

УДК 595.44

## НАСЕЛЕНИЕ ПАУКОВ (ARACHNIDA: ARANEI) НА ЭТАПАХ СУКЦЕССИИ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В БУРЕЙНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

*Л. А. Триликаускас*

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск*

E-mail: laimont@mail.ru

Приведены результаты многолетних исследований населения пауков на четырех этапах сукцессии пойменной растительности в бас. рр. Правой илевой Буреи (Буреинский заповедник). Ядро группировок бродячих пауков на песчано-галечных косах составляют виды, населяющие подобные местообитания в разных частях ареала. С появлением поросли ив и чозений их сменяют виды, характерные для пойменных лесов. Численность тенетников здесь высокая, но разнообразие низкое. В чозениевых и тополево-чозениевых лесах значительно возрастает таксономическое разнообразие пауков, связанное с усложнением ярусной структуры фитоценозов. В зрелых тополениках оно достигает максимума. В ходе сукцессии в герпетобии происходит перестройка доминирующих комплексов. Увеличивается общая плотность населения пауков. При смене лиственных пород темнохвойными в населении герпетобии и лесной подстилки сокращается количество видов, однако плотность населения возрастает.

**Ключевые слова:** этапы сукцессии пойменной растительности, пауки, структура населения, структура растительности, ярусы.

До настоящего времени изменения в населении беспозвоночных на фоне сукцессионных процессов растительности в поймах рек остаются практически неизученными. Примеры исследований населения пауков в пойменных местообитаниях немногочисленны. Как правило, в них обсуждается лишь видовой состав или население животных в отдельных типах пойменных биотопов без какой-либо связи с сукцессионными процессами (Кириченко, 2000; Колесников, 2010; Вертянкин, 2014). Видовой состав беспозвоночных, в том числе и пауков, тополево-чозениевых фитоценозов разного возраста на северо-востоке России рассмотрен в работе С. П. Бухкало (2002). Структура населения и вертикальное распределение пауков в одном из типов пойменных лесов Буреинского заповедника, являющихся примером среднесукцессионной стадии пойменной сукцессии (Осипов, 2012), обсуждалась ранее (Триликаускас, 2008 а,б; Триликаускас, Осипов, 2005).

Статья посвящена изучению населения пауков в сукцессионных сериях с участием темнохвойных пород (ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindle. Et Gord.) Fisch и пихты белокорой (*Abies holophylla* Maxim), различные этапы которых можно видеть в Буреинском заповеднике.

Задачи исследования:

- 1) показать динамику видового состава пауков в ходе пойменных сукцессий, характерных для растительности Буреинского заповедника;
- 2) дать характеристику населения пауков на различных этапах сукцессии в поймах;
- 3) выявить характерные для отдельных этапов сукцессии особенности структуры растительности, которые становятся определяющими факторами в формировании населения пауков.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы был собран автором на территории Буреинского заповедника в 2000–2009 гг. в различных частях бассейнов Правой илевой Буреи. Пауков отлавливали почвенными ловушками, просеиванием подстилки сифтером, разбором почвенных проб, кошением энтомологическим сачком, отряхиванием крон деревьев и ручным сбором в общей сложности с мая по сентябрь (значительная часть сезона активности пауков). Всего просмотрено более 12 тыс. экз. пауков, отработано более 4500 лов.-сут. Учет тенетников-кругопрядов по ловчим сетям проводился однократно в период их высокой активности вдоль русла реки на трех 10-метровых участках для выявления колебаний численности.

В лесах II этапа сукцессии население подстилки изучали с помощью сифтера; III этапа сукцессии – почвенные пробы размером 50×50×30 см взяты в июне и августе в количестве 10 шт.; IV этапа – 4–5 почвенных проб во второй половине августа.

В 2002–2004 гг. проведены детальные исследования структуры и динамики населения пауков в душистотопольнике свидиновом, который рассматривается в качестве примера III этапа сукцессии. Описание данного растительного сообщества и близких к нему имеется в ранее опубликованных работах (Осипов, 2012; Триликаускас, Осипов, 2005).

Доминирующий комплекс изучался по методу В. Тишлера (Tischler, 1949), который ранжировал обилие видов по следующей шкале: с долей более 30% – супердоминанты, более 10% – эудоминанты, от 5,1 до 10% – доминанты, от 2,1 до 5% – субдоминанты.

В работе использована классификация растительного покрова в соответствии с предложенной С. В. Осиповым (2012). В статье мы не рассматриваем группировки со значительным участием на разных этапах лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* (Mayr) Worosch.). При рассмотрении динамики населения пауков в поймах Буреинского заповедника на основе предложенной С. В. Осиповым (2012) классификации растительности нами выделены следующие этапы заселения поймы пауками и сукцессий растительности:

- песчано-галечные или галечные косы, почти или вовсе лишенные растительности.

- I. Начальные стадии зарастания песчано-галечных или галечных кос ивами и/или чозенией, включая чозениевые молодняки.

- II. Чозениевые и тополево-чозениевые леса с разной степенью развития травостоя и кустарникового яруса. Основной компонент кустарникового яруса – свидина (*Swida alba* (L.). В травостое доминирует вейник (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin).

