

УДК 595.44:591.524.2

## НАСЕЛЕНИЕ НАПОЧВЕННЫХ ПАУКОВ (ARANEI) СОСНОВЫХ ЛЕСОВ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ

И.О. Камаев

Исследовано население напочвенных пауков наиболее распространенных типов сосновых лесов Марийского Полесья: сосняков лишайниково-зеленомошных, брусничных и кустарничково-сфагновых. Выявлено 92 вида пауков, относящихся к 16 семействам. Обнаружены четыре новых вида для Республики Марий Эл: *No-tioscopus sarcinatus* (O.P.-Cambridge, 1872), *Gnaphosa lugubris* (C.L.Koch, 1839), *Scotina palliardi* (L.Koch, 1881), *Lathys nielsenii* (Shenkel, 1932), последний вид – редкий для России.

Наибольшее число видов и высокое обилие напочвенных пауков свойственно сосняку брусничному (53 вида и 373,3 экз./100 лов.-сут.), а наименьшие показатели отмечены для сосняка лишайниково-зеленомошного (33 вида и 190,5 экз./100 лов.-сут.). В начале мая для всех изученных сообществ характерна низкая динамическая плотность пауков (менее 100 экз./100 лов.-сут.), во второй половине мая этот показатель существенно возрастает, достигая максимальных значений в сосняках брусничных (724 и 737 экз./100 лов.-сут.). В середине июня динамическая плотность пауков в брусничных сосняках снижается в 3 раза, в то время как в остальных сосняках значимых изменений в обилии не происходит. В период максимальной активности размещение напочвенных пауков носит агрегированный характер.

Для большинства сосняков, начиная со второй половины мая, характерно преобладание одного вида *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802), в сосняках лишайниково-зеленомошных кроме данного вида также доминирует *Alopecosa aculeata* (Clerck, 1758). Сосняк кустарничково-сфагновый характеризуется своеобразием комплекса видов-доминантов напочвенных пауков, в их числе *Trochosa spinipalpis* (O.P.-Cambridge, 1895), *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865), *Pirata uliginosus* (Thorell, 1856), *Pardosa pratavaga* (L.Koch, 1870), которые последовательно сменяют друг друга во времени.

Проведенное исследование показало восстановительную динамику населения напочвенных Aranei в постпирогенных сосновых лесах Марийской низменности. Различия в населении напочвенных пауков в первую очередь связаны с типами сосновых лесов.

### Введение

Марийское Полесье (Марийская низменность) является крупным геоморфологическим районом Республики Марий Эл, значительная часть которого покрыта сосновыми лесами [4]. Комплекс хищных напочвенных беспозвоночных, или герпетобионтов, сосняков представлен журами (Carabidae), коротконадкрылыми жуками (Staphylinidae), муравьями (Formicidae) и пауками (Aranei). Данные группы герпетоби-

онтов являются пионерными при заселении сильно нарушенных сообществ, что связано, прежде всего, с их миграционными способностями. Среди напочвенных беспозвоночных пауки являются удобной индикаторной группой при проведении зоодиагностических исследований, что связано с широким распространением представителей отряда, высокими видовым разнообразием и обилием *Aganet*, а также наличием выраженных биотопических предпочтений.

Фауна напочвенных пауков сосновых лесов Республики Марий Эл и их биотопическое распределение исследованы целым рядом авторов [1, 5-9, 14]. Имеются данные по населению пауков герпетобионтов в постпирогенных и ненарушенных лесов, прежде всего, сосняков [14]. Показано, что по видовому составу и обилию напочвенных пауков сильно различаются между собой посадки сосны на месте сгоревшего леса и неповрежденные сосняки. Также проводились исследования особенностей пространственного распределения и сезонной динамики напочвенных пауков в зандровом ландшафте на территории ГПЗ «Большая Кокшага» [1, 2]. Не достаточно полно изучен сезонный аспект активности населения напочвенных пауков, у которых выделяют два пика: весенне-летний и летне-осенний. В эти периоды обилие пауков достигает максимальных значений. Однако, как известно, летне-осенний период размножения бывает не всегда выражен, особенно на фоне весенне-летнего пика, когда обилие пауков максимально. Характеристика населения *Aganet* в целом за сезон не всегда отражает истинную картину. В ряде работ уже рассмотрен летне-осенний период активности напочвенных и почвообитающих пауков наиболее распространенных сосняков Старожильского лесничества [5, 6]. Настоящая работа посвящена изучению населения пауков-герпетобионтов наиболее распространенных типов сосновых лесов Марийской низменности в весенне-летний период активности.

### **Район исследований. Материал и методы**

Исследования проводили в 2007 году на территории Старожильского лесничества, расположенного в зоне сотрудничества ГПЗ «Большая Кокшага». Данный район, как и большая часть Марийской низменности, относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов, среди которых сосновые леса составляют 41,3% [4]. К числу преобладающих типов сосняков относятся лишайниково-зеленомошные, брусничные и кустарничково-сфагновые. Первые два типа приурочены к положительным формам рельефа: вершинам песчаных холмов, плакорам, а кустарничко-

во-сфагновые сосняки расположены в заболоченных понижениях. В арахеологическом отношении были исследованы три вышеуказанных типа сосняков.

Следует отметить, что на преобладание сосновых лесов по сравнению с остальными типами оказали влияние сильные низовые пожары 1972 года. На месте полностью сгоревшего соснового леса в 1974-1976 гг. в Старожильском лесничестве были проведены посадки сосны. В настоящее время в данных сосняках ряд признаков свидетельствует о восстановительной динамике: сформирован дифференцированный почвенный профиль (в подстилке выражен подгоризонт Н) и напочвенный покров из зеленых мхов и лишайников и/или травяно-кустарничковый ярус.

