

НИЖНЕ-СВИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей

Серия 4

Том 89

Издаются с 1870 года

Т. И. ОЛИГЕР

ПАУКИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО
ПРИЛАДОЖЬЯ

Ответственный редактор *Ю. М. Марусик*



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2010

УДК 591,5:595.44

ББК

О-

Редакционная коллегия СПбОЕ:

Рецензенты:

Ответственный редактор *Ю. М. Марусик*

Олигер Т. И.

О- Пауки юго-восточного Приладожья. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2010. — 000 с. (Труды С.-Петербур. о-ва естествоисп.; Сер. 4. Т. 89). ISBN 978-5-288-

Круг вопросов, которые затрагивает настоящее исследование шире, чем собственно фауна пауков юго-восточного Приладожья. В трудах излагаются сведения по фенологии, биологии и экологии отдельных видов, в том числе состав фауны снегового покрова и плодovitость. Рассматриваются сезонные изменения структуры населения пауков напочвенного и растительного ярусов обитания. Даются рекомендации по унификации методов анализа количественных характеристик видового разнообразия. Обсуждаются результаты антропогенного влияния, в том числе лесных пожаров, на аранефауну. Работа основана на многолетних стационарных наблюдениях автора.

Книга предназначена для биологов широкого профиля, студентов и преподавателей экологических дисциплин, деятелей охраны природы и лесного хозяйства.

ББК

ISBN 978-5-288-

© Т. И. Олигер, 2010

© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2010

ПРЕДИСЛОВИЕ

Отдельным описаниям региональных фаун пауков, а также более или менее подробному разбору различных нюансов их экологии посвящено немало работ, базирующихся на природных материалах. Однако результаты исследований далеко не всегда сравнимы между собой, поскольку различия в способах обработки и их подачи сводят на нет усилия по объединению данных. Выявление общих закономерностей развития экосистем и взаимоотношений между членами сообществ остается далекой целью.

В экологических исследованиях важная роль отводится популяционному анализу как основе, на которую опирается изучение развития биоценозов. Путь «от популяций — к сообществам» проходит через понятие «население», которое объединяет множество отдельных популяций, в той или иной степени связанных между собой конкурентными отношениями за пищу, пространство и время. Размеры популяций регулируются механизмами типа обратной связи. То же можно сказать о населении, представляющем собой популяционную систему.

Охват рассматриваемых далее вопросов далеко не исчерпывает все возможности аналитических подходов. Такая задача и не ставилась. В данной работе сделана попытка показать, что закономерности развития, присущие популяциям, характерны и для населения отдельных экологических уровней. И если работа с популяциями — процесс трудоемкий, занимающий много времени и требующий больших усилий, то сведения о группах населения определенного порядка можно получить, используя даже попутные неспециализированные, но регулярные сборы. Важно, чтобы анализ материалов методологически не был сложен, хорошо объясним с экологической точки зрения, удовлетворял требованиям современности и давал достаточно полное представление о степени стабильности живых систем выбранного уровня на момент исследования и основных тенденциях их развития во времени.

В существовании беспозвоночных животных огромную роль играет сезонность, откладывающая отпечаток на все поведенческие приспособительные реакции, присущие видам. Взаимоотношения со средой складываются в «волны жизни». Поэтому особое внимание в настоящей публикации уделяется рассмотрению материалов именно в этом ключе: сезонность и долговременность наблюдений. Это позволяет сделать адекватные выводы о закономерностях качественных и количественных изменений пространственной структуры отдельных комплексов.

ВВЕДЕНИЕ

Пауки — широко распространенная группа животных, обладающая большим богатством видов. В настоящее время пауки не живут только в Антарктиде. Как облигатные неспециализированные хищники, отличаясь большой экологической пластичностью, пауки многочисленны всюду, где могут найти корм и укрытия (Иванов, 1965; Danks, 1981; Gertsch, 1949; Roberts, 1995). В сообществах наземных членистоногих представители этого отряда по разным широтным регионам лесной зоны и в различные сезоны года представляют от 10 до 65% общей численности (Алейникова и др., 1979; Есюнин и др., 2000; Кудряшева, 1987; Олигер, 2006, 2006-а; Узенбаев, 1985; Ухова, 2001; Коронен, 1968 и др.). Следует учитывать, что методы сбора хищных и прочих беспозвоночных различны, поэтому при использовании ловушек Барбера истинных соотношений хищных и нехищных форм получить невозможно (Andersen, 1995). В силу своей высокой численности, видового разнообразия, широты распространения и образа жизни пауки — легко наблюдаемая, всюду в наземных биотопах доступная, благодарная для наблюдений группа животных, с которой можно начинать изучение биоценозов как в статическом (качество и количество), так и в динамическом (влияние факторов среды) плане. Фаунистические исследования, являясь базисной частью работы, неизбежно приводят к работам экологического плана.

Тем не менее пауки до сих пор остаются мало изученной группой наземных членистоногих. В России исследования этой группы животных значительно интенсифицировались с выходом определителя В. П. Тыщенко (1971). Кроме целого ряда систематических и фаунистических исследований, в последние десятилетия проводятся работы экологической направленности. При этом разнообразие географических условий на территории России дает возможность получить ряды последовательностей при построении картин клинальной изменчивости на уровне популяций, населений, фаун, сообществ, биоценозов. Представляют интерес исследования, позволяющие выявить общие черты фаун равнинных и горных областей. Гористые регионы в пределах одной географической зоны предоставляют животным более разнообразные местообитания, чем равнинные. Соответственно, первые отличаются большим видовым богатством аранефаун, чем вторые (Есюнин, Ефимик, 1996; Краснобаев, 2004; Олигер, 1996, 2006; Vuchar, 1992; Kronestedt, 1964).

Сведения о фауне пауков Ленинградской области до конца XX века были достаточно скудны и ограничивались материалами, собранными в окрестностях Петербурга столетие назад (Харитонов, 1927, 1928, 1932; Becker, 1896; Siemaschko, 1861). В настоящее время многие таксоны этих списков сведены в синонимы, а на местах сборов расположился мегаполис. Позже сведения о некоторых видах из окрестностей Гумбарниц на восточном берегу Ладожского озера (теперь это территория Нижне-

Свирского заповедника) приведены П. Пальмгреном (Palmgren, 1975, 1976). Дальнейшие исследования представлены работами по фауне и экологии пауков в юго-восточном Приладожье (Олигер, 1995–1997, 1999, 2001, 2006; 2008; Oligier, 2004). Настоящая работа базируется на материалах, собранных мной в Нижне-Свирском заповеднике и его окрестностях в период с 1986 по 2008 гг.

На данной территории встречаются единично, а также обычны или многочисленны виды пауков, нуждающиеся в охране и фигурирующие на страницах «Красной книги природы» Ленинградской области (Красная книга, 2002).

В данной работе приведен полный аннотированный список пауков, обнаруженных в регионе исследований, где даны сведения о датах и местах встреч, численности и ее изменениях, биологии и фенологии видов. Рассмотрены некоторые аспекты популяционного плана. Проведен структурный анализ населения пауков разных экологических уровней. Разнообразие фауны пауков рассмотрено с применением современных методик определения видового разнообразия, выявлена степень качественного и количественного сходства фаун из разных биотопов. Особое внимание уделено сезонным изменениям различных критериев, характеризующих состояние населения пауков. Приведены данные по зимней фауне пауков района исследований, освещены детали полового состава и его фенологии для отдельных видов и населения в целом. Кроме того, затронут вопрос о процессах восстановления пост-пирогенных аранеомплексов.

Выполнению полевых исследований в немалой степени способствовали дирекция Нижне-Свирского заповедника (Ю. В. Каратеев, В. Н. Белянин), заместитель директора по науке С. Л. Шалдыбин. Большую помощь в работе оказали коллеги-арахнологи А. В. Громов, С. Л. Есюнин, А. А. Зюзин, Ю. М. Марусик, К. Г. Михайлов, В. И. Овчаренко, Н. М. Пахоруков, А. В. Танасевич, А. С. Уточкин, S. Коронен, никогда не отказывавшие в консультациях и обеспечении недостающей литературой. Постоянную поддержку при посещении ЗИН РАН проявили его сотрудники Е. В. Дубинина, М. А. Козлов, В. А. Кривохатский, Э. П. Нарчук, О. Г. Овчинникова, А. Пржиборо. Всем названным лицам приношу свою искреннюю и глубокую признательность.

Глава 1

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Район исследований находится на северо-востоке Ленинградской обл. ($60^{\circ}46' - 60^{\circ}29'$ с. ш., $32^{\circ}49' - 33^{\circ}20'$ в. д.) в биоме среднетаежных мезотермальных лесов близ границ с биомом северных хвойных лесов, с одной стороны, и зоны хвойно-широколиственных лесов — с другой (Ярмишко, 1995). Географическое расположение и особенности климата накладывают отпечаток на состав и структуру местной фауны. Ареалы многих видов животных имеют здесь северные или южные приграничные зоны. Растительность характеризуется чрезвычайной мозаичностью: участки суходольных хвойных или мелколиственных лесов и зарастающие вырубki 70-х годов XX века перемежаются комплексами прирубьевой лесной растительности и сфагновыми сосновыми криволесьями, переходящими в широкие мезотрофные болота. Открытые сфагновые болота, прочерченные узкими лесистыми гривами, — одна из основных экспозиций ландшафта региона исследований.

ЛАНДШАФТ

Район исследований расположен на севере Русской равнины в пределах Свирской впадины Ладожско-Онежского перешейка. Рельеф довольно ровный, слабо затронутый эрозией, с глубоким залеганием кристаллических пород. Абсолютные высоты достигают 24 м на у. м. Характерную особенность ландшафта в западной половине заповедника представляют Ладожские береговые валы озерно-ледникового происхождения, которых насчитывается более двадцати (Шеффер, 1965). Они имеют вид песчаных гряд (грив), вытянутых параллельно береговой линии Ладожского озера, шириной от 20 до 100 м и перемежающихся впадинами, шириной от 50 до 500 м и более. В настоящее время поросшие лесом валы имеют вид узких грив, а впадины заполнились мезотрофными болотами, возраст которых, в зависимости от приближенности к берегу озера, насчитывает одну-две тысячи лет (Марков, 1949; Шеффер, 1967). Слой живого и отмершего мохового слоя здесь в среднем около 1–1,5 м. В междуречье Пельчужни и Зубца такие болота, окантованные лесистыми гривами, тянутся беспрерывными лентами на протяжении 6 км. Кроме межваловых, в северо-восточной части заповедника находятся торфяные болота ледникового происхождения, окружающие Сегежское озеро. Слой торфа здесь в два и более раз толще, чем на межгрядовых болотах (Скарлато и др., 1988). В центральную часть заповедника врезается залив Лахта протяженностью около 8 км (рис. 1). Он представляет собой замкнутый рукав пра-Свири, некогда вливавшейся здесь в Ладогу. В головной его части (Кут Лахты) залив упирается в высокий и широкий песчаный вал, тянущийся в



Рис. 1. Карта-схема Нижне-Свирского природного заповедника.

виде разделительной гряды на север до прорезающей его речки Пельчужни и далее в Карелию. В залив впадают Ваемский, Кабаний, Лахтинский и Часовенский ручьи. Между двумя последними располагается стационар Лахта.

Рельеф всюду носит следы антропогенного воздействия, включающего как остаточные элементы исторического плана (почти до середины XX века здесь по берегам водоемов располагались села и деревни, с окружающими их полями, дугами и вспомогательными строениями хозяйственного назначения), так и недавние следы второй мировой войны: опутанные колючей проволокой многокилометровые сети траншей и окопов, полуразрушенные блиндажи и землянки, тянущиеся через открытые болота противотанковые укрепления, глубоко скрытые подо мхом прогнившие военные дороги-лежневки, остатки минных полей, колодезные ямы и пр.

С юга и юго-востока район исследований ограничен р. Свирь, с запада — водами Ладожского озера. Северная граница совпадает с границей между Карелией и Ленинградской областью, проходящей через Сегезское озеро (см. рис. 1), а с востока она приближается к селу Свирске. Река Свирь берет свое начало в Онежском озере, но сток ее регулируется располагающимися выше по течению ГЭС так, что уровень воды снижается не только от весны к осени, но и подвержен ежедневным колебаниям в пределах 50–70 см, приводящим к «приливам» и «отливам» в прибрежной полосе реки и связанных с ней водоемов. Остальные речки и ручьи берут свое начало на моховых болотах, среди которых в некоторых местах остались затягивающиеся торфом озера. Самое большое из них — Сегезское. Несмотря на торфяные берега, вода в нем светлая, прозрачная, поскольку оно ледникового происхождения, тогда как во всех других озерах среди болот вода темная, гумусовая.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Низменный рельеф местности отразился на характере растительности региона, более 50% территории которого занято мезотрофными и олиготрофными болотами. На песчаных и глинистых наносах располагаются леса. По основным водораздельным массивам они представляют собой старые или вторичные спелые сосняки беломошного и зеленомошного типов. Граничащие с болотами участки всюду заняты редколесным заболоченным сосновым редколесьем, с кустарничковым кочкарником или же зарослями тростника. На территории нередко встречаются ельники кисличники и черничники, при этом последние обычно несут сфагновое покрытие. Высокие склоны вдоль речек и ручьев также покрыты ельниками, часто с включением неморальной растительности. Низкие, примыкающие к водоемам участки обычно заболочены и поросли чернолесьем или ивняками. На местах бывших полей и деревень разрослись осинники и березняки, достигшие 50–70-летнего возраста. Луга занимают сравнительно небольшую площадь — вдоль залива Лахта и в устье р. Гумбарка. Юго-западная часть территории на ладожско-свирском мысу сильно заболочена, близ побережья лишена мохового покрова и сплошь покрыта обширными зарослями тростника, по большей своей части стоящего в воде.

В начале периода наблюдений во многих местах были вырубki примерно десятилетнего возраста, которые за двадцать лет постепенно заросли сосной, елью, березой, осинкой, образовавшими густые заросли.

В условиях заповедника основная естественная ландшафтообразующая роль принадлежит бобрам, разрежающим надручьевые и приручьевые участки лесов путем выборочной элиминации старых осин и берез, а также затопляющих в результате

своей строительной деятельности окрестные низины, что приводит к усыханию деревьев. В дальнейшем на измененных бобрами участках развиваются новые, более разнообразные биоценозы. На месте бывших разливов образуются долго не зарастающие лесом болотистые луговины. Немаловажный фактор средообразования представляет собой также деятельность многочисленных в регионе лосей. Эти животные, объедая зимой на вырубках или в посадках ветви соснового подроста, в значительной степени угнетают его рост, что приводит к повреждениям корневой системы ослабленных молодых деревьев личинками майского жука, деятельность которых в течение нескольких лет приводит к усыханию сосенок. Однако именно этот процесс благоприятствует образованию полноценного, в меру разреженного сосняка. В отсутствие прессинга лосей на местах соснового возобновления вырастает никчемный жердняк с плотно смыкаемым пологом, под прикрытием которого может существовать лишь крайне редкий угнетенный травостой с еще более обедненной фауной.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Частое прохождение атлантических циклонов в регионе определяет особенности местного климата, относящегося к умеренно-континентальному типу с чертами морского влияния. Расположение региона на линии Финский залив — Нева — Ладога — Свирь — Онега — Белое море вызывает постоянное движение воздуха по этой «трубе», определяя главенствующие направления ветра. Преобладают ветры юго-западного направления, но в холодное время года они нередко сменяются северо-западными или северо-восточными.

Среднегодовая температура воздуха близ г. Лодейное Поле $3,45^{\circ}\text{C}$. Средняя температура воздуха в январе $-9,3^{\circ}\text{C}$, в июле $+17,7^{\circ}\text{C}$ (Шалдыбин, 2006). Зима наступ-

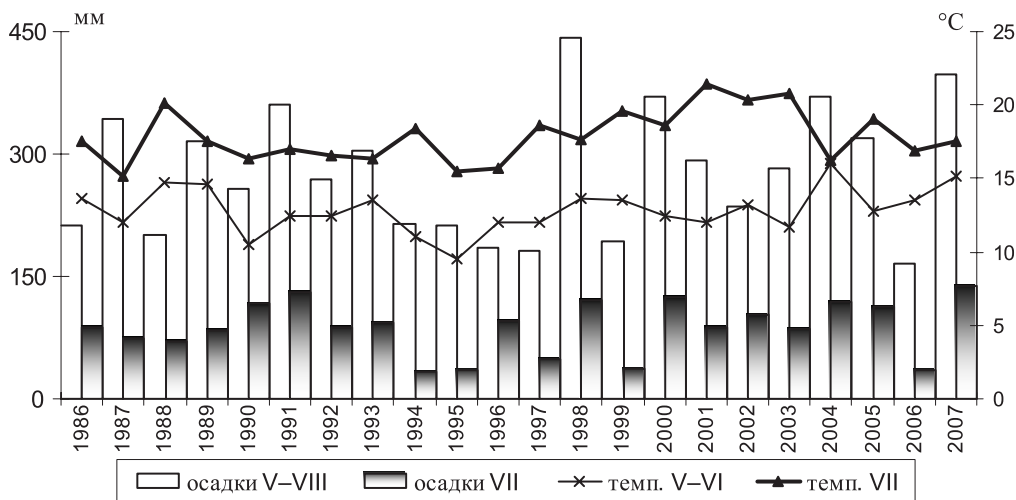


Рис. 2. Изменения майско-июльского климатического режима в районе наблюдений.

По осям ординат приведены сумма осадков (мм) и средняя температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) за период с 1986 по 2007 гг.

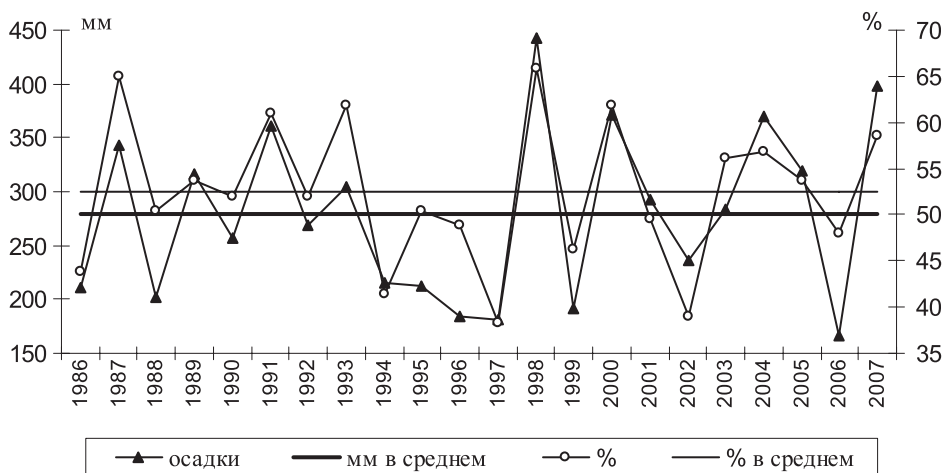


Рис. 3. Вариации суммы майско-августовских осадков и количества дней с осадками (в процентах от общего количества дней с мая по август) за период с 1986 по 2007 гг. и в среднем за годы наблюдений.

падет чаще всего в первой половине ноября, сопровождается обычно многочисленными оттепелями. Средняя глубина снегового покрова около 65 см. Весна приходит, как правило, в первых числах апреля, снег в лесах сходит к концу этого месяца. Непродолжительное лето настает обычно в середине июня. Это самый короткий сезон, на долю которого приходится в среднем около 19% общей протяженности года. Сумма летних осадков составляет в среднем 27% годовых. В разные годы температуры и количества осадков значительно варьируют (рис. 2). Количество дождливых летних дней и сумма выпавших осадков не прямо пропорциональны (рис. 3). Кратковременные обильные дожди, нередко с грозами, могут проходить ежедневно, но при высоких дневных температурах влага быстро высыхает. А может выпадать минимум суточных осадков при длительной пасмурной и холодной погоде, и тогда нет ни влаги, ни тепла, как это наблюдалось в 1994, 1997, 2008 годы. Когда чрезмерные для сезона холода затягиваются на одну-две декады или более, что неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности беспозвоночных. Приведенные ниже графики отражают климатические особенности наиболее важного в жизни беспозвоночных периода: с мая по август.

В целом на климат региона в значительной мере влияют искусственные разливы на р. Свирь, а также вырубание лесов на обширных территориях. В начале XIX века, по сведениям Олонецкой Врачебной Управы (Берштрессер, 1838), для этой местности отмечалось в среднем 65 дождливых дней за год, тогда как по данным последних двух десятилетий XX века (Шалдыбин, 2006) — 120. По среднемесячным значениям сумма годовых температур в г. Лодейное Поле +43,7 °С, сумма осадков 737 мм в год.

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Учеты численности паутов проводились только в теплое время года по стандартным методикам: кошение травянисто-кустарникового яруса растительности стандартным энтомологическим сачком, диаметром 30 см, и отлов открытыми почвенными ловушками, диаметром 75 мм, в эпигейном слое. Ловушки выставлялись в линию по восемь через 6–8 м на 4–5 суток за учет. Регулярность учетов два-три раза в месяц. Или же ловушки стояли постоянно в течение всего теплого времени года. В качестве наполнителя в ловушках использовалась пресная вода, которая успешно применялась при ловле этим методом и другими исследователями (Волкова, Узенбаев, 1980; Hulsebos, 1990), поскольку не отпугивает и не привлекает запахом животных. При частых осмотрах, по возможности ежедневных, этот фиксатор наиболее приемлем в охраняемых условиях. Отработано более 25 тыс. ловушко-суток, кошением сделано около 500 учетов (в среднем по 100 взмахов каждый). Кроме того, использовались данные рандомизированных ручных сборов с крон и стволов деревьев, нижнего яруса лесной растительности, из гниющей древесины, моха и верхних слоев почвы, снежного покрова, прибрежных и водных зарослей и пр. Расчетные данные касаются только репродуктивной части населения. Всего отловлено около 19 тыс. взрослых особей пауков.

Учетами охвачены следующие группы биотопов:

1 — сосняки-черничники *Pineto-myrtillosum* и *Pineto-lichenoso-muscous*: спелые леса, сомкнутость крон (СК) от 0,6 до 0,8. В подросте сосна, рябина, редко ель; в подлеске можжевельник, крушина. Травяно-кустарничковый ярус, при общей площади покрытия (ОПП) до 20–40%, довольно разнообразен: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum pratense*, *Koeleria* spp., местами папоротники, разнотравье; всюду *Hylocomium*, *Dicranum* spp., куртинки *Cladonia* spp., опад.

2 — сосняки сфагновые *Pineto-sphagnosum*: разновозрастные, СК до 0,5. Подрост очень редкий, угнетенный. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 30–60%) *Vaccinium uliginosum*, *Ledum*, *Chamaedaphne*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex* spp., участки *Phragmites*, *Calamagrostis* spp.; местами кочкарник с *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxycoccus* spp. или *Rubus chamaemorus*; всюду *Sphagnum* spp., приствольно — *Polytrichum*. Слой живого моха достигает 40 см.

3 — сосняки-брусничники лишайниковые *Pineto-lichenosum*: водораздельные леса разного возраста, СК от 0,4 до 0,7. В подросте сосна, в подлеске можжевельник. Травяно-кустарничковый покров (ОПП 25–50%) беден: *Vaccinium myrtillus*, *Calluna*, злаки, местами *Pteridium*, *Rubus idaeus*; всюду беломошье *Cladonia alpestris*, *C. sylvatica*, *Cetraria*, куртины *Hylocomium*, опад сосны.

4 — ельники *Picetosum: myrtilum*-тип, *Oxalis*-тип, herbaceus-тип, nemoralis-тип, *sphagnetum*-тип; СК 0,7–0,9. В подросте — ель, рябина, сосна, в неморальных участках — липа, клен платановидный, черемуха. Травяно-кустарничковый ярус (ОПП 25–90%) от бедного в кисличниках (*Oxalis*, *Pyrola* spp., злаки) до густого в неморальных (*Filipendula ulmaria*, *Rubus idaeus*, *Dryopteris* spp., *Equisetum sylvaticum*, *Actaea erythrocarpa*, *Hepatica*, *Urtica dioica* и пр.), опад, *Hylocomium*, *Dicranum* spp., в понижениях — *Sphagnum* spp.

5 — мелколиственные леса *Silva parvifoliata*: березняки *Betuletum*, осинники *Populetum*, ольшаники *Alnetum*, СК 0,7–0,9, во втором ярусе обычны черемуха, рябина. В подросте те же породы, что и в древостое, иногда — хвойные. В подлеске крушина, ива, калина. Травяно-кустарничковый покров (ОПП до 80%) обычно густой: заросли *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris*, *Rubus idaeus*; *Filipendula ulmaria*, *Melandrium dioicum*, местами *Vaccinium myrtillus*, *Rubus saxatilis*; пристоливо — зеленые мхи, опад.

6 — хвойно-мелколиственные леса *Conifero-parvifoliata*: спелые осинники и березняки с большим включением ели и сосны или хвойники с большим включением лиственных. Кроме того, приспевающие мелколиственные леса с отдельными елями или соснами в первом ярусе и елью среди древесного подроста. СК около 0,7. В травостое (ОПП до 60%) *Pteridium*, *Rubus idaeus*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *Convallaria*, злаки; зеленые мхи, опад.

7 — луга *Pratum graminoso-varicherbosum*: влажные, преимущественно, надпойменные, покосные и некосимые, разнотравные, часто с *Deschampsia caespitosa*. В последнее десятилетие густо заросли кустырем *Anthriscus sylvestris*, обильно цветущим в июне.

8 — переходные сфагновые болота *Sphagnetum heterotrophica*: открытые, обычно с кочкарником. Травяно-кустарничковый ярус (ОПП 20–80%) от редкого (*Oxyccoccus* spp, *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes*, *Andromeda*) до густого (кроме перечисленных, *Comarum*, *Carex* spp., *Molinia*). *Sphagnum* spp. — более 95%. На болотах озерного происхождения кочки густо стоящие, травянистые, на болотах ледникового происхождения кочки редкие, в виде отдельных возвышений до полутора метров в диаметре, обычно с сосенками, сплошь покрыты *Polytrichum*, кустарничками или *Betula nana*.

9 — экотоны: зарастающие вырубки, небольшие высокотравные поляны и лесные опушки *silvis excisus*, *silvatica pratulum* et *silvarum inis*.

10 — литораль Ладожского озера. В годы с низким уровнем воды в озере песчаный пляж достигает ширины 15–150 м, а при высокой воде он полностью заливается. Вдоль полосы прибоя образуются наносы из сухих стеблей тростника, древесного мусора, торфа, опилок и пр. Песок покрывается куртинами зарослей мшанки *Sagina nodosa* и редкими осоками.

Материал собирался в 5–12 точках (площадках) каждого из биотопов. Далее по тексту указанные биотопы могут объединяться по группам:

- сфагновые биотопы: моховые болота и заболоченные (сфагновые) сосняки различной степени сомкнутости и возраста;
- незаболоченные (водораздельные) леса или только сосняки: леса, кроме сфагновых сосняков;
- леса с участием лиственных пород: хвойно-лиственные и мелколиственные;
- открытые биотопы: луга и открытые моховые болота;

— полуоткрытые биотопы: разреженные лишайниковые сосняки, сфагновые сосновые редколесья, молодые вырубки и опушки.

Чрезвычайно высокая мозаичность лесной растительности в изучавшемся регионе нередко не позволяет выделить какой-либо массив с однотипными условиями. Даже сухие беломошнные сосняки часто перемежаются участками зеленомошья или имеют отдельные понижения, затянутые сфагнумом. Обширные сфагновые болота в зависимости от погодных условий или уровня подземных вод могут то насыщаться водой так, что на поверхности мохового покрова образуются лужи, то сильно обсыхать, и тогда можно пройти по проваливающемуся и крошащемуся под ногами слою сфагнума, не замочив подошв. Большая часть болот носит переходный характер, с хорошо выраженной травянисто-кустарничковой растительностью, кочкарником, а нередко и с сосновым или березовым очень редким мелколесным криволесьем. Зарастающие сосновым и еловым подростом вырубки 1978–1979 гг. за время наблюдений превратились в густые молодые хвойники.

При любых методах сбора отлавливается большое количество неполовозрелых особей пауков, которое может в несколько раз превышать число взрослых (Штернбергс, 1979; Palmgren, 1975, 1976). К сожалению, определение личиночных форм пауков до вида по внешним морфологическим признакам, в особенности на ранних стадиях развития, в большинстве случаев вызывает большие затруднения (Иванов, 1965; Тыщенко, 1971). При расчетах численности виды, легче определяемые по личинкам, получают преимущество перед видами с неопределяемыми личинками. Поэтому все данные в этой работе относятся только к половозрелой части населения пауков, что общепринято при учетах численности большинства видов животных.

Большое значение имеет фенологический период, на который приходится исследование. Анализ материалов правильнее привязывать к фенологическим сезонам: весна–лето–осень–зима, учитывая зависимость наступления фенофаз у растений, и соответственно, у беспозвоночных животных, от суммы годовых и суточных температур (Елагин, 1990; Малофеев и др., 1994). Асимметрия фенологического и календарного времени характерна для жизненных циклов членистоногих (Stamou et al., 1993). Численность представителей эпигейной мезофауны в течение теплого сезона изменяется в 1,5–2 раза, что уже отмечалось ранее (Кривоуцкий, Михальцова, 1980). Рассмотрение динамики обилия населения по месяцам не дает материала, сравнительного с данными из других широтных зон, отличающихся другими датами наступления различных природных феноявлений, определяющих сезонность. Поэтому в данной работе материал рассматривается по фенологическим сезонам, наступление которых определено в соответствии с рекомендациями методистов (Филонов, Нухимовская, 1985) и с учетом климатических особенностей региона: весна — устойчивый переход максимальных температур воздуха за отметку выше 0 °С, начало интенсивного таяния снега, появление проталин; лето — устойчивый переход минимальных температур за отметку выше 10 °С, начало цветения дикой малины, дикого шиповника; осень — устойчивый переход минимальных температур ниже 10 °С, зима — устойчивый переход минимальных температур ниже 0 °С, установление постоянного снежного покрова.

Весенние учетные работы начинались с конца апреля, по мере оттаивания земли и появления травы и листов. Продолжительность фенологического лета обычно составляла около двух месяцев, в среднем с 17 июня по 18 августа; осени — со второй половины августа по октябрь. Таким образом, все три, охваченные исследованиями

сезона года с положительными температурами в данном регионе примерно одинаковы по продолжительности. Зимой учеты не проводились.

Плотность населения пауков при сборах почвенными ловушками представлена средними для каждого из феносезонов значениями в экз./100 ловушко-суток. Использование с этой целью максимальных значений не целесообразно. Во-первых, это сильно искажает суммарную величину плотности, предполагая, что такой ее уровень держится в течение всего пересчетного периода. Во-вторых, этот способ вычисления значительно завышает статус редких видов. Даже разовое попадание за один учет 2–3 экземпляров редкого вида может дать максимальное значение его плотности, превышающее таковое для обычного, регулярно и в течение длительного времени попадающегося в небольших количествах объекта.

Плотность населения хортобионтов при сборах энтомологическим сачком вычислена в экз./100 взмахов. Принятый в недавнее время способ пересчета учетных данных кошения на площадь обкоса мало пригоден, так как результаты зависят от множества факторов, значительно изменяющих конечные цифры, на что обращалось внимание и ранее (Олигер, 1998; Чернов, Руденская, 1975). Даже если размеры сачка стандартны (диаметр 30 см, длина ручки — 1 м), и учетчик делает требуемые взмахи длиной в 1 м, с равномерным прокосом по всей длине взмаха (чего в полевых условиях добиться совершенно невозможно), на результаты сильно влияет высота, густота и структура травостоя, наличие кустарничков или кустов, подроста деревьев, сухостоя, кочек или пеньков. Сачок никогда не прокашивает траву на половину своего диаметра, а чаще всего скользит по верхушкам растений, в особенности на концах амплитуды взмаха. В зависимости от силы ударов и структуры травостоя он может сшибать макушки и листья трав, забивающие сачок и мешающие дальнейшему кошению. При малой силе ударов и жесткой растительности ловистость скользящего сачка занижается, многие пауки успевают упасть на землю, потревоженные либо приближением учетчика, либо встряхиванием веток при движении сачка. Влажность травостоя — также немаловажное условие успешности учетов, не говоря уже о времени суток (Чернов, Руденская, 1970). Все это тоже отражается на результатах. Важны также и индивидуальные качества сборщика. Учитывая сказанное, можно заключить, что пересчеты столь неточных результатов на вполне определенную площадь, нередко приводимые в литературе с точностью до сотых и даже более дробных долей, совершенно не корректны. Лучше ограничиваться относительными данными о численности, соотнесенными с количеством взмахов сачка.

Расположение большей части участков регулярных учетов в трудно достижимых для пешехода местах обусловило время проведения учетов кошением. Для обеспечения сравнимости результатов между собой преобладающая часть учетов пауков растительного яруса сделана в дневное время. Более ловистые кошения ночной поры оказались возможны лишь в окрестностях стационара Лахта, поэтому их результаты не рассматривались при расчетах численности. Кроме того, резкий температурный перепад уже в предвечернее время вызывает даже под покровом леса обильную росу, которая сильно мешает укосам. Окашивание сачком древесных крон до уровня 2,5–3 м не может считаться «сбором с деревьев», поскольку кусты и древесный подрост этой высоты трактуются подлеском. Опускающиеся до уровня кустарников древесные кроны также заселяются обычно беспозвоночными, характерными для нижнего уровня растительности. Поэтому сборы с деревьев сделаны из средних и верхних частей крон, не ниже 5 м от поверхности земли, но количество их невелико,

данные вошли в аннотации к видам. Материал по выгонке через сита из мохового слоя оказался мало пригоден для расчетов численности, поскольку количество присутствующих в пробах пауков было ничтожным во все времена года. Работа по разбору почвенных проб требует больших затрат времени, что, ввиду загруженности другими темами зоологического профиля, оказалось для меня неприемлемым. На низкую численность пауков в пробах (2–3 экз. на пробу), взятых биоценометром, указывают и другие авторы (Штернбергс, 1979; Huhta, 1965; Palmgren, 1973). В условиях средней полосы Европы лесные пауки предпочитают жить в толстом слое подстилки, где имеют возможность при меньших суточных перепадах температуры использовать многочисленные пустоты и норы мышевидных, а на болотах — травянистые кочки.

Более приемлемые результаты дает метод визуального послойного разбора подстилки на месте выемки образца из грунта. Снятый в один прием поверхностный слой моха или подстилки откладывается на сачок или расстеленный рядом кусок светлой ткани. Затем наблюдатель осматривает место выемки. Собираются движущиеся пауки, которых легко заметить. Часть потревоженных пауков на какое-то время замирает, и в этот момент осматривается содержимое сачка. Затем наблюдатель вновь обращает внимание на «выемку», медленно приподнимая и откладывая в сторону слой подстилки. Вышедшие из оцепенения паучки спасаются бегством. Особенно хорошо собирать этим способом почвенных линифид. При этом время разбора каждого образца размерами около $15 \times 15 \times 15$ см ограничивается примерно 20 мин. По окончании осмотра поверхностный слой пробы водружается на место. Поскольку методика находится в стадии разработки, полученный материал не обрабатывался статистически, а использован лишь в повидовых очерках.

За доминирующие приняты виды, участие которых превышает 10% от общей численности населения пауков рассматриваемой адаптивной зоны, в том числе массовых — более 25%. К субдоминирующим отнесены виды со статусом от 5% до 10%. Обычными представлены виды, доля которых составляет 1–5%. Остальные помещены в категорию редких, видов где могут быть и единичные (синглетоны), т. е. особи, отловленные в единственном экземпляре за все время наблюдений.

Термином «комплекс» обозначены искусственно выделенные таксоценозы взрослого населения пауков какого-либо горизонта. Весь учетный материал рассматривается отдельно для травянисто-кустарничкового яруса растительности и мохово-подстилочного, поскольку они достоверно отличаются по численности и видовому составу, что уже неоднократно отмечалось (Ажеганова и др., 1976; Пахоруков, 1979; Almquist, 1982 и др.). Под «группировкой» подразумевается искусственное выделение ряда таксонов, характерных для обитания в пределах определенной экологической ниши: собственно эпигейного слоя, верхушек кустарничковой растительности и пр.

Анализ биологического разнообразия фауны дан с применением современных методик, принятых при изучении экологии животных различных систематических уровней. Для этого использовались отдельные индексы и показатели, характеризующие внутреннюю количественную структуру комплексов пауков хортобия и герпетобия. Ограничение при оценке биоразнообразия одной-двумя величинами, а чаще всего для этого используются количество найденных видов, выдаваемое за «видовое разнообразие», и их численность (Сейфулина, 2002; Тунёва, 2007; Цветков, 2007 и др.), не дает представления о действительном разнообразии и внутренней структуре изучаемой фауны, поскольку не отражает взаимозависимости этих величин

и тенденций их изменений. В литературе имеется масса работ, предлагающих различные меры характеристик разнообразия, в том числе использование кибернетического принципа обратной связи, благодаря которому осуществляется регулирование процесса информации в естественных биологических системах (Наумов, 1977; Петрушенко, 1964).

Современная синэкология располагает целым рядом методик, позволяющих в той или иной степени оценить роль отдельных групп животного населения в функционировании экосистем. Не раз уже высказывались пожелания об унификации методов анализа с целью сравнимости данных и стандартизации исследований (Кавеленова, 1998; Олигер, 2002; Приставка, 1980; Хейер и др., 2003; Melo et al., 2003). Наибольший интерес это представляет в условиях особо охраняемых природных территорий, где ведется многолетний мониторинг популяций и населений по множеству показателей. Кроме того, как отмечено Г. Г. Винбергом (1980), «некритические отношения к математической обработке создают опасность засорения биологической литературы ничем не оправданным многообразием форм выражения количественных закономерностей, использование многих из которых ошибочно». Стремление излишне углубиться в дебри статистики, нагромождая формулы, где простые и хорошо объяснимые показатели умножаются друг на друга, складываются или возводятся в неведомые степени, отражено в некоторых из работ хорошо известных отечественных и зарубежных ученых (Ванштейн, 1967; Животовский, 1979; Францевич, Михалевич, 1980; Чернов, 1971; Růžička, 1987).

В данной работе сделана попытка показать целесообразность использования отдельных методик анализа и рекомендовать для характеристики биоразнообразия те из них, которые наиболее четко определяют связь между богатством видами (количеством найденных видов) и равномерностью их распределения в естественной среде. Степень стабильности или, напротив, изменчивости структуры изучаемых таксоценозов вполне поддается определению с помощью несложных общеизвестных формул. Применяемые для вычисления различных показателей математические выражения приведены в соответствующих разделах. Кроме того, в работе использованы некоторые статистические индексы общего плана. Коэффициент вариации Cv отдельных признаков подсчитывался по стандартной формуле

$$Cv = \sigma/\bar{x}100\%.$$

Этот показатель хорошо объясним и удобен в использовании, так как не зависит от величины изучаемого признака (Котенко, 1980; Поляков, 1961; Чернов, 1975). По сути, он безразмерен, но может быть, как указано в формуле, выражен в процентах, позволяя сравнивать размах изменчивости различных данных, независимо от их размерности, в совершенно не сравнимых по другим параметрам областях науки. При этом наиболее хорошо интерпретируемы коэффициенты вариации для разных признаков внутри каких-либо однородных группировок (Яблоков, 1966; Шварц, 1963).

Для выяснения степени приспособляемости преобладающих по численности видов пауков к летним (фенологически) климатическим условиям применен коэффициент корреляции

$$r = [n(\sum xy) - (\sum x) - (\sum y)]/\sqrt{[n \sum x^2 - (\sum x)^2] \cdot [n \sum y^2 - (\sum y)^2]},$$

где n — количество наблюдений, x — метеоданные, y — значения плотности населения пауков. В этой работе сведения о температуре и количестве осадков представлены Лодейнопольской метеостанцией. Нет никакой необходимости заниматься вычислением данного показателя самостоятельно, поскольку он заложен в пакет услуг приложения Microsoft Excel. Более того, эта программа сама определяет формулу сопряженности для сравниваемых блоков данных, и при желании ее можно выписать, что и продемонстрировано выше. Кстати, вся прочая математическая обработка материалов также легко осуществима при помощи указанного приложения, позволяя игнорировать запугивающие начинающих исследователей упоминания в биологической литературе специальных аналитических программ с неизвестными названиями, ориентированных на устаревшие методы анализа.

В других случаях коэффициент корреляции и его ошибка вычислялись по стандартной формуле (Лакин, 1973; Плохинский, 1980; Урбах, 1964).

Степень сходства комплексов пауков определена с применением индексов Чекановского—Сьеренсена I_{cs} : для качественного сходства по формуле

$$I_{\text{кач}} = 2a/(b + c),$$

где $I_{\text{кач}}$ — индекс качественного сходства, a — количество общих видов, b — количество видов в первом из сравниваемых списков, c — то же во втором. На целесообразность применения именно этого индекса имеются указания в литературе (Дажо, 1975; Песенко, 1982; Nuhta, 1979), поскольку вычисления основываются на использовании усредненного значения количества видов, найденного в обоих сравниваемых перечнях. Для вычисления количественного сходства, отображающего степень перекрывания экологических ниш, использовалась формула

$$I_{\text{кол}} = \sum \min(p_1, p_2),$$

где $I_{\text{кол}}$ — индекс количественного сходства, p_1 и p_2 — долевое участие вида в общей численности каждого из сравниваемых комплексов. Оба индекса легко объяснимы и доступны для понимания, поскольку не связаны со степенными операциями, мало подходящими при оценке плохо поддающихся точным измерениям естественных биологических явлений (Хэйек, 2003).

Сведения по распространению видов компилированы из литературных данных (Краснобаев, 2004; Марусик, Еськов, 2009; Михайлов, 1997; Logunov, Marusik, 2000; Marusik et al., 1996; Mikhailov, Fet, 1994; Ovtsharenko et al., 1992; Paik, Kim, 1994; Platnick, 1993, 1997, 2008; Platnick, Shadab, 1988; Yaginuma, 1990). При этом уточнены границы ареалов внутри Палеарктики: европейский — на восток до гор Урала и Кавказа; западный палеаркт — распространение на восток ограничено западной третью или половиной Сибири; европейско-центральноазиатский — ареал, кроме Европейской части, включает регионы южной Сибири (Алтая, Забайкалья), а также Монголии или северо-западного Китая.

В нашей работе на учетных данных базируются сведения по фауне и населению, доминированию, половой и количественной структуре, пирогенным сукцессиям. Сведения по паукам на снегу и плодовитости получены попутно. При описании биологических особенностей видов использовались также и результаты прочих сборов и наблюдений.

В связи с малой изученностью филогенетических связей пауков на уровне семейств и родов, в каждом из фундаментальных каталогов мировой или региональной фауны отряда Araneae дается свой порядок расположения материала по этим

таксонам (Михайлов, 1997; Харитонов, 1932, 1936; Bonnet, 1955–1959; Paik, Kim, 1994; Platnick, 1993 *etc.*). Большинство отечественных авторов придерживается расположения семейств в «систематическом» порядке, согласно определителю В. П. Тыщенко (1971), хотя составление определительных таблиц отнюдь не подчинено принципу систематической иерархии. Западноевропейские исследователи чаще пользуются с этой целью каталогами Н. Платника (Platnick, 1997, 2000, 2008), работами С. Хаймера (Heimer, Nentwig, 1991) или П. Бриньоли (Brignoli, 1983). Во всех случаях в них не отражаются действительные систематические связи между семействами или родами. Все это чрезвычайно затрудняет ознакомление с любым опубликованным материалом. Поэтому в данной работе, не претендующей на утверждение каких-либо систематических взаимоотношений, все приводимые списки видов, независимо от расположения их в текстовом или табличном вариантах, для удобства пользования даны в алфавитном порядке, где первостепенная роль отведена названиям семейств, а затем родов и видов. Случаи иной сортировки таксонов оговариваются особо.

Принятые сокращения и обозначения: взм — взмахи сачка, г — герпетобий, лс — ловушко-сутки, х — хортобий, N — количество отловленных особей, S — количество найденных видов (при упоминании всех найденных видов трактуется как «видовое богатство»). Кроме того, использованы сокращения при обозначении:

биотопов: бол — открытые сфагновые (моховые) мезотрофные болота; ел — ельники; лл — мелколиственные леса; луг — надпойменные и припойменные луга; оп, выр — опушки, вырубки; смл — хвойно-лиственные (смешанные) леса; сб — сосняки-беломошники, или сосняки лишайниковые (сухотравные); сз — сосняки-зеленомошники, или сосняки-черничники; ссф или сф — сосняки сфагновые;

плотности населения: ДП — динамическая плотность в экз./100 лс., ОДП — суммарная динамическая плотность, ОПл — суммарная плотность комплекса пауков хортобия; Пл — плотность хортобионтов в экз./100 взм.; вместо полного указания размерности ДП и Пл может быть проставлено «э.»;

сезонов года: в — весна, л — лето, о — осень, вло — весна-лето-осень;

месяцев: римскими цифрами.

Всего в списке пауков, обнаруженных в регионе исследований, 396 видов (Олигер, 1996, 2006) из 22 семейств. При учетных работах найдено 87% этого числа видов. Прочие сборы позволили выявить 86% общего списка, из которых 53 вида не были обнаружены ни при помощи почвенных ловушек, ни во время учетных укусов.

Глава 3

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПАУКОВ

Приводимые далее описания характеризуют взрослую часть населения пауков. Данные по личиночным формам в каждом случае оговариваются особо. Сведения по единичным или очень редким находкам приведены полностью, при этом сначала упоминаются самцы, затем самки. Сортировка дат находок в обоих случаях следует в порядке месяц — число — год, поскольку наиболее важен месяц встречи объекта. Коллекционный материал по некоторым редким видам ограничен единичными экземплярами не только потому, что они очень малочисленны, но также по причине сбора материала в условиях заповедника, где серийные сборы редких видов исключены.

Средний уровень динамической плотности в период активности вида обозначен как $ДП_1$. Эта величина вычисляется делением количества пойманных экземпляров на количество ловушко-суток, непосредственно затраченных на их поимку, с последующим пересчетом на 100 лс, т. е. близка к максимуму. Средний уровень плотности в целом за годы исследований по характерным для вида биотопам — $ДП_2$ — вычислен путем деления количества пойманных экземпляров на общее за все годы количество ловушко-суток, отработанных в этих биотопах в присущее виду время года, с последующим пересчетом на 100 лс.

Соотношение имеющихся в материале самцов и самок дано в скобках после указания их количеств. Оно не отражает истинного баланса полов в природе, а характеризует лишь собранный материал, свидетельствуя о различиях в успешности примененных методов сбора для разных полов.

В ряде случаев полученные данные сравниваются или дополняются литературными сведениями, касающимися преимущественно соседних регионов (Карелия, Финляндия), а также Центральной или Северной Европы и средней полосы Европейской части России.

Семейства, а также роды и виды в них следуют в алфавитном порядке. В конце каждого описания указаны годы, в которые был встречен вид в собранном материале, описанном в базе полученных данных.

Сокращения, принятые в данной главе: кв. — квартал (только для территории Нижне-Свирского заповедника); экз. — экземпляр; *juv* (*j*) — личинки младших и средних возрастов; *sbd* — субадультус, или нимфа; *я* — яйца.

Семейство Agelenidae

Cicurina cicur (Fabricius, 1793)

Обычен в незаболоченных лесах, предпочтительно близ лесных опушек. Герпетобионт. В различных укрытиях на земле, в гнилой древесине, под камнями, в подстилке, во мху на упавших стволах деревьев, на снегу. Май–август, а также в зимнее время. Весной самая ранняя находка самца датируется 11 мая, самки — 14 мая. В июне-июле самцы не встречались, а самки попадались единично. Основной тип активности обоих полов осенне-зимний. Пауки прячутся в укрытиях под корой, в гнилой древесине, под камнями. Как взрослых, так и *sbd* можно найти в августе и позже, на снегу — в первой половине зимы.

Не вижу никаких оснований для перенесения этого вида в сем. Dictynidae, с которым он не имеет принятых для выделения семейства общих признаков. Эти пауки не оснащены ни каламиструмом, ни крибеллумом, поскольку не плетут ловчих сетей. Расположение и форма глаз, а также строение совокупительных органов явно свидетельствует об их принадлежности Agelenidae или одному из семейств, которые в настоящее время из него выделены.

В материале 15 самцов, 30 самок (1 : 2) и 14 нимф.

Из-за скрытности своего образа жизни считается редким в Ленинградской области (Официальное... 2005).

Европейско-среднеазиатский вид.

Годы сборов: ежегодно.

Tegenaria domestica (Clerck, 1758)

Обычен в жилых и подсобных помещениях с апреля по сентябрь и редок в естественных условиях, где попадался в почвенные ловушки. В дикой природе отловлены 4 самца: 10.07.90 на поляне у кордона Горка, 29.07.92 в ельнике-черничнике и хвойно-лиственном лесу по правому берегу р.Свирь, кв.88, а также 30.07.87 на переходном болоте в кв.61. Скорее всего, нахождение вида вне населенных пунктов следует считать остаточным явлением, поскольку до середины XX века вся местность в районе изучения изобиловала селами, деревнями и хуторами. Обитание этого паука в естественных условиях равнин Северной Европы свидетельствует о его способности в течение десятилетий поддерживать невысокую численность вне укрытий антропогенного происхождения.

В материале 9 самцов, 9 самок (1 : 1).

Космополит.

Семейство Anyphaenidae

Anyphaena accentuata (Walckenaer, 1802)

Обычен. В коллекции 1 самец, 9.06.95, в неморальном ельнике, кв. 100; 1 самка, 12.06.03, в мелколиственном лесу, кв. 61. Дендробионт. Взрослые обитают в кронах и реже на стволах деревьев, в силу чего редки в сборах. Ловчих сетей не строит. Личинки разных возрастов обычны на растительности нижнего и среднего ярусов в лиственных и приручьевых лесах в теплое время года, а также на снегу с ноября по январь.

Громкую дребезжащую «песню» самца можно услышать на опушке лиственного леса уже в конце мая, как только распустятся и окрепнут листовые пластинки ольхи, клена или березы.

Европейско-центральноазиатский вид.

Семейство Araneidae

Для пауков данного семейства характерно расселение воздушным путем на личиночных стадиях, особенно хорошо заметное теплыми сентябрьскими днями «бабьего лета».

Aculepeira ceropegia (Walckenaer, 1802)

Редок. 1 самец и 1 самка, 3.06.88, в сосняке-морошнике, кв. 107; 1 самец, 28.06.97, в сосняке сфагновом; 1 самка, 23.06.88, в сосняке голубично-багульниковом; 1 самка, 12.07.88, там же.

Вид с европейским ареалом.

Araneus alsine (Walckenaer, 1802)

Редок по разреженным соснякам опушечного типа. Хорто-, тамно- и дендробионт. Июль–август. 2 самца: 15.07.86 и 10.07.88, в сосняке-морошнике, кв. 111; 5 самок, с 1 июля по 13 августа, кв. 65, 77, 78, 115. В категории редких видов отмечен также в Московской области (Перелешина, 1928) и южной Финляндии (Palmgren, 1972), в горно-лесном поясе Среднего Урала (Есюнин, 1990), обычен в средней полосе Европы (Краснобаев, 2004; Buchar, 1992). В Ленинградской области редок, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002).

Транспалеаркт.

Araneus angulatus Clerck, 1758

Встречаемость в разные годы от редкой до обычной. Живет по высокоствольным разреженным соснякам с конца июня по август. Взрослые пауки обычно натягивают ловчие сети между стволами сосен так, что центр их находится на высоте 1,5–3 м над землей. Паук днем сидит в центре сети, в ненастье и в случае опасности прячется в неровностях коры близ начала одной из верхних растяжек ловчего колеса или среди хвой. В годы высокой численности по заповеднику встречается до 2–3 самок на 1 км маршрута. Средняя численность — около 0,2 самок на 1 км. В сетях этого вида можно увидеть очень крупную добычу, например стрекоз *Aeschna* или *Somatochlora*.

В коллекции 5 самок.

По Ленинградской области вид включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002).

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Araneus diadematus Clerck, 1758

Обычен, реже — многочислен. Взрослые всюду, кроме низкотравных лугов и открытых клюквенных болот, с середины июня по начало сентября. Крайние сроки

сборов 17 июня и 10 сентября. Пик численности в августе — 70% отловленных особей (рис. 4, 1). В островной Финляндии отмечается летний фенотип размножения (Palmgren, 1972).

Средняя плотность около 1,6 э. (максимальная плотность — 2,7 э. была 28.07.03 в спелом зеленомошном сосняке на гриве среди переходных болот). В биотопах с хилым травостоем нередко попадает в почвенные ловушки. Самцы очень осторожны и при приближении учетчика заранее падают с кустов на землю, поэтому в сборах кошением случайны.

Вид широкой приспособляемости, с одинаковым успехом заселяющий как травянисто-кустарниковый ярус, так и кроны деревьев. Пауков разного возраста, в том числе и взрослых, можно найти на ловчих сетях, натянутых между веток на самых макушках тридцатиметровых и более высоких елей. В загущенных лесах меньше заселяет средние части крон, предпочитая устраиваться наверху. Обычен в светлых вересковых сосняках, с мозаикой микрорельефа в виде участков сфагнома, зеленых мхов и беломошья по лесистым гривам среди болот. Охотно натягивает ловчие сети среди стеблей иван-чая и вейников по опушкам и вырубкам или тростника и кустов на окраинах открытых болот и близ озёр. В августе 2008 г. наблюдалась очень высокая для данной местности численность вида по заболоченным соснякам: 3–6 самок на 100 м маршрута при полосе учета около трех метров.

В материале 2 самца (28.07.03 и 25.08.90) и 43 самки.

Циркумголаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Araneus marmoreus Clerck, 1758

Обычен в осветленных сосняках всех типов, на полянах, по лесным опушкам и облесенным гривам среди болот, в высокотравных лугах и сфагново-травянистых болотах с высокорослыми кустарничками. Июнь–сентябрь. Самая ранняя встреча датируется 20 июня, самая поздняя — 26 сентября. Пик встречаемости вида в августе — около 50% особей. Селится по кустарникам и высокотравью, в нижних частях крон деревьев.

Численность может подвергаться сильным изменениям (Palmgren, 1972). В годы высокой численности максимальная Пл 3 э. зафиксирована 26.06.95 в ольховом разнотравно-высокотравном перелеске между лугами и берегом зал. Лахта, а также 25.07.88 в криволесном сосняке-морошнике с зарослями багульника и голубики. Самки иногда попадают в почвенные ловушки, особенно в сентябре, когда временные похолодания заставляют их спуститься на землю. На маршрутах по сфагновым соснякам с голубично-вересковым кочкарником в годы с высокой численностью вида встречается до 2–3 самок на 1 км, а когда численность падает, как, например, в 2008 г., — 1 самка на 10 км.

Около 12% найденных самок относятся к форме *pyramidatus*. Интересно, что паучки такой расцветки отмечаются в одних и тех же выводках с номинальной формой. Нередки самки малиновых оттенков, преимущественно осенью. Цикл развития двухгодичный. Днем самки прячутся в специально сооруженном укрытии из оплетенных паутиной листьев, а на ночь занимают место в центре ловчей сети. Взрослые самцы держатся обычно сбоку, в периферийных участках тенет самки. Ночная активность самцов является причиной их малого количества в укусах. В сборах П. Пальмгрена (Palmgren, 1972) из южной Финляндии отсутствуют самцы этого вида.

В материале 7 самцов, 27 самок.

Циркумголаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Araneus quadratus Clerck, 1758

Обычен в травостоях лугов, полян, опушек, редколесных беломошных и сфагно-вых сосняков, травянистых болот, открытых берегов. Хортобионт, но иногда самки посещают грунт, попадая изредка в почвенные ловушки. Активен с третьей декады июня по начало сентября. Самцы стенохронны, самки дихронны, при максимуме численности в июле-августе (рис. 4, 2). Самая ранняя находка самца 27 июня, самая поздняя — 25 августа, самки — 20 июня и 16 сентября соответственно.

Средняя плотность — 1,5 э., максимальная — 3 э. отмечена 25.07.88 в криволесном сосняке-морошнике, а в августовских лугах — 2 э. На маршрутных учетах в годы высокой численности вида можно найти до 3 самок на 1 км по травостоям в разреженных заболоченных сосняках. При низкой плотности популяции *A. quadratus* встречается лишь на припойменных лугах и на открытых переходных болотах с густым травостоем по кочкарнику, где его численность в августе может быть около 0,2–0,5 экз. на 1 км маршрута в 3-метровой полосе учета.

Селится в травостое, натягивая тенета на высоте около 0,5 м. Паук сидит выше уровня колеса ловчей сети, обычно немного сбоку, в открытом снизу куполообразном укрытии, образованном из собранных в комок макушек злаков или других трав. Брюшко самок часто белесое, с едва проступающей по бокам пятнистостью.

В материале 16 самцов и 28 самок (1 : 1,7).

Транспалеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Araneus saevus (L. Koch, 1872)

Редок. Лишайниковые сосняки и их опушки. 1 самец, 13.06.88; 1 самец, 23.06.88; 2 самки, 10.08.94; 1 самка, 17.09.98. Для Ленинградской области включен в список «Красной книги природы» (Официальное... 2005). Вид редок и в других регионах. Единично встречался в горно-лесном поясе Среднего Урала (Есюнин, 1990), в Поволжье (Краснобаев, 2004), в Финляндии (Palmgren, 1974).

Голаркт.

Araneus sturmi (Hahn, 1831)

Обычен. Сосняки, ельники, леса с примесью хвойных и опушки хвойных лесов, в том числе, вдоль болот. Тамнобионт. Травянисто-кустарничковый ярус, кусты и древесный подрост. С конца мая по август. Самцы монохронны, встречались только в июне. Самки эврихронны, более 60% встречено в июле.

Средняя плотность около 1,1 э. Максимальное значение плотности — 4 э. было в вечернее время 9.06.95 на порослей *Rumex acetosella* L. обочине дороги в старом хвойном лесу по левобережью р. Пельчужня. Неполовозрелые особи попадались в августе по соснякам.

В коллекции 4 самца, 15 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1994–1996, 1999, 2001, 2005, 2008.

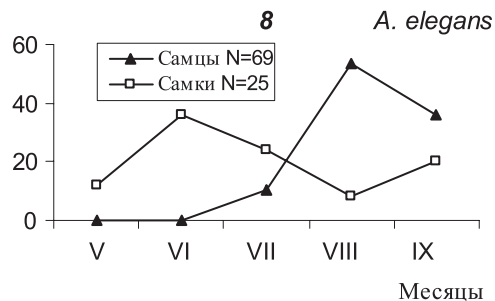
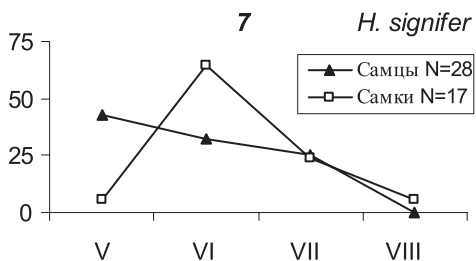
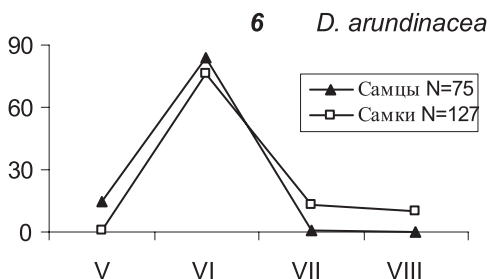
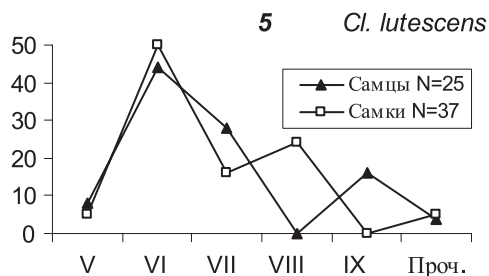
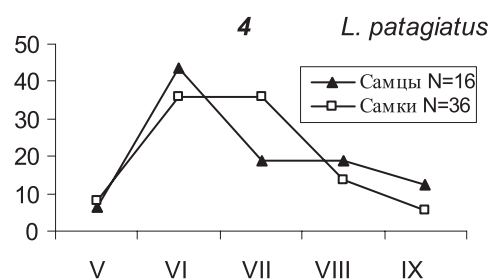
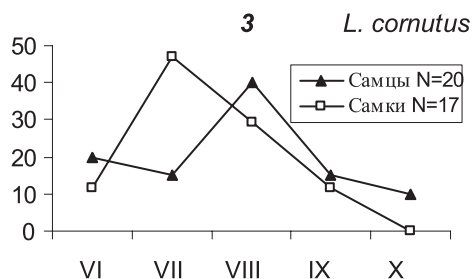
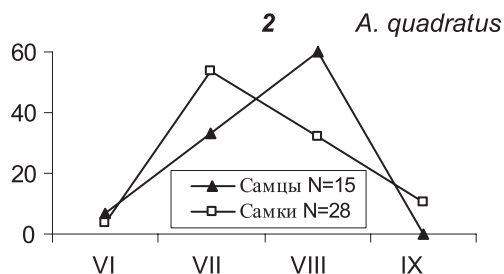
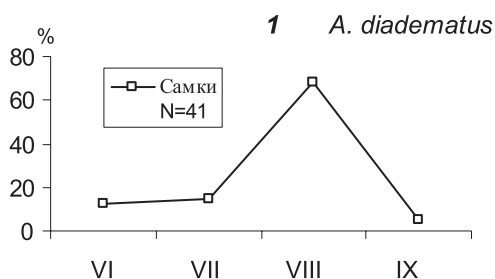


Рис. 4. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Araneus triguttatus Fabricius, 1775

Редок. Живет в травостоях. 2 самца, 5.06.89: на поляне в зеленомошном сосняке, кв. 106 и на поросшем травами песчаном пляже Ладожского озера, кв. 116; 1 самка, 27.06.94, в ельнике-черничнике близ обочины дороги, кв. 63.

Западный палеаркт.

Araniella cucurbitina (Clerck, 1758)

1 самец, 16.06.99, в траве на обочине дороги в лесу смешанного типа, кв. 61. В Финляндии вид обычен в летние месяцы, обитая также по обочинам дорог или на луговой растительности (Palmgren, 1972, 1974).

Западный палеаркт.

Araniella displicata (Hentz, 1847)

Редок. Влажные, но не заболоченные, разреженные леса с хорошо развитым травостоем, приопушечные участки лугов. Тамнобионт. В высокотравье и по кустарникам, на нижних ветвях деревьев. Июль–август. 1 самец, 8.07.94, в ельнике-черничнике, кв. 63; 1 самка, 12.07.90, в березняке, кв. 77; 2 самки, в июле–августе 1986 г., в лугах и 1 самка, 25.08.95, в лесу смешанного типа, на ветвях ольхи.

Циркумголаркт.

Araniella opisthographa (Kulczynski, 1905)

Редок. В открытых биотопах. Хортобионт. 3 самца в лугах: 10.06.00, 12.06.86 и 19.06.03, в кв. 61 и 62; 1 самка, 13.08.86, на сфагново-травянистом болоте, кв. 120.

Ареал европейско-центральноазиатский.

Araniella proxima (Kulczynski, 1885)

Редок. Хортобионт. На ветвях кустарников вдоль берегов зал. Лахта в кв. 61–62: 2 самца, 24.06.01; 1 самец, 17.07.95; 1 самка, 18.07.02. В середине прошлого века был обычен в июне-июле на соседних территориях в Карелии (Palmgren, 1974).

Голаркт.

Cercidia prominens (Westring, 1851)

Обычен. Сосняки всех типов. Хортобионт, в уловах из герпетобия встречался редко — только в начале весеннего периода активности. 2 самца отловлены почвенными ловушками в конце мая, остальные особи встречены гораздо позже в травянисто-кустарничковом ярусе. Май, июль–сентябрь. Самцы с середины первой декады июля по начало сентября, самки в августе. 1 самка, сентябрь, под отставшей корой на сухой осине в сфагновом сосново-еловом лесу, кв. 78. В июле обычны находки личинок старших возрастов.

В материале 5 самцов, 8 самок.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1991, 1993, 1995–1997, 2001–2006.

Cyclosa conica (Pallas, 1772)

Редок или обычен. Перелески, купы кустарников в лугах, переходные болота с кустарничками и криволесьем, редколесные влажные сосняки и ельники. Молодь часто по ельникам и сфагновым соснякам. Хорто-, тамно- и дендробионт. В кронах деревьев, на кустах и подросте хвойных, по кустарничкам на кочках среди сфагновых болот.

В материале 1 самец, 5.07.05 и 5 самок, в июле–августе. Неполовозрелые особи чаще в августе — начале сентября.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 2005.

Cyphepeira silvicultrix (C. L. Koch, 1844)

Nuctenea silvicultrix (C. L. Koch, 1844)

Редок. В материале 4 самки: 17.06.87, в высокотравье близ лесной опушки, кв. 61; 23.06.96, на кусту голубики в моховом понижении среди разреженного сухотравного сосняка, кв. 77; 2.07.87, в зеленомошном сосняке с куртинами лишайников; 20.07.92, в сосняке-голубичнике, кв. 107.

Сети взрослых самок располагаются в нижней части крон невысоких сосен на высоте 0,7–1,5 м, среди сухих мертвых веток кустов и деревьев. Пауки днем прячутся на нижней поверхности ветвей или на стволах сосен, сливаясь окраской с серой корой и лишайниками. Личинки обычны в июле–сентябре на сосенках и высокорослых кустарничках по сухотравным и сфагновым мелколесным соснякам.

В Ленинградской области редок, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002).

Палеаркт.

Gibbaranea omoeda (Thorell, 1870)

1 самка, 16.06.95, на кленовом подросте в неморальном ельнике, кв. 100. Вид также очень редок в Финляндии: в июне П. Пальмгреном (Palmgren, 1974) обнаружены 2 самца в центральной Финляндии, 1 самец в Твярминне (Palmgren, 1972).

Западный палеаркт.

Gibbaranea ullrichi (Hahn, 1835)

Редок. 1 самец, 12.06.95, в почвенной ловушке в ельнике-черничнике, кв. 63. Кроме того, 2 неполовозрелые самки: 30.05.86, в кустарнике на берегу Ладожского озера и 24.07.95, на ветках ели в неморальном ельнике по правому берегу р. Пельчужня, кв. 100.

Западно-центральный палеаркт.

Hypsosinga albovittata (Westring, 1851)

1 самец, 28.06.97, на вереске в заболоченном сосняке, кв. 115. Вид редок и в окрестных регионах (Palmgren, 1974). В Центральной Европе отмечен как ксеротерм (Bonte et al., 2002).

Транспалеаркт.

Hypsosinga heri (Hahn, 1831)

Обычен по травяно-сфагновым болотам, реже — в осветленных сосняках. Хортобионт, но может быть найден и в эпигейном ярусе. Самцы — в июне, самки — в июне, августе и первых числах сентября.

В материале 2 самца, 4 самки, две из которых отловлены 12.06.87, ночью, в 0 ч. 45 мин сачком с осоки на травяно-сфагновом болоте в кв. 111.

Западно-центральный палеаркт.

Hypsosinga pygmaea (Sundevall, 1831)

Обычен. Луга, влажные поляны, разреженные сфагновые сосняки и травяно-сфагновые болота. Хортобионт. Май–август. Самая ранняя находка самца 12 мая, самая поздняя — 10 июля, самки — 9 июня и 29 августа соответственно.

