

Сообщество хищных герпетобионтов: жуужелиц
(Insecta: Carabidae) и пауков (Arachnida: Araneae)
лесостепи юга Западной Сибири
на подверженных водной эрозии залежах

Soil-dwelling predatory arthropod community: carabid beetles
(Insecta: Carabidae) and spiders (Arachnida: Araneae)
in the South-West Siberia forest-steppe ecosystems
on the abandoned crop fields affected by water erosion

Ф.Л. Абрашитов*, Г.Н. Азаркина**, Р.Ю. Дудко**,
И.И. Любечанский**
F.L. Abrashitov*, G.N. Azarkina**, R.Yu. Dudko**,
I.I. Lyubechanskii**

* Факультет естественных наук, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: fabrashitov@yandex.ru.

* Faculty of Natural Sciences, Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

** Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: urmakuz@gmail.com, rdudko@mail.ru, lubech@gmail.com.

** Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: жуужелицы, Carabidae, пауки, Araneae, эрозия почвы, сельскохозяйственные залежи, Западная Сибирь, Новосибирская область.

Key words: ground beetles, Carabidae, spiders, Araneae, soil erosion, agricultural deposits, Western Siberia, Novosibirsk region.

Резюме. Проведены учётные напочвенных жуужелиц и пауков на четырёх участках лесостепи на юго-востоке Новосибирской области: эродированной 16-летней залежи, нераспаханном луговом склоне и двух участках поймы малой реки, являющихся аккумулятивными позициями катен к первым двум участкам. Сообщества аккумулятивных ландшафтов включают в основном жуужелиц-зоофагов и пауков, преимущественно принадлежащих к семейству Linyphiidae. На транзитных участках разнообразие хищных жуужелиц и подстилочных пауков снижается, но возрастает число видов жуужелиц-миксофитофагов и наземных пауков. Видовые комплексы эродированного участка включают больше видов с субаридным типом ареала. На эродированном участке численность и биомасса жуужелиц-фитофагов родов *Amara* и *Harpalus* значительно выше. Уловистость пауков и жуужелиц-миксофитофагов на целинном участке отличается весенним пиком, а на эродированном — летним.

Abstract. The fauna of ground-dwelling carabid beetles and spiders was studied in four sites of the forest-steppe in the southeast of the Novosibirskaya Oblast, namely: an eroded 16-year-old deposit, an uncultivated meadow slope, and two sections of a small river floodplain, which are accumulative positions of catenas to the first two sections. Communities of river-bench landscapes include mainly zoophagous

carabids and spiders, mostly belonging to the Linyphiidae family. In slope areas, the diversity of predatory carabids and leaf-litter spiders is decreasing, but the number of species of myxophytophagous Carabidae and terrestrial spiders is increasing. Species composition of the eroded slope site includes species with a subarid type of geographic range. In the eroded area, the abundance and biomass of phytophagous ground beetles of the genera *Amara* and *Harpalus* are much higher. The dynamic density of spiders and mixophytophagous carabids on the instant site is characterized by a spring peak, and in the eroded one — by a summer peak.

Введение

Лесостепной биом существует по меньшей мере со времён раннего голоцена. Всё это время большинство экосистем лесостепи, по-видимому, не достигало климатического состояния из-за воздействия большого числа факторов, в том числе — влияния мегафауны и, позднее, человека [Haritonenkov, 2011]. На данный момент лесостепь также представляет собой сложный, поддерживаемый как естественными процессами, так и сельскохозяйственной деятельностью комплекс фитоценозов. Зональными экосистемами лесостепи на данный момент, по-видимому,

стоит считать в разной степени затронутые человеком луга, занимающие большинство позиций катен на более чем 70% её территории [Mordkovich, 2012].

Гетерогенность растительности, а также уникальное сочетание климатических условий привели к формированию во многом специфической фауны членистоногих, видовое богатство которой в 1,5–2 раза выше, чем в соседних степной и лесной зонах [Mordkovich, Lyubechanskii, 2010].

Популяции большинства беспозвоночных умеренной зоны, так или иначе связанных с почвой, находятся под давлением двух основных групп неспециализированных герпетобионтных хищников: жесткокрылых насекомых семейства жуужелиц (Carabidae) и пауков (Arachnida: Aganeae). Жуужелицы считаются более конкурентоспособной группой, преобладающей в местах с оптимальными экологическими условиями, пауки же обычно достигают высокой численности в «оставшихся» биотопах [Lyubechanskii, 2012]. С экосистемной точки зрения значимо воздействие этих групп на почвенных сапротрофов, играющих важную роль в почвообразовательных процессах, и фитофагов, биомасса которых обычно низка, но подвержена колебаниям.

Одним из главных факторов, приводящих к трудно обратимой трансформации луговых сообществ, является вызванная антропогенным воздействием водная эрозия почв, возникающая при распашке наклонных элементов рельефа. Интенсивный смыл гумуса с элювиальных позиций катен приводит к изменению ряда физических и химических характеристик почвы. В зависимости от интенсивности этого процесса после прекращения распашки реализуется тот или иной сценарий сукцессии, в котором важную роль играет регулирующий численность сапротрофов комплекс герпетобионтных хищников.