- III. Зрелые тополевые леса, часто с примесью березы и/или лиственницы с хорошо развитыми травяным и кустарниковым ярусами и мощной листовой подстилкой. Хорошо выражен нижний подъярус из рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.), черемух Маака (*Padus maackii* (Rupr.) и азиатской (*Padus asiatica* Kom.). В подросте – ель аянская (*Picea ajanensis* (Lindl. Et Gord.) Fisch. Ex Carr) и пихта белокорая (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim).

- IV. Сообщества из тополя душистого и ели аянской, нередко с примесью пихты белокорой. Хвойные породы представлены старыми деревьями. На отдельных участках развит моховой покров из зеленых мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. др.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Буреинский заповедник расположен в истоках Буреи и включает в себя бас. pp. Правая и Левая Бурея. Изменения в растительном покрове этого района в ходе пойменной сукцессии растительности подробно рассмотрены в монографии С. В. Осипова (2012).

На галечных и песчано-галечных косах отмечено 22 вида пауков. Основу населения составляют виды, приуроченные к подобным местообитаниям в разных частях ареала (Logunov, Marusik, 2000; Marusik et al., 2000; Марусик, 2005). Наиболее многочисленны здесь *Pardosa chionophila*, *P. jeniseica*, *P. nordicolens*, *Gnaphosa gracilior* и *Sitticus albolineatus*. Все они относятся к бродячим формам, охотящимся на поверхности камней. В качестве укрытий эти пауки используют пространства под камнями и между ними. Представители рода *Pardosa* носят коконы, прикрепив их к паутинным бородавкам, паук-скакунчик *Sitticus albolineatus* и гнафозида *Gnaphosa gracilior* для размещения яиц используют нижнюю поверхность камней. Таким образом, все эти виды адаптированы к отсутствию растений в местообитаниях.

Наряду с рассмотренной основной частью населения, можно выделить другую, менее многочисленную и неоднородную по экологическим характеристикам входящих в нее видов. Среди этой части населения пауков песчано-галечных отложений можно выделить следующие группы: а) с широким спектром местообитаний (*Xysticus emertoni*, *Clubiona propinqua*, *Micaria rossica* и др.); б) предпочитающие каменистые и/или хорошо прогреваемые биотопы (*Callilepis nocturna*, *Aellurillus v-insignitus*, *Xerolycosa nemoralis* и др.); в) обитатели пойменных лесов (*Pardosa tesquorum*, *Zelotes fratris*); г) с неясными экологическими предпочтениями, представленные в сборах единичными экземплярами: основная часть их ареала лежит значительно южнее района работ (*Zelotes tsaii*, *Araniella yaginumai*).

Таким образом, на песчано-галечных и галечных косах население пауков состоит из стабильного «ядра» видов, имеющих здесь экологический оптимум, и сравнительно «пестрого» «шлейфа» видов, для которых обитание на галечниках носит факультативный характер.

Процесс зарастания галечных кос (I этап сукцессии) начинается с появления поросли различных видов ив, чозении, нередко тополя и лиственницы. Он сопровождается снижением численности видов – обитателей галечников и их сменой пауками пойменных лесов и эвритопными видами. Начальные стадии зарастания галечников мелколиственными породами лишены видов, характерных для галечных местообитаний (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и распределение пауков на некоторых этапах пойменной сукцессии в Бурейском заповеднике

Table 1. Species structure and distribution of spiders during some stages of flood-land succession in the Bureinskii Reserve