Средняя плотность взрослого населения около 1,4 э., максимальная — 6 э. зафиксирована 8.07.87 в сфагновом сосновом редколесье. Активность дневная.

В материале 8 самцов, 31 самка (1 : 4).

Голаркт.

Годы сборов: 1987, 1989–1996, 2003, 2005.

Hypsosinga sanguinea (C. L. Koch, 1844)

Редко. 1 самец, 21.06.87, в спелом лишайниковом сосняке, кв. 65; 1 самец, 24.06.99, в разреженном сосняке-беломошнике, кв. 77; 2 самца, 24.06.05, там же. Все пойманы почвенными ловушками. Вид находится здесь близ северной границы ареала. В соседних регионах тоже редок, не заходит севернее 62° с. ш. (Palmgren, 1974).

Палеаркт.

Larinioides cornutus Clerck, 1758

Обычен. Луга, сфагновые болота, редколесные сосняки, лесные опушки, берега водоемов. Хорто- и тамнобионт. По высокотравью и кустарникам. Июнь–сентябрь. Самая ранняя поимка самца была 23 мая, самая поздняя — 10 октября, самки — 19 июня и 8 сентября соответственно. Сезонное распределение обоих полов без резких скачков (рис. 4, 3). Максимум встречаемости самок в июле (около 50%), самцов в августе (40%). Такой же режим активности отмечен для островной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности около 1,0 э., максимальный — 4 э. зафиксирован 11.07.02 на заболоченном лугу. Численность ежегодно довольно стабильна. В летнее время на 1 км маршрута по сфагновым соснякам в трехметровой учетной полосе можно встретить до 8 тенет взрослых самок этого вида. С июля гнезда с коконами попадают в лесу на верхушках метелок *Koeleria*. Взрослый самец, ожидая лички самки на имаго, поселяется в ее тенетах.

В материале 20 самцов, 17 самок (1 : 0,8). Среди личинок старших возрастов в июньских сборах 1993 г. соотношение полов было 1 : 2.

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Larinioides patagiatus (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, берега водоемов, травяно-сфагновые болота, разреженные влажные и заболоченные участки лесов, зарастающие травами и кустами обсохшие боб-

ровые разливы. Хорто- и тамнобионт. Высокотравье, кусты, нижние ветви деревьев, часто над водой. Май–сентябрь. Самая ранняя встреча представителей обоих полов зарегистрирована 9 мая, самая поздняя — 9 сентября. Кроме того, 1 самец найден 15.12.93 на снегу низового болота. Сезонное распределение с июньским пиком встречаемости самцов. Встречаемость самок также резко увеличивалась в июне и держалась на этом уровне до конца июля. К осени количество встреч снижалось постепенно (рис. 4, 4). Такой же фенотип характерен для этого вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности около 1,0 э., максимальный — 6 э. был на переходном болоте 24.06.93. В июле на 1 км маршрута по открытым биотопам в 4-метровой учетной полосе встречалось до 9 тенет самок этого вида. Поимку одной самки в почвенную ловушку 19 июня в лишайниковом сосняке с куртинами малинника, видимо, следует считать случайной, так как пауки этого вида на земле не активны. Взрослые особи в ненастье и холодную погоду прячутся не только в собственных укрытиях около ловчих тенет, но также за отставшей корой на сухих стволах сосен, в неровностях коры на лиственных деревьях, под наносами плавней по берегам озер и пр.

В материале 18 самцов, 38 самок (1 : 2,1). Такое же соотношение полов у пауков этого вида в коллекции из Твярминне (Palmgren, 1972).

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Singa hamata (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, болота, разреженные лишайниковые и сфагновые сосняки, прибрежные биотопы, лесные гривы среди болот. Хортобионт, обитающий в нижнем ярусе растительности. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца 10 мая, самая поздняя — 8 сентября, самок — 8 июня и 29 августа соответственно. Пик встречаемости самцов в июле (50%), самок — в июне (около 42%). Для каменистых островов южной Финляндии (Palmgren, 1972) отмечается две волны высокой численности самцов — весной и осенью.

Средний уровень плотности около 0,9 э.

В собранном материале 12 самцов, 16 самок (1 : 1,3).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1991, 1993, 1995, 1996, 2002, 2003, 2007.

Singa nitidula (C. L. Koch, 1844)

Обычен. Луга, болота, открытые берега водоемов, поляны и разреженные участки лесов. Хорто-, тамно- и дендробионт. Селится как в траве, так и на кустах и ветвях деревьев, где может обитать на большой высоте, в верхних частях крон старых сосен и елей. Июнь–август. Самцы преимущественно в июне, затем единично по начало октября. Самки активны в июне–июле. Одна самка обнаружена 24 августа на песчаной литорали Ладожского озера в полном сухом стебле тростника, где она устроила гнездо.

Плотность взрослого населения на луговинах вдоль берега Ладожского озера достигала в 1986–1987 гг. 4 э., в других местах и в другое время она была гораздо ниже этого уровня.

Всего собрано 11 самцов, 6 самок (1 : 0,5) и 20 молодых особей, соотношение полов среди последних 1 : 2.

Транспалеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Stroemiellus stroemi (Thorell, 1875)

Zygiella stroemi (Thorell, 1875)

Редок. В материале 4 самца: 30.05.86, на поросшем травой берегу Ладожского озера в кв. 103; 12.06.93, на разнотравно-высокотравном лугу в кв. 77; 12 и 25.06.97, 2 экземпляра в жилом помещении на стационаре Лахта. В Финляндии обитает как на скалах (Palmgren, 1972), так и на стволах деревьев (Koronen, Rinne, Clayhills, 1997).

Транспалеаркт, отмечаемый в Фенноскандии вплоть до 67-й параллели с. ш. (Palmgren, 1974).

Семейство Cheiracanthidae

Все виды семейства способны перемещаться по воздуху на дальние расстояния на любых стадиях развития. Пауки *Cheiracanthium* могут встречаться в сельских жилых домах, где держатся высоко на стенах или потолке, сохраняя при этом привычку неожиданно прыгать вниз. Попав на открытые части тела людей, нередко сейчас же прокусывают кожу. Укус болезнен, сильное жжение ощущается в течение нескольких часов.

Cheiracanthium erraticum (Walckenaer, 1802)

Редок. 1 самец, 27.06.92, на высокотравном лугу, кв. 79; 3 самки: 8.07.87, в сфагновом сосняке, кв. 115; 12.08.87, на лугу, кв. 61; 8.09.93, в сфагновом сосняке с участками лишайников по песчаным пригоркам на гриве среди болот, кв. 114. Хортобионт. Сходные биотопы для этого вида на Урале и в Предуралье указываются Н.С. Ажегановой (1968) и П. Пальмгреном (Palmgren, 1972) для южной Финляндии. Транспалеаркт.

Cheiracanthium oncognathum (Thorell, 1871)

1 самец, 25.06.96, на кусту малины в сухотравном редколесном сосняке, Кут Лахты. В нижних ярусах растительности редок, поэтому, видимо, фигурирует в категории редких в разных частях своего ареала (Краснобаев, 2004; Palmgren, 1972). Иногда отмечается на ветвях деревьев в средней части крон, откуда паук может неожиданно спрыгнуть.

Западный палеаркт.

Cheiracanthium virescens (Sundevall, 1832)

1 самка, 7.05.96, в травостое беломошного сосняка, кв. 43. Вид малочислен в сборах на протяжении всего ареала. Возможно, причиной этого служит его обитание

в ксеротермных местах: под камнями или на вереске (Bonte, Maelfait, Baert, 2002; Palmgren, 1972; Roberts, 1995).

Палеаркт.

Семейство Clubionidae

Личинки всех представителей семейства легко расселяются воздушным путем. Некоторые взрослые пауки также не пренебрегают этим способом перемещения на дальние расстояния.

Clubiona diversa (O. P.-Cambridge, 1862)

1 самка (+1 самка *sbd*), 15.06.87, открытое переходное болото с карликовой березой и андромедой по кочкам, кв. 60.

Палеаркт.

Clubiona frutetorum (L. Koch, 1867)

Обычен или редок. Луга, разреженные сосняки и их опушки, в том числе на песчаном пляже вдоль кромки леса по берегу Ладоги. Почти все особи найдены в траве, а некоторые прятались в укрытиях на земле. С третьей декады июня по начало августа. В Московской области вид активен с начала мая (Перелешина, 1928). На островах юга Финляндии он редок: несколько самок обнаружены лишь в летнее время (Palmgren, 1972).

В материале 6 самцов, 1 самка.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1989–1990.

Clubiona germanica (Thorell, 1870)

Редок. Разреженные сосняки, влажные поляны и опушки сосновых лесов с включением мелколиственных пород. Селится на кустах и в кронах деревьев. Самцы отлавливались в конце июня, июле и августе, самки только в августе. Кроме того, самки могут быть активны на снегу в ноябре.

В материале 4 самца, 5 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1990, 1995, 2005.

Clubiona lutescens (Westring, 1851)

Обычен. Леса всех типов и их опушки, луга. На переходных сфагновых болотах может быть найден только в годы сильного спада воды и обсыхания верхних слоёв моха. Как в хортобии, так и в герпетобии, а также на кустах и ветвях низких деревьев. На земле, под валежом, в траве, в лишайниках на ветвях елей, за отставшей корой на стволах. Май–ноябрь. Самая ранняя встреча активных особей обоих полов 13 апреля, в учетном материале присутствуют с конца мая. Самцы — до конца июля, самки — по сентябрь. Пик встречаемости обоих полов приходится на июнь (рис. 4, 5). Второй, менее выраженный период активности приходится на осень. Кроме того,

во время январских оттепелей на поверхности снега обнаружены активные самки имаго и субимаго, а на первых апрельских проталинах близ кромки снега найдены активные представители обоих полов как взрослых пауков, так и личинок (Олигер, 2003). В условиях морского климата смежного региона, на островах Балтики, у этого вида весенне-летний фенотип активности (Palmgren, 1972).

Средняя ДП₁ — около 5 э. (максимум 6,3 э. 18.06.91 на лугу), ДП₂ в июне по лесам — около 1,3 э. Средний уровень — 1,5 э. (максимальный — 6 э., 2.09.92 в разнотравном ельнике). На ветвях деревьев пауки всех возрастов сидят в гнездах очень крепко, не поддаваясь учету кошением или стряхиванием. Характер распределения количества отловленных особей по годам для самок носит более выраженный волнообразный характер, чем для самцов (рис. 5, 1).

Самки с коконами встречались с середины июля по начало августа. Охраняющие коконы самки находятся в закрытых выводковых камерах, располагающихся в местах, куда не затекает дождевая вода: в щелях за отставшей корой старых упавших древесных стволов, под валежинами или мусором. Стенки этих камер непрозрачны, сплетены из тонкого белого паутинного волокна. Средние размеры кокона: диаметр 4,4 мм, толщина 3,0 мм.

В коллекции 27 самцов, 48 самок (1:1,8). Соотношение полов в материале из герпетобия 1:1, из хортобия — 1:4,5. В материале из Твярминне соотношение полов такое же (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Clubiona norvegica (Strand, 1900)

Редок. Преимущественно на сфагновых болотах. 1 самец, 10.06.08, на сырой луговине стационара Лахта; 3 самки: 16.06.87, на пушице открытого переходного болота, кв. 60; 21.07.99, в почвенных ловушках, там же; 27.07.95, в травостое мохового болота, кв. 114; 27.07.95, в коконе 20 эмбрионов.

Голаркт.

Clubiona pallidula (Clerck, 1758)

Редок. 1 самка, 24.03.90, в жилом помещении на стационаре Гумбарицы (по видимому, была принесена в дом с дровами); 1 самка, 30.06.97, на ветвях молодой ели посреди луга в урочище Лахта.

Палеаркт.

Clubiona phragmitis (C. L. Koch, 1843)

Обычен. Прибрежные биотопы, луга, опушки, разреженные сосняки, поросшие тростником окраины открытых болот. Преимущественно в метёлках тростника или вейников. Кроме того, в высокотравье лугов, под отставшей корой деревьев в лесу близ опушек, в наносах у воды, на кустах и нижних ветвях деревьев, нередко над водой. Май–октябрь. Самая ранняя находка самца в имеющемся материале — 27 мая, самая поздняя — 3 октября; самки — 30 мая и 10 сентября соответственно. Пик численности в третьей декаде июля. В августе практически не встречался. В условиях морского климата в смежном регионе для вида характерен летне-осенний фенотип (Palmgren, 1972).

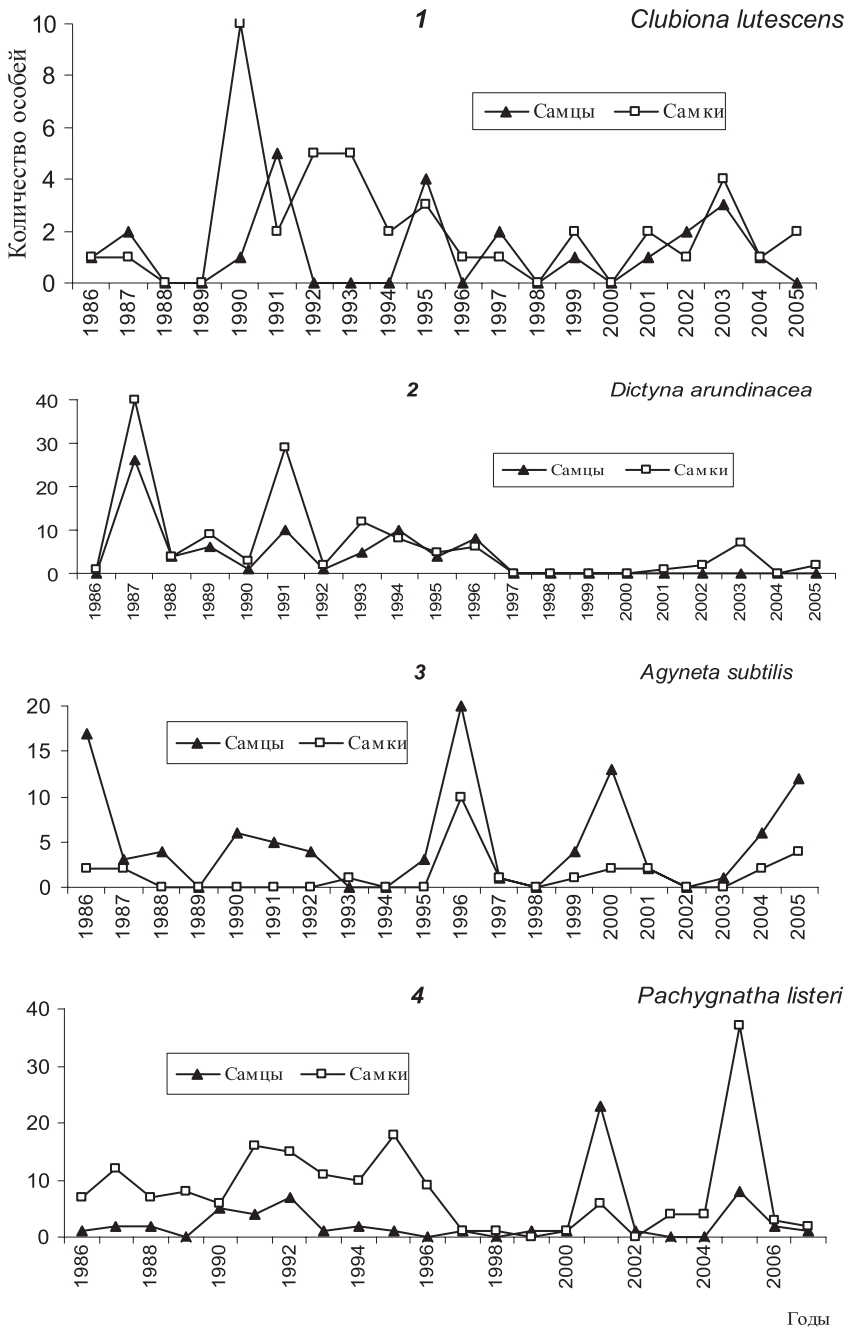


Рис. 5. Распределение количества отловленных особей по годам.

Растяннутость периода активности для обоих полов может быть связана с вторичной волной спаривания. Возможно, в Западной Европе у этого вида два поколения в год (Nentwig, 1981), но, скорее всего, он развивается по двухлетнему циклу, когда первая зимовка проходит на стадии личинки, а вторая — на взрослой стадии (Toft, 1979). В последний сценарий вполне вписываются полученные в Приладожье данные: часть перезимовавшей популяции линяет на имаго осенью, и снова зимует наряду с мелкими личинками и нимфами, которые заканчивают превращение весной и в начале лета. 30 июля в коконе было 150 эмбрионов.

Способен к расселению воздушным путем на всех возрастных стадиях.

В материале 7 самцов и 15 самок (1:2,1).

Палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Clubiona reclusa (O. P.-Cambridge, 1863)

Обычен. Луга, влажные опушки леса, сфагновые сосняки по гривам среди болот. В высокотравье и по кустарникам, в герпетобии редок. Июнь–август. Почти все самцы найдены в июне; самки — с июня по середину августа. Встречаемость самок в июне и июле была одинаковой (по 42% всех имеющихся в материале особей). Такие же особенности пространственного распространения и фенологии отмечены для вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности в травостоях — 2 э., максимальный — 6 э., 16.06.91, в лугах.

В материале 8 самцов и 19 самок (1:2,4).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1991, 1993, 2003.

Clubiona stagnatilis (Kulczynski, 1897)

Обычен. Луга, сфагновые болота, влажные хвойно-лиственные леса, ельники, сфагновые и зеленомошные сосняки. Как в хортобии, так и в герпетобии, хотя в почвенных ловушках бывал редко. В травянисто-кустарничковом ярусе, в метёлках тростника, на поверхности почвы и в различных напочвенных укрытиях, на снегу, на льду водоемов. В смежном регионе, на островах Балтики, найден только в открытых биотопах (Palmgren, 1972). Июнь–сентябрь, декабрь. Самцы попадались единично в течение всех перечисленных месяцев, чаще в ночное время и по влажным биотопам. Величина встречаемости самок более или менее выровнена с начала июня по середину августа. В декабре отловлены взрослые особи обоих полов.

Средний уровень плотности в хортобии 1,1 э., максимальный — до 2 э. как в открытых биотопах, так и в лесах.

В материале 7 самцов, 16 самок (1:2,3).

Палеаркт, отмечаемый на восток до Якутии.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990, 1991, 1993, 1994, 2002, 2003.

Clubiona subsultans (Thorell, 1875)

Обычен. Сухие и зеленомошные светлые сосняки, в том числе с елью, реже в ельниках и по опушкам хвойников. Приверженность пауков этого вида к осветленным хвойникам отмечена также для южной Финляндии (Palmgren, 1972). В хортобии и

герпетобии. Июнь–ноябрь. По одному самцу отловлено в июле и сентябре; а самки в теплое время года встречались в небольших количествах с июня по сентябрь. 89% самцов и 82% самок поймано в ноябре на снегу. По имеющимся в литературе сведениям (Грезе, 1915; Перелешина, 1928), взрослых пауков этого вида в окрестностях Москвы находили в январе и с конца марта по октябрь.

В коллекции 19 самцов, 70 самок (1 : 3,7). В материале П. Пальмгрена (Palmgren, 1972) соотношение полов практически такое же (1 : 3,2). В коконе 28 июня находилось 112 j.

Палеаркт, отмечаемый на восток до Якутии.

Годы сборов: 1986, 1990, 1992–1997, 1999, 2005.

Clubiona subtilis (L. Koch, 1867)

Редок. Две самки в лугах на земле под травяной ветошью: 7.07.93 и 11.08.94.

Палеаркт.

Clubiona trivialis (C. L. Koch, 1843)

Обычен. Преимущественно в сосняках, реже в ельниках и у лесных опушек. В травянисто-кустарничковом ярусе, на ветках кустов и деревьев и только один экземпляр пойман почвенными ловушками. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца — 25 мая, самая поздняя — 8 сентября, самки — 20 мая и 4 сентября соответственно. В июле самцы не найдены, а пик их встречаемости (более 50%) приходился на август. В сезонном распределении самок также наблюдался июльский перерыв, пики встречаемости в июне и августе. В условиях морского климата островной Финляндии фенотип размножения скорее летний, но встречаемость самцов также растянута в обе стороны (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности взрослого населения — 1,5 э., максимальный — 4 э. был в багульниковом сосняке-морошнике 5.06.87.

В материале 15 самцов, 11 самок (1 : 0,7).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990, 1991, 1993, 1994, 1996, 2002, 2004.

Семейство Cybaeidae

Argyroneta aquatica (Clerck, 1758)

Обычен. Озера и мелководные заводы рек. Гидробионт.

В материале 1 самец, 31.05.86, мелководье вдоль берега Ладожского озера, кв. 97; 1 самка, 16.09.94, водная растительность в оз. Николкина Кара, кв. 144. Неполовозрелые пауки активны в течение всего летнего времени. На ранних возрастах часто обитают по берегам близ кромки воды. Зимуют *sbd*.

В годы с высоким уровнем воды, когда на берегу Ладоги близ устьев речек образуются обширные мелководья, пауков можно наблюдать среди растительности в воде. Очень темные самцы медленно передвигаются по дну, время от времени кидаясь на проплывающих мимо клопов или другую добычу. Самки прячутся в травяной ветоши. Молодь этого вида ежегодно отлавливалась в различных водоемах юго-западной части заповедника при гидробиологических исследованиях, а кроме

того, личинок, в особенности младших возрастов, часто можно найти на берегу озер среди наносов или на сплавинах, а также на торчащей из воды травяной растительности. В заповеднике этот вид найден также на оз. Карасёве, представляющем собой небольшое окошко открытой воды среди сфагновых болот в кв. 115. Указан для восточного Приладожья и Мурманской области П. Пальмгреном (Palmgren, 1977). На большей части своего ареала он обычен или многочислен в соответствующих местообитаниях (Беэр, 1964; Vuchar, 1992; Yaginuma, 1977). В Ленинградской области считается редким, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга. . . 2002).

Транспалеаркт.

Семейство Dictynidae

Расселение пауков *Dictyna* на всех стадиях развития происходит воздушным путем. Но ближние перемещения в пространстве внутри полога высокотравья или кустарничков происходят перекидыванием на соседние стебли паутиной нити, подхватываемой потоком воздуха.

Argenna patula (Simon, 1874)

1 самка, 29.07.93, в травостое на зарастающей сосной и елью вырубке по правобережью среднего течения ручья Ваемского, кв. 50. В северной Европе редок (Locket, Millidge, 1951; Meijer, Wingerden, 1975).

Западный палеаркт.

Argenna subnigra (O. P.-Cambridge, 1861)

1 самец, 18.06.90, на почве сухотравного луга в Куте Лахты.

Ксеротерм (Bonte, Maelfait, Vaert, 2002). В смежном регионе несколько самок также найдено на сухотравных лугах (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Dictyna arundinacea (L., 1758)

Обычен, а в отдельные годы многочислен. Луга, светлые сосняки разных возрастов с предпочтением разреженных мелколесных сфагновых сосняков, ельники, вырубки, травяно-сфагновые болота с зонтичными или зарослями тростника. Хортобионт—тамнобионт. Селятся по высокотравью, кустам и кустарничкам, древесному подросту, где пауки плетут тенета на верхушках растений или торчащих вверх ветвях на высоте 1–2,5 м. Май–август. Самая ранняя находка самца — 12 мая, самая поздняя — 8 июля; самки — 29 мая и 30 августа соответственно. Пик встречаемости особей обоих полов в июне (рис. 4, 6). Эти же сроки активности вида указываются для Финляндии (Palmgren, 1977).

Средний уровень плотности взрослых за время наблюдений около 2,8 э., максимальный — 32 э. зафиксирован 8.06.87 в сосняке зеленомошно-беломошном на втором береговом валу Ладожского озера, кв. 97. Высокая плотность — 25 э. была 5.06.87 в сосняке-морошнике с зарослями багульника, хамедафны и голубики, кв. 107. Численность вида подтверждена сильным годовым колебанием (рис. 5, 2); наи-

более высокой была в 1987 и 1991 гг., когда в июне выпало очень большое количество осадков, а в годы, непосредственно им предшествовавшие, количество июньских осадков было в 2–5 раз ниже средних многолетних. Видимо, это и способствовало более высокой плодовитости и выживанию потомства популяции.

Гнездо с коконами хорошо защищено — размещается внутри пакетобразных тенет, обращенных куполом вверх. Поэтому плодовитость невелика. Найденное в середине августа гнездо укрывало два кокона, в одном из которых находились 6 начавших развитие яиц, во втором — 4 яйца без признаков деления. Возможно, что это последние из кладок данной самки, а предыдущие кладки, которые могли располагаться в другом гнезде, были более обильны. По наблюдениям В. И. Перелешинной (1928), самка может сделать до 7 кладок. Обычно самки сидят под коконами, близ выхода из гнезда. Сюда они приносят добычу, остатки которой, осыпаясь, застревают в расположенной ниже паутине, создавая дополнительную маскировку жилищу. Гнездо внутри тенет надстраивается снизу по мере необходимости. Поэтому кусочками хитина от мелких мух, клопов, наездников, комаров, жуков усеяны все стенки гнезда почти с самого верха. Помещающиеся снаружи ловчие переплетения сетей остаются чистыми и часто обновляются. По утрам все сооружение густо покрывается мелкими капельками росы, не проникающими сквозь полотно. Гнездо остается сухим и во время дождя. Форма постройки, с заостренным куполом и круто ниспадающими стенками, способствует быстрому скатыванию капель. Однако высокая общая влажность может способствовать развитию плесневых грибков в гнезде, что отрицательно сказывается на выживаемости потомства и численности популяции.

Возможно, развитие проходит по двухлетнему циклу, как это указано для Финляндии и Исландии (Einarsson, 1984). В островной части южной Финляндии для вида характерен весенне-летний фенотип (Palmgren, 1972).

В материале 75 самцов и 128 самок (1 : 1,7).

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1987–1996, 2001–2003, 2007.

Dictyna major (Menge, 1869)

Редок. Луга, сфагновые сосновые редколесья, сосняки по гривам среди болот и гари по этим соснякам. Заселяет травяно-кустарничковый ярус. Июнь, август.

В материале 8 самок.

Голаркт.

Годы сборов: 1986, 1993, 2003, 2005.

Dictyna pusilla (Thorell, 1856)

Обычен. Обитает преимущественно по зеленомошно-беломошным соснякам, в том числе найден на зарастающей брусничкой десятилетней гари в сосняке, в незаболоченных ельниках с черничником и хорошо развитым травостоем, по лесным опушкам, зарастающим сосной вырубкам и по граничащим с сосняками окраинам болот. Селится на кустарничках и младшем древесном подросте, а также на травах, ветвях и комлях деревьев. Май–июль. Самая ранняя находка самца — 9 июня, самая поздняя — 14 июля; самки — 8 июня и 27 июля соответственно. 1 самка найдена 17 мая в нижних, опутанных травяной ветошью ветвях ели у опушки осинника, где

она могла укрываться в холодное время года. 1 июля самка этого вида обнаружена в редкой траве на открытой литорали залива Лахта во время сильного ветра.

Средний уровень плотности 2,1 э., максимальный — 8 э. по куртинам брусники в сосняке на десятилетней гари, 6.07.03, кв.27. Максимальная численность в июне и немного ниже — в июле.

В материале 13 самцов и 19 самок (1:1,5).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1991, 1993–1997, 2003, 2005–2007.

Dictyna uncinata (Thorell, 1856)

Обычен. Луга, сосняки-брусничники, в том числе зарастающие брусничкой черновые гари, лесные опушки. Хорто-тамнобионт. Селится по кустарничкам в лесах. В открытых биотопах чаще всего селится в хвое отдельно стоящих ёлочек и по высокотравью. Май–июнь.

В материале 7 самцов и 23 самки (из них 14 отловлены 14.06.03 на десятилетней гари в сосняке, где их плотность достигала в этот день 20 э.)

Палеаркт.

Годы сборов: 1991, 1994, 2003, 2005–2007, 2009.

Lathys nielsenii (Schenkel, 1932)

Редок. 1 самец, 12.06.87, в герпетобии сосняка-беломошника, кв. 65; 5 самок: 14.06.03, в травяно-кустарничковой растительности на десятилетней гари в старом сосняке, кв. 27; 14.06.04, в подстилке сосняка-зеленомошника, кв. 114; 24.06.05, в травостое заболоченного сосняка-черничника; 6.07.97, во мху сосняка-зеленомошника, кв. 60; 20.08.03, в водораздельном сосняке, кв. 60, в углублении, заполненном сфагновым мохом.

Западный палеаркт.

Семейство Gnaphosidae

Callilepis nocturna (L., 1758)

Обычен. Сухотравные спелые разреженные сосняки и сосновые молодняки. Один экземпляр отловлен на однолетней черной гари по сосновому мелколесью. Герпетобионт, но две самки найдены в травостое лишайникового сосняка в Куте Лахты. Остальные особи попались в почвенные ловушки. Июнь–июль. Самая ранняя находка — 5 июня, самая поздняя — 12 июля.

Средняя ДП₁ в герпетобии в годы наблюдений достигала 7,9 э. Июньский уровень ДП₂ в сосновом редколесье в Куте Лахты составлял 7,5 э., а в среднем по биотопам, где встречался этот вид, 2,2 э. Паук держится преимущественно по биотопам, изобилующим муравьями, на которых он охотится (Heller, 1976).

В материале 15 самцов и 3 самки.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988–1990, 1993, 1994, 2008.

Drassodes pubescens (Thorell, 1856)

Редок. Светлые незаболоченные сосняки разных возрастов, а также в синантропных биотопах. Герпетобионт. В лесной подстилке, под камнями, досками и в прочих укрытиях на земле близ сельских построек и в жилых домах. Май, июль.

В материале 4 самца, 3 самки.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1990, 1993, 1994, 2006.

Drassodes villosus (Thorell, 1856)

1 самец, 31.07.87, в г. Лодейное Поле, во дворе жилого дома сельского типа; 1 самка, 30.06.06, там же; 1 самка, 30.07.90, там же.

Транспалеаркт.

Drassyllus lutetianus (L. Koch, 1866)

Обычен. Луга, лесные опушки, разреженные леса, включая заболоченные сосняки. Герпетобионт, и только 1 самец найден в травостое зеленомошного сосняка. Май–август. Самая ранняя находка — 30 мая, в разреженном смешанном лесу, самая поздняя — 23 августа, в сфагновом сосняке. 75% самцов отловлено в июне.

Средняя ДП₁ по изученным биотопам составляла 8,4 э.; максимальная — 37,5 э. зафиксирована на лугу 6.06.91. Средний июньский уровень ДП₂ был наиболее высок в лугах — 3,4 э., а по опушкам и в сфагновых сосняках — 1,0 э.

В материале 34 самца и 5 самок. Соотношение полов в сборах 1 : 0,15, что говорит о высокой активности самцов и малой подвижности самок. 7 июля под ветошью на лугу найден кокон с 36 яйцами.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1994, 2001, 2002, 2004, 2008.

Drassyllus praeficus (L. Koch, 1866)

Редок. 1 самец, 31.05.92, на полянах близ кордона Горка; 1 самец, 1 самка, 11.06.88, на лугу, кв. 61; 1 самец, 14.06.86, там же. Живет в герпетобии. Вид малочислен также в смежном регионе (Palmgren, 1972).

Европейско-западносибирский вид.

Drassyllus pusillus (C. L. Koch, 1833)

Обычен. Сфагновые сосняки и граничащие с ними биотопы, а также влажные лесные опушки. 2 самца встречены на годовалой гари по сосновому мелколесью на гриве среди сфагновых болот. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя находка 27 мая, самая поздняя — 8 июля (самцы — по 21 июня).

В материале 7 самцов и 2 самки.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1991, 1994–1996, 1999.

Gnaphosa bicolor (Hahn, 1833)

Обычен. Сосняки разных типов и возрастов, их опушки и вырубки. Кроме того, может встречаться в домах сельского типа. Герпетобионт. Май–июль. Самая ран-

ная находка самца — 16 мая, поздняя — 11 августа, а пик их встречаемости во второй декаде июня (33%). Самки в естественных условиях — с конца мая по середину августа.

Средний уровень ДП₁ за время наблюдений — около 6 э., максимальный — до 25 э., 8.06.88 на переходном болоте. ДП₂ в мае по вырубкам и лесным опушкам — 2,8 э.; июньская плотность в сосняках составляла: в лишайниковых — 2 э., зеленомошных — 1 э., сфагновых — 0,5 э., гаревых — 6 э.

В материале 48 самцов и 10 самок. Соотношение полов 1 : 0,2.

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1986–1988, 1991–1996, 2003–2008.

Gnaphosa lapponum (L. Koch, 1866)

Обычен. Открытые сфагновые болота и приграничные заболоченные участки заболоченных сосновых молодняков, в том числе на гарях. Герпетобионт. Июнь, август. В сборах находки самцов датированы июнем (более 60%), с 8 по 23 число, в августе — с 4 по 28, самки — серединой июня.

Средняя ДП₁ — около 6 э. Средний уровень ДП₂ на болотах в июне — 2 э., в августе — 1,5 э.

В материале 16 самцов, 2 самки.

Западный палеаркт, доходящий на восток до Западной Сибири.

Годы сборов: 1988, 1994, 1996.

Gnaphosa montana (L. Koch, 1866)

Редок. В естественных условиях не обнаружен. Все пауки найдены под развалинами старых строений или под досками близ жилых домов на территории заповедника. Герпетобионт. Самая ранняя находка самца — 20 мая, самки — 12 июня. Имаго активны только в июне.

Самка с белым коконом, диаметр которого был 10,5 мм, найдена 12 июня на нижней стороне лежавшей на земле доски. В коконе, кроме яиц без видимых признаков деления, находились также эмбрионы и сформировавшиеся *juv* первого возраста. Общее количество молодежи на разных стадиях развития — 61 экз. Вероятно, такое смешение возрастов в одной кладке стало возможным из-за разницы в условиях развития яиц внутри кокона: слой, теснее прилежавший к нагревавшейся солнцем доске, получал больше тепла, и формирование эмбрионов шло быстрее, чем в других слоях.

В материале 4 самца и 5 самок.

Европейско-сибирский вид, распространенный на восток до Прибайкалья.

Годы сборов: 1987, 1994, 1999, 2001, 2005, 2007.

Gnaphosa nigerrima (L. Koch, 1878)

Обычен. Открытые сфагновые болота и сфагновые сосняки с морошкой и багульником. Герпетобионт. Самцы с середины мая по конец июня (71%), а также с третьей декады августа по конец сентября. Самки — в июне и августе.

Средняя ДП₁ — около 9,0 э., максимальная — 19 э. зафиксирована 15.06.96. Средний майский уровень ДП₂ в сфагновых сосняках — 0,8 э. По сфагновым болотам в июне ДП₂ — 4,3 э., осенью — 2,0 э.

В материале 31 самец и 3 самки.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1993, 1994, 1996, 1999.

Haplodrassus cognatus (Westring, 1861)

Редок. 1 самец, 9.06.95, в герпетобии неморального приручьевого ельника по правому берегу р. Пельчужня, кв. 100; 1 самец, 2 самки, 9.06.86, в жилом доме на стационаре Лахта; 1 самка 28.06.87, в травостое сухотравного соснового подростка в Куте Лахты.

Европейско-западносибирский вид.

Haplodrassus moderatus (Kulczynski, 1897)

От редкого до обычного. Луга и примыкающие к ним сильно разреженные участки лесов. Герпетобионт. 1 самка, 19.06.02, в почвенных ловушках на лугу. Остальные особи собраны вручную из-под обломков древесины или валежа в лугах и приграничных опушках леса, в подстилке и за отставшей корой упавших деревьев, под наносами мусора на берегу зал. Лахта. Самая ранняя находка 4 июня, поздняя — 2 августа.

В материале 8 самок, 5 из которых пойманы в июне. В коконе 13 июня было 5 яиц.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1996, 1998, 2001, 2002, 2009.

Haplodrassus signifer (C. L. Koch, 1839)

Обычен. Сосняки разного возраста и влажности, в том числе сфагновые и гари по сосновому мелколесью, а также леса с примесью мелколиственных пород и по их опушкам. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя находка особей обоих полов 21 мая. Самцы активны до середины июля, самки — до середины августа (рис. 4, 7).

В учетном материале средний уровень ДП₁ составил 4,8 э., при максимуме — 12,5 э. в разреженном лесу смешанного типа у дер. Горка 21.05.88 и 30.05.92. Июньский уровень ДП₂ в зеленомошных и лишайниковых сосняках, а также по гарям в сосняках, доходил до 1 э. Вид широкого экологического спектра. Нахождение его в условиях свежей гари не удивительно, поскольку в Центральной Европе он встречается в ксеротермальных условиях песчаных дюн (Bonte, Maelfait, Baert, 2002).

В сборах 34 самца и 19 самок (1:0,6).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1988, 1991, 1996, 1998, 1999, 2003, 2005–2009.

Haplodrassus silvestris (Blackwall, 1833)

1 самец, 12.06.03, на лугу, кв. 61.

Вид с европейским ареалом.

Haplodrassus soerenseni (Strand, 1900)

Обычен. Предпочитает жить в ельниках (около 38% всех собранных особей). На гарях по соснякам и в сосняках-беломошниках собрано около 22% особей. Кроме

того, встречался в зеленомошных и сфагновых сосняках, в сосновых молодняках, в березовых и хвойно-лиственных лесах, в лугах. Герпетобионт. Самая ранняя поимка самца — 20 мая, самки — 30 мая. Около двух третей взрослых пауков отловлено в июне. Кроме того, 1 самка поймана 29.11.94 на снегу в ельнике.

Средняя ДП₁ — около 4,0 э., максимальная — 13 э. зафиксирована 20.06.91 в хвойно-лиственном лесу в кв. 78. Усредненный июньский уровень ДП₂ в березняках был 4 э., в ельниках — 2,4 э., в хвойниках с примесью лиственных пород — около 1 э., по черновым гарям в сосняках — 0,7 э., в профильных зеленомошниках — около 0,5 э., в сфагновых биотопах — 0,2 э. По уровню плотности населения вида в отдельных биотопах наблюдается сходство с карельской популяцией (Целлариус, Шорохов, 1985).

В материале 36 самцов и 11 самок (1:0,3).

Палеаркт. Годы находок: 1986–1988, 1990–1994, 1996, 1999, 2003, 2004, 2007, 2008.

Haplodrassus umbratilis (L. Koch, 1866)

Редок. Обитает в сухотравных сосновых лесах, зеленомошниках с куртинами беломошья и гаревых сосняках с конца мая по конец июня. Герпетобионт. Самая ранняя находка самца — 30 мая, самки — 10 июня. Самая поздняя встреча для обоих полов — 27 июня.

В материале 5 самцов, 5 самок.

Уровень ДП₂ в лишайниковых сосняках, в том числе и на гарях, около 1,3 э.

Европейско-южносибирский вид, встречающийся до Алтая.

Годы сборов: 1987, 1996, 1999, 2004.

Micaria aenea (Thorell, 1871)

1 самец, 20.05.88, в спелом сосняке с включением березы; 2 самца, 21.05.88, там же.

Голаркт.

Micaria fulgens (Walckenaer, 1802)

Редок, порой обычен. Сухие беломошные сосняки и свежие гари в этом биотопе. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя поимка самца — 29 мая, самая поздняя — 8 июля, самки — 10 июня и 11 июля соответственно.

В материале 10 самцов, 5 самок.

Западный палеаркт, найденный до Прибайкалья.

Годы сборов: 1987, 1995, 1996, 1999.

Micaria pulicaria (Sundevall, 1831)

Обычен по сфагновым и зеленомошным соснякам, высокотравным лугам. Реже — в прибрежной зоне и по склонам ручьев, в лишайниковых сосняках, на лесных опушках, вырубках и первичных гарях в сосняках, а также в многопородных лесах. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя находка самца — 7 мая, самая поздняя — 16 августа, самки — 29 мая и 1 августа соответственно. Пик встречаемости самцов в мае, самок — в июле. В смежном регионе с морским климатом отмечен весенний тип размножения у пауков этого вида (Palmgren, 1972).

Средняя ДП₁ по всем изученным биотопам за время наблюдений — около 4 э., максимальная — до 10 э., в разное время и по разным местообитаниям. Средний

уровень ДП₂ по соснякам в мае был около 0,7 э., в июне — 0,4 э. Позже вид в лесах присутствовал в уловах очень редко, а по некошеным лугам ДП₂ в июле составлял около 1,3 э.

В материале 15 самцов и 18 самок (1:1,2).

Циркумголаркт. Годы находок: 1987, 1989–1991, 1993–1995, 1998, 1999, 2003, 2006.

Micaria romana (L. Koch, 1866)

Редок. Лишайниковые редколесные сосняки разных возрастов. Герпетобионт. 1 самец и 1 самка, 19.06.99, в сосновом молодняке, Кут Лахты; 4 самки, 24.06.99, там же; 1 самец, 8.07.87, в беломошнике и 1 самка, 8.07.94, на годовалой гари по сосновому подросту на вырубке, кв. 28.

Вид с европейским ареалом.

Micaria silesiaca (L. Koch, 1875)

1 самец, 8.07.94, на годовалой гари по сосновому молодняку близ мохового болота, кв. 27.

Европейско-сибирский вид, встречающийся до Забайкалья.

Micaria subopaca (Westring, 1861)

Редок. 2 самки найдены в г. Лодейное Поле 1.06.89 и 10.09.90. На поимку двух самок указывается также в материалах П. Пальмгрена из Твярминне (Palmgren, 1972). В континентальной Финляндии обнаружен на стволах деревьев (Koronen et al., 1997).

Вид европейского распространения.

Micaria tripunctata (Holm, 1978)

2 самца на болоте в сосняке-морошнике, кв. 111: 3.06.88 и 5.06.88.

Голаркт.

Sosticus loricatus (L. Koch, 1866)

Редок. 1 самец и 1 самка, 16.08.86, под доской на земле около жилого дома на стационаре Лахта. Остальные особи собраны в 1987 г. в подвале жилого дома сельского типа в г. Лодейное Поле: 1 самец и 1 самка 30 июля и две самки 11 и 23 августа.

Западный палеаркт, неаркт.

Zelotes apricorum (L. Koch, 1876)

1 самец, 22.08.95, в герпетобии зарастающей сосной и елью вырубки, кв. 50, и 1 самка, 7.06.87, в сосняке.

Вид с европейским ареалом.

Zelotes clivicola (L. Koch, 1870)

Обычен. Сфагновые, зеленомошные сосняки, реже — беломошные сосняки, гари в сосняках, иногда по опушкам, зарастающим вырубкам, а также на сфагновых

болотах. Герпетобионт. С середины до конца мая в сфагновых сосняках и на черных гарях (по 33% встреч). В июне-августе редок. Наиболее поздняя находка 23 августа.

Средний уровень ДП₁ около 2,8 э., максимальный — до 6 э. в последних числах мая на сосновой вырубке и 10 э. в сфагновом сосняке.

В материале 23 самца и 1 неполовозрелая самка. Отсутствие в сборах половозрелых самок свидетельствует об их низкой двигательной активности на поверхности.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1991, 1993, 1996, 2003, 2005, 2006, 2008.

Zelotes electus (C. L. Koch, 1839)

Редок. Обитатель сухотравных сосновых редколесий опушечного типа. Отлавливался почвенными ловушками в Куте Лахты, на полянах в приустьевом участке ручья Ваемского, на обсыхающем участке сфагнового соснового мелколесья с середины мая до середины августа.

В материале 5 самцов и 4 самки.

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1989, 1990, 1995, 1999, 2005, 2008.

Zelotes latreillei (Simon, 1878)

Редок. На зарастающих сосняком вырубках, по сфагновому сосновому редколесью, в разреженных, хорошо прогреваемых участках ельников или лесов смешанного типа, по склонам рек и ручьев. Герпетобионт. Активен со второй половины до конца мая. Кроме того, 1 самец найден в июле и 1 — в первой декаде августа. Половина особей отловлена на вырубках, в том числе на свежей гари в этом биотопе.

В материале 6 самцов и 2 самки.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1992–1995, 2004.

Zelotes petrensis (C. L. Koch, 1839)

Обычен. Спелые сосняки лишайникового и зеленомошного типов, в том числе годовалая черная гарь в сосняке-беломошнике. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя встреча самца 6 мая, самая поздняя — 25 августа. Пик встречаемости самцов в мае, самки отлавливались в июне-июле.

Средний уровень ДП₁ около 4 э., максимальный — до 10 э. в зеленомошных сосняках. Средний уровень ДП₂ по беломошникам около 1,5 э., по зеленомошникам — около 0,4 э.

В материале 16 самцов и 4 самки (1 : 0,25).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1994–1996, 2004, 2006.

Zelotes subterraneus (C. L. Koch, 1833)

Обычен. Спелые лишайниковые и зеленомошные сосняки, в том числе свежие гари в этих биотопах, ельник-кисличник. Иногда встречался на вырубках и опушках, а также по кочкам с долгомошником на сфагновых болотах и в сфагновом сосновом мелколесье. Герпетобионт. Май-июль. Самая ранняя находка самца 9 мая,

самая поздняя — 22 июля, самки — 11 мая и 28 июля соответственно. Кроме того, одна самка найдена 6.09.93 на сосновой вырубке в древесине гнилого пня, где она, по-видимому, устроилась на зимовку. 73% самцов пойманы в мае. Пик встречаемости самок в июле. Весенне-летний фенотип отмечен для островной популяции вида (Palmgren, 1972).

В материале 16 самцов и 15 самок (1:1).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1991, 1993, 1994, 1996, 2000, 2003, 2005, 2006, 2008, 2009.

Семейство Hahniidae

Antistea elegans (Blackwall, 1841)

Обычен. Луга, сфагновые болота и разреженные сфагновые сосняки, по заболоченным или очень влажным участкам в мелколиственных лесах, на местах недавно спущенных, зарастающих травами бобровых разливов и влажным берегам водоемов. Герпетобионт. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца — 10 июля, самки — 16 мая. Около 90% самцов встречено в августе–сентябре (рис. 4, 8). Самая поздняя поимка обоих полов этого вида — 30 сентября.

Самки осенью скрытны и в сборах немногочисленны. Так же ведут они себя и с мая по середину июля, после чего не встречаются до третьей декады августа. Количество самцов в осенних сборах в девять раз превышает количество самок. Неполовозрелые особи отлавливались чрезвычайно редко, проводя, видимо, все время во мху.

Судя по характеру встречаемости особей разных полов, в изучавшихся условиях зимуют оплодотворенные самки этого вида, которые затем доживают до середины теплого времени года. Во второй половине года происходит последняя линька субимаго обоих полов, и осенью популяция обновляется полихронными самками и монохронными самцами.

В материале 70 самцов и 27 самок (1:0,4).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1989, 1991, 1993–1996, 1999, 2000, 2002, 2008.

Cryphoeca silvicola (C. L. Koch, 1834)

Обычен. Незаболоченные леса. Герпетобионт. В подстилке, а также на коре, на валеже или сухих нижних ветвях деревьев. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца — 7 мая, самая поздняя, осенняя — 2 сентября. В летние месяцы самцы не встречались. Самки собраны в июне–июле, а 1 — 12.01.05 на снегу в разнопородном лесу.

В сборах 6 самцов и 6 самок.

Палеаркт.

Годы сборов: 1990, 1993, 1996, 1997, 2003, 2005, 2007.

Hahnia nava (Blackwall, 1841)

Редок. 3 самки: 7.05.96, в герпетобии сосняка-белошника, кв. 43; 30.06.02, на земле под травяной ветошью на надпойменном лугу, кв. 61; 11.08.87, на земле в

гнилой древесине в сосняке-зеленомошнике, кв. 51. Ксеротерм. В южной Финляндии обнаружен в клочках травы по каменистым островкам Балтики (Palmgren, 1972), а в Центральной Европе найден в песчаных дюнах (Bonte et al., 2002).

Палеаркт.

Hahnia ononidum (Simon, 1875)

1 самка, 23.06.96, в сфагнуме, сосняк багульниковый, кв. 77. Вид обычен по черничникам южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Транспалеаркт — западный неаркт.

Hahnia pusilla (C. L. Koch, 1841)

Обычен. Незаболоченные хвойные и мелколиственные леса и лесные опушки. Герпетобионт. В подстилке, в опаде, во мху. На островках в южной Финляндии, напротив, обитает лишь по заболоченным участкам с зарослями багульника (Palmgren, 1972). Апрель–июль. Самая ранняя находка представителей обоих полов 11–12 апреля, по проталинам у кромки тающего снега, самая поздняя — 16 июля.

Средний уровень ДП₁ по лесам в июне-июле около 5,5 э., а ДП₂ в июне в ельниках и лишайниковых сосняках был около 0,6 э.

В сборах 40 самцов и 26 самок (1 : 0,65). Возможно, в ночное время перемещается на деревья: в Финляндии отлавливался ловушками, установленными на ветвях дубов в 3–6 м над землей (Коропен et al., 1997).

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1986, 1990, 1994, 1996, 2004–2008.

Семейство Linyphiidae

Abacoproeces saltuum (L. Koch, 1872)

Редок. Найден в хвойнолиственном лесу и на его сухотравной опушке на надпойменной террасе в устье ручья. Ваемского, а также на приграничной полосе ивняков вдоль широкого песчаного пляжа Ладоги. Май–июль. В герпетобии. Самая ранняя находка 29 мая, самая поздняя — 19 июля. На мелких островках южной Финляндии также встречался по сухим прибрежным соснячкам на песках и на сухотравных скалах (Palmgren, 1972). Летний фенотип у этого вида отмечен также в дубравах Восточной Европы (Esjunin et al., 1994).

В материале 9 самцов, 3 самки.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 2006–2008 гг.

Agyreta cauta (O. P.-Cambridge, 1902)

Обычен. Преимущественно в хвойных лесах. Герпетобионт. Май–август. Самцы — до середины июля, самки — с конца мая по август.

Средний уровень ДП₁ около 6,5 э., а максимальный — более 30 э. был 18.06.89 в сфагновом сосняке, кв. 115. На островах южной Финляндии этому виду присущ весенне-летний фенотип (Palmgren, 1972).

В материале 37 самцов, 23 самки (1:0,6).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1989–1992, 1998, 1999, 2003–2005, 2008 гг.

Agyneta conigera (O. P.-Cambridge, 1863)

Обычен. Хвойные леса, в том числе заболоченные. Найден также на десятилетней, поросшей куртинами брусники гари в спелом сосняке и в хвойном лесу с участием мелколиственных пород. Герпетобионт. Июнь–август. Самцы — с начала июня до середины июля, самки — в июле–августе.

В сборах 43 самца, 15 самок (1:0,3), все отловлены почвенными ловушками. При разборе почвенных проб в сборах преобладают самки: соотношение полов в материале из Твярминне 1:6 (Palmgren, 1972).

Палеаркт. Годы находок: 1987–1992, 2000, 2004–2006, 2008.

Agyneta innotabilis (O. P.-Cambridge, 1863)

1 самка, 12.08.92, в травостое ельника-черничника, кв. 88. В близлежащем регионе тоже обитает по старым ельникам (Palmgren, 1972), а кроме того, найден на дубах (Koronen et al., 1997).

Европейский ареал.

Agyneta olivacea (Emerton, 1882)

Обычен. Преимущественно в сфагновых сосняках. Герпетобионт. Июнь–июль.

В материале 8 самцов, 3 самки.

Циркумголарктический вид. Годы находок: 1989, 2001, 2004–2006, 2009.

Agyneta ramosa (Jackson, 1912)

Обычен, в некоторые периоды редок. Ольшаники и их опушки, влажные, но не заболоченные сосняки с включением лиственных пород и хорошо развитым нижним ярусом растительности. Герпетобионт, иногда обнаруживаемый на травянистых растениях. Май–август. Около 80% особей собрано в июне. Самая ранняя встреча особей обоих полов 23 мая. Самая поздняя поимка самца 22 июня, самки — 1 августа.

Уровень ДП₁ в сероолишаниковом перелеске на берегу зал. Лахта в июне 1990 г. был 8 э., а ДП₂ — 3,2 э.

В материале 35 самцов и 2 самки.

Европейско-западносибирский вид.

Годы сборов: 1990, 1991, 1993, 1995, 1999, 2005–2008.

Agyneta subtilis (O. P.-Cambridge, 1863)

Многочислен. Спелые леса. Часто обитает по ельникам и незаболоченным соснякам, реже — в открытых сфагновых биотопах или вдоль лесных опушек и на зарастающих сосняком вырубках, а также в хвойно-лиственных лесах. Предпочитаемый биотоп — лишайниковые сосняки (44% особей в сборах). Преимущественный герпетобионт. В травостое редок: только 3 самки, собранные 31.05.96 кошением с растительности в сухотравном сосняке с плешинами беломошья. Май–октябрь. Самая

ранняя поимка самца 25 мая, самая поздняя 12 августа, самки — 31 мая и 7 октября соответственно. Пик встречаемости обоих полов в июне (рис. 6, 1). В южной Финляндии также отмечен весенне-летний фенотип у этого вида (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ около 10 э. Июньский уровень ДП₂ в сосняке-беломошнике — 6,5 э. В ельниках в июне ДП₂ был 4,4 э., в сосняках-зеленомошниках — 2,5 э. Распределение материала по годам неравномерно (рис. 5, 3). В среднем численность отличается хорошо выраженным положительным пиком каждые 5 лет. Климатической зависимости для численности вида установить не удалось.

В сборах 122 самца, 23 самки (1:0,2). При сборах методом разбора почвенных проб П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) отлавливал преимущественно самок, и в его материале соотношение полов у этого вида 1:30.

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1986–1988, 1990–1993, 1995–2001, 2003–2008.

Allomengea scopigera (Grube, 1889)

Многочислен. Надпойменные луга, лесные опушки и приопушечные участки разреженных мелколиственных и хвойно-лиственных лесов, прибрежные сероольшаники, обширные поляны и зарастающие травами места бывших бобровых разливов. В подобных биотопах вид обнаружен в Финляндии (Palmgren, 1972, 1975), где отдает предпочтение прибрежным ольшаникам или влажным березнякам, очень редко встречаясь также по опушкам хвойных биотопов. На Урале, напротив, многочислен в пихтово-еловых лесах (Есюнин и др., 2001). Герпетобионт. На растениях никогда не встречался. Июнь-сентябрь. В июне единично. Самая ранняя находка представителей обоих полов на лугу 10 июня, самая поздняя — 25 сентября. Численность нарастает постепенно, достигая максимума в августе (рис. 6, 2).

ДП₁ взрослого населения в среднем 34,4 э., при максимуме — 385 э. на скошенном лугу и 200 э. — на некошеном, 23.08.88. На непокосных лугах в урочище Лахта ДП₂ в августе была около 22,5 э., а в сентябре — 58 э. В мелколиственных перелесках сентябрьский уровень ДП₂ достигал 18 э. Личинки разного возраста встречались в сборе с конца июня и в июле. Ведет сумеречный образ жизни, активно передвигаясь по поверхности почвы.

В материале 146 самцов и 246 самок. Соотношение полов 1:1,7.

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1992, 1994, 1995, 1997.

Allomengea vidua (L. Koch, 1879)

Редок в открытых биотопах и на полянах. Герпетобионт. Август–сентябрь. Только 1 экземпляр пойман в июне.

На месте бобрового разлива в ельнике в верхнем течении р. Пельчужня через год после спуска воды, в конце августа — начале сентября 1995 г. ДП₁ доходила до 8 э. Августовский уровень ДП₂ в лугах был 0,8 э. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) указывает на обитание этого вида на побережье Финского залива во мху открытых болот и реже — на влажных лугах.

В материале 6 самцов, 6 самок.

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1989, 1993, 1995, 1999, 2009.

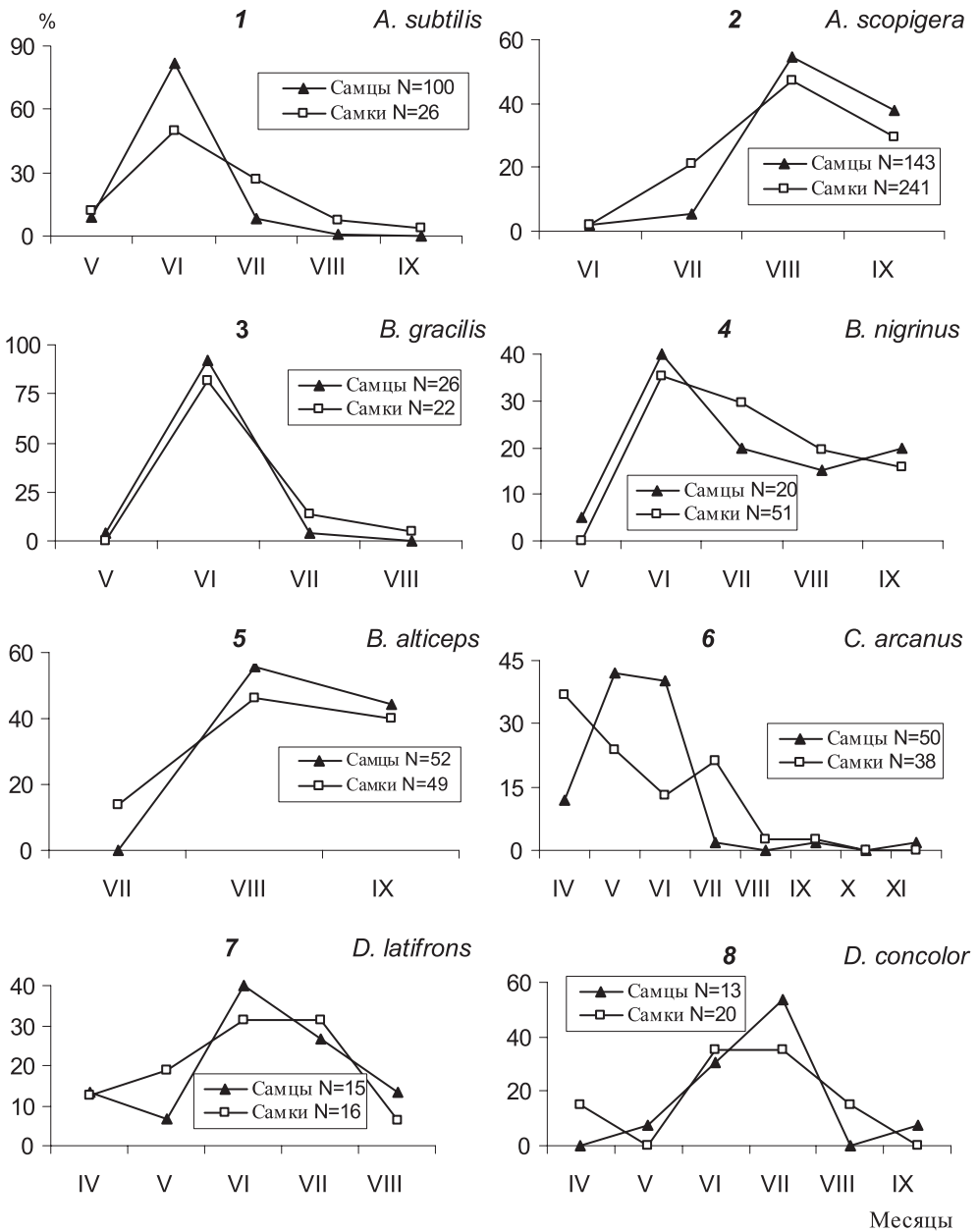


Рис. 6. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Anguliphantes angulipalpis (Westring, 1851)

Lepthyphantes angulipalpis (Westring, 1851)

В материале 2 самки: 17.04.95, на проталине в сосняке с елью по правому берегу р. Свирь против г. Лодейное Поле и 31.05.98, в герпетобии лишайникового сосняка в Куте Лахты. Западнее, в южной Финляндии, это всюду редкий эвритоп, с пиком встречаемости в летнее время (Palmgren, 1972).

Западный палеаркт.

Aphileta misera (O. P.-Cambridge, 1882)

1 самец, 10.07.91, около дома на стационаре Лахта; 1 самец, 2 самки, 12.07.93, среди гнилых бревен близ берега залива Лахта, кв. 77; 1 самка, 18.08.98, в криво-лесном березовом мелколесье по краю сфагнового болота, кв. 60; 1 самка, 29.11.94, в прибрежном чернолесье на снегу. Довольно обычен на побережье Финского залива (Palmgren, 1972), где ему присущ главным образом весенне-летний фенотип.

Палеаркт.

Araeoncus crassiceps (Westring, 1861)

Редок. Луга, травяно-сфагновые биотопы, в том числе с сосновым редколесьем. Найдены также в сухотравном сосняке и разнопородном лесу. Только три особи отловлены в травостое, остальные найдены в герпетобии. Оба яруса обитания посещались как самцами, так и самками. 2 самца и 7 самок обнаружены под мусором на открытой литорали зал. Лахта. Апрель–июль. Самая ранняя поимка самца 21 апреля на проталине в лесу, самая поздняя — 20 июня, самки — 17 мая и 12 июля соответственно.

В материале 7 самцов, 13 самок (1 : 1,85).

Европейско-сибирский вид.

Годы сборов: 1988, 1989, 1994, 1996, 2004, 2006.

Araeoncus humilis (Blackwall, 1841)

Редок. Влажные луга и сфагновые болота. В герпетобии и травостоях. В имеющемся материале 6 самок: по 1 экземпляру, 15.06.96, на сфагновом болоте, и 24.06.99, на открытом заболоченном участке берега залива в Куте Лахты, по 2 экземпляра 4.07.88 и 26.07.89, в разнотравно-высокотравных лугах. Один паук отловлен сачком, остальные почвенными ловушками.

Вид с европейским ареалом.

Bathypantes approximatus (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. 1 самец, 9.06.86, во дворе жилого дома в г. Лодейное Поле; 1 самка, 13.05.87, в герпетобии луга, кв. 61; 1 самка, 22.05.95, в травостое луга, там же; 1 самка, 24.07.95, в почвенной ловушке на месте бывшего бобрового разлива среди ельника, кв. 100.

Западный палеаркт.

Bathyphantes gracilis (Blackwall, 1841)

Обычен. Увлажненные леса, а также их опушки и прилегающие участки лугов или места обсохших бобровых разливов. Обитатель герпетобия. Только один самец отловлен сачком в травостое приручьевого ельника в кв. 94. Май–июль. Самцы — с третьей декады мая по первую декаду июля, самки — с июня по август. Более 90% самцов и 80% самок отловлено в июне (рис. 6, 3). В условиях морского климата у берегов Финского залива встречается также с весны по осень, но с нарастанием численности к августу (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ около 8,5 э., а максимальная ДП₁ — более 50 э. отмечена 28.06.88 в хвойном лесу с участием березы близ дер. Горка. Средний июньский уровень ДП₂ наиболее высок в высокотравных лугах и по лесным опушкам — около 5 э., в лесах смешанного типа — 2,8 э., в зеленомошных сосняках — 0,5 э., в ельнике-черничнике — 0,4 э. Вид способен сохранять высокую численность также на полях (Janssens, De Clerco, 1986).

Всего в материале 32 самца и 23 самки (1:0,7).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1990, 1995, 1997, 1999, 2000, 2005, 2007, 2008.

Bathyphantes nigrinus (Westring, 1851)

Обычен, иногда многочислен. Населяет преимущественно мелколиственные или хвойные леса, в особенности ельники с включением лиственных пород, а кроме того, их опушки и прилегающие участки лугов. Вид широкой приспособляемости. Обитает в герпетобии, в гнилой древесине, на коре и ветвях деревьев, в травянисто-кустарничковом ярусе. Май–сентябрь, декабрь. Самая ранняя поимка самца была 1 мая, самая поздняя в теплое время года — 17 сентября, самки — 4 июня и 3 сентября соответственно. Оба пола эврихронны, при пике встречаемости в июне, когда отловлено примерно по 40% самцов и самок (рис. 6, 4). Вторичное нарастание численности происходило к осени, а отдельные особи отмечались по снегу до конца декабря. Очень похожая фенология вида указана для островных условий в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ составил 5,1 э., при максимуме 18,8 э. 10.06.95 в хвойнике с участием лиственных пород. Уровень ДП₂ по лесам и опушкам в июне был около 1,4 э. В июле вид отлавливался почвенными ловушками только в двух биотопах: в осинниках, где его ДП₂ была около 2 э., и в хвойно-лиственном лесу — 0,6 э. В августе–сентябре в герпетобии не представлен.

Количество имаго, собранных кошением, в два раза превышало таковое при сборах почвенными ловушками. В мае в травостоях попадались только нимфы. Взрослые особи обоих полов в сборах довольно равномерно распределились по месяцам с июня по август. Средняя плотность населения в травостоях была около 1,9 э., а максимальная — 8 э. отмечена 3.09.97 в разреженном бобрами старом надпойменном осиннике по левобережью ручья Часовенского.

24.08.05 в траве на открытой песчаной литорали Ладожского озера на второй день после сильного шторма, двое суток заливавшего весь берег волнами, в 50 м от супралиторальной полосы кустарников найдена взрослая самка этого вида. Такой факт может свидетельствовать либо о способности к быстрому расселению, либо о возможности переживания наводнения в воздушных полостях под наносами мусора на литорали, как это характерно для *Erigone atra*.

В материале 25 самцов и 62 самки (1:2,5). В сборах из герпетобия соотношение полов 1 : 1,5, а из хортобия — 1 : 3,2. По данным П. Пальмгрена (Palmgren, 1972), соотношение полов среди взрослых особей примерно такое же — 1 : 2,2.

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Bathyphantes parvulus (Westring, 1851)

Обычен. Леса всех типов, с предпочтением черничников. Герпетобионт. Май–август. Самцы монохронны, с конца мая по июнь, самки — с начала июня по вторую декаду августа. При этом более половины всех самок отловлено в июле. В южной Финляндии этот вид чаще встречался по сухим луговинам в течение всех теплых сезонов года, с падением численности в середине лета (Palmgren, 1972).

Средняя ДП₁ — 5,7 э., а максимум ДП₁ — 13,3 э зафиксирован 8.07.97 в зеленомошном сосняке. 21.06.97 и 9.07.01 здесь же отмечался уровень динамической плотности, равный 12,5 э. Средняя июньская ДП₂, когда в сборах присутствовали взрослые особи обоих полов, составила в неморальных ельниках, сосняках зеленомошного типа и надпойменных мелколиственных лесах с хорошо развитым черничником 2,7–3,1 э. Максимальная ДП₂ — 3,5 э. наблюдаясь в июне по опушкам ольшаников. В остальных лесах уровень ДП₂ был в среднем около 0,5 э.

В материале 8 самцов и 46 самок (1:5,7).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989–1995, 1997–1999, 2001, 2005.

Bolyphantes alticeps (Sundevall, 1832)

Обычен по влажным лесам с хорошо развитым травянисто-кустарничковым ярусом и в открытых биотопах. На кустарничках может жить даже посреди сфагнового болота. Встречается и в эпигейном слое. Самцы — с начала августа до октября, самки — со второй декады июля (самая ранняя находка взрослой особи — 12 июля) по ноябрь. Пик встречаемости представителей обоих полов в августе (рис. 6, 5). Для островов Финского залива (Palmgren, 1972) отмечен осенний тип активности у этого вида. Не типичный для герпетобия вид, обитающий обычно в травостое. Начинает попадать в почвенные ловушки в лиственных и хвойно-лиственных лесах с наступлением осенних похолоданий, когда эти пауки вынуждены прятаться на ночь в подстилку.