Целью настоящего исследования было выявление структурных особенностей сообщества напочвенных жуужелиц и пауков на подверженном водной эрозии трансэлювиально-аккумулятивном ландшафте, характерном для района исследований. Для выполнения цели были поставлены и решены следующие задачи:

1) Определить видовой состав и активность видов напочвенных членистоногих отряда пауки (Aganeae) и семейства жуужелицы (Carabidae) в течение тёплого сезона на характерных участках двух катен с эродированной и неэродированной почвой.

2) На основании выявленных таксономических и экологических различий фауны охарактеризовать особенности сообществ герпетобия на эродированном участке.

Район работ, материал, методы

Материал для настоящего исследования собран в лесостепи на границе равнинной и низкогорной частей Новосибирской области (Тогучинский район, окрестности с. Усть-Каменка). Рельеф местности пред-

ставлен преимущественно выпуклыми склонами, где основным типом почв являются чернозёмы, расположенные на легко размокающих лёссовидных суглинках [Semendyaeva et al., 2010]. Подобная склонная к размыву структура приводит к высокой интенсивности вызванных распашкой эрозионных процессов.

Проведено три учёта численности герпетобионтных членистоногих в весеннем, летнем и осеннем аспектах (10–17 мая, 6–14 июня, 16–30 сентября) 2018 г. в 4 точках: 16-летняя залежь, трансэлювиально-аккумулятивный ландшафт на склоне с сильноосмытым чернозёмом (55,02704° N, 83,84635° E); нижележащий аккумулятив в пойме малой реки Ирба; нераспаханный склон («целина») с минимальной водной эрозией из-за густого растительного покрова (55,03115° N, 83,85902° E); аккумулятив у его подножия, также в пойме р. Ирба (рис. 1). Учёты проводились почвенными ловушками (пластиковые стаканы диаметром 6,5 см) с фиксатором (3 %-ный раствор уксусной кислоты), которые устанавливались в линию по 10 штук в каждом биотопе. Почвы транзитных позиций значительно различаются по структуре; на эродированном участке мощность гумусового слоя и доля гумуса в различных горизонтах снижены вдвое и более (мощность 25–40 см против 80 см; массовая доля гумуса в верхнем 10-сантиметровом слое 4 % против 13 %).

Для отражения роли видов и трофических групп в круговороте энергии была измерена средняя сухая масса видов жуужелиц с точностью до 1 мг, после чего сравнительный анализ проводился с параметром обилия, выраженного не в количестве отловленных экземпляров, а в их суммарной массе. Использованный параметр, который можно назвать «динамической плотностью биомассы» (мг/100 ловушко-суток), в какой-то мере отражает вклад особей каждого вида в потребление биомассы жертв на участке учёта.

Результаты и обсуждение

Собрано 1170 особей жуужелиц, принадлежащих к 62 видам и 20 родам, в том числе не отмечавшийся ранее для Новосибирской области *Anisodactylus nemorivagus*, и 825 особей пауков, принадлежащих к 56 видам 12 семейств. В Новосибирской области впервые отмечены следующие виды пауков, не приведённые в свежем каталоге [Azarkina et al., 2018], причём все они собраны на целинной катене. На целинном аккумулятивном участке найдено 3 вида: 2 вида семейства Linyphiidae (*Gongyldiellum murcidum*, *Palliduphantes alutacius*) и 1 вид семейства Therididae (*Robertus lividus*). На целинном транзитном участке найден 1 вид семейства Clubionidae — *Clubiona kulczynskii*.

Уловистость видов жуужелиц и пауков отражена в табл. 1 и 2 соответственно. Общее число видов жуужелиц и пауков отражено на рис. 2.

Сообщества аккумулятивных ландшафтов включают почти исключительно жуужелиц-зоофагов и па-



Рис. 1. Общий вид учётных площадей в середине лета (1–2) и весной (3–4): 1 — 16-летняя залежь, 2 — целина, 3 — аккумулятивный ландшафт вблизи эродированного участка, 4 — аккумулятивный ландшафт вблизи целинного участка.

Fig. 1. The general view of the studied areas in mid-summer (1–2) and spring (3–4): 1 — 16-year-old deposit, 2 — virgin land, 3 — accumulative landscape near the eroded area, 4 — accumulative landscape near the virgin land.

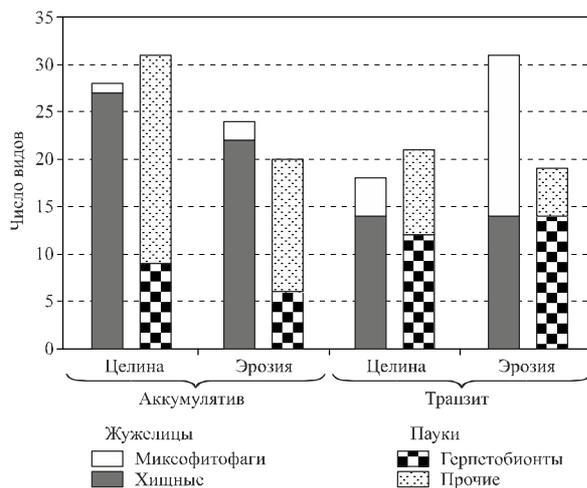


Рис. 2. Число видов жуков и пауков основных экологических групп. К миксофитофагам отнесены роды жуков *Anisodactylus*, *Harpalus*, *Amara*, *Curtonotus*; к паукам герпестобия — семейства Lycosidae, Gnaphosidae, Liocranidae, Hahnidae, Miturgidae, Phrurolithidae.