| Таксоны  | Ярусная приуроченность | Песчано-галечные и галечные косы | Этап сукцессии |    |     |    |
|--|------------------------|----------------------------------|----------------|----|-----|----|
|  |                        |                                  | I              | II | III | IV |
| 1  | 2                      | 3                                | 4              | 5  | 6   | 7  |
| <b>Araneidae</b>   |                        |                                  |                |    |     |    |
| <i>Araneus alsine</i> (Walckenaer, 1802)                                 | х, т                   |                                  |                | +  | +   |    |
| <i>Araneus marmoreus</i> Clerck, 1758                                    | х, т, д                |                                  | +              | +  | +   | +  |
| <i>Araneus nordmanni</i> (Thorell, 1870)                                 | т, д                   |                                  |                |    | +   | +  |
| <i>Araneus saevus</i> (L. Koch, 1872)                                    | д                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Araneus sp.</i> (cf. <i>triguttatus</i> )                             | х                      |                                  |                |    | +   | +  |
| <i>Araniella displicata</i> (Hentz, 1847)                                | х, т                   |                                  |                | +  | СД  | +  |
| <i>Araniella yaginumai</i> Tanikawa, 1995                                | х                      | +                                |                |    |     |    |
| <i>Cyclosa conica</i> (Pallas, 1772)                                     | т                      |                                  |                |    | +   | +  |
| <i>Eriophora sachalinensis</i> (S. Saito, 1934)                          | т                      |                                  |                |    | +   | +  |
| <i>Singa nitidula</i> C. L. Koch, 1844                                   | т                      |                                  | +              |    |     |    |
| <b>Clubionidae</b>   |                        |                                  |                |    |     |    |
| <i>Clubiona caerulescens</i> L. Koch, 1867                               | т, д                   |                                  |                | +  | +   | +  |
| <i>Clubiona chabarovi</i> Michailov, 1991                                | с                      |                                  |                |    |     | +  |
| <i>Clubiona haeinsensis</i> Paik, 1991                                   | с                      |                                  |                |    |     | +  |
| <i>Clubiona interjecta</i> L. Koch, 1879                                 | х, т                   |                                  | +              |    |     |    |
| <i>Clubiona irinae</i> Michailov, 1991                                   | х                      |                                  |                |    |     | +  |
| <i>Clubiona kulczyński</i> Lessert, 1905                                 | х, т                   |                                  |                | +  | +   | +  |
| <i>Clubiona propinqua</i> L. Koch, 1879                                  | г                      | +                                |                |    |     |    |
| <b>Dictynidae</b>  |                        |                                  |                |    |     |    |
| <i>Dictyna major</i> (Menge, 1869)                                       | х                      |                                  |                | +  |     |    |
| <i>Dictyna shilenkovi</i> Danilov, 2000                                  | х, т                   |                                  | +              |    |     |    |
| <i>Dictyna uncinata</i> Thorell, 1856                                    | х                      |                                  |                | +  | +   |    |
| <b>Gnaphosidae</b>   |                        |                                  |                |    |     |    |
| <i>Callilepis nocturna</i> (Linnaeus, 1758)                              | г                      | +                                | +              | +  |     |    |
| <i>Drassodes neglectus</i> Keyserling, 1887                              | г                      |                                  | +              |    |     |    |
| <i>Gnaphosa gracilior</i> Kulczyński, 1901                               | г                      | +                                |                |    |     |    |
| <i>Gnaphosa sticta</i> Kulczyński, 1908                                  | г                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Haplodrassus moderatus</i> (Kulczyński in Chyzer et Kulczyński, 1897) | г                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Micaria rossica</i> Thorell, 1875                                     | г                      | +                                |                |    |     |    |
| <i>Micaria tripunctata</i> Holm, 1978                                    | г                      |                                  |                | +  |     |    |
| <i>Zelotes fratris</i> Chamberlin 1920                                   | г                      | +                                |                |    | +   |    |
| <i>Zelotes tsaii</i> Platnick et Song, 1986                              | г                      | +                                |                |    |     |    |
| <b>Linyphiidae</b>   |                        |                                  |                |    |     |    |
| <i>Agyneta mongolica</i> (Loksa, 1965)                                   | с                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Agyneta olivacea</i> (Emerton, 1882)                                  | с                      |                                  |                |    | Д   |    |
| <i>Allomengea scopigera</i> (Grube, 1889)                                | с                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Anguliphantes dybowski</i> (O.P.-Cambridge, 1873)                     | с                      |                                  |                |    | +   | +  |
| <i>A. karpinski</i> (O.P.-Cambridge, 1873)                               | с                      |                                  |                |    | Д   | Д  |
| <i>A. maritimus</i> (Tanasevitch, 1988)                                  | с                      |                                  |                |    | +   |    |
| <i>Asthenargoides kurenshchikovi</i> Eskov, 1993                         | с                      |                                  |                |    | +   | СП |