Средний уровень плотности — 4,2 э. Максимальные значения плотности были 26.08.90 в березняке — 23 э. и 11.08.95 в неморальном ельнике — 20 э.

Графическое распределение объемов материала по месяцам базируется на данных как учетных, так и ручных сборов, включая почти всех пойманных пауков данного вида. Поэтому сведения по уровню плотности могут не совпадать с графической тенденцией сезонного распределения отдельных категорий населения, что хорошо заметно на примере *B. alticeps*. Вид продолжает встречаться в герпетобии и после наступления осенних заморозков, в октябре, а затем и на снегу в ноябре.

В материале 56 самцов, 56 самок (1:1). В растительном ярусе найдено 76% самцов и 88% самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1988–1997, 2001, 2004–2006.

Bolyphantes crucifer (Menge, 1866)

Редок. В разреженных лишайниковых сосняках на подросте сосны, ели, березы. 1 самец, 1 самка, 25.08.95, в Куте Лахты; 1 самец, 6.09.94, кв. 78; 1 самка, 20.06.96, кв. 43. В южной Финляндии отмечена осенне-зимняя активность (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Bolyphantes index (Thorell, 1856)

Bolephthyphantes index (Thorell, 1856)

2 самца отловлены 28.03.93 с поверхности снега в сосняке. Единственная самка из Твярминне (Palmgren, 1972) также найдена поздней осенью в слое сфагнома багульникового биотопа.

Палеаркт.

Bolyphantes luteolus (Blackwall, 1833)

Обычен. По суходольным лугам и неувлажненным разреженным участкам прилегающих лесов. Чаще селится в травостоях, чем в герпетобии. Самки отлавливались в траве и на кустах (72% особей). Активен с июля по ноябрь и единично в мае (1 самка, 15 мая, у жилого дома в г. Лодейное Поле). Самая ранняя летняя встреча — 20 июля, самая поздняя осенняя — 24 сентября. Пик встречаемости самок в августе — около 65% летне-осенних встреч. 1 самка найдена 16.11.95 на снегу в сосняке. Летне-осенний фенотип с постепенным нарастанием количества самцов отмечен вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Плотность взрослого населения в нижнем ярусе растительности довольно выровнена, в среднем около 1,3 э. Максимальное значение ее мало отличалось от среднего: 2 э. в июле-августе в березняках и в августе-сентябре в ельниках.

В материале 2 самца (31.07.89, в травостое березняка и 24.09.86, в подстилке хвойного леса с участием лиственных пород) и 20 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1988–1993, 1995, 1999, 2001, 2002.

Centromerita bicolor (Blackwall, 1833)

Редок. 1 самец, 15.01.07, на снегу в смешанном лесу; 1 самец, 2 самки, 9.12.93, на снегу переходного болота; 1 самец, 14.12.05, на снегу в сосняке; 1 самка, 29.07.92, в герпетобии сфагнового ельника с куртинами черничника, кв. 88; 2 самки, 23.09.86, в герпетобии надпойменного луга. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) отмечает у этого вида преимущественно весенний феноцикл, с новым появлением самцов поздней осенью.

Голаркт, но при этом не найден в Сибири.

Centromerita concinna (Thorell, 1875)

1 самец, 16.11.95, на снегу в сосняке. Зимующие взрослые пауки найдены в Йоркшире (Sudd, 1972). В южной Финляндии этот вид довольно обычен осенью по незаболоченным прибрежным соснякам Финского залива (Palmgren, 1972).

Вид европейского ареала.

Centromerus arcanus (O.P.-Cambridge, 1873)

Обычен в хвойных и хвойно-лиственных лесах. Герпетобионт. Обитает в подстилке, моховом слое, под корой на сухостое и валеже, в гнилой древесине. Апрель–ноябрь. Самая ранняя находка пауков обоих полов — 11 апреля, самая поздняя осенняя для самцов — 7 сентября, для самок — 18 сентября. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) указывает на высокую весеннюю активность обоих полов этого вида.

Самцы одинаково часто встречались как в ловушках, так и в ручных сборах, тогда как самки в почвенные ловушки попадались очень редко. Самки были активнее всего в апреле, а самцы — в июне (рис. 6, б). В июньских сборах более 90% всех самцов поймано ловушками. В апреле активен на проталинах близ кромки снега. Зимой 1 самец встречен 22 ноября на снегу в сосняке.

В учетных сборах фигурирует в майско-июньском материале. Среднее значение ДП₁ по изучавшимся биотопам около 5,2 э. При этом в ельниках в мае около 5,7 э., что выше уровня майской плотности населения вида в этом биотопе для Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985), в июне — до 10 э.; в хвойно-лиственном лесу в июне — 5 э.; в сфагновом сосняке в мае–июне — 2,5 э.; в сосняках-зеленомошниках в июне — до 15 э. Средний уровень ДП₂ около 0,9 э., при этом в ельниках — 1,4 э., в лесах смешанного типа — 0,5 э., в сфагновых сосняках — около 0,3, в зеленомошных — 2,3 э.

В материале 67 самцов, 39 самок (1 : 0,6).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990–1999, 2002, 2004–2007.

Centromerus incilium (L. Koch, 1881)

Обычен. Сухотравные сосняки и ельники-кисличники. Герпетобионт. Активен весной. Самая ранняя находка самца была 28 марта, на снегу, самая поздняя — 31 мая, самки — 11 мая и 30 июня соответственно. Почвенными ловушками отлавливался в мае. В это время условия обитания на почве в обоих указанных для вида биотопах довольно схожи: в сосняках голый опад и лишайники еще влажны после схода снега, а в ельниках не успел разрастись травостой. Найден также на черной годовалой гари в беломошнике, где на 100 лс. отловлено 2 экз. В Финляндии это вид преимущественной зимней активности (Palmgren, 1972, 1975).

В естественных сухотравных сосняках ДП₁ достигала 9 э., а в ельниках — до 13 э. В мае уровень ДП₂ в ельнике-кисличнике — 2 э., в сосняках — 3,5 э. С июня переставал встречаться в ловушках, но в прочих сборах самки обнаруживались до конца июня.

В материале 14 самцов, 6 самок (1 : 0,4).

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1986, 1993, 1994, 1996, 2002.

Centromerus sylvaticus (Blackwall, 1841)

Обычен или редок. По влажным или заболоченным участкам хвойных и разнопорodных лесов, включая сфагновые сосняки и прилегающие к ним участки моховых болот с кочарником. Герпетобионт. Апрель–июнь, сентябрь. Вид преимущественно осенней активности. В собранном материале первые самцы осенней генерации отмечаются с 1 сентября, самки — с 6 сентября. Зимуют взрослые особи. Весной пауки активны уже на первых апрельских проталинах. Затем самцы встречаются до конца

мая, самки — до середины июня. На островах Финского залива отмечена преимущественная летняя активность самцов (Palmgren, 1972), а в Англии преимущественно зимняя (Sudd, 1972).

В мае, а также в сентябре уровень ДП₁ в сосняках был 2–5 э., осенью в лесах смешанного типа — около 12 э. Наиболее высокая ДП₁ — 45 э. зафиксирована 10.10.92 в сфагновом ельнике. Сентябрьское значение ДП₂ в лишайниковых сосняках — около 1 э., в хвойно-лиственном лесу — 0,7 э., в сфагновых сосняках — около 0,5 э.

В коллекционном материале 18 самцов, 6 самок (1 : 0,3).

Голаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1992–1996.

Ceratinella brevipes (Westring, 1851)

Редок. На влажных лесных полянах и заболоченных опушках. В материале 4 самки: 23.05.95, под травяной ветошью на опушке хвойно-лиственного леса; 16.06.00, в слое сфагнума сильно заболоченной, поросшей березами опушки приручьего ельника, кв. 79; 2.07.87, в герпетобии надпойменного, местами заболоченного луга; 18.07.92, на кустарничках в сфагновом сосняке с плешинами лишайников на лесной гриве среди болот. Приуроченность вида к очень сырým местообитаниям отмечена в Тварминне, южная Финляндия (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Ceratinella brevis (Wider, 1834)

Обычен. Луга, лесные опушки, сосновые леса, в том числе на черной гари, сосняки с участием мелколиственных пород, осинники, граничащие с сосняками. Избегает переувлажненных биотопов и ельников. Встречался как в сборах с травостоя, так и в почвенных ловушках. Апрель–август. Представители обоих полов появляются на первых проталинах в лесу уже со второй декады апреля. В мае самцы интенсивно отлавливались почвенными ловушками на черной годовой гари в сосняке-беломошнике. Пауки обоих полов в небольших количествах встречались в осветленных лесах до середины августа. В южной Финляндии отмечался в течение всего вегетационного периода как избегающий темных лесов эвритоп (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ весенне-летнего периода в герпетобии — около 4,5 э. Июньский уровень ДП₂ в приопушечных участках лугов — около 0,6 э., а на гари в сосняке в мае — около 3,5 э.

С середины июня до третьей декады июля самки отлавливались с плотностью 1 э. в травяно-кустарничковом ярусе по соснякам и смешанным лесам, а в августе их можно было найти лишь в лесной подстилке или гнилой древесине.

В собранном материале 12 самцов и 17 самок (1 : 1,4).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1990–1994, 1996, 1998, 2002, 2005, 2006, 2008.

Ceratinella major Kulczynski, 1894

1 самка, 1.08.91, в травостое разнопородного леса по правобережью зал. Лахта. Вид европейского распространения.

Ceratinella scabrosa (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. В герпетобии осинников или других лесов с включением осины. Самцы отлавливались в июне, 1 самка найдена 23.07.92 в подстилке осинника. В островной южной Финляндии обитает по прибрежным ольшаникам и зарослям орешника (Palmgren, 1972). В дубравах Восточной Европы отмечен как полисезонный вид (Espinin et al., 1994).

В материале 10 самцов и 1 самка.

Палеаркт.

Годы сборов: 1992, 1995, 1997, 2000–2006.

Cnephalocotes obscurus (Blackwall, 1834)

Обычен в герпетобии лугов и по лесным опушкам. Иногда по окраинам ельников и в светлых сосняках. На растительности редок. С конца апреля по конец сентября. Самая ранняя встреча самца была 30 апреля, самая поздняя — 30 сентября, самки — 12 мая и 13 августа соответственно, при наиболее высоком уровне встречаемости в июле. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) отмечает довольно равномерное распределение отловленных особей по теплым сезонам года в Твярминне.

Средний уровень ДП₁ за наблюдаемое время — около 5,8 э., а в июле ДП₂ в лугах — около 1,0 э. Кошением добыто 2 паука: 1 самец, 12.06.03, на надпойменном лугу по правобережью ручья Часовенского и 1 самка, 12.05.96, в сосняке-голубичнике.

В материале 9 самцов и 8 самок (1:1).

Голаркт.

Годы сборов: 1987–1989, 1992, 1993, 1996, 2003, 2005.

Dicymbium nigrum (Blackwall, 1834)

Редок. Луга, поляны, приопушечная часть зеленомошного сосняка. Найден только в подстилке. Апрель–июль. Самцы — с конца апреля по середину мая, самки — с начала июня по июль. Кроме того, 1 самка отловлена 23.11.90 на снегу лесной опушки близ кордона Горка. В южной Финляндии характерен летне-осенний фенотип у этого вида (Palmgren, 1972).

В материале 4 самца, 7 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1990, 2005, 2007, 2008.

Dicymbium tibiale (Blackwall, 1836)

Обычен. В герпетобии мелколиственных и хвойно-лиственных лесов, сосняков зеленомошного типа и ельников с апреля по август. Кроме того, 2 самки отловлены сачком в травостое переходного мохового болота 15.06.87, когда болота были сплошь залиты водой, при этом над водой возвышались только листья осок и кустарнички на кочках. Весной самцы появлялись на проталинах с третьей декады апреля. Последняя поимка особей обоих полов в начале августа.

Средний уровень ДП₁ за время наблюдений — около 3,2 э.

В собранном материале 14 самцов, 4 самки. При сборах методом разбора почвенных проб (Palmgren, 1972) количество самцов в коллекции, напротив, оказалось в четыре раза меньше, чем самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990–1995, 1997, 2001, 2005.

Diplocentria bidentata (Emerton, 1882)

Редок. Зеленомошныи сосняки с включением ели и березы, мелколиственные леса. Герпетобионт. На первых проталинах в сосняке оба пола представлены с середины апреля. Последняя встреча в сезоне — 8 июля. Для южной Финляндии отмечен осенний фенотип активности (Palmgren, 1972).

В материале 5 самцов, 6 самок.

Циркумголарктический вид.

Годы сборов: 1989, 1994, 1995, 1997.

Diplocentria rectangulata (Emerton, 1915)

Microcentria pusilla Schenkel, 1925

1 самец, 12.07.88, в травостое сосняка-черничника, кв. 107.

Голарктический бореальный вид.

Diplocephalus connatus (Bertkau, 1889)

1 самка, 28.06.87, на вереске в сосняке.

Западный палеаркт.

Diplocephalus cristatus (Blackwall, 1833)

1 самка, 31.07.87, во дворе дома сельского типа в г. Лодейное Поле.

Распространен в Европе, найден в Неарктике и Новой Зеландии.

Diplocephalus latifrons (O. P.-Cambridge, 1863)

Обычен во влажных, но не заболоченных лесах и по опушкам. Чаше в ельниках, очень редко в сосняках. Герпетобионт. Апрель-август. С середины апреля пауки активны на первых проталинах в лесах. Пик встречаемости пауков обоих полов в июне-июле (рис. 6, 7). Последние находки в конце августа. В дубравах Восточной Европы отмечена полисезонность вида для теплого времени года (Esjunin et al., 1994).

В конце апреля 1990 г. ДП₁ в сероольшанике была около 6 э., а в июне — около 4,5 э. Летняя ДП₁ в березняках доходила до 7 э., а по ельникам — до 5 э. Июньско-июльский уровень ДП₂ в ельниках и по березнякам был в пределах 2,5–2,7 э. В онежском регионе этот вид был одним из доминантов в снытево-кисличном ельнике (Кудряшева, 1987).

В весенне-летний период пауки прячутся в щелях коры на живых стволах и под отставшей мертвой корой, на мшистых комлях как живых, так и упавших деревьев. Зимой также можно найти их под корой деревьев.

В материале 17 самцов, 19 самок (1 : 1,1).

Европейский ареал.

Годы сборов: 1990–1995, 1997, 2000, 2002, 2007, 2008.

Diplocephalus picinus (Blackwall, 1833)

Обычен. В старых ельниках, осинниках и по их опушкам, загущенных подростом ели и лиственных пород. Герпетобионт, но может быть найден на нижних ветвях елей. Май–август. Самцы в собранном материале датированы 1–16 июня, самки — с 22 мая по 16 августа, с пиком встречаемости в середине июня. В условиях морского климата южной Финляндии плотность популяции не меняется в течение всего весенне-осеннего периода (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ около 7 э. В июне по зарастающим древесным подростом опушкам ольшаников и ельников уровень ДП₂ достигал, в среднем, 4,7 э.

В коллекционном материале 6 самцов, 11 самок (1 : 1,8).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1986, 1990, 1993, 1995, 1997, 2000.

Diplostyla concolor (Wider, 1834)

Обычен. Осветленные места ельников, разреженные березняками и осинниками, хвойно-лиственные леса, опушки этих лесов и прилегающие участки лугов, а также открытые песчаные пляжи. Обитатель подстилки в лесах, часто прячется в гнилой древесине, под корой, под наносами плавника на песчаных пляжах и в прочих укрытиях. В вечернее время может посещать травостой. Основная часть особей отловлена почвенными ловушками или собрана вручную из укрытий.

В апреле, когда в лесах появляются проталины, взрослые самки активны у кромки снега в травяной ветоши или под корой старых пней и древесного валежа. Наиболее ранняя находка — 8 апреля. Пик встречаемости представителей обоих полов приходился на июль (рис. 6, 8), после чего взрослые самки попадались еще и в августе, а самец был найден только однажды в ноябре на снегу. Сквозная сезонная активность, с летним понижением обилия, отмечена для вида в более западной части ареала (Palmgren, 1972).

Средняя ДП₁ составила около 5 э. В июле максимальная ДП₁ — 8 э. отмечена в разреженном бобрами старом осиннике, в неморальном ельнике — около 6 э., а в хвойно-лиственном лесу с сильно развитым травянистым ярусом — 2,7 э. Средний июльский уровень ДП₂ в лесах — 1,5–1,7 э.

В имеющемся материале 14 самцов и 27 самок (1 : 1,9).

Западный палеаркт—неаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1998, 2004–2008.

Dismodicus bifrons (Blackwall, 1841)

Редок. Луга, сфагновые кочкарники по соснякам и ельникам. В таких же биотопах отмечался на восточной окраине своего ареала в Средней Сибири (Еськов, 1988), а западнее, в южной Финляндии (Palmgren, 1972), найден только на сырых лугах. По открытым биотопам держится в герпетобии, в лесах — в нижнем ярусе растительности. Май–июль. Самцы активны в течение месяца с середины мая, самки — с середины июня по начало июля.

Всего в материале 7 самцов и 5 самок.

Транспалеаркт.

Dismodicus elevatus (C. L. Koch, 1838)

Обычен. Леса с хорошо развитым хвойным подростом и травостоем, заросли вереска, голубики или черники, а также переходные сфагновые болота, луга и берега водоемов. Почвенными ловушками отлавливался редко. Держится преимущественно в растительном ярусе, часто на нижних ветвях густых елей. Изредка можно обнаружить в укрытиях под корой усохших сосен или под береговыми наносами. Май–август. Первая весенняя встреча — 31 мая, последняя летняя — 7 августа. Пик встречаемости пауков обоих полов в июне (по две трети отловленных особей), что также характерно для вида на юге Финляндии (Palmgren, 1972).

Средняя плотность в хортобии около 1,3 э. Максимум плотности — 4 э. отмечен 1.07.91 в сфагновом сосняке на гриве среди открытых болот, минимум 0,5 э., 4.06.93 — в редколесном сосновом мелколесье со скудным травостоем и куртинами вереска.

В материале 14 самцов и 36 самок (1 : 2,5).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1987, 1989–1997, 2001, 2003, 2005–2007.

Drapetisca socialis (Sundevall, 1832)

Обычен. Спелые хвойники и леса смешанного типа. В учетном материале особи обоих полов чаще попадают в сборы из лесной подстилки. Кошением собраны две самки с ветвей живых сосенок. Держится на стволах старых берез (фото 1) и сосен, где при размерах тела паука немного более 3 мм легко прячется в щелях коры или среди лишайников. В Центральной Европе живет на скалах (Růžička, 1992). Июль–октябрь. Первая находка взрослой особи — 24 июля, последняя — 10 октября. В южной Финляндии также отмечена осенняя активность вида (Palmgren, 1972).

В коллекции 13 самцов и 24 самки (1 : 1,8). В материале с островов Финского залива соотношение полов близко к этому: 1 : 2 (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Drepanotylus uncatulus (O. P.-Cambridge, 1873)

Редок. Почвенными ловушками отловлены 2 экземпляра: 1 самец, 7.05.93, в сфагновом сосняке и 1 самка, 6.09.95, на месте спущенного, зарастающего травами бобрового разлива среди усохшего приручьего ельника. 1 самец пойман сачком 12.06.87 в 0 ч 45 мин на травяно-сфагновом болоте в кв. 111. Возможно, недостаточность сборов кошением в темное время суток отразилась на размерности статуса вида в собранном материале. В Финляндии самцы у этого вида встречаются только в раннелетнее время, а самки круглогодично (Palmgren, 1972, 1975).

Европейско-западносибирский вид.

Entelecara acuminata (Wider, 1834)

2 самца, 28.05.89, в лишайниково-зеленомошных сосняках; 1 самка, 6.06.88, в старом захламленном ельнике на гриве среди сфагновых болот. Вид редок также и в Финляндии (Palmgren, 1976).

Западный палеаркт.

Entelecara congenera (O. P.-Cambridge, 1879)

Редок. 1 самец найден 17.05.94 в нижних, опутанных прошлогодними стеблями трав ветвях ели посреди луга. 1 самка отловлена 9.07.87 почвенными ловушками в заболоченном сосняке. Еще 4 самки собраны вручную с ветвей деревьев и древесного подроста в июле-августе: по одной, 9.07.87, в сфагновом сосняке и 20.07.93, в ельнике и 2, 25.08.95, в разреженном лишайниковом сосняке в Куте Лахты. В морском климате прибрежной южной Финляндии обилен на хвойных, обладая весенне-летним фенотипом (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Entelecara errata (O. P.-Cambridge, 1913)

Редок. 1 самка, 9.06.95, в герпетобии старого неморального ельника на р. Пельчужня, кв. 100. Еще 2 самки, 3.09.95, отловлены кошением с травостоя немного выше по течению на месте обсохшего бобрового разлива по приручевому ельнику. 2 самки, 11.08.05, в старом мелколиственном лесу с включением ели на стволах берез.

Вид с европейским ареалом.

Entelecara erythropus (Westring, 1851)

Редок в негустых старых ельниках-черничниках и зеленомошных сосняках с куртинами беломошья. Кроме того, найден в хвойно-лиственном лесу опушечного типа и на открытой литорали зал. Лахта. В учетном материале отсутствует, поэтому сведений об уровне численности нет. На земле держится во мху, опаде, под камнями, а выше — на коре стволов и ветвях деревьев и кустарников. Май-август. Самая ранняя находка 28 мая, самая поздняя — 27 августа. В пределах Ленинградской области найден также на Карельском перешейке (Palmgren, 1976).

В материале 6 самцов, 7 самок.

Палеаркт.

Годы сборов: 1989, 1993, 1995–1997, 2002, 2004, 2006, 2008.

Erigone atra (Blackwall, 1833)

Обычен. Луга, открытые берега водоемов с покрытыми редкой травой пляжами, разреженные сухие и морошковые сосняки с кочкарником. В Западной Европе это обычный обитатель обрабатываемых зерновых полей, где он нередок в населении пауков (Janssens, De Clerco, 1986; Wolak, 2002). Чаше обнаруживался в герпетобии. В кошении редко. Июнь-август. Самая ранняя находка 3 июня, самая поздняя — 28 августа. Пик активности в июле. В южной Финляндии встречается в течение всего весенне-летнего периода, с нарастанием численности самцов к осени (Palmgren, 1972).

Средняя ДП₁ около 5 э., в июле средний уровень ДП₂ в лугах около 2,4 э.

Вид может быстро осваивать новые территории. В 2003 и 2006 гг. уровень воды в водоемах был очень низкий. По берегам обнажались широкие песчаные пляжи, зараставшие летом редкой травой. На берегу зал. Лахта в эти годы образовывался пляж шириной 10–15 м. В августе он на 30–80% покрывался тенетами *E. atra* разных возрастов. Пауки этого вида способны пассивно пережить временное затопление мест их обитания, подобно типичным литоральным паукам (McLay, Hayward, 1987). Взрослых пауков можно было найти под наносами близ уреза воды, где они пережидали многочасовые ночные «приливы», т. е. подъемы воды, происходящие раз

в сутки в результате спуска воды расположенной выше по течению р. Свирь ГЭС. Около девяти часов утра литораль освобождалась от воды, и самки пауков начинали поправлять попорченные сети, которые они не покидали, а самцы получали возможность свободного передвижения. Активный период продолжался до пяти-шести часов вечера, когда вода вновь заливала кочки и скопления мусора, под которыми скрывались пауки. То есть они проводили под водой около пятнадцати часов в сутки. На обширной песчаной литорали Ладоги также спустя один-два дня после сильного шторма, заливавшего пляж целиком, можно было найти пауков этого вида, прятавшихся под наносами, лежавшими недалеко от уреза воды, но в ста метрах от линии кустарников и сосняка на супралиторали.

Пауки плетут тенета, диаметром 5–8 см, вытянутой овальной формы, которые располагаются среди стеблей трав у земли. Постройка взрослой самки состоит из двух этажей. Нижнее полотно растягивается в 2–4 мм от земли. Оно неровное, во многих местах пронизано основаниями травяных стебельков. Верхнее полотно также неровное, прикреплено к стеблям в 5–10 мм над первым этажом. Между этими довольно плотными слоями паутины натянуты редкие беспорядочные нити. Оба полотна во многих местах с небольшими округлыми отверстиями. Паук сидит в засаде на земле, под центром постройки. При попадании насекомого под крышу паутины он быстро проскальзывает в одно из отверстий и кидается к добыче. В литературе имеются указания на возможность связи самок этого вида с растительностью (Jaanssens, De Clerco, 1986). По берегам пауки охотятся преимущественно на мелких околководных коллембол, во множестве обитающих близ уреза воды. Питание этими насекомыми, а также тлями замечено для пауков рода *Erigone* в Западной Европе (Nuffeler, Benz, 1988).

В материале 12 самцов и 18 самок (1 : 1,5).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1989, 1992, 1993, 1995, 1999, 2002, 2003, 2005, 2006, 2009.

Erigone dentipalpis (Wider, 1834)

Редок. По опушкам спелых зеленомошных сосняков, а также на открытых берегах водоемов. Преимущественный герпетобионт, предпочитающий мало поросшие травой биотопы. В Западной Европе селится на пастбищах или по обрабатываемым полям (Карпенко, Леготай, 1980; Keer et al., 1989; Wolak, 2002). В регионе исследований с травостоя отловлена только 1 самка 12.07.88 на обочине дороги в сосняке-черничнике. Взрослые активны с середины мая по начало сентября. Судя по характеру летнего распределения особей, в Финляндии (Palmgren, 1976) этот вид имеет две фенопопуляции: раннелетнюю и осеннюю.

В материале 4 самца, 9 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1988, 1990, 1992, 1994, 1995, 2002, 2005, 2006, 2008.

Erigone svenssoni (Holm, 1975)

1 самка, 9.05.06, на лугу под ветошью; 1 самка, 22.07.96, под доской на открытом песчаном пляже зал. Лахта.

Вид с европейским ареалом.

Erigonella hiemalis (Blackwall, 1841)

Обычен. Луга, опушки леса и приопушечные участки незаболоченных сосняков и осинников. Чаще в подстилке, чем на траве; в опаде, под корой гниющих стволов осин. В июньских лугах самки отлавливались сачком с травы.

Апрель — середина июля. Самая ранняя поимка самца была 13 апреля на первой проталине в сосняке, самая поздняя — 14 июля. Самки в сборах с 23 мая по 30 июля. Пик встречаемости самцов в мае — более 65%. Встречаемость самок в июньско-июльских сборах оставалась на одном уровне — около 36%. В Финляндии были находки также в зимнее время (Palmgren, 1976), а в условиях морского климата южной Финляндии для этого лугового вида отмечен летне-осенний фенотип (Palmgren, 1972). В дубравах Восточной Европы присутствовал в сборах в течение всего теплого времени года (Esjunin et al., 1994).

Средний уровень ДП₁ за время наблюдений около 2 э., ДП₂ в весенних лугах — 2 э.

В материале 9 самцов, 11 самок (1:1,2).

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1987, 1989, 1991, 1993–1997.

Erigonella ignobilis (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. Луга, лесные опушки и разреженные участки сосняков, переходные сфагновые болота. Стратохортобионт. На низкой растительности. В почвенные ловушки не попадался, хотя и встречался на земле в различных укрытиях и на проталинах у кромки снега. С середины апреля по середину августа. В южной Финляндии нарастание численности самцов отмечено как для весны, так и для осени (Palmgren, 1972).

Плотность в травостоях луга и сфагнового болота в мае-июне достигала 1 э.

В материале 4 самца, 5 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1993–1996, 2003, 2008.

Erigonidium graminicola (Sundevall, 1830)

1 самец, 19.07.08, в травостое полосы средневозрастного ивняка между открытым песчаным пляжем Ладоги и сосняком зеленомошно-беломошным, кв. 103. Обычен в нижнем ярусе растительности осветленных хвойников по берегам на островах южной Финляндии (Palmgren, 1972), где активен в течение всего теплого времени года.

Палеаркт.

Floronia bucculenta (Clerck, 1758)

Редок. Леса с остаточными элементами неморального комплекса в виде клена и липы в подросте или втором ярусе древостоя. Преимущественный дендробионт, редко посещающий другие уровни растительности. На кустах и ветвях деревьев с конца июля по сентябрь. В материале 8 самок: 1 экз., 28.07.2007, в подстилке хвойно-лиственного леса, кв. 93; 1 экз., 11.08.95, на ветвях молодого клена в приручевом ельнике, кв. 100; 2 экз., 3.09.95, там же; 1 экз., 11.08.05, в травянисто-кустарничковом ярусе разнопородного леса, кв. 63; 2 экз., 12.08.92, в неморальном осиннике на

берегу р. Свирь, кв. 88–89; 1 экз., 20.08.05, в ельнике-черничнике с осинкой в низовьях ручья Ваемского. В соседнем регионе вид встречается также только в области широколиственных лесов южной Финляндии (Palmgren, 1975).

Летне-осенний тип размножения присущ этому виду не только в районе исследований, близ северной границы его ареала, но и в типичных для вида условиях южных дубрав (Esjunin et al., 1994).

Транспалеаркт.

Gnathonarium dentatum (Wider, 1834)

Редок. Разнотравные мелколиственные леса, высокотравный разреженный сосняк, поросшие редким травостоем открытые берега водоемов. Июль–сентябрь. 1 самец, 22.07.86, на тростнике в устье р. Пельчужня; 1 самец, 3.08.94, под древесными наносами на песчаном пляже Ладожского озера; 1 самец, 18.08.90, на кустах малины в Куте Лахты; 1 самец, 11.09.06, на литорали зал. Лахта; 1 самка, 13.06.08, в полосе ивняков на берегу Ладожского озера; 2 самки, 15.07.88, в почвенных ловушках в спелом осиннике.

В районе исследований вид обладает, по-видимому, летне-осенним фенотипом. В Западной Европе развивается по однолетнему циклу (Toft, 1979), в материковой Финляндии имеет две фенопопуляции (Palmgren, 1976), но в островной части южной Финляндии активен преимущественно осенью (Palmgren, 1972).

Транспалеаркт.

Gonatium paradoxum (L. Koch, 1869)

Редок. Луга, поляны, сосняки. Встречался как на земле, так и в растительном ярусе. 2 самца в герпетобии: 19.07.90, на поляне у кордона Горка и 1.11.90, во время осадков в виде снега с дождем, там же. 4 самки: 3 экз., 17–19.05.94, в травяной ветоши на земле в лугах близ устья ручья Часовенского; 1 экз., 1.07.93, отловлен сачком с высокотравья в Куте Лахты.

Вид европейского распространения.

Gonatium rubellum (Blackwall, 1841)

От редкого до обычного. Заболоченные сосняки и ельники, сырые осинники, влажные места по зарастающим сосной и березой вырубкам. Хортобионт, но 1 самка попала в почвенную ловушку на поросшей молодым сосняком сосновой вырубке 8.08.04. Июнь–сентябрь. Крайние сроки сбора для имаго 12 июня и 21 сентября. Самцы были активны в течение месяца: с 8 августа по 11 сентября; самки — с июня, когда отловлено максимальное их количество, по сентябрь. Отмечен как полисезонный вид в дубравах Восточной Европы (Esjunin et al., 1994). По черничникам в хвойных лесах встречался в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Плотность в среднем 1 э. В августе, когда в сборах присутствовали самцы и самки, уровень плотности достигал в старых ельниках 2 э.

В материале 7 самцов, 14 самок (1 : 2).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1989, 1991, 1992, 1995–1997, 2003–2005.

Gonatium rubens (Blackwall, 1833)

Редок. Разреженные сфагновые сосняки и ельники, сырые, зарастающие хвойным подростом вырубки. В травостоях, реже — на земле. Июнь–октябрь. Самцы — с начала августа и осенью. 1 самец попал в почвенные ловушки во время сильных заморозков 10.10.92. Самки в сборах с 24 июня по 1 сентября. В сходных биотопах и ярусах вид отмечен в островных условиях южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Плотность в среднем около 2 э.

В материале 6 самцов, 8 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1992–1994, 1996, 2004.

Gongylidiellum latebricola (O. Pickard-Cambridge, 1871)

Редок. В беломошно-зеленомошных сосняках и ельниках с участками черничников, где держится в слое подстилки, во мху или под корой на валеже.

В материале 1 самец, 31.05.98, и 4 самки: 13.02.90 найдена особь, зимовавшая под корой сосновой валежины; 20.08.03 и 25.08.90 — во влажном мху в сосняке; 1.09.93 — в ельнике под слоем опада. Для Финляндии указывается нахождение взрослых особей обоих полов в первую половину зимы (Palmgren, 1976), а также в течение всего вегетационного периода, с весенним скосом активности (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Gongylidiellum murcidum (Simon, 1884)

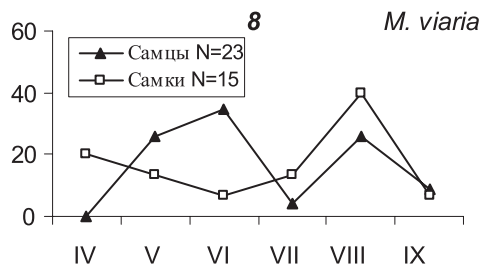
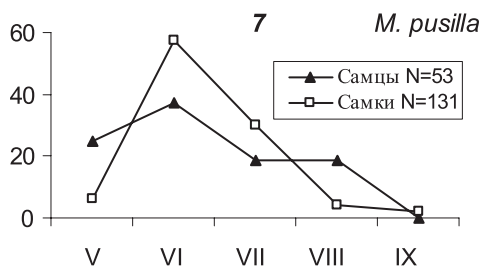
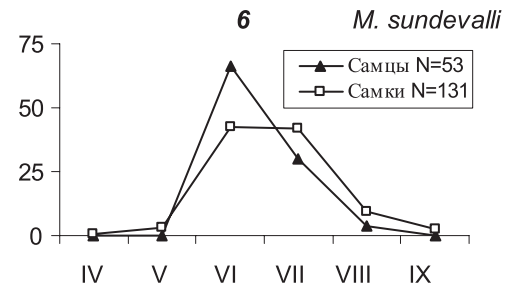
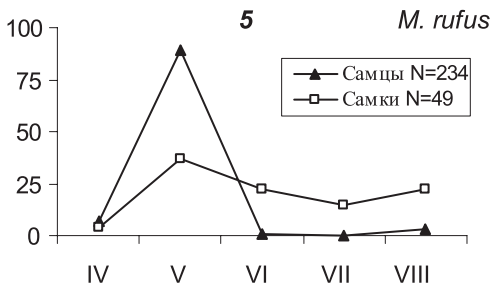
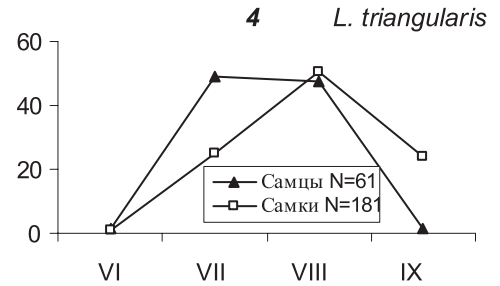
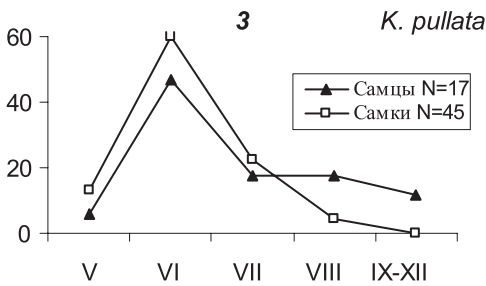
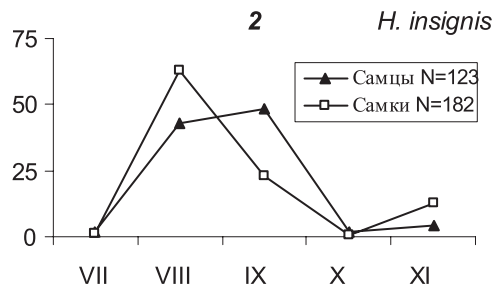
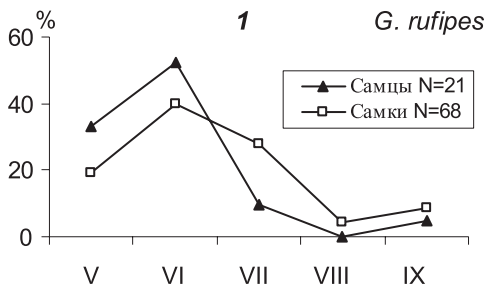
1 самец, 21.06.05, под камнем на лугу, стационар Лахта; 1 самка, 14.06.04, там же; 1 самец, 11.07.08, в герпетобии лишайникового сосняка на побережье Ладоги. По открытым биотопам встречался в южной Финляндии (Palmgren, 1972), где тоже немногочислен.

Европейско-среднеазиатский вид.

Gongylidium rufipes (L., 1758)

Обычен, иногда многочислен. Луга и лесные опушки, неморальные ельники, сосняки с перемежающимися участками черничников и брусничников, хвойно-лиственные и мелколиственные леса, сероольшаники и ивняки. Преимущественный хорто- и тамнобионт, в ловушки попадал редко. Держится по высокотравью, папоротникам, малинникам, кустам и древесному подросту. Днем нередко можно найти в различных укрытиях на земле: во мху, под валежником или корой павших стволов, под скоплениями грубой ветоши и сухого листового опада у основания ветвей на кустах или различном древесном подросте. Часто близ ручьев или в наносах, задерживающихся на торчащих из воды сучьях посреди потока, где скапливается, постепенно обсыхая, приносимый ручьем мусор. Есть наблюдения (Vaert, 1981), согласно которым молодь этого вида мигрирует в кроны деревьев и кустарников и держится там на листьях.

Май–сентябрь. Самая ранняя поимка самца — 15 мая, поздняя — 3 сентября, самки — 22 мая и 24 сентября соответственно. Максимум численности обоих полов в сборах приходится на июнь (рис. 7, 1), что характерно также для вида из островной Финляндии (Palmgren, 1972).



Месяцы

Рис. 7. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Средняя плотность около 2,4 э. Ночью активность пауков в несколько раз выше, чем днем. 11.06.03 в лесу смешанного типа дневная плотность вида в растительном ярусе достигала 1–1,5 э., а в полночь — 4 э. В старом березняке с осиной в эти же сутки днем — 2 э., а ночью до 20 э. Возможно, активность пауков еще более высока в утренние часы, как это отмечено в сосняках на севере Финляндии (Коронен, 1972). В августе самцы элиминировались, а самки отлавливались единично. Зимуют в основном взрослые особи и субимаго, осенняя численность которых значительно возрастает. Фенология вида идентична показанной для него в северо-западной Европе (Baert, 1981; Palmgren, 1976).

В материале 27 самцов и 78 самок (1:3). Преобладание самок в природных популяциях вида отмечено для Бельгии (Baert, 1981).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990–1993, 1995, 1997, 1998, 2002–2008.

Helophora insignis (Blackwall, 1841)

Многочислен. Леса всех типов, реже — по опушкам. В высокотравных лугах близ лесных опушек могут обитать неполовозрелые особи. Хортобионт. В почвенные ловушки попало около 7% всех пауков этого вида из учетного материала, при этом самцов около 9% от их общего количества, собранного почвенными ловушками и сачком, а самок — 5%. Среди особей, собранных вручную, 38% самцов и 52% самок были активны на снегу в начале зимы. Пауки любят прятаться в нижних ветвях елей у самой земли, на кустах малины, в папоротниках и прочем лесном высокотравье, а также на кустарничках, кустах и подросте деревьев. Взрослые — с июля по декабрь. В июле единично, самцы со 2 июля, самки с 20 июля. Самая поздняя встреча самца 7 декабря, самки — 29 ноября. Массово оба пола активизируются в августе–сентябре (рис. 7, 2). При этом основное количество самцов наблюдалось с середины августа по середину сентября, а самок — во второй–третьей декаде августа. Большое количество личиночных форм в травостоях бывает в июне–июле. Примерно такой же период активности отмечен для этого вида в других частях ареала: в Карелии и Фенноскандии (Palmgren, 1972, 1975), в Дании (Meijer, Wingerden, 1975).

В почвенные ловушки пауки этого вида попадались только в лиственных лесах или в лесах с большим включением лиственных пород. В отдельные дни ДП₁ была очень высока: 24.09.88 в ольшанике 20 э. Сентябрьский уровень ДП₂ около 3,5 э. Средний уровень плотности в хортобии 6,7 э., при максимуме 33 э. в неморальном ельнике 11.08.95. В целом по ельникам плотность в среднем составляет 6 э., в мелколиственных лесах 13,8 э., в лесах смешанного типа около 9 э.

Численность даже такого благополучного вида подвержена резким колебаниям по годам.

В БД самцов 118, самок 189 (1:1,6). Среди пятидесяти неполовозрелых особей соотношение полов 1:1.

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Hypomma bituberculatum (Wider, 1834)

Редок. Луга, травяно-сфагновые болота, приопушечные участки лиственных лесов, разреженные участки приручьевых ельников. Самая ранняя находка — 23 мая:

самец и самка на берегу зал. Лахта под древесным мусором. Остальные особи встречены в июне-июле в травостоях. В морском климате южной Финляндии наиболее активен в весенний период (Palmgren, 1972).

В материале 5 самцов, 5 самок.

Палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990, 1991, 1994, 1995, 2004, 2006.

Hypomma cornutum (Blackwall, 1833)

1 самец, 1.07.93, разнотравно-высокотравный луг в Куте Лахты, на иван-чае. В южной Финляндии обитает, кроме лугов, в зарослях черники по ельникам (Palmgren, 1976) и обнаружен на дубах (Koronen et al., 1997).

Палеаркт.

Hypomma fulvum (Bösenberg, 1902)

Редок, местами обычен. Заливные и надпойменные луга, открытые берега водоемов. Хортобионт. Почвенными ловушками отловлены только 1 самец и 1 самка 14.06.86 на опушке хвойно-лиственного леса по границе с лугами в урочище Лахта. Обычен в некоторых участках влажного пляжного травостоя Ладоги близ стационара Гумбарицы. Здесь же этот вид находил в 1943 г. S. Platonoff (Palmgren, 1976). Пауки обоих полов активны с конца мая. Самцы — до середины июня, а самки — по третью декаду июля, когда их можно легко найти в метелках тростника. Пик встречаемости в июне. Зимуют нимфы.

В отдельные годы численность довольно высока. 8.06.87 уровень плотности в редком травостое на пляже Ладоги доходил до 12 э. Ежегодно меняющийся уровень Ладожского озера то обнажает обширные песчаные пляжи, зарастающие летом травами, то заливают их до самой кромки леса, спускающегося с первого берегового вала. Поэтому типичный для вида биотоп существует здесь не всегда. Соответственно, меняется численность рассматриваемого вида, переживающего неблагоприятные годы в травостоях по кромке леса или прилежащих участках лугов.

В материале 7 самцов, 16 самок.

Европейский ареал.

Годы сборов: 1986, 1987.

Hypselistes jacksoni (O. P.-Cambridge, 1902)

Редок. 1 самец, 31.05.98, на открытом сфагново-травянистом болоте, кв. 60; 1 самец, 17.07.90, на поляне в сосняке у кордона Горка; 1 самка, 13.04.94, на проталине у кромки снега в сосняке по правому берегу р. Свирь против г. Лодейное Поле (экземпляр утерян).

Транспалеаркт, западный неаркт.

Improphantes decolor (Westring, 1861)

Lepthyphantes decolor (Westring, 1861)

Редок. В материале 6 особей из герпетобия: 1 самец, 18.08.05, в гнилой валёжине в сосняке; 2 самца, 20.08.89 и 23.08.89, в сосновом редколесном мелколесье в Куте Лахты; 1 самка, 21.08.99, там же; 2 самки, 20.05.90 и 28.05.90, в ольшанике.

Вид с европейским ареалом.

Incestophantes kochiellus (Strand, 1900)

Lepthyphantes kochiellus (Strand, 1900)

1 самка, 11.08.05, на стволе березы в разнопородном лесу.
Палеаркт.

Kaestneria dorsalis (Wider, 1834)

Обычен. Леса и высокотравные луга, открытые берега водоемов. Тамнобионт. Часто держится на нижних ветвях елового подроста, в особенности по отдельным стоящим елям среди лугов. Май–август. Самцы встречаются с середины мая по первую декаду июня, самки — с середины мая по начало июля. В июле взрослые попадались редко. Вторая генерация отмечалась в первой-второй декадах августа. Для южной Финляндии в условиях морских побережий встречаемость вида ограничивается весенне-летним временем (Palmgren, 1972).

По сухим хвойникам плотность от 0,5 до 2 э., а в сфагновом сосняке с пятнами лишайников по буграм на лесистой гриве среди моховых болот 25.06.92 зафиксирована плотность 10 э.

В начале июля у края сфагнового сосняка на веточках молодой сосенки найдено жилище самки (фото 2) с четырьмя коконами, которые располагались на стволке ветки немного в стороне от ловчей сети. Кокон� черепитчато налегали друг на друга. Диаметр каждого 2,5 мм, нижние коконы были закрыты темной паутиной, наружные — светлой. В трех первых была вышедшая из яиц молодежь, в последнем — яйца. Общая плодовитость самки составила 34 яйца.

В коллекции 5 самцов и 17 самок (1 : 3,4). В материале П. Пальмгрена (Palmgren, 1972) из Твярминне почти такое же соотношение полов.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1992–1996, 2005, 2007, 2009.

Kaestneria pullata (O. P.-Cambridge, 1863)

Обычен. Луга, мелколиственные леса и травянисто-черничные ельники с включением лиственных пород, а также их разреженные опушки, в том числе сильно заболоченные. Как в герпетобии, так и в травостоях. Вручную и сачком отлавливался в лугах, по перелескам и опушкам, а во мху — на сфагновом болоте. Май–октябрь. Самые ранние находки обоих полов 13–15 мая. Самцы иногда — до первых чисел декабря, последняя в сезоне поимка самки датируется 26 августа. Пик встречаемости вида в июне (рис. 7, 3), после чего пауки попадались единично. Фенология вида аналогична таковой в более западной точке ареала (Palmgren, 1972), но на побережье Финского залива он придерживается низинных лугов и богатых травянистой растительностью переходных болот.

Средний уровень ДП₁ за годы наблюдений — 6,5 э. Максимальная ДП₁ — 18,8 э. наблюдалась 2.07.87 в лугах. Здесь же 11.06.88 и 6.06.91 ДП₁ достигала 12,5 э. Июньский уровень ДП₂ в лугах около 2 э. Средний уровень плотности в хортобии — 1,4 э., а максимальный — 4 э. был на лугу 16.06.91.

В материале 18 самцов, 46 самок (1 : 2,5). Кроме того, 10.07.88 в травостое сосняка-черничника на 100 взмахов сачка отловлено два с половиной десятка неполовозрелых особей: 11 самцов и 14 самок (1 : 1,3). Близкое соотношение полов имаго 1 : 3 было в финском материале (Palmgren, 1972).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990, 1991, 1993, 1995, 2000–2005, 2008.

Lepthyphantes leprosus (Ohlert, 1867)

Редок. Старые ивняки или осинники, ельники, включая заболоченные. Герпето-бионт, осенью переходящий в нижний ярус растительности. Май–июль, сентябрь. На побережье Финского залива редок, найден в синантропных стациях (Palmgren, 1972). Как вид с наиболее выраженной экспансией отмечен на осыях горных склонов (Růžička, 1989).

В материале 1 самец, 9 самок.

Голаркт.

Годы сборов: 1992, 1993, 1995, 1998, 2004, 2007, 2008.

Linyphia triangularis (Clerck, 1758)

Многочислен по лесам с черничниками: ельникам, соснякам, мелколиственным лесам, а также луговинам и небольшим полянам, опушкам, вырубкам, окраинам болот. На траве и кустарничках, подросте и ветвях деревьев, на кустах. Особи могут перемещаться по земле. Взрослые с июня по сентябрь. Самая ранняя встреча самца 26 июня, самая поздняя — 2 сентября. Первая встреча самки 5 июня, последняя — 19 сентября.

В почвенные ловушки попало всего 8 пауков обоих полов, поровну самцов и самок, хотя этот вид находили даже в норах барсуков (Ажеганова, Горшков, 1973). В хортобии средняя плотность — 3,7 э. В июле плотность по еловым и мелколиственным лесам — 4,5 э.; по соснякам, в том числе с участием осины и березы, — 3,5–4 э.; по лугам, полянам, опушкам — около 10 э. В августе наиболее высокий уровень плотности в ельниках и смешанных лесах — более 7 э.; по зеленомошным соснякам и сосновым рубкам около 3,3 э.; в лугах и по полянам-опушкам — 2,6 э., а ниже всего в мелколиственных лесах и сфагновых сосняках — 1,5–2,0 э. Плотность самок в сентябре по ельникам и осинникам около 3,2 э., а в прочих местах не выше 2 э.

Почти все самцы, за редкими исключениями, встречены в июле и августе, а пик численности самок приходился на август (рис. 7, 4). Численность самок в августе–сентябре бывала местами очень велика. Отдельные поляны и сфагновые, поросшие осоками низины среди лесов сплошь покрывались ловчими тенетами пауков этого вида (фото 3). По сводным данным Ю. П. Краснобаева (2004), *L. triangularis* доминирует в травостоях многих открытых и лесных биотопов Среднего Поволжья. В южной Финляндии этот вид также очень обилен в кустарничково-кустарниковом ярусе осветленных лесов, где ему присущ летне-осенний фенотип с выраженным летним пиком (Palmgren, 1972).

Тенета взрослой самки состоят из горизонтального, немного выпуклого полотна, имеющего несколько круглых окошек в разных местах, сквозь которые она быстро проникает наверх. Паук сидит в центре, снизу полотна, а в случае опасности мгновенно падает в мох или траву.

В БД 80 самцов, 218 самок (1 : 2,7) и 60 *juv.* Среди последних соотношение полов 1 : 1,8.

Палеаркт.

Годы сборов: 1986–1997, 2000, 2001, 2003, 2005, 2006.

Lophomma punctatum (Blackwall, 1841)

1 самец, 7.07.93, на лугу в верхнем слое почвы; 1 самка, 1.07.07, в подстилке приопушечного участка зеленомошного сосняка.

Западный палеаркт.

Macrargus boreus (Holm, 1968)

В материале 2 особи, собранные в холодное время года в сосняках: 1 самец, 9.01.91, на снегу, при дневной температуре более +1 °С; 1 самка, 13.04.94, на первой проталине у кромки тающего снега. Преимущественная зимняя встречаемость обоих полов этого вида отмечена в материковой части южной Финляндии (Palmgren, 1975).

Вид с европейским ареалом.

Macrargus carpenteri (O. P.-Cambridge, 1894)

Редок. В герпетобии. 3 самца, 14.05.87, в лишайниковом сосняке, кв. 65; 1 самец, 20.05.90, в надпойменном сероольшанике у кордона Горка; 1 самец, 28.05.90, там же; 2 самца и 1 самка, 30.06.02, на лугу, кв. 61. В Финляндии ареал вида поднимается до 67-й параллели (Palmgren, 1975), в то же время он встречается в горах Центральной Европы (Buchar, 1992), оставаясь всюду немногочисленным. Преимущественный весенний тип активности вида отмечен на островах Финляндии, где для него также характерно обитание по сухоземельным лесам (Palmgren, 1972).

Европейский ареал.

Macrargus multesismus (O. P.-Cambridge)

Редок. Герпетобионт, активный как в теплое, так и в холодное время года. 1 самец, 9.05.93, в ельнике-кисличнике, кв. 63; 1 самка, 4.05.06, среди древесного опада в ольшанике; 1 самка, 30.06.89, во дворе жилого дома в г. Лодейное Поле; 1 самка, 14.07.03, в сосняке-черничнике на гриве среди сфагновых болот, кв. 27; 2 самки, 22.11.95, на снегу в сосняке.

Циркумголаркт.

Macrargus rufus (Wider, 1834)

Обычен в сосняках-зеленомошниках, многочислен по ельникам, в особенности — кисличникам, и редок в лесах других типов. Герпетобионт, хотя иногда посещает нижние усыхающие, пропитые травяной ветошью ветви елей. Весной может быть найден под елками на лесных опушках. Апрель—август, ноябрь. Самая ранняя находка — 12 апреля, самая поздняя в теплое время года — 31 августа. В ноябре представители обоих полов бывают активны на поверхности снега. Пик численности в мае (рис. 7, 5). В июне самцы практически не встречались — отловлен только 1 экз. 26.06.95 в ельнике-черничнике. Затем самцы в сборах датированы с 11 августа. Сезонная встречаемость самок более выровнена. В южной Финляндии, где для вида характерно обитание в таких же биотопах, его сезонная активность нарастает в направлении весна — осень (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ за все время наблюдений около 16,5 э.; максимальный — 380 э. отмечен 7.05.93 в ельнике-кисличнике на склоне Ваемского ручья, кв. 63. В

целом по ельникам в мае средний уровень ДП₁ достигал 38 э., по соснякам зеленомошным — 24 э., по соснякам беломошным и сфагновым — 5 э. Майский уровень ДП₂ самцов в сборах из ельников был в среднем 28,6 э., из сосняков — около 2 э.

В материале 237 самцов и 54 самки (1 : 0,22).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990–1997, 2000, 2001, 2005.

Maro minutus (O. P.-Cambridge, 1906)

1 самец, 28.05.05, в герпетобии сфагнового сосняка-черничника; 3 самца, 8.06.05, там же. В Фенноскандии обычен по сфагновым хвойникам (Palmgren, 1975).

Западный палеаркт.

Maso sundevalli (Westring, 1851)

Обычен или многочислен. Ельники, сосняки лишайниковые, зеленомошные и сфагновые, хвойники с включением лиственных пород, реже — в березняках, на сфагновых болотах и вырубках. Населяет преимущественно моховый и травянисто-кустарничковый ярус, что отмечается также в более северных участках его ареала (Palmgren, 1972, 1976). Во время учетов только 15 особей (около 6% коллекционного материала) пойманы почвенными ловушками, остальные собраны путем кошения сачком с травостоев. Апрель–сентябрь.

Весной обнаруживался на первых проталинах: 1 самка, 13 апреля, в сосняке с елью и березой. Затем активен с 11–12 мая на кустарничках в сфагновых сосняках. Самая поздняя встреча самца — 3 августа, самки — 4 сентября. Пик встречаемости для обоих полов в растительном ярусе в июне (70% самцов и 45% самок). В целом диапазон встречаемости самок гораздо шире, чем самцов (рис. 7, б).

Средний уровень плотности в нижнем ярусе растительности около 3,6 э. Максимум плотности — 44 э. был 4.07.91 в лесу смешанного типа, кв. 78. В сосняках-беломошниках держался на растительности только в июне при плотности 2,9 э. Высокий уровень июньской плотности отмечен также в ельниках и зеленомошных сосняках (табл. 1).

Таблица 1. Сезонные изменения уровня плотности (экз./100 взм.) взрослого населения *Maso sundevalli* в травянисто-кустарничковом ярусе лесов

Биотоп	Месяц наблюдений		
	VI	VII	VIII
Ельники	12,0	1,6	1,5
Сосняки зеленомошные	5,5	3,4	2,2
Смешанные леса	2,0	16,0	0
Сосняки сфагновые и березняки	1,5	2,0	1,0

В материале 61 самец и 145 самок (1 : 2,4). В травостоях соотношение полов 1 : 3, в герпетобии 1 : 0,7. В материале P. Palmgren (1972) из Твярминне это соотношение 1 : 9.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1987–1997, 1999, 2001, 2003–2005. 2007, 2008.

Megalepthyphantes collinus (L. Koch, 1872)

Lepthyphantes collinus (L. Koch, 1872)

Только в ручных сборах. Несколько особей найдено в г. Лодейное Поле во дворе жилого дома. В естественных условиях — в герпетобии хвойно-лиственного леса, лугов и лесной опушки, а также среди чахлой травы на пляже Ладоги. С апреля по август. Самая ранняя встреча — 13 апреля на первых проталинах в сосняке, когда были найдены 2 самца. Затем в имеющемся материале находки такого же количество самцов из разных мест датировались ежемесячно. Самки встречены в июне, августе и сентябре. Самая поздняя встреча самца — 15 августа, самки — 28 сентября.

В материале 10 самцов, 3 самки.

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1986, 1989, 1990, 1999, 2003, 2005.

Megalepthyphantes nebulosus (Sundevall, 1830)

Lepthyphantes nebulosus (Sundevall, 1830)

Найден только в снежное время года: в г. Лодейное Поле 1 самец спускался на паутинке с крыши дома во время дневной оттепели 28.02.90; 1 самка поймана 27.04.93 на снегу в хвойно-лиственном лесу близ кордона Горка. Вид обычен в северном Приладожье и южной Финляндии, встречаясь там в течение всего года (Palmgren, 1975).

Голаркт.

Meioneta beata (O. P.-Cambridge, 1906)

Обычен. Луга, сфагновые и беломошные сосняки, старые осинники. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя встреча — 17 мая, самая поздняя — 2 июля. Весенне-летний фенотип у вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972), где он многочислен в лугах и на моховых болотах.

Средний уровень ДП₁ — 5,5 э., июньский уровень ДП₂ в сфагновых сосняках — 0,5 э.

В сборах 14 самцов.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1991, 1994, 1996, 2001.

Meioneta rurestris (C. L. Koch, 1836)

1 самка, 26.06.89, в герпетобии березняка, кв. 77.

Обычен в центральной Финляндии (Palmgren, 1975), где обитает в самых разных моховых и лишайниковых биотопах почти круглый год, с интервалом активности взрослых особей в июле.

Западный палеаркт.

Meioneta saxatilis (Blackwall, 1844)

Редок. Луга, леса, сфагновые болота. Май–июль. Как в подстилке, так и в травостое. Селится также во мху на комлях живых деревьев или валеже.

В материале 4 самца, 10 самок (1 : 2,5).

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1987, 1991, 1993, 1995, 2000, 2003.

Metopobactrus prominulus (O. P.-Cambridge, 1872)

Редок. 1 самец, 6.05.96, во мху на сухой кочке близ края болота; 1 самец, 12.05.96, в кустарничках, там же; 1 самка, 13.09.93, во мху сосняка.

Голаркт.

Micrargus herbigradus (Blackwall, 1854)

Редок. Луга, вырубки, осинники, сосняки беломошно-зеленомошного типа и хвойно-лиственные леса. Герпетобионт, хотя 1 самка поймана в мае с травы на лугу. Как отмечает П. Пальмгрен (Palmgren, 1972), этот эвритоп отдает предпочтение сырым лугам, а в Богемии обнаружен по влажным участкам среди скал (Růžička, 1992).

В материале 9 самцов, 15 самок (1:2).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1992–1995, 2005, 2006, 2008.

Micrargus subaequalis (Westring, 1851)

1 самец пойман 18.06.89 в почвенную ловушку в редколесном сухотравном сосновом молодняке Кута Лахты, 1 самка, 21.06.08, в герпетобии разреженного участка хвойно-лиственного леса. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972, 1976) указывает на стено-топность вида, предпочитающего сухотравные и средневлажные луга.

Транспалеаркт.

Microlinyphia pusilla (Sundevall, 1830)

Обычен, иногда многочислен. Открытые и полуоткрытые биотопы: сухотравные сосняки, сфагновые или зеленомошные разреженные леса опушечного типа, луга, сфагновые болота, зарастающие вырубки и поляны на местах бывших бобровых разливов. Май–октябрь. Самая ранняя находка особей обоих полов 12 мая. Самцы встречаются по 25 августа, самки — по 2 октября. Пик встречаемости пауков в июне (рис. 7, 7). Нимфы встречались в течение всех летне-осенних месяцев, а также зимой на снегу. Нахождение вида в районе Онеги, а также в Гумбарницах (ныне территории Нижне-Свирского заповедника) указывалось ранее (Palmgren, 1976). На островах Финского залива у этого вида весенний тип размножения (Palmgren, 1972).

В почвенные ловушки попали только 4 особи, все самки. Остальные взрослые пауки отловлены сачком в растительном ярусе, где средний уровень плотности составил 1,2 э. В июне по лугам, вырубкам, опушкам плотность — 2 э., на сфагновых болотах — около 1,5 э., по сосновым редколесьям — 1,2 э. и в сфагновых сосняках с разным покрытием — 1 э. Июльская плотность имаго в 1,5–2 раза ниже июньской, а по сфагновым соснякам снизилась в 2,5 раза. Зато здесь встречалось много личинок, так что общий уровень плотности популяции составил около 8 э.

С середины июля можно видеть множество тенет взрослых самок по открытым моховым болотам с кочкарником. Пауки сидят на полотне сети снизу, в центре. Именно здесь обычно находится небольшое отверстие. Реже вместо одного центрального отверстия в горизонтальном полотне сети имеется несколько проходов в других местах. Тенета располагаются чаще всего группами, до десяти, на каждой из кочек, но на разных уровнях, частично перекрываясь в горизонтальной проекции. В октябре многочисленные тенета нимф этого вида хорошо видны в траве луговин и на

болотах, где они располагаются в приземном ярусе или над поверхностью сфагну-
ма, обильно покрываясь росой во время утренников. Паук сидит среди капель воды.
Горизонтальное полотно сети слегка овальное, большой диаметр около 7–9 см. Рас-
тяжек как под, так и над горизонтальным полотном немного.

В материале 22 самца, 55 самок (1 : 2,5) и 48 неполовозрелых экземпляров.

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1989, 1992–1997, 2002, 2005, 2006.

Microneta viaria (Blackwall, 1841)

Обычен по влажным и заболоченным лесам. Герпетобионт. Апрель–ноябрь. Пау-
ки укрываются во мху, под корой, под мусором на земле, а кроме того, активны на
поверхности снега. Весной можно обнаружить на первых апрельских проталинах. В
материале имеется 4 самки, пойманные 12–13 апреля в сосняке на оттаявших макуш-
ках покрытых мохом или травяной ветошью кочек посреди сугробов; 2 самца были
активны на снегу в ноябре. В мае по залитым тальми водами сфагновым биотопам
пауки держатся на кустарничках. Пик встречаемости самцов в последних числах
мая–июне, а самок — в августе (рис. 7, 8). На двувёршинность кривой численности
вида, входящего в число доминантов аранефауны буковых лесов, указывается для
Центральной Европы (Polenes, 1964). В Финляндии встречается круглогодично, с
падением численности в июле (Palmgren, 1972, 1975).

Средний уровень ДП₁ в первую половину вегетационного периода около 4,0 э. В
конце мая — июне 2007 г. достигал особо высоких значений — около 11 э. В хвойно-
лиственном лесу ДП₂ примерно 0,8 э. Во вторую половину этого периода взрослые
особи в учетных сборах отсутствовали, но иногда отлавливались вручную.

В материале 52 самца и 23 самки (1 : 0,4).

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1988, 1990, 1991, 1993, 1995, 1997, 1999, 2001, 2004–2008.

Minicia marginella (Wider, 1834)

Весенне-летний хортобионт. 1 самец, 12.05.94, в голубичнике на зарастающей
сосной заболоченной вырубке; 1 самка, 8.06.95, в травостое на сосновой вырубке
по правобережью ручья. Ваемского; 1 самка, 15.06.87, в травостое переходного бо-
лота, кв. 60. По данным П. Пальмгрена (Palmgren, 1976), самки могут встречаться
круглый год.

Транспалеаркт.

Minyrioloides trifrons (O. P.-Cambridge, 1863)

Редок. По заливным прибрежным участкам и влажным полянам. Хортобионт.
1 самец, 29.05.06, в траве на лесной опушке; 1 самец, 9.06.05, в луговом высокотравье.
5 самок: 3.06.05, в травостое лесной поляны; 16.06.00, во мху сильно заболоченного
участка сфагнового пойменного березняка среди приручьевого ельника; 18.06.93, в
травостое заливного луга у опушки березняка в устье Кабаньего ручья; 19.06.93, в
траве на лугу вдоль склона ручья Часовенского, кв. 61; 20.07.95, в осоках на месте
спущенного бобрового пруда в пойме на одном из правых рукавов р. Пельчужня,
кв. 100.

Голаркт (?).

Minyriolus pusillus (Wider, 1834)

Редок или обычен в сосняках-черничниках и других влажных, но не сильно затененных лесах, часто — с зарослями черники. В лесной подстилке, во мху, в том числе на комлях деревьев, в гниющем валеже, под корой усыхающих сосен, на проталинах, а также на кустиках черники. С апреля по сентябрь. Самая ранняя встреча самца — 10 мая, самки — 17 апреля. Максимум встречаемости самцов отмечен в сентябре, самок — в июле. Представители обоих полов были активны по вторую декаду сентября. Возможно, активность продолжается и в более позднее время. В южной Финляндии максимум встречаемости самцов приходится на весну и осень (Palmgren, 1972).

В материале 13 самцов, 13 самок (1 : 1).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1991–1998, 2001, 2005.

Moebelia penicillata (Westring, 1851)

Редок. Беломошно-зеленомошные сосняки, ельники, спелые лиственные леса с примесью ели. В эпигейном и травянисто-кустарничковом ярусах, на стволах деревьев, на ветках молодых елей. Июнь–август. Самцы — с начала июня по середину августа, самки — в июле-августе. В дубравах Восточной Европы встречался весной и осенью (Esjunin et al., 1994), а в районе Финского залива ловился преимущественно в зимнее время (Palmgren, 1972, 1976).

В материале 4 самца и 5 самок.

Европейский ареал.

Годы сборов: 1987, 1997, 2003, 2005.

Mughiphantes variabilis (Kulczynski, 1887)

Leptyphantes variabilis (Kulczynski, 1887)

1 самка, 7.07.2007, в герпетобии подтопленного бобрами сосняка-зеленомошника. Вид с европейским ареалом.

Neriere clathrata (Sundevall, 1830)

Обычен в открытых биотопах и во влажных лесах. Держится преимущественно в растительном ярусе: в траве, на кустарниках и ветвях деревьев, но нередко представителей обоих полов можно обнаружить в гнилых пнях, под корой на валеже и стоящих усохших деревьях, в гуще отмерших веточек под кустами вереска и прочих укрытиях. Иногда попадался в почвенные ловушки. С мая по сентябрь. Такой же фенотип отмечен для этого вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Среди фигурирующих в материале 6 особей, собранных в мае, 4 самки обнаружены 25 мая под корой на гниющих стволах упавших осин, 1 самец отловлен с травы 9 мая и 1 самец пойман в почвенные ловушки 16 мая. С июня взрослые самки встречались на растительности, а большая часть самцов — на земле. Кроме того, 3 взрослых самца были активны на снегу в ноябре и декабре в лесу и на сфагновом болоте среди сосняка. Зимой на снегу бывают активны также неполовозрелые особи. Самцы отлавливались во время учетных работ в мае-июне, а в конце лета обнаруживались преимущественно в укрытиях. Активность самок на растительно-

сти была наиболее высока в июне и постепенно снижалась к осени. В почвенные ловушки самки не попадались.

Июньский уровень ДП₁ населения самцов в герпетобии лесов — около 3 э., ДП₂ — около 0,6 э. Плотность самок в травостоях — около 1,4 э.

