

**Сообщество хищных герпетобионтов (жуужелиц (Insecta:  
Carabidae), пауков (Araneae) и сенокосцев (Opiliones))  
в экосистеме долины Верхней Оби в начале  
и в конце сезона активности**

**Soil-dwelling predatory arthropod community (Insecta: Carabidae;  
Arachnida: Araneae; Opiliones) in the valley ecosystem  
of the Upper Ob river at the beginning and end of the season  
activity period**

**И.И. Любечанский, Г.Н. Азаркина, Р.Ю. Дудко  
I.I. Lyubechanskii, G.N. Azarkina, R.Yu. Dudko**

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:** пауки, жуужелицы, пространственное распределение, микроклимат, ареал, охраняемые территории, сенокосцы.

**Key words:** carabid beetles, spiders, spatial distribution, microclimate, range, nature protected areas, Opiliones.

**Резюме.** В лесоболотном комплексе долины р. Обь в районе г. Новосибирск (Западная Сибирь, Россия) изучено население хищных герпетобионтов (жуужелиц, пауков и сенокосцев). Учёты проводились в апреле, июне и сентябре чрезвычайно продолжительного вегетационного сезона 2016 г. В 4 биотопах, различающихся положением в рельефе и влажностью, отмечено 33 вида жуужелиц из 17 родов, 33 вида пауков из 14 семейств и 1 вид сенокосцев (последние только в осенних учётах). Одни и те же локалитеты оказываются богатыми (березняк и пойма) или бедными видами (сосняк и облесённое болото) и для пауков, и для жуужелиц. При этом наиболее высокие средние значения динамической плотности у исследуемых групп наблюдаются в разных биотопах: у пауков — в пойменном биотопе, а у жуужелиц — в березняке. Динамическая плотность жуужелиц во всех биотопах, кроме пойменного, выше, чем у пауков. Население обеих групп разделяется на два варианта: «влажных» (пойма, облесённое болото) и «сухих» (березняк, сосняк) биотопов. От весны к осени видовое богатство и динамическая плотность жуужелиц и пауков в целом снижаются.

Сдвиг фенологического сезона на более ранние календарные даты позволяет жуужелицам и паукам начинать сезонную активность раньше. При этом пауки дольше сохраняют активность осенью, что возможно связано с их физиологическими адаптациями к холоду, а также с уходом в это время их конкурентов жуужелиц в диапаузу.

**Abstract.** Assemblages of predaceous soil-dwelling arthropods (carabid beetles, spiders and harvestmen) in the valley of the Ob river near Novosibirsk (West Siberia, Russia), including forest and bog sites, were studied. Recording was conducted in April, June and September of the extremely long growing period of 2016. In four sites differing in their geomorphological position and humidity, 33 species of ground beetles from 17 genera, 33 species of spiders from 14 families

and 1 species of harvestmen (last group only in the autumn period) were found. The same localities turn out to be high (birch forest, floodland) or low (pine and boggy forests) species richness both in carabids and spiders. The highest values of average dynamic density in studied groups were localized in different sites, namely in the floodland for spiders and in the birch forest for ground beetles. The dynamic density of carabids in all sites except the floodland was higher than that of spiders. Carabid and spider communities are grouped into two clusters by similarity of their populations, moist (floodland, boggy forest) and dry (birch and pine forests). From spring to autumn, species richness and density generally decreased both in carabids and spiders. The shift of the warm period to earlier dates causes the beetles and spiders to start their seasonal activity earlier; however, spiders stay active longer in autumn, which may be connected with physiological adaptations to the low temperatures as well as the drop-out of their carabid competitors in hibernation at that time.

## **Введение**

Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) и пауки (Araneae) — два наиболее разнообразных и многочисленных таксона хищных беспозвоночных в наземных экосистемах умеренной зоны [Mordkovich et al., 2014, 2015]. Они взаимно дополняют друг друга в управляющем блоке хищников детритной пищевой цепи [Goncharov et al., 2011; Lyubechanskii, Azarkina, 2017]. Пауки и жуужелицы могут иметь как противоположную пространственно-временную динамику сообществ [Uzenbaev, 1987; Máthé et al., 2003; Lyubechanskii, 2012], так и практически идентичную [Niwa, Peck, 2002; Cole et al., 2005], в зависимости от разнообразия, богатства и сукцессионного

возраста изучаемых экосистем. При этом сравнительное изучение этих зачастую экологически близких, но филогенетически очень отдалённых групп редко производится параллельно из-за своей трудоёмкости.

Целью этой работы было изучить отношения этих двух групп хищных членистоногих в самом начале и в самом конце безморозного периода: когда природные условия могут быть уже (или ещё) благоприятны для одной группы, но неблагоприятны для другой. Практической целью настоящей работы была инвентаризация фауны и подготовка экологического обоснования для проектируемой ООПТ «Шлюзовской лес».

## Материалы и методы

Изучено сообщество хищных герпетобионтов в лесо-болотном комплексе долины реки Обь в районе г. Новосибирск (Западная Сибирь, Россия), на восточном берегу на расстоянии от 2 до 3 км южнее впадения реки Нижняя Ельцовка. Исследовано 4 биотопа, различающиеся своей геоморфологической позицией:

1. Высокотравный сосняк на верхней части речной террасы (54°52'12" с.ш., 83°03'54" в.д.). Представлен редкостойными соснами возраста 80–150 лет толщиной до 80 см, с примесью берёзы. Почва покрыта преимущественно опавшей хвоей, и весной — опадом лесного разнотравья и папоротника, который полностью разложился ко времени летнего учёта. Летом травы и кусты малины достигают высоты 1 м и более. Во время осеннего учёта травостой оставался в основном на корню — он начинает полегать лишь с первыми заморозками.

2. Березняк травяной на склоне второстепенного ручья (54°52'18" с.ш., 83°03'46" в.д.); берёзовый лес с вкраплениями сосны и полянами с лесным разнотравьем. Толщина стволов берёз 15–20 см, возраст — 30–60 лет. Много упавших стволов. Ближе к ручью встречаются заросли ивы, черёмуха.