Продолжение табл. 1

| 1  | 2       | 3 | 4 | 5 | 6     | 7    |
|--|---------|---|---|---|-------|------|
| <i>Asthenargoides logunovi</i> Eskov, 1993                     | с       |   |   |   | +     | +    |
| <i>Bathyphantes reprobus</i> (Kulczyński, 1916)                | с       |   |   | + | +     |      |
| <i>Bathyphantes eumenis</i> (L. Koch, 1879)                    | с       |   |   |   | +     | +    |
| <i>Ceratinella scabrosa</i> (O. P-Cambridge, 1871)             | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Diplocephalus subrostratus</i> (O. P-Cambridge, 1873)       | с       |   |   | + |       |      |
| <i>Epibellowia pacifica</i> (Eskov et Marusik, 1992)           | с       |   |   | + |       | +    |
| <i>Eskovia clava</i> (Zhu et Wen, 1980)                        | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Floronia bucculenta</i> (Clerck, 1757)                      | х       |   |   |   | +     |      |
| <i>Gnathonarium taczanowskii</i> (O. P-Cambridge, 1873)        | х       |   |   | + |       |      |
| <i>Hypselistes jacksoni</i> (O. P-Cambridge, 1902)             | х       |   |   | Д | +     | +    |
| <i>Incestophantes kochiellus</i> (Strand, 1900)                | х       |   |   |   |       | +    |
| <i>Incestophantes laricetorum</i> (Tanasevitch et Eskov, 1987) | х       |   |   | + |       |      |
| <i>Incestophantes obtusus</i> Tanasevitch, 1996                | с, х, т |   |   |   | +     | +    |
| <i>Kaestneria pullata</i> (O. P-Cambridge, 1863)               | с, х    |   |   | + |       | +    |
| <i>Lepthyphantes nenilini</i> Tanasevitch, 1987                | с, х    |   |   | + |       |      |
| <i>Macrargus multesimus</i> (O. P-Cambridge, 1875)             | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Maro borealis</i> Eskov, 1991                               | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Maro khabarum</i> Tanasevitch, 2006                         | с       |   |   | Д | +     | +    |
| <i>Maso sundevalli</i> (Westring, 1851)                        | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)                      |         |   |   |   | Д     |      |
| <i>Minirioloides trifrons</i> (O. P-Cambridge, 1863)           | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Mughiphantes aculifer</i> (Tanasevitch, 1988)               | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Mughiphantes sachalinensis</i> (Tanasevitch, 1987)          | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Mughiphantes taczanowskii</i> (O. P-Cambridge, 1873)        | с, х, д |   |   | Д | +     | Д, Э |
| <i>Neriere clathrata</i> (Sundevall, 1830)                     | г, х, т |   |   |   | +     |      |
| <i>Neriere emphana</i> (Walckenaer, 1841)                      | х, т    |   |   | + |       |      |
| <i>Neriere radiata</i> (Walckenaer, 1841)                      | х, т    |   |   | + |       |      |
| <i>Oreonetides badzhalensis</i> Eskov, 1991                    | с       |   |   |   |       | Д, Э |
| <i>Oreonetides helsdingeni</i> Eskov, 1984                     | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Parasisis amurensis</i> Eskov, 1984                         | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Perregrinus deformis</i> (Tanasevitch, 1982)                | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Porrhomma longjiangensis</i> Zhu et Wang, 1983              | с       |   | + |   |       |      |
| <i>Savignia badzhalensis</i> Eskov, 1991                       | с       |   |   |   | +     | +    |
| <i>Stemonyphantes sibiricus</i> (Grube, 1961)                  | с, г    |   |   |   | +     |      |
| <i>Tapinocyba kolymensis</i> Eskov, 1989                       | с       |   | + |   |       |      |
| <i>Tenuiphantes alacris</i> (Blackwall, 1853)                  | с       |   |   | + |       |      |
| <i>Tenuiphantes mengei</i> (Kulczyński, 1887)                  | с       |   |   | + |       |      |
| <i>Tenuiphantes nigriventris</i> (L. Koch, 1879)               | с, х    |   |   | Д | Д, СД | Д    |
| <i>Thaleria alnetorum</i> Eskov et Marusik, 1992               | с       |   |   |   |       | +    |
| <i>Theoneta saaristoi</i> (Eskov et Marusik, 1991)             | с       |   |   |   | +     |      |
| <i>Tibioploides pacificus</i> Eskov et Marusik, 1991           | с       |   |   | + | СД    | Д    |
| <i>Tmeticus tolli</i> Kulczyński, 1908                         | х       |   |   |   |       | Д, Э |
| <i>Trematocephalus cristatus</i> (Wider, 1834)                 | х, т, д |   |   | + |       |      |
| <i>Walckenaeria karpinskii</i> (O. P-Cambridge, 1873)          | с       |   |   |   | +     | +    |
| <b>Lycosidae</b>   |         |   |   |   |       |      |
| <i>Alopecosa aculeata</i> (Clerck, 1758)                       | г       |   |   |   |       | СД   |
| <i>Alopecosa albostrigata</i> (Grube, 1961)                    | г       |   |   |   | +     | Д    |
| <i>Alopecosa kulczynskii</i> (Sternbergs, 1979)                | г       |   | Д | + | СД    |      |
| <i>Pardosa chionophila</i> L. Koch, 1879                       | г       | + |   |   |       |      |