Fig. 2. Number of species of carabids and spiders of the main ecological groups. The genera of *Anisodactylus*, *Harpalus*, *Amara*, *Curtonotus* (Carabidae) are referred to the mixophytophages; the families Lycosidae, Gnaphosidae, Liocranidae, Hahnidae, Miturgidae, Phrurolithidae are referred to the vegetation-inhabiting spiders.

уков, в основном принадлежащих к семейству Linurhiidae. На транзитных участках разнообразие хищных жуков и подстилочных пауков снижается, но возрастает число видов жуков-миксофитофагов и наземных пауков.

Высокая представленность группы жуков-миксофитофагов, способных поедать как сочные части и семена растений, так и беспозвоночных, для луговых ценозов достаточно характерна. Однако в данном случае для ненарушенного сообщества целины отмечено всего лишь 4 вида миксофитофагов против 17 на эродированном участке.

Ареалогический анализ по наиболее информативной в данном случае широтной компоненте представлен на рис. 3. На целинном участке фауна жуков (включая 3 ареалогических группы) более чем наполовину представлена бореальными видами, а пауков (4 группы) — полизональными и суббореальными гумидными. На эродированном участке картина инвертируется: пауки представлены лишь 2 группами, причём более чем 3/4 видов — суббореальные гумидные; жуки, представленные 4 группами, склоняются в сторону полизональных и суббореальных гумидных видов.

Подобное распределение частично можно объяснить различиями в отношении жуков и пауков к

Таблица 1. Население жуужелиц в исследованных биотопах лесостепи в окрестностях с. Усть-Каменка
 Table 1. Population of carabid beetles in the studied forest-steppe habitats in the vicinity of the village Ust-Kamenka

Вид	Уловистость, экз./100 ловушко-суток (округлено до целых)											
	Весна (10–17 мая)				Лето (6–14 июля)				Осень (16–30 сентября)			
	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ
<i>Agonum bellicum</i> (Lutshnik, 1934)	–	–	–	–	–	–	9	–	–	–	1	–
<i>A. duftschmidii</i> (J. Schmidt, 1994)	4	–	–	–	2	–	–	–	1	–	–	–
<i>A. fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	1	–	–	–	1	1	–	–	1	–	–	–
<i>A. gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>A. thoreyi</i> Dejean, 1828	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	–	–	–	29	–	–	–	2	–	–	–	1
<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)	3	13	105	18	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. ingenua</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. lunicollis</i> (Schiødte, 1837)	–	–	8	1	–	–	1	13	–	–	–	1
<i>A. municipalis</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>A. nitida</i> Sturm, 1825	–	–	15	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anisodactylus nemorivagus</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	1	–	–	–	3	–	–	–	–
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B. mannerheimii</i> C.R. Sahlberg, 1827	15	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–
<i>B. properans</i> (Stephens, 1828)	–	–	–	24	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>B. quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1760)	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Chaudoir, 1846)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Calathus erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	–	–	–	1	–	–	–	76	–	–	–	5
<i>C. melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	1	2	–	–	–	3
<i>Carabus aeruginosus</i> Fischer von Waldheim, 1820	6	8	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. granulatus</i> Linnaeus, 1785	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. henningi</i> Fischer von Waldheim, 1817	–	–	–	–	3	–	2	–	–	–	–	–
<i>C. regalis</i> Fischer von Waldheim, 1820	5	1	4	–	–	–	10	1	–	–	–	–
<i>C. schoenherri</i> Fischer von Waldheim, 1820	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cylindera germanica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	2	6	–	–	–	–	–	–
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Harpalus affinis</i> (Schränk, 1781)	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–
<i>H. anxius</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	–	–
<i>H. griseus</i> (Panzer, 1796)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>H. latus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>H. luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	–	1	1	6	–	–	–	38	–	–	–	–
<i>H. modestus</i> Dejean, 1829	–	–	–	11	–	–	–	3	–	–	–	2
<i>H. rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	9	–	–	–	11	–	–	–	1
<i>H. rufipes</i> (De Geer, 1774)	–	–	–	–	–	–	–	17	–	–	–	–
<i>H. subcylindricus</i> Dejean, 1829	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>H. tardus</i> (Panzer, 1796)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuations)

