

## Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и пауки (Aranei) в составе зооэдафона осушной зоны солёного озера в Южной Сибири

### Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and spiders (Aranei) are a part of soil fauna on the shore of a salt lake in South Siberia, Russia

В.Г. Мордкович, Р.Ю. Дудко, Л.А. Триликаускас, И.И. Любечанский  
V.G. Mordkovich, R.Yu. Dudko, L.A. Trilikauskas, I.I. Lyubechanskii

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

**Ключевые слова:** почвенная фауна, население, экологические взаимоотношения, конкуренция.

**Keywords:** soil fauna, animal population, ecological interactions, competition.

**Резюме.** Цель работы — параллельный анализ структуры населения двух наиболее значимых компонентов мезогерпетобия в амфибильных ландшафтах умеренной зоны: жуков-жукалиц (Coleoptera, Carabidae) и пауков (Araneae). Исследование проведено в южной лесостепи Новосибирской области в 2011–2012 гг. на геоморфологическом профиле от уреза воды солёного озера до зонального лесостепного ландшафта. В нижних позициях катены по количеству особей преобладают жужелицы, в верхней части преимущество переходит к паукам. В средней части катены на медиальных этапах сукцессии шансы двух конкурирующих контингентов мезогерпетобия уравнены. В целом, два главных звена мезогерпетобионтов-зоофагов дополняют или замещают друг друга, поддерживая на высоком уровне пресс хищников в крайне неустойчивых условиях осушки зоны и исключая участие других хищных членистоногих. За счёт увеличения количества жертв к концу лета конкурентные взаимодействия между пауками и жужелицами становятся менее напряжёнными. При переходе от осушной зоны к лесостепному биоценозу интразональные виды обеих групп, находящие себе приемлемые условия на солончаке и имеющие оптимум ареала в аридной зоне, уступают место зональным. Большую часть видового разнообразия катены составляют западнопалеарктические виды, что типично для Западно-Сибирской равнины.

**Abstract.** A parallel analysis of the community structure in two main components of soil-dwelling arthropods, namely carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and spiders (Araneae) was carried out in the southern part of the West Siberian forest steppe (Novosibirsk oblast) in 2011–2012, on the geomorphological profile (catena) from the salt lake shore to the zonal forest steppe landscape. Carabids and spiders predominate in low and high positions of the catena respectively. In the middle parts of the catena subjected to medial stages of ecological succession both competing groups are equally prominent. Overall, two main groups of soil-

dwelling predatory arthropods supplement or substitute each other, both of them maintaining a high level of predatory activity in unstable conditions of the littoral zone. They probably have tightly packed and overlapping ecological niches and inhibit another predators to enter into their community. Competition became less intense in the end of summer due to the increasing number of prey number. Intra-zonal species from both groups which mainly have their zoogeographical optimum in the arid biome are substituted for zonal ones along a profile from salina to forest-steppe. West-palaearctic species, which form a greater part of the species diversity of the catena, are typical for the West Siberian plain.

#### Введение

В соответствии с ярусным строением биосферы, в составе животного населения выделяют жизненную форму герпетобионтов, то есть обитателей подстилки, поверхности почвы и самого верхнего её горизонта. Крупные беспозвоночные-герпетобионты именуются — мезогерпетобий, в отличие от макрогерпетобия — мелких позвоночных [Арнольди, Арнольди, 1963 (Arnoldi, Arnoldi, 1963); Мордкович, 1964 (Mordkovich, 1964)]. Наиболее обычными, многочисленными и разнообразными по видовому составу сочленами мезогерпетобия оказываются в большинстве местообитаний умеренного климатического пояса Земли жуки-жукалицы и пауки.

Обе эти большие группы хищных членистоногих удобно использовать как модельный объект почвенно-зоологических исследований. Как жужелицы, так и пауки напрямую не связаны ни с составом растительности местообитания, ни с фаунистическим спектром своих потенциальных жертв, поскольку являются неспециализированными хищ-

никами, легко переключающимися на те объекты, которые встречаются в изобилии. Эти два таксоцена могут характеризовать интегральную привлекательность биотопа для его обитателей, иначе говоря, его «ценность» [Pearce, Venier, 2006; Fereira, 2010]. Обе эти группы вступают между собой в сложные конкурентные отношения [Marshall, Rypstra, 1999]. При этом, принято считать, что конкуренция не является главным организующим фактором ни в сообществах жужелиц, ни пауков, и имеет существенное значение только для наиболее многочисленных видов из этих групп [Loreau, 1988]. Если сравнивать таксоцены в целом, то пауки, как правило, более слабые конкуренты, чем жуки-жукачицы, и достигают высокой численности только в тех местообитаниях, где эти жуки почти не представлены [Lyubechanskii, 2012; Мордкович и др., 2014 (Mordkovich et al., 2014)].

В то же время, пауки более, чем другие герпетобионты, зависимы от «сложности среды», в особенности от архитектуры растительного покрова. Разнообразие аранеоценозов положительно связано с ярусностью и густотой растительности, множество видов пауков — специфичные обитатели подстилки, кустистых лишайников, трещин коры, скал и т.д. [Hatley, McMahon, 1980; Robinson, 1981; Halaj et al., 1998; Castro, Wise, 2010].

Несмотря на огромные эволюционные различия, ценотическая судьба казалось бы далёких друг от друга групп членистоногих оказалась поразительно похожей. Те и другие населяют сходный диапазон биотопов, в том числе в осушной зоне солёных озёр Западной Сибири. Все это предполагает интенсивное взаимодействие представителей этих двух таксоценов, итогом которого должно быть тонкое разделение экологических ниш. Параллельный анализ структуры населения двух наиболее значимых компонентов мезогерпетобия в амфибийных ландшафтах, имеющих самый старый абсолютный и самый молодой относительный возраст на суще, является целью данной работы.