Интересны наблюдения за процессом ухаживания и спаривания у этого вида, отличающегося, по лабораторным наблюдениям, некоторыми особенностями. Посаженная 23 мая в литровую стеклянную банку самка сплела в верхней половине банки паутину, сбоку от которой уселась сама в темном месте, под крышкой. Через сутки к ней был посажен самец. Когда обе особи немного успокоились, самец принялся осторожно обследовать садок, чем привлек внимание самки. Столкнувшись с ней два раза, самец отбежал и начал судорожно вздрагивать и встряхиваться. Потом сел на паутинные растяжки тенет самки в дальнем от нее углу и принялся чистить хелицерами пальпы, изредка потирая их друг о друга. Минут через пять он уже не спеша передвигался, потряхивая пальпами, время от времени останавливаясь, чтобы почистить лапки на ногах. Снова встретился с самкой, и они коснулись друг друга передними лапками. Самец снова промассировал и размял пальпы хелицерами, а самка тихо сидела рядом. Встречи с самкой и массирования пальпов повторялись еще два раза. После чего самец приступил к плетению горизонтальной платформы, опиравшейся краями на беспорядочные растяжки тенет, построенных самкой. Устроившись посреди платформы, размерами примерно 3 × 4 см, самец снова принялся за чистку кончиков лапок, долго тер ноги и «кулачки» педипальп друг о друга.

Просидев неподалеку минут десять, самка ступила на платформу к самцу, но он кинулся навстречу, угрожая широко раскрытыми хелицерами, и прогнал ее (фото 4). Подобный прием оказывался самке еще несколько раз. Случаи враждебного отношения самца к самке отмечены лишь для одного из видов Salticidae, но не до, а после копуляции (Saito, 1984).

Минут через двадцать самец разрешил самке пройти на платформу, и они начали копулировать. Правый и левый пальпы использовались в строгой очередности каждые 5–6 с. При этом только что освободившийся пальпус быстро массировался хелицерами, после чего в действие приводился второй. Первый сеанс *in copula* продолжался 2 ч 15 мин, и за это время каждый из пальпусов был приведен в действие около семисот раз. Напряжение гематохои каждый раз разворачивало на половом аппарате самца замок из хитиновых зацепок таким образом, чтобы они вошли в жесткий клинч с краями эпигины во время введения эмболуса. После трехминутной передышки, во время которой самец некоторое время разминал хелицерами пальпы, спаривание возобновилось и продолжалось еще 1 ч 40 мин. В конце второго сеанса самец пользовался уже только одним пальпусом, а время эрекции и последующего массирования пальпуса увеличилось в три–четыре раза. Наконец самец отскочил от самки и сел в середине своей платформы. Самка еще некоторое время держалась рядом, пытаясь стучать передней ногой или пальпами о тенета, но ничего не добившись, ушла. В дальнейшем самец продолжал избегать встреч с самкой, и его пришлось удалить из садка.

Через две недели после копуляции был сооружен первый кокон, содержавший 72 яйца. За это время самка съела четырех мух, немногим уступающих ей по величине. Вторая кладка была сделана через 11 дней после первой. Кокон оказался в два раза меньше первого, но содержал 68 яиц. Молодь из первого кокона вышла на 12-й день и быстро погибла из-за неподходящего микроклимата внутри садка.

Попавшую на паутину муху оживленно бегающая снизу самка паука пыталась куснуть сквозь полотно паутины, хотя бы за кончик лапки. Если же паутины между ними не было, паучиха кидалась на жертву с широко раскрытыми хелицерами, кусала и пыталась удержать ногами и челюстями. Муху, равную величиной самке паука, яд обездвиживал в течение двух с половиной минут.

В материале 18 самцов и 25 самок (1 : 1,4).

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1986–1989, 1991, 1993–1997, 1999, 2004–2009.

Neriere emphana (Walckenaer, 1841)

Обычен. В мелколиственных и хвойно-лиственных лесах, в приопушечных участках высокотравных, поросших кустарником лугах и разреженных сосновых лесах. Тамнобионт, заселяющий растительный ярус на высоте от одного до пятнадцати метров. За все время наблюдений почвенными ловушками было отловлено лишь три особи, все — на исходе периода активности для своего пола. Теплолюбив. Самые ранние встречи обоих полов в разные годы — с 12 июня. Пик активности в июле (рис. 8, 1), когда отмечено 77% отловленных самцов и 67% самок. Далее самцы попадались по первую декаду августа, самки были единичны в августе и начале сентября. В условиях морского климата каменистых островов Финского залива вид практически не встречался (Palmgren, 1972), несмотря на наличие там лесных биотопов.

Средний уровень плотности — 2,4 э. Среднеиюльский уровень плотности в неморальном ельнике и хвойно-лиственных лесах 4 э., в спелом березняке — 2 э. Сравнительно высокой численность популяции была в 1991 г. Особо благоприятным для вида был 2005 г., когда в присущих ему биотопах и ярусах ловчими сетями *N. emphana* была сплошь покрыта вся растительность, в особенности сухие безлиственные кусты и деревца, а также нижние ветви елей. По стоящим вдоль дорог, опушек и окраинам полян высоким деревьям тенета этого вида поднимались до середины крон, на высоту более 15 м. В следующем году вид почти не встречался.

Паук сидит в засаде снизу, брюшной стороной вверх, в центре сети, диаметр сети около 0,5 м, а с растяжками — более 1,5 м. При этом, благодаря своей пестрой окраске, он плохо заметен как сверху среди семян березы и прочего мелкого мусора на полотне сети, так и снизу, на фоне беловатой паутины и светлого неба.

В материале 28 самцов и 46 самок (1 : 1,6).

Палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Neriere furtiva (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. В ельниках, сосняках-зеленомошниках, осинниках, ольшаниках и примыкающих к ним высокотравных лугах. Июнь-август. Придерживается травянисто-кустарничкового яруса. В начале периода активности, 2 июня, 1 самка попала в почвенную ловушку. Остальные особи во время учетов найдены на растительности. При ручных сборах отловлены 1 самец и 6 самок, в основном с растительности, и только 2 самки найдены за отставшей корой на стволе сломанной черемухи.

Средняя плотность вида за годы его активности в большинстве биотопов 1–2 э. В неморальном ельнике 3.07.95 зафиксирована очень высокая для вида плотность — 10 э.

Июньская кладка с 67 яйцами находилась под корой усохшей ольхи.

В материале 2 самца (4.06.91 и 30.07.87) и 18 самок.

Вид с европейским ареалом, найденный также в Малой Азии.

Годы сборов: 1986, 1987, 1991, 1995, 1997.

Neriere montana (Clerck, 1758)

Редок. В березняках, осинниках и ольшаниках опушечного типа, в населенных пунктах. Май-август, октябрь. В учетном материале только 1 самка, отловленная 12.06.03 сачком в кв. 61 с древесного подроста в разреженном бобрами осиннике.

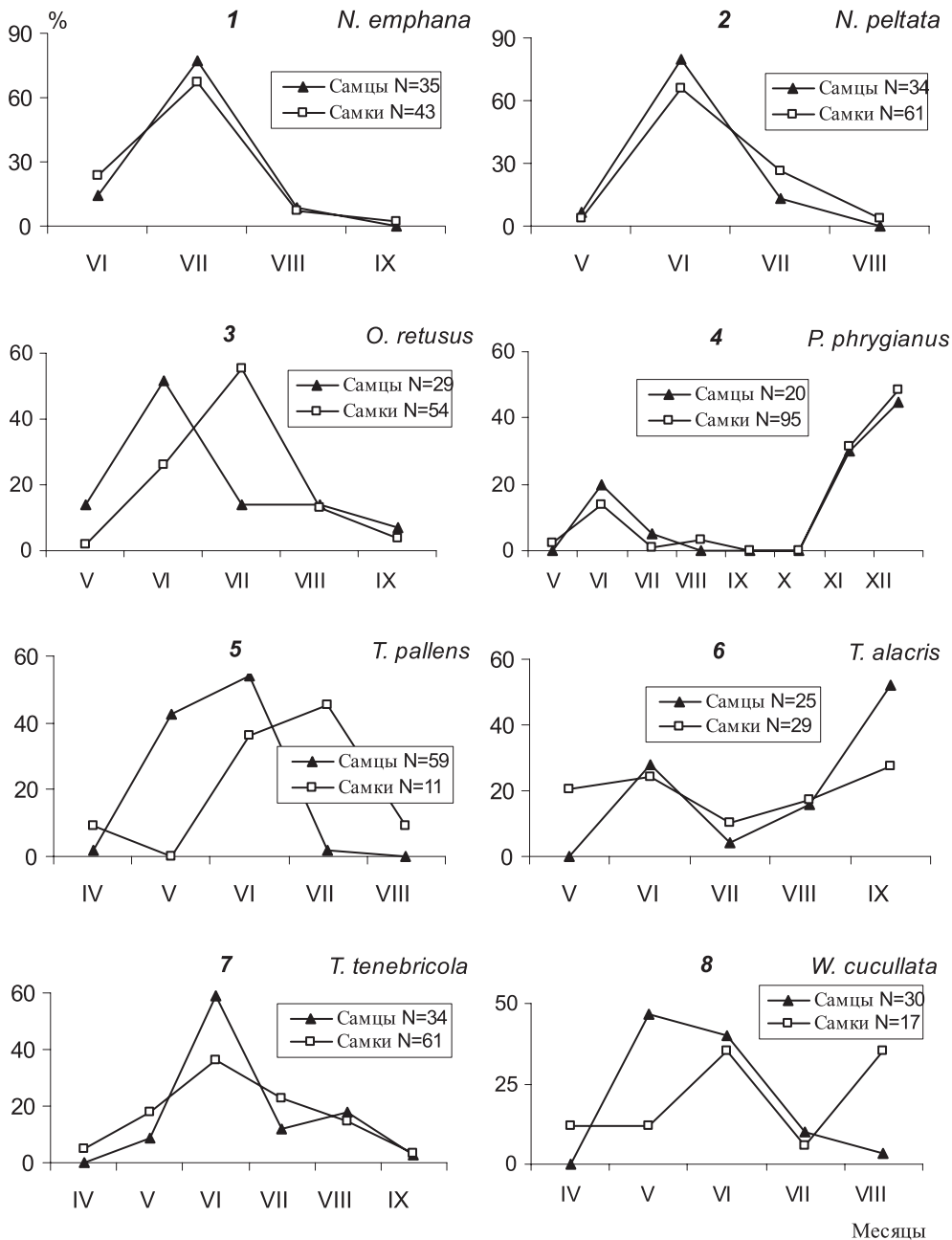


Рис. 8. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Остальной материал собран вручную. 20 и 24 мая 1995 г. 2 самца и 4 самки субимаго найдены в ольшанике по склону Лахтинского ручья под наносами сухой листвы и мусора, застрявшего во время половодья на кустах у воды. Взрослые особи начинают попадаться в июне: самцы — с конца первой декады месяца, самки — с третьей декады. Затем самок можно найти в течение июля и августа, а 1 самка поймана 19.10.91 в ольшанике на берегу р. Свирь у кордона Горка

В материале 4 самца и 7 самок. 13 июля в спрятанном под ветошью на земле коконе было 65 эмбрионов.

Палеаркт.

Neriere peltata (Wider, 1834)

Обычен. В лесах и по их опушкам, реже — в лугах. Придерживается высокотравья и кустарниковой растительности, а также селится на нижних ветвях деревьев, чаще всего — елей. Приверженность вида к заселению еловых веток отмечена также для южной Финляндии (Palmgren, 1972). Май–август. Один самец пойман на снегу в ноябре. Весной пауки активны с середины мая: самцы — по первую декаду июля, самки заканчивают активность месяцем позже.

Средний уровень плотности около 3,0 э. В почвенные ловушки ловился крайне редко: 1 самка, 9.07.98, в осиннике и 1 самка, 13.06.89, в разнопородном лесу. Пик встречаемости обоих полов в июне (рис. 8, 2), когда найдено 80% самцов и 66 % самок. Нимфы часто активны в ноябре–декабре на поверхности снега в оттепели при температуре $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

В материале 18 самцов, 56 самок, 36 нимф. Соотношение полов в имеющемся материале среди взрослых 1:3, среди неполовозрелых 1:1,7.

Европейский ареал.

Годы сборов: 1987, 1989–1995, 1997, 1998, 2003, 2005–2008.

Notioscopus sarcinatus (O. P.-Cambridge, 1872)

Редок или обычен. Сфагновые ельники и сосняки, а также по сфагновым куртинам в других сосняках. В герпетобии, реже — на травах и кустарничках. Май–октябрь. Самцы в уловах единично с конца августа по первую декаду октября. Количество отловленных самок распределялись по месяцам с мая по сентябрь более равномерно. Самая ранняя встреча самки была 12 мая, самая поздняя — 4 сентября. Взрослые представители осенней генерации продолжают встречаться до декабря. Ранней весной в сборах фигурировали преимущественно самки. По данным для южных районов Финляндии и Карелии (Palmgren, 1972, 1976) смена поколений происходит в августе.

В материале 3 самца, 12 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1991, 1992, 1994–1997, 2001.

Obscuriphantes obscurus (Blackwall, 1841)

Lepthyphantes obscurus (Blackwall, 1841)

Обычен. Незаболоченные ельники, сосняки с березой и осиной, сухотравные сосняки, луга. Хортобионт, обитатель травянисто-кустарничкового яруса. 58% всех осо-

бей отловлено в старых ельниках. Май–сентябрь. Самцы встречались редко, с конца мая по начало сентября. Самки — с конца мая по июль. В июне-июле их встречаемость поддерживалась примерно на одном уровне. Последняя поимка самки была 20 июля. Западнее, в южной Финляндии, для этого вида также характерен весенне-летний фенотип (Palmgren, 1972).

Средняя плотность 1–2 э.

В материале 4 самца, 15 самок (1 : 3,75).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1988, 1991, 1993, 1995, 1996, 2004.

Oedothorax apicatus (Blackwall, 1850)

1 самец пойман в почвенную ловушку 1.06.08 в полосе ивняка у границы с открытым песчаным пляжем Ладоги. Во множестве встречается на песчаных островках и шхерах со скудной растительностью юга Финляндии (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Oedothorax gibbosus (Blackwall, 1841)

Обычен. Луга, поляны, опушки леса и вырубки, разреженные участки сосняков опушечного типа, иногда с осиной. Май–сентябрь. Чаще в травянистом ярусе, чем на поверхности почвы. Находки редких в сборах самцов датированы июнем. Самая поздняя находка самца — 1 июля. Самки попадались с третьей декады мая по конец сентября, с пиком встречаемости в июле. Развивается по одногодичному циклу с зимовкой на личиночной стадии. Такой же фенотип отмечен у вида в островной части южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности около 1 э.

В материале 4 самца, 12 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989–1991, 1993, 1995, 2008.

Oedothorax retusus (Westring, 1851)

Обычен или многочислен в лугах и по открытым берегам водоемов, в сфагновых сосняках и в лесах с черничниками. В герпетобии, реже — на травах. Нередок в полосе литорали под наносами на песчаных пляжах Ладоги и других крупных водоемов. Апрель–октябрь. Первая весенняя находка самца — 30 апреля, последняя — 29 ноября. Самки в мае попадались единично, последняя осенняя встреча была 23 сентября. Пик численности самцов приходился на июнь, самок — на июль (рис. 8, 3). Возможно существование двух генераций, как это отмечено для *Oedothorax fuscus* в Западной Европе (de Keer, Maelfait, 1987) и как это следует из характера фенотипа *O. retusus* в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП1 около 7,4 э. В июне он был около 9 э., а в июле — около 5,5 э. В надпойменных лугах плотность взрослого населения выше, чем в других местах: в июне — 13,3 э. (максимальная — 50 э. 3.06.87), в июле — 8 э. Уровень ДП2 по лугам в июне около 5 э., в июле около 1,6 э.

С конца июня по август на литорали зал. Лахта близ уреза воды, под наносами, полностью заливаемыми ночью более чем на полсутки, встречались половозрелые

особи этого вида, которые переживали наводнение на месте. Всего здесь найдено в течение нескольких лет 5 самцов и 21 самка. Такая приспособительная особенность к обитанию на литорали характерна для членистоногих из разных отрядов, в том числе и пауков (Bohmezzough, Musso, 1983).

В материале 34 самца, 64 самки (1:1,9).

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Oreonetides abnormis (Blackwall, 1841)

1 самец отловлен 22.08.95 почвенной ловушкой в ельнике-черничнике, кв. 63. На островах Финского залива за несколько лет обследований также добыт единственный экземпляр в заболоченном ельнике (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Oryphantes angulatus (O. P.-Cambridge, 1881)

Lepthyphantes angulatus (O. P.-Cambridge, 1881)

От обычного до редкого. Луга, поляны, опушки, реже по влажным хвойным лесам. В герпетобии чаще, чем на растительности. Апрель–август, ноябрь. Самая ранняя встреча — 13 апреля на проталинах в сосняке, когда активны пауки обоих полов. Далее ловились преимущественно самки, пик численности которых приходился на май. С июня по август редок, а в сентябре–октябре в сборах отсутствовал. Последняя встреча — 16 ноября, когда на снегу отловлена взрослая самка. Зимняя и ранневесенняя активность свидетельствуют о том, что вид зимует на стадии имаго. Аналогичные данные по биотопической встречаемости, обилию и фенотипу вида приведены для островной части южной Финляндии с морским климатом (Palmgren, 1972).

В коллекционном материале 2 самца, 12 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1991, 1993–1995, 2004, 2005.

Palliduphantes alutacius (Simon, 1884)

Lepthyphantes alutacius (Simon, 1884)

L. pallidus (O. P.-Cambridge, 1871)

1 самец, 13.07.93, в герпетобии хвойного леса с включением осины и березы. На смежной территории вид тоже редок, обитает по сходным биотопам (Palmgren, 1972).

Западный палеаркт.

Pelecopsis radicolica (L. Koch, 1872)

Редок. В лесах с участием лиственных пород. Герпетобионт, селящийся во мху и подстилке. Активен с третьей декады июня по середину августа.

В материале 6 самцов и 4 самки.

Палеаркт (?).

Годы сборов: 1993, 1995, 1997, 1998, 2006.

Pityohyphantes phrygianus (C. L. Koch, 1836)

Обычен. В ельниках, сосняках, осинниках, ольшаниках, лесах смешанного типа. Тамно- и дендробионт в летнее время и на поверхности снега зимой, хотя не исключено его зимнее обитание под снежными кучами на ветвях деревьев. В коллекционном материале среди имаго 88% самцов и 83% самок собраны в ноябре–декабре с поверхности снега. Самцы в летнее время встречались единично, а самки — с конца мая по середину августа, с пиком численности в июне (рис. 8, 4). Неполовозрелые пауки также активны преимущественно на снегу: в ноябре — около 55% всех пойманных молодых особей, в декабре — около 8,5%, в январе — 21,5% и единично отлавливались в феврале, марте и апреле. Зимующие пауки этого вида активно питаются (Gunnarsson, 1985). На побережье и островах Финского залива самцы наиболее многочисленны весной (Palmgren, 1972).

В учетном материале, полученном кошением с травостоя и кустарников в дневное время, 5 самцов и 13 самок, что составило средний уровень плотности около 2,8 э. в дни активности вида. В летнее время как взрослых, так и личинок разного возраста можно найти на ветках и коре деревьев, часто близ комлей, в укрытиях под отставшей корой, под сухим мусором или наносами из ветоши и лохмотьев старой полусгнившей коры на валежнике. Перед укрытием обычно натянута треугольная, горизонтальная ловчая сеть с небольшим количеством верхних растяжек и множеством нижних. У взрослой самки значение катета сети может достигать 40 см. Паук сидит днем в укрытии близ прямого угла сооружения.

Всего собрано 20 самцов, 95 самок (1:4,7), 244 неполовозрелых особи, среди которых соотношение полов 1:2. Развитие проходит по двухлетнему циклу.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1991–1997, 2003, 2004, 2008, 2009.

Pocadicnemis pumila (Blackwall, 1841)

Обычен. Луга, березняки, сосняки и ельники, в том числе сфагновые, чернолесье и хвойно-лиственные леса. Преимущественный герпетобионт, обитатель мохового слоя, но самки могут перемещаться в нижний ярус растительности. Самки отловлены с трав и кустарничков: 23.06.90 — в березняке, 24.06.05 — в заболоченном сосняке-черничнике и 4.07.04 — в приручевом ельнике с участками сфагнума. Май–июль. Самая ранняя встреча самца — 31 мая, самая поздняя — 2 июля, самки — 12 мая и 28 июля соответственно. Пик встречаемости самцов в июне (88%), самок — в июле. Западнее, в южной Финляндии, также обладает весенне-летним фенотипом (Palmgren, 1972, 1976).

Средняя ДП₁ около 3,4 э. Июльский уровень ДП₂ самцов в лугах около 1,1 э., в заболоченных сосняках 0,5 э., в зеленомошных — 0,7 э.

В материале 25 самцов, 21 самка (1:0,8).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990–1999, 2002–2005, 2008.

Poecilometes variegata (Blackwall, 1841)

Найден в герпетобии. 1 самец, 3.06.07, в мелколиственном лесу; 1 самка, 30.05.07, в сосняке-зеленомошнике; 1 самка, 1.08.93, в лесу смешанного типа. На островах

Финского залива немногочислен весной по пятнам травянистой растительности в открытых местах на скалах (Palmgren, 1972).

Транспалеаркт.

Porrhomma campbelli (F. O. P.-Cambridge 1894)

Porrhomma fagei (Miller et Krat., 1940)

1 самка найдена в 11 часов вечера 23.05.95 в травостое луга, кв. 62.
Западный палеаркт.

Porrhomma convexus (Westring, 1851)

Bathyphantes convexus (Westring, 1851)

1 самец, 23.06.90, в герпетобии сосняка-зеленомошника, кв. 77.
Европейский вид, известный также из Гренландии и западной Неарктики.

Porrhomma egeria (Simon, 1884)

1 самка, 1.07.99, под травяной ветошью на луговине, стационар Лахта.
Европейский ареал.

Porrhomma hebescens (L. Koch, 1879)

Porrhomma montanum (Jackson, 1913)

1 самец, 4.06.91, в хвойно-лиственном лесу, кв. 78; 1 самец *sbid*, 15.06.91, там же.
Западный палеаркт (?).

Porrhomma microphthalmum (O. P.-Cambridge, 1871)

1 самка, 22.05.95, в травостое луга; 1 самка, 12.06.03, в травостое мелколиственного леса.

Вид с европейским ареалом.

Porrhomma pallidum (Jackson, 1913)

Редок. Мелколиственные и хвойно-мелколиственные леса и их опушки, поляны, луговины. С середины апреля по середину августа. Самые ранние встречи 12–28 апреля на проталинах у самой кромки тающего снега, самая поздняя — 23 августа. В сырых темных ельниках островной части южной Финляндии обычен весной и поздней осенью (Palmgren, 1972).

В материале 2 самца и 9 самок, 4 из которых найдены на апрельских проталинах, 3 — в июне и по одной в мае и августе.

Палеаркт.

Годы сборов: 1990, 1992, 1994, 1995, 2003, 2005.

Porrhomma pygmaeum (Blackwall, 1834)

Обычен. В лесах и лугах, как в подстилке, так и в травостоях, а также на нижних ветвях деревьев или их подроста. С середины мая по июль. Нахождение вида

в восточной Карелии и Гумбарицах (ныне — территории Нижне-Свирского заповедника) указывалось ранее (Palmgren, 1975). В южной Финляндии преобладает летний тип размножения (Palmgren, 1972).

В хортобии максимум численности обоих полов в июне. В это время на лугах плотность вида в сборах, в среднем около 2,2 э. С июля самки перебираются в подстилку.

Для вида более характерна сумеречная активность. Пауков можно обнаружить в луговом разнотравье по утрам или ночью, когда там обильная роса.

В материале 17 самцов, 21 самка (1 : 1,2).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1991–1995, 1998, 1999, 2005, 2007, 2008.

Praestigia pini (Holm, 1950)

1 самец, 25.05.05, в герпетобии лишайникового сосняка; 1 самка, 1.08.04, во мху сосняка.

Транспалеаркт.

Satilatlas britteni (Jackson, 1912)

Perimones britteni (Jackson, 1912)

Редок. 2 самки, 6.06.88, в куртине черничника в старом захлампленном ельнике на гриве среди сфагновых болот, кв.94.

Европейский ареал.

Savignya frontata (Blackwall, 1833)

Обычен. В лугах, ельниках, реже — в других лесах и на сфагновых болотах. Самцы и самки примерно в равных количествах как в хортобии, так и в герпетобии. В Финляндии обнаружен даже на ветвях дубов (Koronen et al., 1997). Май–июль, сентябрь. Самцы — только в июне. Самки — с третьей декады мая по первую декаду июля. В дубравах Восточной Европы отмечался с мая по сентябрь (Esjunin et al., 1994). Максимальной численности вид достигал в июне. Одна самка найдена на лугу 24 сентября. Возможно появление второй генерации в предзимье, как это указано для Финляндии (Palmgren, 1972, 1976).

Средний уровень плотности в травостоях 1,2 э., при максимуме 4 э. в ельнике-черничнике 8.06.95.

В материале 10 самцов, 12 самок (1 : 1,2).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1992, 1995, 1999, 2003.

Scotinotylus evansi (O. P.-Cambridge, 1894)

Редок. Сосняки-брусничники с куртинами кустов, черничники. Во влажной подстилке, во мху, а зимой — на поверхности снега. 1 самец, 20.08.03, в моховом слое черничника; 3 самки, 15.09.93, в опад лишайникового сосняка и 4 самца, 16.11.95, на снегу в сосняках. Осенний фенотип вида отмечен в островной фауне Финляндии (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Semljicola faustus (O. P.-Cambridge, 1900)

Latithorax faustus (O. P.-Cambridge, 1900)

Редок. Хвойные и мелколиственные леса. В моховом ярусе и на траве. Июнь–июль, хотя 1 самец отловлен позднее — 2 сентября. Самки — с середины июня по конец июля. Вид обычен в Фенноскандии и в Заонежье (Palmgren, 1976). Фенология вида в этих областях такая же, как в Приладожье.

Всего в материале 2 самца, 7 самок. Более половины из этих самок найдено в лесной подстилке, в пустотах рыхлого верхнего слоя почвы, 2 особи пойманы сачком с травы.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1991, 1992, 1997, 2003, 2006.

Silometopus elegans (O. P.-Cambridge, 1872)

Обычен в лугах, редок на сфагновых болотах и на открытых пляжах водоемов. Преимущественно в подстилке, реже на траве. 2 самки обнаружены 18.06.99 среди наносов из сухих стеблей тростника на берегу Ладоги, урочище Выселки на границе с Карелией. С конца мая по июль. Нахождение на очень влажных лугах и в зарослях *Phragmites* отмечено в островной Финляндии (Palmgren, 1972).

В материале 7 самцов, 7 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1989, 1991, 1999, 2002.

Silometopus incurvatus (O. P.-Cambridge, 1873)

1 самец, 9.05.94, в подстилке лишайникового сосняка. В таком же биотопе встречается весной в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Вид европейского ареала.

Silometopus reussi (Thorell, 1871)

1 самка, 30.06.02, в траве надпойменного луга по правому берегу Часовенского ручья, кв. 61. На островах Финляндии обычен осенью по суходольным лугам (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Sintula cornigera (Blackwall, 1856)

1 самка, 25.05.05, в герпетобии заболоченного сосняка-черничника. В островной фауне южной Финляндии вид тоже редок, встречаясь в основном ранней весной (Palmgren, 1972).

Вид европейского ареала.

Stemonyphantes lineatus (Linnaeus, 1758)

Редок. В герпетобии сосняков. 3 самца: 14.05.87, сосняк-беломошник, кв. 65; 27.05.96, сосняк-беломошник, кв. 43; 2.06.87, сосняк сфагновый, кв. 65; 2 самки: 16.05.94, в заболоченном сосняке, кв. 115; 8.07.94, в сосновых молодняках на зарас-

тающей вырубке, лесистая грива среди сфагновых болот, кв. 28. Интересно, что в Англии время активности вида охватывает период с января по август (Sudd, 1972), а в Финляндии — с ранней весны до поздней осени (Palmgren, 1975), но в условиях Приладожья для него пока отмечена встречаемость, ограниченная только весенне-летним периодом.

Вид европейского распространения.

Годы сборов: 1987, 1994, 1996.

Tallusia experta (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок, порой обычен. Ельники, участки сосняков с березами и осинами, сфагновые сосняки и сфагновые болота. Герпетобионт, встречающийся преимущественно в холодное время года. Март–июнь, сентябрь–декабрь. Во время учетных работ почвенными ловушками отловлено 2 самца (май, сентябрь) и 5 самок (май–июнь, сентябрь). Как и в Финляндии (Palmgren, 1972, 1975), вид осенне-зимне-ранневесеннего феноцикла. Более 70% всех пойманных особей были активны на снегу в холодное время года.

В материале 16 самцов и 9 самок (1:0,6).

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1993–1996, 2006.

Tapinocyba biscissa (O. P.-Cambridge, 1872)

1 самец, 11.06.2006, в герпетобии смешанного леса, кв. 63.

Вид с европейским ареалом.

Tapinocyba insecta (L. Koch, 1869)

Редок. Луга, мелколиственные леса и их опушки, чернолесье, иногда в зеленомошных и сфагновых сосняках. Герпетобионт. С середины мая по середину июля. В Латвии (Штернбергс, 1979) вид встречается в широколиственных лесах с мая по декабрь, с максимумом численности в октябре–ноябре. В южной Финляндии очень редок (Palmgren, 1972).

В материале 12 самцов, 10 из которых пойманы в июне.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990, 1994, 1998, 2004, 2008.

Tapinocyba pallens (O. P.-Cambridge, 1872)

Обычен или редок. Спелые хвойные и мелколиственные леса и их опушки. В подстилке, на проталинах, на траве, на стволах деревьев. Апрель–август. Самая ранняя встреча — 12 апреля, самая поздняя — 23 августа. Пик численности самцов в июне, самок — в июле (рис. 8, 5). На траве найдены 2 самца и 2 самки. 1 самка обнаружена на стволе сосны в сфагновом сосняке с морошником и 1 в гнилой древесине в сосняке-черничнике. Остальные особи отловлены почвенными ловушками. 1 самец и 1 самка были уже в активном состоянии на первой апрельской проталине в сосняке. На зимнюю активность вида обращается внимание в более южных регионах Европы (Heimer, Nentwig, 1991). В южной Финляндии, где этот вид многочислен по разнообразным лесным биотопам, для него отмечена преимущественно весенняя активность

(Palmgren, 1972). Вид указывался для Гумбарниц (ныне территория Нижне-Свирского заповедника) ранее (Palmgren, 1976). Массовый вид в составе почвенной фауны пауков ельников Прионежья (Кудряшева, 1987) доминирует в хвойниках Латвии (Штернбергс, 1979).

В материале 66 самцов, 13 самок (1:0,2).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990, 1992–1996, 1998, 2001, 2004–2007.

Tapinocyboides pygmaeus (Menge, 1869)

1 самка, 30.07.92, в сосняке с березой и осиной, кв. 77, в гнилой древесине на земле. На каменистых островах Балтики обычен, заселяет пятна травяной растительности на сухих безлесных шхерах и склонах (Palmgren, 1972).

Европейский ареал (?).

Tapinopa longidens (Wider, 1834)

Обычен в ельниках, березняках, редколесных лишайниковых сосняках и по основным вырубкам, в лесах смешанного типа, реже — по лугам. Герпетобионт. Август–сентябрь, и только 1 самка отловлена в конце июня. Фенология вида совпадает с таковой в Финляндии (Palmgren, 1972, 1975).

В материале 8 самцов, 7 самок.

Западный палеаркт (?).

Годы сборов: 1986, 1990, 1991, 1993, 1995, 1999.

Tenuiphantes alacris (Blackwall, 1853)

Lepthyphantes alacris (Blackwall, 1853)

Обычен. Ельники и лиственные леса с включением ели или её подроста. В учетном материале из хортобия реже, чем в герпетобии: почвенными ловушками отловлено 36% всех собранных самцов и 48% самок. Май–сентябрь. В сборах находки самцов датированы с конца мая по первую декаду сентября, самок — с 10 мая по 3 сентября. Активность поздневесенняя и раннеосенняя. Пики встречаемости в июне и начале сентября (рис. 8, б). То же характерно для вида в Финляндии (Palmgren, 1972, 1975).

В герпетобии обитает преимущественно в мае–июле, реже — в августе. Средний уровень ДП₁ около 4,5 э., при максимуме 12,5 э. 11.06.88 в ельнике-черничнике. В неморальном ельнике июньский уровень ДП₁ 2,5 э., в захламленном старом ельнике на гриве среди сфагновых болот — 4 э., а в сфагновом ельнике — около 10 э. В целом, июньский уровень плотности взрослой части популяции вида по ельникам ниже, чем в ельниках Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985). В участке осинника среди хвойного леса летний уровень ДП₁ в среднем около 4 э. Июньский уровень ДП₂ в целом по лесам около 1,8 э.: в старых ельниках, в среднем, 1,5 э. (в черничниках 0,8 э., в неморальном 1,0 э., на гривах среди болот 2,1 э., в сфагновых 2,4 э.), в ольшаниках 3,1 э., в участке осинника среди хвойного леса около 3,5 э.

В растительный ярус пауки переселялись обычно в конце августа–сентябре. Средний уровень плотности около 4 э., при максимуме 12 э. по куртинам черники в старом осиннике 3.09.97. В начале августа 1995 г. в неморальном ельнике на р. Пельчужня плотность составляла около 3,3 э., а в начале сентября 1 э. В сфагновом

ельнике в кв. 79 августовская плотность была 2 э., а в начале сентября она возросла до 6 э.

В материале 27 самцов и 30 самок (1 : 1,1). Соотношение полов в сборах с растительности было примерно равным, тогда как в герпетобии самок найдено в 1,5 раза больше, чем самцов. В наземном ярусе обитает в верхних слоях подстилки, в низкорослых зеленых мхах, часто по обомшелым комлям и стволам живых или упавших деревьев.

Палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990, 1992–1995, 1997, 1998, 2004–2007.

Tenuiphantes cristatus (Menge, 1866)

Lepthyphantes cristatus (Menge, 1866)

Обычен. В сосняках, нередко с включением ели или осины, а также сфагновых. В осинниках и на сфагновых полянах в лесах и по берегам водоемов. В подстилке, во мху на комлях осин, на снегу, на проталинах у кромки снега, а кроме того, в нижнем растительном ярусе. Январь, март–июль, сентябрь–ноябрь. Летом (июль–август) живет на стадии личинок. Оба пола на стадии имаго попадались с начала сентября. Затем вид отмечался на снегу в ноябре. Весной самцы активны до начала апреля, самки — по третью декаду июня — начало июля. То есть, зимовка проходит на стадии имаго. Примерно такой же тип активности наблюдался у вида в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ в майско-июньских сборах в среднем 5 э., ДП₂ — 0,3 э. С осени взрослые обитали в лесах на травянисто-кустарничковой растительности. В сфагновых ельниках плотность в травостоях 4 э., а в участке осинника среди спелого сосняка 2.09.92 она была около 5 э. Хорошо выражена активность в холодное время года: более 78% всех взрослых самцов и 16% самок отловлено на поверхности снегового покрова.

В материале 30 самцов, 22 самки (1 : 0,7).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990–1995, 1997, 2000, 2004, 2005, 2009.

Tenuiphantes flavipes (Blackwall, 1854)

Lepthyphantes flavipes (Blackwall, 1854)

1 самец 17.09.87 в сфагновом сосняке.

Вид европейского ареала.

Tenuiphantes mengei (Kulczynski, 1887)

Lepthyphantes mengei (Kulczynski, 1887)

Обычен. Ельники, сосняки, мелколиственные и хвойно-лиственные леса. Обитает как в нижнем ярусе растительности, так и в подстилке, во мху, под корой, в гнилой древесине и в ходах короедов, а также на поверхности снега. Май–ноябрь. В сборах самцы датированы с 14 июля по 1 октября, с пиком встречаемости в сентябре, что характерно также для вида в Финляндии (Palmgren, 1972, 1975) и Восточной Европе (Eşjunin et al., 1994). Самая ранняя встреча самки 22 мая в осиннике, на земле под слоем прошлогоднего опада, самая поздняя — 29 ноября на снегу в сосняке. Чис-

ленность самок поддерживалась на более или менее одинаковом уровне в течение июня–сентября.

Средний уровень ДП₁ — около 3 э. В июне по сфагновым ельникам величина ДП₂ доходила до 2 э., а в сентябре по заболоченным соснякам — до 0,5 э. Средняя Пл в травяно-кустарничковом ярусе 2 э. В хортобии в июне по ельникам плотность около 1,3 э., в августе по лишайниковым соснякам — 1,6 э. В целом плотность популяции в десятки раз ниже, чем в герпетобии лесов Карелии, где этот вид в сентябре доминирует по численности (Целлариус, Шорохов, 1985).

В материале 10 самцов, 36 самок (1 : 3,6).

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1990, 1992–1997, 2001, 2002, 2004–2006, 2009.

Tenuiphantes nigriventris (L. Koch, 1879)

Lepthyphantes nigriventris (L. Koch, 1879)

Обычен. Ельники, осинники, хвойно-лиственные леса, зарастающие вырубки, опушки и сфагновые болота. Обитает как на кустарниках и травах, так и в лесной подстилке. Май–сентябрь. Самая ранняя встреча самца 16 июня, самая поздняя — 19 сентября. Самки — с мая по сентябрь.

Средний уровень ДП₁ около 3 э., а ДП₂ — от 0,2 до 1 э. Плотность в хортобии около 1,2 э.

В материале 9 самцов и 9 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1991, 1993, 1995, 1997, 2000, 2005–2007.

Tenuiphantes tenebricola (Wider, 1834)

Lepthyphantes tenebricola (Wider, 1834)

Обычен, иногда многочислен. В нижнем растительном ярусе и герпетобии лесов и реже — в открытых биотопах. Кустарнички, папоротники, высокотравье, лесная подстилка, мох, древесная труха, проталины и поверхность снежного покрывала. Апрель–ноябрь. В теплое время года самая ранняя встреча самца 12 мая, самая поздняя 6 сентября, самки — 20 мая и 11 сентября. Кроме того, самки отмечались в подстилке первых апрельских проталин с 12 апреля, а в ноябре их можно было встретить на поверхности снега. Пик встречаемости для пауков обоих полов в июне (рис. 8, 7). На островах Финского залива максимум встречаемости самцов приходится на поздневесеннее время (Palmgren, 1972). Полисезонность вида для теплого времени года отмечена также в дубравах Восточной Европы (Esjunin et al., 1994).

Средне-июньский уровень ДП₁ в ельниках около 6,5 э., а по другим типам лесов от 4,2–4,5 э. в сосняках черничных и разнопородных лесах до 6–8 э. в осинниках и чернолесье. Средняя величина ДП₂ в июне по зеленомошным соснякам, осинникам и ольшаникам около 2,4 э., по ельникам 1,8 э., в разнопородных лесах 1,3 э. В хортобии июньская плотность имаго по ельникам и хвойно-лиственным лесам, в среднем, на уровне 1,6 э., при максимуме 4 э. в сосняке с осиной 21.06.97.

В материале 43 самца и 88 самок (1 : 2). В учетном материале кошением соотношение полов 1 : 0,3, а при учетах почвенными ловушками 1 : 2,5.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989–1997, 1999–2001, 2003–2008.

Tenuiphantes tenuis (Blackwall, 1852)

Lepthyphantes tenuis (Blackwall, 1852)

1 самка, 8.07.05, в герпетобии спелого сосняка-беломошника. Возможно, сотню лет назад, когда в регионе исследований на месте ныне разросшихся лесов были поля и деревни, этот вид был более многочислен. В Бельгии он занимает видное место в населении пауков на полях с зерновыми и овощными культурами (Janssens, De Clerco, 1986). По островкам южной Финляндии под наносами на морском берегу отмечен как редкий (Palmgren, 1972).

Космополит.

Tenuiphantes zimmermani (Bertkau, 1890)

Lepthyphantes zimmermani (Bertkau, 1890)

Вторичный лес смешанного типа с остаточными элементами неморального комплекса. Июль. В материале 5 самок. В таком же биотопе обитает на побережье Балтики и островах южной Финляндии (Palmgren, 1975), где тоже редок.

Вид с европейским ареалом.

Thyreosthenius parasiticus (Westring, 1851)

Редок в герпетобии хвойно-лиственных лесов, сырых сосняков и на открытых берегах водоемов. Май-сентябрь. Пауки прячутся во мху, под досками, бревнами или лежащими стволами, в гнилых пнях, под корой.

В материале 4 самца, 13 самок.

Голаркт.

Годы сборов: 1989, 1993–1995, 2005, 2008.

Tiso vagans (Blackwall, 1834)

1 самец, 1 самка 28.05.90 пойманы в почвенные ловушки на поляне у кордона Горка. Обычный на протяжении теплого времени года стенотопный вид герпетобия лугов на островах южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Вид европейского распространения.

Trichopterna cito (O. P.-Cambridge, 1872)

1 самка отловлена почвенными ловушками 21.06.97 в сухом участке чернично-брусничного сосняка с осинкой, кв. 60 (экземпляр утерян). Один из наиболее ксеротермных видов в южной Финляндии (Palmgren, 1972), обитающий в лишайниковых сосняках.

Западно-центральный палеаркт.

Trichopterna thorelli (Westring, 1861)

В герпетобии луга и сфагнового болота: 1 самец, 16.06.87 и 1 самец 17.06.87; 1 самка, 2.06.87. В хортобии сосняка-зеленомошника 2 самки, 22.08.97.

Западно-центральный палеаркт.

Troxochrus scabriculus (Westring, 1851)

Редок. Сосняки сфагновые и вересковые, а также лесные опушки и луга. Апрель–июль. Самая ранняя встреча 30 апреля, самая поздняя 28 июля. Герпетобионт. В безлесных и полуоткрытых биотопах обычен в теплое время года в островной Финляндии (Palmgren, 1972).

В материале 9 самцов, 10 самок.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1989, 1990, 1994, 1995, 2002, 2006, 2007.

Walckenaeria antica (Wider, 1834)

Обычен. Хвойники и леса смешанного типа, старые ивняки, ольшаники, опушки лесов. Одна особь найдена на годовалой черной гари в сосняке. Герпетобионт. Апрель–август. Самая ранняя встреча самца 21 апреля на проталине в сосняке, самая поздняя — 22 августа. 85% самцов отловлено в мае. Вид отмечался здесь ранее: 9.08.43, в Гумбарицах были пойманы две самки (Palmgren, 1976). На предпочтение сухих местообитаний этого эвритопа указано также для островной Финляндии, где он встречается на протяжении всего вегетационного периода (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности населения вида в мае достигал 5 э.

Всего 46 самцов и 6 самок (1:0,13).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990–1996, 2005, 2008, 2009.

Walckenaeria atrotibialis (O. P.-Cambridge, 1878)

Обычен. Березняки, осинники, ольшаники, сосняки с участием этих пород и прочие сосняки. Только в герпетобии. Июнь–август. Самая ранняя встреча 22 июня, самая поздняя — 12 августа. Почти 80% самцов найдено в июне. Самки попадались преимущественно в июле.

Средняя ДП₁ в годы встреч около 7 э.

В материале 21 самец, 8 самок.

Голаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990–1992, 1994, 1996, 1998, 1999, 2004–2008.

Walckenaeria capito (Westring, 1861)

1 самка, 22.09.96, под поленницей дров во дворе жилого дома в г. Лодейное Поле. Голаркт.

Walckenaeria cucullata (C. L. Koch, 1836)

Обычен. Ельники, сосняки. Только в герпетобии. Апрель–август. Самая ранняя находка 13 апреля на лесной проталине, самая поздняя — 25 августа. В жаркое летнее время взрослые особи почти не встречаются (рис. 8, 8). Максимальное количество отловлено в мае, когда средний уровень ДП₁ достигал 3,2 э. В условиях морского островного климата южной Финляндии у этого вида период встречаемости более растянут в обе стороны (Palmgren, 1972).

Всего 40 самцов и 18 самок (1:0,45).

Палеаркт.

Годы сборов: 1991–1995, 1998, 2003–2006, 2008, 2009.

Walckenaeria cuspidata (Blackwall, 1833)

Редок. В лесах, в том числе, на десятилетней гари в сосняке. В герпетобии и хорт-обии. Самцы найдены в травянисто-кустарничковом ярусе, где отловлены только две самки. Вид отмечался на данной территории ранее: в августе 1943 г. в Гумбаричах поймана 1 самка (Palmgren, 1976). Самая ранняя встреча 14 мая, самая поздняя — 18 августа, чаще всего — в июне. Самцы — только в июне. В условиях морского климата южной Финляндии максимум встречаемости самцов приходится на осенние месяцы (Palmgren, 1972).

В материале 3 самца и 9 самок.

Голаркт.

Годы сборов: 1988, 1990, 1991, 1993, 2001, 2003, 2004, 2006, 2008.

Walckenaeria dysderoides (Wider, 1834)

Обычен. Незаболоченные ельники, водораздельные сосняки с включением мелколиственных пород, сосняки сфагновые, ольшаники. Герпетобионт, но один самец найден на кустиках черники в ельнике. Апрель–август. Самая ранняя встреча 12 апреля на проталине, самая поздняя — 27 августа.

Учетный материал преимущественно июньский, когда уровень ДП₁ был около 6 э., а величина ДП₂ по соснякам, в среднем, около 0,9 э.

Всего собрано 59 самцов и 2 самки (2.06.05 и 6.07.03).

Палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1990, 1991, 1994–1997, 1999–2001, 2003–2008.

Walckenaeria kochi (O. P.-Cambridge, 1872)

Два самца: 30.04.89 и 2.05.89, в герпетобии луга, кв. 61. Для островной южной Финляндии, где вид также малочислен, указывается осенне-зимняя активность (Palmgren, 1972).

Транспалеаркт.

Walckenaeria mitrata (Menge, 1868)

Редок. В почвенные ловушки отловлены четыре особи: 1 самец, 21.05.88, в сосняке с березой, кв. 65; 1 самец, 25.05.05, в сосняке-зеленомошнике, кв. 77; 1 самец, 2.06.05, там же; 1 самка, 11.06.95, на обсохшем месте прошлогоднего бобрового разлива посреди приручьевого ельника на р. Пельчужня, кв. 100.

Западный палеаркт.

Walckenaeria nodosa (O. P.-Cambridge, 1873)

Редок. В материале 5 самок, найденных: 3.06.86, на опушке хвойно-лиственного леса; 12.06.04, в травостое луга на стационаре Лахта; 15.06.87, в травостое открытого переходного сфагнового болота, кв. 60; 8.07.05, в герпетобии сосняка-зеленомошника; 8.08.04, в герпетобии на порослей молодым сосняком вырубке.

Палеаркт.

Walckenaeria nudipalpis (Westring, 1851)

Редок. Сосняки. 9 самцов отловлены с поверхности снежного покрывала в сосняках во второй половине ноября в 1994 и 1995 гг.; 1 самец был активен на снегу в лесу смешанного типа 12.01.05. 1 самка найдена 17.06.08 под наносами в полосе прибоя на песчаном пляже Ладоги; 1 самка 24.07.92 — в подстилке соснового леса у края открытого сфагнового болота, кв. 60. В Твярминне встречен только в заболоченных местообитаниях (Palmgren, 1972), с максимумом численности самцов в осеннее время.

Транспалеаркт.

Walckenaeria obtusa (Blackwall, 1836)

Обычен. Старый захламленный ельник на гриве среди осоко-сфагновых болот в кв. 93, ельники-кисличники в кв. 57 и кв. 63, сосняки лишайниковые в кв. 43 и кв. 65, сосняк зеленомошный с пятнами лишайников в кв. 27, лес смешанного типа в кв. 84. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя встреча 11 мая, самая поздняя — 8 июля. В материале из южной Финляндии (Palmgren, 1972) имеются указания на зимние встречи для обоих полов.

В материале 14 самцов и 2 самки.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1991, 1993, 1994, 1996, 2006, 2007.

Walckenaeria unicornis (O. P.-Cambridge, 1861)

Редок. Луга, заболоченные сосняки и сосняки с мелколиственными породами, березняки, лесные опушки. Апрель–август. В учетном материале — только из хортобия. При прочих сборах обнаружен на проталинах, под камнями, под корой, на нижних сухих ветках берез, на кустах голубики. Самая ранняя встреча 12 апреля на проталине посреди луга в урочище Лахта, самая поздняя — 25 августа, там же.

В материале 3 самца, 8 самок.

Европейский ареал.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1991, 1993, 1995, 1996, 2005, 2006.

Walckenaeria vigilax (Blackwall, 1853)

Редок. Луга, сфагновые болота. В герпетобии и в хортобии. Июнь. Самая ранняя находка — 15 июня, самая поздняя — 1 июля. Все самцы отловлены почвенными ловушками или сачком в лугах на стационаре Лахта, 1 самка — 21.06.02 в травостое мохового болота, кв. 93.

В материале 5 самцов и 1 самка.

Транспалеаркт-западный неаркт.

Годы сборов: 1986, 1993, 1996, 2002, 2003.

Семейство Liocranidae

Agroeca brunnea (Blackwall, 1833)

Многочислен. Ельники, сосняки лишайниковые, зеленомошные, сфагновые, сосновые молодняки, хвойно-лиственные леса, сфагновые болота, луга, лесные опушки. Только в герпетобии. С конца апреля по сентябрь. Пики встречаемости самцов в мае и августе, самок — в июне (рис. 9, 1). 1 самец пойман на снегу 24 ноября.

Средний уровень ДП₁ около 6,9 э. (табл. 2). Майская плотность взрослого населения вида в ельниках идентична таковой для этого биотопа в Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985). Максимум плотности достигался поздней весной и ранней осенью. Для дубрав Восточной Европы также характерно снижение численности вида в летнее время (Esjunin et al., 1994). Судя по времени встречаемости самцов, к началу осени появляется новое их поколение, уходящее на зимовку и активное в период весеннего размножения в мае, после чего численность этой генерации резко падает. В условиях морского климата в Твярминне этот вид редок (Palmgren, 1972).

Таблица 2. Сезонные изменения плотности
(в экз./100 лс.) взрослого населения *Agroeca brunnea*
по биотопам в Приладожье

Биотоп	Месяц наблюдений				
	V	VI	VII	VIII	IX
Хвойно-лиственные леса	10,0	10,0	0	5,2	—
Сосняки зеленомошные	10,0	3,0	8,0	8,3	0
Ельники	7,0	3,9	0	11,4	3,0
Сосняки сфагновые	6,9	5,9	8,0	6,9	11,3
Сфагновые болота	4,0	6,0	0	0	2,4
Вырубки, опушки	4,0	4,0	0	0	0
Сосняки беломошные	2,0	0	0	15,0	5,3
Луга	0	5,5	0	30,0	0

В материале 95 самцов, 61 самка (1 : 0,6).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999–2001, 2004–2006.

Agroeca dentigera (Kulczynski, 1913)

Редок. Сфагновые сосняки и болота. Только в герпетобии. Май–июнь, август–сентябрь. Самая ранняя встреча 6 мая, самая поздняя — 30 сентября.

В материале 5 самцов и 2 самки.

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1994–1996.

Agroeca proxima (O. P.-Cambridge, 1871)

Обычен, иногда многочислен. Незаболоченные ельники, осинники, спелые сосняки всех типов, хвойно-лиственные леса, луга и лесные опушки, сфагновые болота. Только в герпетобии. Июнь–сентябрь. Самая ранняя встреча 26 июня, самая поздняя — 30 сентября. Самцы — с конца июня по середину сентября, самки — с конца

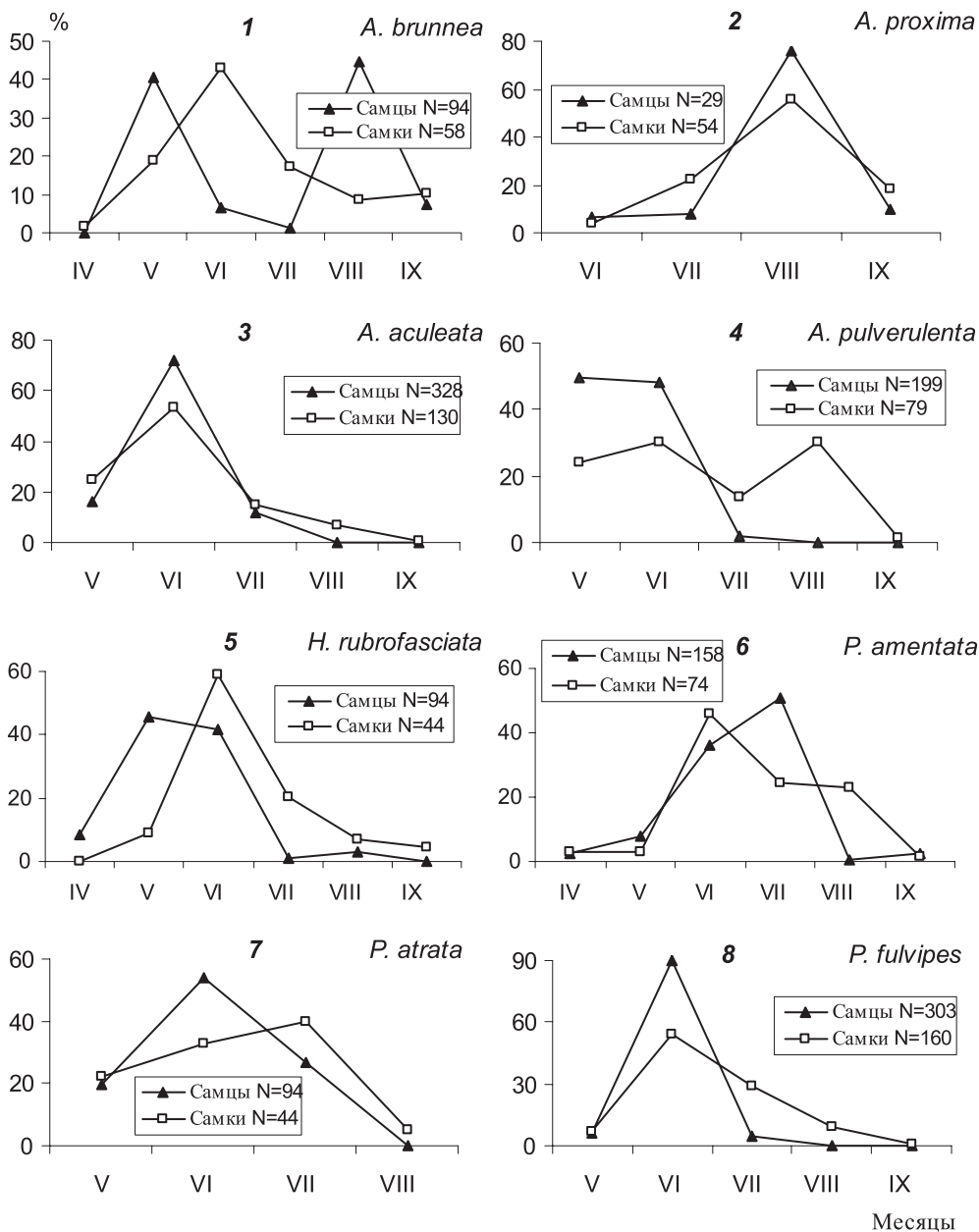


Рис. 9. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

июня по сентябрь. Максимум встречаемости в августе (рис. 9, 2). В других частях ареала фенология может быть иной. В смежном регионе на островах южной Финляндии — очень редок (Palmgren, 1972). В Англии это вид осенней активности, с сентября по ноябрь, с пиком встречаемости в октябре (Sudd, 1972).

Средний уровень ДП₁ за время исследований составил около 7 э. Наиболее высокий уровень ДП₂ наблюдался в июле по ельникам и в августе по соснякам-беломошникам (табл. 3). В начале периода активности чаще отмечался по малозатененным биотопам, опушкам и вырубкам, где его ДП доходила до 2,7 э.

В материале 64 самца, 27 самок (1 : 0,4).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1991–1999, 2001–2003, 2005.

Таблица 3. Сезонные изменения плотности (в экз./100 лс) взрослого населения *Agroeca proxima* по биотопам в Приладожье

Биотоп	Месяц наблюдений			
	VI	VII	VIII	IX
Ельники	3,0	20,0	4,2	2,8
Сосняки зеленомошные	0	4,0	8,1	4,0
Сосняки лишайниковые	0	0	17,1	2,3
Сосняки сфагновые	0	0	14,1	10,0

Phrurolithus festivus (C. L. Koch, 1835)

Редок или обычен. Сфагновые сосняки, голые гари по спелым соснякам, опушки сосняков, участки чернолесья по соседству с сосняками. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя встреча 31 мая, самая поздняя — 24 августа. Самцы — по середине июля, самки с середины июня по конец августа. В южной Финляндии, активность имаго обоих полов у этого вида приходится только на весенне-летнее время (Palmgren, 1972). Летний фенотип отмечен также в дубравах Восточной Европы (Esjunin et al., 1994).

Средний уровень ДП₁ в естественных биотопах около 5 э.

В материале 12 самцов, 17 самок (1 : 1,4).

Палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1993, 1994, 1996, 2003, 2005, 2006, 2008.

Scotina celans (Blackwall, 1841) (?)

2 самки — 11.06.96 и 13.09.96, на гари в сосняке-беломошнике, кв. 43. Экземпляры не типичного окраса.

Вид с европейским ареалом.

Scotina palliardi (L. Koch, 1881)

Редок. Сосняки лишайниково-зеленомошные, сосняки сфагновые, сосновые молодняки, в том числе, черные гари в этих биотопах. Герпетобионт. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца 6 мая, самая поздняя — 13 июня, самки — с июня по середину сентября. В островной части южной Финляндии у этого вида также более

выражен весенний фенотип размножения (Palmgren, 1972), но некоторое количество самцов отмечается и в осеннее время.

В материале 20 самцов, 4 самки (1 : 0,2).

Европейский ареал.

Годы сборов: 1987, 1994–96, 2005.

Семейство Lycosidae

Кроме обычного расселения личинок ликозид наземным путем, иногда можно наблюдать также полеты неполовозрелых пауков этого семейства на паутинках, в особенности характерных для осеннего времени.

Acantholycosa lignaria (Clerck, 1758)

Обычен. В полуоткрытых биотопах. Держится на древесном субстрате: мертвых стволах упавших деревьев по лесным опушкам, на бревнах и досках по берегам озер, рек и бобровых разливов или в населенных пунктах, на скоплениях древесного плавника по берегам, на валеже в разреженных лесах. С начала июня по вторую декаду августа.

Греющиеся на солнце пауки хорошо заметны издали, но очень проворны, и при попытке наблюдателя подойти ближе моментально скрываются на нижней стороне бревна. За последние 20 лет общая численность популяции этого вида в лесах заповедника увеличилась за счет повсеместного освоения лесных речек бобрами, деятельность которых приводит к значительному вывалу толстых осин и берез. В то же время, на побережье Ладожского озера она заметно упала в связи с тем, что во время сильных штормов с нагонным ветром, прошедших в середине 90-х годов XX века, вся заваленная большим количеством сплавных бревен и частей разбитых плотов литораль озера была засыпана толстым слоем песка, образовавшим широкий ровный пляж.

В материале 1 самец, 7 самок. 17 августа в коконе найдено 65 *j*.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1990, 1992, 1993, 1995.

Alopecosa aculeata (Clerck, 1758)

Многочислен. Светлые леса. Герпетобионт. За время наблюдений только одна самка была отловлена кошением с травостоя в лесу смешанного типа. Май–сентябрь. Самцы с 12 мая по 11 июля, самки с 16 мая по первую декаду сентября.

Средний уровень ДП₁ около 13 э. Наиболее высоких значений плотность популяции достигала в июне (рис. 9, 3). Пауки предпочитают селиться по осветленным лишайниковым соснякам разного возраста (табл. 4). В чистых лиственных лесах не встречался. Такая же предпочтительность биотопов и сходные величины июньской динамической плотности населения этого вида отмечены в Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985).

Среди неполовозрелых особей у самок двигательная активность гораздо выше, чем у самцов, поэтому в сборах количество первых почти в десять раз превышает количество последних. Самки с молодью на брюшке начинают попадаться к концу июля. Зимуют личинки разных возрастов. Развитие проходит, судя по возрастным

Таблица 4. Сезонные изменения плотности (в экз./100 лс.) взрослого населения *Alopecosa aculeata* по биотопам в Приладожье

Биотопы	Месяц наблюдений	
	V	VI
Сосновые молодняки	20,0	18,0
Опушки лесов	3,2	0
Сосняки-беломошники	2,8	18,4
Сфагновые болота	2,4	0,8
Сосняки с включением лиственных пород	1,8	0,6
Сосняки сфагновые	1,4	1,5
Ельники	1,0	1,2
Сосняки-зеленомошники	0,6	5,3
Гарь в беломошнике	3,5	11,7
Гарь в сосновом мелколесье	1,6	5,9
В среднем:	3,83	6,34

категориям зимующих личинок, по двухлетнему циклу. Для северной Финляндии указывается на развитие вида по трехлетнему циклу (Workman, 1979). В Приладожье *A. aculeata* ведет дневной свободный образ жизни, во всяком случае, самцы, во множестве бегающие в июне по поверхности почвы, что также отмечено ранее для окрестностей Ленинграда (Zyuzin, 1990). Относительное количество взрослых самок в сборах значительно ниже, чем у самцов. Скорее всего, это связано с образом жизни самок после откладки яиц. В июле самки с коконами, видимо, полностью переходят на скрытное обитание, поскольку в это время перестают встречаться свободно бегающие особи. Кроме того, коконы у этого вида не приспособлены ни для длительного перетаскивания, поскольку шаровидны, ни для освещения солнцем, так как они слишком светлые. Но что здесь первично — длительное обитание внутри укрытий среди подстилки или свойства коконов — остается не ясным. В двух обследованных коконах найдено 62 *j* и 60 яиц.

В материале 329 самцов и 133 самки (1:0,4).

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Alopecosa fabrilis (Clerck, 1758)

Редок. 1 самец, 18.08.90, на зарастающих сосняком полянах в Куте Лахты; 4 самки: 27 и 29.06.89, 21.06.95, 9.08.86, там же; 1 самка, 23.08.92, на сосновой вырубке по правобережью среднего течения ручья Ваемского. Герпетобионт. В изучавшихся условиях малочислен по причине небольшого количества мест для обитания этого ксеротермного вида. По Ленинградской области в целом редок, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002). В островной Финляндии изредка встречался на поросших сосной песчаных дюнах (Palmgren, 1972).

Вид с европейским ареалом.

Alopecosa inquilina (Clerck, 1758)

Редок. 1 самец, 16.05.95, на опушке сосняка, кв. 63; 1 неполовозрелая самка, 25.05.95, там же; 1 самка, 30.08.94, в осветленном сосняке на песчаной гриве среди

сфагновых болот, кв. 27. Осеннее появление взрослых особей обоих полов в сходных биотопах отмечено также в Московской области (Перелешина, 1928) и на юге Финляндии (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Alopecosa pinetorum (Thorell, 1856)

Редок. Все находки сделаны в сосняках на лесистых гривах среди сфагновых болот кв. 27–28, где пауки отловлены почвенными ловушками. По 3 самца, 17.06.94 и 21.06.94, в сосняке-зеленомошнике; 1 самец, 1 самка, 7.07.93, на годовалой черной гари по сосняку-зеленомошнику; 1 самка, 28.07.03, там же. Кроме того, 17.05.94 и 23.08.93 пойманы 3 неполовозрелые самки.

Западный палеаркт.

Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758)

Многочислен. Луга, опушки, вырубки, сосновые редколесья и молодняки, разреженные леса смешанного типа и ольховые перелески, сфагновые сосняки и болота. Реже — в старых ельниках и спелых сосняках. Герпетобионт. Май–сентябрь. Самая ранняя встреча представителей обоих полов 7 мая. Самцы — по первую декаду июля, самки — по вторую декаду сентября. 80% всех самцов отловлено с третьей декады мая по вторую декаду июня (рис. 9, 4). У самок наблюдалось два пика численности: с конца мая по конец июня — 45% всех самок — и в августе.

Таблица 5. Сезонные изменения плотности (в экз./100 лс) взрослого населения *Alopecosa pulverulenta* по биотопам в Приладожье

Биотопы	Месяц наблюдений	
	V	VI
Вырубки	25,0	1,0
Луга	10,0	1,7
Сосняки сфагновые	8,7	5,8
Опушки лесов	5,4	1,0
Разреженные леса смешанного типа	4,4	0,8
Сфагновые болота	2,6	10,5
Ельники	0,1	0,4
Гарь в сосновом мелколесье	0,8	0,7
В среднем:	7,13	2,74

Наиболее высокий уровень ДП был в мае на зарастающих вырубках и в луговых биотопах, в июне — в сфагновых биотопах (табл. 5).

Всего в БД 214 самцов и 86 самок (1 : 0,4). Низкая двигательная активность самок так же, как у *A. aculeata*, связана с их скрытным образом жизни во время охраны кладок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1988–1996, 1999, 2004–2006.

Arctosa alpigena (Doleschall, 1852)

Обычен или редок. На открытых переходных болотах, очень редко — по окраинам смежных биотопов. Герпетобионт. Активен с 5–6 мая. Самцы — до третьей декады июня, затем появляются только с середины сентября. Встречаемость самок более или менее равномерно снижается от весны к осени.

ДП₁ около 6 э., ДП₂ — 0,8 э. В мае на болотах ДП около 2,9 э.

В материале 21 самец, 10 самок (1 : 0,5).

Голаркт.

Годы сборов: 1993, 1994, 1996, 1999, 2000.

Arctosa figurata (Simon, 1876)

Редок. Отлавливался почвенными ловушками на сфагновых болотах, реже в сфагновых сосняках и прочих открытых заболоченных местах. Июнь–август. Самая ранняя встреча 24 июня, самая поздняя — 18 августа.

На моховых болотах в благоприятные для вида годы средний уровень ДП₁ в июле бывает 2,8 э., а максимальный — 21 э.

Самки с коконами — в середине июля, а с молодью — с 21 июля.

Европейский ареал.

Годы сборов: 1988, 1995, 1999.

Hygrolycosa rubrofasciata (Ohlert, 1865)

Обычен или многочислен. Опушки, редколесья, моховые болота и заболоченные сосняки, влажные сосняки-зеленомошники и зарастающие сосной вырубки, луга, березняки и ельники. Одинаково успешно населяет как поверхность почвы, так и нижний растительный ярус. Апрель–сентябрь. Самая ранняя находка самца 26 апреля, самая поздняя — 22 августа, самки — с 6 мая по 2 сентября. Кроме того, 1 самка встречена на снегу открытого болота в декабре. Пик активности самцов приходится на май и начало июня (71% особей), 52% особей самок отловлено в июне (рис. 9, 5). В островных условиях южной Финляндии для вида отмечено более равномерное, чем в Приладожье, распределение взрослых пауков по сезонам (Palmgren, 1972).

Наиболее высокий уровень ДП₁ отмечен на поляне у кордона Горка в апреле — 27 э. Уже в мае плотность упала здесь более чем в 15 раз, а в июне встречи вида на лесных опушках стали редкими (табл. 6). Более стабильна плотность населения вида в заболоченных сосняках.

В лугах численность вида повышалась в июне по мере разрастания травостоя. Здесь часто попадались неполовозрелые особи. Самки с коконами, средний диаметр которых около 3,5 мм, встречались с начала июня по середину июля.

В материале 94 самца, 45 самок (1 : 0,5).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1991, 1993–1999, 2001, 2002, 2005, 2006.