Вид	Уловистость, экз/100 ловушко-суток (округлено до целых)												
	Весна (10–17 мая)				Лето (6–14 июля)				Осень (16–30 сентября)				
	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	
<i>Leistus terminatus</i> (Panzer, 1793)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Limodromus assimilis</i> (Paykull, 1790)	76	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>L. krynickii</i> (Sperk, 1835)	–	23	3	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>N. germinyi</i> Fauvel, 1863	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Platynus mannerheimii</i> (Dejean, 1828)	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	–	1	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>P. fortipes</i> (Chaudoir, 1850)	–	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	–
<i>P. versicolor</i> (Sturm, 1824)	–	–	6	23	1	1	4	8	–	–	1	3	–
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. diligens</i> (Sturm, 1824)	3	–	–	–	–	–	–	–	3	–	2	–	–
<i>P. magus</i> (Mannerheim, 1825)	4	15	3	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. minor</i> (Gyllenhal, 1827)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. nigrita</i> (Paykull, 1790)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	13	115	1	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–
<i>P. rhaeticus</i> Heer, 1837	8	15	–	–	2	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>P. strenuus</i> (Panzer, 1796)	–	4	3	–	1	2	–	–	3	2	4	–	–
<i>P. vernalis</i> (Panzer, 1796)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Synuchus congruus</i> (A. Morawitz, 1862)	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	29	15	–
<i>S. vivalis</i> (Illiger, 1798)	–	–	–	–	8	3	237	–	–	–	–	–	2
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	–	–	–	–	21	63	–	–	1	–	–	–	–

ЦТ, ЭТ — транзитные участки на целине и эродированной почве соответственно, ЦА, ЭА — аналогично расположенные аккумулятивные участки.

ЦТ, ЭТ — transit areas in virgin lands and eroded soils respectively, ЦА, ЭА — similarly located accumulation areas.

ландшафтам разной степени нарушенности. Как минимум для экосистем северной тайги показано [Mordkovich et al., 2014], что жуелицы, имеющие огромное количество жизненных форм, обычно достигают наибольшего разнообразия в нарушенных местообитаниях, тогда как пауки наиболее богато представлены в ненарушенных климаксных сообществах. В данном случае более стабильное сообщество целины, по-видимому, во многом за счёт высокого травостоя, даёт возможность сосуществования пауков с разными требованиями к абиотическим условиям, тогда как жуелицы представлены в основном устойчивой к низким температурам и затенённости борельной группой. На эродированном участке с разрежённой растительностью, напротив, образуется ряд ниш для способных проникать в почву жуелиц, а разнообразие пауков, особенно группы хортобионтов, беднеет.

Примечательно, что только на эродированном участке встречены «южные» для Новосибирской области виды жуелиц с субаридным типом ареала (*Harpalus modestus*, *H. anxius*, *H. subcylindricus*), что говорит о большей теплообеспеченности участка в летний период.

Сравнение видового состава для обеих групп проводилось по индексу сходства Шимкевича-Симпсона (рис. 4). Видовые комплексы как жуелиц, так и пауков на двух транзитах достаточно сильно различаются (значения коэффициента 0,44 и 0,42 соответственно), а комплексы аккумулятивов ожидаемо оказываются более сходными (0,67 и 0,65). Интересно сравнение комплексов аккумулятива и транзита в пределах каждой катены. В случае катены на целине фауна транзита складывается во многом из видов влажного аккумулятива; в случае катены на залежи виды аккумулятива дают значительно

Таблица 2. Население пауков в исследованных биотопах лесостепи в окрестностях с. Усть-Каменка
 Table 2. Population of spiders in the studied forest-steppe habitats in the vicinity of the village Ust-Kamenka