## Район работ, материал, методы

Полигоном исследования служила котловина озера Малое Солёное, расположенного в 20 км западнее г. Карасук. Это мелководное усыхающее солёное озеро — одно из 2500 подобных на юге Западно-Сибирской равнины [Васильев и др., 2005 (Vasiliyev et al., 2005)]. От центра котловины к её окраине сменяют друг друга несколько концентрических поясов засолённых местообитаний, вышедших из-под водного зеркала разное время назад. Все они образуют в пространстве катену, протяжённостью около 150 м, а заодно сукцессионный ряд возрастом от нескольких дней до 100 и более лет.

Озёрное дно центра котловины (местообитание № 1) находилось к началу исследований в сухом состоянии всего несколько дней. Местообитание № 2 (озёрно-иловатый соровий сульфидный со-

лончак) — несколько недель, местообитание № 3 (луговой солончак с куртинами солероса и полыни) — два года, местообитание № 4 (соровый солончак с сарсазаном) — не менее 30 лет, местообитание № 5 (луговой солонец-солончак с лебедой бородавчатой) — более 50 лет и, наконец, местообитание № 6 (галомезофитный луг на древнем приозёрном валу) — более 100 лет. При разливах озера или в периоды массового выпадения осадков все местообитания, кроме № 6, подвержены рецидивам затопления или хотя бы подъёмам уровня сильно минерализованных грунтовых вод до поверхности почвы.

В наших предыдущих работах дана характеристика почвенно-растительного покрова и животного населения изученной катены [Фёдоров, Мордкович, 2012 (Fyodorov, Mordkovich, 2012); Фёдоров, Триликаускас, 2013 (Fyodorov, Trilikauskas, 2013); Фёдоров, 2013 (Fyodorov, 2013)], трофических взаимоотношений между населяющими её насекомыми [Lyubechanskii et al., 2015]. Учёты пауков и жужелиц проведены методом почвенных ловушек с соблюдением традиционных параметров, в 2011–2012 гг. подекадно с мая по август включительно.

## Результаты

### Структура населения жужелиц и пауков

**Видовое богатство** определяется несколькими показателями. Исходным параметром служит общее число видов, которое отражает суммарную ёмкость среды обитания и потенциальные возможности местной фауны в формировании оптимального набора видов для эффективного функционирования биоценозов, характерных для определённой территории. Всего в шести изученных местообитаниях осушной зоны озера Малое Солёное выявлен 51 вид жуков семейства Carabidae [Фёдоров, Мордкович, 2012 (Fyodorov, Mordkovich, 2012)] и 49 видов пауков 12 семейств [Фёдоров, Триликаускас, 2013 (Fyodorov, Trilikauskas, 2013)].

На фоне примечательно одинакового числа видов, количество родов, к которым они относятся, у жужелиц (22) и пауков (35) существенно отличается в пользу вторых. Однако в градиенте экологических условий (влажности, температуры, засоления и т. д.), который представляет собой катену местообитаний, отмеченное выше равенство числа видов жужелиц и пауков наблюдается только в подсохшем соровом и луговом солончаках (№№ 2, 3) и луговом солонце-солончаке (№ 5), то есть в середине катенно-сукцессионного ряда. На начальном этапе трансформации водной экосистемы в наземную (№ 1) более оперативными в освоении новоявленного местообитания оказываются жужелицы. Их разнообразие достигает здесь 12 видов, по сравнению с 5 у пауков. Похожая ситуация, но в меньших масштабах, возникает в соровом солончаке (№ 4), близком по экологическим условиям к клас-

сическим пустыням (16 видов жужелиц и 11 — пауков). На конечном этапе сукцессии в местообитании № 6 пауки (34 вида) существенно обгоняют жужелиц (25 видов) по видовому богатству (рис. 1-а).

Более наглядно распределение жужелиц и пауков представлено на рис. 1-д — логарифм индекса Ar/Car, то есть отношения числа видов пауков к числу видов жужелиц в изученном градиенте местообитаний осушной зоны. Этот показатель растёт от -0,38 в местообитании № 1 до 0,13 в местообитании № 6. Кривая изменения индекса Ar/Car в катенном градиенте заметно проседает в местообитании № 4, нетипичном для лесостепной зоны.

Наряду с общим числом видов, интересным показателем видового богатства, служит отношение числа видов к числу родов. Если отвлечься от специфики таксономии сравниваемых групп члени-

тоногих, указанное отношение показывает потенцию организмов того или иного рода мобилизоваться в конкретном регионе или местообитании возможности адаптивной радиации адекватно разнообразию экологических условий в окружающей среде. Этот показатель мы ранее назвали «потенциалом адаптивной радиации» с аббревиатурой ПАР [Мордкович и др., 2014 (Mordkovich et al., 2014)].