Pardosa agrestis (Westring, 1861)

Обычен. Открытые и полуоткрытые биотопы. Преимущественно, на открытых песчаных пляжах по берегам водоемов, с завалами мусора на литорали и чахлым травостоем (около 70% пойманных экземпляров), в лугах. На сфагновых болотах

Таблица 6. Сезонные изменения плотности (в экз./100 лс) взрослого населения *Hygrolycosa rubrofasciata* по биотопам в Приладожье

Биотоп	Месяц наблюдений	
	V	VI
Сфагновые сосняки	6,6	2,8
Моховые болота	4,4	0,6
Поляны, опушки	1,6	0,5
Луга	0	1,5

один самец отловлен 27 июня и один самец — 24 июня на годовалой, зарастающей вейником гари в сосновых молодняках на гриве среди сфагновых болот, кв. 28. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя находка 31 мая, самая поздняя — 10 августа.

Июньский уровень ДП₂ в лугах около 2,5, по опушкам, полянам с редколесным сосновым молоднякам — около 2,0. На литорали Ладоги среди древесных наносов и мелкого мусора 1.06.08 динамическая плотность самцов была около 215 э. По мере зарастания полян и лугов в районе исследований встречается все реже, оставаясь многочисленным лишь на открытом ладожском побережье.

В материале 79 самцов, 40 самок (1:0,5). 21 июня в коконе найдено 34 яйца, 23 июля — 37 яиц.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989, 1990, 1993, 1999, 2002, 2003, 2008.

Pardosa agricola (Thorell, 1856)

Редок. Придерживается биотопов вдоль берегов водоемов. 1 самка, 10.06.87, на зарастающем лесом берегу ручья Ситики, кв. 96; 3 самки, 16.06.02, на пойменном лугу у зал. Лахта; 1 самка, 19.07.93, у ручья на стационаре Лахта; 2 самки, 11.08.05, в мелколиственном лесу на берегу ручья, кв. 62. Многочислен по берегам на каменистых островах Балтии (Palmgren, 1972), где для него характерен весенне-летний фенотип.

Западный палеаркт.

Pardosa amentata (Clerck, 1758)

Обычен в лугах, по опушкам и разреженным участкам лесов, по открытым берегам водоемов. Многочислен на покосных лугах, не зарастающих высокотравьем. Герпетобионт, иногда посещающий нижний ярус растительности. Апрель–сентябрь. Самая ранняя встреча 26 апреля, самая поздняя — 17 сентября. Максимум встречаемости самцов в июле, самок — в июне (рис. 9, 6). В соседнем регионе также отмечен весенне-летний фенотип для этого вида (Palmgren, 1972).

Апрельско-майские сборы из всех биотопов представлены самцами, и только на хорошо прогреваемых опушках в это время изредка отлавливались и самки. В июньских сборах самцов было в 1,5 раза больше, чем самок. В июле количество самцов повсюду резко сокращалось, и только однажды, 4.07.88 на лугу близ стационара Лахта, в десять ловушек за сутки попало 74 самца, что и отразилось на ходе графика. В августе в уловах были только самки, а со второй половины сентября в сборах

вновь появлялись отдельные экземпляры взрослых самцов. По-видимому, часть особей, достигшая стадии имаго, зимует, обеспечивая начало периода спаривания сразу же после схода снега в конце апреля.

При благоприятных условиях вид быстро заселяет подходящие биотопы и наращивает там численность, благодаря способности длительное время поддерживать невысокий уровень плотности населения в мало приемлемых для него местах обитания. Так, в старых ельниках этот вид обычно не обнаруживался, но в отдельные годы в ельниках-кисличниках июльский уровень его ДП был, в среднем, около 0,7 э. Уже через год после обнажения дна бывшего бобрового разлива на р. Пельчужня среди старых приручьевых ельников ДП₁ взрослой части населения вида достигала здесь в июне 3,6 э. Иногда *P. amentata* можно найти в сильно затененных участках вторичных лесов. Самки этого вида обычно появляются и на песчаной литорали Ладоги на следующий же день после сильного шторма, заливающего волнами пляж.

Оптимальный биотоп — луга, где в июне–июле ДП₂ достигала 12–14 э. Сравнительно высока плотность вида в биотопах опушечного типа: июньский уровень ДП₂ 3,5–4,0 э. В разреженных беломошниках он был в это время 0,8 э., а в сфагновых сосняках и на болотах менее 0,2 э.

В материале 176 самцов, 76 самок (1:0,4). Среди нимф последних возрастов самки гораздо активней самцов: соотношение полов в уловах составило 1:4,5.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999, 2002–2003, 2005, 2006, 2008.

Pardosa atrata (Thorell, 1873)

Обычен. Сфагновые болота и примыкающие к ним сильно заболоченные участки соснового редколесного криволесья. Герпетобионт. Кошением в мае добыт единственный экземпляр с торчащих из воды кустарничков на сплошь залитых талой водой весенних болотах. Май–август.

Самая ранняя встреча самца 12 мая, самая поздняя — 12 июля; самки — 17 мая и 30 августа соответственно. Более половины всех самцов собрано в июне. Пик встречаемости самок приходится на июль (рис. 9, 7). Уровень ДП₂ взрослого населения на болотах в мае 7,1, в июне — 15,3, в июле — 13,4 э.

В материале 101 самец, 58 самок (1:0,6). В июне в двух коконах было по 120 эмбрионов.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1994, 1998, 1999.

Pardosa fulvipes (Collett, 1875)

Многочислен. Луга, поляны, опушки лесов и разреженные участки незаболоченных, с хорошо развитым разнотравьем мелколиственных лесов и ельников с включением лиственных пород. Герпетобионт, но самки с коконами держатся обычно на верхушках трав. Май–сентябрь. В перелесках встречался чаще в мае–июне, в лугах — с июня. Самая ранняя находка самца 11 мая, самая поздняя — 30 июля, самки — 28 мая и 12 сентября. Пик встречаемости для особей обоих полов в июне (рис. 9, 8).

Во время учетов на травах встречены только самки, максимальная плотность которых до 20–24 э. наблюдалась в лугах 26.06.02 при среднем её уровне 5,2 э. Уровень

ДП₁ в среднем около 34 э., при максимуме около 200 э. на лугу 19.06.02. Уровень ДП₂ по характерным для вида биотопам около 12 э.

Самая ранняя находка кладки яиц — 9 июня, а *juv* в коконе — 24 июня. Последний срок окончания развития эмбрионов — начало августа. Однако часть самок делает кладку осенью. 27 августа поймана самка с кладкой из 11 яиц. 29 мая встречена самка с коконом, в котором находилось 40 *juv* первого возраста. Учитывая, что на развитие эмбрионов у большинства ликозид требуется около трех–четырёх недель (Лобанова, 1976), яйца были отложены сразу по выходу пауков с зимовки. Поэтому возможно, что часть особей зимует на взрослой стадии.

В 30% коконов найдены личинки или пупарии яйцеедов. При этом одни коконы содержали личинок насекомых и некоторое количество яиц хозяина, а также обрывки яйцевых оболочек, в других найдены только коконы насекомых, от 1 до 4. Судя по средней величине других кладок, найденных в эти же числа, на формирование одного паразитарного насекомого необходимо около 13–15 яиц паука. Более высокая, по сравнению с другими наблюдавшимися видами семейства, степень зараженности кладок паразитами, по-видимому, связана с обыкновением самок *P. fulvipes* держаться в верхних слоях травянистого яруса, где кладки и подвергаются заражению. Кроме того, стенки кокона у этого вида гораздо тоньше таковых у других *Pardosa*: они гладкие и легко проминаются. Остин (Austin, 1985), проводивший специальные исследования роли коконов пауков, считает главной их функцией защиту кладки от яйцеедов, хотя и отмечает, что деятельность специализированных яйцеедов ограничивается в небольшой степени. Выход молоди у некоторых из пауков-кругопрядов может ограничиваться лишь 50% (Rolland, 1990). Выживаемости личинок паразитоидов способствует также то, что темно-голубой кокон у *P. fulvipes* гораздо лучше прогревается солнцем, чем более светлые коконы других представителей семейства. В данном случае, защитная (более темная) окраска кокона как приспособление для обитания самок с открытым коконом в верхних ярусах луговой растительности успешно используется яйцеедами, специализирующимися на этом виде. Самая ранняя находка зараженного кокона — 27 июня (1 куколка яйцееда + 14 яиц паука), самая поздняя — 1 августа (2 куколки).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990–1993, 1995, 1996, 1999–2000, 2002, 2005, 2006, 2009.

Pardosa hyperborea (Thorell, 1872)

Обычен на клоквенных болотах и граничащих с ними заболоченных сосновых молодняках, в том числе, на годовалой гари в этом биотопе, где подрост сосны и кустарнички выгорели, а также по соснякам с морошником. Реже — на влажных лугах и лесных опушках. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя находка 27 мая. Самцы — до середины июля, самки — до конца августа (рис. 10, 1). Пик встречаемости для особей обоих полов в июне: 80% самцов и 47% самок.

Средний уровень ДП₁ 13,2 э., ДП₂ в сфагновых биотопах около 7,0 э. В июне на сфагновых болотах 17,7 э., в июле — 3,6 э. Максимум ДП₁ 200 э. зафиксирован 23.06.88 на морошковом болоте, кв. 107.

В материале 104 самца и 34 самки (1 : 0,3).

Голаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1993, 1994, 1996, 1999, 2005, 2009.

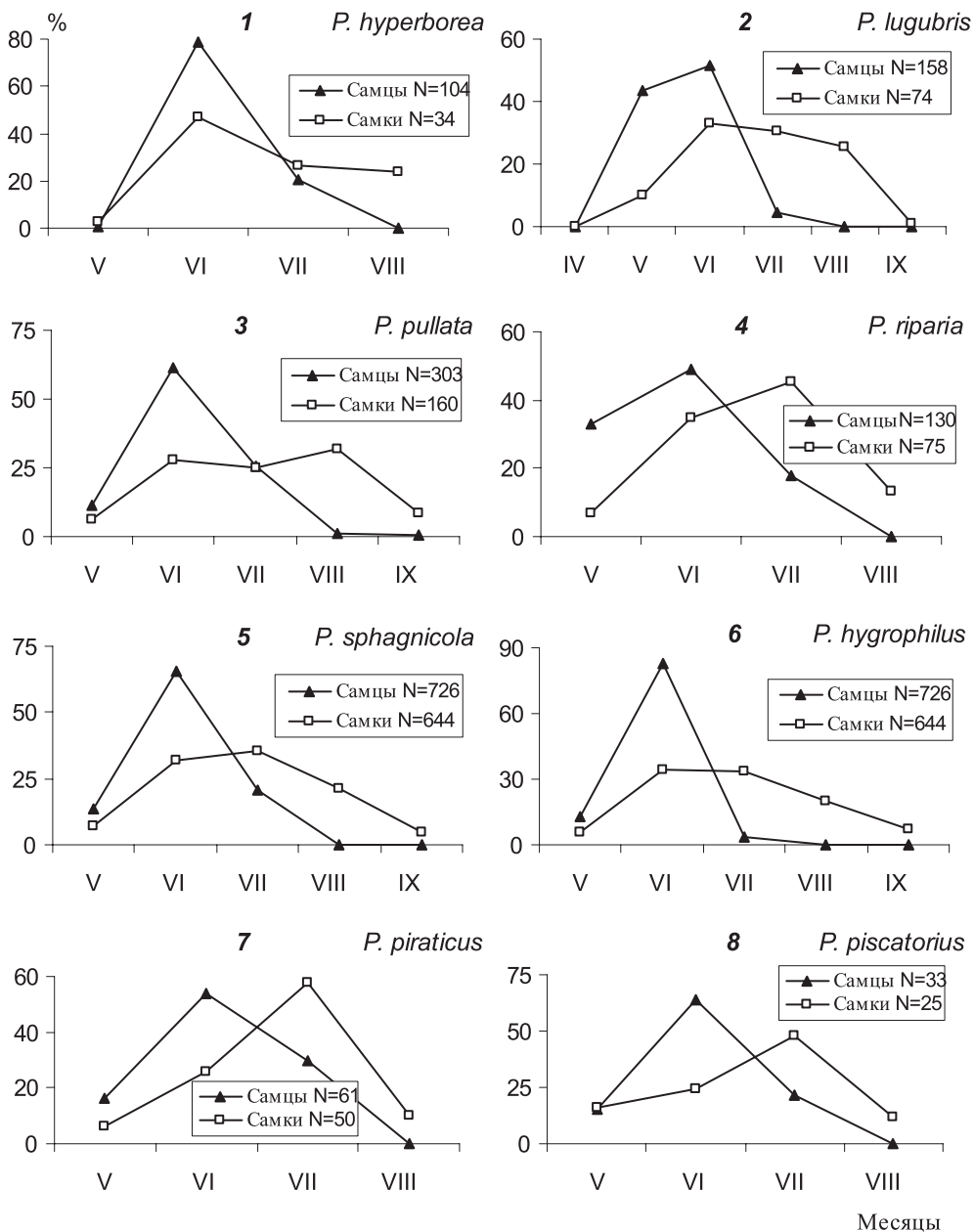


Рис. 10. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Обычен или многочислен во всех биотопах заповедника, кроме открытых сфагновых болот, а также мелколесных морошников. Герпетобионт, очень редкий в уловах кошением, хотя на Кавказе заселяет также и травянистый ярус (Дунин, 1978). Апрель–сентябрь. Самая ранняя находка самца 22 апреля, самая поздняя — 11 июля, самки — 12 мая и 28 сентября. Пик встречаемости пауков обоих полов в июне: 53% самцов и 34% самок. Кривая распределения встречаемости самок более выровнена, чем у самцов (рис. 10, 2). Зимует на ювенильной стадии. Сходная фенология вида отмечена в лесостепной зоне Западной Сибири (Лобанова, 1976) и в березняках Белоруссии (Lukashevich, 2002). В условиях морского климата островной Финляндии преобладает весенний фенотип (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ — 16,3 э., а ДП₂ около 5 э. Средне-июньский уровень ДП₂ был в ельниках (всех типов, кроме сфагновых) около 2,6 э., в мелколиственных лесах — 28,6 э., по опушкам — около 3,8 э., в сосняках-беломошниках — 7,2 э., в хвойно-лиственных лесах — 19,5 э., в сфагновых сосняках — 0,3 э., в зеленомошниках — 18,6 э. В полосе старого ивняка на побережье Ладожского озера близ устья р. Пельчужня 1.06.08 плотность самцов достигала 150 э., а в примыкающем к этому ивняку беломошном сосняке на первом песчаном приладожском валу — 33 э. В лугах очень редок. Для вида в целом характерна высокая относительная и абсолютная численность в большинстве разреженных лесных биотопов (Краснобаев, 2004; Олигер, 2006; Buchar, 1992). В Приладожье вид находится в достаточно благоприятном климатическом режиме, находясь близ северной границы своего термопреферендума. Как установлено для территории Западной Европы (Bliss, 1988), этот вид стено-термный, имеющий наиболее оптимальный интервал жизненных условий 34–36 °С. В регионе исследований многолетние среднеиюньские температуры почвы 33,75 °С (Шалдыбин, 2006), что близко к нижнему лимиту оптимума температуры для вида.

Размеры коконов от 3,7 мм до 4 мм в диаметре, при толщине 3 мм. Самый ранний выход *juv* из яиц зафиксирован 16 июня (31 экз.), самый поздний — 3 сентября (20 экз.). Паучата выбираются из кокона не одновременно. На брюшке одной из самок, встреченной 20 июля, находилось 10 *juv*, в то время как в коконе, все еще прикрепленном к ее паутинным бородавкам, оставалось 30 *juv*. 2 августа найдена самка с коконом, в котором было 17 хорошо развитых эмбрионов, а на ее брюшке сверху сидело 40 выбравшихся наружу паучков. Не ясно, по какому критерию самка определяла готовность всех элементов кладки. Почему она не оставила кокон, когда большая часть выводка перебралась на ее брюшко?

Молодые на спинке брюшка матери держатся объединенными усилиями, образуя своеобразную полусферическую крышечку, которая фиксируется на месте только при помощи ног краевых особей, находящихся на внешнем краю круга. Остальные образующие крышечку паучки цепляются исключительно друг за друга, переплетаясь ножками. Если паучиха с семейством пролезает в очень узкую щелку между полегшими соломинками, крышечка из паучков приподнимается, отгибаясь от ее брюшка и оставаясь прикрепленной лишь в нескольких задних точках. Почувствовав потерю опоры, передние и боковые паучата бросаются в погоню за движущейся вперед матерью. Крышечка распадается. Часть паучков суетливо догоняет мать, мгновенно образуя новый шатер над ее брюшком. И только когда на матери остается несколько последних паучат, они сидят по отдельности, ненадежно цепляясь за ворс на ее брюшке. Отставшие от каравана особи некоторое время потерянно бега-

ют, затем надолго замирают. Как показали наблюдения за другими видами ликозид (Croeser, 1979), при больших выводках паучки могут усаживаться на брюшке самки в несколько слоев.

Из 27 коконов только два были заражены паразитоидами: 6 пупариев в коконе 10 августа и 12 *juv* хозяина + одна личинка мухи в коконе 17 августа.

В материале 620 самцов и 276 самки (1 : 0,4).

Западный палеаркт (?).

Годы сборов: ежегодно.

Pardosa paludicola (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, поляны, опушки, открытые берега водоемов, редколесья, реже — по сфагновым соснякам и травяно-сфагновым болотам. Все биотопы с невысоким редким травостоем. Герпетобионт, хотя самки могут иногда выбираться на траву. Апрель–август. Самцы — с конца апреля по начало июня, самки — с июня по август. Пик встречаемости самцов в мае–июне (75%), самок — в июне (80%). Фенология близка для вида в Фенноскандии (Palmgren, 1939, 1972).

Средний уровень ДП₁ в годы активности около 14 э., ДП₂ — около 1,8 э. В июне ДП популяций в лугах была, в среднем, около 1,5 э., при максимуме 60–80 э. на разнотравном лугу 3.06.87.

Плодовитость снижалась по мере приближения конца сезона активности. В одном из коконов 4 августа находились 4 личинки наездников и остатки яиц из кладки паука, отловленного на сильно обсохшем по причине жаркой летней погоды травяно-сфагновом болоте.

В материале 29 самцов, 51 самка (1 : 1,7).

В Ленинградской области редок, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002).

Палеаркт.

Годы сборов: 1987–1990, 1992–1997, 1999, 2002, 2008.

Pardosa palustris (L., 1758)

Обычен или редок. Луга, сфагновые болота, поляны, опушки и леса опушечного типа, реже — в сосняках-зеленомошниках. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя находка самца 18 мая, самая поздняя — 19 июля, самки — 7 июня и 21 августа. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июле. В смежном регионе отмечается преимущественно летний фенотип размножения (Palmgren, 1972). В северной Финляндии развитие проходит по трехлетнему циклу (Workman, 1979).

В материале 15 самцов и 9 самок (1 : 0,6).

Голаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1992, 1998, 1999.

Pardosa prativaga (L. Koch, 1870)

Редок. Луга, лесные опушки, сфагновые болота и сосновые кривоlessья по их окраинам. Герпетобионт. Апрель–август. Самая ранняя находка самца 28 апреля, самки — 9 мая. Последняя встреча представителей обоих полов 13 августа. Пик встречаемости самцов в июле, самок — в июле–августе. В Белоруссии также при-

урочен к полянам и лесным прогалам, с июньским пиком численности (Lukashevich, 2002). В Западной Европе нередок в агроценозах (Wolak, 2002).

В материале 10 самцов и 10 самок (1:1). 1 августа в двух коконах найдено 21 я и 22 j.

Палеаркт (?).

Годы сборов: 1987–1990, 1995, 1998, 2001.

Pardosa pullata (Clerck, 1758)

Обычен или многочислен. Луга, сфагновые болота, обширные поляны, в том числе заболоченные, лесные опушки и перелески опушечного типа, открытые берега водоемов. Герпетобионт, очень редко отмечаемый на траве. Май–сентябрь. Самая ранняя пойма особей обоих полов 9 мая. Самая поздняя находка самца 6 сентября, самки — 24 сентября. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в августе (рис. 10, 3).

Средний уровень ДП₁ в годы активности 21,5 э., а в целом за период наблюдений ДП₂ по характерным для вида биотопам около 8,1 э. В июне в лугах ДП₂ в среднем была 26,7 э., при максимуме — 225 э. 3.06.86. На кошенном лугу 11.06.88 плотность вида почти вдвое превышала таковую на некошенном лугу с густым разнотравьем: 206 э. против 106 э. В последующем луга не выкашивались уже более 10 лет и заросли купырем, дудником, иван-чаем и прочим высокотравьем, так что в 2002 г. *P. pullata* был найден только по прибрежным участкам лугов, где высокотравье переходит в более низкую и редкую травяную растительность. 19.06.02 ДП *P. pullata* здесь была 4 э.

Самки с коконами наблюдались с июля по начало сентября. В одном из коконов паука 6 сентября найдено две куколки яйцеедов.

В материале 146 самцов, 160 самок (1:1,1).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 2002, 2008.

Pardosa riparia (C. L. Koch, 1847)

Обычен, а местами многочислен. Луга, опушки хвойных лесов, разреженные влажные участки сосняков и сосновых молодняков, гари по соснякам. Май–август. Герпетобионт, но самки с коконами могут держаться и на травах. Самая ранняя находка самца 16 мая, самая поздняя — 15 июля, самки — 17 мая и 23 августа. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июне и июле (рис. 10, 4). На островах южной Финляндии у этого вида отмечается весенний фенотип размножения (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП в годы активности 10,5 э., а за все время наблюдений в занимаемых видом биотопах — около 3 э. Июньский уровень ДП₂ в лугах также был около 3 э., в сосновом редколесье в Куте Лахты — около 8 э., на черной годовалой гари в сосновых молодняках близ границы с открытыми сфагновыми болотами — 14,7 э., в сфагновых сосняках — около 0,5 э.

Самки с коконами — с середины июля по конец августа.

В материале 144 самца и 76 самок (1:0,5).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999, 2004, 2006.

Pardosa schenkeli Lessert, 1904 = *P. calida* (Blackwall, 1852)

Редок. Спелые редколесные сосняки-беломошники и зеленомошники с пятнами лишайников. Герпетобионт. Ксерофил. Июнь-июль.

В материале 5 самцов, 1 самка.

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1996, 1999.

Pardosa sphagnicola (F. Dahl, 1908)

Многочислен.. Всюду, кроме темных ельников и сухих лишайниковых сосняков. Апрель-сентябрь. Самая ранняя встреча самца 30 апреля, самая поздняя — 26 июля, самки — 10 мая и 30 сентября. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июне-июле (рис. 10, 5).

Средний уровень ДП₁ за период активности около 27 э., а ДП₂ — 11 э. Максимальные величины ДП зафиксированы 11.06.88 на надпойменном покосном лугу — 730 э. и 23.06.88 на морошковом болоте в кв. 107 — 370 э. Средние значения ДП₂ за время наблюдений были на лугах 31 э., на сфагновых болотах — 16,8, в сфагновых сосняках — 11,4, в сосновых редколесных молодняках, в том числе на годовалой гари — 7,4, по опушкам лесов, полянам и вырубкам — около 2, в спелых мелколиственных, хвойно-лиственных лесах и сосняках-зеленомошниках — от 1 и ниже.

Июньский уровень ДП₂ в лугах был в среднем около 68 э., на сфагновых болотах — 35э., в сфагновых сосняках — 22 э. Низкая численность отмечена в 1997 и 2004–2005 гг.

Самки с коконами попадались с последних чисел мая (на хорошо прогреваемых влажных опушках) по начало сентября. На моховых болотах откладка яиц начиналась десятью днями позже, чем в лугах и сосняках, где первые кладки отмечались с 11 июня. Поздней весной, когда еще недостаточно тепло, плодовитость немного ниже летней. В третьей декаде июня в коконах можно найти *juv* первого возраста, вышедших из яиц, отложенных в конце мая — начале июня. Уровень плодовитости снижается к концу теплого сезона (рис. 11). Коконсы серые, нередко с буроватым оттенком и с толстыми многослойными волокнистыми стенками, диаметром около 3,7 мм. Зараженности кладок паразитоидами не отмечено. Самки не вылезают на траву для обогрева коконов, а оболочки последних достаточно прочны для предотвращения заражения кладок личинками мух и перепончатокрылых.

В материале 743 самца, 655 самок (1 : 0,88).

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Pirata hygrophilus (Thorell, 1872)

Многочислен. Влажные и заболоченные леса и открытые биотопы всех типов. Герпетобионт. Май-сентябрь. Самая ранняя находка представителей обоих полов 16 мая. Самцы — по конец июля, самки — до конца сентября. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июне-июле (рис. 10, 6). В регионе с более теплым климатом по грабовым лесам Белоруссии (Lukashevich, 2002) пик встречаемости также приходится на конец июня — начало июля.

Уровень ДП₁ — 22 э., ДП₂ — 7 э. Средняя величина ДП₂ была в лесах смешанного типа — 23,4, в мелколиственных лесах и чернолесье — 14,5, в сосняках-зеленомошни-

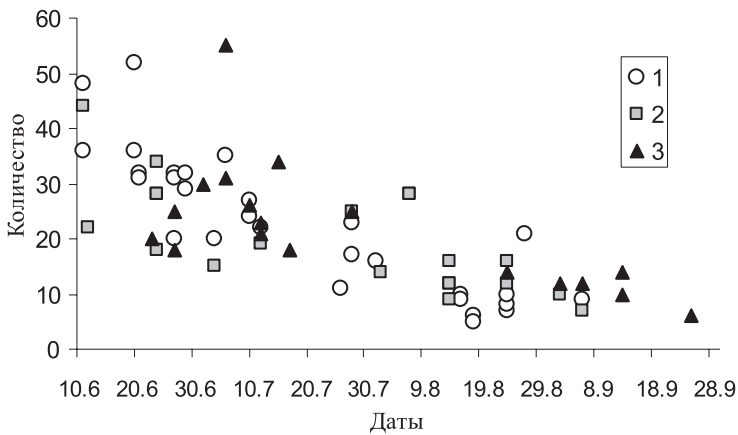


Рис. 11. Сезонное распределение количества элементов в кладках *Pardosa sphagnicola*.

1 — яйца без видимых признаков деления, 2 — развивающиеся эмбрионы, 3 — *juv*, покинувшие яйцевые оболочки.

ках — 9,2, в лугах — 8,3, в сфагновых сосняках — 4,4, в ельниках — 3,7, по вырубкам-опушкам — 3,3, на сфагновых болотах — 1,9, в беломошных сосняках — 0,4 э. В июне наиболее высокой плотностью населения этого вида отличались сосняки-зеленомошники — 66,5 э., а также леса смешанного типа — 53 э. и мелколиственные — 41 э. В июньских лугах ДП₂ была 17, в ельниках — 11, в сфагновых сосняках — около 9,5, по лесным опушкам и сфагновым болотам — около 6,5 э. В полосе средневозрастных ивняков на побережье Ладоги 21.06.08 плотность населения самцов достигала 60 э. В среднем за годы наблюдений июльский уровень плотности особенно резко колебался в мелколиственных лесах — снижаясь порой в 40 раз, а также в зеленомошных сосняках и по сфагновым болотам — в 20 раз. По другим биотопам вариации летней плотности населения были ниже. В ельниках размах ее амплитуды падал в 4,5 раза, по лесам смешанного типа и лугам — в 2,5 раза, а на лесных опушках и по сфагновым соснякам она почти не изменялась. В 2005 г. отмечена крайне низкая численность вида, когда во время весенне-летних учетов по соснякам был отловлен единственный экземпляр *P. hygrophilus*. Численность оставалась низкой и на следующий год: почвенными ловушками во влажных лесах было отловлено восемь особей этого вида за два месяца сборов, т. е. ДП менее 1 э.

Размеры коконов, в среднем, 3,1 × 2,9 мм. Количество яиц в кладке не зависело от размеров кокона. Кладки, содержащие яйца, чаще всего попадались с 7 по 17 июля, а с вышедшими из яиц личинками первого возраста — с 21 по 25 июля. Первое появление *juv* внутри коконов — 29 июня, свежие кладки встречались по 25 сентября. Сентябрьские кладки содержали в 5–6 раз меньше яиц, чем весенне-летние. Самки, носящие коконы, скрываются днем в укрытиях, появляясь на поверхности земли преимущественно в ночное время, поэтому стенки коконов белые, тонкие, пергаментного типа.

В материале 745 самцов, 722 самки (1 : 1).

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Pirata insularis (Emerton, 1885)

P. piccolo (F. Dahl, 1908)

Редок. Моховые болота и сфагновые сосняки. Пауки встречались в два периода: в мае–июне и в августе–сентябре. Герпетобионт. Все особи найдены в кв. 50 в 1995–1996 гг. Вид редок также в Финляндии (Palmgren, 1939), но массовый на моховых болотах в соседнем регионе — Карелии (Узенбаев, 1986).

В материале 6 самцов, 4 самки.

Западный палеаркт — неаркт.

Pirata piraticus (Clerck, 1758)

Обычно. Преимущественно в лугах и на сфагновых болотах. Реже — во влажных ельниках, осинниках, по заболоченным соснякам и открытым берегам водоемов. Герпетобионт. Кошением с травы отловлен только 1 самец на лугу 22 июня. Май–август. Самая ранняя находка особей обоих полов 28–29 мая. Самцы — по конец июля, самки — по конец августа. Кроме того, две самки были активны на снегу 9.12.93 на сфагновом болоте. Пик встречаемости самцов в июне (рис. 10, 7), самок — в июле.

ДП₁ около 11 э., ДП₂ на сфагновых болотах, где вид встречается с июня по август, около 2 э., а в лугах — 2,7 э. В июне ДП₂ в лугах 5,5 э., а на клюквенниках — около 1 э. На открытых берегах можно встретить как на песчаных пляжах с редкой, слабой растительностью, так и на травах, торчащих из воды по мелководьям. Пойманные в ловушки самки часто теряют коконы.

В материале 61 самец и 55 самок (1 : 0,9).

Голаркт.

Годы сборов: 1985–1992, 1994, 1996, 1999, 2002, 2003, 2006.

Pirata piscatorius (Clerck, 1758)

Обычен на мезотрофных болотах, на влажных лугах, реже — в примыкающих к этим биотопам разреженных участках лесов. Герпетобионт. Крайне редко посещает травы в прибрежных зарослях. Май–август. Самая ранняя находка пауков обоих полов — 31 мая. Самцы попадались по первую декаду июля, самки — до 21 августа. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июле (рис. 10, 8).

ДП₁ около 7,7 э., ДП₂ около 1,6 э. При этом в июне на клюквенно-пушицевых болотах — около 3 э., по лугам — около 1,2 э.

В материале 31 самец, 24 самки (1 : 0,8).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1985–1989, 1991, 1992, 1994, 1996, 1998, 1999.

Pirata tenuitarsis Simon, 1876

Редок. 1 самец, 21.06.99, на заболоченном участке берега в Куте Лахты; 1 самка, 20.06.06, на песчаной литорали зал. Лахта; 1 самка, 24.06.96, на свежей гари по сосняку в окружении сфагновых сосняков и болот; 1 самка, 19.06.02, на припойменном лугу в кв. 61; 1 самка, 10.07.02, там же; 1 самка, 21.09.03, в сфагновом сосняке.

Европейско-центральноазиатский вид.

Обычен или многочислен. Во всех влажных и заболоченных биотопах. Пауки обоих полов попадают с середины мая. Самцы изредка активны до первых чисел августа, самки — по конец сентября. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июне-июле (рис. 12, 1). Пауков можно найти на снегу в январе.

Средний уровень ДП₁ — 20,8 э., ДП₂ — 8,3 э. При этом наиболее высокой плотности взрослая часть популяция достигала в мелколиственных лесах — 15 э., а в лугах, сфагновых лесах и болотах средний уровень ДП₂ был примерно одинаков — около 10 э. Июньский уровень ДП по влажным спелым березнякам и осинникам — 43,8, на открытых переходных болотах — 24,7, в сфагновых сосняках — 22,1, в хвойно-лиственных лесах — 19,5, в ельниках — 13,3, по опушкам и вырубкам — 12,4, в лугах — 7,2, в сосняках-зеленомошниках с пятнами лишайников — 6,4 э. В Карелии это массовый вид на осушенных мезотрофных болотах (Узенбаев, 1986). Наиболее благоприятным для вида оказался 2005 г., когда было отловлено 44% всех особей за годы наблюдений: 491 самец и 182 самки (при соотношении полов в этот год 1 : 0,37).

Самки скрытны, плодовитость невелика. Первые коконы с выпедшими из яиц молодыми зафиксированы с середины июля, последняя находка — 22 августа. Диаметр кокона с 24 яйцами был 2,5 мм, с 45 яйцами — 3 мм. Длина тела паука в 1,6–1,8 раза превышает диаметр кокона. Самки с кладками прячутся на день в укрытия, где каждая сплетает себе из тонкой паутины временную камеру с одним широким выходом. Под одним сучком или камешком укрывается обычно несколько самок (фото 5), не враждующих между собой. В дневное время по сырым и холодным тенистым местам самки иногда выходят на поверхность для обогрева коконов, но при любой опасности моментально прячутся по своим камерам.

В материале 1127 самцов, 387 самок (1 : 0,34).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: ежегодно.

Trochosa ruricola (De Geer, 1778)

Обычен. Луга, переходные болота, в том числе с густой травянистой растительностью, реже — по лесистым и открытым берегам, а также в разреженных участках влажных или заболоченных сосняков и ельников. Герпетобионт. Май–сентябрь. Самцы — с середины мая по вторую декаду сентября, со снижением численности в июле и пиком в августе (рис. 12, 2). Самки — с третьей декады мая по август, также с пиком численности в августе. В островной Финляндии самцы регистрировались в течение всех теплых сезонов года, с нарастанием численности к осени (Palmgren, 1972).

ДП₁ — 7,2 э., при максимуме 37,5 э., зафиксированном в лугах 23.08.86. ДП₂ в среднем около 1,6 э. Средняя августовская плотность в лугах 3,4, на болотах — 1,6, в сфагновых сосняках — 0,8 э. Вид встречен также на годовалой, поросшей молодым вейником гари по сосновой вырубке близ края сфагнового болота. Майско-июньская ДП вида на гари была около 1,5 э.

В мае, пока не просохла земля и не появилась густая травянистая растительность, пауки ведут дневной образ жизни, во множестве бегая по поверхности покрытой прошлогодней травяной ветошью земли. Кокон прикреплен непрочно, самки легко теряют его, будучи пойманы в ловушку. Поэтому сведений о плодовитости практически нет. 12.06 в коконе было 77 *j*.

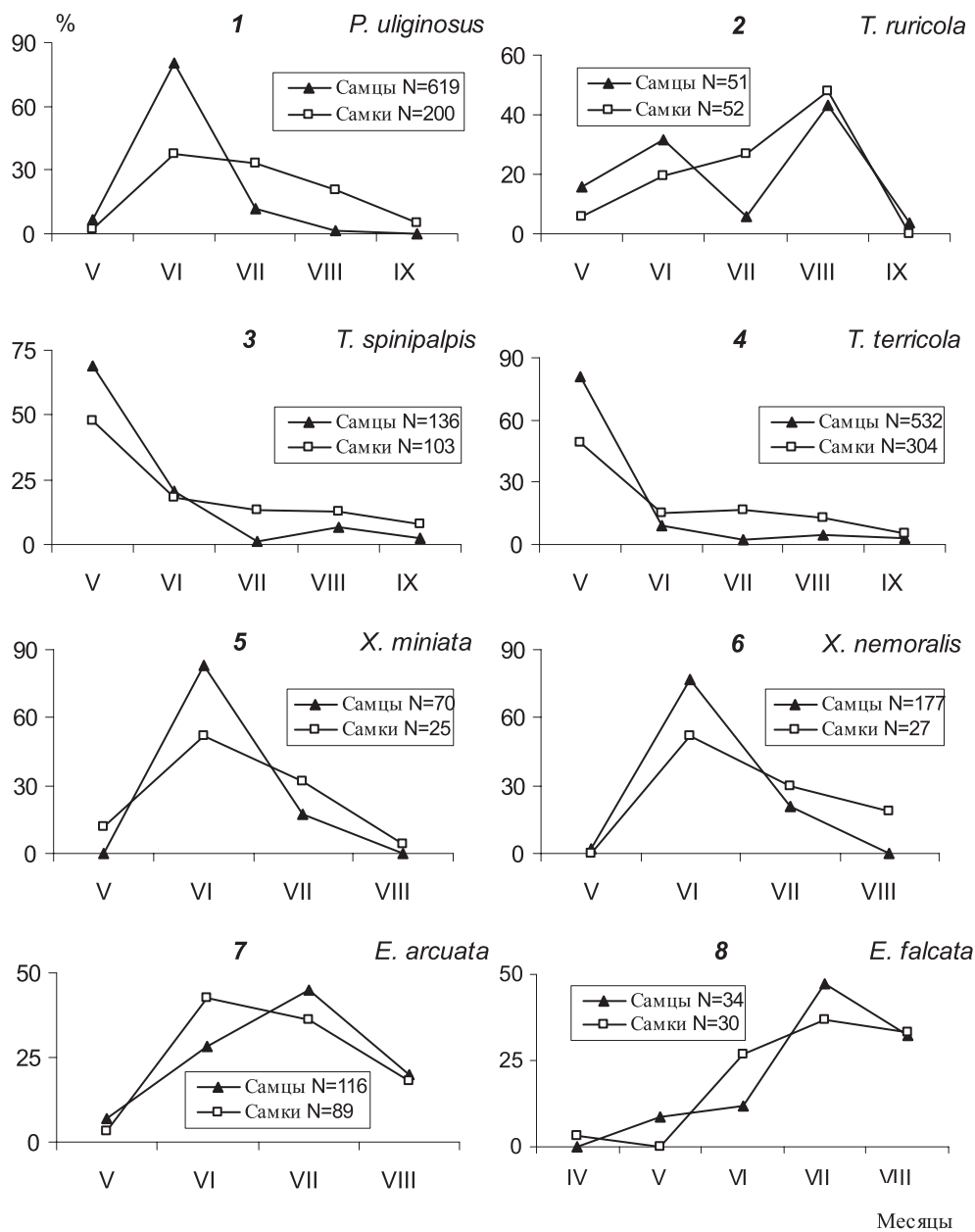


Рис. 12. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

В материале 54 самца, 58 самок (1:1).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989-, 1995, 1998–2000, 2002, 2006, 2008, 2009.

Trochosa spinipalpis (F. O. P.-Cambridge, 1895)

Обычен. Ельники, осинники, луга, сосняки лишайниково-зеленомошные, леса смешанного типа, мезотрофные болота и сфагновые сосняки, зарастающие сосновые вырубки. Герпетобионт. Пауки обоих полов активны с начала мая. Самцы интенсивно отлавливались в мае (рис. 12, 3), в июле встречались единично, а затем начинали попадаться со второй половины августа. Максимум численности самок также в мае, а затем на протяжении остальных месяцев периода активности вида их численность почти не менялась, удерживаясь на среднем уровне.

Общий по биотопам уровень ДП₁ около 10,2 э., ДП₂ — 2,8 э. Предпочитаемый биотоп — сфагновые сосняки, где средний уровень плотности достигал 6,2 э. По зарастающим вырубкам и сосновым сухотравным редколесьям — около 2,1, в лугах и спелых осинниках — 2,5, в сосняках-зеленомошниках около 1,2 э. Неохотно селится в переувлажненных или сильно затененных биотопах: на открытых сфагновых болотах ДП 0,9 э., в сильно затененных хвойно-лиственных лесах и ельниках — 0,6–0,7 э. Майский уровень ДП в сфагновых сосняках был 17,7 э., в лугах — 5,7, по опушкам и вырубкам — 4,6, в беломошных сосняках с пятнами зеленомошья — 2,2 э.

Самки с коконами встречались с конца июня по август.

В материале 140 самцов, 110 самок (1:0,8).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1986–1991, 1993–1996, 2004, 2005, 2007, 2009.

Trochosa terricola Thorell, 1856

Обычен или многочислен. Ельники, мелколиственные леса и чернолесья, луга, поляны, лесные опушки и окраины сфагновых болот, сосняки беломошные, сфагновые и зеленомошные, хвойно-лиственные леса, а также черновые гари по соснякам. Герпетобионт. Апрель–сентябрь. Самая ранняя находка пауков обоих полов 22 апреля, самая поздняя — 30 сентября. Пик встречаемости, как и у предыдущего вида, в мае (рис. 12, 4).

Уровень ДП₁ 13,2 э. Максимум плотности населения 156,7 э. зафиксирован 17.05.93 в ельнике-кисличнике, кв. 63. ДП₂ — 4,4 э. Майский уровень ДП₂ наиболее высок в лесах смешанного типа — 39,2 э., по ельникам, в среднем, 36,3 э., на лесных опушках и сосновых вырубках — 25,0 э., по лишайниковым соснякам и свежим гарям в сосняках — 20,0 э., в сосняках зеленомошного типа — около 17,7 э., в сфагновых сосняках — 6,4 э., в мелколиственных лесах и ольшаниках — 2,9 э., на сфагновых болотах — 0,6 э., а в лугах в мае не попадался, вытесняемый из этого биотопа более крупным близким видом *T. ruricola*.

В майских сборах количество подвижных самцов значительно превышало такое менее активных самок, особенно, в первую половину мая. В апрельском, июньском и сентябрьском материале преобладание самцов почти не выражено, а в июле–августе в сборах было больше самок. По-видимому, в зависимости от климата в разных частях ареала, в популяциях этого вида сдвигаются сроки копуляции. Пауки могут зимовать на разных стадиях. При двухгодичном цикле развития часть

личинок успевает перелинять на имаго к началу осени. Поэтому, например, в Польше (Breumeуer, 1961) у *T. terricola* наблюдается два периода копуляции: в апреле и сентябре. В целом для вида характерна активность взрослых особей, начиная с момента схода снега и заканчивая наступлением регулярных октябрьских заморозков (Лобанова, 1976; Олигер, 1981; Lukashevich, 2002; Palmgren, 1939; Sudd, 1972).

Несмотря на регулярное присутствие в сборах взрослых самок, данные о плодовитости вида весьма скудны, так как самки с кладками замуровываются в земле или во мху в специально сделанной выводковой камере. Гладкие изнутри стенки камеры выстланы тонким слоем паутины, облепленным снаружи комочками земли. Самка обычно не покидает камеры до выхода молоди из кокона. Кокон белый, довольно рыхлый, шарообразный, мешающий быстрым передвижениям. К паутинным бородавкам прикреплен непрочно. Диаметр кокона в 1,2–1,4 раза меньше длины тела самки. Сидя в гнезде, паучиха удерживает кокон под брюхом (фото 6). Заделывая паутиной неожиданно образовавшуюся брешь в стенке выводковой камеры, самка придерживает кокон хелицерами, пальцами или передними парами ног, а иногда и оставляет его на время на дне гнезда, если при ремонте приходится действовать ногами, хелицерами и паутинными бородавками одновременно. Самки с молодойю появляются в августе (фото 7).

В материале 590 самцов и 338 самок (1:0,6).

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Xerolycosa miniata (C. L. Koch, 1834)

Обычен на оголенных песчаных участках почвы по разреженным соснякам и их опушкам или по песчаным берегам водоемов. Редок в открытых биотопах, на обочинах дорог. Герпетобионт. С конца мая по август. Самая ранняя находка 29 мая. Пик численности пауков обоих полов в июне: 83% самцов и 52% самок (рис. 12, 5).

Средний уровень ДП₁ — 25 э. Особенно велика плотность населения вида на песчаном, зарастающем сосной бугре в Куте Лахты. В июне 1989 года она достигала 46 э., но в июле *X. miniata* на этом участке уже не было. Через год 12.06.90 здесь зафиксирована ДП в 133 э., а в июле — 20 э. Однако с годами по мере зарастания песков травами и взросления соснового подроста численность *X. miniata* в этом месте значительно сократилась. В июне 1999 г. он в ловушки не попадался, а в июле ДП составила лишь около 4,5 э. В соседних участках спелого сухотравного сосняка в июне этого же года отмечен уровень ДП около 9 э. В 2008 г. вид был обычен до середины июля в сборах почвенными ловушками на песчаном берегу Ладоги близ границы с полосой прибрежных ивняков. В Западной Европе и на островах южной Финляндии этот типичный ксеротерм также обнаруживается обычно на песчаных прибрежных дюнах (Bonte et al., 2002; Palmgren, 1972).

В материале 81 самец, 27 самок (1:0,3).

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1989–1990, 1992, 1999, 2002, 2005, 2007–2009.

Xerolycosa nemoralis (Westring, 1861)

Обычен по сухотравным сосновым лесам разного возраста, на черных гарях, реже — по опушкам сосняков и песчаным участкам вырубок или на открытых песчаных пляжах. Герпетобионт. Май–август. Самая ранняя находка самца 14 мая, самая

поздняя — 27 июля, самки в сборах — с середины июня по начало третьей декады августа. Пик численности представителей обоих полов в июне: 79% самцов и 52% самок (рис. 12, 6). Особи, живущие на горях, совершенно черного цвета. В южной Финляндии у этого вида также наблюдается весенне-летний тип размножения (Palmgren, 1972).

ДП₁ — 15 э. Июньский уровень ДП₂ по биотопам обитания в среднем 11,4 э.: в сосновом редколесье в Куте Лахты 55,6, в спелых беломошниках 5,5, на черной гари по сосняку-беломошнику 2,8, а на годовалой гари по сосновому молодняку — 17,1 э. В материале 175 самцов и 28 самок (1 : 0,16).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1990, 1993–1996, 1999, 2000, 2003, 2006.

Семейство Mimetidae

Ero cambridgei Kulczynski, 1911

Редок. Хвойно-лиственные леса, ельники, высокотравные луга. Имеющиеся в сборах взрослые самцы датированы второй половиной августа, самки — с середины июля по конец августа. Неполовозрелый самец найден в подстилке разреженного бобрами старого осинника 13 июля. Вид обитает как в слое герпетобия, так и на обросших лишайниками нижних ветвях елей и берез или в травостое. В Финляндии отмечается как обитатель травостоев, с осенним максимумом активности (Palmgren, 1974).

В материале 3 самца, один из которых субимаго, и 4 самки.

Палеаркт.

Годы сборов: 1992–1993, 1996–1997, 2005, 2009.

Ero furcata (Villers, 1789)

1 самка, 11.06.03, в травостое смешанного леса, кв. 61; 1 самка, 11.06.06, в герпетобии хвойно-лиственного леса. Этот широко распространенный вид, в силу своей преимущественно сумеречной и ночной активности, когда пауки предпринимают вертикальные миграции, перемещаясь из моха и подстилки на растения, в сборах повсюду редок (Краснобаев, 2004; Михайлов, 1983; Růžička, 1987). На каменистых островах Балтики вид отмечается как эвритоп наземного яруса (Palmgren, 1972). Имеются сведения (Czajka, 1963), что паук охотится на *Meta segmentata*, имитируя поведение самца этого вида. Само родовое название паука связано именно с этой способностью и переводится как «имитатор».

Палеаркт.

Семейство Oxyopidae

Oxyopes ramosus (Martini et Goeze, 1778)

Редок. Травяно-кустарничковый ярус в сфагновых сосняках с морошником и на вереске в лишайниковых сосновых редколесьях. 1 самец, 31.05.96, в беломошном сосняке, кв. 43; 1 самка, 30.06.03, на полыни во дворе жилого дома в г. Лодейное

Поле; 1 самка, 26.06.91, в сосняке-морошнике с багульником и голубикой, кв. 107; 3 личинки среднего возраста (самки), 19.08.88, там же; 1 самка *sbd*, 4.06.93, на малине в лишайниковом сосновом редколесье Кута Лахты. Личинки — аэронавты.

Европейско-западносибирский вид, немногочисленный в составе фаун пауков как в районе настоящих исследований, так и в других местах ареала (Краснобаев, 2004; Buchar, 1992; Esjunin et al., 1993; Marusik et al., 1996).

Семейство Philodromidae

Молодь разных возрастов всех представителей семейства расселяется воздушным путем. Такой же прием используют взрослые пауки, но это отмечено не для всех видов. Взрослые пауки обычно летят в летнее время.

Philodromus aureolus (Clerck, 1758)

Предыдущее указание (Олигер, 1996) на нахождение этого вида в описываемом регионе, скорее всего, следует признать ошибочным. Хотя обитание его здесь не исключено, обнаруженные особи могли относиться к *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802). Исходный материал утерян. Вид отмечен на островах южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Транспалеаркт (?).

Philodromus cespitum (Walckenaer, 1802)

Обычен. Разреженные сосняки и их опушки, обочины лесных дорог, луга, поляны, берега водоемов. Тамнобионт и дендробионт, хотя самцы иногда могут попадать в почвенные ловушки, а самки прятаться под мусором. Июнь–сентябрь. Самая ранняя находка пауков обоих полов 10 июня. Самая поздняя летняя встреча самца 25 июля, самки — 8 августа. Осенью взрослый самец найден 15 сентября. Личинки разных возрастов (3 самца, 7 самок) были активны на снегу в ноябрьском сосняке близ д. Горка.

Селятся пауки в высокотравье, на тростнике, по кустарничкам, кустам и кронам деревьев, на молодых сосенках. Пауки активны как днем, так и ночью, в особенности в июне, в пору «белых ночей». Летом и осенью вид расселяется воздушным путем. Таким способом путешествуют не только молодые, но и взрослые особи. Плоское тело позволяет пауку обитать на стволах сосен, легко скрываясь в щелках коры. В спокойной позе тело паука касается субстрата, а широко расставленные длинные ноги образуют почти правильный круг. Это своеобразное приспособление пауков данного семейства к свободному образу жизни, не связанному с тенетами. Сенсорные волоски на лапках, находящихся на максимальном удалении от тела, с одной стороны, выполняют защитную функцию от нападения соразмерных хищников, а с другой — помогают обнаружению приблизившихся жертв.

Средний уровень плотности в хортобии около 1,4 э.

В материале 11 самцов, 23 самки (1 : 2).

Голаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990, 1996, 2001, 2003, 2005–2008.

Philodromus emarginatus (Schrank, 1803)

Редок. Луга, открытые переходные болота, разреженные сфагновые перелески по гривам среди болот. Одна самка найдена на тростнике, растущем среди воды. Хортобионт, но иногда пауков можно найти в укрытиях на земле или на ветвях деревьев. Июнь–август. Самая ранняя встреча 25 июня, самая поздняя — 15 августа. Аэронавт.

В материале 13 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1991–1993, 1995, 2003, 2005, 2006, 2008.

Philodromus fuscomarginatus (De Geer, 1778)

Редок. Разреженные не заболоченные сосняки и их опушки. Третья декада июня — середина июля. На кустах, под корой сосен, в подстилке. Аэронавт.

В материале 2 самца, 3 самки.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990, 1993, 1994.

Thanatus formicinus (Clerck, 1758)

Редок. 1 самка, 1.07.93, в почвенной ловушке на островке зеленого моха с редкой травяной растительностью среди свежей гари в спелом сосняке, кв. 27; 1 самка, 30.07.92, в разреженном сухотравном сосняке в Куте Лахты, на земле, под старыми досками.

Голаркт.

Thanatus striatus (C. L. Koch, 1845)

1 самка, 4.07.88, в почвенных ловушках на покосном лугу, кв. 61.

Голаркт.

Tibellus maritimus (Menge, 1875)

Обычен. Луга, поляны, травяно-сфагновые болота и сосняки, редколесья и обочины лесных дорог. Хортобионт, держится в высокотравье, хотя иногда передвигается и по поверхности почвы, попадая в почвенные ловушки. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца 28 мая, самая поздняя — 26 июля, самки — 9 июня и 9 сентября. Одна непопозревшая самка была отловлена на снегу 7.11.95. Поздние встречи относятся к особям, перелинявшим к этому времени на имаго, так как в целом это вид весенне-летнего фенотипа. Активен как в дневное, так и в вечернее или ночное время.

Плотность взрослой части населения, в среднем, около 1,2 э. Максимум плотности 4 э. зафиксирован в кв. 61 на непопосном лугу 12.06.89 и 4.07.88. Июньская плотность в лугах, в среднем, 1,6 э., на травяно-сфагновых болотах — около 1,5 э.

В материале 20 самцов, 18 самок (1 : 0,9).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999, 2001, 2002, 2004.

Обычен или редок. Поляны и лесные опушки, разреженные сосновые молодняки опушечного типа, гари в сосняках с куртинами брусничника, сфагновые сосняки с развитым кустарничковым ярусом. Хортобионт. Держится в высокой траве и кустарничках. Май–август. Самая ранняя находка особей обоих полов 10 июня. Взрослые самцы встречались только в июне, самки — в июне–июле.

Плотность взрослого населения, в среднем, около 1,6 э., хотя в течение всего летнего времени в укусах обычно присутствие личинок разных возрастов.

В материале 5 самцов, 10 самок.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1993, 1995, 1996, 2003–2005 — для взрослых пауков, а молодые, которых легко отличить от неполовозрелых пауков других видов рода по наличию пары темных пятнышек на брюшке, чаще встречались в 1988, 1994–1997, 2004. Прослеживается определенная последовательность в пиках численности взрослого населения и увеличения встречаемости молодых на следующий год.

Семейство Pisauridae

Dolomedes fimbriatus (Clerck, 1758)

Обычен или редок. Травяно-сфагновые болота и заболоченные редколесные сосняки, припойменные луга и берега водоемов с высокотравьем. Май–сентябрь. Взрослые самцы найдены только во второй декаде июня, самки — с 28 мая по 24 сентября. Самые ранние встречи неполовозрелых особей: 26 апреля одна самка на льду зал. Лахта и 30 апреля один самец на снегу в сфагновом сосняке. Молодые зимуют не менее двух раз.

Самцы иногда отлавливались почвенными ловушками. Самки становятся хорошо заметны лишь с июля, в период охраны кладок, располагающихся в специальных тенетах на собранных в пучок верхушках трав. В это время по окраинам сфагновых болот и заболоченных сосняков в особо благоприятные для вида годы можно насчитать до двух–трех гнезд на 1 км маршрута, при обычной их плотности около 1 гнезда на 10 км маршрута. 28.07.99 на двенадцатикилометровом маршруте по сфагновым криволесным соснякам и окраинам моховых болот встречены четыре самки с молодью, т. е., 0,33 выводка на 1 км маршрута. Такая численность обычна для региона. При неблагоприятных погодных условиях, в засушливые или чересчур холодные годы, она падает в несколько раз.

Из кокона выходят, в среднем, около 90 *juv.* Выход молодых отмечался с 22 июля по 24 августа. Развитие проходит, как минимум, по двухлетнему циклу. В особо неблагоприятные годы оно может задерживаться, и тогда численность взрослых пауков резко снижается, что ведет также к последующему всеобщему уменьшению встречаемости личинок этого вида во всех биотопах. В целом, судя по годам встречаемости, численность взрослых форм паука подвержена заметным падениям на каждый третий год. Дождливый холодный сезон 2008 года сильно задержал время откладки яиц и их инкубации. Последние самки у выводков встречены в этот год 25 сентября, при дневной температуре около 12 °С и очень холодном ветре. Заморозок в ночь на следующие сутки погубил всех припозднившихся самок.

Личинки легко расселяются воздушным путем, заселяя почти все наземные биотопы. ДП их может достигать в сфагновых местообитаниях 4 э. Средний уровень

плотности на растительности неполовозрелых особей за время наблюдений по всем изученным биотопам составил около 5,2 э. При этом ряд обследованных местообитаний по величине среднего уровня плотности выглядит следующим образом: сфагновые сосняки — 7,6 э., лесные опушки и вырубки — 5,8 э., ельники (преимущественно, приручьевые) — 5,0 э., сосняки беломошные с куртинами зеленомошья и сфагнума в понижениях — 4,6–4,9 э., луга — 2,9 э., мелколиственные леса — 2,2 э., сфагновые болота и зарастающие травой гари в сосняках — 2,0 э. и хвойно-лиственные леса — 1,4 э.

Потревоженный паук падает с травы и скрывается в воде, будь то на моховом болоте или берегу ручья. В спокойном состоянии легко бегаёт и скользит по поверхности воды. Зимуют субимаго, которые выходят на поверхность снега или лёд в конце апреля. Линька на имаго происходит к середине июня. При этом пара пауков держится вместе уже перед последней ювенильной линькой. В конце августа молодые оставляют кокон. Всего обследовано пять выводков, число личинок в каждом из которых не превышало сотни. Такая плодовитость в несколько раз ниже известной для вида из других участков ареала (Перелешина, 1928; Dahl, 1908), что связано, видимо, с особенностями местного климата близ северной границы распространения вида. В Центральной Европе отмечена плодовитость в 600 я (Žitňanská, 1981).

В БД 4 самцов, 14 самок.

В Ленинградской области считается редким, включен в список «Красной книги природы» (Официальное... 2005).

Западный палеаркт. Годы встреч взрослых особей: 1987, 1988, 1990, 1991, 1994, 1995, 1998–2000, 2002, 2008.

Dolomedes plantarius (Clerck, 1758)

Редок. 1 самец, 11.06.88, в почвенной ловушке на покосном лугу близ стационара Лахта; 1 самка, 13.08.92, в травостое травяно-сфагнового болота, кв. 27; 1 самка, 14.08.92, на осоке у р. Зубец, кв. 116 (этот экземпляр хранится в коллекции Нижне-Свирского заповедника); 1 самка, 3.09.95, в осоке на берегу правого рукава р. Пельчужня в кв. 100, на территории бывшего бобрового разлива по ельнику. Ввиду редкости паука в регионе исследований, сведения о нем ограничены визуальными наблюдениями. Пойманные особи определялись на месте и выпускались.

В Ленинградской области и включен в список «Красной книги природы» (Красная книга... 2002).

Западный палеаркт.

Pisaura mirabilis (Clerck, 1758)

Редок. В сфагновом сосновом мелколесье в 2005 г. поймано в почвенные ловушки два самца — 24 июня и 2 июля, 1 самка отловлена с травостоя 20 июня здесь же. За восемнадцать предыдущих лет было встречено 5 экземпляров: 1 самец, 2.07.87, попался в почвенную ловушку в сфагновом сосняке, кв. 65; 1 самка, 28.06.86, в разреженном сосняке-беломошнике в Куте Лахты; 1 самка, 6.07.92, в сосновом мелколесье; 1 самка, 10.07.87, в сосняке на заболоченной сосновой гриве среди сфагновых болот, кв. 109; 1 самка, 10.07.92, в травостое прибрежной поляны в сосняке, кв. 143, правый берег р. Свирь.

В период спаривания самец боится приближаться к самке без насекомого в каче-

стве подношения, что уже отмечалось для этого вида ранее. Возможно, что развитие проходит по трехлетнему циклу (Žitňanská, 1981). В двух коконах, найденных в июле разных лет, было по 131 эмбриону на начальных этапах деления.

Западный палеаркт.

Семейство Sparassidae

Micrommata virescens (Clerck, 1758)

Редок. 1 самец, 30.05.92, в почвенных ловушках в разреженном лесу смешанного типа у кордона Горка; 1 самец, 11.06.06, на лесной опушке у приустьевого участка ручья Ваемского; 1 самка, 17.06.93, в прибрежном травостое там же. В летние месяцы в травостоях по влажным лесным опушкам и заболоченным соснякам обычны мелкие личинки этого вида. В начале прошлого века был многочислен в Центральной Европе (Buchar, 1992).

Транспалеаркт.

Семейство Salticidae

Молодь пауков этого семейства, осваивая новые территории, имеет обыкновение летать на паутинках. Взрослые пауки за этим занятием в Приладожье не отмечались.

Aelurillus v-insignitus (Clerck, 1758)

1 самка, 10.06.88, в травостое разреженного соснового молодняка, Кут Лахты; 1 самка, 23.07.90, в почвенной ловушке, там же.

Палеаркт.

Asianellus festivus (?) (C. L. Koch, 1834)

1 самец, 26.07.92, в кустарничках сфагнового сосняка на гриве среди болот, кв. 115. Материал утерян.

Палеаркт.

Dendryphantes hastatus (Clerck, 1758)

1 самка, 24.05.95, на стволе свежееупавшей сосны на опушке ольшаника близ ручья Лахтинского.

Палеаркт, на восток — до Забайкалья.

Euophrys frontalis (Walckenaer, 1802)

Редок. В подстилке спелых сосняков: 1 самец, 11.06.06, на поляне в сосняке; 1 самец, 24.06.05, в сосняке-беломошнике; 1 самец и 1 самка, 16.07.08, в черничнике; 1 самец, 15.08.87, в зеленомошном сосняке; 3 самки: 14.06.04, в старом, подтопленном местах сосняке кв. 115; 21.06.08, в лишайниковом сосняке; 8.08.05, в сфагновом ельнике-черничнике.

Транспалеаркт, не найденный между Енисеем и югом ДВ.

Evarcha arcuata (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, опушки, разреженные сосняки разной степени влажности, травяно-сфагновые болота. Обитатель растительного яруса. Май–август. Самая ранняя находка самца 29 мая, самая поздняя — 23 августа, самки — в июне–августе. Кроме того, две взрослые особи были активны на поверхности снега в сосняках: 1 самец, 11.01.93, на обочине лесной дороги и 1 самка, 25.04.93, на опушке леса. Пик встречаемости самцов (50%) в июле (рис. 12, 7), самок — в июле–августе (71%). Для южной Финляндии отмечен весенне-летний фенотип у этого вида, с максимумом встречаемости самцов летом (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности взрослого населения около 1,5 э. Максимум плотности — 8 э. отмечен 19.08.88 в сосняке-морошнике, кв. 111. Июльская плотность, в среднем, составила 1,9 э., при этом в сфагновых сосняках — 1,5 э., в сосняках зеленомошных с хорошо развитым кустарничковым ярусом — 4 э.

Паук держится в кустарничках: на вереске, голубике, багульнике, чернике, а также на нижних ветвях и коре деревьев, на древесном подросте и кустарниках. Самок с кладками можно найти на злаках: на концах соцветий *Koeleria*, в метелках тростника и вейников.

В материале 35 самцов, 30 самок (1 : 0,9). Среди личинок соотношение полов 1 : 1. Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1989, 1991–1998, 2001, 2003, 2005.

Evarcha falcata (Clerck, 1758)

Обычен. Хвойные леса всех типов, их опушки и сосновые вырубки, гари по соснякам, реже — в лугах и на моховых болотах с кустарничками. Преимущественный хортобионт, хотя среди скудной растительности, в особенности, в мае или в условиях свежей гари, может обитать и на земле: в имеющемся материале 10% самцов и две самки были пойманы почвенными ловушками. Май–август. Самая ранняя встреча самца 11 мая, самки — 24 мая, самая поздняя встреча обоих полов этого вида — 22 августа. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) отмечает хорошо выраженный весенне-летний фенотип у этого вида, с максимумом встречаемости самцов весной.

Средний уровень плотности в травостоях около 2,5 э. В июне–июле уровень плотности наиболее высок по сфагновым соснякам — около 3,7 э. Примерно такой же плотностью отличалось в это время население вида по куртинам брусничника на десятилетней гари в спелом сосняке. По зеленомошным соснякам плотность немного ниже — около 2,8 э., в ельниках с хорошо развитой травянисто-кустарничковой растительностью — 1,5 э., в хвойно-лиственных лесах и беломошниках с куртинами вереска — около 1,3 э.

В материале 120 самцов и 89 самок (1 : 0,75). В июне количества отловленных особей каждого пола были равны, а в мае и июле самцов поймано вдвое больше, чем самок. Пик встречаемости обоих полов приходился на июнь–июль (рис. 12, 8). 23.06 в охраняемом самкой коконе, кроме 8 яиц, находилась личинка наездника.

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Evarcha laetabunda (C. L. Koch, 1846)

1 самец, 12.06.87, на андромеде, пушицево-клюквенное болото в кв. 60; 1 самец, 12.06.87, в 00 ч на воронике, травяно-сфагновое болото с морошником, кв. 111.

Палеаркт.

Со второй декады мая до конца августа в сборах всегда присутствовали личинки пауков из рода *Evarcha*, заселяющие практически все биотопы. В течение сезона средний уровень их плотности мало изменчив: в мае — 3,3 э., в июне — 2,2 э., в июле–августе — 2,8 э.

Heliophanus auratus (C. L. Koch, 1835)

Обычен или редок. Луга, поляны, опушки, берега водоемов. Обитатель растительного яруса. Май–август. Самая ранняя встреча 9 мая. Самцы — до конца июля, самки — по первую декаду августа.

Средний уровень плотности около 1,6 э.

Чаще можно найти не в траве, а на ветках деревьев и кустов, в особенности — над водой, на мусоре и кучах сухих стеблей тростника по берегам, на деревянных конструкциях у жилых и хозяйственных построек по стационарам и кордонам.

В материале 14 самцов, 9 самок.

Европейско-сибирско-центральноазиатский вид, в Сибири встречающийся до западной Якутии. Годы сборов: 1986–1988, 1991–1993, 1995, 1999, 2003, 2005, 2006.

Heliophanus camtschadalicus (Kulczynski, 1885) *Heliophanus dampfi* (Schekel, 1923)

Редок. Сфагновые и лишайниковые сосняки, переходные болота с кочкарником, поляны в сосняке. Хортобионт. Обитает преимущественно на кустарничках: вереске, голубике, хамедафне, багульнике. Июнь–июль. Самая ранняя находка обоих полов — 3 июня. Самцы — до 22 июня, самки — до 3 июля.

В сосняке-морознике 3.06.88 плотность составила 1 э.

В материале 5 самцов, 3 самки.

Палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988.

Heliophanus cupreus (Walckenaer, 1802)

1 самка, 17.07.92, сфагновый сосняк, в подстилке.

Европейский ареал.

Heliophanus dubius (C. L. Koch, 1835)

Редок. Разновозрастные разреженные сосняки: сухотравные, сфагновые, зеленомошные, сфагновые болота с чахлыми редкими низкорослыми соснами, открытые берега водоемов. Селится преимущественно, на кустарничках и ветках сосенок, но посещает и подстилочный ярус. Июнь–август. По имеющимся данным, самцы активны с 15 июня по первую декаду августа, самки — со второй половины июня по начало августа.

В первую половину изучавшегося периода вид встречался регулярно каждый второй год. В дальнейшем правильность колебаний встречаемости нарушилась, периоды отсутствия вида в сборах увеличились.

В материале 6 самцов, 6 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1989, 1991, 1993, 2003, 2006.

Heliophanus flavipes (Hahn, 1832)

Обычен. Луга, сфагновые болота, поляны и редколесные лишайниковые и сфагновые сосняки. Хортобионт. С начала июня по вторую декаду августа.

Средний уровень плотности на полянах в сосняках около 1,5 э.

В материале 5 самцов, 9 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989, 1990, 1993.

Marpissa pomatia (Walckenaer, 1802)

1 самец, 1 самка, 1 самец *abd*, 22.05.95, в травостое луга, кв. 61.

Транспалеаркт.

Marpissa radiata (Grube, 1859)

Обычен. Поросшие тростником берега водоемов или окраины сфагновых болот, в том числе, с редколесьем, высокотравные луга. Хортобионт. Май–август. Самая ранняя встреча 31 мая, самая поздняя — 15 августа. Селится в метелках тростника, вейников или других высоких злаков, реже — на зонтичных. При кошении травостоя на переходных болотах в августе удается обнаружить до 1–2 э. на 100 взмахов.

В материале 5 самцов, 17 самок.

Европейско-сибирский (до Забайкалья) вид.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1992–1994, 2004.

Neon reticulatus (Blackwall, 1853)

Обычен или редок. Хвойные леса. Июль–сентябрь. Единственный самец пойман 15.08.87. Самая ранняя находка самки — 8 июля, самая поздняя — 6 сентября. Обитатель подстилки, мохового яруса, и только одна самка отловлена сачком в травостое ельника-черничника. Вид обычен в фауне южной Финляндии (Palmgren, 1972). Полисезонность вида наблюдалась в дубравах Восточной Европы (Esjunin et al., 1994).