Вид	Уловистость, экз/100 ловушко-суток (округлено до целых)											
	Весна (10–17 мая)				Лето (6–14 июля)				Осень (16–30 сентября)			
	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ
Clubionidae												
<i>Clubiona kulczynskii</i> Lessert, 1905	–	–	–	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–
Gnaphosidae												
<i>Drassyllus pusillus</i> (C.L. Koch, 1833)	–	–	–	1♂	–	–	–	4♀ 3j	–	–	–	–
<i>D. sp.</i>	–	–	–	1j	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gnaphosa sp.</i>	–	–	–	1j	–	–	–	–	–	–	–	1j
<i>Haplodrassus signifer</i> (C.L. Koch, 1839)	–	–	–	–	–	–	1♀	8♀	–	–	–	–
<i>H. sp.</i>	–	–	1j	2j	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Micaria pulicaria</i> (Sundevall, 1831)	–	–	–	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–
<i>Zelotes apricorum</i> (L. Koch, 1876)	–	–	–	–	–	–	1♂	–	–	–	–	–
<i>Z. latreillei</i> (Simon, 1878)	–	–	–	1♂	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Z. subterraneus</i> (C.L. Koch, 1833)	–	1♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Z. sp.</i>	–	–	–	–	–	–	3j	–	–	–	–	–
Hahniidae												
<i>Hahnia pusilla</i> (C.L. Koch, 1841)	24♂	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–	–
Linyphiidae												
<i>Agyneta ramosa</i> (Jackson, 1912)	–	–	–	–	–	–	–	–	1♀	–	–	–
<i>A. subtilis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1863)	–	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–	–
<i>Allomengea scopigera</i> (Grube, 1859)	1♀	–	–	–	1♀ 1j	–	–	–	1♂ 3♀	1♀	–	–
<i>Anguliphantes cerinus</i> (L. Koch, 1879)	1♂	–	–	–	2♂ 1♀	3♂ 1♀	–	–	–	–	–	–
<i>Bolyphantes alticeps</i> (Sundevall, 1833)	–	–	–	–	–	–	–	–	1♂	–	1♂	–
<i>Centromerus clarus</i> (L. Koch, 1879)	12♂ 3♀	13♂	4♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. sylvaticus</i> (Blackwall, 1841)	–	–	–	1♀	–	–	–	–	7♂ 1♀	6♂ 2♀	1♀	4♂ 1♀
<i>Ceratinella brevis</i> (Wider, 1834)	15♂	2♂	7♂ 1♀	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–
<i>Dicymbium tibiale</i> (Blackwall, 1836)	–	1♂	2♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	2♂ 1♀	–	1♀	–	–	–	2♀	–	–	–	–	–
<i>Gongylidiellum murcidum</i> Simon, 1884	–	–	–	–	1♂	–	–	–	–	–	–	–
<i>Helophora insignis</i> (Blackwall, 1841)	–	–	–	–	–	–	–	–	1♂	1♂	–	–
<i>Hypselistes sp.</i>	1♂	–	–	–	–	–	–	–	–	1♂	–	–
<i>Leptorhoptrum robustum</i> (Westring, 1851)	–	–	–	–	7♂ 1♀ 1j	1♂	–	–	1♂	–	–	–
<i>Linyphia triangularis</i> (Clerck, 1758)	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall, 1854)	–	–	–	–	1♂	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841)	1♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oedothorax apicatus</i> (Blackwall, 1850)	–	–	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–
<i>Palliduphantes alutacius</i> (Simon, 1884)	1♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stemonyphantes lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	1♂ 6♀	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tenuiphantes tenebricola</i> (Wider, 1834)	–	1♂	–	–	–	–	–	–	1♀	1♀	–	–
<i>Trichopterna cito</i> (O. Pickard-Cambridge, 1872)	–	–	–	–	–	1♀	–	–	–	–	–	–

Таблица 2. (продолжение)
Table 2. (continuations)

Вид	Уловистость, экз/100 ловушко-суток (округлено до целых)											
	Весна (10–17 мая)				Лето (6–14 июля)				Осень (16–30 сентября)			
	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ	ЦА	ЭА	ЦТ	ЭТ
Thomisidae												
<i>O. praticola</i> (C.L. Koch, 1837)	–	1♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ozyprila trux</i> (Blackwall, 1846)	–	–	–	–	1♂	–	–	–	–	–	–	–
<i>O. sp.</i>	–	–	1j	–	1j	–	–	–	–	–	–	–
<i>Xysticus striatipes</i> (L. Koch, 1870)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1♂
<i>X. sp.</i>	1j	–	–	–	–	–	1j	–	–	–	–	–

j — ювенильный экземпляр; остальные обозначения как в табл. 1.

j — juvenile specimen; other explanation as in Table 1.

меньший вклад в общее биоразнообразие. Примечательно, что пауки в данном случае дифференцируют биотопы чётче, чем жуки (коэффициенты сходства для жуков и пауков в случае катены на целине — 0,72 против 0,48; для катены на залежи — 0,25 против 0,10).

Как можно заключить из анализа видовых составов, залежь для герпетобионтов представляет набор отличных от ненарушенного окружения условий, в первую очередь, по-видимому, выражающихся в большей теплообеспеченности.

Анализ экологической структуры герпетобия по биомассе проводился только для жуков. Биомас-

са пауков на транзитных участках по оценкам сопоставима с биомассой карабид; однако из-за различий в метаболизме и широте пищевого спектра подобное сравнение провести нельзя. Полученные при таком анализе данные для двух трофических групп отражены на рис. 5а.

При таком подходе значительный вклад в биомассу хищников дают массивные эпигеобионтные жуки рода *Carabus*. Представители этого рода, как и любые крупные организмы, воспринимают среду менее дискретно. Кроме того, их жизненная форма затрудняет им проникновение в подстилку и почву, делая доступное жукам пространство двухмерным;

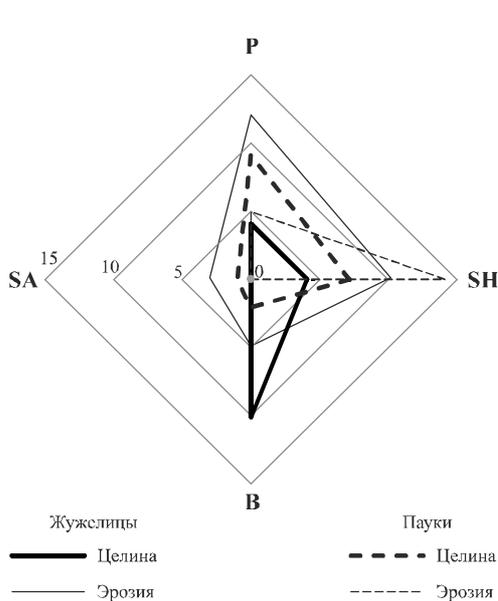


Рис. 3. Количество видов жуков и пауков различных ареалогических групп на двух транзитных участках. P — полизональный тип ареала, SH — суббореальный гумидный, B — бореальный, SA — субаридный.

