

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКОВ (ARANEI) СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

И.О. Камаев

Вертикальная структура населения пауков сосновых лесов Республики Марий Эл изучена недостаточно полно. Настоящая работа посвящена исследованию видового состава, обилия и вертикальной структуры пауков, обитающих в сосняках лишайниково-мшистом и брусничном, возраст 32 года. Сбор материала проводился в 2006 году на территории Старожильского лесничества в зоне сотрудничества ГПЗ «Большая Кокшага» методом почвенных ловушек, ручной разборки проб и стряхиванием с деревьев на ткань.

В сосняке лишайниково-мшистом обнаружено 44 вида пауков, в сосняке брусничном отмечено 54 вида. Характерно доминирование пауков семейств Linyphiidae, Gnaphosidae и Lycosidae, что свойственно для семейственного спектра Aranei Республики Марий Эл. В изучаемых сосняках выражена вертикальная структура населения пауков, что обусловлено различиями в видовом составе и структуре доминирования Aranei в каждом ярусе. В целом в данных сообществах наблюдаются сходные тенденции для населения пауков.

Среди напочвенных пауков (герпетобионтов) преобладают представители семейств Lycosidae, Gnaphosidae и Liocranidae. К числу доминантов относится *Pardosa lugubris* (Walck.), составляющий 59% от всех пауков в сосняке брусничном в июне. Отмечены различия динамической плотности и видового состава пауков раннелетнего и осеннего периодов. В сосняке лишайниково-мшистом динамическая плотность Aranei в июне составляет 153 экз./100 лов.-сут., в сентябре – 25. В сосняке брусничном данный показатель для пауков в июне равен 183 экз./100 лов.-сут., в сентябре – 27. В половозрастной структуре напочвенных пауков в июне существенно преобладают самцы (в основном Lycosidae).

Численность пауков в лесной подстилке сосняка лишайниково-мшистого составляет 276,0 экз./м², в сосняке брусничном – 149,3 экз./м². В обоих сообществах многочисленны *Tapinocyba pallens* (O.P.-Cambr.) и *Minyriolus pusillus* (Wider). В половозрастной структуре обильны неполовозрелые особи, в основном за счет представителей семейства Linyphiidae и Lycosidae. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для пауков-дендробионтов, семейственный спектр которых складывается из Linyphiidae, Theridiidae, Philodromidae, Thomisidae. Доминантами являются *Drapetisca socialis* (Sund.), *Theridion* sp., *Philodromus* sp. В половозрастной структуре пауков древесного яруса преобладают неполовозрелые особи.

Пауки населяют самые разнообразные места обитания. Их широкое распространение обусловлено наличием в группе эвритопных и стено-топных видов [5]. Последние являются специфичными видами, так как приспособлены к обитанию лишь на определенном субстрате [5] и в определенных условиях. Наличие таких форм в сообществах во многом характеризует их своеобразие или уникальность. В частности, в литера-

туре отмечены специфические формы, встречающиеся исключительно в сосновых лесах [5]. Они обладают криптической окраской (под цвет коры) и населяют в основном древесный ярус. В большинстве отечественных работ, посвященных биотопическому распределению пауков, указываются видовой состав и обилие *Aranei* только для напочвенного и (или) почвенных ярусов, в том числе и для отдельных сосновых лесов [например, 9, 10, 13, 19, 21]. Более подробно изучено население пауков мшистого (по терминологии авторов) и черничного сосняков в Беларуси [11], при этом исследователи учитывали вертикальное распределение животных в соответствии со структурой фитоценоза.

Сосновые леса занимают 42,5% территории Марийской низменности [4]. Население пауков в сосняках Республики Марий Эл изучалось преимущественно на примере герпетобионтов [1, 6, 8, 12], в меньшей степени исследованы обитатели подстилки [1, 2, 16]. Данные о пауках древесного яруса имеются лишь для сосняка лишайниково-мшистого [7]. Таким образом, прослеживается неравномерность в изученности населения *Aranei* сосновых лесов, хотя видовой состав пауков-дендробионтов существенно отличается от такового напочвенно-почвенного яруса [5, 18]. В то же время от 50 до 80% фауны крон дерева составляют пауки [18]. Это указывает на весьма существенный вклад изучаемой группы в регуляции численности насекомых.

Целью исследования является частичное устранение пробелов в представлении о вертикальной структуре, видовом составе и обилии пауков, обитающих в сосняках лишайниково-мшистом и брусничном Республики Марий Эл.

Материал и методики

В 2006 году нами исследовано население пауков двух типов сосняков: лишайниково-мшистого и брусничного. Изучаемые участки располагались на территории Старожильского лесничества, входящего в зону сотрудничества ГПЗ «Большая Кокшага».

Сбор пауков проводили с учетом вертикальной структуры сообщества.