Окончание табл. 1

| 1   | 2       | 3  | 4  | 5  | 6  | 7     |
|---|---------|----|----|----|----|-------|
| <i>Pardosa jeniseica</i> Eskov et Marusik, 1995                 | г       | +  |    |    |    |       |
| <i>Pardosa lyrata</i> (Odenvall, 1901)                          | г       |    | +  | +  | СД |       |
| <i>Pardosa nordicolens</i> Chamberlin et Ivie, 1947             | г       | +  |    |    |    |       |
| <i>Pardosa tesquorum</i> (Odenvall, 1901)                       | г       | +  | Д  | Э  |    |       |
| <i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westring, 1861)                    | г       | +  | +  |    |    |       |
| <b>Philodromidae</b>  |         |    |    |    |    |       |
| <i>Philodromus cespitum</i> (Walckenaer, 1802)                  | х, т    |    | +  | +  | СД | +     |
| <i>Philodromus fallax</i> Sundevall, 1832                       | г       |    | +  |    |    |       |
| <i>Philodromus vinokurovi</i> Marusik, 1991                     | х, т    | +  |    |    |    |       |
| <i>Tibellus oblongus</i> (Walckenaer, 1802)                     | х, т    |    | +  | +  |    |       |
| <b>Salticidae</b>   |         |    |    |    |    |       |
| <i>Aelurillus v-insignitus</i> (Clerck, 1758)                   | г       | +  |    |    |    |       |
| <i>Heliophanus dubius</i> C. L. Koch, 1835                      | х, т    |    | +  | +  | +  |       |
| <i>Pseudeuophrys iwatensis</i> (Bohdanowicz & Pryszyński, 1987) | г, х    | +  | +  | +  |    |       |
| <i>Sitticus albolineatus</i> (Kulczyński, 1895)                 | г       | +  |    |    |    |       |
| <b>Tetragnathidae</b>   |         |    |    |    |    |       |
| <i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830                      | с, х    |    |    | Д  |    | +     |
| <i>Parazygiella dispar</i> (Kulczyński, 1885)                   | т       |    |    |    |    | +     |
| <i>Tetragnatha dearmata</i> Thorell, 1873                       | х, т    |    |    | +  |    |       |
| <i>Tetragnatha pinicola</i> L. Koch, 1870                       | х, т    |    | +  |    | Д  | +     |
| <b>Theridiidae</b>  |         |    |    |    |    |       |
| <i>Cryptachaea riparia</i> (Blackwall, 1834)                    | х       |    |    |    | +  | +     |
| <i>Enoplognatha margarita</i> Yaginuma, 1964                    | х, т    |    |    | +  | СД | +     |
| <i>Robertus sibiricus</i> Eskov, 1987                           | с       |    |    |    | +  |       |
| <i>Robertus ussuricus</i> Eskov, 1987                           | с       |    |    |    | СД | Д, СП |
| <i>Steatoda albomaculata</i> (De Geer, 1778)                    | г       | +  | +  |    |    |       |
| <i>Theridion pictum</i> (Walckenaer, 1802)                      | х, т    |    |    | +  |    | +     |
| <i>Thymoites</i> sp.  | с, х    |    |    |    | +  |       |
| <b>Thomisidae</b>   |         |    |    |    |    |       |
| <i>Misumena vatia</i> (Clerck, 1758)                            | х, т    |    | +  |    |    |       |
| <i>Ozyptila orientalis</i> Kulczyński, 1926                     | г       | +  |    |    |    |       |
| <i>Ozyptila sincera</i> Kulczyński, 1926                        | г       |    |    |    | +  | +     |
| <i>Xysticus albidus</i> Grese, 1909                             | г       | +  |    |    |    |       |
| <i>Xysticus emertoni</i> Keyserling, 1880                       | г, х, т | +  |    |    | СД |       |
| <i>Xysticus obscurus</i> Collett, 1877                          | х       |    |    |    |    | +     |
| <i>Xysticus sibiricus</i> Kulczyński, 1908                      | г, х, т | +  |    |    |    |       |
| <i>Xysticus soldatovi</i> Utotschkin, 1968                      | г, х    |    |    |    | +  |       |
| <i>Xysticus vachoni</i> Schenkel, 1963                          | х       |    | +  |    |    |       |
| <b>Titanoecidae</b>   |         |    |    |    |    |       |
| <i>Titanoeca zyuzini</i> Marusik, 1995                          | г       | +  |    |    |    |       |
| <b>Zoridae</b>  |         |    |    |    |    |       |
| <i>Zora</i> sp. (cf. <i>nemoralis</i> )                         | г       |    |    |    | +  |       |
| Итого   |         | 22 | 21 | 37 | 57 | 48    |

Примечание. + – вид не входит в доминирующий комплекс, СП – супердоминант, Э – эудоминант, Д – доминант, СД – субдоминант; с – стратобионт, г – герпетобионт, х – хортобионт, т – тамнобионт, д – дендробионт.

При этом увеличивается динамическая плотность характерного для пойменных лесов вида *Pardosa tesquorum*, достигая максимума в топо-

лево-чозениевых насаждениях (115 экз. на 100 лов.-сут.). На зарастающих косах этот вид наряду с *Alopecosa kulczynskii* является доминантом. Из

хортобионтов на начальной стадии зарастания галечников стабильно отмечаются бродячие пауки *Philodromus cespitum*, *Heliophanus dubius*. На растениях, появившихся на галечных косах, тенетники размещают ловчие сети. Для многих пауков растения и их разлагающиеся остатки становятся источником дополнительных укрытий. Здесь уже отмечены подстилочные тенетники *Porrhomma longjangensis* и *Tapinocyba kolymensis* и находят укрытие *Pardosa tesquorum* и *Alopecosa kulczynskii*.

Как видно из табл. 1, на зарастающих порослю ивы и чозении песчано-галечных косах отмечено почти равное с лишенными пойменной растительности местообитаниями число видов, однако структура их населения существенно отличается. Выше уже было отмечено появление тенетников, для которых подрост ив и чозений создает подходящие условия для размещения ловчих сетей и поиска укрытий от врагов и непогоды. На этапе зарастания галечников их видовой состав невелик, но плотность на отдельных участках может быть значительной: численность мелкого кругопряда *Singa nitidula* достигает 8–17 особей на 10-метровом участке поймы, для крупного вида *Araneus marmoreus* – 3–5 особей на аналогичном отрезке (табл. 2). Серьезные изменения претерпевает состав бродячих пауков-герпетобионтов из семейства Lycosidae.

В лесах, проходящих II этап сукцессии, выявлено 37 видов, что почти вдвое превышает их количество на начальном этапе зарастания кос. В герпетобии эудоминантом становится *Pardosa tesquorum*. Толщина слоя лесной подстилки обычно не превышает 3–5 см. В населении пауков появляются мелкие подстилочные тенетники семейства Linyphiidae, характерные для бореальных лесов. Доминируют *Maro khabarum* и *Tenuiphantes nigriventris*. Всего в подстилке лесов II этапа пойменной сукцессии отмечено 12 видов подстилочных тенетников.

