenko 1998	–	–	–	–	9	1	<b>14</b>
<i>Isotoma (Parisotoma) longa</i> Potapov 1991	–	1	–	1	4	–	<b>19</b>
<i>Cryptopygus tribasiosetis</i> Potap. et Steb. 1999	–	1	–	–	–	–	<b>42</b>
Всего видов	1	4	3	14	7	6	8
Всего Collembola, экз/100 см <sup>2</sup>	8	<b>38</b>	<b>20</b>	<b>205</b>	<b>133</b>	<b>41</b>	<b>139</b>
<b>Oribatei</b>							
<i>Tectocephus velatus</i> Mich. 1880	–	3	2	2	4	3	2
<i>Punctoribates minimus</i> Shaldybina 1969	–	1	–	<b>15</b>	8	1	<b>26</b>
<i>Liochthonius sellnicki</i> (S.Thor. 1930)	–	–	1	5	6	6	1
<i>Graptoppia nukusia</i> (Shtanchaeva 1984)	–	1	3	2	–	–	<b>26</b>
<i>Moritzoppia keilbachi</i> (Moritz 1969)	–	–	–	<b>17</b>	8	1	<b>18</b>
<i>Simkinia montana</i> D.Kriv. et Grishina 1970	–	–	–	–	–	–	<b>13</b>
Всего видов	–	5	6	10	7	9	13
Всего Oribatei, экз/100 см <sup>2</sup>	<b>12</b>	9	9	<b>52</b>	<b>30</b>	<b>19</b>	<b>101</b>
<b>Mesostigmata</b>							
<i>Gamasellus tuvinyicus</i> Davydova 1982	–	–	–	6	5	–	–
<i>Zercon acanticus</i> Blaszkak 1978	–	–	–	1	–	–	8
Всего видов	–	–	–	3	1	1	3
Всего Mesostigmata, экз/100 см <sup>2</sup>	–	–	–	9	5	1	10
Всего Prostigmata, экз/100 см <sup>2</sup>	<b>10</b>	–	5	<b>47</b>	<b>34</b>	<b>14</b>	<b>44</b>

Примечание. Полные видовые названия лишайников см. в тексте. Здесь и далее жирным шрифтом выделены численности в 10 и более экз/100 см<sup>2</sup>; прочерк – отсутствие вида; под *Rhizoplaca chrysoleuca* подсчитано лишь общее количество Oribatei, без видовой идентификации. Кроме указанных в табл. 1, в петрофитной степи обнаружены следующие, более малочисленные виды микроартропод (в скобках – экз/100 см<sup>2</sup>). **Collembola:** *Pseudachorutes* sp. – под Psx (1), Ls (4); *Folsomia palaeartica* Potap. et Babenko 2000 – Xs (1); *F. sparsosetosa* Potap. et Steb. 1997 – Psx (1), Cp (1); *Anurophorus orientalis* Potap. et Steb. 1990 – Psx (1); *Vertagopus laricis* Martynova 1975 – Psx (1), Ls (1), Xs (1); *Drepanura kirgisisca* Martynova 1971 – Mt (1), Psx (1); *Drepanura* sp., juv. – Psx (1); *Lepidocyrtus violaceus* Four. 1775 – La (1), *Protaphorura* sp.n. – Psx (1); *Onychiurus* s.str. sp. – Mt (2), Cp (1); *Micraptorura* sp. – Psx (2), Ls (1), Xs (1); *Megalothorax minimus* Willem 1900 – Psx (1), Cp (2). **Oribatei:** *Hypochthonius luteus luteus* Oudemans 1913 – Psx (5), Xs (2), Ls (1); *Liochthonius lapponicus* (Tragardh 1910) – Mt (1); *L. simplex* (Forslund 1942) – Ls (1), Cp (1); *Camisia horrida* (Hermann 1804) – Cp (1); *Belba rossica* B.-Z. 1962 – Psx (1); *Siberemaeus elongatus* Rjabinin 1975 – Psx (1), Ls (2); *Ceratoppia asiatica* (D.Kriv. 1966) – Psx (2), Xs (1); *Birsteinus perlongus* D.Kriv. 1965 – Mt (1); *Suctobelbella* sp. – Cp (1); *Oppiella neerlandica* (Oudemans 1900) – Xs (2); *Oppia minutissima* Sellnick 1950 – Cp (1); *Scutovertex minutus* (C.L.Koch 1836) – Cp (1); *Zygoribatula cognata* (Oudemans 1902) – La (1), Cp (6); *Z. propinqua* (Oudemans 1902) – Mt (1); *Peloribates* sp. – La (3); *Protoribates novus* Willmann 1953 – Xs (2); *Ceratozetella heterocuspis* Balogh et Mahunka 1965 – Xs (1), Cp (4); *Lepidozetes chernovi* Rjabinin 1974 – Psx (2). **Mesostigmata:** *Asca bicornis* (Can. et F. 1876) – Xs (1), Cp (1); *Hypoaspis (Geolaelaps) kargi* Costa 1968 – Cp (1); *Zercon amphibolus* Blaszkak 1978 – Psx (2).

В консорциях кустистых лишайников микроартроподы анализировались в двух экологических группах, различных по отношению к субстрату. Эпифлеодные лишайники представлены свисающими *Usnea subfloridana* и *Evernia mesomorpha*, а также

прямоходящими подециями *Cladonia chlorophaea*, прикрепляющимися к коре дерева небольшим базальным участком. Из эпигейных *Cladonia amaurocraea* образует густые дерновинки, а *Cladonia chlorophaea* растет как на почве, так и на коре деревьев.

Таблица 2. Население коллембол под лишайниками разных жизненных форм в лесах северного макросклона хребта Восточный Танну-Ола