Напочвенных пауков (герпетобионтов) отлавливали с помощью ловушек Барбера [3], представляющих собой пластиковые стаканы объемом 0,5 л и диаметром 9 см, на $\frac{1}{3}$ заполненных 4% раствором формалина. На каждом участке устанавливали 10 ловушек, время экспозиции 10 дней. Учет пауков проводили в середине июня и в начале сентября, соответственно двум пикам активности животных [1, 18]. Данным методом определяют динамическую плотность (экз./100 лов.-сут.) – число

особей, пересекающих поперечник ловушки в единицу времени [3]. Этот показатель не отражает реальную численность напочвенных пауков, так как существенно зависит от активности особей отдельных видов [17]. Очевидным достоинством метода почвенных ловушек является возможность учета так называемых бродячих форм пауков, часть из которых активна в ночное время [17].

Обитателей мохово-лишайникового яруса и лесной подстилки собирали с помощью метода почвенных раскопок и ручной разборки проб [3]. С каждого участка взято 8 проб площадью $0,0625 \text{ м}^2$ ($25 \times 25 \text{ см}$). Этот способ позволяет вычислить абсолютную численность животных на единицу площади (экз./ м^2). Используемый метод также существенно дополняет фаунистический список, так как не все почвенные пауки попадают в ловушки.

Следует отметить, что разделение между пауками герпетобия и почвы условно, так как оба яруса сложно четко разграничить. В целом же напочвенные *Aganet* представлены в основном крупными и средними подвижными формами, а обитатели подстилки – это мелкие и очень мелкие пауки [5, 18], активность которых ограничена их размерами. Группы различаются также по объектам питания и способам добычи пищи.

Ввиду отсутствия или недостаточной выраженности травяно-кустарничкового яруса сбор пауков-хортобионтов не проводили.

Пауков-дендробионтов, встречающихся на деревьях, отлавливали посредством стряхивания с ветвей на ткань, площадь которой превосходит площадь проекции кроны сосны данного возраста на почву. На каждом участке обработано 25 деревьев диаметром около 12 см, одинакового жизненного состояния. Метод основан на инстинктивном поведении пауков, которые при возможной угрозе спасаются падением на почву [5], где они благодаря окраске становятся незаметными. Однако в этом случае оценить даже примерную численность животных сложно, так как не все пауки при стряхивании падают с ветвей и коры. Такой способ важен прежде всего для пополнения фаунистических данных [18], а с другой стороны, дает возможность проанализировать относительное обилие видов.

Всего было собрано 1261 экземпляр пауков. Материал хранится в личной коллекции автора. Список названий видов, родов и последовательность семейств приводится по электронному каталогу пауков мира Н. Платника [22]. В работе так же были использованы каталоги пауков отечественных авторов для России [13], Среднего Поволжья [10] и Республики Марий Эл [12]. Данные по паукам-герпетобионтам сосняков

Старожильского лесничества ранее были опубликованы в тезисной форме [8] без подробного анализа, проводящегося в настоящей работе.

Описание района исследования

Исследуемые ассоциации сосновых лесов являются одними из самых распространенных на территории Марийской низменности [4]. Они приурочены к ландшафтам зандрового типа на песчаных дерново-подзолистых почвах [4, 16]. Оба сосняка представляют собой лесохозяйственные посадки сосны 1974 года на месте пожара 1972 года.

Сосняк лишайниково-мшистый

Расположен на склоне дюны юго-восточной экспозиции. Почвенный профиль складывается из слоя очеса мха и опада, мощностью 2-3 см, слоя ферментации, мощностью 3-5 см. Эти слои образуют лесную подстилку. Элювиальный слой образует языки, в результате чего мощность последнего колеблется от 5 до 17 см. Сообщество монодоминантное, так как в древесном ярусе господствует только сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). В подлеске единично встречается можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.). Травяно-кустарничковый ярус не развит, имеются лишь единичные растения ландыша майского (*Convallaria majalis* L.), прострела раскрытого (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.), купены лекарственной (*Polygonatum officinale* All.), золотарника обыкновенного (*Solidago virgaurea* L.). Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 55%. Преобладают *Dicranum* sp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb. Редко встречаются и другие виды кладоний.

Сосняк брусничный

Находится в мезопонижении. Подстилка состоит из слоя опада (0-2 см) и слоя ферментации (3-4 см).

В древостое также превалирует сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). В подлеске встречаются береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.). Травяно-кустарничковый ярус развит и представлен в основном брусникой, доминанты – ландыш майский (*Convallaria majalis*), костяника (*Rubus saxatilis* L.); встречаются купена лекарственная (*Polygonatum officinale*), вейник (*Calamagrostis* sp.), кошачья лапка (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*). Мохово-лишайниковый ярус представлен отдельными скоплениями *Pleurozium schreberi* и *Dicranum* sp. (не более 10%).

Результаты и обсуждение

Видовое разнообразие пауков представлено в табл. 1. В сосняке лишайниково-мшистом нами обнаружено 44 вида пауков, в сосняке брусничном отмечено 54 вида. Семейственный спектр складывается из доминирующих семейств Linyphiidae, Gnaphosidae и Lycosidae, что характерно для таксономического состава пауков Республики Марий Эл в целом [12].

Дальнейший анализ особенностей населения пауков приводится в соответствии с вертикальной структурой сообществ, так как используемые методы не позволяют сравнивать обилие видов пауков одного яруса относительно другого.