Fig. 3. Number of carabid and spider species belonging to different groups of geographic range type in two transit areas. P — polyzonal type of area, SH — subboreal humid, B — boreal, SA — subarid.

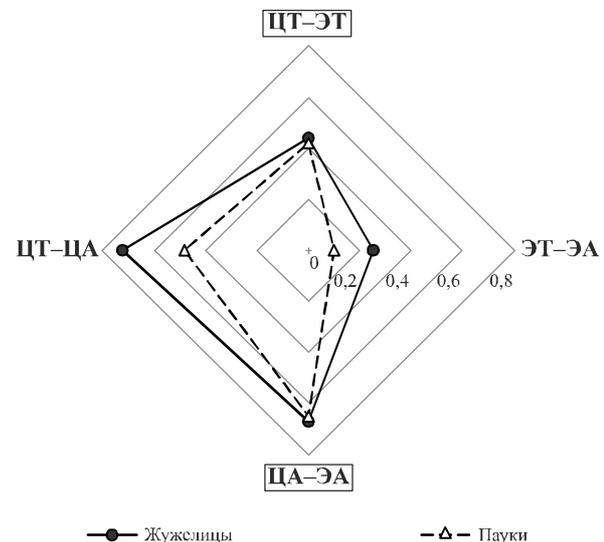


Рис. 4. Значения коэффициента сходства Шимкевича-Симпсона для одинаковых позиций на разных катенах (обведены рамкой) и для позиций в пределах одной катены. Первая буква в аббревиатуре участка обозначает катену (Ц — целина, Э — эрозия), вторая — положение участка в её пределах (А — аккумулятив, Т — транзит).

Fig. 4. The values of the Shimkevich-Simpson similarity coefficient for identical positions on different catenas (encircled) and for positions within the same catena. The first letter in the abbreviation of the section denotes the katena (Ц — virgin soil, Э — erosion), the second letter denotes the position of the section within it (А — accumulative, Т — transit).

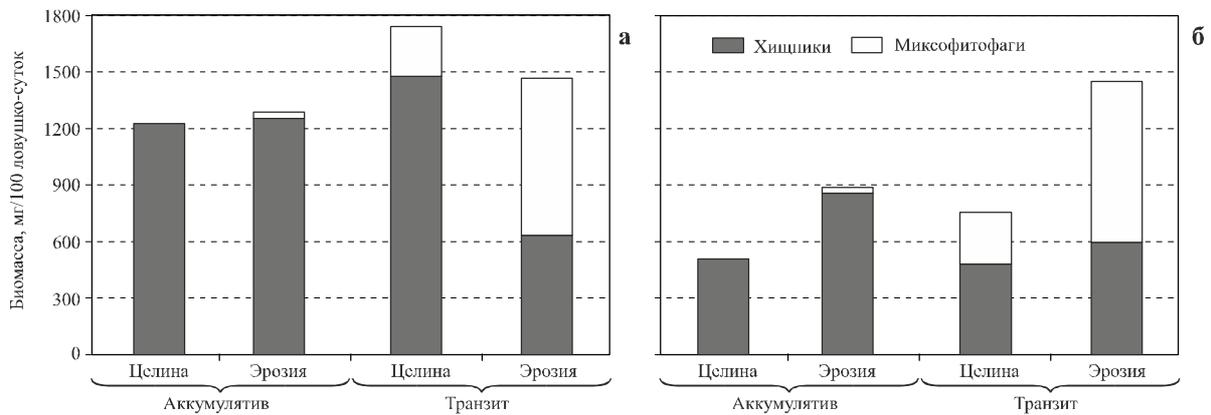


Рис. 5. Биомасса отловленных за все периоды учёта жужелиц для различных участков. а — все жужелицы, б — жужелицы, кроме рода *Carabus*.

Fig. 5. Total biomasses of Carabidae for different studied areas. a — all Carabidae, b — all Carabidae, except genus *Carabus*.

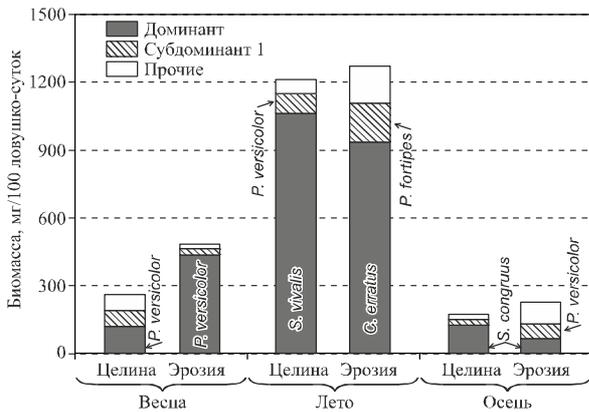


Рис. 6. Биомасса доминирующих видов жужелиц зоофагов на двух транзитных участках в периоды учёта.

Fig. 6. Biomass of dominant zoophagous carabids at two transit sites during the accounting periods.