Вид	На стволах							На пнях				На почве	
	Листоватые				Кустистые			Листоватые			Кустистые	Кустистые	Листоватые
	Psl	Hb	Hp	Fs	Em	Us	Cc	Psl	Pp	Fs	Cc	Ca	Pa
<i>Xenylla erzinica</i> Stebaeva 1971	–	–	–	1	–	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>X. brevisimilis brevisimilis</i> sensu Gama 1964	2	–	2	1	–	1	–	–	1	–	–	–	–
<i>Willemia anophthalma</i> Börner 1901	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullb. 1871)	–	–	–	–	–	–	–	3	–	5	<b>58</b>	–	–
<i>Anurida</i> cf. <i>confinis</i> Babenko 1998	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–
<i>Micranurida pygmaea</i> (Börner 1901)	–	–	–	–	–	–	5	1	2	–	6	–	–
<i>M. anophthalma</i> Stach 1949	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	1
<i>Pseudachorutes</i> gr. <i>boerneri</i> Schött 1893	5	–	3	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudachorutes</i> sp.	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	7	–	–
<i>Friesea claviseta</i> Axelson 1900	1	8	–	1	–	–	4	1	4	–	–	–	–
<i>F. mirabilis</i> (Tullb. 1971) var. <i>reducta</i> Stach 1949	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4
<i>Neanura</i> sp.	1	–	1	1	1	–	–	5	2	–	–	–	1
<i>Proisotoma</i> cf. <i>ananevae</i> Babenko 1997	–	–	–	1	1	–	–	1	–	1	–	–	–
<i>P. beckeri</i> Stebaeva 1966	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Proisotoma</i> sp., juv.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet 1839	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	<b>10</b>
<i>I. (Desoria)</i> sp. gr. <i>violacea</i> Tullb. 1876	4	9	<b>12</b>	3	–	2	<b>16</b>	–	<b>20</b>	–	–	2	<b>22</b>
<i>I. (Parisotoma) longa</i> Potapov 1991	–	–	–	–	3	–	–	1	3	–	9	–	<b>12</b>
<i>I. (Parisotoma) notabilis</i> Schäffer 1896	–	–	–	2	–	–	–	–	1	–	–	2	<b>19</b>
<i>Folsomia palaeartica</i> Potap. et Babenko 2000	–	–	–	–	–	–	2	–	<b>20</b>	–	–	4	<b>27</b>
<i>Folsomia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>F. quadrioculata</i> (Tullb. 1871)	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>F. aff. sparsosetosa</i> Potap. et Steb. 1997	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	<b>11</b>	–	–
<i>Cryptopygus tribasiosetis</i> Potap. et Steb. 1999	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–
<i>Anurophorus orientalis</i> Potap. et Steb. 1990	1	–	8	–	–	–	–	2	–	<b>95</b>	2	–	–
<i>Vertagopus laricis</i> Martynova 1975	–	–	–	2	–	–	–	<b>20</b>	–	–	1	–	–
<i>Entomobrya obensis</i> Linnaniemi 1919	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Drepanura</i> sp., juv.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>D. kirgisisica</i> Martynova 1971	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> Four. 1775	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4
<i>Tomocerus minutus</i> Tullb. 1876	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	<b>11</b>	<b>16</b>
<i>T. sibiricus</i> Reuter 1891, juv.	–	–	–	–	–	–	–	3	5	–	–	–	–
<i>Pogonognathellus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Supraphorura furcifera</i> Börner 1901	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	–	–
<i>Protaphorura</i> sp.n.	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	3	–	–
<i>P. sp. gr. microticus</i> Dunger 1978	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Micraphorura</i> sp.	–	5	–	–	–	–	4	–	1	–	–	–	–
<i>Onychiurus</i> s.str. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<b>10</b>	–	–
<i>Sphaeridia pumilis</i> Krausb. 1898	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	7
<i>Megalothorax minimus</i> Willem 1900	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	3	3
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lub. 1862)	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sminthurinus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Всего видов	7	4	7	10	6	3	7	12	18	3	11	9	14
Всего Collembola, экз/100см <sup>2</sup>	<b>15</b>	<b>23</b>	<b>28</b>	<b>18</b>	<b>10</b>	<b>4</b>	<b>33</b>	<b>40</b>	<b>72</b>	<b>101</b>	<b>111</b>	<b>32</b>	<b>129</b>

Примечание. На стволах и пнях лиственниц – в елово-лиственничном лесу, на почве – в бруснично-моховом лиственничнике; полные названия лишайников см. в тексте. Остальные обозначения как в табл. 1.

**Таблица 3.** Численность и разнообразие клещей под лишайниками разных жизненных форм в лесах северного макросклона хребта Восточный Танну-Ола

Вид	На стволах							На пнях				На почве	
	Листоватые				Кустистые			Листоватые			Кустистые	Кустистые	Листоватые
	<i>Psl</i>	<i>Hb</i>	<i>Hp</i>	<i>Fs</i>	<i>Em</i>	<i>Us</i>	<i>Cc</i>	<i>Psl</i>	<i>Pp</i>	<i>Fs</i>	<i>Cc</i>	<i>Ca</i>	<i>Pa</i>
Oribatei													
<i>Palaearcarus kamenskii</i> (Zachvatkin 1945)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz 1976	—	—	—	—	1	—	—	—	5	—	2	—	6
<i>L. sellnicki</i> (S. Thor 1930)	1	4	1	9	17	—	3	9	4	—	6	2	7
<i>L. simplex</i> (Forsslund 1942)	—	—	5	—	—	—	—	19	—	19	11	1	—
<i>Rhysotritia ardua</i> (C.L. Koch 1841)	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	1	—
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch 1839)	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3
<i>Spatiodamaeus subverticillipes</i> B.-Z. 1957	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Belba rossica</i> B.-Z. 1962	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
<i>Eremaeus oblongus</i> C.L. Koch 1836	—	—	—	8	—	—	—	1	—	1	6	—	—
<i>Siberemaeus elongatus</i> Rjabinin 1975	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Ceratoppia asiatica</i> (D. Kriv. 1966)	2	—	1	—	—	—	—	1	2	—	—	—	2
<i>Birsteinus perlongus</i> D. Kriv. 1965	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	22
<i>Carabodes</i> sp.	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	8	—	—
<i>Tectocephus velatus</i> Mich. 1880	—	6	1	—	1	—	—	—	—	—	16	—	—
<i>Suctobelbella</i> sp.	2	1	—	—	—	—	—	—	6	1	5	1	—
<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Mich. 1885)	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	1
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans 1900)	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	19	1	1
<i>Oppia minutissima</i> Sellnick 1950	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dissorhina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Graptoppia nukusia</i> (Shtanchaeva 1984)	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	2	—	—
<i>Moritzoppia keilbachi</i> (Moritz 1969)	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	30	—	—
<i>Scutovertex minutus</i> (C.L. Koch 1836)	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oribatula pallida</i> Banks 1906	—	1	—	—	—	—	1	—	6	—	1	—	2
<i>O. tibialis</i> Nic. 1855	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phauloppia</i> sp.	—	—	—	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Simkinia montana</i> D. Kriv. et Grishina 1970	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Zygoribatula cognata</i> (Oudemans 1902)	—	—	—	—	12	—	—	—	—	1	3	2	—
<i>Z. propinqua</i> (Oudemans 1902)	—	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—	—	—
<i>Liebstadia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	5	—	—	2	—	—	—
<i>L. similis</i> (Mich. 1888)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C.L. Koch 1836)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Peloribates</i> sp.	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haplozetes vindobanensis</i> Willmann 1936	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—
<i>Protoribates novus</i> Willmann 1953	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	3	—	—
<i>Diapterobates reticulatus</i> (C.L. Koch 1879)	1	—	—	—	—	4	3	—	—	1	—	3	2
<i>Latilamellobates incisellus</i> (Kramer 1879)	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratozetella heterocuspis</i> Balogh et Mahunka 1965	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Mycobates bicornis</i> (Strenzke 1954)	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	1	3	3
<i>Punctoribates minimus</i> Shaldybina 1969	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	64	—	—