В сосняке брусничном общим видом для всех ярусов является *Tenuiphantes mengei*, в сосняке лишайниково-мшистом – *Haplodrassus* sp., представленный неполовозрелыми особями.

Таблица 1

Видовой состав пауков сосняков лишайниково-мшистого и брусничного

Семейство	Вид	Сосняк лишайниково-мшистый	Сосняк брусничный
1	2	3	4
Theridiidae	<i>Robertus lividus</i> (Black.)	+	+
	<i>Steatoda phalerata</i> (Panz.)	+	-
	<i>Keijia tincta</i> (Walck.) [<i>Theridion tinctum</i>]	-	+
	<i>Theridion varians</i> Hahn	+	-
Linyphiidae	<i>Anguliphantes angulipalpis</i> (Westr.)	-	+
	<i>Centromerus incilium</i> (L. Koch)	-	+
	<i>Ceratinella brevis</i> (Wider)	-	+
	<i>Diplocephalus cristatus</i> (Black.)	+	-
	<i>Drapetisca socialis</i> (Sund.)	+	+
	<i>Helophora insignis</i> (Black.)	-	+
	<i>Linyphia triangularis</i> (Cl.)	-	+
	<i>Macrargus carpenteri</i> (O.P.-Cambr.)	+	-
	<i>Macrargus rufus</i> (Wider)	-	+
	<i>Minyroilus pusillus</i> (Wider)	+	+
	<i>Moebelia pennicillata</i> (Westr.)	+	+
Linyphiidae	<i>Neritene clathrata</i> (Sund.)	-	+
	<i>Peponocranium ludicrum</i> (O.P.-Cambr.)	+	-
	<i>Stemonyphantes lineatus</i> (L.)	-	+
	<i>Tapinocyba pallens</i> (O.P.-Cambr.)	+	+
	<i>Tapinocyboides pygmaeus</i> (Menge)	+	+
	<i>Tapinopa longidens</i> (Wider)	+	+
	<i>Tenuiphantes mengei</i> (Kulcz.)	-	+
	<i>Walckenaeria antica</i> (Wider)	+	-
	<i>Walckenaeria cucullata</i> (C.L. Koch)	+	-

1	2	3	4
Tetragnathidae	<i>Metellina segmentata</i> (Cl.)	-	+
	<i>Pachygnatha listeri</i> Sund.	-	+
	<i>Tetragnatha obtusa</i> C.L. Koch	+	-
	<i>Tetragnatha pinicola</i> L.Koch	+	+
Araneidae	<i>Araneus</i> sp.	+	+
	<i>Cercidia prominens</i> (Westr.)	-	+
	<i>Cyclosa</i> sp.	-	+
	<i>Hypsosinga</i> sp.	+	-
Lycosidae	<i>Larinioides patagiatus</i> (Cl.)	-	+
	<i>Alopecosa aculeata</i> (Cl.)	+	+
	<i>Pardosa lugubris</i> (Walck.)	+	+
	<i>Trochosa terricola</i> Thor.	+	+
Pisauridae	<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westr.)	+	+
	<i>Pisaura mirabilis</i> (Cl.)	-	+
	<i>Zora spinimana</i> (Sund.)	+	+
	<i>Agelena labyrinthica</i> (Cl.)	+	-
Hahniidae	<i>Hahnina pusilla</i> C.L. Koch	-	+
	<i>Hahnina nava</i> (Black.)	+	-
Dictynidae	<i>Dictyna arundinacea</i> (L.)	+	+
	<i>Dictyna pusilla</i> Thor.	-	+
Anyphaenidae	<i>Anyphaena accentuata</i> (Walck.)	-	+
Liocranidae	<i>Agroeca brunnea</i> (Black.)	+	+
	<i>Agroeca proxima</i> (O.P.-Cambr.)	+	+
	<i>Scotina celans</i> (Black.)	+	-
Clubionidae	<i>Clubiona caerulescens</i> L. Koch	-	+
	<i>Clubiona subsultans</i> Thor.	+	+
Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i> (Hahn.)	+	+
	<i>Haplodrassus signifer</i> (C.L. Koch)	+	+
	<i>Haplodrassus silvestris</i> (Black.)	-	+
	<i>Haplodrassus soerenseni</i> (Strand)	+	+
	<i>Haplodrassus umbratilis</i> (L. Koch)	+	+
	<i>Micaria fulgens</i> (Walck.)	-	+
	<i>Zelotes subterraneus</i> (C.L. Koch)	+	+
Philodromidae	<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)	-	+
	<i>Philodromus margaritatus</i> (Cl.)	+	+
	<i>Thanatus sabulosus</i> (Menge)	-	+
Thomisidae	<i>Coriarachne depressa</i> (C.L. Koch)	+	+
	<i>Ozyptila</i> sp.	+	+
	<i>Tmarus piger</i> (Walck.)	+	+
	<i>Xysticus luctuosus</i> (Black.)	+	+
Salticidae	<i>Dendryphantès rudis</i> (Sund.)	-	+
	<i>Evarcha falcata</i> (Cl.)	+	-
	<i>Heliophanus</i> sp.	+	+
	<i>Talavera aequipes</i> (O.P.-Cambr.)	+	-

Примечание: «+» - наличие вида в сообществе, «-» - вид отсутствует.