Для локальной фауны осушной зоны ПАР жужелиц более чем в 1,5 раза выше, чем у пауков. При этом его значение, низкое у жужелиц в местообитаниях № 1 и 2 (1,1–1,2), далее последовательно растёт вверх по катене, а значит, и по ходу сукцессии, достигая максимума (2,3) в местообитании № 6. У пауков тенденция изменения ПАР вдоль катенно-сукцессионного градиента имеет другой характер. У них значение ПАР, и без того низкое в

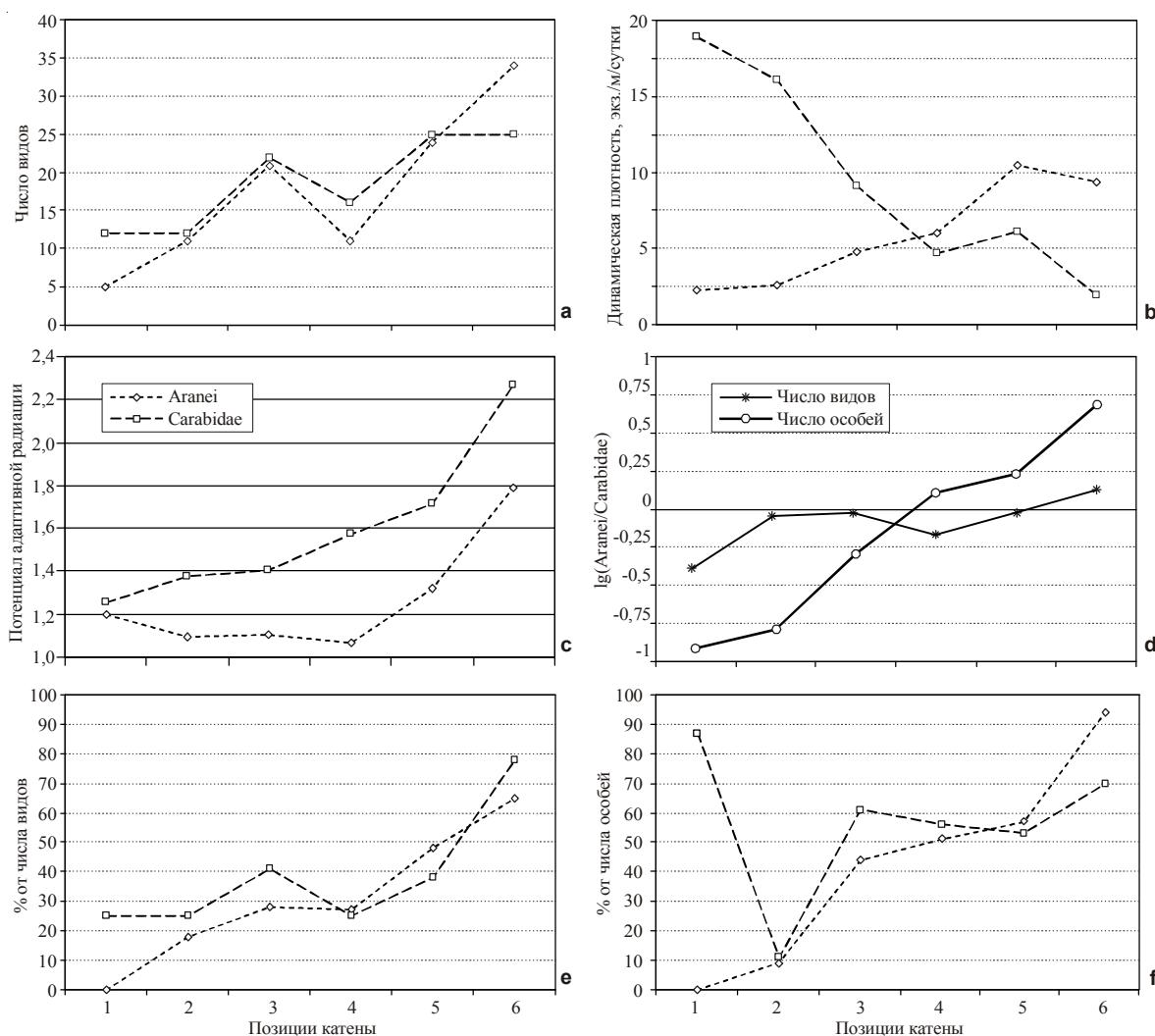


Рис. 1. Изменение характеристик сообщества хищных герпетобионтов (пауков и жужелиц) в пределах катены. а — число видов; б — динамическая плотность, в — потенциал адаптивной радиации (ПАР); д —  $\lg(\text{Aranei}/\text{Carabidae})$ ; е — доля видов-преферентов; ф — доля особей видов-преферентов.

Fig. 1. Change of the parameters of the predatory soil-dwelling arthropods community along the catena. a — species number; b — dynamic density; c — potential of adaptive radiation (PiAP); d —  $\lg(\text{Aranei}/\text{Carabidae})$ ; e — the part of the preferential species number; f — the part of the preferential species density.

местообитании № 1 (~1,2), сокращается до минимума (~1) к местообитанию № 4, но далее растёт, как у жужелиц, но в более низких значениях — до 1,8 (рис. 1-с).

В результате проделанного анализа складывается впечатление, что жужелицы и пауки, обладая близким исходным резервом видового разнообразия, придерживаются похожей, в целом, стратегии изменения видового богатства по ходу сукцессии экосистем осушной зоны, что отражает распределение видов в катене местообитаний. Эта похожесть наиболее отчётливо проявляется на медиальных этапах сукцессии. Однако на начальном этапе сукцессии преимущество имеют жужелицы, а на терминальном оно переходит к паукам.