3. Облесённое болото в понижении первой речной террасы (54°51'59" в.д., 83°03'50" в.д.), известно в научной литературе как «Болото Гладкое» [Firsov et al., 1982]. Болото покрыто сосново-берёзовым лесом с участием лиственницы, с шиповником и ивой в подлеске. В начале работ более 50 % площади почвы было занято тальми водами, полностью ушедшими к середине июня. Появилось лесное разнотравье с проективным покрытием около 50 %, сохранявшееся до заморозков.

4. Травяное болото вблизи протоки на затопляемом участке поймы (54°52'20" с.ш., 83°02'44" в.д.). Грива, отделяющая обскую старицу от закустаренного болота. На ней размещается практически уничтоженное редколесье из вёгел, дающих поросль от корней. Травяной покров — ситник и осоки. Сухой травостой приводной растительности регулярно вес-

ной подвергается пожарам. Так, в течение периода учёта 20–27 апреля прошёл небольшой пал, повредивший 2 ловушки.

Сборы почвенными ловушками проводились в 2016 г. в начале вегетационного сезона (20–27 апреля, весна), в середине (12–22 июня, лето) и в конце (18–25 сентября, осень). В каждом биотопе устанавливалось по 10 ловчих стаканов диаметром 6,5 см с фиксатором — 5 %-ным водным раствором уксусной кислоты. Отработано около 900 ловушко-суток, собрано 290 экз. жужелиц и 173 экз. пауков. В каждом биотопе в почве на глубине 5 см на период учётов размещались автоматические регистраторы температуры «Termochron DS1921G», фиксировавшие показания каждые 4 часа с дискретностью 0,1 °С. Средняя температура в биотопах указана в таблице 1.

При анализе численности пауков учитывались не только взрослые пауки, определённые до вида, но отдельно и ювенильные особи, определённые до рода. Учёт неполовозрелых стадий позволяет точнее оценить значение пауков разных родов и семейств в биогеоценозе, поскольку молодёжь часто составляет в учётах пауков значительную долю, при этом играя ту же экологическую роль, что и взрослые особи [Lyubechanskii, Azarkina, 2017].

Был проведён и зоогеографический анализ фауны и населения изучаемых таксонов. На уровне отдельных биотопов одного района исследований такой анализ позволяет объяснить экологические закономерности размещения животных по элементам ландшафта. Например, обилие «южных» видов в определённом локалитете может говорить о более тёплом и сухом микроклимате. В ареале каждого вида мы анализировали отдельно широтную и долготную компоненты. Выделены следующие группы: бореальные («северные»), суббореальные гумидные («южные») и полизональные виды по широтной составляющей, трансглоарктические, транспалеарктические, западно-, центрально-, и восточнопалеарктические виды по долготной составляющей. Названия ареалогических групп видов по широтной компоненте не следует смешивать с их экологической приуроченностью. Они говорят лишь о природной зоне, в которой распространён вид. При ареалогическом анализе мы использовали типологию ареалов, разработанную нами для жужелиц [Dudko, Lyubechanskii, 2002] и позднее модифицированную для пауков [Mordkovich et al., 2015; Trilikauskas, Dudko, 2016; Lyubechanskii, Azarkina, 2017]. Кластерный и корреляционный анализ, статистические сравнения средних значений проведены в программе PAST V. 2.17 [Hammer et al., 2001].

Доминирующими видами мы называем далее виды, показатель численности которых значимо выше, чем у прочих видов (кривая в координатах «ранг вида — обилие» между последним доминантом и первым субдоминантом имеет резкий излом) [Lyubechanskii, Azarkina, 2017].

Таблица 1. Средняя температура в биотопах, число видов и динамическая плотность хищных членистоногих в исследованных биотопах в разные сроки

Table 1. Average temperature, number of species and dynamic density of predatory arthropods in the studied sites at different time periods

Биотоп	Сезон	Средняя температура, °C	Число видов		Динамическая плотность, экз. / 100 лов.-сут.		
			Carabidae	Araneae	Opiliones	Carabidae	Araneae
Облесённое болото	I	10,09±0,32	9	4	0	94	37
	II	1: 16,27±0,30 2: 16,92±0,39	6	3	0	7	12
	III	--	4	2	4	47	3
Сосняк	I	--	4	3	0	24	4
	II	--	--	--	--	--	--
	III	12,00±0,38	2	7	16	3	14
Березняк	I	9,04±0,27	10	10	0	144	40
	II	15,96±0,27	8	4	0	16	8
	III	11,60±0,51	0	3	10	0	11
Пойменное болото	I	--	7	5	0	20	57
	II	17,44±0,31	10	10	0	44	48
	III	10,91±0,63	5	7	1	10	14

I — весна: 20–27.04 (ловушки), 27.04–12.06 (датчики температуры); II — лето: 12–22.06; III — осень: 18–25.09. «--» — регистраторы температуры или ловушки утрачены. Указана ошибка средней.

I — spring: 20–27.04 (traps), 27.04–12.06 (temperature sensors); II — summer: 12–22.06; III — autumn: 18–25.09. «--» — temperature sensors or traps were lost. Standart error is given.

## Результаты и обсуждение

Тёплый сезон в 2016 году в районе работ начался экстремально рано: уже около 10–15 апреля снег в лесу полностью стаял, что на 10–15 дней раньше среднегоголетних дат. Другие фенологические события, такие как полное развитие травяного покрова, также происходили приблизительно на две недели раньше обычных сроков. Напротив, первые заморозки наступили очень поздно: после 25 сентября, то есть уже вне периода учётов.

По средней температуре избранные для исследования биотопы в каждый период учётов различались мало, хотя и статистически значимо ( $p < 0,05$  во всех случаях). Различия, в основном, составляют 0,5–1 °C, и не превышают 1,5 °C. Ошибка средней весной и летом во всех точках близкая и составляет около 0,3 °C, осенью увеличивается и составляет до 0,6 °C. Весной и летом наиболее низкие средние температуры в верхнем слое почвы наблюдались в березняке, наиболее высокие — в пойменном биотопе. Осенью пойменный биотоп становится наиболее прохладным, а березняк и сосняк — наиболее тёплыми (табл. 1).