В сосняках-брусничниках июльско-августовский уровень ДП около 0,4 э. Кладки, скрытые в лесной подстилке, со свежееотложенными яйцами и начавшими развитие эмбрионами, наблюдались в середине июля. 14.07.92 в двух кладках одного гнезда было 9 эмбрионов и 12 яиц без видимых признаков деления. Первая по времени кладка оказалась меньше второй.

В материале 1 самец, 10 самок.

Палеаркт — западный неаркт.

Годы сборов: 1987, 1992–94, 1996, 1999, 2003, 2005.

Phlegra fasciata (Hahn, 1826)

1 самка, 23.07.90, в герпетобии соснового сухотравного редколесья, Кут Лахты. Ксеротерм, найденный в Центральной Европе на песчаных прибрежных дюнах (Bonte et al., 2002) и на песчаных луговинах островов южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Salticus cingulatus (Panzer, 1797)

Редок — в естественных условиях. 1 самец, 7.08.87, в травяно-кустарничковом ярусе сфагнового сосняка, кв. 48. Обычен на территориях стационаров и кордонов, где этот паук селится на стенах построек. Внутри жилых помещений может встречаться с апреля. В южной Финляндии был обычен в Твярминне (Palmgren, 1972), а также найден на стволах дубов (Koronen et al., 1997).

В материале 4 самца.

Транспалеаркт.

Salticus scenicus (Clerck, 1758)

Редок. В естественных условиях пойман только на лугу: 1 самка, 20.06.96, в траве. В летнее время можно найти на стенах домов или на заборах, в естественных условиях — на нагромождениях сухих древесных стволов по открытым опушкам или каменистым берегам.

Голаркт, с дизъюнкцией ареала между Уралом и Приморьем.

Sibianor aurocinctus (Ohlert, 1865)

Bianor aurocinctus (Ohlert, 1865)

Редок. 1 самец, 20.07.99, в травостое разнотравного луга, кв. 61; 1 самка, 1 самец *sbid*, 12.06.03, там же; 1 самец, 2.08.94, в травостое сфагнового болота, кв. 117.

Транспалеаркт.

Sitticus caricis (Westring, 1861)

Редок. 1 самец, 20.06.87, на лугу, кв. 61; 1 самец, 10.07.89, под камнем на берегу р. Свирь близ кордона Горка; 1 самка, 8.06.96, в травостое переходного болота, кв. 50.

Палеаркт.

Sitticus floricola (C. L. Koch, 1837)

Обычен. Луга, переходные моховые болота, открытые берега водоемов. Чаще в травостоях, реже — во мху. Селится обычно на травах. Два самца найдены 3.08.89 на песчаном пляже Ладоги среди скудной травки. Охотно заселяют метелки тростника. Водится также у жилых построек, на стенах домов и сараев. Июнь–август. Самая ранняя находка обоих полов 26 июня, самая поздняя — 8 августа. Максимум встреч в первой декаде августа. В морском климате островов Финляндии максимум встречаемости самцов приходится на весенний сезон (Palmgren, 1972).

Плотность по сфагновым болотам доходит до 4 э.

Кладки пауки прячут в щелях и выемках древесины или за отставшей корой. Самки сидят рядом с белыми, тонкостенными, но прочными коконами, размеры которых (10 × 6) мм, диаметр яиц 1 мм. 24 июля коконах у двух самок было 13 и 23 яйца.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1988–1990, 1992–1994, 2001.

Sitticus rupicola (C. L. Koch, 1837)

Редок. Переходные болота, луга по берегам водоемов, поляны, сосновые редколесья. Середина июня — начало августа. Обитает как в хортобии, так и в герпетобии. В материале 1 самец, 5 самок. Палеаркт.

Sitticus terebratus (Clerck, 1758)

Редок в естественных условиях, где он найден в ельнике, в сосняке, в смешанном лесу, на лугу. Июнь–октябрь. 1 самец пойман 11.01.93 на обочине дороги в сосняке. Паук ни разу не встречен на траве. Селится в щелях на стволах деревьев, под валежом, в ветровых завалах. Обычен летом в домах и снаружи: на стенах, под досками, в поленицах дров или среди мусора во дворах.

В материале 10 самцов, 3 самки.

Западный палеаркт, в Сибири на восток — до Байкала.

Годы сборов: 1987, 1990, 1992, 1993, 1995, 2002, 2004.

Synageles venator (Lukas, 1836)

Обычен или редок. Луга, открытые берега водоемов, переходные болота, сосновые редколесья. Апрель–сентябрь. Самая ранняя находка 13 апреля в спелом сосняке с березой среди прошлогодней травяной ветоши у кромки тающего снега, самая поздняя — 2 сентября в травостое переходного болота. Самцы в коллекции датированы с 10 июня. Сезонное распределение количества самок сглажено.

Плотность в хортобии сфагновых болот в среднем около 0,7 э.

Кокон, размеры которого (4 × 8) мм, с 45 *j* был обнаружен на веточке куста 9.06.05, и самка охраняла его, находясь рядом. Молодь второго возраста внутри кокона, имела светлый окрас и не была похожа обликом на взрослых пауков этого вида. Видимо, вторичные внешние признаки, имитирующие муравьев, развиваются по мере последующих линек. При встрече с муравьем самка перемещалась на противоположную сторону стволика веточки, избегая его, как это характерно и для прочих имитаторов муравьев (Олигер, 1984; Oliveira, 1988).

В материале 8 самцов, 10 самок.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1990, 1993, 1995, 1996, 1999, 2001–2003, 2005, 2006, 2008.

Talavera petrensis (C. L. Koch, 1837)

Euophrys petrensis (C. L. Koch, 1837)

Редок. 1 самец, 14.06.04, под камнем на опушке сосняка; 2 самца, 20.06.86, в герпетобии сосняка лишайниково-зеленомошного, кв. 65; 1 самец, 8.07.94, в герпетобии соснового молодняка на старой вырубке, кв. 28.

Западный палеаркт.

Семейство Tetragnathidae

Все пауки данного семейства способны к активному расселению по воздуху, в особенности, на личиночных стадиях. Среди имаго чаще всего летают пауки рода *Tetragnatha*.

Metellina mengei (Blackwall, 1869)

Обычен или многочислен. В лесах. Хорто-, тамно- и дендробионт, редко находимый на поверхности почвы. Апрель–сентябрь. Бывает активен в снежное время. Весной сначала держится на стволах деревьев, предпочтительно — берез. Затем перебирается на ветки, кусты и подрост деревьев, где оба пола наблюдались с 11 мая. Самая поздняя находка представителей обоих полов в период вегетации растений 17–18 сентября. Пик активности в июне (рис. 13, 1), при этом 35% самцов и 42% самок — в первые две декады июня. Затем следовал резкий спад численности. В третьей декаде июля взрослые пауки этого вида практически не встречались. Постепенное нарастание количества взрослых начиналось с августа, и к концу этого месяца встречаемость у обоих полов возрастала, хотя и не достигала поздневесенних значений. Сходный тип активности вида отмечен для островной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности 2,3 э. Максимум 11 э. отмечен 4.06.90 в спелом березняке, кв. 77. Июньская плотность взрослого населения в мелколиственных лесах 4,8 э., в ельниках около 2,9 э., в сфагновых сосняках — 2,4 э., в лишайниковых сосняках и хвойно-лиственных участках лесов — 2,0 э., в сосняках-зеленомошниках — 4 э. Иногда и сентябрьская плотность достигала высоких значений: по 8 э. зафиксировано в разнотравном ельнике 2.09.92 и в осиннике 17.09.95.

В материале 78 самцов, 95 самок (1 : 1,2).

Западно-центральный палеаркт, в Сибири — до Оби.

Годы сборов: ежегодно.

Metellina merianae (Scopoli, 1763)

Редок. В лесах. Взрослые пауки и *sbd* селятся в нишах под камнями или под береговыми навесами, в полостях за отставшей нависающей корой гнилых валежин у земли. Редкость этого пещерного вида в районе исследований определяется отсутствием подходящих естественных мест обитания в условиях равнинного ландшафта. Большая часть находок его здесь связана с искусственно созданными «пещерами»: развалинами строений бывших деревень и заводов, окопами, блиндажами и землянками времен второй мировой войны. Всего найдено три самца, три самки и несколько личинок: 1 самец, 11.08.05, в смешанном припойменном лесу под береговым навесом ручья; 1 самец, 18.08.05, в развалинах кирпичной кладки на месте деревни в Куте Лахты; 1 самец и 2 нимфы, 7.11.95, на снегу в смешанном лесу, кв. 64; 2 самки, 9.06.86, в сосняке-беломошнике, кв. 65, у осыпавшегося блиндажа; 1 самка, 23.06.97, в герпетобии старого осинника, кв. 62, близ сохранившихся фундаментов бывшего кирпичного завода; 3 нимфы, в июне и июле 1996 г., в лесу смешанного типа, на нижних сухих ветвях берез и ольхи.

Вид с европейским ареалом.

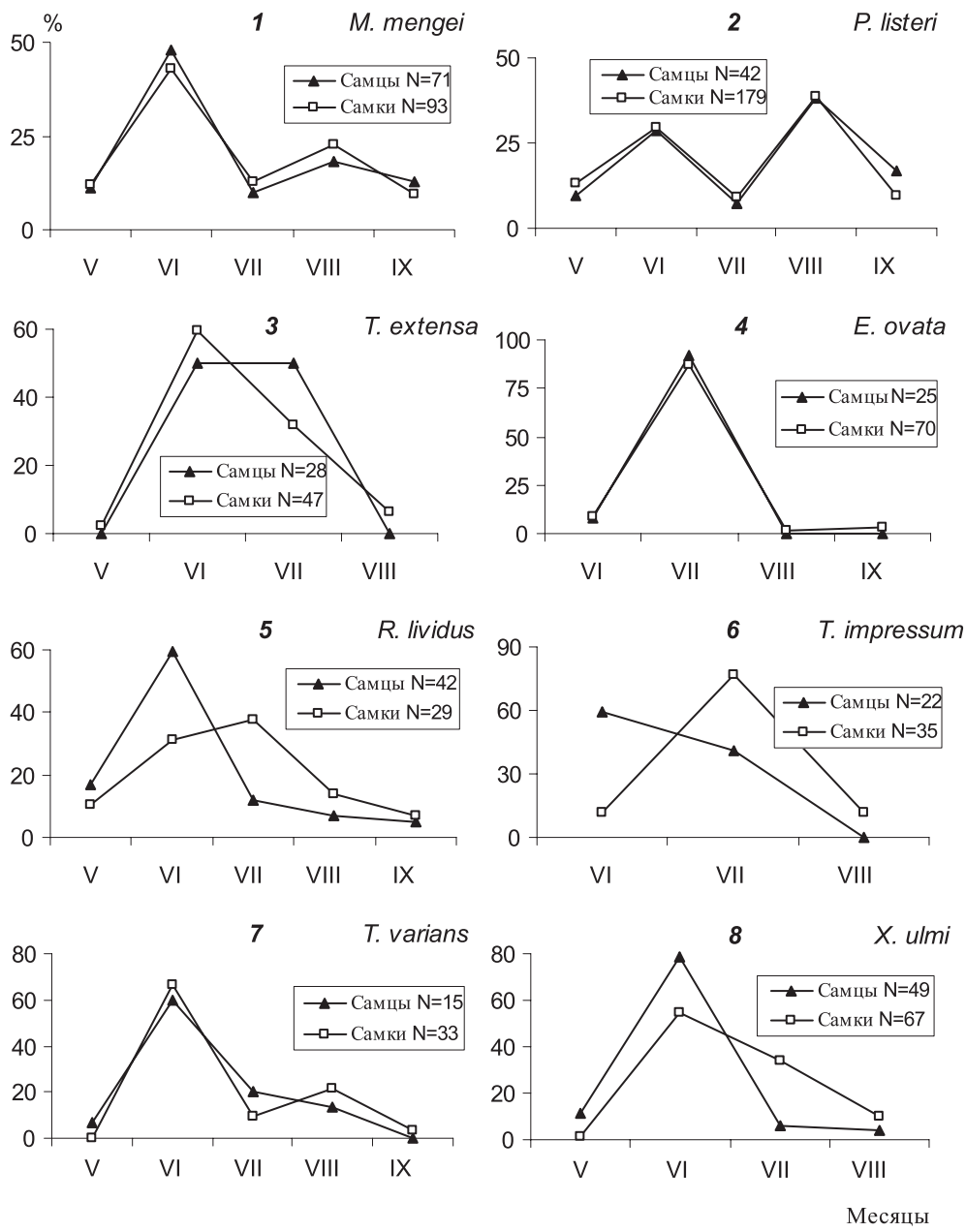


Рис. 13. Сезонная встречаемость отдельных видов пауков (в процентах от общего количества пойманных экземпляров каждого из видов).

Обычен в лесах с участием берез. Обитает в растительном ярусе: на травах, кустах, ветках и стволах деревьев. По поверхности почвы перемещается крайне редко. Май–сентябрь. Самая ранняя находка 9 мая, самая поздняя — 29 сентября. Взрослые могут зимовать. Встречаемость самок разбита на два периода: с мая по начало июля и с середины августа по сентябрь. Самцы активны в начале июня и в августе–сентябре.

Средняя плотность около 1,5 э.

В БД 8 самцов и 34 самок (1 : 4).

Западный палеаркт, на восток — до Оби.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990–1997, 2001, 2003, 2005, 2009.

Личинки рода *Metellina*

Среди неполовозрелых пауков этого рода соотношение полов было 1 : 1,7. В целом в уловах постоянно присутствовала молодежь разных возрастов, средняя плотность которой за время наблюдений — около 5,1 э. Максимальная плотность личинок в первую декаду июля — 28–36 э., минимальная в конце августа–сентябре — около 0,5–1 э. То есть летний максимум плотности личинок приходился на период снижения численности взрослых форм, и напротив, осенью, по мере взросления личинок, возрастало количество имаго. На зимовку уходили не только взрослые особи, но и неполовозрелые. Во время потеплений в ноябре–январе разных лет на снегу обычны встречи активных личинок *Metellina* обоих полов.

Pachygnatha clercki (Sundevall, 1823)

Обычен. Опушки мелколиственных или хвойно-лиственных лесов, луга, сфагновые болота. Отлавливался как из герпетобия, так и с растительности, где попадался гораздо реже, что, возможно, связано с ночной активностью вида (Keer et al., 1989) и недостаточностью учетов в это время суток. Как отмечалось ранее (Palmgren, 1972), пауки могут обитать на растениях до высоты 15 см над землей. Апрель–июнь, август–сентябрь. Кроме того, отмечена зимняя активность. Самые ранние встречи самцов 8 февраля и 30 апреля, самая поздняя — 15 ноября, самок — 11 мая и 26 декабря.

Цикл встречаемости имаго разделен на два периода: весенний продолжается до конца второй декады июня, осенне-зимний начинается с последних чисел июля. Пики встречаемости самцов в мае, августе и ноябре, самок — в июне и ноябре. В зимнее время по снегу отловлено 38% самок и 22% самцов. Все особи весенне-летней популяции отлавливались только в эпигейном ярусе, а в осенней во время вегетационного периода самцы часто придерживаются наземного яруса, а самки распределяются более или менее равномерно по обоим местообитаниям.

ДП₁ — 6,3 э., ДП₂ как в весеннее, так и в осеннее время, в среднем, около 0,55 э.

В материале 24 самца, 26 самок (1 : 1).

Голаркт, хотя в Северной Америке встречен только на западном побережье.

Годы сборов: 1985–1987, 1989, 1990, 1992–1995, 1999, 2000, 2005, 2006.

Pachygnatha degeeri (Sundevall, 1830)

Редок. Луга, опушки, открытые берега водоемов с травянистой растительностью. В Польше вид охотно селится по хорошо обрабатываемым зерновым полям (Wolak, 2002). Герпетобионт. Апрель–июнь, сентябрь–декабрь. Самцы встречены в июне и декабре, самки ловились с конца апреля по вторую декаду июня и в сентябре. *P. degeeri* существует в районе исследований в виде одной генерации, часть пауков которой взрослеет в сентябре и уходит в зиму вместе с личинками последних возрастов. После зимовки отдельные пауки продолжают встречаться до конца июня, но в летнее время популяция представлена только личинками. В более западной части ареала, на островах южной Финляндии, сезонная активность обоих полов одинакова на протяжении всего весенне-осеннего времени (Palmgren, 1972).

ДП₂ в мае–июне около 0,6 э.

В материале 3 самца, 9 самок, в том числе две неполовозрелых.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986, 1989–1990, 1995, 2002.

Pachygnatha listeri (Sundevall, 1830)

Обычен или многочислен. Всюду как в хортобии, так и в герпетобии. С мая по сентябрь. Пики встречаемости обоих полов в июне и августе (рис. 13, 2). Один неполовозрелый экземпляр встречен на ноябрьском снегу в сосняке. В весенне-летний период пауки обоих полов ловились с 1 мая, самцы — по 1 июля, самки — по 14 июля. Осенью самцы попадались с 25 июля, самки — с 9 августа. Оба пола элиминировались к концу сентября. В Твярминне для вида отмечена не прерывающаяся в середине лета сезонная активность, с затуханием к осени (Palmgren, 1972).

В майских сборах количество самок из герпетобия было в семь раз выше такового из хортобия, но во время июньского пика численности весенне-летней популяции количества самок в обоих ярусах практически равны. Все самки во время августовского пика численности отловлены в растительном ярусе.

ДП₁ около 6,6, ДП₂ в июне, в среднем, 1,3 э. Июньская величина ДП₂ наиболее высока по опушкам — 4,6 э., по хвойным лесам она близка к средней, а в остальных биотопах — ниже 1 э. Средний уровень плотности на растительности около 2,1 э. Наиболее благоприятным для популяции был 2005 год (рис. 5, 4).

В материале 46 самцов, 186 самок (1:4). В хортобии соотношение полов 1:6,1, в герпетобии — 1:2,6. При этом количество самцов, встреченных в обоих местообитаниях, было одинаковым, а самки отдают предпочтение обитанию в травостоях. В материалах из южной Финляндии (Palmgren, 1972) отражено близкое соотношение полов (1:3,7).

Транспалеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Tetragnatha dearmata (Thorell, 1873)

Обычен. Луга по берегам водоемов, влажные мало затененные сосняки и участки мелколиственных лесов с хорошо развитым травостоем. Хортобионт, редко попадающийся в уловах из герпетобия. Селится на травах, нередко растущих у воды или стоящих в воде. Июнь–август. Кроме того, две самки пойманы на снегу: взрослая — 14 ноября и неполовозрелая — 22 января. Самая ранняя летняя находка пауков

обоих полов 11 июня, самая поздняя — 28 августа. Пик встречаемости обоих полов в июне — по 55%, что характерно также для вида в смежном регионе (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности около 2,5 э., а в июне, в среднем, около 3 э. Максимум — 8 э. отмечен 26.06.89 на заболоченной луговине в Куте Лахты. Июньская плотность в 4 э. наблюдалась 11.06.03 в мелколиственном лесу, а также 24.06.89 в зеленомошном и сфагновом сосняках.

В материале 10 самцов, 29 самок (1 : 3).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1989, 1991–1993, 1998, 2001, 2003, 2005, 2006.

Tetragnatha extensa (L., 1758)

Обычен. Луга, поляны, переходные моховые болота, заболоченные сосновые редколесья. Обитатель сосудистой растительности разных ярусов. Попадание в ловчие банки следует считать случайным. Заселяет травостои, чаще осоки и злаки, ветви деревьев и кустов, встречается даже на плавающих листьях кубышек. Может передвигаться по воде, удерживаясь на ногах. Активен не только днем, но и в сумеречное время, в особенности на открытых солнечных местах. Май–август. Самая ранняя находка 31 мая, самая поздняя для самца — 30 июля, для самки — 11 августа. Пик встречаемости в июне: 52% самцов и 57% самок (рис. 13, 3). Тип активности сохраняется и в более западной части ареала (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности — 2,5 э. Июньская плотность — 2 э., при максимуме — 8 э. 26.06.02 на лугу. Абсолютный максимум плотности — 11 э. зафиксирован на разнотравно-высокотравном лугу 7.07.90.

Кокон, найденный 24 июня на метелке злака среди мохового болота, представлял собой рыхлый паутинный мешок неправильной формы, диаметром 9 мм и высотой 5 мм. Сквозь стенки этого мешка просвечивали яйца, собранные в бесформенную кучу из 58 шт. Поверх кокона во все стороны торчали бутоны щучки, в метелке которой и было устроено гнездо.

В материале 35 самцов, 54 самки (1 : 1,5).

Голаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Tetragnatha nigrita (Lendl, 1886)

Редок или обычен. Высокотравные луга с купами кустарников, берега водоемов. Селится на усохших ветвях склоненных над водой деревьев, в зарослях тростника или в придорожном травостое лесных дорог. Взрослые встречаются с начала июля.

В конце августа на ветке ольхи в полутора метрах над водой найдена самка, охранявшая девять коконов, располагавшихся в основании мелких боковых веточек. Коконны были покрыты белым войлоком, слоем около 1 мм, поверх которого накинута тонкое покрывало черной паутины толщиной 0,3 мм. Все коконы, располагавшиеся группами по два–три при частичном налегании друг на друга, были прикреплены в концевой части одной и той же ветви ольхи на отрезке длиной около 12 см. Самка находилась рядом с кладками. Средние размеры вытянутых вдоль веточки коконов (5,2 × 8,4) мм. Одна из кладок была заражена яйцеедом. В ней находилось пять яиц паука и один пупарий паразита. Свежая кладка включала 47 яиц, а в предпоследней

50 *juv* уже покинули яйцевые оболочки. В прочих остались только пленки яиц или линные шкурки, минимум 30, максимум 51.

В материале 1 самец, 5 самок и две нимфы.

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1993, 1995, 2003, 2005.

Tetragnatha obtusa (C. L. Koch, 1837)

Обычен. Леса и лесные опушки, реже в лугах и на травяно-сфагновых болотах. Хортобионт, но самки изредка попадали в почвенные ловушки. Май–ноябрь. Самцы в сборах с 8 июня по 10 августа. Самая ранняя поимка самки 11 мая, самая поздняя — 23 ноября. Пик встречаемости пауков обоих полов в июне: более половины самцов и 43% самок. Неполовозрелые особи активны не только в летнее время, но и в ноябре–декабре на снегу.

Средний уровень плотности на растительности около 1,4 э., в июне — около 2 э. Максимум июньской плотности 8 э. был 8.06.87 в разреженном сосняке-зеленомошнике с хорошо развитым травостоем, кв. 97.

В материале 11 самцов, 46 самок (1:4). Среди неполовозрелых особей старших возрастов, пол которых уже возможно определить, соотношение самцов и самок было 1:3,4.

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989–1991, 1993–1996, 2001, 2004, 2005, 2008.

Tetragnatha pinicola (L. Koch, 1870)

Обычен. Луга, поляны, редколесные и мелколесные сосняки, опушки лесов, сосняки сфагновые, в том числе морошковые. Хортобионт. Селится в высокотравье, на ветвях деревьев и древесного подроста, часто на невысоких сосенках. Июнь–август. Самцы в июне и июле, самки — с июня по конец августа. Пик встречаемости обоих полов в июне–июле. В мае многочисленны личинки. Взрослые живут в травостоях с середины июня, хотя в укрытиях взрослых подвижных самок можно обнаружить с конца мая. К условиям морского климата вид оказался не приспособленным (Palmgren, 1972).

Июньская дневная плотность около 1,8 э. Ночью активность почти вдвое ниже дневной.

В материале 5 самцов и 41 самка (1:8,2).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999, 2001, 2003, 2005.

Tetragnatha striata (L. Koch, 1862)

1 самка, 14.07.87, на тростнике у воды на берегу зал. Лахта, кв. 62. Как обитатель прибрежных тростников отмечен в Финляндии (Palmgren, 1972, 1974).

Европейско-южносибирский вид.

Семейство Theridiidae

Для молодежи большинства видов этого семейства характерно расселение на местности воздушным путем.

Crustulina guttata (Wider, 1834)

Редок. Беломошно-зеленомошные сосняки. Герпетобионт. Апрель–сентябрь. Самая ранняя находка самца 12 апреля, самая поздняя — 15 августа, самки — 4 июня и 18 сентября. Обитают в подстилке, во мху и лишайниках, на комлях деревьев. Неполовозрелых пауков можно найти, начиная с первых апрельских проталин и до конца июня.

В материале 8 самцов, 4 самки и несколько неполовозрелых экземпляров.

Вид неприхотлив, встречаясь также в условиях морского климата на скалистых островах Балтики (Palmgren, 1972) и даже в горных мохово-лишайниковых тундрах Урала (Есюнин, 1999).

Палеаркт.

Годы сборов: 1994, 2001, 2004, 2005.

Dipoena torva (Thorell, 1875)

1 самка, 14.06.86, в подстилке смешанного леса опушечного типа, кв. 61. Находки самок в южной Финляндии датируются месяцем позже (Palmgren, 1974-a).

Западный палеаркт.

Enoplognatha ovata (Clerck, 1758)

Обычен. Высокотравные луга, поляны, разреженные участки хвойно-лиственных и мелколиственных лесов. Хорто- и тамнобионт, очень редкий в уловах почвенными ловушками. Селится преимущественно по высокотравью, веткам кустов, деревьев и древесного подроста. Июнь–сентябрь. Самая ранняя встреча самца 3 июня, самая поздняя — 26 июля, самки — 26 июня и 3 сентября. Пик встречаемости самцов в первую декаду июля — 48%, 75% самок отловлено во вторую декаду этого месяца (рис. 13, 4). В соседнем регионе этому виду также присущ летний фенотип размножения (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности около 3 э., максимум в 36 э. отмечен 11.07.86 в травостое луга. Высокая июльская плотность 6–8 э. была в разные годы в хвойно-лиственных лесах. Ночью плотность гораздо ниже дневной.

У всех самок с кладками имелось только по одному кокону рыхлой консистенции, серовато- или желтовато-зеленоватого цвета. Средние размеры коконов были (5,9 × 5,7) мм, диаметр яиц около 0,7 мм.

В материале 28 самцов, 70 самок (1 : 2,6). Среди нимф соотношение полов 1 : 3,8. Голаркт.

Годы сборов: 1986–1987, 1989–1997, 2005, 2006, 2008.

Episinus angulatus (Blackwall, 1836)

Редок. Четыре самца добыты кошением с травянисто-кустарничковой растительности: 11.06.03, в приопушечной части леса смешанного типа, кв. 61; 12.06.89, в раз-

реженном сосновом мелколесье, Кут Лахты; 18.06.91, в сосняке с березой, кв. 78; 11.07.96, в сосняке-беломошнике, кв. 43. Две самки: 23.05.95, в подстилке чернолесья, правый берег р. Свирь напротив г. Лодейное Поле; 7.06.87, в травостое сосняка-беломошника, кв. 96. Кроме того, в августе-сентябре в травостоях встречаются неполовозрелые особи.

Европейский вид, переходящий за Урал в западную Сибирь.

Euryopsis flavomaculata (C. L. Koch, 1836)

Редок. Луга, хвойные леса. Стратохортобионт. В лугах найден только в травостоях, в лесах — только в эпигейном ярусе. Июнь—июль. Самая ранняя находка самца 3 июня, самая поздняя — 9 июля. Единственная самка отловлена 14.07.03. В Западной Европе заселяет как влажные (Roberts, 1995), так и ксеротермные биотопы (Bonte et al., 2002).

Средний уровень ДП₁ — 3,2 э., ДП₂ в июне—июле — 0,3 э. Июльский уровень ДП₂ в сосняке-зеленомошнике кв. 27 около 1,2 э.

В материале 14 самцов, 1 самка. Значительное преобладание самцов в сборах (1 : 0,16), характеризующее малую подвижность и скрытность самок этого вида, отмечено также для Фенноскандии (Palmgren, 1974-a). Проявляет высокую экологическую пластичность, встречаясь в мохово-лишайниковых тундрах (Есюнин, 1999).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1987, 1993–1994, 2001, 2003–2005.

Lasaeola tristis (Hahn, 1833)

Dipoena tristis (Hahn, 1833)

Редок. 1 самец, 28.06.87, в сосняке вересковом; 1 самка, 8.06.95, на сосновой вырубке, кв. 50; 2 самки, 10.07.92, на поляне в сосняке, кв. 143. Все пауки добыты кошением с травостоя и кустарников.

Западный палеаркт.

Neottiura bimaculata (L., 1767)

Обычен. Луга, опушки и незаболоченные мелколиственные и хвойно-лиственные леса опушечного типа, а также разреженные сосновые молодняки. Хортобионт, хотя днем имеет обыкновение прятаться на земле, в слое моха и травяной ветоши. Взрослые могут зимовать в подстилке: 13 апреля один самец обнаружен в слое опада у обтаявшего комля сосны. Июнь—август. Самая ранняя встреча 3–4 июня, самая поздняя для самца — 12 июля, для самки — 7 августа. Пик встречаемости самок в июне — 61%. Весенне-летний фенотип активности присущ виду в западной части ареала (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности в травостоях — 1,6 э.; в июне в лугах — 1,0 э., на зарастающей сосняком вырубке — 4,0 э.

Найденное 7 августа гнездо с кладкой из 12 яиц располагалось на ветке молодой сосенки.

В материале 6 самцов, 43 самки (1 : 7).

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1996, 1999, 2004, 2006.

Parasteatoda simulans (Thorell, 1875)

Achaearanea simulans (Thorell, 1875)

1 самка, 2.09.05, в березняке, кв. 77.

Транспалеаркт.

Parasteatoda tepidariorum (C. L. Koch, 1841)

Achaearanea tepidariorum (C. L. Koch, 1841)

1 самец, 20.07.08, в кустарниковом ярусе старого ельника с примесью березы. В первой половине прошлого века по соседству с местом находок была деревня, место расположения которой ныне заросло лесом.

Космополит, чаще всего находимый в синантропных условиях, где имаго и личинки разных возрастов встречаются круглый год, что не мешает этому пауку оставаться унивольтинным (Tanaka, 1989).

Robertus arundineti (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. Луга, сосняки-голубичники и черничники. Как в хортобии, так и в герпетобии. Июнь–август. Самая ранняя находка самца 6 июня, самая поздняя — 30 августа. Самка поймана 13 августа в почвенную ловушку.

ДП₁ в июне — 3 э., ДП₂ около — 0,3 э. В хортобии средний дневной уровень плотности в июне на лугу и в травостое сфагнового сосняка 5,0 э., а в вечернее время, когда уже выпала роса — 1 э.

Обладает особенно высокой экологической пластичностью: найден в герпетобии мохово-лишайниковых тундр горного Урала (Есюнин, 1999), а также преимущественно в открытых, сильно увлажненных местах каменистых островов Балтики (Palmgren, 1972).

В материале 24 самца, 1 самка.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987–1989, 1991, 1993, 1994, 1996, 1999.

Robertus heydemanni (Wiehle, 1965)

Два самца: 9.07.88, на лугу, кв. 61; 4.06.05, в травостое разнопородного леса.

Европейский ареал.

Robertus lividus (Blackwall, 1836)

Обычен. Всюду. Как в хортобии, так и в герпетобии. Апрель–ноябрь. Самая ранняя находка самца 13 апреля на проталине, самая поздняя — 24 сентября, самки — 7 мая и 29 ноября, по снегу. Пик встречаемости самцов в июне, самок — в июле (рис. 13, 5). На островах южной Финляндии отмечен некоторый спад численности самцов в летнее время (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ — 3,6 э., ДП₂ по всем обследованным биотопам — около 0,3 э. Июньский уровень ДП₂ — 0,6–0,8 э. Средний уровень плотности в хортобии — 1,1 э.

На растительности гораздо чаще можно встретить самцов, чем самок, которые обычно прячутся в лесной подстилке, в гнилой древесине или среди нагромождения

бревен и валежа, под корой на усохших стволах, под досками, мусором или камнями на земле. Гнезда паук устраивает под слоем моха на кочках, в трухе старых брошенных муравейников, в щелях среди камней. Молодь первого возраста совершенно белая. 17.07.92, в заболоченном сосняке обследованы два кокона, по 60 яиц каждый. 30 июля в мелколиственном лесу в кладках одной самки было 9 я и 21 j. Плодовитость самок, в среднем, 50 я.

В материале 43 самца, 36 самок (1:0,8).

Палеаркт, отмечаемый в Северной Америке лишь на Аляске.

Годы сборов: 1986, 1987, 1989–1997, 2003–2005, 2008.

Robertus neglectus (O. P.-Cambridge, 1871)

1 самец, 11.06.06, в герпетобии смешанного леса; 3 самца, 26.08.90, в травостое спелого березняка, кв. 77.

Западный палеаркт.

Robertus scoticus (Jackson, 1914)

1 самец, 15.08.86, в подстилке хвойно-лиственного леса, кв. 61; 1 самец, 2.09.01, в герпетобии сосняка-черничника, кв. 60. П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) находил пауков этого вида в течение всего теплого времени года в сфагнуме или зеленых мхах темных хвойников.

Западный палеаркт.

Robertus unguulatus (?) (Vogelsanger, 1944) (det. A. Gromov)

1 самка найдена 13.08.93 среди гнилых бревен на берегу зал. Лахта. Определение нуждается в дальнейшем уточнении. Этот вид (*R. paradoxus* Miller) обычен на островах южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Rugathodes instabile (O. P.-Cambridge, 1871)

Редок. Все особи собраны в нижнем растительном ярусе: 1 самец, 27.06.92, в черничнике сфагнового ельника, кв. 79; 1 самец и 1 самка, 16.06.95, на липовом подросте в неморальном участке приручьевого ельника по правобережью р. Пельчужня, кв. 100; 1 самка, 20.07.95, на кленовом подросте там же; 3 неполовозрелые самки, 3.09.95, на папоротниках там же.

Вид с европейским ареалом.

Steatoda bipunctata (L., 1758)

Обычен. В лесах, реже в открытых биотопах, а также в жилых помещениях. При учетных сборах самцы иногда попадают в почвенные ловушки, а самки — в сачок. Март–октябрь. В естественных условиях самая ранняя находка половозрелых пауков 2 апреля, на снегу, самая поздняя — 1 октября. Зимовка возможна на любой возрастной стадии. В жилых помещениях активность понижается в декабре–январе.

Поселяется обычно на вывороченных из земли корнях упавших деревьев, среди бурелома, на сухих нижних ветвях берез, в ветках елок, реже — среди сухих мощных стеблей трав. В жилых домах и хозяйственных постройках треугольные ловчие

сети растягивает по углам, на окнах и под подоконниками, под мебелью и пр. В лесу на выворотнях корней упавших деревьев молодые паучки устраиваются на самом верху. Сторона катета ловчей площадки первых тенет не более 5 см. По мере взросления, после каждой линьки плетется новая ловчая сеть, больших размеров и богаче оснащенная дополнительными растяжками, располагающаяся на 10–15 см ниже предыдущей. Сеть взрослой самки, со стороны катета 15 см и более, находится в самом низу этого каскада. Она снабжена множеством беспорядочно переплетающихся дополнительных нитей, в особенности под ловчим полотном. В жилых помещениях тенета взрослых особей могут быть гораздо меньших размеров. Взрослые самцы бродят свободно, предпочитая держаться близ сетей самок.

Самки сидят в укрытиях сбоку и немного ниже основного полотна или за вершиной треугольника. Укрываются они в щелях за корой, под нависающими комьями земли, пучками травы, сухой листвы, моха, мусора. Там же прикрепляются коконы, которых в одном гнезде бывает три–пять. В укрытии самка готовит из паутины специальную камеру, состоящую из крыши и стенок. Стенки камеры соединены нитями с ловчей сетью, куда ведет также паутиная дорожка, по которой в случае необходимости паук быстро выбегает на ловчее полотно. 26 июня в одном из коконов обнаружена белесая молодежь 1-го возраста. Паучки окончательно покинули помещенный в садок кокон лишь через 10 дней, хотя все время копошились там, обсасывая яйцевые оболочки и постепенно окрашиваясь. Возможно, под опекой матери, разрыхляющей стенки кокона и поддерживающей его влажность, паучки выходят наружу раньше. Молодые и реже взрослые пауки расселяются воздушным путем. Все пауки хорошо ползают, прокладывая от своих тенет паутинные тропки далеко в стороны. Потрясенный паук скрывается в глубинах трещин субстрата близ своего укрытия или падает на землю, если спрятаться не успевает.

Пауки одолевают добычу, во много раз превосходящую их размерами. Даже довольно мелкая личинка четвертого постэмбрионального возраста смело приближается к едва зацепившейся за тонкую паутину ее ловчей сети крупной мухе, которая, не замечая растянутой ловушки, ведет себя спокойно. Паучок старается быстро куснуть жертву в самый кончик задней лапки, повторяя свой маневр неоднократно. Уже несколько секунд спустя это оказывает на муху воздействие, движения ее немного успокаиваются, и если она не покинула еще расположение тенет, то паучишка приближается и начинает оплетать паутиной ее конечности. Через несколько минут муха, превосходящая хозяина сети по объему не менее чем в двадцать раз, уже полностью обездвижена.

В июньских кладках по 24–60 яиц. Плодовитость на одну самку с четырьмя кладками — около 150 я.

В материале 19 самцов, 19 самок. (1 : 1).

Транспалеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Steatoda castanea (Clerck, 1758)

1 самец, 28.07.03, в герпетобии коренного сосняка-черничника, кв. 27; 1 самец, 16.08.85, в жилом доме на стационаре Лахта; 1 самка, 2.02.94, в жилом помещении, г. Лодейное Поле.

Палеаркт.

Steatoda grossa (C. L. Koch, 1838)

2 самки: 17.02.94 и 14.05.09, в жилом помещении, г. Лудейное Поле.

Встречается во всех зоогеографических областях (космополит), однако, по всей видимости, вид довольно теплолюбив, не заходя на севере равнинной европейской части России севернее шестидесятой параллели. В районе исследований находится в одной из точек северной границы ареала.

Steatoda phalerata (Panzer, 1801)

1 самец, 18.06.87, в герпетобии сосняка-зеленомошника, кв. 66; 1 самец, 30.06.87, там же; 1 самка, 3.08.01, на опушке сосняка-беломошника, под камнем; 1 самка *sbđ* поймана сачком в травостое смешанного леса 1.07.93.

Палеаркт.

Theridion impressum (L. Koch, 1881)

Обычен. Луга, поляны, вырубки, моховые болота и сфагновые сосняки. Хорто- и тамнобионт. Июнь–август. Самая ранняя находка самца 4 июня, самая поздняя — 28 июля, самки — 29 мая и 16 августа. Пик встречаемости самцов в июне — 59% (рис. 13, б), самок — в июле — 77%. Весенне-летний тип размножения отмечен для вида и в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности в хортобии около 2 э.

Пауки держатся в высокотравье, на подросте сосен, на нижних сухих ветках берез. Обязательно заселяют подрост из отдельно стоящих сосенок на открытых местах. Тенета обычно близ вершин веточек. Самки пристраивают гнезда с одним — двумя коконами в метелках злаков, среди сосновых иголок на ветках сосен. Здесь же, в рыхлых неопределенной формы тенетах вокруг, насыпаны остатки еды: фрагменты тел мух, слепней, комаров, личинок клопов, мелких наездников.

В материале 23 самца, 35 самок (1:1,5)

Транспалеаркт-западный неаркт.

Годы сборов: 1986–1993, 1995, 1996, 2002, 2003, 2006.

Theridion mystaceum (L. Koch, 1870)

1 самец, 13.06.87, в жилом помещении, стационар Лахта. Определен А. Громовым. Ранее упоминался как *T. petraeum* L. Koch, 1872 (Олигер, 1996). В материале из Твярминне (Palmgren, 1972) сведения о трех самках (*T. neglectum* Wiehle).

Западный палеаркт.

Theridion pictum (Walckenaer, 1802)

Обычен. Разреженные светлые леса и лесные опушки. Обитатель яруса высших сосудистых растений. Пауки предпочитают селиться по веткам молодых сосенок или елок, но заселяют также средние и верхние части крон высоких хвойных деревьев. Июнь–сентябрь. Оба пола начинают попадаться в уловах с первой декады июня. Самцы отмечаются по первую декаду июля, самки — по 1 сентября. Пик встречаемости самцов в конце июня — начале июля (80%), самок — в это же время — 24%, а кроме того в августе — 29%.

Средний уровень плотности около 0,9 э.

Неполовозрелые самки активнее заселяют вершинные части травянистых растений или веток, где уловистость тенет выше. Соответственно, они чаще попадают в сачок при кошении. Тенета обычно замусорены множеством «объедков». Пауки в состоянии одолеть добычу, в несколько раз превосходящую их размерами.

В материале 12 самцов, 21 самка (1 : 1,7). Среди нимф, принадлежность которых к виду и полу удалось установить, соотношение полов 1 : 4.

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1987–1996, 2003, 2005, 2008.

Theridion pinastri (L. Koch, 1872)

1 самка, 11.07.86, в травостое высокотравного луга близ опушки соснового леса (экземпляр утерян). Обычен на соснах в южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Палеаркт.

Theridion sisyphium (Clerck, 1758)

Обычен. Незаболоченные леса, луга, поляны, опушки с хорошо развитым травостоем. Хорто- и тамнобионт. Июнь–июль. Самая ранняя поимка самца 4 июня, самая поздняя — 13 июля, самки — 11 июня и 30 июля. Пик встречаемости самцов во второй половине июня, самок — в середине июля — 35%. Весенне-летний фенотип присущ виду и в западной части ареала (Palmgren, 1972).

Селится не только на подросте и нижних ветвях хвойных, но и на иван-чае, малине, зонтичных, вереске и прочем высокотравье. В тенетах много остатков жертв. Откладка яиц — в июле. Коконь размещаются под крышей основного убежища, обращенной куполом вверх. Самка сидит на коконах. На снимке видно, что обрамление входа в гнездо опавшими полусантиметровыми пыльниками сосны не случайно (фото 8), а оформлено самкой для маскировки.

Нимф можно найти в ветках молодых елок уже с середины мая. Кроме того, молодые бывают активны на снегу в ноябре.

Средний уровень плотности около 1,8 э.

В материале 6 самцов, 23 самки (1 : 3,8).

Палеаркт (?).

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1992–1995.

Theridion varians (Hahn, 1833)

Обычен. Леса, лесные опушки, поляны. Хорто-, тамно- и дендробионт, очень редкий в почвенных ловушках. Как и другие представители рода, кроме высокотравья, селится на ветках хвойных, поднимаясь высоко в кроны. Кроме того, можно найти на кустах, нижних ветвях ольхи или березы, в особенности сухих, на стволах сосен и берез, на толстых нижних ветках и стволах елей. По опушкам и полянам чаще всего заселяет лишь подрост хвойных. Май–август. Самая ранняя встреча самца 31 мая, самая поздняя — 2 августа, самки — 11 июня и 2 сентября. Пик встречаемости самцов во второй декаде июня (рис. 13, 7), самок — в третьей. В южной Финляндии у этого вида также отмечен весенне-летний тип активности (Palmgren, 1972).

Средний уровень Пл около 1,8 э., в июне — 2,3 э. Июньская плотность в сфагно-

вых сосняках около 1,5 э., а в зеленомошном сосняке близ побережья Ладоги 11.06.87 уровень плотности достигал 6 э.

В материале 17 самцов, 33 самки (1:2,2).

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1987, 1989, 1993, 1995–1997, 1999, 2001, 2002, 2005, 2006.

Семейство Thomisidae

Личинки из рода *Xysticus* встречались практически во всех обследованных биотопах в любое время года. Средний уровень ДП₂ был очень мал — менее 0,1 э., тогда как в уловах с растительности их плотность в среднем 2,8 э. Среди личинок старших возрастов, пол которых удалось определить по наличию или отсутствию утолщения на кончике пальпы, соотношение полов 1 : 2,3. Как молодые, так и взрослые пауки этого рода способны далеко улетать на паутинках. Среди аэронавтов в летнее время отмечаются даже очень крупные самки *Xysticus*.

Coriarachne depressa (C. L. Koch, 1837)

1 самец, 14.05.87, сфагновое сосновое редколесье (экземпляр определен А. С. Уточкиным); 3 неполовозрелых особи: 7.06.87, на коре сосны в сосняке-беломошнике, кв. 77; 18.06.89, там же; 24.06.95, под лохмотьями отставшей коры на стволе усохшей сосны, кв. 143.

Транспалеаркт.

Diaea dorsata (Fabricius, 1777)

1 самка, 8.08.04, в кошени с веток молодых сосен на зарастающей вырубке по правому берегу ручья. Ваемского, кв. 50.

В Приладожье и на юге Финляндии вид находится у северной границы своего ареала. В фауне Твярминне (Palmgren, 1972) обнаружен единственный неполовозрелый экземпляр, но в лесах Центральной Европы *D. dorsata* многочислен (Buchar, 1992).

Вид с европейским ареалом.

Misumena vatia (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, поляны, разреженные леса опушечного типа. Хортобионт. Июнь–сентябрь. Оба пола попадались с первой декады июня: самцы — по первую декаду июля, самки по первую декаду сентября. Сезонное распределение довольно выровненное. Личинки разных возрастов встречались в течение всего летнего времени. Распределение их — с двумя положительными пиками: во второй декаде июня — 21% и в середине августа — 35%.

Средний уровень плотности имаго около 0,3 э., молодых — около 1,9 э. В августе плотность личинок достигала 6,8 э. Селится в травостоях. Охотится на мелких мух, сидя часов с десяти утра на обсохших от росы цветах таволги, зонтичных, сложноцветных.

В материале 5 самцов, 11 самок (1:2). Среди молодых разного возраста соотношение полов 1:5.

Голаркт.

Годы сборов: 1986–1997, затем — очень редко.

Ozyptila atomaria (Panzer, 1801)

Редок. Три самца: 12.05.94, на сфагновом болоте; 17.05.93, в ельнике-кисличнике; 28.05.96, в сфагновом сосняке. Все пойманы в почвенные ловушки. Интересно, что в Центральной Европе вид найден на сухих прибрежных дюнах (Bonte et al., 2002). На островах южной Финляндии он также предпочитает сухие места (Palmgren, 1972), где держится по клочкам травы в наскальных выщерблинах.

Палеаркт.

Ozyptila brevipes (Hahn, 1826)

Редок. Три самца: 6.06.91, в сосняке с березой, кв. 78; 10.06.95, в хвойно-лиственном лесу, кв. 61; 12.08.88, в старом захламленном ельнике на гриве среди сфагновых болот, кв. 94. 1 самка, 1.08.98, в сосняке-черничнике с заполненными сфагнумом понижениями. Все особи найдены в герпетобии. В южной Финляндии придерживается открытых биотопов (Palmgren, 1972).

Европейско-сибирский вид, доходящий на восток до Забайкалья.

Ozyptila praticola (C. L. Koch, 1837)

Обычен. В незаболоченных лесах. Чаще встречался в уловах из подстилки, чем в растительном ярусе. Самцы отлавливались почвенными ловушками с третьей декады мая по начало сентября. Две самки найдены в растительном ярусе: 8.06.87, в кустарничках зеленомошника с куртинами лишайников; 12.06.03, в мелколиственном лесу, на стволе березы.

В материале 19 самцов, 2 самки.

Палеаркт — западный неаркт.

Годы сборов: 1987, 1995, 2000, 2003, 2007, 2008.

Ozyptila trux (Blackwall, 1846)

Обычен. Луга, сфагновые сосняки и болота, сосняки-зеленомошники, ельники, осинники. Герпетобионт, изредка посещающий нижний ярус растительности. Май–август. Самая ранняя находка самца 17 мая, самая поздняя — 11 августа. Пик встречаемости (50% всех пойманных самцов) во второй половине июня. Самки в сборах в мае–июне.

В материале 25 самцов, 3 самки.

Транспалеаркт.

Годы сборов: 1986–1988, 1992, 1994, 1996, 1997, 2001–2003, 2005, 2007–2009.

Xysticus audax (Schrank, 1803)

Обычен. Хвойники, ольшаники, леса смешанного типа, луга. Часто в растительном ярусе, реже в герпетобии. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца 19 мая, самая поздняя — 13 августа, самки — 5 июня и 8 сентября. Пик встречаемости самцов в первой половине июня, самок — в августе.

Средний уровень плотности на растительности — 1,0 э. Самцы попадают иногда в почвенные ловушки. В начале сезона активности самцы встречаются на земле, затем пауки заселяют высокотравье, кусты, ветки елок у самой земли, метелки тростника и вейников.

В материале 10 самцов, 17 самок (1 : 1,7).

Палеаркт.

Годы сборов: 1986, 1987, 1990, 1992, 1993, 1995, 1997, 2003–2006.

Xysticus bifasciatus (C. L. Koch, 1837)

Редок. 1 самец, 18.06.90, на земле, опушка сосняка; 1 самец, 18.06.93, в травостое на опушке березняка у Кабаньего ручья, кв. 77; 1 самка, 15.06.87, в травостое переходного болота, кв. 60. В разных частях ареала величина встречаемости не однозначна. Вид отмечался как очень редкий в Московской обл. (Перелешина, 1928), единственный экземпляр добыт в Твярминне (Palmgren, 1972), но часто встречается в Центральной Европе (Buchar, 1992).

Палеаркт.

Xysticus cambridgei (Blackwall, 1858)

В травостоях луга: 1 самец, 1 самка, 3.06.86 и 1 самец, 17.06.87, на земле.

Западный палеаркт.

Xysticus cristatus (Clerck, 1758)

Обычен. Луга, ельники, разреженные сосняки: сухотравные, заболоченные и зеленомошные, а также сосновые молодняки. Май–сентябрь. Самая ранняя находка самца 12 мая, самая поздняя — 16 августа, самки — 16 мая и 6 сентября. Пик встречаемости самцов во второй половине мая, самок — в июне.

Майский уровень ДП₁ — 3,9 э., ДП₂ в биотопах встречаемости в этом месяце — 0,7 э. Во время учетов 70% самцов и 18% самок отловлено почвенными ловушками, остальные — сачком. Более половины отловленных ловушками особей датируются маем. В островной фауне южной Финляндии для вида характерен весенне-летний тип размножения (Palmgren, 1972). 25 июня в коконе, располагавшемся в сухой метелке вейника, было 98 я.

В материале 20 самцов, 17 самок (1 : 0,8).

Европейско-сибирский вид, на восток — до Лены.

Годы сборов: 1987, 1989, 1990, 1993, 1994, 1996, 1998, 2003, 2005, 2008.

Xysticus erraticus (Blackwall, 1834)

1 самец, 4.07.88, в эпигейном ярусе надпойменного покосного луга. В островной фауне Финляндии этот вид тоже редок и обитает на среднеувлажненных лугах (Palmgren, 1972).

Европейский ареал.

Xysticus kochi Thorell, 1872

Редок. Луга, поляны, опушки. Встречался как в хортобии, так и в герпетобии.

Май–июль. Самцы — с конца мая по начало третьей декады июня, самки — в конце июня — начале июля. Отмечался как редкий также и в Московской области (Перелешина, 1928), а в Молдавии был обычен на овощных культурах (Карпенко, Леготай, 1980).

В материале 8 самцов, 2 самки. Два самца и одна самка в травостоях, остальные пойманы почвенными ловушками.

Западный палеаркт.

Годы сборов: 1987, 1988, 1990, 1992, 1996.

Xysticus lanio (C. L. Koch, 1845)

1 самец, 9.05.90, на земле, опушка сосняка; 1 самец, 16.06.08, пойман во время полета на паутине среди залива Лахта. В южной Финляндии найден на дубах (Koronen et al., 1997).

Европейско-западносибирский вид.

Xysticus lineatus (Westring, 1851)

Три самца в герпетобии лесов: 10.06.96, в сосняке-беломошнике, кв. 43; 12.06.96 и 24.06.04, в сосняке-голубичнике, кв. 50.

Западный палеаркт.

Xysticus luctuosus (Blackwall, 1836)

Обычен. Леса, поляны, вырубки. В герпетобии и растительном ярусе. Май–август. Самая ранняя поимка самца 23 мая, самая поздняя — 12 июля, самки — 8 июня и 22 августа. Пик встречаемости самцов (37%) во второй половине июня. На доступной для кошения сачком растительности бывает редко. Этим способом собраны только четыре особи: один самец и три самки. Частый обитатель кустарников. Редок в островной фауне южной Финляндии (Palmgren, 1972).

Средний уровень ДП₁ около 5 э., ДП₂ в июне — 1 э.

В материале 43 самца, 10 самок (1 : 0,23).

Циркумголаркт.

Годы сборов: 1986–2000, 2003–2006.

Xysticus obscurus Collett, 1877

Редок. 1 самец, 24.05.96, в травянисто-кустарничковом ярусе сфагнового сосняка; 1 самец, 29.05.93, в эпигейном ярусе ельника-кисличника; 1 самка, 27.05.94, в подстилке сосняка-зеленомошника; 1 самка, 15.08.05, в черничнике сырого сосняка; 1 самка, 4.09.01, в черничнике зеленомошного сосняка. Паук хорошо адаптируется к цветовой гамме субстрата от темно-серого до ярко-рыжего окраса.

Голаркт.

Xysticus robustus (Hahn, 1832)

1 самец, 28.06.88, в герпетобии ельника-черничника. В Ленинградской области редок, включен в список «Красной книги природы» (Официальное... 2005).

Западный палеаркт.

Xysticus ulmi (Hahn, 1831)

Обычен. Луга, болота, поляны, вырубки, светлые сосняки разных возрастов, открытые берега водоемов. Обитатель растительного яруса. В герпетобии попадается реже. По земле чаще перемещаются самцы. В учетном материале только 4% самок отловлено почвенными ловушками, тогда как среди самцов в ловушки попало 40% особей. Май–август. Самая ранняя находка самца 16 мая, самая поздняя — 10 августа, самки — 29 мая и 2 октября. Пик встречаемости обоих полов в первую половину июня (рис. 13, 8). В южной Финляндии отмечается весенне-летний тип активности у этого вида (Palmgren, 1972).

Средний уровень плотности — 1,8 э. В июне в травостоях лугов средняя плотность взрослого населения — 3,0 э., в сфагновых лесах и на болотах около 1,5 э.

Пауки селятся на травах, тростнике, различных кустарничках, кустах, на ветках и подросте лиственных деревьев. Гнезда нередко устраивают на метелках злаков. Самки прячутся в неровностях коры на ветках, среди нависших над землей наносов сухих стеблей трав или тростника по берегам. Потрясенная самка, упав на землю, скрывается здесь же в верхнем слое подстилки и замирает, не перемещаясь далее. В любой сезон и в любом возрасте пауки обоих полов могут расселяться воздушным путем на паутинках.

В материале 57 самцов, 75 самок (1 : 1,3).

Западный палеаркт.

Годы сборов: ежегодно.

Семейство Zoridae

Zora armillata (Simon, 1878)

Редок. Луга, берега, опушки смешанных лесов, спелые осветленные сосняки с березой. Герпетобионт. В учетном материале в июне-июле: 3 самца, 24.06.99, 28.06.88, 6.07.03 и 1 самка, 16.06.87. Среди прочих сборов: 1 самец найден на первой проталине в сосняке у комля березы 8.04.94, 2 самца и 1 самка отловлены на снегу 21.11.92 и 29.11.94. Одна неполовозрелая самка поймана 28.07.95 в подстилке приречного ельника по берегу р. Пельчужня, кв. 100. На открытом песчаном пляже Ладоги 29.09.07 близ уреза воды замечены особи этого вида, охотившиеся днем на насекомых. В случае опасности пауки прятались под плавни в полосе прибоя. В Твярминне отловлен единственный экземпляр (Palmgren, 1972).

Западный палеаркт.

Zora nemoralis (Blackwall, 1861)

Обычен. Сосняки различных типов, включая черные гари, реже — ельники и сфагново-травянистые болота, лесные поляны и опушки. Герпетобионт. Май–июль. Самая ранняя находка пауков обоих полов 16 мая. Самцы — до середины июля, самки — до конца этого месяца. Пик встречаемости самцов в июне (48%).

Средний уровень ДП₁ — 3 э., ДП₂ около 0,4 э. В июне по лишайниковым соснякам ДП₂ была 1 э., а на свежих гарях в этом же биотопе около 1,4 э. Зимуют, видимо, личинки старших возрастов. Неполовозрелые самцы отлавливались в сентябре и на первых апрельских проталинах.

В материале 38 самцов, 14 самок (1 : 0,3).

Вид с европейским ареалом.

Годы сборов: 1989–1997, 1999, 2000, 2001, 2003–2006.

Zora silvestris (Kulczynski, 1897)

1 самец, 28.07.93, в герпетобии на старой сосновой вырубке вдоль склона ручья Ваемского, кв. 50; 1 самка, 28.05.95, в подстилке на опушке сосняка. Вид также редок в более западной части своего ареала, в островной Финляндии (Palmgren, 1972).

Европейско-среднеазиатский вид.

Zora spinimana (Sundevall, 1832)

Обычен. Сосняки, с предпочтением сфагновых. Реже — в сосновых молодняках и сосняках с примесью ели или осины. Встречается как в герпетобии, так и в хорт-обии. Апрель–август. Кроме того, пауки активны на снегу в ноябре. Самая ранняя находка особей обоих полов — 12 апреля на первых проталинах, во мху у кромки тающего снега. Самая поздняя летняя поимка самца 18 августа, самки — 23 августа. На сходный тип активности самцов указывается в Твярминне (Palmgren, 1972).

Самцы в летнее время отлавливались только почвенными ловушками, самки в этот же период присутствовали только в укусах. Две взрослые самки, из указанных в базе данных, были активны на снегу в ноябре.

В материале 6 самцов, 14 самок (1 : 2,3) и 6 нимф, скорее всего, принадлежащие этому виду, из которых две неполовозрелых самки, пойманы на снегу 16 и 22 ноября.

Палеаркт.

Годы сборов: 1988, 1989, 1991, 1992, 1994, 1995, 1997, 2004, 2005.

Глава 4

ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ

По состоянию на 2008 год, в аранефауне юго-восточного Приладожья обнаружено около 400 видов. Имеется несколько видов, доведенных в определении до рода, или же редких, материал по которым был утерян. Доля бродячих видов пауков в фауне — 38%. Самый большой объем видового списка занимают представители семейства Linyphiidae — 42%. Статус Lycosidae в составе фауны — 9%, Gnaphosidae — 8%, Araneidae и Theridiidae — по 7%, Salticidae — 6%, Thomisidae — 5%, Clubionidae и Tetragnathidae — по 3%, Dictynidae, Philidromidae и Liocranidae — по 2%, остальные семейства по 1% и ниже.

ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ

Несмотря на достаточно ровный равнинный ландшафт, при полном отсутствии горных элементов или выходов скальных пород в районе исследований, географическое расположение сравнительно узкой полосой между границами северной и южной тайги, высокая мозаичность растительности и биотопическая взаимопроницаемость и изрезанность ландшафтов способствуют высокой степени видового богатства населяющей данную местность фауны пауков.

По грубой оценке, структура аранефауны юго-восточного Приладожья складывается из следующих элементов:

- космополиты — 3 вида (+ 1 = ?), 0,7%;
- голаркты — 64 вида, 16,3%, в том числе, 16 циркумголарктов;
- палеаркты — 140 видов, 35,6%, в том числе, транспалеаркты — 60 видов, (15,3%);
- западные палеаркты — 83 вида, 21,2%;
- западно-центральные палеаркты — 12 видов, 3%;
- транспалеаркты — западные неаркты — 7 видов, 1,8%;
- западные палеаркты-неаркты — 3 вида, 1%;
- европейские — 65 видов, 16,5%;
- европейско-сибирские — 4 вида, 1,0 %;
- европейско-западносибирские — 9 видов, 2,3%;
- европейско-южносибирские — 3 вида, 0,7%.

Основу фауны представляют виды широкого палеарктического и европейского распространения, суммарная доля которых около 52%. В последние полтора века похолодание климата, вызванное сплошными рубками леса, осушением обширных площадей болот, а также заполнением водохранилищ на р. Свирь, позволяет обитать

здесь видам, обычным в более высоких широтах или высокогорных условиях (*Aphileta misera*, *Centromerita bicolor*, *Diplocentria rectangulata*, *Erigone svenssoni*, *Macrargus boreus*, *Gnaphosa lapponum*, *Gnaphosa nigerrima* и др.)

Около шестой части состава приходится на долю видов, ареалы которых не выходят за пределы Европы. Таково же участие в фауне голарктов. Некоторые из видов (*Larinioides cornutus*, *Parasteatoda tepidariorum*, *Pirata piraticus*, *Steatoda bipunctata*, *St. grossa*, *Tegenaria domestica*), обладающие хорошо выраженной повышенной приспособляемостью, в настоящее время используют дополнительные возможности для приживаемости в новых географических зонах. Расселение их связано с курсированием водного и авиатранспорта между континентами, что постепенно повышает долю космополитов в фаунах различных регионов мира. Среди пяти массовых в районе исследований видов три западных палеаркта, один голаркт и один вид европейского ареала.

Конечно, дальнейшие исследования региональных аранефаун позволят расширить представления о границах ареалов множества видов. Но и на данном этапе развития науки в этом аспекте можно сделать основополагающие выводы о формировании фауны пауков района исследований, опираясь на виды многочисленные и на те, чьи ареалы находятся здесь у приграничной северной или южной черты. История формирования аранефауны сравнительно коротка и берет свое начало со времен конца наиболее холодной стадии Валдайского оледенения, примерно 13 тыс. лет назад (Миняев, 1966). Прежде всего в ее образовании принимали участие виды, которые могли существовать близ краев ледника по берегам ручьев, с их редкими осоками и низкорослыми ивняками, и болотным кустарничковым сообществам, с андромедой, вороникой, морошкой и карликовой березкой, характерным для перигляциальной зоны: виды рода *Erigone*, *Antistea elegans*, *Aphileta misera*, *Pardosa hyperborea*. Затем, в периоды временных потеплений, с востока, а затем и с юга приходили мелколесные еловые редколесья, с сопутствующими им комплексами беспозвоночных. Среди пауков сюда можно отнести *Tenuiphantes cristatus*, *Hypselistes jacksoni*, виды рода *Macrargus*, *Clubiona norvegica*, *Agroeca dentigera*, *Alopecosa aculeata*, *Pardosa palustris*, *P. sphagnicola*, *Arctosa figurata*. Позднее, когда широко распространились березняки и сосново-березовые леса, а болота приняли вполне современный вид, с комплексом осок, пушиц, вейников, багульника болотного и пр., в составе аранефауны появились пауки *Pirata*, *Pardosa lugubris*, *P. pullata*, *Metellina mingei*, *Linyphia triangularis*, *Singa hamata*, *Zelotes latreillei*, а также виды с более медленным развитием. В болотных комплексах это *Arctosa alpigena*, представители рода *Trochosa*, *Pardosa atrata*, *Pirata piscatorius*, *Dolomedes fimbriatus*. Распространению широколиственных лесов в атлантический период сопутствовало формирование аранефауны с включением более термофильных видов: пауки из рода *Gnaphosa* и *Clubiona*, *Microlinyphia pusilla*, *Metellina segmentata*, *Helophora insignis*, большинство Araneidae, Salticidae. Периодические переходы климата от сухого к влажному привели в суббореальное время к замене на Северо-Западе Европы широколиственных лесов ельниками. Неморальные участки сохранились в виде сравнительно небольших включений в основных типах леса. Здесь же можно найти и элементы остаточной неморальной аранефауны: *Anyphaena accentuata*, *Abacoproeces saltuum*, *Drassylus praeficus*, *Floronia bucculenta*, *Micrargus subaequalis*, *Latithorax faustus*, *Neriene furtiva*, *Zora silvestris* и др.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БИОТОПАМ

Комплексы пауков состоят из отдельных группировок, занимающих различные пространственные ниши: пустоты в верхних слоях почвы, рыхлую подстилку, мох, ветошь, поверхность субстрата, нижний ярус травяно-кустарничковой растительности или высокотравье и кустарники, стволы и кроны деревьев. Виды, составляющие группировки, редко выходят за пределы ниш, к жизни в которых они приспособлены, в особенности на взрослых стадиях развития. Хотя часть видов пространственно гетерогенна, обладая более широкой экологической валентностью, и может встречаться не в одном ярусе.

Примененные способы отловов позволили получить некоторое представление о структуре комплексов поверхностно-активной фауны пауков нижних ярусов (напочвенно-мохового и подстилочного с элементами почвенного), а также травяно-кустарничкового. Соответственно, населяющие их комплексы пауков отнесены к герпетобионтам и хортобионтам.

Материал по разделу составлен лишь по результатам учетных данных. Сравнительные материалы рассмотрены по всем описанным выше биотопам, иногда исключая экотоны, где найдено около полутора сотен видов. Последняя группа биотопов очень разнородна, содержит как опушки лесных биотопов из разных групп, так и разновозрастные и разнопородные вырубki или небольшие поляны. Поэтому в ряде случаев, когда приемы обработки материала требовали применения статистических методов, данные по экотонным биотопам не обсуждались.

В объединенном населении пауков двух рассматриваемых ярусов обитания преобладают представители семейства *Linyphiidae*: в сосняках зеленомошных 56% от общего числа видов в этих биотопах, в сфагновых — 75%, в беломошных — 48%, в мелколиственных лесах — 73%, в ельниках — 70%, в хвойно-лиственных лесах — 60%, в лугах — 58%, по моховым болотам — 39%. При этом структуры населения пауков хортобия и герпетобия значительно разнятся между собой, хотя в сборах также почти всегда превалируют линифиды.

Хортобий

Среди хортобионтов во всех биотопах, кроме моховых болот, в видовом отношении преобладают представители *Linyphiidae* (рис. 14, 1). При этом, можно выделить отдельные комплексы биотопов с близкими значениями обилия этого семейства: хвойные леса (кроме сосняков сфагновых) — около 47%; мелколиственные и хвойно-лиственные леса — около 57%; открытые и полукрытые биотопы (кроме болот) — около 30% и сфагновые болота — 22%. Во всех лесных биотопах обычны представители *Tetragnathidae* в среднем, около 12%, при наиболее высокой их доле в лиственных (или с участием лиственных пород) лесах. Пауки *Theridiidae* мало значимы в темных хвойных лесах и на открытых болотах. В травяно-кустарничковом ярусе сфагновых болот доминируют *Salticidae*. Виды семейства *Araneidae* входят в доминирующие группы в открытых и полукрытых биотопах, где на их долю приходится, в среднем, около 15%, при максимуме на сфагновых болотах.