**Обилие населения** как жужелиц, так и пауков в осушной зоне озера Малое Солёное достигает максимальных значений порядка десятков особей на метр в сутки. Это на порядок величин больше, чем в автоморфных климаксовых экосистемах лесостепного биома [Bespalov, Lyubechanskii, 2011]. При этом, динамическая плотность жужелиц в среднем для осушной зоны у жужелиц (7,0 экз/м/сутки) несколько выше, чем у пауков (5,5 экз/м/сутки). Однако порядок изменения динамической плотности вдоль катенного градиента местообитаний у двух контингентов мезогерпетобия существенно различается. В солончаковых местообитаниях (№№ 1, 2, 3) жужелицы имеют преимущество перед пауками в 2–8 раз. В местообитании № 4 шансы обоих контингентов населения выравниваются. В местообитании № 5, и особенно № 6, обилие пауков в 1,7–4,8 раз превышает таковое жужелиц (рис. 1-б). Ту же тенденцию постепенного захвата лидирующей роли в составе мезогерпетобия пауками в противовес жужелицам демонстрирует порядок нарастания индекса П/Ж (отношение динамической плотности пауков к таковой у жужелиц), представленного на рис. 1-д в логарифмической шкале. Значение показателя постепенно растёт от -0,93 в местообитании № 1 до 0,68 в местообитании № 6.

Отмеченные тенденции изменения параметров биоразнообразия вдоль катены и их соотношения у жужелиц и пауков определяются избирательным отношением видов к разным местообитаниям. Определённые виды явно предпочитают одни местообитания другим, то есть сосредоточивают всю популяцию только там или достигают там наиболее высоких значений плотности локальных популяций. Других местообитаний многие виды совсем избегают или встречаются в них в небольшом количестве. Количественная преференция определённых местообитаний предопределена характерным экологическим стандартом требований вида к среде обитания, выработанным в течение совместной эволюции с другими видами [Арнольди, Арнольди, 1963 (Arnoldi, Arnoldi, 1963)]. Поэтому виды-преференты служат маркёрами определённого сочетания экологических условий. Такие маркёрные виды имеются в каждом из исследованных место-

обитаний. Местообитания №№ 1, 2 предпочитают жужелицы *Cardiaderus chloroticus* (Fischer von Waldheim, 1823), *Pogonistes rufoaeneus* (Dejean, 1828). А вот пауков, предпочитающих местообитание № 1 — нет. Преференцию в местообитании № 2 имеют жужелицы *Cephalota elegans* (Fisher von Waldheim, 1823), *Pogonus luridipennis* (Germar, 1823) и пауки: *Dictyna ubsunurica* Marusik et Koronen, 1998, *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834). Местообитание № 3 предпочитают многие виды жужелиц: *Bembidion latiplaga* Chaudoir, 1850, *Cymindis equestris* Gebler, 1825, *Daptus vittatus* Fischer von Waldheim, 1823, *Amara parvicollis* Gebler, 1833, *Dicheirotrichus desertus* (Motschulsky, 1849), *Broscus cephalotes* (Linnaeus, 1758), *Scarites terricola* Bonelli, 1813 и пауков: *Micaria rossica* Thorell, 1875, *Evippa* sp., *Araeoncus crassiceps* (Westring, 1861), *Heriaeus horridus* Tystshenko, 1965 и др. Есть преференты даже для местообитания № 4, нетипично для лесостепи, с пустынными условиями жизни, но никак не связанного с широтной зоной пустынь. Здесь максимальной плотности популяции достигают жужелицы: *Pogonistes convexicollis* Chaudoir, 1871, *Pogonus meridionalis* Dejean, 1828, *P. transfuga* Chaudoir, 1871, *Dolichus halensis* (Schaller, 1783) и пауки: *Gnaphosa* sp., *Philodromus fallax* Sundevall, 1832, *Xysticus* sp. Часть этих видов являются облигатными галобионтами (*Pogonistes*, *Pogonus*), а другие (*Dolichus*) — предпочитают пухлые солончаки в лесостепной широтной зоне, благодаря своей исключительно широкой толерантности при слабом влиянии других претендентов жить в постоянно экстремальных условиях. Ни те, ни другие не являются характерными обитателями настоящих пустынь. Об экологической толерантности указанных видов пауков (кроме *Philodromus fallax*, у которого она широкая: [Szita, Logunov, 2008]), судить пока сложно. *Gnaphosa* sp. и *Xysticus* sp. — два неописанных вида, экологическая преференция которых еще неясна. Местообитание № 5 предпочитают жужелицы: *Pogonistes angustus* (Gebler, 1829), *Pogonus cumanus* Lutshik, 1916, *Cephalota chiloleuca* (Fisher von Waldheim, 1820), *Broscus semistriatus* (Dejean, 1828), *Curtonotus propinquus* (Menetries, 1832), а также пауки: *Devade tenella* (Tystschenko, 1965), *Gnaphosa saurica* Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992, *G. tuvinica* Marusik et Logunov, 1992, *Walcken-aerianus esyunini* Tanasevitch, 2004, *Pardosa* sp., *Oxyopes xinjiangensis* Hu et Wu, 1989, *Ozyptila trux* (Blackwall, 1846). Наконец, преферентами местообитания № 6 являются жужелицы: *Calosoma denticolle* Gebler, 1833, *Harpalus calceatus* (Dufschmid, 1812), *Poecilus fortipes* (Chaudoir, 1850), *Calathus erratus* (C. R. Sahlberg, 1827) и др., а также пауки: *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1758), *Eresus* sp., *Poecilochroa variana* (C.L. Koch, 1839), *Zelotes longipes* (L. Koch, 1868), *Alopecosa cuneata* (Clerck, 1758), *A. cursor* (Hahn, 1831), *A. kovblyuki* Nadolny et Ponomarev, 2012, *A. taeniopus* Kulczyński, 1895, *Mustelicosa dimidiata* (Thorell, 1875), *Xerolycosa*

*nemoralis* (Westring, 1861), *Thanatus arenarius* Thorell, 1872, *Ozyptila scabricola* (Westring, 1851), *Xysticus* sp.