Зависимости между средней температурой в биотопе в период учёта, величиной среднеквадратической ошибки, с одной стороны, и числом видов и динамической плотностью особей жуужелиц и пауков, с другой стороны, нами не выявлены (табл. 1).

**Видовое богатство.** В ходе исследования были отмечены пауки 33 видов (2 из них — только по

ювенильным особям и до вида не определены) из 14 семейств. Наибольшим количеством видов представлены семейства Linyphiidae и Lycosidae (10 и 9 видов соответственно). Необычно, что представители семейства Gnaphosidae, обычно многочисленного и разнообразного на почве в лесных экосистемах, полностью отсутствуют в сборах. Наибольшее видовое богатство пауков наблюдается в березняке и в пойменном биотопе, наименьшее — в сосняке и на облесённом болоте (табл. 2). Во влажных биотопах (пойма, облесённое болото) по числу видов доминируют Lycosidae (60–67 %), а в более сухих (сосняк, березняк) — Linyphiidae (40–50 %). Доля ликозид в сухих биотопах сокращается до 13–20 %, их место занимают разнообразные семейства с небольшим числом видов (рис. 1). В течение всего периода учёта больше всего видов пауков было в апреле (16 видов), в июне и сентябре видовое богатство было ниже (13 и 11 видов соответственно) (табл. 1). Распределение пауков по биотопам представлено в таблице 3.

В осенних учётах во всех 4 местообитаниях отмечены сенокосцы (Opiliones) одного вида (*Oligolophus tridens* (C.L. Koch, 1836)). Однако их динамическая плотность сравнима с плотностью пауков только в сосняке (16 экз. на 100 л.-с.) и березняке (10 экз. на 100 л.-с.) (табл. 1).

Жужелиц отмечено в изученных биотопах 33 вида из 17 родов. Наиболее богатый видами род — *Pterostichus* (9 видов). В родах *Bembidion*, *Agonum*, *Carabus* учтено по 3 вида, в остальных родах — по 1–

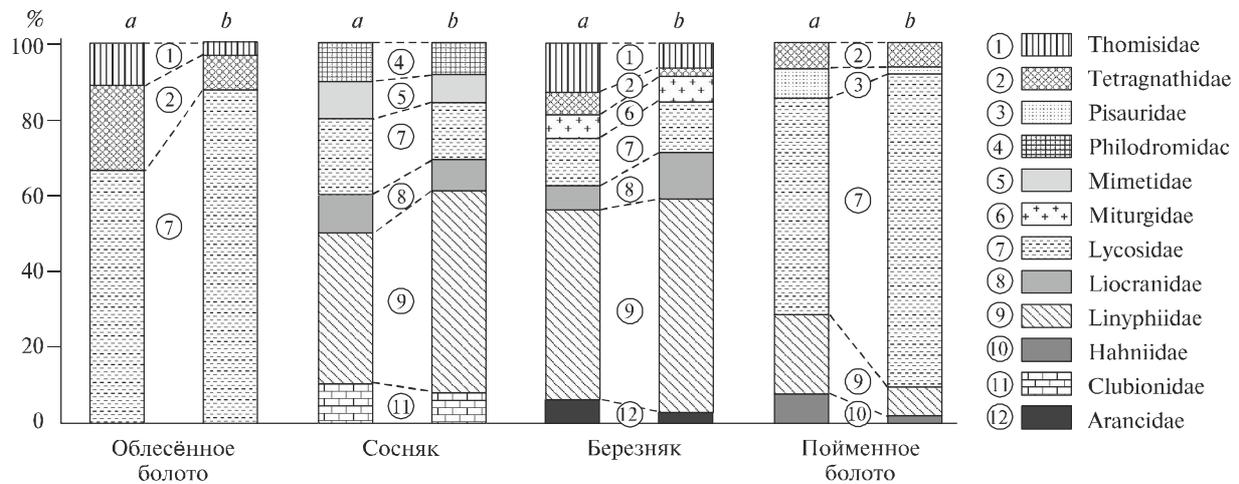


Рис. 1. Соотношение семейств пауков по числу видов (а) и среднесезонной динамической плотности (b) в биотопах Шлюзовского леса.

Fig. 1. Ratio of spider families by number of species (a) and average seasonal dynamic density (b) in local sites of Shlyuzovskiy forest.

2 вида. Наиболее богатым видами биотопом оказалось пойменное болото, наименее богатым — сосняк (табл. 2). В течение периода учётов весенний и летний аспекты практически не различались по видовому богатству (20–21 вид), осенний аспект выделялся своей бедностью (10 видов) (табл. 1).

Выявлено 9 видов жужелиц, не отмеченных прежде для территории Новосибирского Академгородка [Dudko, Lyubechanskii, 2013]. Из них 3 вида не указывались раньше и из Новосибирского района Новосибирской области [Dudko, Lyubechanskii, 2002]. Распределение жужелиц по биотопам с указанием новых для территорий видов дано в таблице 4.

Таким образом, общее число видов обеих групп одинаково. Также сходно и распределение количества видов по биотопам. По числу видов биотопы разделяются попарно: 2 «бедных» (5–10 видов жужелиц, 9–10 видов пауков) — облесённое болото и сосняк; и 2 «богатых» (15–18 видов жужелиц, 15–16 видов пауков) — березняк и пойма.

**Ареалогический анализ.** У жужелиц в целом преобладают бореальные виды (более 40%), у пауков — суббореальные гумидные. Больше всего бореальных видов у жужелиц на облесённом болоте (70%), меньше всего — в сосняке (20%). Бореальных видов пауков больше всего в березняке и почти столько же — на облесённом болоте. У пауков суббореальные виды преобладают больше всего в сосняке (больше 60%), меньше всего их доля на облесённом болоте (где их замещают более северные бореальные и полизональные виды). В целом, виды с относительно более южным распространением (суббореальные) приурочены к более теплообеспеченным биотопам, и наоборот.