Герпетобий

В качественном отношении структура комплексов пауков герпетобия (рис. 14, 2) характеризуется большим количеством видов в семействах *Linyphiidae* и *Lycosi-*

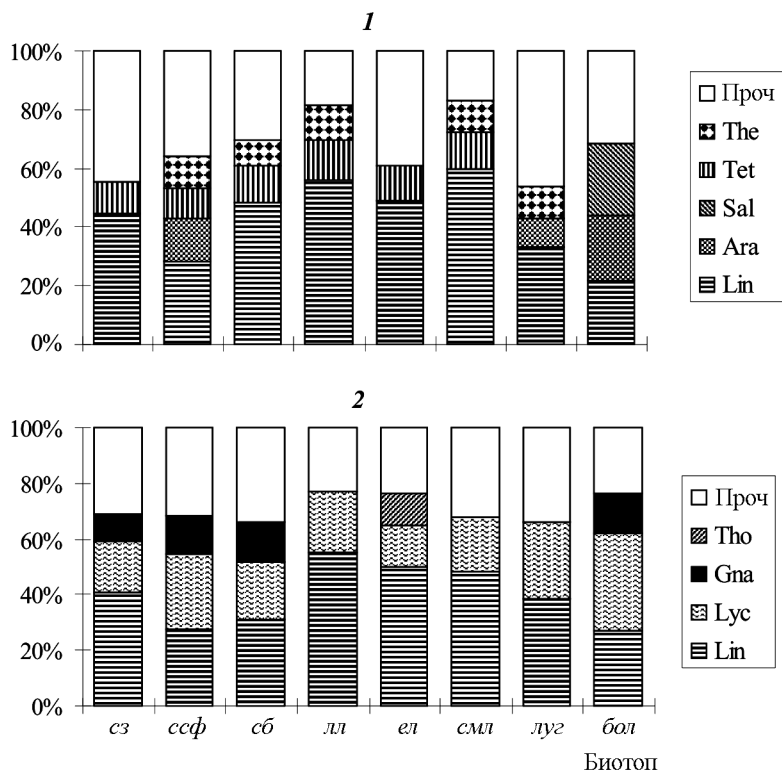


Рис. 14. Долевое участие основных семейств пауков в видовом богатстве аранеофауны хортобия (1) и герпетобия (2) по биотопам.

Обозначения семейств: Ara — Araneidae, Gna — Gnaphosidae, Lin — Linyphiidae, Lyc — Lycosidae, Sal — Salticidae, Tet — Tetragnathidae, The — Theridiidae, Tho — Thomisidae, Проч — прочие; биотопы — см. гл. 2.

дае, составляющим вместе, в среднем по всем биотопам, 63% от общего количества найденных в герпетобии видов. При этом в особо сухих или сильно увлажненных сосняках на их долю приходится немногим более половины видов (52–55%), а в наиболее интенсивно затененном летом биотопе — лиственном лесу — 77%. В остальных биотопах эти значения ближе к средним, в особенности на болотах и в сосняках зеленомошных.

В эпигейных группировках пауков болот количество видов линифиид в 1,3 раза меньше, чем ликозид. В остальных биотопах доля наземных линифиид в полтора-три раза выше, чем ликозид. Наиболее велика эта разница в сильно затененных лесах (ельниках, лиственных и смешанных лесах): количество видов линифиид выше в 2,5–3,3 раза, а в светлых биотопах (луга, сухотравные сосняки) — примерно в 1,5 раза.

Из других семейств шире представлены Thomisidae и Gnaphosidae. В сосняках на долю томизид приходится, в среднем, 7,3% видов, а на долю гнафозид — 13%. В затененных летом лесах, соответственно, 7,7% и около 5%. В лугах участие каждого из этих семейств в аранеофауне герпетобия по 5%, а в уловах с болот гнафозид

почти в пять раз больше, чем томизид. Кроме того, в беломошниках почти десятую часть населения герпетобионтов составляли представители Araneidae. Высокая встречаемость Araneidae в уловах из этого биотопа обусловлена скудостью травостоя, в результате чего самцы в поисках самок вынуждены много передвигаться по земле, а спустившиеся на грунт самки подолгу ищут укрытия. В лесах смешанного типа 6% видов приходится на долю семейства Tetragnathidae.

Биотопические списки комплексов пауков по сезонам весна, лето, осень, представленные в таблицах 7–15, снабжены в итоговых строках каждой таблицы сведениями об уровне общей плотности взрослого населения в принятых для данных по герпетобию и хортобию единицах (см. главу 2). Большая часть материалов этого раздела составлена по исследованиям за 1987–2002 гг. для пауков-хортобионтов и за период 1986–2008 гг. для герпетобионтов. Для наглядности и удобства работы таксоны в таблицах расположены в алфавитном порядке для соответствующих семейств сначала для хортобионтов и общих для хортобия и герпетобия видов, а затем — только для герпетобионтов. Полученные материалы, по возможности, сравнивались с подобными, полученными при помощи таких же методов сбора, для других регионов, преимущественно, соседних. К сожалению, литература уделяет недостаточно внимания вопросам количественного анализа фаун пауков, в особенности в сезонном аспекте.

Зеленомошные сосняки. Всего, по результатам учетов, в фауне сосняков зеленомошного типа 129 видов пауков, из которых 94 найдено в герпетобии и 51 собран с растительности, при 16 пространственно гетерогенных (табл. 7). Уровень качественного сходства комплексов герпетобия и хортобия не достоверен.

Таблица 7. Структура сезонных комплексов пауков в зеленомошных сосняках (долевое участие в %)

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Araneus sturmi</i>		+			0,8	
<i>Araniella displicata</i>					0,5	
<i>Araneus alsine</i>					+	
<i>Cercidia prominens</i>					1,1	
<i>Clubiona trivialis</i>					1,4	
<i>Clubiona frutetorum</i>					+	
<i>Dictyna arundinacea</i>					5,2	
<i>Dictyna pusilla</i>				8,3	+	
<i>Agyneta subtilis</i>	2,0	2,5			+	
<i>Bolyphantes alticeps</i>					+	7,7
<i>Bolyphantes luteolus</i>					0,5	
<i>Ceratinella brevis</i>	+				+	
<i>Dismodicus elevatus</i>		+		8,3	0,5	
<i>Erigone dentipalpis</i>					+	
<i>Gongylidium rufipes</i>				8,3	+	
<i>Helophora insignis</i>					0,5	3,8
<i>Kaestneria dorsalis</i>					+	
<i>Kaestneria pullata</i>					6,8	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Linyphia triangularis</i>					12,8	7,7
<i>Macrargus rufus</i>	3,4	+			+	
<i>Maso sundevalli</i>	+	1,2		16,7	14,1	15,4
<i>Microcentria pusilla</i>					+	
<i>Microlinyphia pusilla</i>					2,3	
<i>Minyriolus pusillus</i>	0,6	+			+	3,8
<i>Moebelia penicillata</i>					0,5	
<i>Neriene peltata</i>					0,5	
<i>Oedothorax gibbosus</i>					+	
<i>Porrhomma pygmaeum</i>		+			+	
<i>Tapinocyba insecta</i>	+				+	
<i>Tenuiphantes mengei</i>		+		8,3		19,2
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	0,9	1,7		16,7		
<i>Trichopterna thorelli</i>					0,5	
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	2,9	+			4,6	
<i>Pardosa amentata</i>					+	
<i>Philodromus aureolus</i>					0,5	
<i>Philodromus cespitum</i>					0,8	
<i>Tibellus oblongus</i>					+	
<i>Evarcha arcuata</i>				16,7	+	
<i>Evarcha falcata</i>		0,6			10,6	
<i>Synageles venator</i>					+	
<i>Metellina mengei</i>		+		16,7	11,4	7,7
<i>Metellina segmentata</i>					0,5	3,8
<i>Pachygnatha listeri</i>	1,7	+			6,0	23,1
<i>Tetragnatha dearmata</i>					1,4	
<i>Tetragnatha obtusa</i>					5,2	3,8
<i>Tetragnatha pinicola</i>					+	
<i>Theridion varians</i>					2,7	
<i>Theridion sisyphium</i>					0,9	
<i>Enoplognatha ovata</i>					0,5	
<i>Misumena vatia</i>					0,5	
<i>Ozyptila praticola</i>					+	
<i>Xysticus cristatus</i>	+				0,5	
<i>Xysticus obscurus</i>	+					3,8
<i>Clubiona lutescens</i>		+				
<i>Clubiona stagnatilis</i>		+				
<i>Clubiona subsultans</i>		+				
<i>Drassodes pubescens</i>		+				
<i>Gnaphosa bicolor</i>	0,6	0,6				
<i>Haplodrassus signifer</i>	0,9	1,2				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Haplodrassus soerenseni</i>		+				
<i>Haplodrassus umbratilis</i>	+					
<i>Micaria pulicaria</i>	0,6	+				
<i>Zelotes petrensis</i>	0,6	+				
<i>Zelotes subterraneus</i>	0,6					
<i>Zelotes clivicola</i>	+	+	2,8			
<i>Antistea elegans</i>			2,8			
<i>Cryphoeca silvicola</i>	+					
<i>Hahnia pusilla</i>	3,7					
<i>Agyneta cauta</i>	+	0,8				
<i>Agyneta conigera</i>	0,6	+				
<i>Agyneta ramosa</i>	0,6	1,4				
<i>Bathyphantes gracilis</i>	+	+				
<i>Bathyphantes parvulus</i>	0,9	1,5				
<i>Centromerus arcanus</i>	2,0					
<i>Centromerus sylvaticus</i>	+					
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	+					
<i>Dicymbium tibiale</i>	+	+				
<i>Diplocentria bidentata</i>	+	+				
<i>Gongylidiellum latebricola</i>	+					
<i>Latithorax faustus</i>		+				
<i>Macrargus multesismus</i>		+				
<i>Micrargus herbigradus</i>	+					
<i>Microneta viaria</i>		+				
<i>Neriene clathrata</i>		+				
<i>Notioscopus sarcinatus</i>		+				
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,6	1,2				
<i>Porrhomma convexus</i>	+					
<i>Tapinocyba pallens</i>	7,5					
<i>Tenuiphantes alacris</i>	+	+				
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	0,6	+				
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>		+				
<i>Trichopterna cito</i>	+					
<i>Walckenaeria antica</i>	1,7					
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	+	+				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	2,9	1,1				
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	2,9	1,0				
<i>Walckenaeria mitrata</i>	0,6					
<i>Walckenaeria nodosa</i>		+				
<i>Walckenaeria obtusa</i>	+	+				
<i>Agroeca brunnea</i>	1,1	1,4	2,8			

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Agroeca proxima</i>		0,7	22,2			
<i>Scotina palliardi</i>	+					
<i>Alopecosa aculeata</i>	6,9	3,9	2,8			
<i>Alopecosa inquilina</i>			2,8			
<i>Alopecosa pinetorum</i>	2,0					
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	+	+				
<i>Pardosa lugubris</i>	11,8	11,3				
<i>Pardosa palustris</i>		+				
<i>Pardosa riparia</i>		3,2				
<i>Pardosa sphagnicola</i>	1,1	1,4				
<i>Pirata hygrophilus</i>	1,4	32,4	16,7			
<i>Pirata uliginosus</i>	0,9	10,6	2,8			
<i>Trochosa ruricola</i>	0,6	+	8,3			
<i>Trochosa spinipalpis</i>	0,9	1,2	11,1			
<i>Trochosa terricola</i>	23,0	5,1	22,2			
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	+	0,7				
<i>Philodromus fuscomarginatus</i>		+				
<i>Thanatus formicinus</i>		+				
<i>Neon reticulatus</i>		+				
<i>Crustulina guttata</i>		0,6				
<i>Euryopis flavomaculata</i>	+	+				
<i>Robertus lividus</i>	0,9	+				
<i>Robertus scoticus</i>			2,8			
<i>Steatoda phalerata</i>		+				
<i>Ozyptila trux</i>		0,6				
<i>Ozyptila brevipes</i>		+				
<i>Xysticus audax</i>	+					
<i>Xysticus luctuosus</i>	0,6	1,4				
<i>Xysticus ulmi</i>	+					
<i>Zora nemoralis</i>	2,0	1,1				
<i>Zora spinimana</i>		+				
Плотность	60	43	15	12	17	10

Примечание. Здесь и в табл. 8–15 значения ниже 0,5% отмечены знаком «+». Остальные обозначения в тексте.

Хортобий

Среди пауков растительного яруса наиболее устойчивы два вида, сохраняющие мало меняющийся статус в населении в течение всего теплого времени года: *Maso sundevalli* (в среднем, около 16%) и *Metellina mengei* (около 12%). Осенью пятую

часть численности населения представляет *Tenuiphantes mengei*, который в прилегающем регионе, в южной Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985), в массе встречался в почвенных ловушках по соснякам, тогда как в условиях Приладожья он в летнем герпетобии этого биотопа очень редок.

Суммарное доленое участие Linyphiidae как в весенних, так и в осенних сборах 58%, летом — 43%. Немалая часть населения представлена пауками Tetragnathidae: летом на их долю приходится четвертая часть общей численности, а осенью — около 40%.

Герпетобий

Третья часть весеннего населения этого биотопа — линифиды и почти половина общей численности принадлежит ликозидам, среди которых превалируют дневные виды. Летом относительная численность линифид падает, а ликозид — возрастает. В это время в уловах из герпетобия доминируют пауки-волки ночной активности. В осенних наборах почти три четверти численности приходится на пауков *Pirata*, *Trochosa* и *Agroeca*. Численность группировок герпетобия в зеленомошниках максимальна весной, что для сосняков-черничников отмечено также в Приангарье (Дмитриенко, 1987). По другим регионам сезонные сведения отсутствуют.

Статус в летнем населении *Agyneta subtilis*, *Robertus lividus* по незаболоченным соснякам зеленомошно-беломошного типа в средней Финляндии (Коронен, 1995) примерно в десять раз выше, чем указанный в таблицах 7 и 8 для юго-восточного Приладожья.

Лишайниковые сосняки. В фауне пауков 170 видов: 78 в хортобии и 113 в герпетобии, из которых 21 посещают оба этажа обитания (табл. 8), но их число не обеспечивает достоверного качественного сходства между населением разных ярусов.

Таблица 8. Структура сезонных комплексов пауков в лишайниковых сосняках

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Aculepeira ceropegia</i>					+	
<i>Araneus alsine</i>					+	
<i>Araneus angulatus</i>					+	
<i>Araneus diadematus</i>					0,6	
<i>Araneus quadratus</i>		+				9,5
<i>Araneus sturmi</i>				0,8	+	
<i>Cercidia prominens</i>					0,6	
<i>Larinioides cornutus</i>					+	
<i>Larinioides patagiatus</i>		+		1,0	2,2	
<i>Singa hamata</i>				1,5		
<i>Cheiracanthium oncognathum</i>					+	
<i>Clubiona frutetorum</i>					+	
<i>Clubiona lutescens</i>		+			+	
<i>Clubiona trivialis</i>				0,8	+	
<i>Dictyna arundinacea</i>				15,0	4,4	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Dictyna major</i>				+		
<i>Dictyna pusilla</i>				3,0	0,9	
<i>Dictyna uncinata</i>				0,8		
<i>Callilepis nocturna</i>	0,5	0,9		0,8		
<i>Agyneta subtilis</i>	10,4	1,8		2,3		
<i>Araeoncus crassiceps</i>					+	
<i>Bathyphantes nigrinus</i>					+	
<i>Bolyphantes alticeps</i>					0,6	
<i>Bolyphantes crucifer</i>					+	9,5
<i>Bolyphantes luteolus</i>					+	9,5
<i>Dismodicus elevatus</i>		+		1,5	0,9	
<i>Gonatium rubellum</i>				1,5		
<i>Helophora insignis</i>					2,8	
<i>Kaestneria dorsalis</i>				0,8		
<i>Linyphia triangularis</i>		+		0,8	6,0	
<i>Maso sundevalli</i>		+		1,5	3,5	
<i>Microlinyphia pusilla</i>				6,1	1,6	
<i>Moebelia penicillata</i>					+	
<i>Nerienne emphana</i>					0,9	
<i>Nerienne peltata</i>					0,6	
<i>Notioscopus sarcinatus</i>				0,8		
<i>Obscuriphantes obscurus</i>				0,8	0,6	
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>				0,8	+	
<i>Tapinocyba pallens</i>	6,0	+			+	
<i>Tenuiphantes mengei</i>					1,9	
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>			2,4			9,5
<i>Walckenaeria antica</i>	2,1			0,8		
<i>Pardosa lugubris</i>	1,8	8,7	9,5		+	
<i>Pardosa riparia</i>	0,8	1,6			2,5	
<i>Oxyopes ramosus</i>				1,5		
<i>Philodromus aureolus</i>				2,3	0,6	
<i>Philodromus cespitum</i>		0,5			0,9	
<i>Philodromus fuscomarginatus</i>					+	
<i>Tibellus maritimus</i>					0,6	
<i>Tibellus oblongus</i>				4,5	5,4	
<i>Aelurillus v-insignitus</i>		+		0,8		
<i>Evarcha arcuata</i>					0,9	
<i>Evarcha falcata</i>	+	0,5		4,5	6,6	
<i>Heliophanus auratus</i>					1,3	
<i>Heliophanus dampfi</i>					+	
<i>Heliophanus dubius</i>					0,9	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Heliophanus flavipes</i>					0,6	
<i>Sitticus floricola</i>					+	
<i>Metellina mengei</i>				8,3	0,6	
<i>Metellina segmentata</i>				0,8		
<i>Pachygnatha listeri</i>					0,9	
<i>Tetragnatha dearmata</i>					+	
<i>Tetragnatha extensa</i>					4,7	
<i>Tetragnatha nigrita</i>					+	
<i>Tetragnatha obtusa</i>					+	
<i>Tetragnatha pinicola</i>				15,9	12,1	
<i>Enoplognatha ovata</i>					2,8	
<i>Episinus angulatus</i>					0,6	
<i>Neottiura bimaculata</i>				3,8	1,3	
<i>Robertus lividus</i>	+	+			0,9	
<i>Steatoda bipunctata</i>				0,8		
<i>Theridion impressum</i>				3	7,6	
<i>Theridion pictum</i>				3,8	2,2	
<i>Theridion sisyphium</i>				1,5	+	
<i>Theridion varians</i>			+	1,5	2,5	
<i>Misumena vatia</i>				0,8	2,8	
<i>Xysticus audax</i>					0,6	
<i>Xysticus cristatus</i>	+	0,5		0,8	+	62,0
<i>Xysticus luctuosus</i>		0,9		+	+	
<i>Xysticus ulmi</i>		+		3,8	+	
<i>Zora spinimana</i>					1,3	
<i>Cicurina cicurea</i>	+					
<i>Araneus angulatus</i>			+			
<i>Araneus diadematus</i>			0,5			
<i>Araneus marmoreus</i>			+			
<i>Cyclosa conica</i>			+			
<i>Hypsosinga sanguinea</i>			0,5			
<i>Hypsosinga heri</i>	+					
<i>Clubiona subsultans</i>			+			
<i>Drassodes pubescens</i>			+			
<i>Drassylus pusillus</i>			+			
<i>Gnaphosa bicolor</i>	1,0	1,1				
<i>Gnaphosa montana</i>			+			
<i>Haplodrassus signifer</i>	+	1,1				
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	+	+				
<i>Haplodrassus umbratilis</i>	+	0,5				
<i>Micaria fulgens</i>	1	0,5				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Micaria romana</i>		1,1				
<i>Micaria pulicaria</i>	+	+				
<i>Zelotes clivicola</i>	+					
<i>Zelotes electus</i>	+	0,5				
<i>Zelotes petrensis</i>	0,5	0,5				
<i>Zelotes subterraneus</i>	1,0	+				
<i>Cryphoea silvicola</i>	+					
<i>Hahnia pusilla</i>	2,3					
<i>Agyneta beata</i>	+	1,8				
<i>Agyneta cauta</i>	1,6	0,7				
<i>Agyneta conigera</i>		+				
<i>Agyneta olivacea</i>	+					
<i>Agyneta ramosa</i>		+				
<i>Anguliphantes angulipalpis</i>	+					
<i>Bathyphantes parvulus</i>		+				
<i>Centromerus arcanus</i>	1,0					
<i>Centromerus incilium</i>	1,8					
<i>Centromerus sylvaticus</i>	+		4,8			
<i>Ceratinella brevis</i>		+				
<i>Diplostyla concolor</i>	0,5					
<i>Drapetisca socialis</i>		+				
<i>Erigone atra</i>			2,4			
<i>Improphantes decolor</i>			2,4			
<i>Latithorax faustus</i>		+				
<i>Macrargus carpenteri</i>	0,8					
<i>Macrargus multesismus</i>		+				
<i>Macrargus rufus</i>	1,6					
<i>Micrargus subaequalis</i>		+				
<i>Moebelia penicillata</i>	+					
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,8	0,7				
<i>Praestigia pini</i>	+					
<i>Silometopus incurvatus</i>	+					
<i>Stemonyphantes lineatus</i>	0,5					
<i>Tapinopa longidens</i>		+	2,4			
<i>Tenuiphantes tenuis</i>		+				
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		+				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	2,1	0,9				
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	1,3					
<i>Walckenaeria obtusa</i>	0,5					
<i>Agroeca brunnea</i>	0,5	2,3	7,1			
<i>Agroeca proxima</i>		3,4	4,8			

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Scotina palliardi</i>	1,8	+				
<i>Alopecosa aculeata</i>	12,8	21,4	7,1			
<i>Alopecosa fabrilis</i>		+				
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0,5	1,2				
<i>Pardosa agrestis</i>		0,9				
<i>Pardosa amentata</i>	0,5	0,9				
<i>Pardosa fulvipes</i>		+				
<i>Pardosa hyperborea</i>		+				
<i>Pardosa lugubris</i>						
<i>Pardosa paludicola</i>		+				
<i>Pardosa palustris</i>	+	0,5				
<i>Pardosa pullata</i>		+				
<i>Pardosa riparia</i>						
<i>Pardosa schenkeli</i>	0,5	+				
<i>Pardosa sphagnicola</i>	+	+				
<i>Pirata hygrophilus</i>		0,7	2,4			
<i>Pirata uliginosus</i>	+	0,7				
<i>Trochosa ruricola</i>	+	+				
<i>Trochosa spinipalpis</i>	0,8	1,2				
<i>Trochosa terricola</i>	21,4	6,7	47,6			
<i>Xerolycosa miniata</i>	10,4	5,1				
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	2,9	15	7,1			
<i>Euophrys frontalis</i>		+				
<i>Euophrys petrensis</i>		+				
<i>Neon reticulatus</i>		+				
<i>Phlegra fasciata</i>		+				
<i>Sitticus rupicola</i>		+				
<i>Metellina segmentata</i>	+					
<i>Pachygnatha degeeri</i>		+				
<i>Crustulina guttata</i>		+				
<i>Euryopis flavomaculata</i>		1,1				
<i>Steatoda castanea</i>		+				
<i>Ozyptila trux</i>		+				
<i>Xysticus lineatus</i>	+					
<i>Zora nemoralis</i>	1,0	1,8				
Плотность	62	32	13	11	10	7

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

В течение весенне-летнего времени года доминирует *Tetragnatha pinicola*, обеспечивая таким образом ведущее по численности положение своего семейства в населении пауков. Стабильно высокий статус поддерживают Linyphiidae: по сезонам 17–21–28%. Представители Theridiidae сравнительно многочисленны в первые два сезона, поддерживая свое суммарное для семейства участие в населении на уровне 14%. Высокая весенняя численность Dictynidae быстро сходит на нет. Довольно устойчивы на протяжении вегетационного периода положения семейств Philodromidae, Araneidae, Thomisidae.

Герпетобий

В сборах всего учетного времени доминирование Lycosidae превышает пятидесятипроцентный уровень. Весной основу численности представляет *Trochosa terricola*, но уже в первую половину лета его место в населении занимает *Alopecosa aculeata*. Суммарное представительство Linyphiidae достигает максимума весной, когда оно равно трети общей численности.

Сфагновые сосняки. Всего учтено 152 вида: 101 среди герпетобионтов, 71 в хортобии, при 20 общих (табл. 9). Степень сходства фаун обоих ярусов не достаточна. По сравнению с данными 1986–2001 гг. (Oliger, 2004), видовой список пауков герпетобия данного биотопа расширен.

В прилегающих регионах Европы списки пауков-герпетобионтов заболоченных сосновых редколесий включают, в среднем, около 74 видов в Латвии (Relys et al., 2002), 72 вида (а с пауками мохового яруса — 101) — в Карелии (Узенбаев, 1987), 85 видов — на Северном Урале (Пахоруков, 1979).

Таблица 9. Структура сезонных комплексов пауков в сфагновых сосняках

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Aculepeira ceropegia</i>				1,0	0,5	
<i>Araneus alsine</i>					0,5	
<i>Araneus angulatus</i>					+	
<i>Araneus diadematus</i>		+			+	
<i>Araneus marmoreus</i>					0,9	
<i>Araneus quadratus</i>					1,4	
<i>Araneus sturmi</i>				+		
<i>Cyphopeira silvicultrix</i>					0,5	
<i>Cyclosa conica</i>						1,9
<i>Hypsosinga pygmaea</i>					2,6	1,9
<i>Larinioides cornutus</i>					+	
<i>Larinioides patagiatus</i>				1,0	0,9	
<i>Singa hamata</i>				1,0	1,6	7,4
<i>Cheiracanthium erraticum</i>					+	
<i>Clubiona frutetorum</i>					+	
<i>Clubiona lutescens</i>					+	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Clubiona reclusa</i>					+	
<i>Clubiona stagnatilis</i>					+	1,9
<i>Clubiona trivialis</i>	+			2,6	0,7	5,6
<i>Dictyna arundinacea</i>				35,4	12,6	
<i>Dictyna major</i>				0,5	0,5	
<i>Araeoncus crassiceps</i>	+			0,5		
<i>Bolyphantes alticeps</i>						3,7
<i>Ceratinella brevis</i>					+	
<i>Ceratinella brevipes</i>					+	
<i>Cnephalocotes obscurus</i>				0,5		
<i>Dismodicus bifrons</i>				0,5		
<i>Dismodicus elevatus</i>		+		2,6	1,2	
<i>Drapetisca socialis</i>						1,9
<i>Erigone atra</i>					+	
<i>Gonatium rubellum</i>					0,7	
<i>Gonatium rubens</i>	+	+			1,2	7,4
<i>Kaestneria dorsalis</i>					1,2	
<i>Linyphia triangularis</i>		+			4,2	5,6
<i>Maso sundevalli</i>		+		2,1	0,5	1,9
<i>Microlinyphia pusilla</i>				1,5	5,2	3,7
<i>Microneta viaria</i>				0,5		
<i>Neriere clathrata</i>					+	
<i>Notioscopus sarcinatus</i>	0,5	+	1,5	0,5		
<i>Walckenaeria cuspidata</i>		+		0,5		
<i>Walckenaeria unicornis</i>				0,5	+	
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	8,4	2,6	2,2		3,3	3,7
<i>Oxyopes ramosus</i>					0,9	
<i>Philodromus emarginatus</i>		+			0,5	
<i>Tibellus maritimus</i>					0,5	
<i>Tibellus oblongus</i>				0,5	2,1	5,6
<i>Dolomedes fimbriatus</i>		+		1,0	0,5	
<i>Evarcha arcuata</i>				1,5	5,2	3,7
<i>Evarcha falcata</i>		+		8,7	9,1	1,9
<i>Heliophanus dampfi</i>				1,5		
<i>Heliophanus dubius</i>					+	
<i>Marpissa radiata</i>					+	
<i>Metellina mengei</i>				11,3	2,8	3,7
<i>Metellina segmentata</i>				0,5		1,9
<i>Pachygnatha listeri</i>	2,4	0,9	2,2	3,1	2,6	13,0
<i>Tetragnatha dearmata</i>		+			1,2	
<i>Tetragnatha extensa</i>					0,9	1,9

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Tetragnatha nigrita</i>					0,5	
<i>Tetragnatha obtusa</i>				3,1		1,9
<i>Tetragnatha pinicola</i>				2,1	11,0	9,3
<i>Enoplognatha ovata</i>					+	
<i>Euryopsis flavomaculata</i>		+		0,5		
<i>Robertus arundineti</i>		+		4,1		
<i>Steatoda bipunctata</i>					+	
<i>Theridion impressum</i>					0,7	
<i>Theridion pictum</i>				0,5	4,2	3,7
<i>Theridion sisyphium</i>					0,5	
<i>Theridion varians</i>				0,5	0,7	1,9
<i>Misumena vatia</i>				1,0	9,6	
<i>Xysticus obscurus</i>				0,5		
<i>Xysticus audax</i>				1,0		
<i>Xysticus cristatus</i>	+			2,1		1,9
<i>Xysticus ulmi</i>	+			4,6	1,6	
<i>Zora spinimana</i>	+	+			0,5	1,9
<i>Cercidia prominens</i>	+					
<i>Drassylus lutetianus</i>	+	0,5	1,5			
<i>Drassylus pusillus</i>	0,5					
<i>Gnaphosa lapponum</i>		+				
<i>Gnaphosa nigerrima</i>	1,3	+				
<i>Haplodrassus signifer</i>	+	+				
<i>Haplodrassus soerenseni</i>		+				
<i>Micaria pulicaria</i>	0,5	+				
<i>Zelotes clivicola</i>	0,6					
<i>Zelotes electus</i>		+				
<i>Zelotes latreillei</i>	0,5					
<i>Zelotes subterraneus</i>		+				
<i>Antistea elegans</i>	+	0,5	14,0			
<i>Hahnia pusilla</i>		+				
<i>Agyneta beata</i>	+	+				
<i>Agyneta cauta</i>		3,2				
<i>Agyneta conigera</i>		0,6				
<i>Agyneta nigripes</i>		+				
<i>Agyneta olivacea</i>	+	0,6				
<i>Agyneta subtilis</i>	0,5	+				
<i>Bathyphantes gracilis</i>		+				
<i>Bathyphantes parvulus</i>		1,0				
<i>Centromerus arcanus</i>	1,0					
<i>Centromerus sylvaticus</i>	+		1,5			

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Drepanotylus uncatu</i> s	+					
<i>Entelecara congenera</i>		+				
<i>Macrargus rufus</i>	0,8					
<i>Maro minutus</i>	0,5					
<i>Metopobactrus prominulus</i>			0,7			
<i>Minyriolus pusillus</i>		+				
<i>Moebelia penicillata</i>		+				
<i>Notioscopus sarcinatus</i>						
<i>Palliduphantes alutacius</i>		+				
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,6	0,5				
<i>Sintula cornigera</i>	+					
<i>Stemonyphantes lineatus</i>	+					
<i>Tapinocyba insecta</i>	+					
<i>Tapinocyba pallens</i>	1,0	+				
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	0,5	+				
<i>Tenuiphantes mengei</i>			1,5			
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	+					
<i>Walckenaeria antica</i>	0,5	+				
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		+				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	+	+				
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	0,5	+				
<i>Agroeca brunnea</i>	2,1	1,8	5,9			
<i>Agroeca proxima</i>		0,9	8,1			
<i>Phrurolithus festivus</i>	+	1,4	0,7			
<i>Scotina palliardi</i>	1,0					
<i>Alopecosa aculeata</i>	1,1	1,9				
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	12,2	+	0,7			
<i>Arctosa alpigena</i>	+		1,5			
<i>Arctosa figurata</i>		+				
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>						
<i>Pardosa amentata</i>	+	+				
<i>Pardosa hyperborea</i>	+	0,5				
<i>Pardosa lugubris</i>	4,3	0,5	0,7			
<i>Pardosa paludicola</i>	+					
<i>Pardosa pullata</i>	+					
<i>Pardosa prativaga</i>		+				
<i>Pardosa riparia</i>	3,2	+				
<i>Pardosa sphagnicola</i>	11,1	20,4	22,8			
<i>Pirata hygrophilus</i>	0,8	10,4	8,1			
<i>Pirata insularis</i>	0,5					
<i>Pirata piraticus</i>		+				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Pirata piscatorius</i>		+				
<i>Pirata tenuitarsis</i>			0,7			
<i>Pirata uliginosus</i>	11,1	38,6	8,1			
<i>Trochosa ruricola</i>		+	2,2			
<i>Trochosa spinipalpis</i>	18,1	2,4	10,3			
<i>Trochosa terricola</i>	6,3	0,7	2,9			
<i>Pisaura mirabilis</i>		+				
<i>Neon reticulatus</i>		+				
<i>Pachygnatha clercki</i>	+					
<i>Crustulina guttata</i>		+				
<i>Robertus lividus</i>	0,5	+				
<i>Ozyptila atomaria</i>	+					
<i>Ozyptila trux</i>	+	0,5				
<i>Xysticus lineatus</i>	+					
<i>Xysticus luctuosus</i>	+	+	0,7			
<i>Zora nemoralis</i>	+	+				
Плотность	34	104	20	12	12	9

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

Среди обитателей растительности пауки семейств Araneidae, Linyphiidae, наращивают свое представительство в населении в направлении от весны к осени. Семейства Salticidae и Thomisidae обладают наиболее высоким для себя статусом в летнее время, а на долю Dictynidae весной приходится более трети всех отловленных особей пауков при укусах. Весной многочисленней других *Metellina mengei*, *Dictyna arundinacea*, летом — *D. arundinacea*, *Tetragnatha pinicola*, осенью — *Pachygnatha listeri*.

Герпетобий

Наиболее представительно семейство Lycosidae — около 80% общей численности в весенне-летнее время и 60% осенью. Одну из основных ролей в населении играет *Pardosa sphagnicola*. Обилие его к осени повышается, несмотря на падение абсолютных значений плотности. Этот дневной вид ночью замещается *Pirata uliginosus*, статус которого в населении подвержен более выраженным сезонным флуктуациям, а весеннее и среднесезонное значения относительной численности такие же, как у *Pardosa sphagnicola*.

Поздневесенняя плотность населения пауков герпетобия в сфагновых сосняках Приладожья в 1,5–2 раза выше, чем в заболоченных сосняках заповедника «Кивач» (Волкова, Узенбаев, 1980), где также доминировал *P. sphagnicola*. Летняя плотность населения герпетобионтов в Приладожье в четыре раза превосходит таковую в Карелии, при доминировании в обоих местах представителей рода *Pirata*.

Долевое участие в общей численности Linyphiidae в десять раз ниже, чем Lycosidae. Среди видов линифид нет обладателей высокой численности. Представительство остальных семейств низкое.

Ельники. По результатам учетных работ в ельниках найдено 133 вида пауков: 62 в растительном ярусе и 85 в эпигейном при 14 общих (табл. 10). Межярусный индекс качественного сходства фаун ниже 0,2, т. е., сходства нет. Среди общих видов фигурируют в основном линифиды с низкой численностью в сборах.

В средней полосе России по таким же методикам обследованы ельники Центально-Лесного заповедника, где в итоге многолетних работ выявлено 108 видов пауков (Желтухина, Коробов, 2007).

Таблица 10. Структура сезонных комплексов пауков в еловых лесах

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Anyphaena accentuata</i>					+	1,8
<i>Araneus sturmi</i>				2,3	0,5	
<i>Araneus triguttatus</i>					+	
<i>Araniella displicata</i>					+	
<i>Cyclosa conica</i>					1,2	
<i>Gibbaranea omoeda</i>					+	
<i>Larinioides patagiatus</i>						0,9
<i>Clubiona lutescens</i>					0,9	0,9
<i>Clubiona stagnatilis</i>					+	
<i>Clubiona trivialis</i>					+	
<i>Dictyna pusilla</i>					0,7	
<i>Dictyna arundinacea</i>					0,9	
<i>Agyneta innotabilis</i>					+	
<i>Bathyphantes gracilis</i>	+			4,7		
<i>Bathyphantes nigrinus</i>		+			1,9	0,9
<i>Bolyphantes alticeps</i>					4,2	4,4
<i>Bolyphantes luteolus</i>					+	1,8
<i>Diplocephalus picinus</i>		+			+	
<i>Dismodicus bifrons</i>				9,3	+	
<i>Dismodicus elevatus</i>					0,5	
<i>Entelecara acuminata</i>				2,3		
<i>Floronia bucculenta</i>					0,7	1,8
<i>Gonatium rubellum</i>					2,1	
<i>Gongylidium rufipes</i>					+	0,9
<i>Helophora insignis</i>		1,2			11,0	49,5
<i>Hypomma bituberculatum</i>				2,3	+	
<i>Kaestneria dorsalis</i>					+	
<i>Kaestneria pullata</i>					0,7	
<i>Latithorax faustus</i>					0,7	
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	0,7	0,8			+	
<i>Linyphia triangularis</i>		1,2	1,8		16,4	15,0

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Maso sundevalli</i>		+		16,3	9,9	
<i>Nerience clathrata</i>	+			18,6	1,6	
<i>Nerience emphana</i>					2,6	
<i>Nerience furtiva</i>					1,6	
<i>Nerience peltata</i>				2,3	6,3	
<i>Obscuriphantes obscurus</i>				4,7	2,2	0,9
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>				14,0	2,6	0,9
<i>Pocadicnemis pumila</i>	+				+	
<i>Porrhomma pygmaeum</i>					+	
<i>Savignya frontata</i>					1,6	
<i>Tenuiphantes alacris</i>	0,8	2,8			2,3	1,8
<i>Tenuiphantes cristatus</i>					1,4	
<i>Tenuiphantes mengei</i>	+			4,7	0,7	0,9
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>		8,3		7,0	1,4	
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>					+	
<i>Ero cambridgei</i>					+	
<i>Dolomedes fimbriatus</i>					+	
<i>Evarcha falcata</i>	+				4,8	0,9
<i>Neon reticulatus</i>					+	
<i>Metellina mengei</i>				4,7	4,7	1,8
<i>Metellina segmentata</i>					+	4,4
<i>Pachygnatha clercki</i>					+	
<i>Pachygnatha listeri</i>	0,5	+		2,3	4,5	3,5
<i>Tetragnatha dearmata</i>				4,7		
<i>Tetragnatha obtusa</i>					0,5	2,7
<i>Tetragnatha pinicola</i>					+	
<i>Episinus angulatus</i>					0,5	
<i>Robertus lividus</i>					+	
<i>Theridion instabilis</i>					0,9	2,7
<i>Theridion pictum</i>					0,5	
<i>Theridion varians</i>					0,5	
<i>Misumena vatia</i>					+	1,8
<i>Xysticus audax</i>	+				+	
<i>Zora spinimana</i>					+	
<i>Cicurina cicurea</i>	+					
<i>Tegenaria domestica</i>		+				
<i>Aculepeira sp</i>	+					
<i>Araneus ullrichi</i>		+				
<i>Drassylus lutetianus</i>	+					
<i>Haplodrassus cognatus</i>		+				
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	1,9	1,2				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Zelotes latreillei</i>	+					
<i>Zelotes subterraneus</i>	0,5					
<i>Cryphoeca silvicola</i>	+					
<i>Hahnia pusilla</i>	+					
<i>Agyneta cauta</i>	0,5	0,8				
<i>Agyneta conigera</i>		2,4				
<i>Agyneta subtilis</i>	+	5,9	1,8			
<i>Allomengea scopigera</i>		1,6				
<i>Bathyphantes parvulus</i>		1,6				
<i>Centromerita bicolor</i>		+				
<i>Centromerus arcanus</i>	1,4	1,2				
<i>Centromerus incilium</i>	1,1					
<i>Centromerus sylvaticus</i>			12,7			
<i>Ceratinella scabrosa</i>		+				
<i>Dicymbium tibiale</i>	+	+				
<i>Diplocephalus latifrons</i>	+	2,4				
<i>Diplostyla concolor</i>	+	2,4				
<i>Drapetisca socialis</i>		+	1,8			
<i>Entelecara errata</i>		+				
<i>Gonatum rubens</i>			1,8			
<i>Lepthyphantes leprosus</i>						
<i>Macrargus multesismus</i>	+					
<i>Macrargus rufus</i>	28,6	4,3	5,5			
<i>Microneta viaria</i>	+	1,2				
<i>Notioscopus sarcinatus</i>		+	1,8			
<i>Oedothorax retusus</i>	+					
<i>Oreonetides abnormis</i>			1,8			
<i>Oryphantes angulatus</i>	+					
<i>Tallusia experta</i>		+				
<i>Tapinocyba pallens</i>	+					
<i>Tapinopa longidens</i>		+	1,8			
<i>Thyreostenius parasiticus</i>	+					
<i>Walckenaeria antica</i>	1,5					
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		+				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	1,1	+				
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	+					
<i>Walckenaeria dysderoides</i>		0,8				
<i>Walckenaeria obtusa</i>	1,2	+				
<i>Agroeca brunnea</i>	4,7	4,3				
<i>Agroeca proxima</i>		3,2	7,3			
<i>Alopecosa aculeata</i>	1,1	1,2				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	+					
<i>Pardosa amentata</i>		+				
<i>Pardosa fulvipes</i>	+					
<i>Pardosa lugubris</i>	2,4	5,5	1,8			
<i>Pardosa riparia</i>	+					
<i>Pirata hygrophilus</i>	3,9	22,1	30,9			
<i>Pirata piraticus</i>	+					
<i>Pirata uliginosus</i>	7,9	8,3				
<i>Trochosa ruricola</i>		+				
<i>Trochosa spinipalpis</i>	+	+				
<i>Trochosa terricola</i>	32,4	5,9	27,3			
<i>Sitticus terebratus</i>			1,8			
<i>Euryopis flavomaculata</i>	+					
<i>Steatoda bipunctata</i>	+					
<i>Ozyptila atomaria</i>	+					
<i>Ozyptila brevipes</i>		+				
<i>Ozyptila praticola</i>		+				
<i>Ozyptila trux</i>	+					
<i>Xysticus cristatus</i>	+					
<i>Xysticus luctuosus</i>	0,5					
<i>Xysticus obscurus</i>	+					
<i>Xysticus robustus</i>		+				
<i>Zora nemoralis</i>	+					
Плотность	77	21	7	11	13	20

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

Основу населения хортобия составили виды семейства Linyphiidae, на долю которых по рассматриваемым сезонам приходится 86–74–79% общей численности (в среднем, 79%). В семь раз менее представительно семейство Tetragnathidae: 12–10–12%. Остальные семейства присутствуют в сборах в незначительных количествах.

Герпетобий

Доминируют семейства Lycosidae и Linyphiidae, при небольшом преобладании первого. Суммарное долевое участие по сезонам весна-лето-осень для первого 49–44–60%, для второго — 40–42–30%. Среди ликозид наблюдаются виды с высокой плотностью в течение двух-трех сезонов, тогда как из линифид только *Macrargus rufus* довольно многочислен весной. За время наблюдений максимум ДП около 140 э. отмечен в 2000 г.

Виды, доминировавшие в ельниках близлежащего региона — заповеднике «Кивач» — *Lepthyphantes (Tenuiphantes) alacris* и *L. tenebricola* (Целлариус, Шорохов, 1985) в приладожских ельниках не отличаются высоким статусом среди пауков герпетобия. Кроме того, в долгомошных ельниках, по данным этих же авторов, и в зеленомошных ельниках южной Карелии (Узенбаев, 1990) в сборах доминировал *Zornella cultrigera* (L. Koch), отсутствующий в списках фауны Приладожья (настоящая работа) и Заонежья (Кудряшева, 1987), но довольно часто встречающийся в северной Финляндии (Palmgren, 1976).

Другой количественной структурой отличается фауна ельников в центральной России (Желтухина, Коробов, 2007). При близком наборе видов, только *Pirata hygrophilus* многочислен в обоих регионах. Однако эти авторы не дают конкретных сведений по численности видов, ограничившись пометкой «М» (массовый) для полтора десятков видов, что само по себе невероятно, поэтому сравнительный количественный анализ населения не предоставляется возможным.

Смешанные леса. В учетном материале 130 видов, из которых 50 найдено в растительном ярусе и 103 — в эпигейном, при 23 видах, общих для обоих экологических уровней (табл. 11). Сходство списков по ярусам недостаточно. Среди эврибионтов 60% видов представлено линифидами, но только *Helophora insignis* достигает сравнительно высокой численности в обоих этажах.

Таблица 11. Структура сезонных комплексов пауков в спелых хвойно-лиственных лесах

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Araneus diadematus</i>					+	
<i>Cercidia prominens</i>					+	
<i>Clubiona germanica</i>						3,5
<i>Clubiona lutescens</i>	+	1,1		2,4		
<i>Dictyna pusilla</i>				2,4		
<i>Dictyna uncinata</i>				2,4		
<i>Bathyphantes nigrinus</i>		1,0		2,4	2,5	2,3
<i>Bolyphantes alticeps</i>			12,7		+	1,2
<i>Bolyphantes luteolus</i>		+	4,8		+	
<i>Ceratinella brevis</i>					+	
<i>Ceratinella major</i>					+	
<i>Drapetisca socialis</i>			1,6		+	
<i>Gongylidium rufipes</i>		+		19,5	2,5	1,2
<i>Helophora insignis</i>			7,9		18,1	52,3
<i>Kaestneria pullata</i>					+	
<i>Linyphia triangularis</i>	+	+			12,4	11,6
<i>Maso sundevalli</i>				2,4	13,1	
<i>Minyriolus pusillus</i>		+			+	
<i>Neriere clathrata</i>	0,5				0,7	
<i>Neriere emphana</i>		+	1,6	4,9	11,7	
<i>Neriere furtiva</i>					+	
<i>Neriere peltata</i>		+		2,4	6,4	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Obscuriphantes obscurus</i>					0,7	
<i>Oedothorax gibbosus</i>					+	
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>					+	
<i>Porrhomma pygmaeum</i>				2,4	+	
<i>Porrhomma montanum</i>				2,4	+	
<i>Silometopus elegans</i>				2,4	+	
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>		0,9			+	
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	0,5	3,1	4,8	2,4	1,1	
<i>Walckenaeria cuspidata</i>		+		2,4	+	
<i>Alopecosa aculeata</i>	1,8	+		2,4		
<i>Ero furcata</i>	+			2,4		
<i>Tibellus oblongus</i>				4,9	+	
<i>Evarcha arcuata</i>					+	
<i>Evarcha falcata</i>				7,3	0,7	
<i>Metellina menzei</i>				14,6	3,9	16,3
<i>Metellina segmentata</i>		+			+	3,5
<i>Pachygnatha listeri</i>	1,0	+	1,6	2,4	2,1	8,1
<i>Tetragnatha dearmata</i>		+			+	
<i>Tetragnatha obtusa</i>		+			2,8	
<i>Tetragnatha pinicola</i>					0,7	
<i>Enoplognatha ovata</i>		+			10,2	
<i>Episinus angulatus</i>				2,4	+	
<i>Neottiura bimaculata</i>					1,1	
<i>Robertus lividus</i>	1,0		3,2	4,9		
<i>Steatoda phalerata</i>					+	
<i>Theridion varians</i>					+	
<i>Tegenaria domestica</i>		+				
<i>Clubiona stagnatilis</i>		+				
<i>Drassylus lutetianus</i>	1,0					
<i>Gnaphosa bicolor</i>		+				
<i>Haplodrassus signifer</i>	0,8	+				
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	1,0	0,6				
<i>Micaria aenea</i>	+					
<i>Micaria pulicaria</i>	+					
<i>Zelotes latreillei</i>		+				
<i>Zelotes petrensis</i>	+					
<i>Zelotes praeficus</i>	+					
<i>Zelotes subterraneus</i>	+					
<i>Hahnia pusilla</i>	0,8					
<i>Abacoproeces saltuum</i>		1,1				
<i>Agyneta conigera</i>		1,4				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Agyneta ramosa</i>	+	0,6				
<i>Agyneta subtilis</i>	+	1,1				
<i>Allomengea scopigera</i>		+	4,8			
<i>Bathypantes gracilis</i>	+	1,6				
<i>Bathypantes parvulus</i>		+				
<i>Centromerus arcanus</i>	2,5	+				
<i>Centromerus sylvaticus</i>			1,6			
<i>Ceratinella brevis</i>	0,5	+				
<i>Ceratinella scabrosa</i>		0,7				
<i>Dicymbium tibiale</i>		+				
<i>Diplocephalus latifrons</i>		+				
<i>Diplocephalus picinus</i>		+				
<i>Diplostyla concolor</i>		+				
<i>Drapetisca socialis</i>						
<i>Hypomma fulvum</i>		+				
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	+					
<i>Macrargus rufus</i>	1,0	+	1,6			
<i>Micrargus herbigradus</i>		+				
<i>Microneta viaria</i>	1,5	+				
<i>Oedothorax retusus</i>		+				
<i>Pelecopsis radiciala</i>		0,7				
<i>Pocadicnemis pumila</i>	+					
<i>Tapinocyba biscissa</i>	+					
<i>Tapinocyba pallens</i>	1,0	+				
<i>Tenuiphantes mengei</i>	0,5	+				
<i>Walckenaeria antica</i>	0,5	+				
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		+				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	2,0					
<i>Walckenaeria dysderoides</i>		1,3				
<i>Walckenaeria mitrata</i>	+					
<i>Walckenaeria obtusa</i>		+				
<i>Agroeca brunnea</i>	0,8	1,0	6,3			
<i>Agroeca proxima</i>		0,6				
<i>Alopecosa aculeata</i>						
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	2,8	2,3				
<i>Hygroycosa rubrofasciata</i>		+				
<i>Pardosa amentata</i>	0,5	+				
<i>Pardosa fulvipes</i>	8,4	+				
<i>Pardosa lugubris</i>	24,6	8,4				
<i>Pardosa paludicola</i>	0,5					
<i>Pardosa palustris</i>	1,0					

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Pardosa pullata</i>	0,5					
<i>Pardosa riparia</i>	2,3	0,9				
<i>Pardosa sphagnicola</i>	+	+	3,2			
<i>Pirata hygrophilus</i>	5,8	45,7	22,2			
<i>Pirata uliginosus</i>	6,1	9,5	7,9			
<i>Trochosa ruricola</i>		+				
<i>Trochosa spinipalpis</i>	0,5	+				
<i>Trochosa terricola</i>	20,5	4,8	7,9			
<i>Xerolycosa miniata</i>	0,5					
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	+					
<i>Micrommata roseum</i>	+					
<i>Pachygnatha clercki</i>		+	3,2			
<i>Pachygnatha degeeri</i>		+				
<i>Robertus neglectus</i>	+					
<i>Robertus scoticus</i>		+				
<i>Ozyptila brevipes</i>	+	+				
<i>Ozyptila praticola</i>	0,5	1	3,2			
<i>Xysticus audax</i>	0,5	+				
<i>Xysticus kochi</i>	+					
<i>Xysticus luctuosus</i>	+	0,9				
<i>Zora armillata</i>		+				
<i>Zora nemoralis</i>	0,5	+				
Плотность	87	51	14	15	20	43

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

Представители Linyphiidae в течение всего теплого времени года доминируют в сборах со средним уровнем 62%, что ровно вдвое превышает средний уровень долевого участия Tetragnathidae в населении хортобия этого биотопа. По сезонам суммарные доли линифид 40–76–69%, а тетрагнатид – 17–9–28%. Из прочих семейств только теридиды в летнее время достигают долевого уровня в 10%, участие остальных семейств в населении незначительно. Стабильно в течение всего времени учетных работ встречаются особо многочисленный весной *Metellina mengei* и два менее обильных вида – *Bathyphantes nigrinus* и *Gongylidium rufipes*. Летне-осенний *Helophora insignis* достигает максимума численности осенью. В летнее время наиболее весомые в комплексах виды разной феноактивности придерживаются статуса около 12%.

В фауне герпетобия преобладают по численности пауки из двух семейств: Lycosidae, долевое участие которых по сезонам 76–73–41%, и Linyphiidae — 13–18–41%. Среди пауков второго из этих семейств выдающегося статуса в населении достигает только один вид осеннего феноцикла — *Bolyphantes alticeps*. Среди ликозид весной доминируют светолюбивые пауки дневной активности, но летом и осенью в населении пауков этого биотопа преобладают ночные и сумеречные ликозиды — *Pirata hygrophilus* и *P. uliginosus*, суммарная доля которых летом 56%, осенью 30%.

Мелколиственные леса. В фауне 102 вида: в хортобии 48 видов, в почвенно-подстилочном 74, из которых 20 общие для обоих уровней (табл. 12). Величина качественного сходства минимальна, $Ics = 0,33$. В числе эврибионтов *Bolyphantes alticeps* и *Helophora insignis* входят в доминирующие группы в том и другом ярусе. Сильная затененность сказывается на образе жизни пауков, заставляя проявлять не свойственные им в обычной для них обстановке качества. *Tenuiphantes tenebricola* покидает приземный слой растительности, выбираясь в средние слои травяного покрова, а *T. alacris* — в верхние. Ранней осенью здесь же изредка встречаются даже самки *Pardosa lugubris*, обогревающие коконы на траве по солнечным прогалам.

Таблица 12. Структура сезонных комплексов пауков в мелколиственных лесах

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	б	л	о	б	л	о
<i>Araneus marmoreus</i>				0,5		
<i>Araniella displicata</i>				0,5		
<i>Larinioides patagiatus</i>						0,6
<i>Clubiona lutescens</i>	+	0,5				1,7
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	+	3,7		5,0	0,5	7,7
<i>Bolyphantes alticeps</i>			11,4		7,3	23,2
<i>Bolyphantes luteolus</i>					0,5	1,1
<i>Dismodicus elevatus</i>				2,0		
<i>Gonatium rubellum</i>						0,6
<i>Gongylidium rufipes</i>	+	0,5		11,0	4,1	2,2
<i>Helophora insignis</i>			18,2		20,7	27,6
<i>Hypomma bituberculatum</i>				1,0		
<i>Kaestneria pullata</i>				1,0		0,6
<i>Latithorax faustus</i>				1,0		
<i>Linyphia triangularis</i>		0,5		1,0	9,3	5,5
<i>Maso sundevalli</i>				1,0	0,5	
<i>Microlinyphia pusilla</i>				1,0		
<i>Neriere clathrata</i>				2,0		0,6
<i>Neriere emphana</i>		0,5		1,0	5,7	
<i>Neriere furtiva</i>	+			2,0		
<i>Neriere montana</i>				1,0		
<i>Neriere peltata</i>		0,9		3,0	0,5	
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>				2,0	0,5	
<i>Porrhomma microphthalmum</i>				1,0		

Вид	Герпетобий			Хоргобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Porrrhomma pallidum</i>				2,0		
<i>Porrrhomma pygmaeum</i>		0,9		2,0		
<i>Tapinocyba pallens</i>					0,5	
<i>Tenuiphantes alacris</i>	1,0	0,5	2,3		0,5	6,6
<i>Tenuiphantes cristatus</i>						1,7
<i>Tenuiphantes mengei</i>						0,6
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>			2,3		1	0,6
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	1,6	2,3			0,5	0,6
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	+				1,0	
<i>Pardosa lugubris</i>	34,2	14,8			0,5	0,6
<i>Metellina mengei</i>				39,0	29,5	12,5
<i>Metellina segmentata</i>				4,0	1,6	1,1
<i>Pachygnatha clercki</i>	0,8					0,6
<i>Pachygnatha listeri</i>	0,6				0,5	1,7
<i>Tetragnatha dearmata</i>				5,0		
<i>Tetragnatha extensa</i>				1,0		
<i>Tetragnatha obtusa</i>				7,0	0,5	
<i>Enoplognatha ovata</i>		0,5			7,3	0,6
<i>Neottiura bimaculata</i>					5,2	
<i>Robertus lividus</i>	0,6	0,9	2,3	1,0		
<i>Robertus neglectus</i>						1,7
<i>Theridion varians</i>				1,0		
<i>Misumena vatia</i>				1,0	0,5	
<i>Xysticus luctuosus</i>	+			4,0		
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	+					
<i>Antistea elegans</i>		0,5				
<i>Agyneta beata</i>		0,5				
<i>Agyneta cauta</i>	+					
<i>Agyneta conigera</i>	+	0,5				
<i>Agyneta subtilis</i>	1,0	0,9				
<i>Allomengea scopigera</i>		2,8	20,5			
<i>Bathyphantes gracilis</i>	+	0,9				
<i>Bathyphantes parvulus</i>	+	3,7				
<i>Centromerus sylvaticus</i>			2,3			
<i>Ceratinella brevis</i>		0,5				
<i>Ceratinella scabrosa</i>		0,9				
<i>Dicymbium tibiale</i>	+	0,5				
<i>Diplocephalus latifrons</i>	1,6	0,5				
<i>Diplocephalus picinus</i>		0,5				
<i>Diplostyla concolor</i>		2,3				
<i>Erigonella hiemalis</i>		0,5				

Вид	Герпетобий			Хоргобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Gnathonarium dentatum</i>		0,9				
<i>Improphantes decolor</i>	+					
<i>Lepthyphantes leprosus</i>		0,5				
<i>Macrargus carpenteri</i>	+					
<i>Macrargus rufus</i>	0,6		4,5			
<i>Micrargus herbigradus</i>	+					
<i>Meioneta nigripes</i>		0,5				
<i>Microneta viaria</i>	+	0,5				
<i>Oedothorax retusus</i>	+	0,5				
<i>Pelecopsis radicecola</i>		0,9				
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,6					
<i>Tapinocyba insecta</i>		0,9				
<i>Tapinopa longidens</i>			2,3			
<i>Walckenaeria antica</i>	1,2					
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		0,5				
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	+					
<i>Walckenaeria dysderoides</i>		0,9				
<i>Agroeca brunnea</i>	+					
<i>Agroeca proxima</i>		0,5				
<i>Phrurolithus festivus</i>		0,5				
<i>Alopecosa pulverulenta</i>		1,4				
<i>Pardosa amentata</i>	+					
<i>Pardosa fulvipes</i>	0,8					
<i>Pardosa hyperborea</i>	+	0,9				
<i>Pardosa paludicola</i>	+					
<i>Pardosa riparia</i>	+					
<i>Pardosa pullata</i>		0,9				
<i>Pardosa sphagnicola</i>	1,0	0,5				
<i>Pirata hygrophilus</i>	31,0	33,8	27,3			
<i>Pirata piraticus</i>		0,5				
<i>Pirata uliginosus</i>	9,5	9,7				
<i>Trochosa spinipalpis</i>	1,2					
<i>Trochosa terricola</i>	4,0	1,9	4,5			
<i>Ero cambridgei</i>		0,5				
<i>Metellina merianae</i>		0,5				
<i>Steatoda bipunctata</i>			2,3			
<i>Ozyptila praticola</i>	+					
<i>Ozyptila trux</i>		0,5				
<i>Xysticus audax</i>	+					
<i>Xysticus kochi</i>		0,5				
Плотность	98	47	22	20	66	21

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Как и в других лесных биотопах, здесь основу численности составляют представители двух семейств: Tetragnathidae и Linyphiidae, объем которых по сезонам, соответственно, 56–32–16% и 40–52–79%. Участие в населении прочих семейств незначительно.

Герпетобий

В населении доминируют два семейства: Lycosidae и Linyphiidae, суммарно около 96%. Первое занимало по сезонам весна-лето-осень 83–65–32%, а второе — 12–30–64%. Весной в необлиственных еще, хорошо освещаемых лесах этого типа численные объемы ночных и дневных видов доминирующих семейств примерно равные: 40% и 42%. Летом ночные виды в два раза превосходят по численности дневные, а осенью в населении 75% общего числа представлено тенелюбивыми пауками с преимущественной ночной активностью. Наибольшая стабильность положения в населении, сохраняющаяся практически на одном уровне в течение всего вегетационного периода, у *Pirata hygrophilus*.

Луга. В фауне пауков надпойменных лугов 142 вида: 84 в травостоях и 92 в эпигейном слое, при 34 общих (табл. 13). Между населением обоих ярусов имеется довольно низкая степень качественного сходства: $Ics = 0,38$. В основном, сходство обеспечивается за счет мелких линифид, обладающих невысоким статусом в населении обоих ярусов обитания, и только один вид пауков общего списка *Pardosa fulvipes* достигает в летнее время уровня доминанта. Максимум численности пауков в луговых биотопах весной, но ее летний уровень немногим ниже весеннего, тогда как осенью численность взрослых пауков значительно уступает летней.

Интересно, что на суходольных лугах из различных географических точек часто обнаруживается примерно такое же видовое богатство фауны пауков: в Чехословакии (Jedličkova, 1988) — 152 вида, в Германии — 149 (Harms, 1987), в восточной Англии — 145 (Rushton, Topping, Euge, 1987), в лугах Белоруссии — 124 (Шляхтенко, 1986), но в условиях восстановления фауны после выраженного антропогенеза в герпетобии лугов Тржебоньского биосферного заповедника (Růžička, 1987) — 99 видов.

Таблица 13. Структура сезонных комплексов пауков в лугах

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Aculepeira sp.</i>	+			0,8		
<i>Araneus quadratus</i>	0,5			5,0		
<i>Cyphopeira silvicultrix</i>				+		
<i>Hypsosinga pygmaea</i>				3,8	0,5	
<i>Larinioides cornutus</i>				3,1		
<i>Larinioides patagiatus</i>				1,3	0,9	
<i>Singa hamata</i>				3,8	1,8	
<i>Singa nitidula</i>				3,8		
<i>Cheiracanthium erraticum</i>				+		
<i>Clubiona germanica</i>				+		

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Clubiona lutescens</i>	+				0,7	
<i>Clubiona reclusa</i>		+		1,1	2,1	
<i>Clubiona stagnatilis</i>					1,4	
<i>Dictyna arundinacea</i>				15,0	1,8	
<i>Dictyna pusilla</i>				1,3		
<i>Dictyna uncinata</i>					+	
<i>Dictyna major</i>					+	
<i>Bathyphantes nigrinus</i>				5,0	1,1	
<i>Bolyphantes luteolus</i>		+	0,5		+	
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	0,5	+		0,8		
<i>Diplostyla concolor</i>					+	
<i>Dismodicus elevatus</i>					0,7	
<i>Erigone atra</i>		0,6			+	
<i>Erigonella hiemalis</i>	0,5			1,1	+	
<i>Erigonella ignobilis</i>				1,1		
<i>Gnathonarium dentatum</i>					+	
<i>Hypomma bituberculatum</i>				1,1	+	
<i>Hypomma fulvum</i>					1,1	
<i>Kaestneria pullata</i>	0,7	0,5		11,1	1,6	
<i>Linyphia triangularis</i>					2,1	
<i>Meioneta saxatilis</i>				1,1	+	
<i>Micrargus herbigradus</i>	+			1,1		
<i>Microlinyphia pusilla</i>		+		3,3	1,2	
<i>Minyrioloides trifrons</i>				0,8	+	
<i>Neriere clathrata</i>					+	
<i>Neriere furtiva</i>				3	+	
<i>Obscuriphantes obscurus</i>					+	
<i>Oedothorax gibbosus</i>	0,5	1,4		1,1	+	
<i>Oedothorax retusus</i>	3,9	1,2	0,5		+	
<i>Oryphantes angulatus</i>		+			+	
<i>Porrhomma fagei</i>				1,1		
<i>Porrhomma microphthalmum</i>				1,1		
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	+			11,1	1,4	
<i>Savignya frontata</i>	+	+		1,1	+	
<i>Silometopus elegans</i>	+	+		1,6		
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>		+			+	
<i>Walckenaeria unicornis</i>				1,1	+	
<i>Walckenaeria vigilax</i>		+			+	
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	1,5	+		1,1	1,2	
<i>Pardosa amentata</i>	5,1	4,4	7,4		+	
<i>Pardosa fulvipes</i>	7,0	14,6	1,4		10,7	

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Pardosa pullata</i>	6,3	10,6	7,9		0,7	
<i>Pardosa sphagnicola</i>	19,1	29,9	6,5		+	
<i>Pirata piraticus</i>	3,1	3,4			+	
<i>Philodromus emarginatus</i>					0,5	
<i>Philodromus fuscomarginatus</i>					+	
<i>Tibellus maritimus</i>		+			2,8	
<i>Dolomedes fimbriatus</i>		+			0,5	
<i>Bianor aurocinctus</i>				1,3	0,5	
<i>Evarcha arcuata</i>				0,8	1,8	
<i>Evarcha falcata</i>					0,7	
<i>Heliophanus auratus</i>				1,3	+	
<i>Heliophanus flavipes</i>					1,2	
<i>Marpissa pomatia</i>				1,3		
<i>Marpissa radiata</i>					+	
<i>Sitticus floricola</i>		+			0,5	
<i>Metellina mengei</i>					+	
<i>Pachygnatha listeri</i>	1,0				0,9	
<i>Tetragnatha dearmata</i>					0,7	
<i>Tetragnatha extensa</i>			+	3,8	5,3	
<i>Tetragnatha obtusa</i>				1,1	1,1	
<i>Tetragnatha pinicola</i>					11,0	
<i>Enoplognatha ovata</i>					5,3	
<i>Neottiura bimaculata</i>				3,5	1,4	
<i>Robertus arundineti</i>		+			1,4	
<i>Robertus lividus</i>		+			+	
<i>Steatoda bipunctata</i>					+	
<i>Theridion impressum</i>				1,1	1,6	
<i>Theridion pictum</i>					+	
<i>Theridion sisyphium</i>					1,1	
<i>Misumena vatia</i>					2,0	
<i>Ozyptila trux</i>	0,5	+			+	
<i>Xysticus audax</i>					+	
<i>Xysticus cambridgei</i>					+	
<i>Xysticus cristatus</i>					+	
<i>Xysticus kochi</i>					0,7	
<i>Xysticus ulmi</i>	1,0	+		10,1	5,1	
<i>Clubiona frutetorum</i>		+				
<i>Drassylus lutetianus</i>	1,7	+				
<i>Haplodrassus moderatus</i>		+				
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	+	+				
<i>Micaria pulicaria</i>		+				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Zelotes praeficus</i>		+				
<i>Antistea elegans</i>		0,5				
<i>Agyneta beata</i>	+					
<i>Agyneta ramosa</i>	+					
<i>Allomengea scopigera</i>		12,4	58,8			
<i>Allomengea vidua</i>			1,4			
<i>Araeoncus crassiceps</i>	0,5					
<i>Araeoncus humilis</i>		+				
<i>Bathyphantes approximatus</i>	+					
<i>Bathyphantes gracilis</i>		0,6	0,5			
<i>Bathyphantes parvulus</i>	+	+				
<i>Centromerita bicolor</i>			0,9			
<i>Ceratinella brevipes</i>		+				
<i>Ceratinella brevis</i>		+				
<i>Dicymbium nigrum</i>	0,7	+				
<i>Diplocephalus latifrons</i>		+				
<i>Dismodicus bifrons</i>	0,7					
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,5	+				
<i>Tapinocyba insecta</i>	+					
<i>Tapinopa longidens</i>		+				
<i>Trichopterna thorelli</i>		+				
<i>Troxochrus scabriculus</i>	0,5	+				
<i>Walckenaeria kochi</i>	0,5					
<i>Agroeca brunnea</i>		+				
<i>Agroeca proxima</i>			3,2			
<i>Alopecosa aculeata</i>		+				
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	2,4	0,6				
<i>Pardosa agrestis</i>		+				
<i>Pardosa agricola</i>		+				
<i>Pardosa hyperborea</i>		+				
<i>Pardosa lugubris</i>		+				
<i>Pardosa paludicola</i>	10,7	0,9				
<i>Pardosa palustris</i>		+	0,5			
<i>Pardosa prativaga</i>	+	0,6				
<i>Pardosa riparia</i>	0,7	0,8				
<i>Pirata hygrophilus</i>	9,4	7,5	5,1			
<i>Pirata piscatorius</i>	0,5	+				
<i>Pirata tenuitarsis</i>		+				
<i>Pirata uliginosus</i>	9	1,3				
<i>Trochosa ruricola</i>	2,7	1,2	2,3			
<i>Trochosa spinipalpis</i>	4,1	+	0,5			

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Trochosa terricola</i>		+	0,5			
<i>Xerolycosa miniata</i>		+				
<i>Xerolycosa nemoralis</i>		+				
<i>Ero cambridgei</i>		+				
<i>Thanatus striatus</i>		+				
<i>Dolomedes plantarius</i>		+				
<i>Pachygnatha clercki</i>	0,7	+	0,5			
<i>Pachygnatha degeeri</i>	0,5	+				
<i>Robertus heydemanni</i>		+				
<i>Xysticus erraticus</i>		+				
<i>Xysticus luctuosus</i>		+				
<i>Zora armillata</i>		+				
Плотность	176	158	66	18	17	0

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

В травостоях лугов взрослые пауки встречаются, по преимуществу, в весенне-летнее время. По сезонам весна-лето наиболее представительно сем. Linyphiidae — 34–15%, Tertragnathidae — 5–18%, Araneidae — 10–15%, Theridiidae — 4–12%. Летом травы посещают шесть видов пауков-волков: 12,5%.