С учетом воздействия пожаров на лесные сообщества, нами были исследованы две группы сосновых лесов: сосняки, не затронутые пожарами 1972 г., и посадки сосны.

Таким образом, изучено население пауков-герпетобионтов шести сообществ, характеризующихся различиями в приуроченности к элементам рельефа, увлажнению и происхождению:

**1 – сосняк лишайниково-зеленомошный (С лз)** – участок ксерофитной ассоциации, расположенный на плакоре песчаного холма; травяно-кустарничковый ярус развит слабо, проективное покрытие мохово-лишайникового покрова около 50%, преобладают *Pleurozium schereberi* (Brid.)Mitt., *Dicranum* sp., *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., *Cl. arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb.

**2 – сосняк лишайниково-зеленомошный (С лз, п)** – посадки сосны после пожара 1972 года, расположенные на вершине песчаной дюны, травяно-кустарничковый ярус развит слабо, проективное покрытие мохово-лишайникового покрова составляет около 45%, в котором доминируют те же виды, что и в предыдущем сосняке.

**3 – сосняк бруснично-зеленомошный (С бз)** – сообщество, приуроченное к плакору; характеризуется сильно выраженной мозаичностью, образованной микрогруппировками лишайников, зеленых мхов и брусники (мертвопокровные участки).

**4 – сосняк брусничный (С бр)** – мезофитное сообщество, расположенное в дренированном мезопонижении; в травяно-кустарничковом ярусе преобладает брусника, проективное покрытие живого напочвенного покрова составляет менее 10%.

**5 – сосняк брусничный (С бр, п)** – посадки сосны 1976 года, также приуроченные к дренированному понижению; в травяно-

кустарничковом ярусе преобладает брусника, мохово-лишайниковый покров развит слабо (менее 10%).

**б – сосняк кустарничково-сфагновый (С ксф)** – переувлажненное сообщество – расположен в междюнном понижении; проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 50%, он представлен андромедой (*Andromeda polifolia* L.), кассандрой (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench) и голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.). Данное сообщество относится к заболоченным лесам олиготрофного экологического ряда [12].

Пауков собирали с помощью почвенных ловушек Барбера, представляющие собой пластиковые стаканы диаметром 88 мм. Фиксатор – 4% формалин. На каждом участке устанавливали 10 ловушек на срок 7 дней. Учеты проводили в три периода: 6-12 мая (I), 20-27 мая (II), 17-23 июня (III).

Показателем относительного обилия служила динамическая плотность, или уловистость, которую определяли в экземплярах на 100 ловушко-суток (экз./100 лов.-сут.). Всего собрано 3315 экземпляров пауков. Определение проводилось автором, материал хранится в личной коллекции. В настоящей работе принята система пауков, используемая в каталоге пауков мира [15]. Структуру доминирования пауков определяли следующим образом [13]: единичные находки; виды резиденты – менее 5,0% от общего числа пауков на конкретном участке; субдоминанты – 5,1-10,0%; доминанты – 10,1-25,0%; супердоминанты – более 25%.

Статистический анализ данных проведен с помощью ПО MS Excel, Statistica 6.0.

## Результаты и обсуждение

**1. Видовой состав напочвенных пауков исследуемых сосновых лесов.** В наших сборах видовой состав пауков представлен 92 видами, принадлежащими к 16 семействам (полный список видов приведен в таблице 1). Нами обнаружены *Notioscopus sarcinatus* (O.P.-Cambridge, 1872), *Gnaphosa lugubris* (C.L.Koch, 1839), *Scotina palliardi* (L.Koch, 1881) – новые виды для Республики Марий Эл [9]. В наших сборах отмечен *Lathys nielsenii* (Shenkel, 1932), редкий вид для России [11].

Часть резидентных и единичных видов пауков не являются собственно герпетобионтами, так как обитают в подстилке, например, многие виды Linyphiidae, Theridiidae и др. Типичными герпетобионтами являются пауки семейств Lycosidae, Gnaphosidae, Liocranidae и др.

По числу видов превалирует семейство Linyphiidae (30 видов), среди которых отмечены только резидентны или единичные находки. В тоже время по относительному обилию преобладают представители семейства Lycosidae. Наибольшее число видов пауков обнаружено в сосняке брусничном – 53, а наименьшее в сосняке лишайниково-зеленомошным, посадка сосны – 33.