По долготной составляющей ареала у пауков преобладают транспалеарктические виды. Максимальная их доля в березняке, минимальная — в сосняке. На втором месте — западнопалеарктические и трансглоарктические виды (последних нет у жужелиц). Наибольшая доля западнопалеарктических видов в сосня-

Таблица 2. Параметры таксоценов жужелиц и пауков в разных биотопах

Table 2. Parameters of taxocenoses of ground beetles and spiders in different biotopes

Показатель разнообразия	Облесённое болото	Сосняк	Березняк	Пойменное болото
Жужелицы				
Число видов	10	5	15	18
Средняя динамическая плотность (ДП), особей на 100 ловушко-суток	50	14	53	25
Индекс Бергера-Паркера	0,65	0,42	0,70	0,22
Выравненность по Шеннону	0,38	0,82	0,25	0,74
Пауки				
Число видов	9	10	16	15
ДП	17	9	20	40
Индекс Бергера-Паркера	0,49	0,23	0,24	0,21
Выравненность по Шеннону	0,56	0,91	0,69	0,63

Таблица 3. Распределение видов пауков по биотопам Шлыузовского леса. Виды ранжированы по их средней динамической плотности

Table 3. Spatial distribution of spider species in Shlyuzovskoi forest. Species are ranked by their average dynamic density

Сем.	Вид	Ш	Д	Динамическая плотность, экз. / 100 ловушко-суток				
				Облесённое болото	Сосняк	Березняк	Пойменное болото	Средняя
Ly	<i>Trochosa spinipalpis</i> (F.O. Pickard-Cambridge, 1895)	Б	ТП	8,47	0,00	0,00	8,16	4,16
Ly	<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	ПЗ	ТП	1,06	0,71	1,90	3,77	1,86
Ly	<i>Pardosa fulvipes</i> (Collett, 1876)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	6,30	1,57
Ly	<i>Pirata</i> sp.			0,00	0,00	0,00	5,01	1,25
Li	<i>Centromerus clarus</i> (L. Koch, 1879)	Б	ТП	0,00	0,00	4,76	0,00	1,19
Li	<i>Centromerus sylvaticus</i> (Blackwall, 1841)	ПЗ	ТГ	0,00	0,71	2,86	0,48	1,01
Te	<i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830	Б	ТП	1,06	0,00	0,48	2,47	1,00
Ly	<i>Pardosa paludicola</i> (Clerck, 1757)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	3,40	0,85
Ly	<i>Piratula hygrophila</i> (Thorell, 1872)	ПЗ	ТГ	2,59	0,00	0,00	0,37	0,74
Ly	<i>Pardosa</i> sp.			0,00	0,00	0,00	2,58	0,64
Lo	<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	ПЗ	ЗП	0,00	0,00	2,38	0,00	0,60
Li	<i>Bathyphantes gracilis</i> (Blackwall, 1841)	ПЗ	ТГ	0,00	0,00	0,00	2,22	0,56
Ly	<i>Alopecosa</i> sp.			0,00	0,71	0,00	1,43	0,54
Li	<i>Tenuiphantes tenebricola</i> (Wider, 1834)	СГ	ЗП	0,00	2,14	0,00	0,00	0,54
Li	<i>Bolyphantes alticeps</i> (Sundevall, 1833)	СГ	ТП	0,00	1,43	0,48	0,00	0,48
Ly	<i>Pardosa lugubris</i> (Walckenaer, 1802)	СГ	ЦП	0,37	0,00	0,74	0,74	0,46
Ly	<i>Trochosa</i> sp.			1,06	0,00	0,00	0,37	0,36
Th	<i>Ozyptila praticola</i> (C.L. Koch, 1837)	ПЗ	ТП	0,48	0,00	0,74	0,00	0,30
Li	<i>Helophora insignis</i> (Blackwall, 1841)	ПЗ	ТГ	0,00	0,71	0,48	0,00	0,30
Pr	<i>Phrurolithus festivus</i> (C.L. Koch, 1835)	СГ	ТП	0,00	0,00	0,37	0,74	0,28
Ly	<i>Piratula uliginosus</i> (Thorell, 1856)	СГ	ЗП	1,11	0,00	0,00	0,00	0,28
Li	<i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)	ПЗ	ТГ	0,00	0,00	0,95	0,00	0,24
Li	<i>Walckenaeria antica</i> (Wider, 1834)	Б	ТП	0,00	0,00	0,95	0,00	0,24
Ly	<i>Pirata piraticus</i> (Clerck, 1757)	СГ	ТГ	0,48	0,00	0,00	0,37	0,21
Mi	<i>Zora</i> sp.			0,00	0,00	0,85	0,00	0,21
Cl	<i>Clubiona caerulescens</i> L. Koch, 1867	СГ	ТП	0,00	0,71	0,00	0,00	0,18
Lo	<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873	СГ	ЗП	0,00	0,71	0,00	0,00	0,18
Mm	<i>Ero furcata</i> (Villers, 1789)	СГ	ЗП	0,00	0,71	0,00	0,00	0,18
Ph	<i>Tibellus</i> sp.			0,00	0,71	0,00	0,00	0,18
Te	<i>Pachygnatha clercki</i> Sundevall, 1823	ПЗ	ТГ	0,53	0,00	0,00	0,00	0,13
Ar	<i>Larinioides patagiatus</i> (Clerck, 1757)	ПЗ	ТГ	0,00	0,00	0,48	0,00	0,12
Ha	<i>Antistea elegans</i> (Blackwall, 1841)	СГ	ТП	0,00	0,00	0,00	0,48	0,12
Li	<i>Allomengea vidua</i> (L. Koch, 1879)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,48	0,12
Li	<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	Б	ТП	0,00	0,00	0,48	0,00	0,12
Th	<i>Ozyptila trux</i> (Blackwall, 1846)	СГ	ТГ	0,00	0,00	0,48	0,00	0,12
Mi	<i>Zora spinimana</i> (Sundevall, 1833)	СГ	ТП	0,00	0,00	0,37	0,00	0,09
Pi	<i>Dolomedes plantarius</i> (Clerck, 1757)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,37	0,09
	Средняя общая плотность			17,20	9,29	19,74	39,74	
	Количество видов			9	10	16	15	

Обозначения: Ш — широтная, Д — долготная компонента ареала. Б — бореальные, СГ — суббореальные гумидные, ПЗ — полизональные; ТГ — трансарктические, ТП — транс-, ЗП — западно-, ЦП — центрально-, ВП — восточнопалеарктические виды.