Герпетобионты

Комплекс напочвенных пауков, представленный в табл. 2, в обоих сообществах формируется из представителей Lycosidae, Gnaphosidae и Liostridae, относящихся к типичным герпетобионтам. Группу активно перемещающихся по поверхности почвы пауков также представляют *Zora spinimana* (Zoridae), в сосняке лишайниково-мшистом – *Steatoda phalerata* (Theridiidae), в сосняке брусничном – *Pachygnatha listeri* (Tetragnathidae).

В сосняке лишайниково-мшистом в раннелетний период динамическая плотность *Aganet* составляет 150 экз./100 лов.-сут., а в начале осени этот показатель равен 25 экз./100 лов.-сут. Число видов пауков подвержено сезонным изменениям: в июне – 15, в сентябре – 9.

Таблица 2

Динамическая плотность (экз./100 лов.-сут.) пауков герпетобионтов в исследуемых сообществах

Вид	Сосняк лишайниково-мшистый		Сосняк брусничный	
	июнь	сентябрь	июнь	сентябрь
1	2	3	4	5
Theridiidae				
<i>Robertus lividus</i> (Black.)	1	-	1	-
<i>Steatoda phalerata</i> (Panz.)	5	-	-	-
Linyphiidae				
<i>Centromerus incilium</i> (L.Koch)	-	-	-	1
<i>Ceratinella brevis</i> (Wider)	-	-	1	-
<i>Helophora insignis</i> (Black.)	-	-	-	2
<i>Macrargus carpenteri</i> (O.P.-Cambr.)	-	1	-	-
<i>Tapinopa longidens</i> (Wider)	-	1	-	2
<i>Tenuiphantes mengei</i> (Kulcz.)	-	-	-	4
<i>Walckenaeria antica</i> (Wider)	-	-	-	1
Tetragnathidae				
<i>Pachygnatha listeri</i> Sund.	-	-	4	-
Araneidae				
<i>Cercidia prominens</i> (Westr.)	-	-	3	-
Lycosidae				
<i>Alopecosa aculeata</i> (Cl.)	20	-	7	-
<i>Alopecosa</i> sp.	5	4	1	1
<i>Pardosa lugubris</i> (Walck.)	34	-	108	-
<i>Pardosa</i> sp.	4	2	11	1
<i>Trochosa terricola</i> Thor.	5	3	9	2
<i>Trochosa</i> sp.	-	-	-	1
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westr.)	2	-	-	2
Zoridae				
<i>Zora spinimana</i> (Sund.)	4	-	3	-

1	2	3	4	5
Agelenidae				
<i>Agelena labyrinthica</i> (Cl.)	1	-	-	-
Liocranidae				
<i>Agroeca brunnea</i> (Black.)	5	3	6	1
<i>Agroeca proxima</i> (O.P.-Cambr.)	-	8	2	9
<i>Agroeca</i> sp.	6	-	-	-
Gnaphosidae				
<i>Gnaphosa bicolor</i> (Hahn.)	16	-	2	-
<i>Gnaphosa</i> sp.	-	-	1	-
<i>Haplodrassus culeate</i> (C.L. Koch)	4	-	1	-
<i>Haplodrassus silvestris</i> (Black.)	-	-	7	-
<i>Haplodrassus soerenseni</i> (Strand)	1	-	1	-
<i>Haplodrassus umbratilis</i> (L. Koch)	20	-	2	-
<i>Haplodrassus</i> sp.	-	2	-	-
<i>Micaria fulgens</i> (Walck.)	-	-	1	-
<i>Zelotes subterraneus</i> (C.L. Koch)	6	-	6	-
<i>Zelotes</i> sp.	1	1	-	-
Philodromidae				
<i>Thanatus sabulosus</i> (Menge)	-	-	2	-
Thomisidae				
<i>Xysticus luctuosus</i> (Black.)	2	-	3	-
<i>Xysticus</i> sp.	-	-	1	-
Динамическая плотность пауков	153	25	183	27

В раннелетний период исследования доминируют *Pardosa lugubris*, *Alopecosa culeate*, *Gnaphosa bicolor*, *Haplodrassus umbratilis*. В сентябре превалирует вид с осенним размножением *Agroeca proxima*. В коренной ассоциации сосняка лишайниково-мшистого отмечен вид *Pardosa lugubris*, доминирующий в оба периода исследования, заметно ниже обилие пауков семейства Gnaphosidae.

Динамическая плотность пауков, обитающих в сосняке брусничном, достигает 183 экз./100 лов.-сут. в сентябре. Для раннелетнего периода отмечено 18 видов, а в начале осени видовое богатство представлено 11 видами. В структуре доминирования населения пауков в июне господствует *Pardosa lugubris* (59%). В этот же период наблюдается видовое разнообразие семейства Gnaphosidae. Осенью доминантом является *Agroeca proxima* и заметно возрастает число видов семейства Linyphiidae. Практически те же тенденции свойственны и для населения пауков коренной ассоциации сосняка брусничника, хотя динамическая плотность *Aganei* в июне несколько ниже (165 экз./100 лов.-сут.) [8].