Таблица 3. Окончание

Вид	На стволах							На пнях				На почве	
	Листоватые				Кустистые			Листоватые			Кустистые	Кустистые	Листоватые
	<i>Psl</i>	<i>Hb</i>	<i>Hp</i>	<i>Fs</i>	<i>Em</i>	<i>Us</i>	<i>Cc</i>	<i>Psl</i>	<i>Pp</i>	<i>Fs</i>	<i>Cc</i>	<i>Ca</i>	<i>Pa</i>
<i>Lepidozetes chernovi</i> Rjabinin 1974	–	–	2	1	–	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Cerachipteria fusiger</i> Mich. 1957	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Всего видов	7	6	7	7	12	3	8	6	10	6	22	10	15
Всего Oribatei, экз./100 см <sup>2</sup>	9	14	12	28	41	6	17	33	40	25	187	20	57
Mesostigmata													
<i>Asca aphidioides</i> (L. 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	–	–
<i>Gamasellus tuvinycus</i> Davydova 1982	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	1	1	–
<i>G. tundriensis</i> Davydova 1982	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Zerconopsis</i> sp.	–	–	–	–	–	2	–	–	1	–	–	–	–
<i>Zercon acanticus</i> Blaszkak 1978	–	–	–	–	–	1	–	–	39	–	–	5	–
<i>Zercon</i> sp. (дейтонимфы)	–	–	–	–	–	–	–	–	22	–	–	–	–
<i>Epicrius</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sejus</i> sp.	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Veigaia</i> sp. (дейтонимфы)	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
Всего видов	–	–	2	–	1	2	–	1	5	–	2	2	1
Всего Mesostigmata, экз./100 см <sup>2</sup>	–	–	2	–	1	3	–	1	68	–	2	6	1
Всего Prostigmata, экз./100 см <sup>2</sup>	11	17	26	90	4	5	16	14	185	95	10	60	10

Анализ географического распространения лишайников<sup>1</sup>, приведенных в работе, показал, что в лесных фитоценозах преобладают бореальные виды (7 видов) с широкими плурирегиональными и голарктическими типами ареалов. Кроме того, *Peltigera aphthosa* и *Cladonia amaurocraea* – гипоарктомонтанные виды, приуроченные, как правило, к верхним уровням лесного пояса. *Cladonia chlorophaea* – монтанный лишайник, а *Flavopunctelia soredica* – неморальный. Что же касается лишайников петрофитной степи, то виды степного элемента здесь составили несколько менее 40% (3 вида), *Leptogium saturninum* и *Cladonia ruxidata* являются монтанными, *Parmelia sulcata* – бореальным, *P. saxatilis* – гипоарктомонтанным, а *Rhizoplaca chrysoleuca* – арктоальпийским видами. Наличие в степях Тувы бореальных, монтанных, гипоарктомонтанных и арктоальпийских лишайников подтверждает точку зрения некоторых исследователей Южной Сибири (Крашенинников, 1954) и Монголии (Голубкова, 1983) о ярком проявлении в горных степях этих регионов реликто-

вых признаков “плейстоценового флористического комплекса”.

*Особенности комплекса микроартропод в лишайниковых консорциях Тувы*

Учитывая специфику распределения групп микроартропод по лишайниковым консорциям, целесообразно сначала рассмотреть их отдельно, а затем охарактеризовать комплекс в целом.

**К о л л е м б о л ы.** Всего в лишайниковых консорциях северного макросклона хребта Восточный Танну-Ола обнаружено 45 видов коллембол из 27 родов и девяти семейств. Среди них семь видов оказались новыми для науки, в том числе *Folsomia continentalis* sp. n. (Dunger, Potapov, 2000), *F. palaeartica* sp. n. (Potapov, Babenko, 2000), *Cryptopygus tribasiosetis* sp. n. (Потапов, Стебаева, 1999), *Hypogastrura (Mucrella) yoshiana* sp. n. (Babenko, 2000). Поскольку исследовались лишайники разных жизненных форм из двух контрастных экосистем (петрофитной степи и лесов), набор обнаруженных коллембол довольно разнообразен. В целом наиболее разнообразны представители семейств Isotomidae (6 родов, 13 видов), особенно из рода *Folsomia*, и Neanuridae (5 родов, 8 видов), а также типично почвенные формы из семейства Onychiuridae (4 рода, 6 видов), однако полностью

<sup>1</sup> Классификация ареалов лишайников приводится по данным Седельниковой (1990), для микроартропод использована система Городкова (1983, 1992), однако, ввиду слабой изученности ареалов большинства видов, эти сведения ориентировочны.

отсутствуют Tullbergiinae. Семейства Entomobryidae, Нурогастриды, Томоцериды представлены 3–5 видами из 2–4 родов. Из слитнобрюхих коллембол под лишайниками в Туве обитают лишь мелкие подстилочные и почвенные формы из родов *Sphaeridia*, *Sminthurinus*, *Megalothorax*, более крупные обитатели травостоя отсутствуют.

Среди отмеченных видов коллембол значительная часть, по-видимому, должна быть отнесена к центральнопалеарктическим видам (южно-сибирским, сибирско-монгольским и др.), связанным в своем распространении с Алтае-Саянской системой, южными районами Сибири и Северной Монголией. Таковы *Proisotoma beckeri*, *Isotoma (Parisotoma) longa*, *Folsomia sparsosetosa*, *Anurophorus orientalis*, *Tomocerus sibiricus*, *Vertagopus laricis*, *Xenylla erzinica* и, вероятно, часть новых видов (см. табл. 1–2). Отдельные виды, например *Drepanura kirgistica*, тяготеют к среднеазиатско-сибирским степным территориям вплоть до приполярных степей Якутии (Берман и др., 1979). Только 34% видов принадлежит к числу широкораспространенных с голарктическими или палеарктическими ареалами (*Isotoma viridis*, *I. (Parisotoma) notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *Lepidocyrtus violaceus*, *Micranurida pygmaea*, *Sphaeridia pumilis*, *Megalothorax minimus*, *Sminthurinus aureus* и др.).