Количество видов-преферентов последовательно увеличивается снизу вверх по катене, как среди жужелиц, так и среди пауков. Если в местообитаниях №№ 1, 2 и 4 доля видов-преферентов не превышает четверти видового богатства, в средней части катены в местообитаниях №№ 3, 5 она возрастает до половины состава, то в местообитании № 6 достигает 65 % видового богатства у пауков и 78 % — у жужелиц (рис. 1-е).

Доля особей преферентов в составе населения местообитания № 1 достигает у жужелиц 87 % от общего обилия, а в местообитании № 2 снижается до 11 % у жужелиц и 9 % у пауков. Далее вверх по катене доля преферентов в составе населения растёт, составляя в местообитании № 3 у пауков 44 %, у жужелиц 61 %. В местообитаниях №№ 4 и 5 доли населения пауков и жужелиц выравниваются. Зато в местообитании № 6 доля преферентов среди жужелиц подрастает до 70 % от численности всех особей жуков в сообществе, а доля пауков-преферентов достигает даже значения 94 % от общего числа их особей, не оставляя никаких шансов неспецифичным обитателям (рис. 1-ф).

Таким образом, имея изначально равный мобилизационный резерв о-разнообразия, жужелицы и пауки оперируют им в пространственном градиенте экологических условий неодинаково, более того — противоположным образом. В нижних позициях катены на начальных стадиях сукцессии преимущество имеют жужелицы, в верхней части катены на терминальной стадии сукцессии преимущество переходит к паукам. В средней части катены на медиальных этапах сукцессии шансы двух конкурирующих контингентов мезогерпетобия уравнены. В целом, два главных звена мезогерпетобионтов-зоофагов удачно дополняют или замещают друг друга, поддерживая на высоком уровне пресс хищников в крайне неустойчивых условиях осушной зоны, подменяя друг друга путём перекрытия экологических ниш, исключая участие других хищных членистоногих.

#### АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ И ПАУКОВ

Ареал каждого вида изученных животных разделён нами на широтную и долготную составляющую. При этом выделено всего несколько групп: западно-, центрально-, и восточно-палеарктические по долготной составляющей, бореальные, суббореальные гумидные, субаридные по широтной составляющей. Более подробно типология ареалов описана в работе: [Дудко, Любечанский, 2002 (Dudko, Lyubechanskii, 2002)].

Западнопалеарктический тип ареала понимается нами широко и включает западно-центрально-палеарктическую и евро-сибирскую группы

Таблица 1. Принадлежность пауков изученной катены к ареалогическим группам

Table 1. Range groups and catena spider species belonging to them

| Вид   | Ш  | Д  |
|---|----|----|
| <i>Agelena labyrinthica</i> (Clerck, 1758)            | ПЗ | ТП |
| <i>Argenna patula</i> (Simon, 1874)                   | СГ | ЗП |
| <i>Devadé tenella</i> (Tystschenko, 1965)             | СА | ЗП |
| <i>Dictyna ubsunurica</i> Marusik et Koronen, 1998    | СА | ЦП |
| <i>Dictyna major</i> Menge, 1869                      | ПЗ | ТГ |
| <i>Berlandina cinerea</i> (Menge, 1868)               | СА | ЗП |
| <i>Gnaphosa</i> sp. – неописанный вид                 | Э  | Э  |
| <i>Gnaphosa saurica</i>                               | СА | ЗП |
| Ovtsharenko, Platnik et Song, 1992                    |    |    |
| <i>Gnaphosa tuvinica</i> Marusik et Logunov, 1992     | СА | ЦП |
| <i>Micaria dives</i> (Lucas, 1846)                    | ПЗ | ТП |
| <i>Micaria rossica</i> Thorell, 1875                  | ПЗ | ТГ |
| <i>Poecilochroa variana</i> (C.L. Koch, 1839)         | ПЗ | ЗП |
| <i>Zelotes longipes</i> (L. Koch, 1868)               | ПЗ | ТП |
| <i>Zelotes mundus</i> (Kulczyński, 1897)              | СА | ЗП |
| <i>Araeoncus crassiceps</i> (Westring, 1861)          | СГ | ЗП |
| <i>Gnathonarium dentatum</i> (Wider, 1834)            | СА | ТП |
| <i>Oedothorax apicatus</i> (Blackwall, 1850)          | СА | ЗП |
| <i>Tapinocyba pallens</i> (O.Pickard-Cambridge, 1872) | СГ | ЗП |
| <i>Trichoncus vasconicus</i> Denis, 1844              | СГ | ТП |
| <i>Trichopterna cito</i> (O.Pickard-Cambridge, 1872)  | СА | ЗП |
| <i>Walckenaerianus esyunini</i> Tanasevitch, 2004     | Э  | Э  |
| <i>Allohogna singoriensis</i> (Laxmann, 1770)         | СА | ЗП |
| <i>Alopecosa cuneata</i> (Clerck, 1758)               | СГ | ТП |
| <i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)                  | ПЗ | ЗП |
| <i>Alopecosa kovblyuki</i> Nadolny et Ponomarev, 2012 | СА | ЗП |
| <i>Alopecosa taeniopus</i> Kulczyński, 1895           | СА | ЗП |
| <i>Alopecosa schmidti</i> (Hahn, 1835)                | СГ | ЗП |
| <i>Alopecosa sulzeri</i> (Pavesi, 1863)               | СА | ТП |
| <i>Alopecosa taeniatata</i> (C.L. Koch, 1835)         | СГ | ЗП |
| <i>Evippa</i> sp. – неописанный вид                   | Э  | Э  |
| <i>Mustelicosa dimidiata</i> (Thorell, 1875)          | СА | ЗП |
| <i>Trochosa robusta</i> (Simon, 1876)                 | ПЗ | ТП |
| <i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westring, 1861)          | СГ | ТП |
| <i>Oxyopes xinjiangensis</i> Hu et Wu, 1989           | СА | ЦП |
| <i>Philodromus fallax</i> Sundevall, 1832             | ПЗ | ТП |
| <i>Thanatus arenarius</i> Thorell, 1872               | СА | ЗП |
| <i>Tibellus oblongus</i> (Walckenaer, 1802)           | ПЗ | ТГ |
| <i>Asianellus festivus</i> (C.L. Koch, 1834)          | СГ | ТП |
| <i>Steatoda albomaculata</i> (De Geer, 1778)          | ПЗ | ТГ |
| <i>Heriaeus horridus</i> Tystshenko, 1965             | СА | ЦП |
| <i>Ozyptila scabricola</i> (Westring, 1851)           | СГ | ЗП |
| <i>Ozyptila trux</i> (Blackwall, 1846)                | СГ | ТГ |
| <i>Xysticus idoloathytus</i> Logunov, 1995            | СА | ЦП |