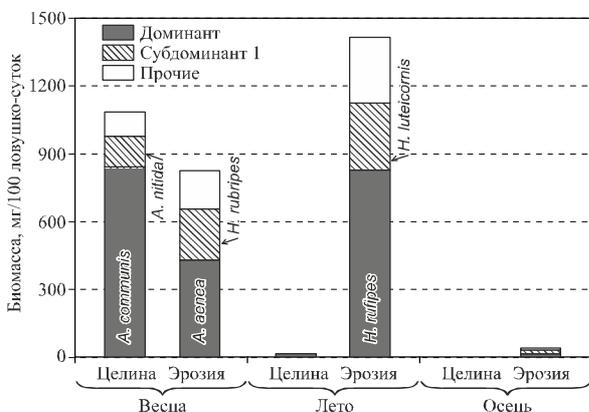


Рис. 7. Биомасса доминирующих видов жужелиц миксофитофагов.

Fig. 7. Biomass of dominant myxophytophagous species of carabids.

меньшую удельную кормовую территорию эти виды компенсируют высокой активностью. Обилие *Carabus*, как правило, отражает не особенности микростациональных условий, а интегральную характеристику достаточно обширной площади обитания; поэтому для охарактеризования локальных факторов анализ стоит проводить без их учёта, что осуществлено на рис. 5б.

Фауна аккумулятивов складывается почти исключительно из зоофагов различных экологических групп; её особенности на каждом участке обусловлены во многом характером увлажнения (на целинном — заболачиваемый пологий берег, на эродированном — сухая глинистая терраса).

В сравнении транзитных участков интересно, что динамическая плотность биомассы на эродированном участке превышает таковую на целинном для обеих трофических групп; для хищников всего лишь в 1,2 раза, для миксофитофагов в 3,1 раза.

Вклад доминантов в общую биомассу сообщества жужелиц транзитных участков, отражающий кормовые и микроклиматические условия участка, отражён на рис. 6 и 7.

В группе зоофагов весенний доминант обоих участков — обычный полизональный луговой вид *Poecilus versicolor*. Летний доминант на целине — облигатно хищный некрупный *Synuchus vivalis*, на эродированном участке — сходный по биологии, но более ксерофильный и склонный занимать нарушенные местообитания *Calathus erratus*. Осенним доминантом на целинном участке выступает *Synuchus congruus*, на эродированном — также *Synuchus congruus* совместно с *Calathus erratus* и *Poecilus versicolor*.

На целинном участке миксофитофаги присутствуют только весной; для доминанта *Amara communis* и субдоминанта *Amara nitida*, как и для многих миксофитофагов, характерно раннелетнее размножение [Filippov, 2008], из-за уязвимости яиц реализуемое многими видами только в местах сочетания подходя-

ших абиотических условий. В последующие сезоны участок, возможно, по причине дефицита тепла или сложности растительного покрова, не представляет интереса для миксофитофагов. На залежи же биомасса этой группы в летний период остаётся достаточно высокой за счёт размножающегося в июле [Bespalov, 2011] доминанта *Harpalus rufipes*.

Интересно, что по сравнению с сообществом жулици-зоофагов доли субдоминантов-миксофитофагов достаточно велики (индекс выравненности «биомассы по видам» Пиелу-Шеннона для миксофитофагов во все сезоны принимает относительно высокие, близкие к 0,75 значения). По-видимому, это характеризует ситуацию с несколькими различными источниками ресурсов — в данном случае в основном кормовых растений, которые осваиваются несколькими видами консументов. Другими словами, для толерантных к широкому диапазону условий влажности жулици со смешанным питанием эродированные залежи обеспечивают ряд потенциальных экологических ниш. Поскольку в рационе этих видов существенное значение имеют семена растений, особенно злаковых, их влияние на процесс эволюции фитоценоза может оказаться достаточно значительным.

Интересно также, что высокий вклад в биомассу на залежи могут давать в целом редкие для области виды миксофитофагов; субдоминант *Harpalus luteicornis*, а также степной вид *Harpalus modestus* в Новосибирской области были охарактеризованы [Dudko, Lyubchanskii, 2002] первой категорией встречаемости (единичные находки). Новый для области вид *Anisodactylus nemorivagus* также отмечен исключительно на залежи. Подобные фаунистические находки дают повод трактовать залежные сукцессионные биотопы как участки интразонального ландшафта, предоставляющие возможности для распространения видов с южными ареалами.

Для пауков структура сообщества доминантов транзитных участков оценивалась по параметру уловистости. Данные представлены на рис. 8. Основной вклад в структуру фауны исследованного района в целом вносят две группы: герпетобионтные бродячие пауки семейства Lycosidae и преимущественно подстилочные, плетущие сети представители семейства Linyphiidae. Вид *Alopecosa pulverulenta* на залежи, по-видимому, замещается приуроченным к более открытым биотопам родственным видом *Alopecosa cuneata*. Аналогичную пару, скорее всего, представляют *Pardosa fulvipes* и *Pardosa palustris*. Виды рода *Xerolycosa* в целом приурочены к хорошо прогреваемым местообитаниям, поэтому высокая уловистость *Xerolycosa miniata* лишь подтверждает данную ранее характеристику микроклиматических условий залежи.