Таким образом, в данных сосновых лесах отмечено высокое значение динамической плотности пауков в июне и снижение видового бо-

гатства исследуемой группы ко второму пику активности. При этом различия в видовом составе обусловлены завершением жизненных циклов доминантов с весенне-летним размножением и последующей их сменой видами с осенним размножением и неполовозрелыми особями.

В половозрастной структуре большинства видов Lycosidae и Gnaphosidae преобладают самцы. Их высокая активность, особенно у бродячих форм, обусловлена в первую очередь поиском самок. Так, облигатно бродячие пауки, например, *Pardosa lugubris*, постоянно перемещаются в поисках пищи и временных убежищ, а их самки даже носят кокон, прикрепленным к брюшку, в отличие от фоновых вида *Trochosa terricola*, самки которых на период откладывания кокона и выведения потомства зарываются в почву (по наблюдениям автора). Поэтому увеличение вероятности встречи самцов и самок для последующего спаривания может быть достигнуто активностью самцов. Это связано с тем, что поиск партнера для копуляции требует определенных энергозатрат [5], которые важны самкам для последующего выведения потомства, самцы же характеризуются сравнительно короткой продолжительностью жизни [14]. Следует также учитывать влияние такого фактора как пре- и посткопуляционный каннибализм, заключающийся в поедании самками особей противоположного пола до и после спаривания [14].

Педобионты

Как видно из табл. 3, численность пауков, обитающих в лесной подстилке сосняка лишайниково-мшистого, достигает 276,0 экз./м². Видовой состав насчитывает 17 видов. Среди них многочисленны представители подсемейства Micryphantinae (семейства Linyphiidae) – мелкие пауки (1-2 мм), населяющие преимущественно мхи, подстилку [5, 18]. Доминирующими видами являются *Tapinocyba pallens* (60 экз./м²) и *Minyriolus pusillus* (22 экз./м²).

В сосняке брусничном мохово-лишайниковый покров недостаточно развит, что в значительной мере влияет на численность пауков, составляющую 149,3 экз./м². Отмечено 16 видов Aranei. В сообществе преобладают *Tapinocyba pallens* (18,7 экз./м²), *Minyriolus pusillus* (16 экз./м²) и *Centromerus incilium* (13,3 экз./м²).

К числу характерных обитателей подстилки также относятся *Hahnia*, *Robertus* и *Heliophanus* [5]. К этой же группе, по-видимому, можно отнести ранние стадии развития пауков, которые, достигнув определенного размера, покидают ярус и активно перемещаются по поверхности почвы. В частности, интерес представляют находки неполовозрелых особей *Pardosa* sp., *Trochosa* sp. и *Trochosa terricola* значительно мень-

шего размера по сравнению с половозрелыми пауками герпетобия этих видов. Таким образом, для ряда видов пауков характерно прохождение ранних стадий развития в лесной подстилке с последующим переходом к подвижному бродячему образу жизни. То есть наблюдается переход от подстилочной формы существования к бродячему образу жизни.

В половозрастной структуре пауков-педобионтов обоих сообществ отмечается высокое обилие ювенильных особей (преимущественно Linyphiidae).

Таблица 3

Численность (экз./м²) и разнообразие пауков лесной подстилки

Вид	Сосняк лишай- никово-мшистый	Сосняк брусничный
1	2	3
Theridiidae		
<i>Robertus lividus</i> (Black.)	4	-
<i>Robertus</i> sp.	10	-
<i>Theridion</i> sp.	-	2,7
Linyphiidae		
<i>Anguliphantes angulipalpis</i> (Westr.)	-	-
<i>Centromerus incilium</i> (L.Koch)	-	13,3
<i>Diplocephalus cristatus</i> (Black.)	2	-
<i>Macrargus carpenteri</i> (O.P.-Cambr.)	2	-
<i>Macrargus rufus</i> (Wider)	-	2,7
<i>Minyriolus pusillus</i> (Wider)	22	16,0
<i>Tapinocyba pallens</i> (O.P.-Cambr.)	60	18,7
<i>Tapinocyboides pygmaeus</i> (Menge)	8	2,7
<i>Tenuiphantes menzei</i> (Kulcz.)	-	2,7
<i>Walckenaeria cucullata</i> (C.L. Koch)	2	-
<i>Linyphiidae</i> spp.	112	45,3
Araneidae		
<i>Hypsosinga</i> sp.	2	
Lycosidae		
<i>Pardosa</i> sp.	6	2,7
<i>Trochosa terricola</i> Thor.	2	-
<i>Trochosa</i> sp.	8	8,0
Hahniidae		
<i>Hahnina pusilla</i> C.L.Koch	-	5,3
<i>Hahnina nava</i> (Black.)	4	-
<i>Hahnina</i> sp.	4	-
Liocranidae		
<i>Agroeca</i> sp.	-	5,3
<i>Scotina celans</i> (Blackw.)	2	-
<i>Scotina</i> sp.	4	-
Clubionidae		
<i>Clubiona caerulea</i> L. Koch	-	2,7
<i>Clubiona</i> sp.	-	2,7