Ш — широтная, Д — долготная составляющая ареала. Э — эндемичные виды, СГ — суббореальные гумидные, СА — субаридные, ПЗ — полизональные, ЗП — западнопалеарктические, ЦП — центрально-палеарктические, ТП — транспалеарктические, ТГ — трансголарктические.

Ш — latitudinal component of the range, Д — longitudinal component of the range. Э — endemic species, СГ — subboreal humid species, СА — subarid species, ПЗ — polyzonal species, ЗП — west-paleartic species, ЦП — central-paleartic species, ТП — trans-paleartic species, ТГ — trans-holapctic species.

[по: Городков, 1984 (Gorodkov, 1984)]. Ареалы видов суб boreального пояса разделены на два типа: гумидный и субаридный. Названия ареалогических групп видов не нужно смешивать с их экологической приуроченностью. Они говорят только о предпочтитаемом биоме. Суб boreальные гумидные виды свойственны зонам широколиственных лесов и лесостепи, северная граница их распространения может достигать южной и даже средней тайги. Субаридные виды свойственны, в первую очередь, зоне степей, их северная граница распространения достигает лесостепи, а южная может проходить в пустынной зоне [Беспалов и др., 2010 (Bespalov et al., 2010)].

Ареалогические группы жужелиц приводятся нами по работе: [Дудко, Любечанский, 2002 (Dudko, Lyubechanskii, 2002)]. Ареалогические группы пауков оригинальные, введены нами согласно Всемирному каталогу пауков Н. Платника, в соответствии с приводимой им литературой [The World Spider Catalog, Vol.15, 2014] и собственными данными. Тип ареала для каждого вида пауков из встреченных нами на катене даётся в таблице 1.

**Жужелицы** (табл. 2). Широтная составляющая ареала. У жужелиц вверх по катене увеличивается количество суб boreальных гумидных видов. Бореальные и полизональные виды появляются только

в позициях 5 и 6. Уменьшается количество субаридных видов, от абсолютного доминирования в позициях 1–3 до примерно 30 % в позиции 6.

Долготная составляющая ареала. Спектр видов по типу ареала наверху катене становится разнообразнее: если в позициях 1 и 2 присутствуют только западно- и центрально-палеарктические виды, то выше по катене появляются также восточно- и транспалеарктические.

В населении жужелиц наблюдается постепенное снижение обилия представителей субаридных видов от нижних позиций катене к верхним. От полного доминирования в нижних позициях катене с позиции 5 они начинают уступать место полизональным и суб boreальным гумидным видам. В позиции 6 суб boreальные гумидные виды начинают резко доминировать.

По долготной составляющей ареала в 3-й позиции катене становится ощутимо присутствие центрально-палеарктических видов, которые к верху катене «сходят на нет». Зато в верхних позициях становится ощутима доля транс- и восточно-палеарктических видов.

Таким образом, большинство субаридных видов в лесостепной зоне может жить только в очень специфических интразональных местообитаниях: солонцовых, солончаковых и/или прибрежных. Зато

Таблица 2. Ареалогические группы жужелиц и пауков изученной катены  
Table 2. Range groups of carabids and spiders registered on the catena