Различия в комплексах коллембол, заселяющих лишайники в степи и в лесу, достаточно четкие. В целом под семью видами лишайников в степи обнаружено 19 видов коллембол, причем 3 из них [*H. (Mucrella) yoshiana* sp. n., *Folsomia continentalis* sp. n., *F. sparsosetosa*] не встречены в лесах. Следует отметить полное отсутствие под лишайниками в степи ксерофильных видов из родов *Xenylla*, *Uzelia*, *Tuvia*, так характерных для горных степей южного макросклона хребта Танну-Ола. Правда, в небольшом количестве виды рода *Xenylla* встречаются под лишайниками в лесах. Наиболее бедные группировки коллембол (1–4 вида) выявлены в степи под накипными лишайниками на скалах (табл. 1). Под листоватыми лишайниками здесь же обитают уже 15 видов коллембол при колебаниях от 3 до 12 в разных лишайниковых консорциях. Наибольшее число видов отмечено под *Parmelia saxatilis*. Достаточно хорошо заселен коллемболами (8 видов) и кустистый лишайник *Cladonia ruxidata*, растущий на почве у подножия скал. Из 19 видов коллембол, заселяющих лишайниковые консорции в петрофитной степи, только 7 имели численность 10 и более экземпляров на 100 см<sup>2</sup> и лишь *Proisotoma cf. ananevae* встречался практически под всеми лишайниками, образуя явные скопления под *Lecanora argopholis*, *Xanthoparmelia somloënsis* и *Cladonia ruxidata* (см. табл. 1). На его долю приходилось 26.7% всех особей от их суммарного числа под лишайниками в степи, индекс встречаемости был также высок – 85%. Из

остальных шести видов коллембол только *Folsomia continentalis* sp. n. был обильным под двумя листоватыми лишайниками, другие образовывали скопления лишь в одной консорции, что указывает на их высокую топическую избирательность. Еще 12 видов имели низкую численность и встречались под 1–3 видами лишайников.

В лесах под лишайниками, принадлежащими к 11 видам, обнаружено 42 вида коллембол (табл. 2). В целом разнообразие коллембол здесь выше под листоватыми лишайниками, особенно на пнях и почве (максимальное количество 14–18 видов). Обильный в лишайниковых консорциях степи *Proisotoma cf. ananevae* в лесах встречается единично. Заметные скопления образуют здесь 11 более мезофильных и преимущественно лесных видов коллембол: *I. (Desoria) gr. violacea*, *I. (Parisotoma) notabilis*, *Folsomia palaeartica*, *Choreutinuella inermis*, *Anurophorus orientalis*, *Vertagopus laricis* и др. Из них только первый заселяет большинство видов лишайников, образуя скопления под четырьмя из них. *Folsomia palaeartica* явно предпочитает виды рода *Peltigera*, растущие на пнях и почве, а подстилочный *Tomocerus minutus* – напочвенные лишайники родов *Peltigera* и *Cladonia*. Остальные 8 видов коллембол образуют локальные скопления под одним видом лишайника. Под одинаковыми видами лишайников на стволах и пнях листоватых скопления образуют разные виды коллембол. (То же характерно и для панцирных клещей). Довольно большая группа видов (19) имела под лишайниками в лесах низкую численность (1–3 экз/100 см<sup>2</sup>), из них 10 видов обнаружены только под одним видом лишайников.

В спектре жизненных форм коллембол в лишайниковых консорциях района исследований высока доля верхнеподстилочных форм: она максимальна под накипными лишайниками в степи (95.6%), стабильно высока под листоватыми – на стволах (51%), под кустистыми – на стволах и пнях листоватых (58%). Наибольшая доля кортицикольных форм (*Anurophorus orientalis*, *Vertagopus laricis*) также отмечена на стволах и пнях (35.5 и 57.7%, соответственно), но под листоватыми лишайниками. Четко выражено увеличение доли нижнеподстилочных форм под напочвенными лишайниками: в степи до 10.1%, в лесу до 27.1–43.8%, причем в степи за счет *Anurida cf. confinis*, а в лесу – *I. (P.) notabilis*, *T. minutus*. Доля подстилочно-почвенных форм была выше под листоватыми лишайниками, а доля верхнепочвенных форм – под кустистыми, достигая максимума на пнях (33%). Для большинства лишайниковых местообитаний характерна очень небольшая доля (0.3–3.1%) глубокопочвенных коллембол. Этот показатель увеличивается лишь под напочвенными лишайниками. Глубокопочвенные Tullbergiinae в комплексе отсутствуют. Таким образом, наблюдается четкая зависимость спектра жизнен-

ных форм коллембол от такового лишайников и мест их произрастания.

**Панцирные клещи.** Всего в лишайниковых консорциях района исследований обнаружено 44 вида орибатид из 22 семейств и 38 родов. Набор таксонов надвидового ранга у орибатид шире, чем у коллембол. Большинство родов представлены одним–двумя видами, а большинство семейств – одним–двумя родами. Более двух родов отмечено только среди Oribatulidae, Naplozetidae, Ceratozetidae и в наиболее богато представленном семействе Oppiidae (см. табл. 1 и 3).

По имеющимся данным (Кривоуцкий и др., 1995) примерно 73% видов орибатид, отмеченных под лишайниками в районе исследований, имеют широкие ареалы: это такие космополиты, как, например *Tectocephus velatus*, *Oribatula tibialis*, *Quadroppia quadricarinata*, голаркты (*Liochthonius lapponicus*, *Camisia horrida*, *Oppiella neerlandica*, *Oribatula pallida*) и транспалеаркты (*Liochthonius sellnicki*, *L. neglectus*, *Protoribates minimus*). В то же время *Lepidozetes chernovi*, *Diapterobates reticulatus*, *Mycobates bicornis*, *Siberemaeus elongatus* и ряд других известны пока лишь из азиатской части Палеарктики.

Несмотря на более низкое видовое разнообразие орибатид под лишайниками в петрофитной степи по сравнению с лесом, их средняя численность в этих контрастных местообитаниях приблизительно одинакова (37–38 экз/100 см<sup>2</sup>). Однако наблюдается очень большой разброс в показателях видового разнообразия и численности в зависимости от местообитания, жизненной формы и вида лишайников.

В петрофитной степи отмечено 24 вида орибатид, причем слабее других заселены накипные лишайники. Так, под *Lecanora argopholis* обнаружено всего 5 видов при низкой численности (см. табл. 1). Значительно богаче население под листоватыми лишайниками (6–10 видов и 9–52 экз/100 см<sup>2</sup>) и еще богаче под кустистым лишайником *Cladonia pyxidata*, растущим на почве (13 видов и 101 экз/100 см<sup>2</sup>). При анализе распределения орибатид по лишайниковым консорциям в степи выявляются те же типы избирательности, что и в лесной экосистеме. Есть виды с широким спектром распределения и слабой избирательностью (*Liochthonius sellnicki*, *Tectocephus velatus*), другие при широком спектре распределения проявляют видоспецифичное предпочтение. Так, *Graptoppia nukusia* предпочитает кустистый лишайник *Cladonia pyxidata*, а *Moritzoppia keilbachi* и *Punctoribates minimus* – тот же вид и листоватый лишайник *Parmelia saxatilis*. Имеются также виды, концентрирующиеся в единственной лишайниковой консорции (например, *Simkinia montana* – под *C. pyxidata*). В целом в степи явные агрегации отмечены только у четырех видов орибатид. Вместе с тем 15 видов встре-

чены лишь в 1–2 лишайниковых консорциях при численности, не превышающей 1–3 экз/100 см<sup>2</sup>.