Сезонная динамика общей уловистости пауков на залежи противоположна таковой на всех остальных участках. Транзит на целине и оба аккумулятива характеризуются весенним пиком и дальнейшим снижением уловистости, тогда как на эродированном

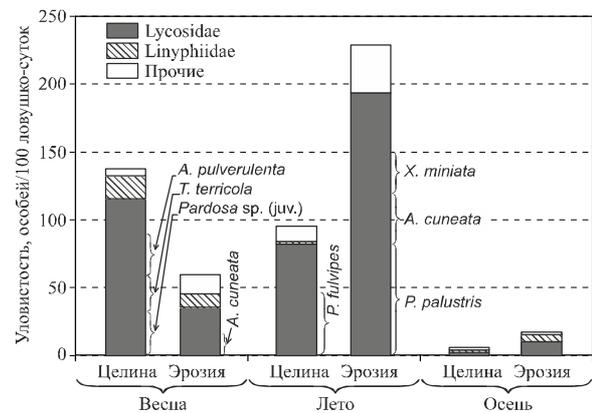


Рис. 8. Уловистость пауков (для наземного семейства Lycosidae указаны доли видов-доминантов).

Fig. 8. Dynamic density of spiders (for the terrestrial Lycosidae family the shares of dominant species are indicated).

участке пик уловистости достигается только летом. Более того, данная динамика практически дублирует динамику биомассы группы жулици-миксофитофагов на двух транзитах.

По-видимому, герпетобионтные сообщества залежи в целом складываются из термофильных видов. Динамика их активности «сдвинута» во времени в сторону тёплого периода; при этом в сам этот период естественные разнотравные фитоценозы с высокой сомкнутостью не предоставляют требуемых температурных условий и остаются малонаселёнными. В отклоняющемся от этой гипотезы случае сообщества жулици-зоофагов летний пик численности на целине обеспечивается суббореальным гумидным видом *Synshus vivalis*, редким для Новосибирской области [Dudko, Lyubchanskii, 2002], и, возможно, специализированным к обитанию именно в подобных луговых сообществах с малой прогреваемостью и мощной подстилкой. В случае жулици со смешанным питанием подобные специалисты отсутствуют.

Выводы

1) Выявлено 62 вида жуков-жулици и 56 видов пауков. На транзитном неэродированном участке встречено 18 и 21 видов этих групп, в том числе 4 новых для области вида пауков; на транзитном эродированном — 31 и 19 видов, в том числе 1 новый для области вид жулици.

2) Видовые комплексы членистоногих залежи формируются из более термофильных видов с преимущественно летней активностью. Для пауков здесь снижается разнообразие ареологических групп с уклоном в сторону суббореальной гумидной, причём роль видов-герпетобионтов возрастает, а видовое богатство хортобионтов уменьшается. Жулици имеют противоположную тенденцию: на целинном участке они представлены преимущественно боре-

альными видами, а на залежи присутствуют все ареалогические группы. В достаточно большом количестве на залежи отмечены виды с субаридными ареалами, встречаемые в естественных биотопах юга Западной Сибири единично, что даёт предпосылки считать подобные сукцессионные сообщества, как минимум с точки зрения герпетобионтов, элементами интразонального ландшафта.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), грант № 17-04-01369а.

Литература

- Azarkina G.N., Lyubchanskii I.I., Trilikauskas L.A., Dudko R.Yu., Bepalov A.N., Mordkovich V.G. 2018. A check-list and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Region (West Siberia, Russia) // *Arthropoda Selecta*. No.1. P.73–93. DOI 10.15298/arthscl. 27.1.11.
- Bepalov A.N. 2011. Life cycles and seasonal dynamics of the dominant species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the forest steppe of the West Siberia // *Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.10. No.2. P.173–177. [In Russian].
- 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.15–30. [In Russian].
- Filippov B.Yu. 2008. Ways of adaptation and ecological regularities of development of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the north of the Russian Plain: Autoref. Doc. Sci. Biol. Moscow State Pedagogical University. 41 p. [In Russian]
- Haritonov M.A. 2011. Ecological scenario of evolution of modern forest-steppe (on the example of West Siberian plain) // *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*. Vol.153. No.3. P.183–196. [In Russian]
- Lyubchanskii 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.
- Mordkovich V.G. 2012. With reference to darkling and ground beetles (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae), are steppe insects abundant in West-Siberian forest steppe? // *Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.11. No.1. P.1–12. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. 2010. Ecological groups of ground beetle species (Coleoptera, Carabidae): characteristics, principles of isolation, composition, and demand for environmental research // *Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.9. No.2. P.195–202. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. Zooedafon of the West Siberian Northern taiga: Spatial ecology of the population of arthropods of natural and disturbed habitats. M.: KMK Scientific Press. 168 p. [In Russian].
- Semendiyayeva N.V., Galeeva L.P., Marmulev A.N. 2010. Soils of the Novosibirsk Region and their use. Manual / Novosibirsk State Agrarian University. Novosibirsk. <http://znanium.com/catalog/product/516613/>

Поступила в редакцию 12.6.2019