1	2	3
Gnaphosidae		
<i>Haplodrassus</i> sp.	6	2,7
Thomisidae		
<i>Ozyptila</i> sp.	2	-
<i>Tmarus piger</i> (Walck.)	-	5,3
<i>Xysticus</i> sp.	-	2,7
Salticidae		
<i>Evarcha falcata</i> (Cl.)	2	-
<i>Heliophanus</i> sp.	2	5,3
<i>Talavera aequipes</i> (O.P.-Cambr.)	2	-
<i>Salticidae</i> spp.	8	2,7
Общая численность пауков	276,0	149,3

Дендробионты

В семейственном спектре по числу видов и обилию преобладают Linyphiidae, Theridiidae, Philodromidae, Thomisidae.

Из числа типичных дендробионтов, отмеченных в литературе [5, 18], встречены *Anypaena accentuata*, *Dictina*, *Theridion*, *Metellina*, *Tmarus piger*, *Dendryphantès rudis*. Среди специфических форм обнаружены *Coriarachne depressa*, *Philodromus margaritatus*, *Philodromus* sp. Многочисленная *Drapetisca socialis* обладает криптической окраской и обитает на коре сосны, также встречается в травянистом ярусе смешанных лесов. Видовой состав пауков дендробионтов сосняка лишайниково-мшистого насчитывает 22 вида. В сосняке брусничном обнаружено 32 вида. Из табл. 4 видно, что в структуре доминирования обоих сообществ преобладают *Theridion* sp., *Drapetisca socialis*, *Philodromus* sp.

Большинство пауков дендробионтов относится к оседлым формам, строящим ловчую сеть, например, Theridiidae, Tetragnathidae, Araneidae, Linyphiidae (часть видов). Бродячие формы, использующие криптическую окраску и охотящиеся из засады, представлены Philodromidae, Thomisidae, Clubionidae. Особым поведением отличаются Salticidae, которые подкрадываются к добыче и прыжком настигают её.

Подводя итоги, отметим, что в древесном ярусе встречается по способу добычи пищи несколько типов пауков. Такое разнообразие указывает на заселенность коры ствола (специфические формы) и кроны сосен (пауки-тенетники). Находки разных групп пауков говорят об информативности метода стряхивания. Различия видового состава пауков двух сообществ в древесном ярусе можно объяснить различиями как в кормовой базе, так и микроклимате. В частности, наличие лиственных деревьев способствует увеличению числа фитофагов – объектов пита-

ния пауков. Мезопонижение, в котором расположен сосняк брусничник, также влияет на гидротермический режим сообщества, создавая более благоприятные условия для насекомых и пауков по сравнению с более сухим сосняком лишайниково-мшистым.

Таблица 4

Относительное обилие (%) пауков дендробионтов

Вид	Сосняк лишайниково-мшистый	Сосняк брусничный
1	2	3
Theridiidae		
<i>Keijia tincta</i> (Walck.)	-	1,8
<i>Theridion varians</i> Hahn	1,1	-
<i>Theridion</i> sp.	26,5	18,6
<i>Theridiidae</i> spp.	1,1	9,2
Linyphiidae		
<i>Anguliphantes angulipalpis</i> (Westr.)	-	0,2
<i>Drapetisca socialis</i> (Sund.)	12,2	10,4
<i>Helophora insignis</i> (Black.)	-	0,4
<i>Linyphia triangularis</i> (Cl.)	-	0,2
<i>Linyphia</i> sp.	-	0,2
<i>Moebelia pennicillata</i> (Westr.)	1,1	2,4
<i>Neriere clathrata</i> (Sund.)	-	0,2
<i>Peponocranium ludicrum</i> (O.P.-Cambr.)	0,6	-
<i>Tenuiphantes mingei</i> (Kulcz.)	-	1,0
<i>Walckenaeria antica</i> (Wider)	0,6	-
<i>Linyphiidae</i> spp.	6,1	12,8
Tetragnathidae		
<i>Metellina segmentata</i> (Cl.)	-	0,2
<i>Metellina</i> sp.	0,6	-
<i>Tetragnatha obtusa</i> C.L. Koch	0,6	-
<i>Tetragnatha pinicola</i> L.Koch	2,2	0,6
Araneidae		
<i>Araneus</i> sp.	2,8	2,0
<i>Cyclosa</i> sp.	-	0,4
<i>Larinioides patagiatus</i> (Cl.)	-	0,2
Lycosidae		
<i>Alopecosa</i> sp.	0,6	-
Pisauridae		
<i>Pisaura mirabilis</i> (Cl.)	-	0,2
Zoridae		
<i>Zora</i> sp.	1,1	-
Hahniidae		
<i>Hahnia pusilla</i> C.L. Koch	-	0,2
Dictynidae		
<i>Dictyna arundinacea</i> (L.)	0,6	0,2
<i>Dictyna pusilla</i> Thor.	-	0,4
<i>Dictyna</i> sp.	0,6	3,6