В лесах под лишайниками обитает 41 вид орибатид. Листоватые лишайники заселены 6–7 видами на стволах деревьев и 6–10 – на пнях, в зависимости от вида лишайника (табл. 3). Их численность в этих местообитаниях колеблется в пределах 9–28 экз/100 см<sup>2</sup> на стволах и 25–40 экз/100 см<sup>2</sup> на пнях. Несколько выше разнообразие и обилие орибатид под напочвенными листоватыми лишайниками (15 видов, 57 экз/100 см<sup>2</sup>). Разброс в показателях разнообразия и численности орибатид в кустистых лишайниках шире: 3–12 видов на стволах деревьев и до 22 – на пнях, при численностях 6–41 и 187 экз/100 см<sup>2</sup>, соответственно. Последняя величина (под *Cladonia chlorophaea*, на пнях) в несколько раз превышает численность в других лишайниковых консорциях, под тем же видом лишайника на стволах деревьев численность орибатид на порядок ниже.

Распределение панцирных клещей по видам лишайников в лесу, как и в степи, демонстрирует разную степень их избирательности. Некоторые виды заселяют широкий спектр лишайников. Так, *Ceratoppia asiatica*, *Suctobelbella* sp., *Graptoppia nukusia*, *Oribatula pallida*, *Diapterobates reticulatus* заселяют по 4–6 консорций в разных местообитаниях при низком обилии. Виды другой группы при столь же широком спектре заселения образуют локальные скопления под отдельными видами лишайников. К ним относятся: *Liochthonius sellnicki*, заселяющий 11 лишайниковых местообитаний, но имеющий повышенную численность под *Evernia mesomorpha* на стволах деревьев; *Liochthonius simplex*, предпочитающий *Parmelia sulcata*, *Flavopunctelia soledica* и *Cladonia chlorophaea* на пнях; *Birsteinia perlongus* и *Tectocephus velatus*, предпочитающие последний вид лишайника; *Mycobates bicornis*, предпочитающий *Peltigera polydactylon*. Третья группа орибатид явно концентрируется под определенными лишайниками, практически игнорируя другие или встречаясь там единично. Таковы *Oppiella neerlandica*, *Moritzoppia keilbachi* и *Punctoribates minimus* (концентрируются под *Cladonia chlorophaea* на пнях), *Zygoribatula cognata* (под *Evernia mesomorpha*). В целом под лишайниками в лесах агрегации отмечены у восьми видов панцирных клещей, вместе с тем 22 вида малочисленны и встречаются лишь в 1–3 лишайниковых консорциях.

При сравнении видового состава и обилия орибатид, населяющих одни и те же виды лишайников на стволах деревьев и на пнях, бросается в глаза почти полное их несовпадение. Так, под *Parmelia sulcata*, *Flavopunctelia soledica* и *Cladonia chlorophaea* лишь отдельные виды представлены в обоих местообитаниях. Обычно орибатиды, обильные в одном, либо отсутствуют, либо мало-



численны в другом из них; в целом население орибатид значительно богаче на пнях, чем на стволах. Таким образом, видоспецифическая избирательность панцирных клещей по отношению к лишайникам принципиально зависит от конкретного местообитания в экосистеме.

Морфо-экологические типы панцирных клещей (по: Криволуцкий, 1965) представлены в лишайниковых консорциях Тувы неравноценно. Наиболее многочисленны неспециализированные обитатели нижних слоев подстилки и верхних слоев собственно почвы, а также мелкие обитатели почвенных скважин. Значительно беднее поверхностно-почвенные обитатели и практически отсутствуют крупные виды, способные к самостоятельному прокладыванию ходов в почве.

Мезостигматические клещи. Всего в лишайниковых консорциях Тувы выявлено 11 видов свободноживущих мезостигматических клещей из 8 родов; лишь *Asca*, *Gamasellus* и *Zercon* представлены двумя видами, остальные – одним. Из указанных в табл. 1 и 3 *Asca bicornis*, *A. aphidioides* и *Hypoaspis kargi* имеют очень широкое распространение (транспалеаркты и голаркты). Обнаруженный под лишайниками в елово-лиственничном лесу *Gamasellus tundriensis* широко распространен в тундрах (от Ямала до Чукотки) и лесной зоне Западной Сибири (Давыдова, Никольский, 1986). В то же время значительная часть видов связана в своем распространении с южными территориями. Так, клещи рода *Zercon* (*Z. acanticus*, *Z. amphibolus*) известны пока только из Тувы и Монголии. Описанный из Тувы *Gamasellus tuvincus* широко распространен в горах юга Сибири и является массовым видом в некоторых степных ландшафтах Тувы (Давыдова, 1982).

В петрофитной степи под лишайниками обнаружено всего 5 видов мезостигматических клещей, из них только *Gamasellus tuvincus* и *Zercon acanticus* достигают численности в 6–8 экз/100 см<sup>2</sup>, остальные виды единичны. В отличие от других групп микроартропод, мезостигматические клещи не обнаружены под накипными и некоторыми листоватыми лишайниками (см. табл. 1).

В лесах под лишайниками обитает 9 видов, но из них только виды рода *Zercon* достигают значительной численности, образуя явные скопления (21–39 экз/100 см<sup>2</sup>) под листоватым лишайником *Peltigera polydactylon* на пнях. Именно эти гамазиды – (преимущественно мицетофаги) были представлены в нашем материале не только имагинальной фазой развития, но и прото- и дейтонимфами. По-видимому, весь цикл развития этих клещей протекает в лишайниковых консорциях, тогда как другие мезостигматические клещи – активные и быстро передвигающиеся хищники – лишь эпизодически посещают лишайники в поисках жертв, отдавая явное предпочтение лесной

или степной подстилке. Несмотря на небольшое видовое разнообразие мезостигматических клещей, выражена специфика их комплексов, заселяющих лишайники в двух контрастных экосистемах (см. табл. 1 и 3).

Обнаруженные виды родов *Gamasellus* и *Veigaia* – обитатели верхних слоев подстилки – представляют собой активных и быстро бегающих хищников средних и крупных размеров. Они могут достигать высокой численности в лесной подстилке, однако под лишайниками она не превышает 2–6 экз/100 см<sup>2</sup>. Достаточно обильные под лишайниками на пнях и почве среднеразмерные *Zerconidae* принадлежат к обитателям нижних слоев подстилки, они обычно доминируют в некоторых степных и горно-лесных ландшафтах Тувы (Давыдова и др., 1980). Мелкие обитатели поверхности почвы и нижних слоев подстилки – *Asca aphidioides*, *A. bicornis*, *Hypoaspis (Geolaelaps) kargi* под обследованными лишайниками малочисленны.