Notes: Ш — latitudinal component of range, Д — longitudinal component of range. Б — boreal, СГ — subboreal humid, ПЗ — polyzonal; ТГ — transholarctic, ТП — trans-, ЗП — west-, ЦП — central-, ВП — east-palaearctic species.

Семейства (Families): Ar — Araneidae; Cl — Clubionidae; Ha — Hahnidae; Li — Linyphiidae; Lo — Liocranidae; Ly — Lycosidae; Mi — Miturgidae; Mm — Mimetidae; Ph — Philodromidae; Pi — Pisauridae; Pr — Phrurolitidae; Sa — Salticidae; Te — Tetragnatidae; Th — Thomisidae.

Таблица 4. Распределение видов жукелиц по биотопам Шлюзовского леса. Виды ранжированы по их средней динамической плотности

Table 4. Spatial distribution of carabid species in Shlyuzovskoi forest. Species are ranked by their average dynamic density

Вид	Ш	Д	Динамическая плотность, экз. / 100 ловушко-суток				
			Облесённое болото	Сосняк	Березняк	Пойменное болото	Средняя
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	ПЗ	ТП	0,00	0,71	37,09	0,00	12,60
<i>Pterostichus rhaeticus</i> Heer, 1837	Б	ТП	32,28	0,00	2,38	1,36	12,01
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	ПЗ	ЗП	0,00	5,71	3,23	1,36	3,43
<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827)	Б	ЗП	2,28	0,00	0,48	2,10	1,62
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	ПЗ	ТП	1,43	0,00	0,74	2,59	1,59
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	СГ	ЗП	0,00	2,86	1,90	0,00	1,59
** <i>Platynus mannerheimii</i> (Dejean, 1828)	Б	ТП	4,76	0,00	0,00	0,00	1,59
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)	Б	ЗП	3,12	0,00	0,48	0,95	1,52
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	5,56	1,39
<i>Pterostichus magus</i> (Mannerheim, 1825)	Б	ЦП	0,00	2,86	1,32	0,00	1,39
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	Б	ЗП	1,06	0,00	2,86	0,00	1,31
* <i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	Б	ЗП	0,00	0,00	0,00	2,59	0,86
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	СГ	ЗП	2,43	0,00	0,00	0,00	0,81
* <i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	1,59	0,53
* <i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)	Б	ЗП	0,00	0,00	0,00	1,53	0,51
<i>Amara ingenua</i> (Duftschmid, 1812)	ПЗ	ЗП	0,00	1,43	0,00	0,00	0,48
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	Б	ТП	0,37	0,00	0,00	0,95	0,44
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812	СГ	ЗП	0,90	0,00	0,00	0,00	0,30
<i>Loricera pilicornis</i> Fabricius, 1775	Б	ТП	0,90	0,00	0,00	0,00	0,30
<i>Carabus schoenherri</i> Fischer von Waldheim, 1820	Б	ЦП	0,00	0,00	0,74	0,00	0,25
* <i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1796)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,74	0,25
** <i>Elaphrus uliginosus</i> Fabricius, 1792	ПЗ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,68	0,23
* <i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,68	0,23
<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst, 1784)	ПЗ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,68	0,23
** <i>Agonum duftschmidii</i> J. Schmidt, 1994	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,48	0,00	0,16
<i>Dicheirotichus placidus</i> (Gyllenhal, 1827)	СГ	ЗП	0,00	0,00	0,48	0,00	0,16
* <i>Pterostichus haptoderoides</i> (Tschitschérine, 1889)	СГ	ВП	0,00	0,00	0,00	0,48	0,16
<i>Agonum thoreyi</i> Dejean, 1828	ПЗ	ТП	0,00	0,00	0,00	0,37	0,12
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	СГ	ТП	0,00	0,00	0,37	0,00	0,12
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg, 1787)	Б	ТП	0,00	0,00	0,00	0,37	0,12
<i>Carabus aereuginosus</i> Fischer von Waldheim, 1820	Б	ЦП	0,00	0,00	0,37	0,00	0,12
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	Б	ТП	0,00	0,00	0,37	0,00	0,12
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	ПЗ	ЗП	0,00	0,00	0,00	0,37	0,12
Средняя общая плотность			49,52	13,57	53,28	24,95	
Количество видов			10	5	15	18	

Обозначения: Ш — широтная, Д — долготная компонента ареала. Б — бореальные, СГ — суббореальные гумидные, ПЗ — полизональные; ТГ — трансарктические, ТП — транс-, ЗП — западно-, ЦП — центрально-, ВП — восточнопалеарктические виды. \* — новые для Академгородка, \*\* — новые для Новосибирского района Новосибирской области.

Notes: Ш — latitudinal component of range, Д — longitudinal component of range. Б — boreal, СГ — subboreal humid, ПЗ — polyzonal; ТГ — transholarctic, ТП — trans-, ЗП — west-, ЦП — central-, ВП — east-palaearctic species. \* — New for Akademgorodok, \*\* — new for Novosibirsk district of Novosibirsk oblast.

ке, трансголарктических — на облесённом болоте. У жуужелиц преобладают западнопалеарктические виды (47–66 %). Их максимальная доля — в пойме, а минимальная — в березняке. Центральнопалеарктические виды встречаются в березняке и сосняке, в пойме появляется восточнопалеарктический вид (рис. 2).

Встречаемость видов пауков в разные сезоны связана с широтной составляющей типа его ареала. Бореальные виды, большая часть ареала которых лежит севернее района работ, встречаются исключительно весной или в течение всего сезона (возможно, потому что успевают развиваться два поколения). Напротив, сравнительно «южные» суббореальные гумидные виды встречаются преимущественно летом и осенью. Полizonальные виды встречаются равномерно в течение всего сезона. По долготной составляющей ареала у пауков отчётливой закономерности не прослеживается.