Таблица 1

**Видовой состав и биотопическое распределение напочвенных пауков  
исследуемых сосновых лесов**

Вид	С лз	С лз, п	С бз	С бр	С бр, п	С ксф
1	2	3	4	5	6	7
Средняя уловистость за весенне-летний период исследований (экз./100 лов.-сут.)	190,5	203,8	223,8	373,4	354,8	232,4
Число видов	44	33	37	53	46	40
Theridiidae						
<i>Crustulina guttata</i> (Wider, 1834)			(+)			
<i>Robertus arundineti</i> (O.P.-Cambridge, 1871)				+		
<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	+	(+)	+		+	
<i>Theridon varians</i> Hahn, 1833			(+)			
Linyphiidae						
<i>Abacoproeces saltuum</i> (L.Koch, 1872)				+	+	
<i>Agyneta conigera</i> (O.P.-Cambridge, 1863)	+			(+)		
<i>Agyneta subtilis</i> (O.P.-Cambridge, 1863)	(+)	+		+	(+)	
<i>Anguliphantes angulipalpis</i> (Westring, 1851)	(+)	(+)		+	(+)	
<i>Centromerus arcanus</i> (O.P.-Cambridge, 1873)	(+)					(+)
<i>Centromerus incilium</i> (L.Koch, 1881)						
<i>Ceratinella brevis</i> (Wider, 1834)						
<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	(+)				+	
<i>Macrargus carpenteri</i> (O.P.-Cambridge, 1894)	(+)			+		
<i>Macrargus rufus</i> (Wider, 1834)		+			(+)	
<i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)	+		(+)	+	+	(+)
<i>Minyriolus pusillus</i> (Wider, 1834)	+	+	+	+	(+)	
<i>Neriere clathrata</i> (Sundevall, 1830)				(+)	+	
<i>Neriere emphana</i> (Walckenaer, 1842)	+		(+)			+
<i>Neriere montana</i> (Clerck, 1758)	+		(+)	(+)		
<i>Notiscopus sarcinatus</i> (O.P.-Cambridge, 1872)*						(+)
<i>Palliduphantes pallidus</i> (O.P.-Cambridge, 1871)		(+)			(+)	
<i>Pocadicnemis pumila</i> (Blackwall, 1841)			+			+
<i>Stemonyphantes lineatus</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Tallusia experta</i> (O.P.-Cambridge, 1872)						(+)
<i>Tapinocyba pallens</i> (O.P.-Cambridge, 1872)	+	+	+	+	+	(+)
<i>Tapinocyboides pygmaeus</i> (Menge, 1869)				(+)		
<i>Tenuiphantes mingei</i> Kulczynski, 1887	(+)					
<i>Walckenaeria antica</i> (Wider, 1834)	+	+	(+)	(+)	+	(+)
<i>Walckenaeria cucullata</i> (C.L.Koch, 1836)	+	+	+	+	+	(+)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Walckenaeria dysderoides</i> (Wider, 1834)	+	+	(+)	(+)	+	
<i>Walckenaeria mirata</i> (Menge, 1868)		(+)			+	
<i>Walckenaeria nudipalpis</i> (Westring, 1851)						(+)
<i>Walckenaeria obtusa</i> Blackwall, 1836					(+)	
<i>Walckenaeria unicornis</i> O.P.-Cambridge, 1861	(+)					(+)
Tetragnathidae						
<i>Pachygnatha clercki</i> Sundevall, 1823				+	+	(+)
<i>Pachygnatha degeeri</i> Sundevall, 1830				(+)		
<i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830				+	(+)	
Araneidae						
<i>Cercidia prominens</i> (Westring, 1851)	+		+	+	+	(+)
Lycosidae						
<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)			(+)		(+)	+
<i>Alopecosa aculeata</i> (Clerck, 1758)	++++	++++	++	++	+	+
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> (Ohlert, 1865)						+++
<i>Pardosa lugubris</i> (Walckenaer, 1802)	+++	+++	++++	++++	++++	+
<i>Pardosa prativaga</i> (L.Koch, 1870)				(+)		+++
<i>Pardosa riparia</i> (C.L.Koch, 1833)						(+)
<i>Pirata hygrophilus</i> Thorell, 1872	+			(+)		(+)
<i>Pirata piraticus</i> (Clerck, 1758)		(+)		+		
<i>Pirata uliginosus</i> (Thorell, 1856)				+		+++
<i>Trochosa rucicola</i> (De Geer, 1778)				(+)		(+)
<i>Trochosa spinipalpis</i> (O.P.-Cambridge, 1895)				+		+++
<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	++	+++	+	++	++	+
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westring, 1861)	(+)	+			(+)	
Pisauridae						
<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Clerck, 1758)				(+)	(+)	
Zoridae						
<i>Zora spinimana</i> Sundevall, 1833	(+)		+	+	+	+
Hahnidae						
<i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841)	+			+		
<i>Hahnia ononidum</i> Simon, 1875	+	(+)	++	+	+	
<i>Hahnia pusilla</i> C.L.Koch, 1841		+		+	+	
Dictynidae						
<i>Lathys humilis</i> (Blackwall, 1855)					+	
<i>Lathys nielsenii</i> (Shenkel, 1932)**			(+)		(+)	
<i>Cicurina cicur</i> (Fabricius, 1793)		+			+	
Liocranidae						
<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	+	++	+	+	+	
<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873		(+)		(+)	(+)	
<i>Agroeca proxima</i> (O.P.-Cambridge, 1871)					(+)	
<i>Scotina palliardi</i> (L.Koch, 1881)*	(+)	+				
Corinidae						
<i>Phrurolithus festus</i> (C.L.Koch, 1835)	(+)	(+)	+	+	(+)	
Clubionidae						
<i>Clubiona caerulea</i> L.Koch, 1867				+		

1	2	3	4	5	6	7
<i>Clubiona subsultans</i> Thorell, 1875	+	+	(+)	(+)		
Gnaphosidae						
<i>Drassodes pubescens</i> (Thorell, 1856)						(+)
<i>Drassylus lutetianus</i> (L. Koch, 1866)				(+)		+
<i>Drassylus pusillus</i> (C.L. Koch, 1833)	(+)					+
<i>Gnaphosa bicolor</i> (Hahn, 1833)	+	+	+	+	+	
<i>Gnaphosa lugubris</i> (C.L. Koch, 1839)*						+
<i>Gnaphosa muscorum</i> (L. Koch, 1866)	+					+
<i>Haplodrassus signifer</i> (C.L. Koch, 1839)	+	+	+	+		(+)
<i>Haplodarssus silvestris</i> (Blackwall, 1833)		(+)	+	+	+	
<i>Haplodrassus soerinseni</i> (Strand, 1900)	+	+	+	+	+	
<i>Haplodrassus umbratilis</i> (L. Koch, 1866)	+	+	+	+	(+)	(+)
<i>Micaria fulgens</i> (Walckenaer, 1802)			(+)	(+)		
<i>Zelotes apricorum</i> (L. Koch, 1876)	(+)					(+)
<i>Zelotes clivicola</i> (L. Koch, 1870)	+	+	+	+	+	
<i>Zelotes petrensis</i> (C.L. Koch, 1839)	(+)		+			(+)
<i>Zelotes subterraneus</i> (C.L. Koch, 1833)	+	+	+	+	+	+
Philodromidae						
<i>Thanatus sabulosus</i> (Menge, 1875)		(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
<i>Tibellus oblongus</i> (Walckenaer, 1802)						(+)
Thomisidae						
<i>Coriarachne depressa</i> (C.L. Koch, 1837)						(+)
<i>Ozyptila atomaria</i> (Panzer, 1801)	+		(+)			(+)
<i>Ozyptila praticola</i> (C.L. Koch, 1837)				(+)		
<i>Tmarus piger</i> (Walckenaer, 1802)				(+)	(+)	
<i>Xysticus audax</i> (Schränk, 1803)	(+)			(+)		
<i>Xysticus luctuosus</i> (Blackwall, 1836)	+	(+)	+	+	+	
Salticidae						
<i>Heliophantes</i> sp.			(+)			
<i>Evarcha falcata</i> (Clerck, 1758)	(+)		+	(+)		(+)
<i>Neon levis</i> (Simon, 1871)					(+)	