Соотношение групп микроартропод. В обеих рассмотренных экосистемах неравномерность распределения микроартропод зависит как от жизненной формы лишайников, так и мест их локализации. В степи минимальная численность (30–47 экз/100 см<sup>2</sup>) отмечена под накипными, существенно повышаясь (до 294–313 экз/100 см<sup>2</sup>) под некоторыми листоватыми или кустистыми лишайниками. В лесах средняя численность микроартропод на стволах лиственниц (62 экз/100 см<sup>2</sup>) была в несколько раз меньше, чем под лишайниками, растущими на почве и пнях. Повышенная численность микроартропод отмечена на стволах лишь под листоватым лишайником *Flavopunctelia soledica* за счет высокой численности клещей, максимальная численность в лесах обнаружена под лишайниками, растущими на пнях лиственниц.

Доля коллембол в комплексе микроартропод на скалах в степи была максимальной под некоторыми накипными лишайниками (под *Lecanora argopholis* – до 80%), а под листоватыми колебалась в пределах 55–66%. Под лишайниками в лесах эта доля была значительно ниже (13.2%–50%), повышаясь (до 65.5%) лишь под напочвенным *Peltigera aphthosa*. Доля панцирных клещей под лишайниками в степи колебалась в пределах 15–40%, в лесу была значительно выше (в среднем 30%), с максимумом (60–73%) под кустистыми лишайниками *Cladonia chlorophaea* и *Evernia mesomorpha*. Максимальная доля свободноживущих мезостигматических клещей под лишайниками в степи составляла 2.4–3.4%, а в лесу обычно не превышала 5% от общей численности микроартропод, повышаясь до 18.6% лишь под листоватым лишайником *Peltigera polydactylon* на пнях, за счет видов рода *Zercon*. Также достаточно высокой была доля этих клещей под кустистым лишайником *Us-*

*tea subfloridana* при невысокой численности всех групп микроартропод. Доля прочих, в основном простиجماتических клещей под лишайниками в районе исследований была значительной: в степи она составляла 15–33%, в лесу размах колебаний был шире (от 3 до 66%), причем в 4-х лишайниковых консорциях (под *Hypogymnia physodes*, *Floropunctelia soledica*, *Peltigera polydactylon*, *Cladonia amaurocraea*) их процент был особенно высок (38–66%). В целом в комплексе микроартропод под лишайниками в степи численно преобладали коллемболы, в более мезофитных условиях лесов нагнала доля клещей всех групп. Суммарная численность коллембол под всеми обследованными лишайниками в степи в 2 раза превышала такую клещей (различия с орибатидами были в 3.5 раза). Кроме того, под лишайниками в степи большее число видов коллембол (7) образовывали скопления, по сравнению с панцирными клещами; в 3 раза выше была и средняя численность в этих скоплениях. Численное преобладание коллембол, вероятно, отражает определенную сезонную динамику и большую скорость размножения этой группы в благоприятных, очень влажных условиях во время отбора проб. В то же время суммарное видовое богатство коллембол под лишайниковым покровом в степи ниже, чем у панцирных клещей (19 видов против 24). В лесных экосистемах различия в видовом разнообразии этих двух групп микроартропод сглаживаются (41 и 42 вида).

Фаунистическое сходство группировок, обитающих под лишайниками в степной и лесной экосистемах, наибольшее у *Oribatei* (48%), меньшее у *Collembola* (34%) и минимальное у *Mesostigmata* (18%), что указывает на нарастание специфичности группировок в указанном ряду. В лесах сходство группировок панцирных клещей, заселяющих лишайники на стволах и пнях, выше (59%), чем у коллембол (46%). Соответствующие величины для лишайниковых консорций на пнях и почве равны 40% и 23%, соответственно, что свидетельствует о более дифференцированном распределении коллембол по местообитаниям в ряду почва–пни–стволы.

В целом уровни разнообразия коллембол в лишайниковых консорциях степи очень низкие (индекс Шеннона –  $H'$  от 0 до 0.7) и повышаются лишь под *Cladonia pyxidata* на почве и *Parmelia saxatilis* на скалах (1.42 и 1.05, соответственно); в лесной экосистеме максимальные значения индекса Шеннона отмечены под листоватыми лишайниками рода *Peltigera* на пнях и почве ( $H' = 2.22$ – $2.23$ ). Разнообразие панцирных клещей в целом выше, чем у коллембол: под лишайниками в степи  $H'$  колеблется от 1.46 до 1.92, в лесу – от 1.16 до 2.16. Как правило, наибольшее разнообразие группировок коллембол и панцирных клещей отмечено под одними и теми же видами лишайников. Разнообразие мезостигматических клещей

под лишайниками низкое:  $H'$  всюду не выше единицы.

У коллембол и панцирных клещей под лишайниками в степи четко выражена тенденция значительного увеличения разнообразия и обилия в ряду: накипные–листоватые–кустистые–напочвенные лишайники. В лесных экосистемах аналогичная тенденция наблюдается под листоватыми лишайниками в ряду: стволы–пни–почва; под кустистыми лишайниками максимальное разнообразие и численность микроартропод отмечается на пнях.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Состав группировок микроартропод в лишайниковых консорциях отражает прежде всего их региональную и ландшафтно-зональную приуроченность. В северных районах, например, под мохово-лишайниковыми коврами на скалах беломорских островов (Бызова и др., 1986), общая численность микроартропод значительно выше (до 896 экз/100 см<sup>2</sup>), а их разнообразие (63–78 видов) сопоставимо с разнообразием в районе наших исследований. В комплексе численно преобладают панцирные клещи (64.3%), доля коллембол не превышает 33%, а прочих клещей – 2.7%. Среди микроартропод здесь доминируют совершенно другие виды и рода (*Tetracanthella wahlgreni* L. 1911, виды рода *Carabodes*), нежели в Туве. В других приморских районах в число доминантов тоже входят виды рода *Carabodes* [*C. marginatus* (Michael 1884)], а также ксерофильные виды родов *Anurophorus* и *Xenylla* (Ниemi, Вилкамаа, 1988; Бязров, Мелехина, 1992). В более южных районах, в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья сохраняется доминирующая роль панцирных клещей в комплексе микроартропод (63 вида орибатид, 18 видов коллембол), однако состав доминантов расширяется, усиливается концентрация отдельных видов под лишайниками, произрастающими на деревьях хвойных пород. Под отдельными лишайниками высока доля энтомобриоморфных коллембол (Бязров и др., 1971).

На скалах Южного Урала наблюдается усложнение комплексов микроартропод и увеличение доли панцирных клещей при переходе от накипных лишайников к коврам листоватых. Среди клещей продолжают доминировать виды рода *Carabodes*, среди коллембол – кортицикол *Xenylla maritima* Tullb. 1869 (Стебаев, 1963). Круглогодичные исследования коллембол – обитателей эпифитных лишайников в мягких условиях Бельгии (Andre, 1983) показали, что доля коллембол в комплексе микроартропод не превышает 38.3% (24 вида под 18 видами лишайников) и лишь треть видов являются постоянными обитателями. Наблюдается явное предпочтение видами рода *Xenylla* листоватых лишайников, а подстилочными *Entomobrya nivalis* (L. 1758) и *Orchesella cincta*

(L. 1758) листоватых и кустистых. Четко прослеживается связь с местообитанием и сезоном года. Часть видов коллембол встречается под лишайниками только зимой.