1	2	3
Anyphaenidae		
<i>Anyphaena accentuata</i> (Walck.)	-	1,4
Clubionidae		
<i>Clubiona subsultans</i> Thor.	1,7	1,4
<i>Clubiona</i> sp.	5,0	1,6
Gnaphosidae		
<i>Haplodrassus</i> sp.	5,0	1,0
Philodromidae		
<i>Philodromus cespitum</i> (Walck.)	-	0,2
<i>Philodromus margaritatus</i> (Cl.)	0,6	0,6
<i>Philodromus</i> sp.	16,0	11,2
<i>Thanatus</i> sp.	-	0,2
Thomisidae		
<i>Coriarachne depressa</i> (C.L. Koch)	6,1	6,8
<i>Ozyptila</i> sp.	2,2	1,6
<i>Tmarus piger</i> (Walck.)	1,7	3,6
<i>Xysticus</i> sp.	1,7	3,6
Salticidae		
<i>Dendryphantès rudis</i> (Sund.)	-	0,4
<i>Evarcha</i> sp.	0,6	-
<i>Heliophanus</i> sp.	-	0,6
<i>Salticidae</i> spp.	1,7	0,6
Количество особей пауков (экз.)	181	501
Среднее число особей на дерево	7,2	20,0

Заключение

Для сосняков лишайниково-мшистого и брусничного характерно доминирование пауков семейств Linyphiidae, Gnaphosidae и Lycosidae, что свойственно для семейственного спектра Aranei Республики Марий Эл [12].

В изучаемых сосняках выражена вертикальная структура населения пауков, что проявляется в различиях видового состава и структуры доминирования Aranei в каждом ярусе. Резкая выраженность вертикальной структуры обусловлена отсутствием или слабым развитием травянистого яруса, который является одним из самых разнообразных в видовом отношении, так как включает в себя не только собственно хортобионтов, но и виды пограничных ярусов [9, 20]. Это подтверждается незначительной долей общих видов для всех ярусов.

Несмотря на различия в видовом составе пауков сосновых лесов, в целом, в обоих сообществах наблюдаются сходные тенденции для насе-

ления пауков. Для каждого яруса отмечены типичные формы, наблюдаемые в каждом сосняке.

Среди герпетобионтов преобладают представители семейств Lycosidae, Gnaphosidae и Liocranidae. Наблюдаются отличия в динамической плотности и видовом составе пауков между раннелетним и осенним пиками активности животных, что связано с жизненными циклами *Aranei* исследуемых сообществ. В половозрастной структуре пауков герпетобия в июне преобладают самцы, что обусловлено особенностями биологии бродячих форм пауков, превалирующих в данном ярусе.

Семейство Linyphiidae доминирует в лесной подстилке изучаемых сосновых лесов. В обоих сообществах многочисленны *Tapinocyba pallens* и *Minyriolus pusillus*. Похожие данные получены и для сосняков Белоруссии [11]. В половозрастной структуре обильны неполовозрелые особи, что так же связано с фенологией пауков.

Наибольшее биоразнообразие отмечено для пауков-дендробионтов, семейственный спектр которых складывается из Linyphiidae, Theridiidae, Philodromidae, Thomisidae. В обоих сообществах доминантами являются *Theridion* sp., *Drapetisca socialis*, *Philodromus* sp. В сосняке брусничном обнаружено наибольшее число видов.

В заключение отметим, что исследования подобной тематики представляют особый интерес при выявлении непосредственного значения пауков в сообществах в связи с многоуровневой организацией последних. Такой подход в дальнейшем позволит проводить оценку роли пауков в регуляции численности видов насекомых, в том числе наносящих серьезный вред хвойным деревьям.

Автор благодарит В.А. Матвеева за ценные советы и содействие настоящей работе, С.С. Скибу за помощь в сборе материала. Особую признательность хочется выразить Н.В. Глотову за критическое обсуждение данной статьи.

Библиографический список

1. Аничкин А.Е. Сезонная динамика населения напочвенных пауков в экосистемах тайги // Проблемы почвенной зоологии: Матер. III Всерос. совещания по почвенной зоологии. – М.: КМК, 2002. С.8-9.
2. Бекмансурова Е.В. Видовой состав и численность пауков в сосновых насаждениях на гарях 1972 года в Республике Марий Эл // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Матер. докл. IV (XIX) Всерос. совещания по почвенной зоологии, III Всерос. симпозиума по панцирным клещам-орибатидам. – Тюмень, 2005. С37-38.

3. Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. – М.: Наука, 1987. С. 9-26.
4. Демаков Ю.П. Постпирогенная динамика ксилофильного энтомокомплекса в сосновых лесах Марийского Полесья // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола, 2007. С. 248-302.
5. Иванов А.В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. – Л.: ЛГУ, 1965. 305 с.
6. Камаев И.О. Разнообразие и структура населения пауков герпетобия в культуре сосны обыкновенной // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. II Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. С. 379.
7. Камаев И.О., Матвеев В.А. Особенности структуры населения пауков (Aranei) в культуре сосны // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов: Сб. матер. межрегиональной научно-практич. конф. – Йошкар-Ола, 2006. С. 78-79.
8. Камаев И.О. Характеристика населения жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) и пауков (Aranei) герпетобия некоторых сосновых лесов Республики Марий Эл // Экология-2007: Матер. докл. Междунар. Молодежной конф. – Архангельск, 2007. С. 174-176.
9. Краснобаев Ю. П. Структура населения герпетобионтных и хортобионтных пауков (Aranei) Самарской Луки // Известия Самарского НЦ РАН. Спецвыпуск. Т. 1. – Самара, 2003. С. 147-155.
10. Краснобаев Ю. П. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. – Самара, 2004. 213 с.
11. Литвинова А.И., Панкевич Т.П. Молчанова Р.В. Насекомые сосновых лесов. – Минск: Наука и техника, 1985. – 105 с.
12. Матвеев В. А., Краснобаев Ю. П., Бекмансурова Е. В. Фауна и экология пауков Республики Марий Эл. – Самара, 2003. 87 с.
13. Михайлов К.Г. Пауки (Arachnida, Aranei) лесной подстилки Звенигородской биостанции МГУ // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. – М.: Наука, 1983. С. 52-67.
14. Михайлов К.Г. Размерный половой диморфизм («карликовость самцов») у пауков: обзор проблемы // Arthropoda Selecta. 1995. Vol. 4. No. 3-4. P. 51-60.
15. Михайлов К. Г. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. – М.: Зоомузей МГУ, 1997. 416 с.
16. Рыбалов Л.Б. Сравнительная характеристика почвенного населения ксерофитных растительных ассоциаций зандровых равнин Среднего Поволжья (на примере Марийской АССР) // Фауна и экология животных Среднего Поволжья: Межвуз. сб. науч. тр. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1990. С. 47-73.
17. Тихомирова А.Л. Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. С. 73-85.
18. Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР. – Л.: Наука, 1971. 282 с.

19. Целлариус А.Ю., Шорохов В.В. Видовой состав и биотопическое размещение герпетобионтных пауков заповедника Кивач (Карельская АССР) // Фауна и экология пауков СССР. – Л., 1985. С.84-91.

20. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. ж. 1975. Вып. 6. С. 884-894.

21. Штернберге М.Т. Пауки напочвенного покрова и подстилки боров Латвии // Фауна и экология пауков СССР. – Л., 1985. С. 141-146.

22. Platnick N.I. The world spider catalog, version 8.0. American Museum of Natural History, 2007.

<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>

VERTICAL STRUCTURE OF SPIDERS' POPULATION (ARANEI) IN PINE FORESTS

I.O. Kamayev

Features of vertical structure of the population of spiders inhabiting pine forests of the Republic Mari El have not been examined adequately as yet. This article presents the results of a study on the species composition, abundance and vertical distribution of spiders inhabiting pine forests with lichen-and-moss cover and the pine stands with cowberry in cover, 32 years old. Spiders were collected in 2006, at the territory of the Starozhil'sky forestry, in the zone of joint studies with the State Reserve «Bolshaya Kokshaga», by soil trapping, hand-sorting of samples, and by shaking spiders off trees onto textile.

In lichen-and-moss pine forest, 44 species of spiders have been found; 54 species were marked in the cowberry pine stand. Spiders of the families Linyphiidae, Gnaphosidae and Lycosidae showed dominance, the pattern being typical for the Aranei spectra in Mari El Republic. Distribution patterns in the two pine forest types showed explicit vertical structures, due to distinct taxa lists and domination ratios of Aranei in different storeys; the general features looked similar in both pine communities.

Species of the families Lycosidae, Gnaphosidae and Liocranidae showed prevalence among terrestrial spiders (herpetobiotic species). One of the dominating species was *Pardosa lugubris* (Walck.) making about 59% of all spiders collected in the cowberry pine forest in June. The spiders' species lists and dynamical density values were shown to differ between the early summer and autumn periods. In lichen-and-moss pine forest, the Aranei dynamical density in June made 153 specimens per 100 trapping days; in September the value equaled to 25. In the cowberry pine forest, the index made 183 (spiders per 100 trapping days) in June, and 27 in September. As regards the sex ratio, males were marked to prevail in June collections of terrestrial spiders (mainly those of the Lycosidae family).

The numbers of spiders registered in the forest litter of the lichen-and-moss pine stand equaled to 276 specimens per 1 square meter; the corresponding value in the cowberry forest was 149.2 specimens. In both communities, the spiders *Tapinocyba pallens* (O.P.-Cambr.) and *Minyriolus pusillus* (Wider) were numerous. Immature spiders were abundant in the communities, especially those referred to the families Linyphiidae and Lycosidae. The highest species diversity values were marked for the dendrobiontic spiders presenting the families Linyphiidae, Theridiidae, Philodromidae, Thomisidae. *Drapetisca socialis* (Sund.), *Theridion* sp., *Philodromus* sp. were the dominating forms. In the tree storey, immature spiders dominated.