Для жуужелиц такой закономерности не обнаружено: «северные» и «южные» виды могут быть с равной вероятностью «весенними», «летними» или «мультизональными». При этом долготная составляющая ареала оказалась скоррелирована с сезонностью. Большинство западнопалеарктических видов жуужелиц имеет весеннюю активность, а большинство транспалеарктических — летнюю (табл. 5).

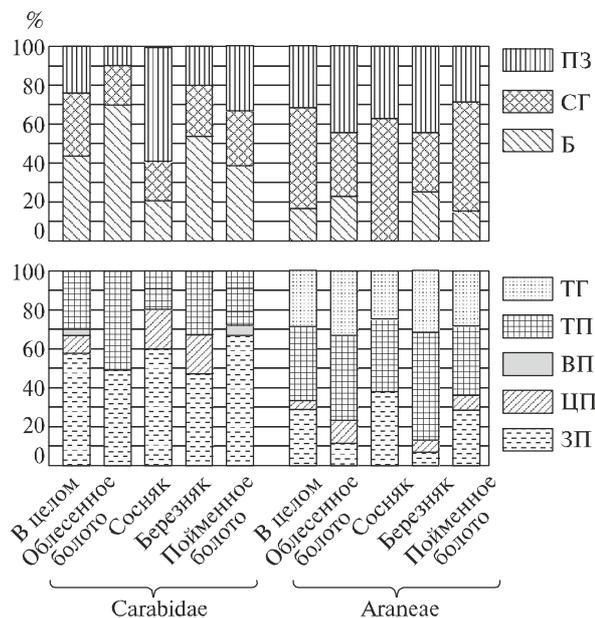


Рис. 2. Распределение ареалогических групп жуужелиц и пауков по биотопам Шлюзовского леса.

Fig. 2. Distribution of arealogical groups of ground beetles and spiders in local biotopes of the Shlyuzovsky forest.

Таблица 5. Число видов жуужелиц и пауков с разными типами ареала в течение вегетационного сезона  
Table 5. Number of ground beetle and spider species with different types of range during the growing season

Группа ареалов		Весна	Весна и лето	Лето	Лето и осень	Осень	Весна и осень	Весь сезон	Всего видов
Пауки									
Ш	Б	4	0	0	0	0	0	1	5
	ПЗ	4	0	1	2	2	0	1	10
	СГ	3	0	0	7	7	0	0	17
Д	ЗП	2	0	0	3	4	0	0	9
	ЦП	0	0	0	1	0	0	0	1
	ТП	5	0	0	3	2	0	2	12
	ТГ	4	0	1	2	2	0	0	9
Жуужелицы									
Ш	Б	2	2	5	1	0	1	3	14
	СГ	3	1	3	1	1	1	1	11
	ПЗ	2	2	2	0	0	0	1	7
Д	ТП	1	2	4	1	0	0	2	10
	ЗП	7	2	4	1	0	2	3	19
	ЦП	0	1	2	0	0	0	0	3
	ВП	0	0	0	0	1	0	0	1

Обозначения: Ш — широтная, Д — долготная компонента ареала. Б — бореальные, СГ — суббореальные гумидные, ПЗ — полizonальные; ТГ — трансголарктические, ТП — транс-, ЗП — западно-, ЦП — центрально-, ВП — восточнопалеарктические виды.

Notes: Ш — latitudinal component of range, Д — longitudinal component of range. Б — boreal, СГ — subboreal humid, ПЗ — polyzonal; ТГ — transholarctic, ТП — trans-, ЗП — west-, ЦП — central-, ВП — east-palaearctic species.

Отсюда можно сделать предположение, что с более ранним наступлением весны для западнопалеарктических видов жуужелиц создаются благоприятные условия для расселения на восток. Об этом говорит и преобладание западнопалеарктических видов жуужелиц на горях и песчаных карьерах в северной тайге по сравнению с ненарушенными местообитаниями — болотами и лесами [Mordkovich et al., 2014].

**Параметры таксоценов жуужелиц и пауков в исследованных местообитаниях.** Сезонная динамика пауков и жуужелиц сильно отличается. Видов, встреченных в течение всего сезона, немного: 5 у жуужелиц и 2 у пауков. Большинство видов жуужелиц встречается либо только весной, либо только летом, специфический осенний вид лишь один — редко попадающийся в сборах *Pterostichus haptoderoides* (вторая находка в Новосибирской области, вновь сделанная в Новосибирском районе [Dudko, Ivanov, 2006]). Большинство видов пауков встречается либо весной, либо летом и осенью, либо только осенью. Специфический летний вид всего один (*Bathyphantes gracilis*), весенне-летние и весенне-осенние виды не найдены (табл. 5).

Для структуры доминирования в каждый учётный срок у пауков характерно наличие только одного резко доминирующего вида. В течение сезона виды-доминанты чётко сменяют друг друга: в апреле доминировал *Trochosa spinipalpis*, в июне — *Pardosa fulvipes*, а в сентябре — *Centromerus sylvaticus*. У жуужелиц в весенний и летний сроки учёта доминирование выражено гораздо слабее. Динамическая плотность доминирующих видов (*Amara communis* и *Trechus secalis* соответственно)

всего в 1,5 раза выше, чем у субдоминантов (*Pterostichus rhaeticus* и *Carabus granulatus*). В осенний же учёт доминант (*Pt. rhaeticus*) имеет плотность в 10 раз выше, чем следующий по обилию вид (*Pt. diligens*).

Средняя за вегетационный период динамическая плотность у пауков максимальна в пойменном биотопе, а минимальна — в сосняке (табл. 2). У жуужелиц этот показатель примерно одинаково высок в березняке и на облесённом болоте и, также как и у пауков, наименьший в сосняке. Средняя динамическая плотность жуужелиц превышает плотность пауков на облесённом болоте и в березняке в 3 раза, в сосняке — в 1,5 раза. В пойменном биотопе, напротив, плотность у пауков выше в 1,5 раза. Плотность доминантов отличается примерно в 4 раза в пользу жуужелиц (табл. 2).