Группировки коллембол под лишайниками на хребте Восточный Танну-Ола оказались весьма сходными с таковыми в территориально близком районе Тувы (юго-западная часть нагорья Сангилен, хребет Хорумнуг-Тайга, долинный лиственнично-еловый лес): общими оказались 23 вида ( $K_j = 38\%$ ), хотя имеются и региональные различия. В частности *H. (Mucrella) yoshiana*, образующая агрегации в петрофитной степи, замещается под лишайниками второго, более южного района, на *Hypogastrura socialis* и *H. (Ceratophysella) sigillata*; *Proisotoma* cf. *ananevae* – на *Proisotoma stebayevae*, *Xenylla erzinica* – на *X. martynovae* и т.д. (Стебаева, Седельникова, 1999). При сравнении населения коллембол под лишайниками только в лесных экосистемах этих двух районов видовое разнообразие оказалось одинаковым, однако в несколько более влажных условиях долинных лиственнично-еловых лесов хребта Хорумнуг-Тайга большее число видов коллембол образуют локальные скопления (14 против 11). При этом существенно (от двух до девяти) увеличивается число видов, образующих агрегации с высокой численностью (35–100 экз/100 см<sup>2</sup>). Среди видов коллембол, образующих скопления под лишайниками, в обоих районах преобладают Isotomidae (7–8 видов), в долинных лесах к ним добавляются виды семейств Hypogastruridae (3), Onychiuridae (2) и Neanuridae (1). Наиболее равномерно лишайники в обоих районах заселяет только *Isotoma (Desoria)* gr. *violacea*, но и у этого вида уровень агрегированности в долинных лесах выше. Увеличение привлекательности отдельных видов лишайников (*Peltigera canina*) и как следствие – увеличение численности в локальных скоплениях коллембол во втором районе, возможно, объясняется произрастанием лишайников совместно со мхами и образованием таким образом более разнообразной экологической ниши. Состав группировки коллембол под одним и тем же видом лишайника (*Cladonia chlorophaea*) определяется регионом (или ландшафтом), экосистемой и подстилающим субстратом (сравни Стебаева, Седельникова, 1999 и данное сообщение).

В континентальных условиях в лесостепном Хангае (Монголия), при обследовании сходного числа лишайниковых консорциев (15) выявлено значительно меньше видов коллембол, чем в районе исследований (25 вместо 45). Под одинаковыми лишайниками в обоих районах сохраняется близкий уровень численности коллембол, при снижении их разнообразия в Монголии; в ряде случаев (под *Leptogium saturninum*) наблюдается и снижение численности (сравни Бязров и др., 1976). В то же время наиболее обычные под ли-

шайниками Монголии коллемболы родов *Anurophorus* и *Vertagopus* отмечены и под лишайниками на хребте Танну-Ола. Доминирующей под лишайниками на скалах в Хангае *Proisotoma stepposa* Martynova 1975 сменяется в районе исследований *Proisotoma* cf. *ananevae*, распространенным к северу вплоть до Назаровской котловины (Красноярский край). Вид не отмечен однако в горных степях южного макросклона хребта Танну-Ола и под лишайниками хребта Хорумнуг-Тайга (Стебаева, Седельникова, 1999). В целом в комплексах коллембол лишайниковых консорциев в Монголии значительно больше ксерофильных видов коллембол, особенно из родов *Xenylla*, *Uzelia* и др., а также значительно меньше или совсем отсутствуют подстилочно-почвенные и почвенные формы. Последние характерны для лишайниковых консорциев хребта Танну-Ола, и их отсутствие может быть следствием как большей ксерофитизации сообществ в Монголии, так и того, что в Туве обследовались не только эпифитные лишайники, но и растущие на пнях и почве.

В лишайниковых консорциях Танну-Ола богаче, чем в Монголии, и фауна панцирных клещей (44 вида против 32, соответственно); всего же для Монголии приводится 61 вид (Голосова, 1982). Общими с Монголией оказались 7 видов, из которых *Tectocephus velatus*, *Birsteinus perlongus*, *Quadropia quadricarinata*, *Schelorbates laevigatus* отмечены там и под лишайниками, а *Liochthonius sellnicki*, *Platynoethrus peltifer* и *Liebstadia similis* – в лесах и на лугах, причем *T. velatus* проникает до крайнеаридных пустынь Монголии (Криволицкий и др., 1995). Группировки панцирных клещей лишайниковых консорциев этих двух районов сближаются также малой численностью (Голосова, 1982) видов рода *Carabodes*.

В исследованном нами материале встречаются виды и рода орибатид, являющиеся типичными обитателями лишайников в разных географических регионах, например *Eremaeus oblongus*, *Zygoribatula propinqua*, виды родов *Phauloppia*, *Carabodes* (Andre, 1984; Тарба, 1992; Мелехина, 1999). Однако большинство выявленных видов панцирных клещей не связано с лишайниковыми консорциями жестко и мигрирует в них из других местообитаний. Близкие с Тувой показатели видового разнообразия орибатид отмечены для лишайниковых местообитаний на деревьях и скалах Бельгии и Абхазии (Andre, 1984; Тарба, 1992). Вместе с тем соотношение морфо-экологических типов орибатид, характерное для исследованных лишайниковых консорциев Тувы, встречается не всегда. Например, в Абхазии половину населения орибатид, обитающих на эпифитных лишайниках, составляют поверхностные формы (Тарба, 1992), слабо представленные в Туве. Вероятно, это определяется специфичностью оригинальных фаун и условиями конкретных местообитаний.

Комплекс свободноживущих мезостигматических клещей лишайниковых консорциев хребта Танну-Ола существенно беднее, чем в степях и лесах Тувы, для которых приводилось 40 и 69 таксонов, соответственно (Давыдова и др., 1980). Так из десяти видов рода *Hypoaspis*, характерных для тепей Тувы, только один встречен под лишайниками. По-видимому, пресс хищников из числа мезостигмат под лишайниками сильно ослаблен.

Таким образом, по мере нарастания континентальности и аридизации происходят закономерные изменения в структуре комплекса микроартропод, заселяющих лишайниковый покров: снижается общая численность, увеличивается доля видов, имеющих азиатское распространение, наблюдается широкое викарирование в пределах югов или более крупных таксонов, нарастает видоспецифичность группировок, связанных с лишайниками степей.