| Группа ареала                    | Жужелицы       |       |     |       |      |       | Пауки          |     |     |      |      |      |
|----------------------------------|----------------|-------|-----|-------|------|-------|----------------|-----|-----|------|------|------|
|                                  | Позиция катене |       |     |       |      |       | Позиция катене |     |     |      |      |      |
|                                  | 1              | 2     | 3   | 4     | 5    | 6     | 1              | 2   | 3   | 4    | 5    | 6    |
| Число видов                      |                |       |     |       |      |       |                |     |     |      |      |      |
| Широтная составляющая            | Б              | 0     | 0   | 0     | 0    | 1     | 1              | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    |
|                                  | СГ             | 1     | 0   | 1     | 4    | 4     | 8              | 0   | 0   | 5    | 0    | 4    |
|                                  | СА             | 11    | 12  | 17    | 13   | 15    | 6              | 2   | 6   | 8    | 4    | 8    |
|                                  | ПЗ             | 0     | 0   | 0     | 0    | 4     | 3              | 1   | 2   | 4    | 3    | 6    |
| Долготная составляющая           | ЗП             | 11    | 11  | 14    | 13   | 17    | 11             | 1   | 2   | 9    | 2    | 8    |
|                                  | ЦП             | 1     | 1   | 2     | 1    | 1     | 0              | 1   | 3   | 2    | 2    | 3    |
|                                  | ВП             | 0     | 0   | 0     | 0    | 1     | 1              | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    |
|                                  | ТП             | 0     | 0   | 6     | 2    | 5     | 6              | 1   | 3   | 5    | 2    | 5    |
|                                  | ТГ             | 0     | 0   | 0     | 0    | 0     | 0              | 0   | 0   | 1    | 1    | 3    |
| Э                                |                | 0     | 0   | 0     | 0    | 0     | 0              | 2   | 2   | 3    | 3    | 3    |
| Обилие (особей на 100 лов.-сут.) |                |       |     |       |      |       |                |     |     |      |      |      |
| Широтная составляющая            | Б              | 0     | 0   | 0     | 0    | 0,6   | 0,6            | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    |
|                                  | СГ             | 1,2   | 0   | 3,7   | 4,5  | 8,7   | 25,1           | 0   | 0   | 1,5  | 0    | 6,6  |
|                                  | СА             | 378,1 | 321 | 176,3 | 89,5 | 106,4 | 8,8            | 2,4 | 4,2 | 4,9  | 5,3  | 14,1 |
|                                  | ПЗ             | 0     | 0   | 2     | 0    | 7     | 2,8            | 0,3 | 1,1 | 2,6  | 1,9  | 5,1  |
| Долготная составляющая           | ЗП             | 377,2 | 315 | 135,8 | 79,9 | 98,8  | 21,7           | 1,8 | 2   | 5,6  | 3,7  | 9,2  |
|                                  | ЦП             | 2,1   | 6   | 41,1  | 12,7 | 5,6   | 0              | 0,6 | 1,5 | 0,4  | 1,6  | 5,8  |
|                                  | ВП             | 0     | 0   | 0     | 0    | 2,8   | 8,5            | 0   | 0   | 0    | 0    | 0    |
|                                  | ТП             | 0     | 0   | 5,1   | 1,4  | 15,5  | 9,1            | 0,3 | 1,8 | 1,9  | 1,7  | 6,1  |
|                                  | ТГ             | 0     | 0   | 0     | 0    | 0     | 0              | 0   | 0   | 1,1  | 0,2  | 4,7  |
| Э                                |                | 0     | 0   | 0     | 0    | 0     | 0              | 9,7 | 7,3 | 14,9 | 20,2 | 15,6 |

Б — бореальные виды, ВП — восточно-палеарктические виды. Остальные обозначения как в табл. 1.

Б — boreal species, ВП — east-palearctic species. Other indications as in Table 1.

в таких биотопах они часто имеют большую численность и за счёт высокого потенциала расселения способны быстро проникать во вновь образующиеся местообитания с подходящими для них условиями. Это мы и наблюдаем в последние десятилетия, как результат развития процессов потепления климата и опустынивания.

**Пауки** (табл. 2). У пауков число видов вдоль градиента от нижних к верхним позициям катены увеличивается, однако доля представителей с разным широтным типом ареала меняется мало. Суб boreальные гумидные виды появляются в позиции № 3, но их доля почти не нарастает на верхних позициях катены. По долготной составляющей в верхних позициях катены увеличивается доля видов с западнопалеарктическим типом ареала.

В количественном отношении, у пауков при движении вверх по катене становится меньше численность эндемичных видов (описанных из окрестностей района работ, с солончаковых местообитаний), и больше — суб boreальных гумидных. По долготной составляющей ареала, в верхних позициях увеличивается численность и доля западно- и транспалеарктических видов. Трансголарктические виды появляются только в позиции № 3.

Обобщая вышесказанное, можно утверждать, что в ареалогическом отношении обе группы беспозвоночных ведут себя сходно и вполне предсказуемо. При переходе от осушной зоны к типично-му лесостепному ландшафту интразональные виды, находящие себе приемлемые условия на солончаке и имеющие оптимум ареала в аридной зоне, уступают место зональным. Большую часть видового разнообразия катены составляют западнопалеарктические виды, что типично для Западно-Сибирской равнины.

#### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ И ПАУКОВ

Данные по сезонной динамике численности хищных беспозвоночных исследованной катены приводятся нами по работам: Фёдоров, 2013 [(Fyodorov, 2013)] (жукалицы) и Фёдоров, Триликаускас, 2013 [(Fyodorov, Triliukauskas, 2013)] (пауки). В целом, по всем позициям катены, наиболее высокая суммарная плотность жужелиц наблюдается в конце лета (5–23 августа). Однако, у них существует и менее выраженный раннелетний пик численности (начало июня), формируемый, в основном, двумя видами: *Cardiaderus chlorotichus* и *Daptus vittatus*.

У пауков также есть чётко выраженный пик численности в период с 17 по 22 июня. Второй пик у разных семейств пауков начинается с 31 июля до 15 августа и длится до середины – конца августа. «Картина сезонной динамики становится в общем типичной для группировок с доминированием *Lycosidae*, когда пик динамической плотности в июне связан с повышенной активностью самцов, а второй — с расселительной активностью самок.