У жуужелиц происходит снижение усреднённой по всем биотопам за учётный период динамической плотности от апреля к сентябрю, в том числе до нуля, как в березняке. Из этой тенденции выпадает облесённое болото (минимальная плотность — в июне) и пойменное болото (максимальная плотность — в июне). Аналогичная тенденция характерна и для пауков — численность их снижается от апреля к сентябрю более, чем втрое, причём во всех биотопах, кроме сосняка. В весеннем учёте в разных биотопах оказывается от 30 до 90 % всех жуужелиц (в среднем около 60 %) и от 25 до 70 % всех пауков (в среднем около 50 %) (табл. 2).

По средней динамической плотности семейств в различных биотопах у пауков наблюдается картина, сходная с распределением видового богатства, но ещё более контрастная: во влажных биотопах (облесённое болото и пойма) суммарная плотность ликоид составляет около 90 %, а линифид в более сухих сосняке и березняке — 52–58 % (рис. 1).

В целом, в течение сезона у жуужелиц доминировало два вида: *Amara communis* в березняке и *Pterostichus rhaeticus* на облесённом болоте (средняя динамическая плотность за весь период учётов в обоих случаях — порядка 25 особей на 100 л.-с.). У пауков доминирует только один вид: *Trochosa spinipalpis*, преобладающий в обоих болотных биотопах.

Распределения обилия видов в зависимости от их ранга имеют у пауков и жуужелиц сходный вид. Разница в том, что у жуужелиц 2 вышеупомянутых доминирующих вида, а у пауков только один (табл. 3, 4: столбец «Средняя»).

Индекс доминирования Бергера-Паркера у жуужелиц во всех биотопах выше, чем у пауков. Выравненность по Шеннону, напротив, выше у пауков, кроме пойменного биотопа, где у жуужелиц она незначительно выше (табл. 2).

По индексам сходства, как качественным (коэффициент Жаккара), так и количественным (коэффициент Ошиаи, рис. 3), у жуужелиц и у пауков попарно объединяются «влажные» и «сухие» биотопы. Уро-

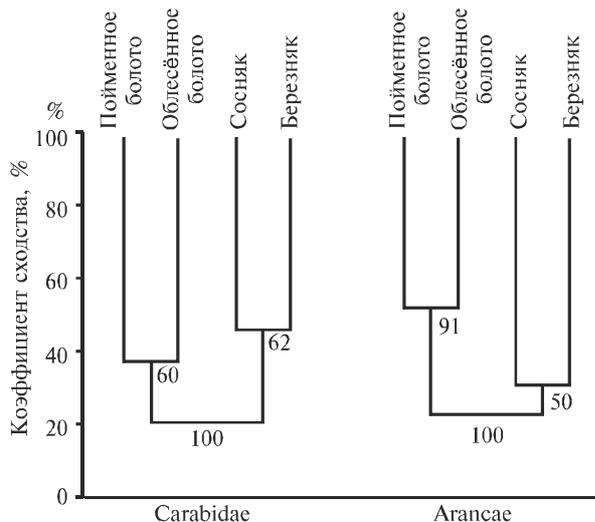


Рис. 3. Дендрограммы сходства биотопов Шлюзовского леса по населению жуужелиц и пауков. Метод UPGA, индекс Ошиаи.

Fig. 3. Dendrograms of the similarity of local biotopes of Shlyuzovsky forest according to the population of beetles and spiders. UPGA clustering method, Oshiai index.

вень сходства невысокий (0,4–0,6), при этом значение бутстрэп-коэффициента объединения пауков во «влажный» кластер составляет до 90 %.

Сравнение наших данных со структурой весеннего аспекта населения хищных герпетобионтов в южной тайге Новосибирской области [Trilikauskas, Dudko, 2016] показывает значительное сходство доминантов при низком сходстве населения (коэффициент Жаккара — 0,16). Среди доминантов — те же виды пауков: *Centromerus clarus* (Linyphiidae), *Trochosa spinipalpis* (Lycosidae) и *Pachygnatha listeri* (Tetragnatidae). Динамическая плотность пауков в сосняке по нашим данным была близкой — около 4 особей на 100 л.-с., хотя в других обследованных нами местообитаниях оказывалась значительно выше (до 60 особей на 100 л.-с.). Население жужелиц при сходной динамической плотности в обоих географических пунктах имеет меньше сходства, чем население пауков. Общим доминантом является лишь *Pterostichus oblongopunctatus*. Фауна, изученная в тайге, имеет значительно более бореальный (пауки) и центральнопалеарктический (жужелицы) облик, чем проанализированная в настоящем исследовании, что согласуется с местонахождением изученных локалитетов в разных природных зонах и меньшим значением долготных биогеографических рубежей для бореальных видов, чем для суббореальных гумидных [Dudko, Lyubchanskii, 2002].

Представляет интерес сопоставление наших данных по паукам с материалами статьи С.Л. Есюнина и Л.С. Шумиловских [Esyunin, Shumilovskikh, 2003], посвящённой сезонной смене населения пауков в тайге Пермской области. Наши учёты проведены в такие сроки, когда можно выявить те же фенологические аспекты населения пауков, что и в упомянутой работе (поздневесенний, раннелетний и осенний), хотя наши весенний и летний учёты проведены ранее, чем у этих авторов. Однако в 2016 году это было оправданно в связи с ранним началом тёплого периода. В целом, наши выводы совпадают с приведёнными в цитируемой работе: снижение численности и разнообразия пауков осенью и переход доминирования от ликозид к линифидам, а также чёткая смена аспектов аранеофауны в течение сезона.

## Заключение

В изученном сообществе хищных герпетобионтов лесо-болотного комплекса Верхней Оби отмечено одинаковое количество видов жужелиц и пауков. По биотопам виды распределяются также сходным образом: одни и те же локалитеты оказываются богатыми (березняк и пойма) или бедными видами (сосняк и облесённое болото) и для пауков, и для жужелиц. При этом динамическая плотность у исследуемых групп максимальна в разных биотопах: у жужелиц в березняке, а у пауков — в пойменном биотопе, и только в последнем пауки численно доминируют над жужелицами. С апреля по сентябрь

видовое богатство и динамическая плотность у жужелиц и пауков в целом снижаются. Сенокосцы появляются только в осеннем учёте, достигая высокой динамической плотности лишь в одном, наиболее бедном биотопе — сосняке.