На данном этапе сукцессии под пологом чозений и тополей нередко уже имеется хорошо развитый травяно-кустарничковый ярус с доминированием вейника. В травостое доминируют *Pachygnatha listeri*, *Hypselistes jacksoni*, *Mughi-phantas taczanowskii*, *Tenuiphantes nigriventris*.

Население пауков-хортобионтов здесь включает 24 вида, что более чем вдвое превышает их количество на начальном этапе зарастания поймы. Там, где еще не сформировался кустарниковый ярус, образуемый свидиной, малиной сахалинской (*Rubus sachalinensis* Levl.) и иглистым шиповником (*Rosa acicularis* Lindl.), нет крупных пауков-кругопрядов. При кошени в травостое изредка встречается их молодежь. *Pachygnatha listeri* может доминировать и в подстилке. В кронах деревьев во второй половине лета обычен *Araneus marmoreus*.

Население герпетобия III этапа сукцессии отличается увеличением количества видов и численности Gnaphosidae – *Gnaphosa sticta*, *Haplodrassus moderatus* и *Zelotes fratris*, которые, однако, в доминирующей комплекс не входят. *Alopecosa kulczynskii* и *Pardosa lyrata* здесь субдоминанты. Последний вид населяет в районе исследований широкий спектр местообитаний. Эудоминант II этапа сукцессии (*Pardosa tesquorum*) из герпетобия исчезает.

При переходе от II к III этапу пойменной сукцессии продолжается процесс усложнения структуры фитоценоза. Происходит замещение быстрорастущей, но недолговечной чозении тополем душистым. Усиливается сомкнутость крон древесного и кустарничкового ярусов. Эти хорошо развитые ярусы, образованные преимущественно листопадными видами, создают мощную листовую подстилку. Значительной толщины почвенный слой пронизан корневищами вейника и осок (*Carex falcata* Turcz.), образующих дернину. Все это в совокупности создает условия для существования разнообразного и многочисленного почвенно-подстилочного населения пауков.

Число видов подстилочных тенетников более чем вдвое превосходит их количество в лесах II этапа пойменной сукцессии. Сюда относятся большинство видов семейства Linyphiidae и рода *Robertus* (Theridiidae). Основу доминирующего комплекса населения подстилки, достигающей толщины 18–20 см, составляют *Agyneta olivacea*, *Anguliphantes karpinskii*, *Microneta viaria*, *Tenuiphantes nigriventris* (доминанты), *Tibiploides pacificus* и *Robertus ussuriicus* (субдоминанты). Заметно увеличивается число бореальных таксонов (рода *Asthenargoides*, *Incestophantes*, *Maro*).

Таблица 2. Некоторые количественные показатели населения пауков на различных этапах пойменной сукцессии в Буреинском заповеднике

Table 2. Some quantitative indices of the spider population on different stages of flood-land succession in the Bureinskii Reserve

| Показатель                                      | Этап сукцессии          |                                    |                                    |                               |
|---|-------------------------|------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------|
|   | I                       | II                                 | III                                | IV                            |
| Плотность стратобионтов, экз./м <sup>2</sup>    | –                       | –                                  | 132                                | 270                           |
| Плотность хортобионтов                          | 3–5 – 8–17<br>экз./10 м | 4,9±0,3<br>экз./100 м <sup>2</sup> | 5,3±0,5<br>экз./100 м <sup>2</sup> | 12<br>экз./100 м <sup>2</sup> |
| Плотность тамнобионтов, экз./100 м <sup>2</sup> | –                       | 3,4±0,3                            | 4,4±0,2                            | –                             |

Плотность пауков в подстилке дана в табл. 2.

Показатели проективного покрытия и высоты травяно-кустарничкового яруса в лесах III этапа пойменной сукцессии, как правило, выше, чем II. Разнообразнее и флористический состав (Осипов, 2012). На этом фоне возрастают плотность (см. табл. 2) и таксономическое разнообразие (см. табл. 1) населения пауков. В составе населения пауков травостоя (преимущественно вейник и осоки) кардинальных различий на II и III этапах сукцессии не отмечено. Всего в этом ярусе зафиксировано 20 видов тенетных и бродячих пауков. Наиболее массовыми в травостое оказываются виды, населяющие в районе исследований широкий спектр биотопов (*Tetragnatha pinicola* (доминант), *Хysticus emertoni* (субдоминант) или же встречающиеся не только в травяно-кустарничковом ярусе пойменных местообитаний (*Tenuiphantes nigriventris* (субдоминант), *Mughiphantes taczanowskii* (обилие около 4%) и др.). Время существования травяного яруса (около трех месяцев) оказывается существенно короче периода активности пауков. Здесь проходят важнейшие периоды их жизненного цикла (спаривание, откладка яиц и их развитие, частично – начальные стадии развития молодежи). Остальную часть цикла эти виды проходят в толще лесной подстилки, на подросте, под отслоениями коры на их стволах. Применительно к населению пауков травостоя в лесах II и III этапов сукцессии можно говорить о слабой выраженности специфики ярусного распределения видов и их биотопической приуроченности. Так, лишь 4 из 20 населяющих этот ярус видов не встречаются в других ярусах растительности этого типа леса. Среди них нет видов, отмеченных в других местообитаниях. Аналогичная ситуация и в тополево-чозениевых лесах (II этап сукцессии), исследованных в среднем течении Правой Буреи.