**Примечание:** здесь и далее приняты следующие обозначения: **С лз** – сосняк лишайниково-зеленомошный; **С лз, п** – сосняк лишайниково-зеленомошный, посадка; **С бз** – сосняк бруснично-зеленомошный; **С бр, п** – сосняк брусничный, посадка; **С бр** – сосняк брусничный; **С ксф** – сосняк кустарничково-сфагновый; Оценка доминирования: (+) – единичные находки; + – виды резиденты, менее 5,0%; ++ – субдоминанты, 5,1-10,0%; +++ – доминанты, 10,1-25,0%; ++++ – супердоминанты, более 25%; \* – новые виды пауков для Республики Марий Эл; \*\* – редкий вид для России.

## 2. Обилие и структура доминирования населения напочвенных пауков сосновых лесов.

Средняя динамическая плотность пауков за весь весенне-летний период активности пауков достигает максимальных значений в сосняках брусничных (более 350 экз./100 лов.-сут.), тогда как в остальных сооб-

ществах этот показатель на порядок ниже. Минимальная динамическая плотность наблюдается в сосняках лишайниково-зеленомошных (190,5 и 203,8 экз./100 лов.-сут.).

Динамическая плотность пауков подвержена выраженным сезонным колебаниям (рис. 1). Так в начале мая во всех сообществах показатели динамической плотности пауков наименьшие. Во второй половине мая наблюдался резкий рост активности пауков, при этом максимальные значения уловистости отмечены в сосняках брусничных и бруснично-зеленомошном, составляя 724,3; 737,3 и 415,7 экз./100 лов.-сут., соответственно. В июне на указанных участках произошло существенное снижение динамической плотности *Aranei*, а именно, в сосняках брусничных до 319,2 и 248,6; в сосняке бруснично-зеленомошном до 239,2. Для населения напочвенных пауков остальных сосняков в июне такая подобная динамика обилия не наблюдалась.

Полученные различия подтверждаются результатами двухфакторного дисперсионного анализа. Анализ показал значимое влияние факторов «сообщество» ( $p < 6 \times 10^{-6}$ ) и «период учетов» ( $p < 10^{-7}$ ), а также взаимодействия этих факторов ( $p < 0,016$ ).

Как видно из таблицы 1, для населения напочвенных пауков большинства изученных сообществ, за исключением сосняка кустарничково-сфагнового, свойственно преобладание одного-двух видов доминантов/супердоминантов, таких как *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) и *Alopecosa aculeata* (Clerck, 1758), в то время как остальные виды преимущественно относятся к резидентам (менее 5%). Таким образом, видовая структура населения герпетобионтных *Aranei* может быть охарактеризована как монодоминантная. В сосняке кустарничково-сфагновом отмечено четыре вида доминанта: *Trochosa spinipalpis* (O.P.-Cambridge, 1895), *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865), *Pirata uliginosus* (Thorell, 1856), *Pardosa prativaga* (L.Koch, 1870), т.е. видовая структура пауков является олигодоминантной.

Для динамики видового разнообразия напочвенных пауков выявлены аналогичные тенденции, что и для обилия. Число видов пауков в исследуемых сосновых лесах минимально в начале мая, затем оно возросло в конце мая. Рост видового богатства пауков продолжался в июне в сосняках лишайниково-зеленомошном и кустарничково-сфагновом, в то время как в остальных сообществах этот показатель снижался.

Анализ пространственного размещения пауков проводили посредством вычисления коэффициента дисперсии (KS). Для определения типа



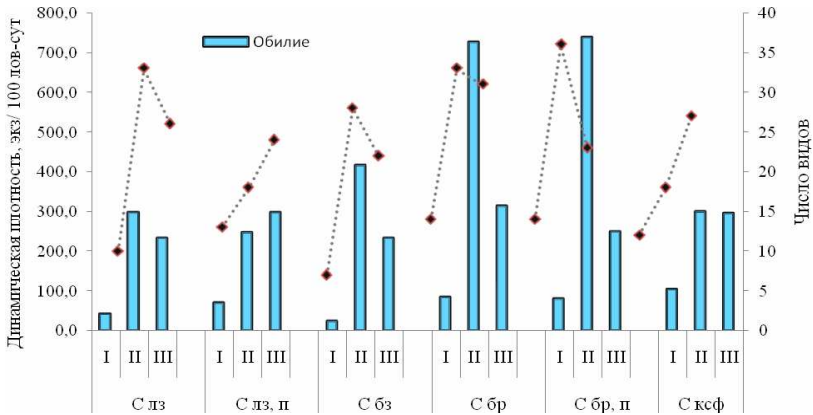


Рис. 1. Изменение динамической плотности и числа видов папочвенных пауков.