Как и в других регионах (Бязров и др., 1971; Anre, 1983, 1984; Тарба, 1992), в лишайниковых консорциях Танну-Ола наблюдается зависимость распределения микроартропод от типа экосистемы, жизненной формы и мест произрастания лишайников. Вместе с тем адаптации отдельных групп микроартропод к лишайниковому покрову различны. Значительное фаунистическое разнообразие и наличие достаточно четко выраженных скоплений микроартропод под определенными видами лишайников позволяет рассматривать лишайниковые консорции как важную нишу для поддержания биоразнообразия ландшафта.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны рецензенту за целый ряд конструктивных советов, а также коллегам М.Б. Потапову и А.Б. Бабенко за помощь в идентификации ряда таксонов коллембол.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (99-04-48163 и 99-04-48871).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д.И., Мартынова Е.Ф., Челноков В.Г., 1979. Ногохвостки (Collembola) приполярных степей Северо-Востока СССР (Фауна и население). Владивосток – Магадан. ВИНТИ. Деп. № 1161 – 79.
- Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г. и др., 1986. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандакшского заповедника. М.: Наука. 310 с.
- Бязров Л.Г., 1988. Беспозвоночные животные в эпифитных лишайниках разных жизненных форм в лесах Подмосковья. М.: Наука. С. 149–154.
- Бязров Л.Г., Мартынова Е.Ф., Медведев Л.Н., 1976. Ногохвостки (Collembola) в лишайниковых синузидях Хангая (МНР) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 81. Вып. 3. С. 66–73.
- Бязров Л.Г., Медведев Л.Н., Чернова Н.М., 1971. Лишайниковые консорции в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука. С. 252–270.
- Бязров Л.Г., Мелехина Е.Н., 1990. Лишайники как среда обитания панцирных клещей // VI Всес. совещ. по проблемам теорет. и прикладн. акарологии. Тез. докл. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 153. – 1992. Панцирные клещи в лишайниковых консорциях Северной Скандинавии (на примере Ворангер-Фьорда) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 97. Вып. 3. С. 73–79.
- Голубкова Н.С., 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука. 248 с.
- Голосова Л.Д., 1982. К вопросу о панцирных клещах (Oribatei) Монголии // Экология животных и фаунистика. Тюмень. С. 3–6.
- Городков К.Б., 1983. Типы распространения двукрылых гумидных зон Палеарктики // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. Л.: Наука. С. 26–33. – 1992. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). С.-Петербург. С. 45–56.
- Давыдова М.С., 1982. Клещи Северной Азии. Новосибирск: Наука. 86 с.
- Давыдова М.С., Никольский В.В., 1986. Гамазовые клещи Западной Сибири // Новосибирск: Наука. 123 с.
- Давыдова М.С., Никольский В.В., Белова О.С., Дударева Г.В., 1980. Клещи Parasitiformes Тувы // Паразитические насекомые и клещи Сибири. Новосибирск: Наука. С. 121–140.
- Крашенинников И.М., 1954. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Географические работы. М.: Географгиз. С. 214–263.
- Криволицкий Д.А., 1965. Морфо-экологические типы панцирных клещей // Зоол. журн. Т. 46. № 8. С. 1168–1181.
- Криволицкий Д.А., Лебрен Ф., Кунст М. и др., 1995. Панцирные клещи: Морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C.L. Koch 1839. М.: Наука. 224 с.
- Мелехина Е.Н., 1999. Экология, биоразнообразие и использование в биоиндикации панцирных клещей – обитателей лишайников // Автореф. дис ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 20 с.
- Ниemi P., Вилкамаа П., 1988. Микроартроподы, обитающие на двух видах лишайников прибрежных скал Финского архипелага // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. С. 145–148.
- Окснер А.Н., 1974. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Л.: Наука. 283 с.
- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 284 с.
- Потапов М.Б., Стебаева С.К., 1999. Новые виды рода *Cryptopygus* (Collembola, Isotomidae) с юга Запад-

- ной и Средней Сибири // Зоол. журн. Т. 78. Вып. 11. С. 1364–1367.
- Седельникова Н.В., 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск: Наука. 182 с. – 1997. Первопоселенцы (лишайники и мхи). Новосибирск: КОЦ “Мост”. 58 с.
- Стебаев И.В., 1963. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала // Pedobiologia. Bd. 2. P. 265–309.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., 1992. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журн. общ. биол. Т. 53. № 5. С. 715–729.
- Стебаева С.К., Седельникова Н.В., 1999. Население коллембол (Hexapoda, Collembola) лишайниковых консорциев нагорья Сангилен // Сибирский экол. журн. № 5. С. 509–513.
- Стриганова Б.Р., 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 243 с.
- Тарба З.М., 1992. Микроартроподы скальных и эпифитных лишайников Абхазии // Вестник зоологии. № 2. С. 10–14.
- Типы лесов гор Южной Сибири, 1980. Новосибирск: Наука. Сиб. отд. 334 с.
- Andre N.M., 1983. Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 2. Collembola // Pedobiologia. Bd. 25. S. 272–278. – 1984. Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 3. Oribatida // Acarologia. Bd. 25. 4. P. 385–395.
- Babenko A.B., 2000. *Hypogastrura (Mucrella) yoshiana* (Collembola, Hypogastruridae), a new species from the Tuva steppe (Southern Siberia) // Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. V. 29. P. 99–102.
- Lawrey J.D., 1980. Calcium accumulation by lichens and transfer to lichen herbivores // Mycologia. V. 72. P. 586–594.
- Pike L.N., 1978. The importance of epiphytic lichens in mineral cycling // Bryologist. V. 81. P. 247–257.
- Potapov M.B., Babenko A.B., 2000. Species of the genus *Folsomia* (Collembola, Isotomidae) of northern Asia // Eur. J. Entomol., V. 97. P. 51–74.
- Potapov M., Dunger W. A redescription of *Folsomia diplophthalma* (Axelson, 1902) and two new species of the genus *Folsomia* from continental Asia // Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz. Bd. 72. Hf. 1. S. 59–72.
- Rusek J., 1975. Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina // Pedobiologia. Bd. 15. S. 299–308.
- Seyd E.L., Seaward M.R.D., 1984. The association of oribatid mites with lichens // Zool. J. Linn. Soc. V. 80. № 4. P. 369–420.
- Trave J., 1963. Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles // Vie et milieu, Suppl. 14. S. 1–267.

## MICROARTHROPOD COMMUNITIES UNDER LICHENS IN THE EASTERN TANNU-OLA RIDGE (TUVA)

S. K. Stebaeva<sup>1</sup>, N. V. Sedel'nikova<sup>2</sup>, V. S. Andrievsky<sup>3</sup>, I. I. Volonikhina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091

<sup>2</sup>Central Siberian Botanical Garden, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630090

<sup>3</sup>Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630000

Forty-five species of Collembola, 44 species of oribatid mites, and 11 species of mesostigmatid mites were found on 17 species of lichens in the petrophyte steppe and spruce-larch forests of the northern macroslopes of the eastern Tannu-Ola Ridge (Tuva, Russia). Under lichens of the steppe ecosystem the microarthropod complex is dominated by collembolans, in forests the share of various groups of mites increases. The diversity and abundance of microarthropods are related to habitat, lichens life form, and the substrate that they occupy. The regional specific features of lichen complexes and their microarthropod communities are discussed.