Для III этапа сукцессии характерно увеличение количества видов и плотности крупных пауков-кругопрядов семейства Araneidae, размещающих ловчие сети в кронах кустарников, деревьев нижнего подъяруса и на нижних ветвях крупных деревьев. В большей степени с кронами кустарников связаны более таксономически разнообразные по сравнению со II этапом пауки-тенетники семейства Theridiidae. Субдоминантами в населении кустарничкового яруса в лесах III этапа пойменной сукцессии становятся *Araniella displicata*, *Enoplognatha margarita* и *Philodromus cespitum*, населяющие широкий спектр местообитаний. Таким образом, леса III этапа сукцессии обладают сложной ярусной структурой и хорошо развитой подстилкой. Таксономическое разнообразие населения пауков составляет не менее 57 видов из 12 семейств. В нем представлены

несколько групп тенетных пауков с различными вариантами структуры ловчих сетей и 7 семейств бродячих пауков.

Дальнейшая сукцессия душистотопольника обычно идет по пути смены темнохвойными породами. В лесах IV этапа сукцессии, представляющих собой тополево-еловые или елово-тополевые древостои, наиболее значительные изменения происходят в структуре населения герпетобия и лесной подстилки. Бореальные элементы составляют основу населения лесной подстилки. Среди доминантов и субдоминантов здесь, как и на III этапе сукцессии, присутствуют *Anguliphantes karpinskii*, *Tenuiphantes nigriventris*, *Tibiploides pacificus* и *Robertus ussuricus*. Последний вид наряду с *Asthenargoides kurenshchikovi* в отдельных случаях может быть супердоминантом. Из двух представителей рода *Oreonetides* (*O. badzhalsensis* и *O. helsdingeni*) первый вид может быть как доминантом, так и эудоминантом. Плотность пауков в подстилке примерно вдвое больше по сравнению с III этапом сукцессии (см. табл. 2). В герпетобии доминирует *Alopecosa albostriata*. Субдоминантом нередко становится *A. aculeata*.

В лесах IV этапа сукцессии наиболее разнообразны в таксономическом плане пауки-мешкопряды рода *Clubiona*. Один из видов (*Clubiona haeinsensis*) впервые обнаружен в Буреинском заповеднике и собран в опад.

В травостое возрастает роль папоротников (*Athyrium sinense* (Baker) С. Chr. и др.). Здесь доминируют *Mughiphantes taczanowskii* и *Tmeticus tolli*, местами становясь эудоминантами. Плотность пауков в травяно-кустарничковом ярусе на участках с доминированием папоротников приведена в табл. 2. В кронах кустарничкового яруса (со *Swida alba*) обычны *Cyclosa conica* и *Eriophora sachalinensis*. В древесном ярусе встречаются эвритопные *Araneus nordmanni* и *Araneus marmoreus*. Таксономическое разнообразие пауков в лесах этого этапа оказывается ниже, чем в тополево-еловых. Количество видов сокращается, однако плотность населения в целом возрастает. В дальнейшем тополь окончательно выпадает из древостоев, и заключительным этапом сукцессии становятся ельники зеленомошные. Характеристика населения пауков таежных ельников зеленомошных не входит в задачи настоящего исследования. Отметим здесь лишь, что таксономическое разнообразие пауков в таких лесах включает не менее 56 видов, не менее 45 из них – обитатели моховой подстилки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что пауки активно осваивают освобождающиеся от воды участки поймы. Лишенные или почти лишенные рас-

тельности косы становятся местом обитания видов, населяющих такие территории в разных частях своего ареала.

На начальном этапе зарастания песчано-галечных кос происходят снижение численности связанных с галечниками видов и постепенная их смена обитателями пойменных лесов и эвритопными видами, появляются тенетники. Таксономическое разнообразие пауков в целом существенных изменений не претерпевает.

На II этапе сукцессии население пауков-хортобионтов включает 24 вида. Среди обитающих в таких лесах 12 видов подстилочных тенетников доминируют *Maro khabarum* и *Tenuiphantes nigriventris*. Общее количество видов почти вдвое больше, чем на зарастающих подростом ив и чозений галечных косах (I этап сукцессии).