размещения животных был использован критерий Стьюдента, выявляющий статистически значимые различия между вычисляемым коэффициентом дисперсии и единицей [3]. Полученные результаты, представленные в таблице 2, позволяют говорить о тенденции населения

Таблица 2

**Среднее число экземпляров пауков на 1 ловушку (М), дисперсия (S) и коэффициент дисперсии (KS) в различные сроки исследования**

Сообщество	С лз			С лз, п		
Период учетов	I	II	III	I	II	III
М	2,9±0,62	20,8±1,50	16,3±2,27	4,8±1,27	17,2±2,53	17,4±2,44
S	3,21	22,62	51,34	16,20	64,18	59,38
KS	1,11	1,09	3,15*	3,37*	3,73*	3,41*
Сообщество	С бр			С бр, п		
Период учетов	I	II	III	I	II	III
М	5,8±1,95	50,7±5,34	21,9±2,77	5,5±0,82	51,6±6,23	20,8±1,76
S	18,40	352,50	77,21	6,72	396,50	31,29
KS	3,17*	6,95*	3,52*	1,22	7,68*	1,50
Сообщество	С бз			С ксф		
Период учетов	I	II	III	I	II	III
М	5,33±1,77	29,1±1,54	16,3±1,79	7,3±0,66	20,9±2,98	20,6±2,68
S	31,47	23,66	32,01	23,34	88,99	71,60
KS	5,90*	0,81	1,96	3,20*	4,26*	3,48*

**Примечание:** \* – обозначены статистически значимые различия ( $p < 0,01$ ), то есть размещение пауков носило агрегированный характер.

напочвенных пауков к агрегированному размещению в сосняках брусничном, лишайниково-зеленомошном, посадка и кустарничково-сфагновом в течение всего весенне-летнего периода активности. При этом в сосняке брусничном, посадка выраженное групповое размещение пауков отмечалось только во второй половине мая, в максимальный период их активности.

Проведенный кластерный анализ группировок напочвенных пауков на основе обилия каждого конкретного вида (рис. 2) позволяет выделить три кластера. Первый формируют группировки пауков сосняков брусничных во второй половине мая, что обусловлено высокой динамической плотностью *Pardosa lugubris* в обоих сообществах, а также отсутствием других видов-доминантов. Второй кластер образуют пауки сосняков брусничных и бруснично-зеленомошного в июне, что объясняется сходством структуры доминирования пауков данных сосняков: превалированием *Pardosa lugubris* над остальными видами, хотя динамическая плотность данного вида снизилась по сравнению со вторым периодом учетов. Третий кластер крайне разнороден, так как включает группировки пауков всех остальных сосняков, в которых структура доминирования и обилие напочвенных пауков отличаются от сосняков брусничных во второй и третий период учетов.

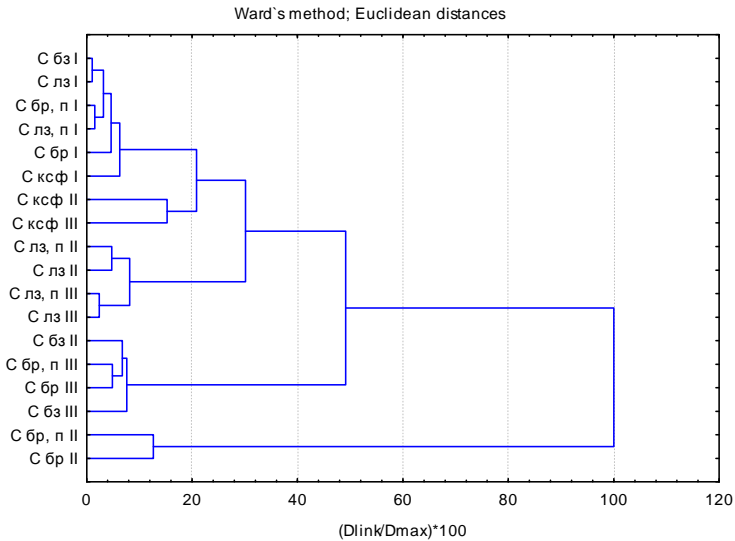


Рис. 2. Результаты кластерного анализа группировок пауков исследуемых сосновых лесов.

**3. Характеристика населения напочвенных пауков основных типов сосновых лесов** (табл. 3, 4). Проведенный анализ населения напочвенных пауков позволил выявить соответствие группировки *Agapei* типу исследуемых сосновых лесов. Так, плакорные ксерофитные сосняки лишайниково-зеленомошные характеризуются сравнительно невысокими показателями видового разнообразия и обилия напочвенных пауков, также как и переувлажненный сосняк кустарничково-сфагновый, расположенный в понижении. Напротив, в сосняках брусничных, которые являются более мезофитными благодаря расположению в дренированных понижениях рельефа, указанные показатели выше, а резкие сезонные колебания обилия определяются активностью только одного вида.

Таблица 3

**Доминантный комплекс видов пауков и их уловистость  
(в экз./100 лов.-сут.) в исследуемых сосняках**

Сообщество	С лз			С лз, п			С бз			С бр			С бр, п			С ксф		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Период учета																		
<i>Trochosa terricola</i>	13,0	20,0		24,0	34,0	5,7	8,6	19,0	1,4	14,0	63,0	2,9	36,0	53,0	10,0	5,7	17	
<i>Alopecosa aculeata</i>		87,0	86,0		66,0	84,0		43,0	24,0		39,0	34,0		10,0	7,1		5,7	
<i>Pardosa lugubris</i>		29,0	67,0		30,0	73,0		161,0	111,0		387,0	164,0		513,0	204,0		8,6	5,7
<i>Pardosa</i> sp.	1,4	21,0	1,4	11,0	4,3		4,3	17,0	1,4	43,0	30,0	2,9	5,7	4,3	5,7	19,0	11	
<i>Zelotes subterraneus</i>	1,4	16,0	2,9		7,1	7,1	2,9	8,6	10,0		24,0	4,3	2,9	10,0	4,3		4,3	4,3
<i>Haplodrassus soerinseni</i>		2,9	2,9			4,3		10,0	13,0		44,0	5,7			2,9			
<i>Hahnia ononidum</i>		4,3			1,4			43,0			21,0			23,0				
<i>Trochosa spinipalpis</i>											5,7					43,0	89	7,1
<i>Pardosa prativaga</i>											1,4						43	39
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>																	8,6	69 7,1
<i>Pirata uliginosus</i>											4,3						8,6	139
<i>Drassylus lutetianus</i>											1,4							33