Биотопы сходным образом делятся и по сходству населения: население и жужелиц, и пауков разделяется на варианты «влажных» (пойма, облесённое болото) и «сухих» биотопов (березняк, сосняк).

Таким образом, можно констатировать отсутствие явного антагонизма и предположить слабость конкурентных отношений между изученными таксоценозами на исследованной территории, исключая, возможно, наиболее слабых конкурентов — сенокосцев.

Сравнительный ареалогический анализ дал довольно неожиданный результат: встречаемость вида пауков в течение лета коррелирует с широтной составляющей его распространения, у жужелиц же — с долготной. Бореальные виды пауков встречаются весной или в течение всего сезона. Суббореальные гумидные виды же встречаются преимущественно летом и осенью, а полизональные — в течение всего сезона. Большинство западнопалеарктических видов жужелиц имеет весеннюю активность, а большинство транспалеарктических — летнюю.

Можно говорить о том, что оба исследованных таксоцена напочвенных членистоногих имеют один пик сезонной активности — весной. Из-за сдвига фенологического сезона на более ранние календарные даты сезонная активность у жужелиц и пауков начинается раньше. Летнего и осеннего пиков обилия не наблюдается ни у тех, ни у других, в отличие от лесостепной зоны [Lyubchanskii, Azarkina, 2017]. Однако пауки дольше сохраняют активность осенью (хотя и имеют в это время минимальную динамическую плотность), что возможно связано с уходом в это время их конкурентов жужелиц в диапаузу. Таким образом, сообщества хищных герпетобионтов могут подстраиваться под увеличение тёплого периода, мало меняя особенности своей структуры.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), грант № 15-04-07591а. Авторы благодарят А.Н. Чемериса (Томск) за определение сенокосцев.

## Литература

- Cole L.J., McCracken D.I., Downie I.S., Dennis P., Foster G.N., Waterhouse T., Murphy K.J., Griffin A.L., Kennedy M.P. 2005. Comparing the effects of farming practices on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) assemblages of Scottish farmland // *Biodiversity & Conservation*. Vol.14. No.2. P.441–460.
- Dudko R.Yu., Ivanov E.A. 2006. [New records of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Novosibirskaya oblast] // *Entomologicheskie issledovaniya v Zapadnoi Sibiri. Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo*

- obshchestva. Issue 4. Kemerovo. P.15–18. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Lyubechanskii 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].
- Dudko R.Yu., Lyubechanskii I.I. 2013. [21. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae)] // Zhimulev I.F. (Ed.): *Dinamika ekosistem Novosibirskogo Akademgorodka*. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN. P.210–222. [In Russian].
- Esyunin S.L., Shumilovskikh L.S. 2003. [Seasonal changes in invertebrate populations. Remarks on monitoring problems] // Saksonov S.V. (Ed.) *Ekologicheskie problemy zapovednykh territorii Rossii*. Tolyatti, IEVB RAS. P. 183–187.
- Firsov V.L., Volkova V.S., Levina T.P., Nikolaeva I.V., Orlova L.A., Papychev V.A., Volkov V.A. 1982. [Stratigraphy, geochronology and standardized spore-pollen diagram of the holocene peat bog Boloto Gladkoe in Novosibirsk (Pravye Chemy)] // *Problemy stratigrafii i paleogeografii pleistotsena Sibiri*. Novosibirsk: Nauka. Siberian Branch. P. 96–107. [In Russian].
- Goncharov A.A., Kuznetsov A.I., Dyakov L.M., Tiunov A.V. 2011. Isotopic evidence of trophic links of terrestrial and aquatic food webs in Oksky Nature Reserve // *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. Estestvennye nauki. No.25. P.337–344. [In Russian].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4. No.1. P.9.
- 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.
- Lyubechanskii I.I., Azarkina G.N. 2017. Ecological Structure of the West Siberian Forest-Steppe Spider Community (Arachnida, Araneae) and Its Comparison with the Ground-Beetle (Coleoptera, Carabidae) Community // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol.10. No.2. P.164–177.
- Máthé I., Urák I., Balog A., Balázs E. 2003. The community structure of the ground dwelling carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Arachnida: Araneae) in peat bog «Mohos» (Transylvania, Romania) // *Entomologica Romanica*. Vol.8. P.95–102.
- Mordkovich V.G., Dudko R.Yu., Trilikauskas L.A., Lyubechanskii I.I. 2015. Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and spiders (Aranei) are a part of soil fauna on the shore of a salt lake in South Siberia, Russia // *Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.14. No.5. P.447–454. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubechanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskij V.S. 2014. [Soil fauna of the West Siberian northern taiga: spatial ecology of soil arthropods population from natural and disturbed habitats]. *Zoedafon zapadnosibirskoj severnoj taigi: prostranstvennaya ekologiya naseleniya pochvoobitayushchikh chlenistonogikh estestvennykh i narushennykh mestoobitanij*. Moscow: KMK Press. 168 p. [In Russian].
- Niwa C.G., Peck R.W. 2002. Influence of prescribed fire on carabid beetle (Carabidae) and spider (Araneae) assemblages in forest litter in southwestern Oregon // *Environmental Entomology*. Vol.31. No.5. P.785–796.
- Trilikauskas L.A., Dudko R.Yu. 2016. On late spring aspect of spiders (Arachnida, Aranei) and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) population in coniferous forests of the south-east of the West-Siberian Plain (Novosibirsk region) // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. *Biologiya*. No.2(34). P.114–125. [In Russian].
- Uzenbaev S.D. 1987. [Ecology of predatory arthropods from the transitional bog]. *Ekologia khishchnykh chlenistonogikh mezotrofnogo bolota*. Petrozavodsk. 128 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 22.03.2017