На фоне дальнейшего усложнения пространственной и таксономической структуры фитоценозов возрастают плотность и таксономическое разнообразие населения пауков. Мощная листовая подстилка, дернина вейника и осок создает условия для обитания разнообразного и многочисленного почвенно-подстилочного населения пауков. Количество видов подстилочных тенетников в лесах III этапа сукцессии оказывается вдвое больше, чем в лесах II этапа. Основу доминирующего комплекса населения подстилки толщиной до 18–20 см составляют *Agyneta olivacea*, *Anguliphantes karpinskii*, *Microneta viaria*, *Tenuiphantes nigriventris*. Плотность пауков в подстилке достигает 132 экз. на 1 м<sup>2</sup>. В герпетобии происходит перестройка доминирующего комплекса. Бродячие пауки представлены доминантом *Alopecosa albostrigata* и субдоминантом *A. aculeata*. Появляются супердоминанты *Asthenargoides kurenshchikovi* и *Robertus ussuriicus* и доминант (или эудоминант) *Oreonetides badzhalsensis*. В составе населения пауков травостоя на II и III этапах сукцессии на фоне некоторого увеличения плотности пауков кардинальных изменений не происходит. В травяно-кустарничковом ярусе специфика ярусного распределения видов и их биотопической приуроченности выражена слабо. Для III этапа сукцессии характерно увеличение числа видов и плотности крупных пауков-кругопрядов семейства Araneidae, размещающих ловчие сети в кронах кустарников, деревьев нижнего подъяруса и на нижних ветвях крупных деревьев. Основу населения кустарничкового яруса составляют эвритопные виды.

В дальнейшем при смене тополя темнохвойными породами в тополево-еловых или елово-тополевых лесах самые значительные изменения происходят в структуре населения герпетобии и лесной подстилки, где основу населения состав-

ляют бореальные элементы (IV этап).

Таксономическое разнообразие пауков в целом в лесах из тополя и ели оказывается ниже, чем в тополево-еловых лесах, что связано, по-видимому, с перестройкой ярусной организации таких сообществ и изменением в характере подстилки. Количество видов в таких местообитаниях сокращается, однако плотность населения возрастает.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 13-05-00677. Автор признателен А. В. Танасевичу за помощь в определении *Mughiphantes taczanowskii* и *Tmeticus tolli*.

#### ЛИТЕРАТУРА

Бухкало С. П. Видовой состав наземных беспозвоночных тополево-чозениевых лесов экосистем Северо-Востока России // Russian Entomological Journal. – 2002. – № 4. – С. 403–412.

Вертянкин А. В. Предварительные данные о населении жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) некоторых лесных биотопов южного Сахалина // Чтения памяти А. И. Куренцова. – 2014. – Вып. 25. – С. 163–175.

Кириченко М. Б. Обзор фауны жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) пойменных ландшафтов Полесья Восточно-Европейской равнины // Вестник зоологии. – 2000. – Вып. 34. – № 1–2. – С. 93–101.

Колесников Ф. Н. Население жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) пойменных биотопов на юго-западе лесной зоны Русской равнины и способы их выживания в условиях паводков : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2010 – 18 с.

Марусик Ю. М. Паукообразные (Arachnida: Aranei, Opiliones) Северного Охотоморья // Евразийский энтомолог. журн. – 2005. – Т. 4. – Вып. 3. – С. 187–208.

Осипов С. В. Растительный покров природного заповедника «Буреинский» (горные таежные и гольцовые ландшафты Приамурья). – Владивосток : Дальнаука, 2012. – 219 с.

Триликаускас Л. А. Влияние вертикальной структуры растительного покрова на распределение пауков в лесных экосистемах // Тр. Гос. природ. заповедника «Буреинский». – Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН, 2008а. – Вып. 4. – С. 44–56.

Триликаускас Л. А., Осипов С. В. Население пауков четырех лесных экосистем Буреинского нагорья (российский Дальний Восток) // Сибирский эколог. журн. – 2005. – Вып. 3. – С. 375–384.

Триликаускас Л. А. Структура населения пауков в лесных экосистемах Буреинского заповедника // Тр. Гос. природ. заповедника «Буреинский». – Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН, 2008б. – Вып. 4. – С. 36–44.

Logunov D. V., Marusik Yu. M. Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). – М. : KMK Scientific Press Ltd, 2000. – 299 p.

Marusik Yu. M., Logunov D. V., Koponen S. Spiders of Tuva, South Siberia. – Magadan : IBPN FEB RAS, 2000. – 252 p.

Tischler W. Grundzüge der terrestrischen Tierökolo-



**THE SPIDER POPULATION (ARACHNIDA: ARANEI)  
ON STAGES OF THE SUCCESSION OF FLOOD-LANDS VEGETATION  
IN THE BUREINSKY RESERVE (KHABAROVSK REGION)**

*L. A. Trilikauskas*

The results of a long-term study of the spider population on 4 stages of succession in the flood plains of the Pravaya and Levaya Bureya rivers (Bureinskii Reserve) are discussed. The main body of wandering spider guild on pebble beds is constituted by the species residing in similar habitats in different parts of the area. With chosenia and willow young growth appearing, species characteristic for fluvial plains replace them. The number of web spiders is high, but their diversity is low here. Taxonomical diversity of spiders in *Chosenia* and *Populus-Chosenia* forests increases considerably, which is connected with the complication of the layer structure of plant communities. It reaches its peak in mature poplar forests. Also, the reorganization of dominant complexes take place among herpetobionts during succession. The total density of spider population increases. The number of species reduces, but the population density increases in the population of herpetobionts and leaf litter dwellers in the process of replacement of deciduous by dark coniferous species.

**Key words:** stages succession of flood-lands vegetation, spiders, structure of population, structure of vegetation, layers.