Половая структура и пространственное размещение *Pardosa lugubris*

Сообщество Период учетов	С лз		С лз, п		С бз		С бр		С бр, п	
	II	III	II	III	II	III	II	III	II	III
Половая структура ( % )										
♀	30,0	21,3	0,0	19,6	27,4	31,7	31,3	41,7	4,5	14,0
♂	70,0	78,7	100,0	80,4	72,6	68,3	68,7	58,3	95,5	86,0
Пространственное размещение										
M	1,78± 0,21	1,60± 0,27	2,10± 0,66	5,1± 1,29	11,3±1 ,89	11,3±1 ,89	27,1±3 ,54	11,5±2 ,55	35,9±6 ,00	14,3±1 ,06
S	0,44	0,71	4,32	16,5	35,8	35,8	125,7	65,2	359,7	11,34
KS	0,25	0,44	2,06	3,24*	3,2*	3,2*	4,63*	5,66*	10,0*	0,79

**Примечание:** \* – обозначены статистически значимые различия ( $p < 0,01$ ), то есть размещение пауков носило агрегированный характер.

Следует отметить и тот факт, что нами не обнаружены выраженные различия в населении напочвенных пауков двух типов сообществ: постпирогенных и неповрежденных пожарами сосняков.

**Сосняки брусничные.** Для населения напочвенных пауков двух брусничных сосняков в начале мая характерно преобладание *Trochosa terricola* и незначительное присутствие *Pardosa lugubris*. Максимальный пик активности *Pardosa lugubris* приходится на вторую половину мая. Несмотря на снижение уловистости данного вида в июне, он, по-прежнему, остается супердоминантом (более 50%). Интересен тот факт, что в сосняке брусничном в начале мая отмечено высокое обилие неполовозрелых предлиночных особей *Pardosa lugubris*.

Увеличение коэффициента дисперсии во второй и третий период учетов свидетельствовало об агрегированном размещении *Pardosa lugubris* в сосняке брусничном, а в посадке сосны групповое размещение наблюдалось только во второй половине мая. В целом, пространственное размещение одного вида обуславливает агрегированность всего населения пауков на данных участках.

Для половой структуры населения пауков *Pardosa lugubris* свойственна высокая активность самцов. Роль активности самцов, скорее всего, заключается в увеличении вероятности встречи их с самками для последующего спаривания, при котором возможен пост- и прекопуляционный каннибализм; к тому же поиск партнера – процесс, требующий затрат энергии [10]. В последующем спад динамической плотности вида во многом связан со снижением активности самцов, которые спустя не-

которое время после копуляции, как правило, умирают. В сосняке брусничном сравнительно выше доля половозрелых самок и неполовозрелых особей (предпоследняя линька) *Pardosa lugubris*, как видно из таблиц 4 и 5. Невысокие значения уловистости неполовозрелых особей связаны с тем, что молодь пауков в большей мере относится к обитателям верхних слоев почвы и подстилки, чем к собственно герпетобионтам [2].

В середине июня в сосняке брусничном отмечены находки гигрофильных видов *Pirata hygrophilus* Thorell, 1872, *Pirata piraticus* (Clerck, 1758), *Pirata uliginosus* (Thorell, 1856), *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1758), что обусловлено относительно близким расположением заболоченных сообществ – возможных местообитаний данных видов-мигрантов. Обнаруженный в сосняке брусничном, посадка сосны *Dolomedes fimbriatus* представляет интерес в качестве примера миграционной способности пауков, так как исследуемое сообщество находится на весьма значительном удалении от переувлажненных и околородных сообществ.

**Сосняк бруснично-зеленомошный.** Для структуры доминирования пауков этого сообщества со второй половины мая свойственно преобладание *Pardosa lugubris*, а также значительная доля *Alopecosa aculeata*, что отчасти напоминает структуру доминирования населения *Aranei* сосняка брусничного. Однако, несмотря на мозаичность покрова сосняка бруснично-зеленомошного, показатели видового разнообразия и уловистости пауков в данном сообществе ниже относительно сосняков брусничных, хотя и превышают таковые для сосняков лишайниково-зеленомошных.

**Сосняки лишайниково-зеленомошные.** В начале мая доминирует *Trochosa terricola*. Во второй половине мая доминантом становится *Alopecosa aculeata*, субдоминанты: *Trochosa terricola*, *Pardosa lugubris*. В июне преобладают 2 вида: *Alopecosa aculeata* и *Pardosa lugubris*, а *Trochosa terricola* относится к резидентным видам.

Интересно отметить, что во второй половине мая и в июне многочисленный в сосняках брусничных *Pardosa lugubris* уступает по уловистости *Alopecosa aculeata* в сосняках лишайниково-зеленомошных. Этот факт, на наш взгляд, может быть связан с приуроченностью вида *Pardosa lugubris* к определенным сообществам: соснякам брусничным, из которых особи могут мигрировать в соседние местообитания. Этим, в частности, можно объяснить механизм увеличения динамической плотности пауков *Pardosa lugubris* в сосняках брусничных во второй половине мая и её спада в июне, в то время как в сосняках лишайниково-зеленомошных в июне активность данного вида возрастает.