Однако в данном случае второй пик активности обусловлен, прежде всего, пиком активности самцов *Eviippa* sp., наблюдающимся в августе на фоне возросшей двигательной активности подросших ювенильных особей этого вида» [Фёдоров, Триликаускас, 2013 (Fyodorov, Triliukauskas, 2013)].

Периоды наибольшей численности пауков и жужелиц в целом совпадают. Это мы связываем с тем, что к концу лета жертв становится «вдоволь», и конкурентные взаимодействия между пауками и жужелицами становятся менее напряжёнными. Было бы интересно изучить взаимоотношения этих двух групп наземных хищных беспозвоночных при затухании вегетационного сезона (в этой местности от второй половины августа до первой половины октября).

#### Благодарности

Исследование поддержано базовым проектом VI.51.1.1.9. «Насекомые в экосистемах Западной Сибири: популяции, виды, таксоны» и грантом РФФИ № 15-04-07591а. Авторы также благодарят директора Карабусского научного стационара ИСиЭЖ СО РАН В.А. Шило за помощь в организации экспедиционных работ и И.В. Фёдорова за предоставленный материал.

#### Литература

- Arnoldi K.V., Arnoldi L.V. 1963. [On the biocoenosis as one of the main concepts of ecology, on its structure and volume] // Zoologichesky zhurnal. Vol.42. No.2. P.161–183. [In Russian].
- Bespakov A.N., Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. 2010. [Additions to the ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Novosibirsk Oblast: do the southern species spread to the north?] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.9. No.4. P.625–628. [In Russian].
- Bespakov A.N., Lyubchanskii I.I. 2011. Dynamics of Abundance of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Fenced Areas in the Cis-Altaï Plain (Western Siberia) // Entomological Review. Vol.91. No.3. P.420–427.
- Castro A., Wise D.H. 2010. Influence of fallen coarse woody debris on the diversity and community structure of forest-floor spiders (Arachnida: Araneae) // Forest Ecology and Management. Vol.260. P.2088–2101.
- Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. 2002. [Faunal and zoogeographic analysis of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Novosibirsk Oblast] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.1. No.1. P.30–45. [In Russian].
- Ferreira J.G. 2010. Impact of mine pollution on the abundance and community structure of ground-dwelling spiders (Araneae): potential use as bioindicators // Universidade de Lisboa Departamento de Biologia Animal. Ph. D. Dissertation. 56 p.
- Fyodorov I.V. 2013. [Seasonal dynamics of insect communities of fragmentary salt desert in Novosibirskaya oblast, Russia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.12. No.4. P.378–388. [In Russian].
- Fyodorov I.V., Mordkovich V.G. 2012. [Diversity level and structure of insects in the neogenic ecosystem of the salt lake arid zone in Kulunda, West Siberia, Russia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.11. No.4. P.359–371. [In Russian].
- Fyodorov I.V., Triliukauskas L.A. 2013. [Spiders population of neogenic ecosystem of salt lake arid zone in Kulunda, West Siberia, Russia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.12. No.3. P.233–242. [In Russian].

- Gorodkov K.B. 1984. [Ranges types of insects of tundra and forests zones of European Part of U.S.S.R.] // Arealy nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR. Karty 179–221. Leningrad: Nauka. P.3–20. [In Russian].
- Halaj J., Ross D.W., Moldenke A.R. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in Western Oregon forest canopies // Journal of Arachnology. Vol.26. No.2. P.203–220.
- Hatley C.L., McMahon J.A. 1980. Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture // Environmental Entomology. Vol.9. P.632–639.
- Loreau M. 1988. Determinants of the seasonal pattern of the niche structure of a forest carabid community // Pedobiologia. Vol.31. Nos 1/2. P.75–87.
- Lyubechanskii I.I. 2012. Spider community structure in the natural and disturbed habitats of the West Siberian northern taiga: comparison with Carabidae community // Russian Entomological Journal. Vol.21. No.2. P.147–155.
- Marshall S.D., Rypstra A.L. 1999. Spider competition in structurally simple ecosystems. The Journal of Arachnology. Vol.27. P.343–350.
- Mordkovich V.G. 1964. [On the population of upon ground beetles (Coleoptera, Carabidae, Silphidae, Tenebrionidae) in microscapes of the northern Baraba forest steppe territory and their change under the effect of economic activity of the man] // Zoologichesky zhurnal. Vol.43. No.5. P.680–694. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubechanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. [Zooedaphon of the West Siberian northern taiga: spatial ecology of the soil-dwelling arthropods of natural and disturbed habitats]. Zooedafon zapadno-sibirskoi severnoi taigi: Prostranstvennaya ekologia naseleniya pochvovobitayushchikh chlenistonogikh estestvennykh i narushennykh mestooabitaniy. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 168 p. [In Russian].
- Pearce J.L., Venier L.A. 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review // Ecological Indicators. Vol.6. Issue 4. P.780–793.
- Platnick N. 2014. The World Spider Catalog, Version 15. <https://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/>
- Robinson J.V. 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study // Ecology. Vol.62. No.1. P.73–80.
- Szita É., Logunov D. 2008. A review of the *histrio* group of the spider genus *Philodromus* Walckenaer, 1826 (Araneae, Philodromidae) of the eastern Palaearctic region // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol.54. P.23–73.
- Vasilyev O.F., Kazantsev V.A., Popov P.A., Kirillov V.V. 2005. [General natural characteristics and ecological problems of the Chany – Kulunda lacustrine system and basin of these lakes] // Siberian Ecological Journal. Vol.15. No.2. P.167–173. [In Russian].

*Поступила в редакцию 5.10.2015*