При сравнении полученных нами результатов за 2006 и 2008 гг. [6] с данными за 1982-1983 гг. [14] выявлена динамика населения напочвенных пауков в посадках сосны. В 1982 году в поврежденном огнем сосняке лишайниково-зеленомошном господствовал *Xerolycosa nemoralis*; в неповрежденных сосняках (контроле) доминировали *Pardosa lugubris*, *Alopecosa aculeata*, *Trochosa terricola*. В сосняках брусничных в контроле преобладал *Pardosa lugubris*, а на гари были обильны *Xerolycosa nemoralis*, *Alopecosa aculeata*. В настоящее время проявляется значительное сходство населения *Aranei* герпетобия посадок сосны после пожара 1972 года с сосняками, неповрежденными пожарами. В частности, *Xerolycosa nemoralis* в наших сборах относится к резидентным видам и встречается только в ксерофитных сосняках лишайниково-мшистых, а *Alopecosa aculeata* в сосняках брусничных хотя и обилен, но все же относится к субдоминантам. Таким образом, восстановительная динамика населения напочвенных пауков в постпирогенных сообществах на исследуемой территории происходит примерно за период около 30 лет.

**Сосняк кустарничково-сфагновый.** Комплекс видов-доминантов пауков существенно отличается от такового для вышеперечисленных сосняков. В начале мая преобладал *Trochosa spinipalpis*. Во второй половине мая динамическая плотность данного вида возрастала до 89 экз./100 лов.-сут., также высокая уловистость была свойственна для видов *Hygrolycosa rubrofasciata* и *Pardosa prativaga*, 69 и 43 экз./100 лов.-сут. соответственно. В июне супердоминировал *Pirata uliginosus*, чья динамическая плотность увеличилась с 8,6 экз./100 лов.-сут. во второй половине мая до 139,0. К числу доминантов в третий период исследования относились *Pardosa prativaga* и *Drassylus lutetianus*. Динамическая плотность *Trochosa spinipalpis* в июне снизилась до 7,1 экз./100 лов.-сут. Следует отметить, что *Pardosa lugubris* и *Alopecosa aculeata* в данном сообществе характеризовались низкими показателями динамической плотности. Таким образом, в сосняке кустарничково-сфагновом наблюдается выраженная смена доминирующих видов, что, по нашему мнению, обусловлено различиями в жизненных циклах видов-доминантов.

Обобщая полученные данные, отметим, что население напочвенных пауков зависит от типа сообщества. Так, наблюдаются различия в комплексе видов-доминантов дренированных и переувлажненных сосняков. В первом случае преобладают один-два вида, максимальные показатели динамической плотности которых отмечаются во второй половине мая-июне. В начале мая данные виды практически не представлены, и во всех сосняках лишайниково-зеленомошных и брусничных преобладает *Trochosa terricola*, который также обилен во второй половине мая. Эти

данные позволяет заключить, что размножение *Trochosa* проходит в мае и заканчивается во второй половине мая, когда активны другие виды доминанты. Следует отметить и то, что по размерам *Trochosa terricola* сопоставим с *Alopecosa aculeata* (длина тела около 10 мм), а размеры тела *Pardosa lugubris* меньше 8 мм. По наблюдениям автора, пауки рода *Trochosa* на период откладки кокона зарываются в почву, и, лишь когда потомство выйдет из кокона, самка с молодыми пауками на брюшке покидает убежище. Самки *Pardosa lugubris*, напротив, носят кокон на брюшке, не устраивая убежищ на период выхода молоди из кокона. В наших сборах самки *Pardosa lugubris* с коконами отмечены в июне, когда обилие *Trochosa terricola* не высоко. Эти данные отчасти могут объяснять разделение во времени периодов активности пауков-доминантов, что, возможно, способствует снижению межвидовой конкуренции между видами со сходными жизненными формами и поведением. В то же время ранний сдвиг периода размножения у *Trochosa* также может быть связан с влажностью почвы, которая в сосняках при относительно высоких температурах быстро теряет влагу, и условия для выведения потомства в июне становятся менее благоприятными, чем в конце весны.

На основании анализа полученных данных и ранее проведенных исследований, посвященных биотопическому распределению напочвенных пауков [1, 6, 14], мы делаем вывод, что у эвритопного вида *Pardosa lugubris* выражено биотопическое предпочтение к мезофитным лесным сообществам, в нашем случае – к соснякам брусничным. Для *Alopecosa aculeata* прослеживаются предпочтения ксерофитных сообществ, при этом тому служат сосняки лишайниково-зеленомошные.

Для переувлажненного сосняка кустарничково-сфагнового свойствен набор гигрофильных видов пауков, которые образуют доминантный комплекс. При этом, как и в дренированных сосняках, в мае доминирует представитель рода *Trochosa*. Во второй половине мая к данному виду-доминату присоединяются более мелкие виды семейства Lycosidae. По нашим наблюдениям, *Trochosa spinipalpis* устраивает в сфагновых мхах убежище из паутины на небольшой глубине, где и откладывает кокон. Некрупные самки *Pirata uliginosus*, доминирующего вида в июне, носят коконы на брюшке.

Таким образом, у близких по биологии видов-доминантов напочвенных пауков исследуемых сосняков периоды активности разнесены во времени, что отражается на структуре доминирования Aranei.

### Заключение

Нами выявлено 92 вида пауков, относящихся к 16 семействам. По числу видов преобладает семейство Linyphiidae, по обилию – Lycosidae. В структуре доминирования большинства сосняков преобладает 1-3 вида, таким образом, население напочвенных пауков – моно- или олигодоминантное. Большая часть видов – резиденты, часть из них не является типичными герпетобионтами, а населяет подстилку. Обнаружены *Notioscopus sarcinatus* (O.P.-Cambridge, 1872), *Gnaphosa lugubris* (C.L.Koch, 1839), *Scotina palliardi* (L.Koch, 1881) и *Lathys nielsenii* (Shenkel, 1932) – новые виды для Республики Марий Эл.

Видовое разнообразие и обилие пауков зависит от типа сосняка. Наибольшие показатели отмечены для сосняков брусничных, наименьшие – для сосняков лишайниково-зеленомошных. Весенне-летний период активности напочвенных пауков характеризуется выраженными колебаниями обилия и видового разнообразия. Для всех сообществ характерны низкие показатели в начале мая, которые резко возрастают во второй половине мая, особенно в сосняках брусничных. Этот рост вызван наступлением периода размножения у доминирующих видов пауков.

В начале мая во всех сосняках преобладает один вид пауков рода *Trochosa*. Во второй половине мая в сосняках брусничных доминирует только один вид *Pardosa lugubris*, в сосняках лишайниково-зеленомошных этот вид менее обилен, чем *Alopecosa aculeata*. В сосняке кустарничково-сфагновом доминируют четыре вида, пик активности которых приурочен к разным временным периодам.

На основе анализа собственных и литературных данных у *Pardosa lugubris* выявлено биотопическое предпочтение мезофитных сосняков брусничных, а для *Alopecosa aculeata* – ксерофитных сосняков лишайниково-зеленомошных.

Проведенное сравнение наших результатов с данными за 1982 гг. позволяет говорить о восстановительной динамике населения напочвенных пауков сосновых лесов Марийской низменности за последние 35 лет.

Полученные данные могут быть использованы при зоодиагностических исследованиях сосновых лесов Республики Марий Эл. Поэтому решение вопроса о взаимоотношениях напочвенных пауков, формировании и функционировании населения *Agapei* в сосновых лесах представляется интересным с позиции экологического мониторинга состояния лесных сообществ.



Автор выражает благодарности Л.Б. Рыбалову за полезные советы и конструктивную критику, А.В. Танасевичу за проверку определения материала и критическое обсуждение статьи.

### *Библиографический список*

1. Аничкин А.Е. Особенности пространственного распределения пауков на водораздельной катене южной тайги // Russian Entomological Journal. 2002. Vol. 11. №1. P. 111-116.
2. Аничкин А.Е. Сезонная динамика населения напочвенных пауков в экосистемах южной тайги // Проблемы почвенной зоологии: Матер. III Всерос. Совещания по почвенной зоологии. – М.: КМК, 2002. С. 8-9.
3. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: «Мир», 1967 – 360 с.
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. 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.
6. Камаев И.О. Вертикальная структура населения пауков (Aranei) сосновых лесов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. – Йошкар-Ола, 2008. С. 198-213.
7. Камаев И.О., Матвеев В.А. Аранеологические исследования в Республике Марий Эл // Вестник Марийского государственного университета. 2008. №2. С. 96-100.
8. Матвеев В.А., Фатеров С.Я., Павлова М.М. Фауна пауков лесных насаждений Марий Эл // Фауна и экология пауков. – Пермь, 1994. С. 60-67.
9. Матвеев В. А., Краснобаев Ю. П., Бекмансурова Е. В. Фауна и экология пауков Республики Марий Эл. – Самара, 2003. 87 с.
10. Михайлов К.Г. Размерный половой диморфизм («карликовость самцов») у пауков: обзор проблемы // Arthropoda Selecta. 1995. Vol. 4. No. 3-4. P. 51-60.
11. Михайлов К.Г. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. – М.: Зоомузей МГУ, 1997. 416 с.
12. Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение. – М., 1963. 192 с.
13. Сейфулина Р.Р. Пауки-герпетобионты (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Подмосковья (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) // Зоологический журнал. 2005. т. 84. № 3. С. 330-346
14. Фатеров С.Я. Влияние лесных пожаров на видовой состав и численность пауков // Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл. VIII Всес. совещания Кн. 2. – Ашхабад, 1984. С.134-135.
15. Platnick N.I. The world spider catalog, version 10.0. American Museum of Natural History, 2009. <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>

## THE POPULATION OF EPIGEAL SPIDERS (ARANEI) OF PINE FORESTS IN MARI WOODLANDS

I.O. Kamayev

The population of epigeal spiders of the most widespread types in pine forests in the Mari woodlands is examined, and namely: pine lichen-moss forest, pine cowberry forest and pine sphagnous forest, 92 species of spiders out of 16 families were singled out and four species that appeared to be new for the Republic of Mari El were discovered: *Notioscopus sarcinatus* (O.P.-Cambridge, 1872), *Gnaphosa lugubris* (C.L.Koch, 1839), *Scotina palliardi* (L.Koch, 1881), and *Lathys nielsenii* (Shenkel, 1932) – a rare Russian type.

The epigeal spiders in pine cowberry forest were shown to have most species and to be most abundant (53 species and 373.3 specimens /100 trapping days), pine lichen-moss forest showed minimum abundance of spiders (33 species and 190.5 specimens /100 trapping days). Early in May all the explored communities were discovered to have low dynamic density of spiders (less than 100 specimens /100 trapping days), but in the second half of May this characteristic increases greatly and reaches its maximum point in pine cowberry forest (724 and 737 specimens /100 trapping days). In the middle of June spiders dynamic density in pine cowberry forest becomes three times lower, while other pine forests show no changes in spiders abundance. In the period of greatest activity spiders allocation is of an aggregated nature.

Most pine forests have been characterized by the predominance of *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) since the second half of May, pine lichen-moss forest show also the prevalence of *Alopecosa aculeata* (Clerck, 1758). pine sphagnous forest are characterized by the originality of dominant species complex, including *Trochosa spinipalpis* (O.P.-Cambridge, 1895), *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865), *Pirata uliginosus* (Thorell, 1856), *Pardosa prativaga* (L.Koch, 1870), that supersede each other successively.

The investigation revealed the restoring dynamics of epigeal spiders population in postpyrogenic pine forests in the Mari lowland. The difference in the population of epigeal spiders is first of all connected with pine forests.