Герпетобий

Доминируют пауки Lycosidae: по сезонам — 82–78–32%, при весенне-летнем преобладании в населении *Pardosa sphagnicola*, и Linyphiidae: по сезонам — 11–19–63%, с массовым осенью *Allomengea scopigera*. Весной и летом долевое участие в населении герпетобия видов ночной активности примерно вдвое ниже такового пауков дневного образа жизни. Наименьшая сезонная изменчивость статуса в населении у эврихронных *Pardosa amentata* (среднесезонная величина статуса 5,6%), *P. pullata* (8,2%) и *Pirata hygrophilus* (7,3%). Последний вид отмечен также среди доминантов на залежных лугах в Западной Европе (Harms, 1987).

Моховые болота. В фауне открытых сфагновых болот 100 видов пауков: 42 в растительном ярусе и 65 — в эпигейном, из которых 7 — общие для обоих ярусов (табл. 14). Встречи общих видов в не свойственной для них обстановке единичны. В кустарничковом ярусе на болотах иногда встречаются самцы *Pardosa atrata* весной и самки *P. sphagnicola* с коконами в летне-осеннее время. В целом качественного сходства между фаунами рассматриваемых ярусов нет.

Видовое богатство открытых сфагновых биотопов Приладожья соизмеримо с таковым в других регионах Европы: в герпетобии болот средней Фенноскандии — 98 видов (Коронен, 2002), на открытых моховых болотах Эстонии — 101 вид (Vilbaste,

1980), на торфяниках в Моравии — 95 видов (Majkus, 1987), в открытых сфагновых биотопах о. Гварминне (Palmgren, 1972) 95–115 видов.

Таблица 14. Структура сезонных комплексов пауков на открытых переходных болотах

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Araneus quadratus</i>					1,0	
<i>Araneus sturmi</i>					1,0	9,0
<i>Cercidia prominens</i>						9,0
<i>Hypsosinga heri</i>					2,9	9,0
<i>Hypsosinga pygmaea</i>				24,2	3,9	9,0
<i>Larinioides cornutus</i>					3,9	18,2
<i>Larinioides patagiatus</i>					2,9	
<i>Singa hamata</i>				3,0	4,9	
<i>Singa nitidula</i>					1,0	
<i>Clubiona stagnatilis</i>					5,9	
<i>Dictyna arundinacea</i>				15,2	2,0	
<i>Dictyna pusilla</i>				3,0		
<i>Araeoncus humilis</i>		+		3,0		
<i>Drepanotylus uncatulus</i>					1,0	
<i>Erigonella ignobilis</i>				3,0		
<i>Hypomma bituberculatum</i>				3,0	1,0	
<i>Maso sundevalli</i>		+			1,0	
<i>Meioneta saxatilis</i>				3,0		
<i>Metopobactrus prominulus</i>	+			3,0		
<i>Microlinyphia pusilla</i>		+		6,1	2,9	
<i>Microneta viaria</i>				3,0		
<i>Rhaebothorax monticola</i> =?					1,0	
<i>Pardosa atrata</i>	17,8	9,5	2,0	3,0		
<i>Pardosa sphagnicola</i>	15,5	37,8	19,6		1,0	
<i>Tibellus maritimus</i>				6,1	14,7	
<i>Dolomedes fimbriatus</i>		+	2,0		1,0	
<i>Aelurillus sp.</i>					1,0	
<i>Bianor aurocinctus</i>					1,0	
<i>Evarcha arcuata</i>					3,9	18,2
<i>Evarcha laetabunda</i>					1,0	
<i>Heliophanus flavipes</i>					3,9	
<i>Marpissa radiata</i>					4,9	9,0
<i>Sitticus caricis</i>				3,0		
<i>Sitticus floricola</i>					8,8	
<i>Sitticus rupicola</i>				3,0	4,9	
<i>Synageles venator</i>					1,0	9,0
<i>Tetragnatha extensa</i>					2,9	
<i>Tetragnatha obtusa</i>					2,9	

Вид	Герпегобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Tetragnatha pinicola</i>					2,9	
<i>Theridion impressum</i>					2,0	
<i>Misumena vatia</i>					1,0	
<i>Xysticus ulmi</i>				15,2	4,9	9,0
<i>Clubiona norvegica</i>		+				
<i>Drassylus pusillus</i>		+				
<i>Gnaphosa bicolor</i>	+	+				
<i>Gnaphosa lapponum</i>	1,6	1,2	1,0			
<i>Gnaphosa nigerrima</i>	2,0	2,4	4,9			
<i>Haplodrassus soerenseni</i>		0,5				
<i>Micaria tripunctata</i>	+					
<i>Zelotes clivicola</i>	+					
<i>Antistea elegans</i>	0,8	3,0	32,4			
<i>Agyneta cauta</i>	+					
<i>Agyneta subtilis</i>		+				
<i>Allomengea vidua</i>			1,0			
<i>Aphileta misera</i>		+				
<i>Araeoncus crassiceps</i>	+					
<i>Bathyphantes gracilis</i>			1,0			
<i>Bolyphantes alticeps</i>		+				
<i>Centromerus sylvaticus</i>	+					
<i>Cnephalocotes obscurus</i>			1,0			
<i>Hypselistes jacksoni</i>	+					
<i>Kaestneria pullata</i>		+				
<i>Oedothorax retusus</i>		+				
<i>Pocadicnemis pumila</i>	+					
<i>Savignya frontata</i>		+				
<i>Silometopus elegans</i>		+				
<i>Tallusia experta</i>	0,8		1,0			
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	+	+				
<i>Trichopterna thorelli</i>	+	+				
<i>Walckenaeria antica</i>	+					
<i>Agroeca brunnea</i>	0,6	+	1,0			
<i>Agroeca dentigera</i>	0,6		2,0			
<i>Agroeca proxima</i>			1,0			
<i>Phrurolithus festivus</i>		+				
<i>Alopecosa aculeata</i>	2,6	+				
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	11,6	1,2	2,0			
<i>Arctosa alpigena</i>	5,3	+	2,9			
<i>Arctosa figurata</i>		3,9				
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	2,9	0,5				

Вид	Герпетобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Pardosa agrestis</i>		+				
<i>Pardosa amentata</i>	+					
<i>Pardosa fulvipes</i>		0,7				
<i>Pardosa hyperborea</i>	8,4	7,8	1,0			
<i>Pardosa lugubris</i>		+				
<i>Pardosa palustris</i>		+	1,0			
<i>Pardosa prativaga</i>		+				
<i>Pardosa pullata</i>	0,6	+				
<i>Pirata hygrophilus</i>	0,8	4,2	2,9			
<i>Pirata insularis</i>	+	0,5	2,0			
<i>Pirata piraticus</i>	+	3,9	1,0			
<i>Pirata piscatorius</i>	2,0	4,2	1,0			
<i>Pirata tenuitarsis</i>		+				
<i>Pirata uliginosus</i>	18,8	9,5	7,8			
<i>Trochosa ruricola</i>	0,6	1,9	3,9			
<i>Trochosa spinipalpis</i>	1,4	0,5	2,9			
<i>Trochosa terricola</i>	0,6	1,2				
<i>Evarcha falcata</i>	+					
<i>Pachygnatha clercki</i>			1,0			
<i>Pachygnatha listeri</i>	+	+				
<i>Robertus lividus</i>	+		1,0			
<i>Ozyptila atomaria</i>	+					
<i>Ozyptila trux</i>	+	+				
<i>Zora nemoralis</i>	+					
Плотность:	75	72	30	4	5	3

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

Хортобий

Численность взрослых пауков травяно-кустарничкового яруса болот очень низка. Наиболее представительны семейства Araneidae и Salticidae, доминирующие на болотах почти все теплое время года. В течение одного сезона сравнительно многочисленны пауки сем. Tetragnathidae, Linyphiidae и Dictynidae. Обладатели наиболее ровного статуса в населении — эврихронные пауки *Singa hamata* и *Hypsosinga pygmaea*.

Герпетобий

В течение всего теплого времени года доминируют Lycosidae: 90–89–50% общей численности населения пауков по сезонам. Гораздо менее представительны семейства Linyphiidae — 2,5–2,2–4% и Gnaphosidae — 4,4–4,5–6%. Бродячие пауки средних

размеров занимают в населении по сезонам: ночные виды — 26–23–24%, виды дневной активности — 70–71–38%. Высокий и стабильный статус на протяжении всего времени у *Pardosa sphagnicola*.

Специфичные для открытых моховых болот *Agroeca dentigera*, *Arctosa alpigena*, *A. figurata*, *Clubiona norvegica*, *Gnaphosa lapponum*, *G. nigerrima*, *Pardosa atrata*, если и встречаются по окраинам прилегающих биотопов, то численность их там ничтожна.

Сравнение полученных данных с материалами из среднетаежной зоны Карелии (Узенбаев, 1987) показывает, что для *Pardosa sphagnicola*, *Alopecosa pulverulenta*, *Antistea elegans* значение усредненного уровня долевого участия в населении пауков моховых болот практически одинаково в обеих сравниваемых географических точках. В то же время, в северной Фенноскандии (Коронен, 2002) на сфагновых болотах преобладают почти равные по численности *Pirata uliginosus* и *Pardosa hyperborea* (около четверти всего населения пауков), тогда как обилие этих видов в среднетаежной зоне, в 4–10 раз ниже.

В зависимости от географического положения и вертикальной поясности, статус вида в сообществе меняется. Долевое участие *P. sphagnicola* в комплексах пауков сфагновых болот северной тайги ниже 3% (Коронен, 2002), среднетаежной зоны — 25% (Узенбаев, 1987; Oliger, 2004, 2008), в подзоне литовской южной тайги максимально до 23%, а в центральной Финляндии — минимально от 17,5–22% (Itämies, Jarva-Kärenlampi, 1987; Koronen et al., 2001), в торофяных стациях гор Центральной Европы — около 4% (Svatoň, Gajdoš, 2002), т. е., почти такой же, как в северных условиях.

Более того, некоторые из гигрофильных видов в южных участках своих ареалов включаются в комплексы иных биотопов, поддерживая там присущую по привычным для них местам относительную численность. Такой лесной вид, как *Pirata hygrophilus*, доминирующий по влажным лесам в средне- и южнотаежной зонах, в условиях недостаточности подходящих биотопов в ЦЕ заселяет торфяники (Svatoň, Gajdoš, 2002), где также превосходит по численности остальных членов сезонных группировок. То же можно сказать о преимущественно луговом на Северо-Западе европейской России *Pardosa pullata*, входящем в число доминантов в коренном биотопе и отсутствующем в сфагновых биотопах: в создавшихся ныне экологических условиях ЦЕ он обосновался по открытым болотистым участкам, отличаясь там сравнительно высоким уровнем численности.

Кроме уже упомянутых в тексте исследований аранефаун моховых болот, в других местах Европы также в наборах многочисленных на торфяниках видов присутствуют *Pardosa sphagnicola*, *P. hyperborea*, *Pirata uliginosus*, *Alopecosa pulverulenta*, и реже — *Arctosa alpigena* и *Pardosa pullata* (Heibsch, 1985; Helsdingen, 1976; Itämies, Jarva-Kärenlampi, 1989; Koronen, 1985; Kurka, 1995 et al.)

Опушки и вырубки. Принято считать, что на вырубках как в мало измененных биотопах происходит процесс вторичной сукцессии (Одум, 1975). Однако современные технологии лесодобычи настолько сильно разрушают ранее существовавший биотоп, включая верхние слои почвы, и на столь обширных территориях, что процесс возобновления начинается, практически, с нуля. На оголенных развороченных землях сначала показываются кипрейные, вейники или клочки пушицы, затем начинается возобновление береза, а позже и сосна. Одновременно проходит этапы возобновления фауны. Это иллюстрируется и приведенными ниже данными. Хотя набор видов пауков по прошествии одного-двух десятилетий с момента рубки становится

достаточно велик, пополняясь за счет миграции из соседних биотопов, численность их остается сравнительно низкой. Резкого повышения численности не наблюдается и по лесным опушкам, что в целом характерно для экотонов по причине узости этой специфичной полосы обитания (Риклефс, 1979; Aspey, 1976).

Изрезанность и сильная заболоченность ландшафтов Приладожья не позволила заготовителям вырубать лес сплошь на больших площадях. Поэтому полученный в пределах обследованной территории по рубкам материал можно интерпретировать скорее как опушечный, тесно связанный с окружающими биотопами. Возраст изучавшихся рубок к моменту начала работ составлял не более десяти лет, а к концу рассматриваемого периода на местах обследования поднялся лес 20–25-летнего возраста.

В суммарной фауне этих биотопов во время учетов найдено 143 вида пауков: 58 в растительном ярусе и 105 в эпигейном, общих видов — 21 (табл. 15). Сходство ярусных списков не достигает пределов минимального уровня достоверности.

Таблица 15. Структура сезонных комплексов пауков по опушкам и рубкам

Вид	Герпегобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Araneus sturmi</i>					1,4	
<i>Araneus diadematus</i>		+	3,0		0,7	+
<i>Araneus marmoreus</i>		+			0,7	7,5
<i>Araneus quadratus</i>		+			0,7	7,5
<i>Hypsosinga pygmaea</i>					+	
<i>Larinioides cornutus</i>					+	+
<i>Clubiona lutescens</i>	+	+			1,8	
<i>Clubiona subsultans</i>					+	
<i>Argenna patula</i>					+	
<i>Dictyna arundinacea</i>				7,7	2,5	
<i>Dictyna pusilla</i>				3,7	+	
<i>Bathypantes nigrinus</i>					2,2	
<i>Diplostyla concolor</i>					+	
<i>Dismodicus elevatus</i>					0,9	
<i>Entelecara errata</i>						15,0
<i>Gonatium rubellum</i>		+		3,7	+	
<i>Helophora insignis</i>					6,7	
<i>Kaestneria pullata</i>		1,1				
<i>Linyphia triangularis</i>			3,6		16,6	7,5
<i>Maso sundevalli</i>		+			0,9	
<i>Microlinyphia pusilla</i>		0,5			4,0	15,0
<i>Minicia marginella</i>					+	
<i>Minyriolooides trifrons</i>		+		7,4	+	
<i>Nerience emphana</i>					2,1	
<i>Nerience peltata</i>					1,4	
<i>Oedothorax gibbosus</i>					0,9	
<i>Oedothorax retusus</i>					0,9	

Вид	Герпегобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>					1,4	
<i>Porrhomma pygmaeum</i>					+	
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>					+	
<i>Pardosa amentata</i>	2,4	5,3	7,2		+	
<i>Pardosa fulvipes</i>	6,6	7,5	3,6	26,2	3,2	
<i>Pardosa pullata</i>	5,2	1,6			0,9	
<i>Pardosa sphagnicola</i>	1,8	4,8	5,4		2,7	
<i>Tibellus maritimus</i>	+				+	
<i>Tibellus oblongus</i>					2,7	+
<i>Dolomedes plantarius</i>						+
<i>Evarcha arcuata</i>				11,1	2,1	
<i>Evarcha falcata</i>	+			3,7	2,7	
<i>Heliophanus auratus</i>				7,4		
<i>Metellina mengei</i>					3,1	
<i>Metellina segmentata</i>	+				0,9	+
<i>Pachygnatha listeri</i>	1,8	0,5			3,1	20,0
<i>Tetragnatha extensa</i>					+	
<i>Tetragnatha nigrita</i>					+	
<i>Tetragnatha obtusa</i>	+				0,9	
<i>Tetragnatha pinicola</i>					7,6	
<i>Enoplognatha ovata</i>					2,2	
<i>Lasaeola tristis</i>					1,4	
<i>Neottiura bimaculata</i>					4,5	
<i>Robertus arundineti</i>					+	
<i>Theridion impressum</i>				3,7	1,4	
<i>Theridion pictum</i>					2,7	
<i>Theridion sisyphium</i>					+	
<i>Theridion varians</i>					+	
<i>Misumena vatia</i>					2,2	
<i>Xysticus luctuosus</i>	+				0,9	
<i>Xysticus ulmi</i>	0,6			18,5	2,7	
<i>Tegenaria domestica</i>		+				
<i>Cercidia prominens</i>	+					
<i>Drassylus lutetianus</i>	0,8					
<i>Drassylus pusillus</i>	+					
<i>Gnaphosa bicolor</i>	2,4	0,5				
<i>Haplodrassus signifer</i>	0,6					
<i>Micaria fulgens</i>	+					
<i>Micaria pulicaria</i>	+	+				
<i>Zelotes apricorum</i>			1,8			
<i>Zelotes clivicola</i>	0,6					

Вид	Герпегобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Zelotes electus</i>	+					
<i>Zelotes latreillei</i>	+	+				
<i>Antistea elegans</i>	+	+				
<i>Hahnia pusilla</i>	+					
<i>Agyneta cauta</i>		1,3				
<i>Agyneta conigera</i>	+					
<i>Agyneta ramosa</i>	1,2					
<i>Agyneta subtilis</i>	+	0,8				
<i>Allomengea scopigera</i>		2,8	23,2			
<i>Allomengea vidua</i>		1,3	3,6			
<i>Bathyphantes approximatus</i>	+					
<i>Bathyphantes gracilis</i>	0,8	1,3				
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	+	0,5				
<i>Bathyphantes parvulus</i>		2,1				
<i>Centromerus arcanus</i>	0,6					
<i>Ceratinella brevipes</i>		+				
<i>Ceratinella brevis</i>	+	+				
<i>Ceratinella scabrosa</i>		0,5				
<i>Dicymbium nigrum</i>	+	+				
<i>Dicymbium tibiale</i>	+	0,5				
<i>Diplocephalus latifrons</i>	+	+				
<i>Diplocephalus picinus</i>	+	1,9				
<i>Drepanotylus uncatus</i>			1,8			
<i>Erigone dentipalpis</i>		0,5				
<i>Erigonella hiemalis</i>	+					
<i>Gongylidium rufipes</i>	0,8					
<i>Hypselistes jacksoni</i>		+				
<i>Meioneta saxatilis</i>		0,5				
<i>Microneta viaria</i>	0,6	+				
<i>Tapinocyba insecta</i>	0,8					
<i>Tapinocyba pallens</i>	+					
<i>Tapinopa longidens</i>		+				
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>		0,5				
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>		0,5				
<i>Tiso vagans</i>	+					
<i>Troxochrus scabriculus</i>		0,5				
<i>Walckenaeria antica</i>	0,6		1,8			
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>		0,5				
<i>Walckenaeria cucullata</i>	+					
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	+	0,5				
<i>Walckenaeria mitrata</i>		+				

Вид	Герпегобий			Хортобий		
	в	л	о	в	л	о
<i>Walckenaeria nodosa</i>		+				
<i>Agroeca brunnea</i>	+	1,2				
<i>Agroeca proxima</i>		0,9				
<i>Phrurolithus festivus</i>		+				
<i>Scotina palliardi</i>	0,6					
<i>Alopecosa aculeata</i>	2,4					
<i>Alopecosa inquilina</i>	+					
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	8,6	1,6	3,6			
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	3,6	1,1				
<i>Pardosa agrestis</i>	0,8					
<i>Pardosa lugubris</i>	5,8	12,5	12,6			
<i>Pardosa paludicola</i>	+	+				
<i>Pardosa palustris</i>	1,4					
<i>Pardosa prativaga</i>	+	+				
<i>Pardosa riparia</i>	3,8	1,9	1,8			
<i>Pirata hygrophilus</i>	1,2	21,1	10,7			
<i>Pirata uliginosus</i>	4,2	4,8				
<i>Trochosa ruricola</i>	0,8	0,8	3,6			
<i>Trochosa spinipalpis</i>	3,2	0,8	1,8			
<i>Trochosa terricola</i>	23	3,5	7,2			
<i>Xerolycosa miniata</i>	+	+				
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	+	0,8				
<i>Heliophanus dubius</i>		+				
<i>Micrommata roseum</i>	+					
<i>Pachygnatha clercki</i>		1,3	1,8			
<i>Pachygnatha degeeri</i>	+	+	1,8			
<i>Euryopsis flavomaculata</i>	+					
<i>Robertus lividus</i>	0,6	+				
<i>Ozyptila praticola</i>		0,5				
<i>Xysticus bifasciatus</i>	+					
<i>Xysticus kochi</i>	1					
<i>Xysticus lanio</i>	+					
<i>Zora nemoralis</i>	+	+				
<i>Zora silvestris</i>	+	+				
Плотность	66	30	15,5	4,3	11	3

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

В населении преобладают лесные виды пауков (47%). На долю приверженцев открытых биотопов приходится 37%. Остальные виды встречаются как в открытых, так и в лесных биотопах. Возрастание численного превосходства лесных видов на вырубках по мере их старения отмечено также в Централно-Лесном заповеднике (Желтухина, 1998). Наиболее богато представлено сем. Linyphiidae (29% от общего количества видов хортобия). Семейства Araneidae, Tetragnathidae и Theridiidae включают по 6 видов (12%).

Количество видов тенетников вдвое выше такового бродячих форм, а число дневных видов почти в четыре раза превышает количество ночных.

Герпетобий

Немногим более половины видов фауны — типичные лесные, около четверти — обитают обычно в открытых биотопах, остальные не отличаются хорошо выраженной специализацией. Долевое участие Linyphiidae — 42% общей численности, Lycosidae также входят в число доминирующих семейств — 20%, Gnaphosidae — около 10%. В населении герпетобия количество видов бродячих форм пауков лишь немного выше, чем тенетников, представленных преимущественно напочвенными и подстилочными линифидами. Дневной образ жизни ведут около 45% видов, отловленных в этом ярусе.

Берег Ладожского озера. В наносах из мелкого мусора и водорослей в полосе прибоя по границе с открытым песчаным пляжем, а также на близлежащей песчаной дюне, в сезон 2008 года обнаружено 22 вида пауков. Среди наносов на литорали доминант *Pardosa agrestis*, субдоминанты *Pirata hygrophilus*, *Xerolycosa miniata* и обычен *Pardosa pullata*. По внешнему краю намытой волнами и поросшей ивняком и подростом сосны песчаной дюны доминировали *P. lugubris*, *P. agrestis* и *Pirata hygrophilus* (табл. 16).

Половина списка обитателей литорали и примыкающего к ней края песчаного вала на восточном побережье Ладожского озера отмечена также в перечнях пауков, встреченных в аналогичных биотопах по берегам островов Балтийского моря в южной Финляндии, расположенных на той же широте (табл. 16). П. Пальмгрен (Palmgren, 1972) изучал фауну острова Твярминне, С. Копонен (Koronen, 2000) — фауну двух других островов ЮЗ архипелага Финляндии. К сожалению, в последней работе приведены сведения лишь о наиболее многочисленных в сборах объектах. Учитывая волнообразные изменения численности видов по годам и то обстоятельство, что на каждом из обследованных островов наблюдения велись в течение только одного года, ряд обитающих на берегах видов мог не попасть в сборы ввиду своей малочисленности в годы обследования. По этой же причине многолетние списки пауков П. Пальмгрена по этим двум биотопам в три раза обширней однолетних, сделанных на Ладоге. Однако сравнительный анализ даже однолетних обследований из разных географических точек, позволяет выявить наиболее характерные для побережий виды. *Erigone dentipalpis*, *Oedothorax retusus*, *Pardosa agrestis*, *Phrurolithus festivus*, *Trochosa ruricola*, *Xerolycosa miniata* — типичные обитатели открытых песчаных пляжей с наносами из мелкого мусора и водорослей, а в эпигейном слое по близлежащим участкам песчаных дюн с редкой кустарниково-древесной растительностью обычно находились *Callilepis nocturna*, *Pardosa lugubris*, *Zelotes subterraneus*.

Таблица 16. Обилие (в процентах от общей численности) часто встречающихся и обычных пауков литоралей восточного побережья Ладожского озера и морских побережий в Финляндии: Твярминне (Palmgren, 1972), архипелаг (Коронен, 2000)

Наименование вида	Ладога		Твярминне		Архипелаг	
	а	б	а	б	а	б
<i>Callilepis nocturna</i>	—	2	—	—	3	1
<i>Zelotes subterraneus</i>	1,5	4	—	—	—	29
<i>Oedothorax apicatus</i>	—	+	18	8	?	?
<i>Oedothorax retusus</i>	1,5	4	13	7	15	—
<i>Erigone dentipalpis</i>	+	—	+	—	?	?
<i>Phrurolithus festivus</i>	+	—	+	—	2	1
<i>Pardosa agrestis</i>	65	15	+	+	2	8
<i>Pardosa amentata</i>	4	4	5	—	?	—
<i>Pardosa lugubris</i>	—	25	+	+	—	?
<i>Pirata hygrophilus</i>	8	19	—	—	?	?
<i>Trochosa ruricola</i>	1,5	—	+	+	?	?
<i>Xerolycosa miniata</i>	6	10	+	3	76	12

Примечание. а — наносы из древесного мусора и водорослей в полосе прибоя, б — прибрежные песчаные дюны с кустарником и молодыми соснами; «—» означает отсутствие данного вида в сборах, «+» — обилие ниже 1%, «?» — возможное обитание.

Единично встреченный на берегу Ладоги *Oedothorax apicatus*, по-видимому, также рядовой обитатель открытых песчаных берегов крупных водоемов, хотя не всюду и не всегда многочисленный.

БИОТОПИЧЕСКАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ

Распределение видов по биотопам зависит от степени их приспособляемости к жизни в разных микроклиматических условиях, способности занимать различные экологические ниши, приемах охоты, успешности размножения, темпах увеличения численности, тяге к перемещениям на большие расстояния и многого другого. Виды узкой специфичности обитают обычно в строго определенных условиях, более пластичные — широко распространены. Далее рассматривается биотопическая встречаемость видов пауков, обнаруженных только при учетных работах в указанных ранее типах лесных и открытых местообитаний. При этом виды объединены в группы в зависимости от степени их толерантности, далее именуемыми «категориями». Вид, найденный только в одном из биотопов, отнесен в первую категорию, в двух — во вторую и т. д.

Виды пауков по категориям встречаемости

Хортобий

Профильных, т. е. найденных во всех обследованных биотопах, видов во время учетных работ не найдено. Во всех, не нарушенных искусственно местообитаниях

встречен только *Tetragnatha obtusa*, избегающий сосновых вырубок. Прочие виды восьмой категории встречаемости чаще всего отсутствовали на открытых болотах (табл. 17). Преобладают Tetragnathidae. Почти все пауки этой группы тенетники, преимущественно дневной активности. *Pachygnatha listeri* и *Porrhomma pygmaeum* бродяжничают, поэтому отлавливаются также почвенными ловушками в моховом слое.

Среди видов седьмой категории представители пяти семейств (табл. 17). Бродяжничают пауки *Clubiona* и два вида *Evarcha*. Большая часть видов отсутствует в травостоях переходных болот и по затененным лесам, но *Clubiona lutescens* на самом деле можно найти днем в укрытиях по любым биотопам.

Таблица 17. Характеристика эвритопных видов пауков хортобия по категориям встречаемости

Вид	Не встречен	Max ДП	Min ДП
<i>Восьмая категория</i>			
<i>Dictyna pusilla</i>	лл	сб	бол
<i>Linyphia triangularis</i>	бол	ел	ссф, луг
<i>Maso sundevalli</i>	луг	сз	бол
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	бол	луг	ел
<i>Metellina mengei</i>	бол	лл	луг
<i>Metellina segmentata</i>	бол	ел	сб
<i>Pachygnatha listeri*</i>	бол*	сз, ссф	сб, лл
<i>Tetragnatha obtusa</i>	сб (вырубки)	ссф, луг	ел
<i>Tetragnatha pinicola</i>	лл	луг	сз
<i>Misumena vatia</i>	смл	луг	лл
<i>Седьмая категория</i>			
<i>Clubiona lutescens*</i>	сз*, бол	ел	сб
<i>Dictyna arundinacea</i>	лл, смл	ссф, луг	ел
<i>Bolyphantes luteolus*</i>	ссф, бол	лл	луг
<i>Dismodicus elevatus</i>	смл, бол	ссф	ел
<i>Microlinyphia pusilla</i>	ел, смл	луг	лл
<i>Neriere peltata</i>	сф, бол	ел	сб
<i>Evarcha arcuata</i>	ел, лл	ссф	смл
<i>Evarcha falcata*</i>	лл, бол*	ссф	луг
<i>Theridion varians</i>	бол, луг	сб	лл, смл

Примечание. Знаком «*» помечены виды, попадавшиеся и в почвенные ловушки. Остальные обозначения в тексте.

Рассмотрение степени толерантности пауков хортобия по прочим категориям не рационально, так как большинство видов, относящихся по учетным данным кошением к низким категориям встречаемости, более толерантно и легко обнаруживается при других методах сборов в некоторых других биотопах.

При отловах почвенными ловушками в них обычно попадают типичные для данного яруса виды, приспособившиеся к жизни в подстилке или непосредственно на поверхности почвы. Однако часть видов пауков занимает более широкую пространственную нишу, обосновываясь не только в эпигейном слое, включая моховый ярус, но и поднимаясь на сосудистые растения: стебли трав, ветви деревьев, опускающиеся до земли, приземные части стволов, кусты и кустарнички. Кроме того, иногда в ловушках случайно оказываются и типичные хортобионты, не ведущие активного образа жизни в приземном слое.

Длиннее всего оказался перечень видов, отловленных только в одном из обследованных биотопов, в полтора раза короче — в двух биотопах, а список видов для трёх биотопов в полтора раза меньше предыдущего. Но далее такой порядок нарушается, и величина списков пауков, встречавшихся по группам биотопов от четырёх до восьми варьирует в менее определенной последовательности.

Эвритопных видов, встречающихся во всех обследованных биотопах (кроме песчаного берега Ладоги), т. е. профильных, не много: два из сем. *Liocranidae* и шесть из сем. *Lycosidae* (табл. 18). Это, по преимуществу, доминирующие в населении виды пауков средних размеров, достигавшие в отдельных случаях массовой численности.

Значения динамической плотности в таблице 18 вычислены на базе усредненных данных, основанных на суммарных количествах отработанных ловушко-суток в каждом из биотопов, и могут не совпадать со значениями ДП в других разделах данной работы, вычисленными другими способами, за иной период времени и в других целях.

Таблица 18. Характеристика профильных видов наземных пауков

Вид	Max ДП	Min ДП
<i>Пауки дневной активности</i>		
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	бол 3,7	сз 0,1
<i>Pardosa lugubris</i>	лл 17,4	бол 0,1
<i>Trochosa spinipalpis</i>	ссф 4,4	ел 0,1
<i>Trochosa terricola</i>	ел 9,3	луг 0,3
<i>Пауки ночной и сумеречной активности</i>		
<i>Agroeca brunnea</i>	ел 1,6	лл 0,1
<i>Agroeca proxima</i>	сб 0,8	лл 0,1
<i>Pirata hygrophilus</i>	см 23,3	сб 0,2
<i>Pirata uliginosus</i>	ссф 13,0	сб 0,2

Примечание. Для экстремальных значений плотности ДП указаны биотопы. Обозначения биотопов в тексте.

Количества видов дневной и сумеречной активности в этой группе были равными (тип суточной активности определен по периоду спаривания). Суммарные значения плотности видов для обоих типов активности почти не отличались. Все виды этой категории встречаемости бродячие, быстро бегающие пауки. В целом, профильные виды пауков в изучавшихся биотопах обладают сравнительно высокой ДП, и в сумме

на их долю приходится немногим менее половины общей численности населения пауков каждого из биотопов.

Таблица 19. Характеристика эвритошных видов пауков герпетобия высоких категорий встречаемости

Вид	Не встречен	Max ДП	Min ДП
<i>Восьмая категория</i>			
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	Выр	Ел	ссф
<i>Agyneta subtilis</i>	луг	сб	бол
<i>Bathyphantes gracilis</i>	сб	смл	ссф
<i>Bathyphantes parvulus</i>	бол	мл	сб
<i>Pocadicnemis pumila</i>	выр	сз	ел
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	бол	мл	ссф
<i>Walckenaeria antica</i>	луг	мл	бол
<i>Alopecosa aculeata</i>	мл	сб	луг
<i>Pardosa amentata</i>	сз	луг	ел
<i>Pardosa riparia</i>	бол	оп	ел
<i>Pardosa sphagnicola</i>	ел	луг	сб
<i>Trochosa ruricola</i>	мл	луг	ел
<i>Pachygnatha listeri</i>	сб	ссф	ел
<i>Robertus lividus</i>	ел	мл	бол
<i>Xysticus luctuosus</i>	бол	сз	выр
<i>Седьмая категория</i>			
<i>Agyneta cauta</i>	луг, смл	ссф	бол
<i>Agyneta conigera</i>	луг, бол	ел	сб
<i>Centromerus sylvaticus</i>	луг, оп	ел	бол
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	луг, бол	мл	ел
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	луг, бол	сз	ел
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	сб, ел	ссф	см
<i>Pardosa fulvipes</i>	сз, ссф	луг	сб
<i>Pardosa pullata</i>	сз, ел	луг	сб
<i>Ozyptila trux</i>	выр, смл	луг	сб
<i>Zora nemoralis</i>	луг, мл	сз	Бол

Примечание. Обозначения как в табл. 18.

Пауки 8-й категории встречаемости чаще всего отсутствуют на болотах. К абсолютным герпетобионтам этой категории относятся лишь *Haplodrassus soerenseni*, *Pocadicnemis pumila* и *Trochosa ruricola*. Остальные виды встречаются и на травостоях, хотя перечисленные в таблице ликозиды посещают этот ярус очень редко. Все пауки крупных и средних размеров (60% общего количества видов) ведут бродячий образ жизни.

Виды седьмой категории встречаемости чаще всего отсутствуют в лугах или на болотах (табл. 19). Большинство пауков этой группы типичные герпетобионты, представленные линифридами. Наблюдается явное преобладание плотности населения видов дневной активности, несмотря на то, что их число меньше, чем у видов

ночного образа жизни или обитающих внутри подстилки. Из общего числа видов дневной активности пять *Lycosidae* и два (*Pachygnatha listeri* и *Xysticus luctuosus*) с одинаковым успехом встречаются как на земле, так и на растительности. Среди видов, активных в ночное время, только *Haplodrassus soerensemi* соразмерен дневным ликозидам, остальные — мелкие линифиды. В целом, как величина суммарной ДП, так и суммарного долевого участия эвритопов этой категории, оказались примерно в 2,5 раза ниже, чем у группы профильных видов.

Характеристика более низких категорий встречаемости дана в табл. 20. Их отличает высокое содержание видов и плотности населения линифид. Внутри каждой из категорий суммарные значения ДП дневных и ночных видов для пауков со средними размерами тела вполдне соизмеримы.

В шестой категории бродячие формы пауков представляют 58% всех видов. Среди видов дневной активности два — типичные герпетобионты из ликозид, а *Linyphia triangularis* — обитатель травянистого покрова. *Evarcha falcata* чаще встречается на кустарничках, чем на земле. Среди видов, активных в ночное время, наиболее многочислен *Antistea elegans*, а среди дневных — *Pardosa paludicola*.

Чаще других биотопов виды 5-й категории встречаемости заселяют зеленомошные сосняки, зарастающие вырубки и лесные опушки. Половина списка принадлежит бродячим формам пауков. Для герпетобия типичны 14 видов, остальные — обитают как на поверхности земли, так и в нижних ярусах растительности — *Ceratinella brevis*, *Oedothorax retusus*, два вида *Tapinopa*, *Euryopis flavomaculata*, включая древесный подрост и кустарники — *Xysticus ulmi*. Дневных видов немного: *Pardosa hyperborea*, *Xerolycosa nemoralis*, *Xysticus ulmi*, *Euryopis flavomaculata*. Остальные — ночные (в основном, гнафозиды) или подстилочные, появляющиеся на поверхности субстрата нерегулярно. Суммарный уровень ДП пауков этой группы, а также суммарный объем их процентного содержания по комплексам пауков биотопов обитания гораздо выше, чем для предыдущей группировки. Однако величины средней на один вид ДП вполне соизмеримы для видов этой и представителей предыдущей категории.

В группе 4-й категории встречаемости большинство видов присутствует в сборах с опушек и вырубок, а ниже всего встречаемость пауков этой категории в лугах, на болотах и в зеленомошниках. Большинство видов типичны для герпетобия, остальные обитают как на поверхности земли, так и в нижних ярусах растительности — *Bathyphantes nigrinus*, *Diplostyla concolor*, *Tenuiphantes nigriventris*, на травах *T. mengei*, на нижних ветвях елей *Diplocephalus picinus*, на кустарниках *Xysticus cristatus*. Суммарный уровень ДП пауков всего перечня данной категории, а также суммарный объем их процентного содержания по комплексам пауков биотопов обитания ниже, чем для предыдущей группы видов.

Встречаемость пауков 3-й категории ниже всего в мелколиственных лесах и сукотравных сосняках. На долю бродячих форм приходится около 32% видов. Суммарный уровень ДП пауков этой группы, а также суммарный объем их процентного содержания по комплексам пауков из разных биотопов сравнимы с таковыми для пауков 4-й категории встречаемости.

Половина списка видов пауков 2-й категории принадлежит представителям сем. *Linyphiidae*, 13% — сем. *Gnaphosidae*, три вида из сем. *Lycosidae*. Кроме того, в списке присутствуют представители ещё девяти семейств. Виды этой категории встречаемости отдают предпочтение лугам и сфагновым соснякам и чаще всего отсутствуют в затенённых лесах и на болотах. В целом по списку из видов дневной активно-

сти более десяти относятся к типичным хортобионтам, включая таких линифиид, как *Gonatium rubens*, *Savignya frontata*, виды рода *Neriere*. Среди видов, активных в ночное время, 15 — мелкие подстилочные линифииды и 16 видов из других семейств.

В имеющемся материале среди видов, найденных при отловах почвенными ловушками только в одном из биотопов, 35% относятся к сем. Linyphiidae. Остальные виды распределяются по двенадцати семействам более равномерно, в среднем, около 4,5 вида на семейство, с преобладанием гнафозид и сальтицид (по 8 видов). В беломошнных сосняках отловлено 27% видов, в лугах — 16% и по 12% видов списка поймано в сосняках зеленомошнных и заболоченных, а также на зарастающих сосной вырубках. Около 40% видов бродяжничают. Более половины видов перечня — типичные герпетобионты, многие из которых отлавливались в указанном биотопе только данным методом, но они могли попадаться и в прочих местообитаниях при других методиках отлова.

Нахождение какого-либо вида только в одном из обследованных биотопов еще не означает, что он малочислен. Условиям обитания, имеющим резко отличительные от прочих черты, обычно сопутствует специфический набор постоянных видов. На сфагновых болотах *Pardosa atrata* как эндемик открытых моховых болот имеет высокую численность, достигая по уровню встречаемости статуса массовых видов, тогда как остальные три вида, пойманные в данном биотопе, встречены единично. Среди настоящих герпетобионтов в сухотравных сосновых молодняках отловлены *Callilepis nocturna*, *Micaria romana*, *Alopecosa fabrilis*, хотя плотность их популяций здесь невелика. В коренных зеленомошнных сосняках, не затронутых рубками более столетия, обитает *Alopecosa pinetorum*, не встреченный по другим лесным биотопам. В сфагновых сосняках обнаружен «моховый» паук *Maro minutus*.

Пауки, встреченные во всех биотопах, обладают наиболее высокой средней плотностью популяций, по сравнению с видами, менее широко распространенными. Особенно низок уровень ДП у видов, которые встречались в одном-четырёх биотопах. Для них, соответственно, характерен и низкий средний уровень долевого участия в численности населения (рис. 15).

Список самых распространенных видов включает только герпетобионтов, коли-

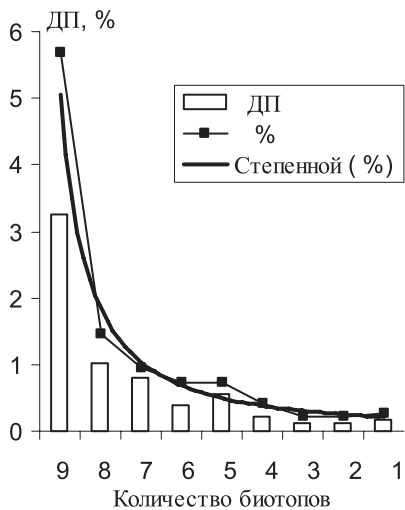


Рис. 15. Распределение по категориям встречаемости средних на один вид значений долевого участия (%) в численности населения пауков герпетобия.

чество которых в комплексах пауков других категорий встречаемости колеблется от 50% до 70%. Типичные хортобионты встречались в сборах почвенными ловушками редко. Среди них не было особо широко распространённых, хотя *Linyphia triangularis*, например, попадался в ловушки по шести биотопам. Из типичных хортобионтов наиболее многочисленны в сборах виды 2-й (*Bolyphantes luteolus*) или 3-й категории встречаемости (*B. alticeps*, *Helophora insignis*), имевшие близкие значения среднего уровня плотности.

В большинстве случаев пятую часть отловленных пауков представляют виды, легко меняющие ярусность обитания, встречавшиеся как в растительном ярусе, так и на почве. Наиболее многочисленны из них *Erigone atra*, встреченный в двух биотопах, *Tenuiphantes alacris*, *Kaestneria pullata* — в трёх, *Bathypantes nigrinus* — в четырёх, *Oedothorax retusus* и *Agyneta ramosa* — в пяти. Среди таких видов, отнесенных к шестой — восьмой категориям встречаемости, пауки, чаще попадавшие в эпигейном слое, нежели на растительности: *Macrargus rufus*, найденный в ловушках в шести биотопах, *Pardosa fulvipes* — в семи, *Tenuiphantes tenebricola* — в восьми. При этом ДП *Macrargus rufus* и *Pardosa fulvipes* была в 5–10 раз выше таковой для уже упоминавшихся менее распространенных видов подобного образа жизни, но более склонных к обитанию на растительности.

Бродячие формы пауков обладают наиболее широкой экологической пластичностью. Профильные виды пауков представлены только бродяжками. В пяти следующих категориях встречаемости на долю бродяжек приходится, в среднем, около 58%, а в трех последних категориях — только 41% видов. В среднем, в каждой из категорий доля бродячих видов пауков в населении около 56%.

Виды дневной и ночной активности среди массовых видов присутствуют почти в равных количествах (табл. 20). Линифиды в сборах занимают по преимуществу среднюю полосу категорий встречаемости.

Среди пауков, отловленных почвенными ловушками, 62% обитают только в герпетобии (табл. 21), и лишь в исключительных случаях могут быть найдены на растительности, например, в случае затопления места обитания водой; 19% — типичные хортобионты, попадание которых в почвенные ловушки следует считать в значительной степени случайным. Эти пауки падают туда, когда ищут укрытия во время непогоды или в случае внезапно возникшей опасности. На долю битателей растительного яруса, время от времени посещающих и поверхность почвы, приходится около 6%. Чаще всего это самцы, перемещающиеся среди редкого травостоя в поисках самок. И около 13% — преимущественные герпетобионты, посещающие травостой (например, самки *Pardosa fulvipes*, поднимающиеся на верхушки высоких трав для обогрева коконов). Или же это пауки, занимающие самый нижний, приземный уровень растительности, как *Erigone atra*, раскидывающий свои тенёта над самой землей. С одинаковой частотой встречались как в уловах из герпетобия, так и с растительности обычные в сборах виды — *Bolyphantes alticeps*, *Tenuiphantes alacris*, *T. nigriventris*, *T. tenebricola*, *Hygrolycosa rubrofasciata*, *Pachygnatha listeri* и довольно редкие — *Oedothorax gibbosus*, *Savignya frontata*, *Walckenaeria vigilax*, *Pachygnatha clercki*, *Xysticus audax*, *X. cristatus*.

Максимум эвритопов найден в лесах повышенной влажности — сфагновых сосняках и хвойно-лиственных. Наибольшим количеством стенотопов из числа пауков герпетобия характеризовались ксеротермные лишайниковые сосняки, а минимум их встречен по сильно затененным лесам и открытым моховым болотам. Не следует забывать однако, что все сказанное в этом подразделе относится лишь к данным, полу-

Таблица 20. Количественная характеристика населения пауков герпетобия по категориям встречаемости (количеству занимаемых биотопов)

Критерий	Категории встречаемости									В среднем
	9	8	7	6	5	4	3	2	1	
Количество видов (s)	8	15	10	12	20	20	37	55	78	28,3
герпетобионты (% от s)	100	80	80	59	70	70	56	56	54	69,4
хортобионты (% от s)	0	0	0	8	0	0	26	22	26	9,2
г + х (% от s)	0	20	20	33	30	30	18	22	20	21,4
Доля дневных (% от ОДП)	21,2	16,9	6,9	1,9	4,3	2,9	1,1	2,5	1,7	6,6
Доля ночных (% от ОДП)	24,2	0,8	0,5	1,3	3	2,7	1,1	4,4	2,8	4,5
Доля Lin (% от ОДП)	0	13,7	13,8	50,0	63,3	32,5	72,8	41,1	17,0	33,8
Количество видов Lin	0	6	5	5	10	8	22	27	31	12,7
Доля Lin от s (%)	0	40	50	42	50	40	58	49	36	40,5

Обозначения. (г + х) — виды, обитающие как в герпетобии, так и в хортобии; s — количество видов в категории; ОДП — общая динамическая плотность; Lin — Linyphiidae.

ченным во время отловов почвенными ловушками. Анализ материалов, собранных при помощи комбинированных методов, дает несколько иные результаты в деталях, но основные принципы биотопического распределения видов пауков по биотопам сохраняются.

Некоторые из специфичных для каких-либо биотопов виды при неблагоприятных условиях могут переживать их в совершенно не типичных для себя условиях. Сильно затопленные в мае 1998 г. моховые болота способствовали тому, что такие характерные для этого биотопа виды, как *Pirata piscatorius* и *Pardosa atrata*, вышли в находящиеся по соседству сосняки. То же самое наблюдалось, когда болота в июне чересчур обсыхали из-за отсутствия осадков и жаркой погоды, и быстро бегающие пауки, не находя никакой влаги в толще сфагнума, перемещались под сень леса. Эти виды могут быть встречены также в приграничных заболоченных сосновых мелколесьях по кочкарнику. На широкую экологическую пластичность пауков обращалось внимание при изучении аранеофаун других регионов (Еськов, 1981; Locket, Millidge, 1951; Prószyński, 1976; Simon, 1892).

Соотношение бродячих форм и тенетников. В хортобии лесов содержание бродячих форм пауков ниже, чем в открытых биотопах (табл. 22). Лучшая освещенность открытых и полуоткрытых местообитаний способствует хорошему прогреванию травостоев, что, в свою очередь, привлекает сюда большее количество термозависимых видов.

В нижнем ярусе растительности затененных лесов из свободно живущих форм пауков наиболее обычны выдерживающие сравнительно низкие температуры *Evarcha falcata*, *Pachygnatha listeri*, *Robertus lividus*, *Misumena vatia*. Большая часть видов присутствует в этих биотопах на растительности весной или в раннелетнее время, но иногда эвритоп *Clubiona lutescens* при сильном затенении и похолодании в осенний период вынужден перемещаться для получения дополнительного тепла на растения, где он может греться по солнечным прогалам. В осветленных лесах к этим видам присоединяются другие, с более высоким температурным предпочтением. В хортобии хорошо освещаемых заболоченных сосняков встречаются уже не по одно-

Таблица 21. Биотопическое распределение количеств видов пауков в учетных сборах из герпетобия в зависимости от категории их встречаемости (количества занимаемых биотопов)

Биотоп	Категории встречаемости:																	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	s	г	s	г	s	г	s	г	s	г	s	г	s	г	s	г	s	г
<i>сз</i>	10	6	12	7	16	12	6	3	13	8	9	5	8	7	14	11	8	8
<i>сб</i>	23	10	14	10	10	5	11	9	12	8	10	5	9	7	13	9	8	8
<i>ссф</i>	10	6	15	9	15	10	9	7	11	9	10	6	9	8	15	12	8	8
<i>ел</i>	6	3	8	4	13	7	9	4	12	9	6	2	8	6	13	10	8	8
<i>лл</i>	5	0	7	4	11	5	8	4	10	7	6	3	9	7	13	10	8	8
<i>см</i>	3	1	10	4	12	5	11	6	10	7	9	6	8	4	15	12	8	8
<i>луг</i>	14	7	17	9	14	9	6	6	12	8	6	5	4	4	13	10	8	8
<i>бол</i>	4	4	11	7	12	7	6	6	4	3	5	3	7	6	11	10	8	8
<i>оп, выр</i>	10	5	13	6	12	5	14	11	15	10	11	7	8	6	13	10	8	8
В среднем:	9,4	4,7	11,9	6,7	12,8	7,2	8,9	6,2	11,0	7,7	8,0	4,7	7,8	6,1	13,4	10,4	8,0	8,0
В среднем по хвойным:	12,3	5,0	12,3	7,5	13,5	8,5	8,8	5,8	12,0	8,5	8,8	4,5	8,5	7,0	13,8	10,5	8,0	8,0

Примечание. s — количество видов данной категории встречаемости, г — количество видов герпетобионтов в числе s; остальные обозначения в тексте.

Таблица 22. Содержание (в %) бродячих форм в населении пауков хортобия (х) и герпетобия (г) по биотопам

Ярус	<i>сз</i>	<i>сб</i>	<i>ссф</i>	<i>ел</i>	<i>лл</i>	<i>смл</i>	<i>луг</i>	<i>бол</i>	<i>выр</i>	В среднем
х	24	35	33	21	19	22	35	40	33	29
г	54	56	60	45	39	39	57	68	52	52

Примечание. Обозначения биотопов в тексте.

му представителю семейств, как по лиственным лесам, а по несколько: шесть видов Clubionidae, три Philodromidae, пять Thomisidae и пр.

Долевое участие бродяжек в населении пауков герпетобия наиболее высоко по открытым биотопам и разреженным лесам, в среднем, 60%, тогда как по затененным лесам, в среднем, 41%. Такие диспропорции легко объясняются более высокими энергетическими затратами, требуемыми для успешной охоты, у свободно живущих эвритермных форм, по сравнению с таковыми у стенотермных тенетников. В уловах из эпигейного слоя большая часть бродяжек представлена пауками средних или крупных размеров, тогда как среди тенетников этого уровня обитания преобладают мелкие линифиды, плетущие свои миниатюрные сети в пустотах подстилки, норах грызунов и землероек, кавернах гниющей древесины, в ходах древогрызов и под корой древесного валежа или затягивающих паутиной напочвенные углубления немного ниже их верхнего края. Во всех этих местах суточная динамика температур ровнее, чем над поверхностью почвы. Паучки внутри подстилки все время находятся в укрытиях, одновременно контролируя тенета.

Как установлено (Леме, 1976; Одум, 1986), качественный состав зональных фаун членистоногих животных, в том числе, пауков (Есюнин, 2005; Jedličková, 1988), определяется совокупностью географических абиотических факторов, тогда как их количественные характеристики зависят от структуры и состава растительности. Широтное распределение видов пауков по биотопам в немалой степени связано с зональным температурным фактором. Плотность же их населения корректируется наличием и разнообразием убежищ и морфологических особенностей растительности, необходимых для подвески тенет или размещения прочих построек, а также количеством жертв, агрегированность которых, в свою очередь, определяется степенью освещенности, влажности и физическими особенностями почвенно-подстилочного яруса и растительности.

В общей сложности, структура комплексов и распределение по биотопам пауков хортобия и герпетобия в Приладожье характерны для Средне-Русской равнины и прилегающих регионов Европы, хотя набор доминирующих видов в разных географических точках может сильно различаться (Гаркуша, 1977; Матвеев и др., 1995; Пахоруков и др., 1994; Полянин, Пахоруков, 1990; Узенбаев, 1987, 1990; Целлариус, Шорохов, 1985; Huhta, 1965; Koronen, 1995; Koronen et al., 2001; Niemelä et al., 1994).

Биотопическое распределение видов в изучаемом регионе в целом не выходит за рамки обычных закономерностей, характерных для зоны смешанных лесов, но в то же время включает черты, присущие аранефаунам отдельных биотопов средней тайги. Сходный набор видов в идентичных биотопах указывается для соседнего региона — южной Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985), где в летней фауне обнаружено большое число бродячих пауков и относительно меньшее количество мелких подстилочных линифид. Статус семейства Linyphiidae в локальных фаунах имеет тенденцию к увеличению с юга на север: в степной зоне Европейской России — 19% (Пономарев, 2005), в равнинном Приладожье — 42%, в высокоширотных тундрах — 70% (Марусик, Еськов, 2009). Для северной (Марусик, 1988; Коронен, 1995) и горной (Marusik et al., 2000) тайги также характерно преобладание в фауне пауков герпетобия мелких линифид. В то же время, в локальных фаунах доля семейства Gnaphosidae, в значительной степени зависимого от температуры и влажности (Гунева, 2007) в связи с ночной активностью, уменьшается в направлении с юга на север. Снижение в локальных аранефаунах количества видов ликозид в направлении с юга на север отмечено для Урала (Есюнин, Ефимик, 2000). Однако по данным ряда других авторов (Марусик, 1988, 2007; Марусик, Еськов, 2009; Олигер, 2006; Пономарев, 2005; Коронен, 1995; Marusik, Koronen, 2005), пауки этого семейства, активные в дневное время, а следовательно, менее зависимые от суточных микроклиматических перепадов, чем соразмерные им виды ночного образа жизни, способны поддерживать в зональных фаунах, вплоть до тундр, довольно стабильный статус на уровне 8–11%. В целом, тенденция уменьшения в фаунах пауков количества бродячих форм и увеличения подстилочных тенетников (Linyphiidae) в широтном направлении связывается с влиянием климатического фактора (Josque, 1984), что согласуется с основными правилами экологии (Одум, 1975).

Сезонные группировки населения пауков по биотопам и ярусам обитания носят ярко выраженный самостоятельный характер, отличаясь не только видовым составом, но и количественной структурой. Существование в сезонной динамике населения пауков поздневесеннего, летнего и осеннего аспектов отмечено также для

фауны пауков в Приамурье (Триликаускас, 2008). К сожалению, в подавляющем большинстве прочих работ по экологии пауков сезонность и связанные с ней изменения фауны не рассматриваются. Сведения чаще всего ограничиваются освещением одногодичных или двухлетних результатов, полученных в разные периоды летнего времени. Поэтому, несмотря на довольно большое количество работ экологического направления, появившихся в печати в последние два десятилетия, многолетнего сравнительного материала, охватывающего весь теплый период времени, с анализом сезонной фаунистики — нет.

Распределение пауков по ярусам не случайно. Практически нигде не наблюдается достаточной степени сходства фаун разных ярусов.

Сравнение полученных данных с таковыми из других регионов Европы свидетельствует о том, что экологическая емкость рассмотренных ярусов обитания по большинству биотопов одинакова на обширных территориях, обнаруживая очень близкое богатство аранефаун.

Некоторые виды способны поддерживать близкий по величине статус в комплексах пауков сходных биотопов, но в разных, далеко отстоящих территориально точках ареала. Сравнивая данные из Приладожья с аналогичными из других регионов, можно отметить равную относительную численность в летне-осеннее время для *Helophora insignis* в лесах Южного Урала (Полянин, Пахоруков, 1990): в березниках 27,5%, а по соснякам с участием лиственных пород — около 52% общей плотности. В комплексах пауков герпетобия ельников средней Финляндии (Коронен, 1999) раннелетний статус *Agyneta subtilis* так же, как в Приладожье, около 5%, а *Macrargus rufus* — около 4%. Близкий статус поддерживают в комплексах пауков моховых болот Южной Финляндии (Коронен, 2002) и Приладожья *Pirata uliginosus*, *Arctosa alpigena*, *Trochosa spinipalpis*, *Bathyphantes gracilis*.

Аранефауна Приладожья носит черты, характерные для биома южной тайги, что согласуется с расположением региона исследований в соответствующей растительной зоне (Ярмишко, 1995; Ahti et al., 1968). Климатические и ландшафтные изменения, произошедшие в последнее столетие под влиянием антропогенного фактора (вырубка коренных лесов на обширных территориях, образование водохранилищ, осушение моховых болот), привели к искусственной модификации флоры и связанной с ней фауны, придав им черты, характерные для среднетаежного биома (Исаченко, 1995). Кроме того, в данной местности со времен оледенения сохранились очаги арктоальпийского и гипоарктического представительства (Цвелев, 2000; Ярмишко, 1995): сообщества морошки, мелкоплодной клюквы, вороники, карликовой березки, вереска с найденными здесь видами пауков мохового яруса *Aphileta misera*, *Arctosa alpigena*, *Clubiona norvegica*, *Gnaphosa lapponum*, *G. nigerrima*, *Maro minutus*, *Micaria tripunctata*, *Robertus scoticus*. В то же время, нахождение близ северных границ полосы современной хвойно-широколиственной флоры в виде остаточных очагов мезофитных широколиственных элементов (Курнаев, 1968; Олигер и др., 2001) — в подросте это липа, клен, калина, в травостое — печеночница, воронец, марьянник дубравный и пр. — объясняет нахождение в фауне пауков некоторых гигрофитно-неморальных видов, обитающих преимущественно в растительном ярусе: *Anyphaena accentuata*, *Agyneta innotabilis*, *Cheiracanthium oncognathum*, *Floronia bucculenta*, *Neriene furtiva*, *Sitticus rupicola*, *Xysticus lanio*.

Действительно стенотопные виды можно найти только в биотопах с резко отличающимися от других условиями — на открытых моховых болотах: *Pardosa atrata*, *Aractosa alpigena*.

В целом, населения пауков сфагновых биотопов (торфяных болот и окружающих их криволесных сосняков) отличаются сравнительно меньшим присутствием мелких форм, что соответствует более стабильному их состоянию, по сравнению с незаболоченными биотопами. Повышенное содержание в сообществах крупных форм с большой продолжительностью жизни и сравнительно низкой скоростью размножения отражает близость биоценоза к климаксу (Риклефс, 1977), т. е., к достижению длительного равновесного состояния. Рассматриваемые фауны пауков всех лесных биотопов, где преобладают мелкие формы, соответствуют разным стадиям сукцессионного развития, далекого от климаксного состояния. В то же время для сфагновых болот, облик которых в изучавшемся регионе, судя по толщине торфяного слоя, не меняется тысячами лет, в фауне населяющих их моховый слой пауков присутствует относительно большее количество крупных видов. Это *Dolomedes fimbriatus*, три вида *Trochosa*, самый крупный из видов своего рода *Pirata piscatorius*, два вида *Arctosa* и два *Alopecosa*, *Agroeca brunnea*, три вида *Gnaphosa*, а также *Clubiona norvegica*, *Pachygnatha listeri*. В целом их доля в моховых комплексах болот 23% от общего количества видов, тогда как в прочих изучавшихся биотопах на долю этих же или некоторых других видов пауков герпетобия сравнительно крупных размеров приходится 19% в сфагновых сосняках и от 11 до 16% (в среднем, около 12%) в других биотопах.

В герпетобии наиболее высока плотность популяций эвритопных видов, представленных пауками-бродяжками со средними размерами тела. Бродячим формам пауков присуща, в целом, более широкая экологическая пластичность, чем видам с хорошо выраженной привязанностью к определенному месту. При наступлении неблагоприятных погодных условий даже узкоспецифичные в выборе постоянного биотопа обитания бродячие виды демонстрируют хорошо выраженную экологическую валентность, способствующую выживанию популяций.

В фауне пауков герпетобия в целом относительное количество бродячих форм почти вдвое выше, чем в растительном ярусе. Население герпетобия, в среднем по всем биотопам, включает практически равные количества видов бродячих пауков и тенетников, что также является особенностью пограничного положения района исследований между зонами северного и умеренного климата (Жоске, 1984).

Глава 5

ЗИМНЯЯ ФАУНА

Собранный зимой материал, проясняя фенологию жизненных циклов активных в это время видов, дополняет представление о стратегии их выживания и взаимоотношениях в сообществах животных такой малоблагоприятной для жизни большинства беспозвоночных экологической ниши, как поверхность снегового покрова. Занимая ее, активные зимой пауки играют в сообществах вполне определенную роль, участвуя в пищевых цепях как хищники и как объекты питания для других хищников.

До настоящего времени изучению зимних сообществ беспозвоночных и насекомоядных позвоночных, встречающихся под снегом и на поверхности снежного покрова, уделялось недостаточно внимания. Отдельные работы (Broen, Moritz, 1963; Schaefer, 1977; Aitchison, 1978, 1984-a; Huhta, Viramo, 1979; Koronen, 1989) посвящены определению видового состава, структуры разных компонентов, биологии и оценки физиологических приспособлений организмов пауков к активной деятельности в условиях низких температур. Зимнеактивная мезофауна включает как животных, развивающихся на детрите или грибнице — Oligochaeta, Collembola, Diptera, так и специализирующихся на питании ими хищников, к которым, в частности, относятся пауки, и паразитов (Коронен, 1987; Криволицкий, Рубцова, 1987; Коронен, 1989). Кроме того, толща снежного покрывала, так же как и слои подстилки под снегом, тщательно инспектируются землеройками, иногда выходящими и на поверхность снега (Межжерин, 1958; Формозов, 1976). Насекомоядные птицы, разыскивая зимующих в заснеженных ветвях елей и сосен пауков, вынуждают часть потревоженных животных спасаться, падая на снег. Некоторые авторы (Tretzel, 1954; Broen, Moritz, 1963; Buche, 1966; Schaefer, 1977) выделяют целую группу зимнеактивных таксонов пауков, а отдельные виды встречены во взрослом состоянии только в зимнее время (Олигер, 2003; Hågvar, 1973). В литературе имеются сведения о зимнем питании пауков различных таксонов при пониженных температурах в надснежном пространстве (Gunnarsson, 1985; Hågvar, 1973). На активное обитание на снегу массовых количеств личинок паука *Pityohyphantes phrygianus* указывается для острова Твярминне в Финском заливе (Palmgren, 1972). Современная отечественная литература ограничивается сведениями о зимней активности пауков на востоке Ленинградской области (Олигер, 2003). Более ранняя информация касается перечисления тридцати видов из окрестностей Ленинграда (Харитонов, 1928) и сорока шести видов, обнаруженных в начале XX века близ Москвы (Грезе, 1915).

Ниже рассматриваются видовой состав, численность и фенология видов, а также структура популяций современной зимнеактивной надснежной фауны пауков в районе наблюдений. Определена зависимость численности пауков на поверхности

снежного покрова от погодных условий. Всего отловлено 1287 экземпляров 105 таксонов, принадлежащих 68 родам из 18 семейств (табл. 23). К многочисленным отнесены виды, количество которых в зимних сборах превысило 20 экз., к обычным — 3–20 экз., к редким — 1–2 экз. Идентифицировано 88 видов из 17 семейств. Пауки из 17 родов встречены только на личиночных стадиях.

Более двух третей общего количества пойманных на снегу особей приходится на долю неполовозрелых пауков, среди которых доминируют представители *Clubiona* — 17%, *Pityohyphantes* — 13% и *Pirata* — 12%. Чаще всего отлавливался *Pityohyphantes phrygianus*, на долю взрослых и личиночных форм которого падает 21% общего количества отловленных пауков. Наиболее полно в сборах представлено сем. *Linyphiidae* — 61% всех определенных до вида таксонов.

Максимум количества таксонов (табл. 23), как и количества отловленных особей (рис. 16), приходится на начало зимы — ноябрь. В декабре поймано в три раза, а в январе — в десять раз меньше особей, чем в ноябре. В феврале, несмотря на нередкие в этом месяце оттепели, пауки на снегу, практически, не встречались, хотя коллемболы — основной объект их питания — давали иногда вспышки численности. К концу снежного периода численность пауков на поверхности сугробов начинала расти, достигая в апреле январского уровня. Затем пауки встречались по первым проталинам в лесах.

Среди взрослых особей преобладают самки, но для пяти наиболее многочисленных в сборах видов (табл. 24) соотношение полов примерно равное. Имаго *Pityohyphantes phrygianus* составили 27% общего числа половозрелых форм пауков в сборах, *Clubiona subsultans* — 19%, *Helophora insignis* — 9%, *Tenuiphantes cristatus* — 7%.

Таблица 23. Пауки, пойманные на снегу в зимне-весеннее время в юго-восточном Приладожье

Название таксона	Количество экз.				Месяц сбора					
	N	M	F	<i>j</i>	XI	XII	I	II	III	IV
<i>Cicurina cicurea</i> ¹²³⁴	11	4	5	2	+	+		+	+	
<i>Tegenaria domestica</i>	1			1		+				
<i>Anypaena accentuata</i> ⁴	15			15	+	+	+			
<i>Araneus</i> spp.	9			9	+					
<i>Araniella</i> spp.	3			3	+					
<i>Cercidia prominens</i> ²	2			2	+					
<i>Gibbaranea</i> sp.	1			1	+					
<i>Larinioides patagiatus</i>	1	1				+				
<i>Clubiona germanica</i> ³	1		1		+					
<i>C. lutescens</i> ⁴	6	2	2	2			+			+
<i>C. stagnatilis</i> ¹²	1	1				+				
<i>C. subsultans</i> ¹²³⁴	63	17	46		+					
<i>Clubiona</i> spp.	189			189	+	+	+			
<i>Dictyna</i> sp.	2			2	+					
<i>Haplodrassus soerenseni</i> ²	1		1		+					
<i>Haplodrassus</i> spp.	6			6	+	+				
<i>Zelotes</i> spp.	25			25	+					
<i>Cryphoea silvicola</i> ¹	1		1				+			

Название таксона	Количество экз.				Месяц сбора					
	N	M	F	<i>j</i>	XI	XII	I	II	III	IV
<i>Hahnia pusilla</i>	20	8	12							+
<i>Anguliphantes angulipalpis</i> ²	1		1							1
<i>Aphileta misera</i> ²	1		1		+					
<i>Araeoncus crassiceps</i> ⁴	1	1								+
<i>Bathyphantes nigrinus</i> ¹²⁴	1	1				+				
<i>Bolyphantes alticeps</i> ²³⁴	1		1		+					
<i>B. index</i> ¹²³	2	2							+	
<i>B. luteolus</i> ²⁴	1		1		+					
<i>Centromerita bicolor</i> ¹²³⁴	5	3	2			+	+			
<i>C. concinna</i> ¹²	1	1			+					
<i>Centromerus arcanus</i> ³	21	7	14		+					+
<i>C. incilium</i> ¹²	1	1							+	
<i>C. sylvaticus</i> ¹²⁴	2	1	1		+					+
<i>Ceratinella brevis</i>	4	1	3							+
<i>Dicymbium nigrum</i> ¹²	1		1		+					
<i>D. tibiale</i> ²	1	1								+
<i>Diplocentria bidentata</i> ²	6	2	4							+
<i>Diplocephalus latifrons</i> ⁴	1		1							+
<i>Diplostyla concolor</i> ¹²⁴	2	2			+					+
<i>Erigonella hiemalis</i> ²	1	1								+
<i>E. ignobilis</i>	3	2	1							+
<i>Helophora insignis</i> ¹²³⁴⁵	29	6	23		+	+				
<i>Hypselistes jacksoni</i> ²	1		1							+
<i>Kaestneria pullata</i>	1	1				+				
<i>Lephyphantes</i> sp.	1			1	+					
<i>Linyphiidae</i> spp.	11			11	+					
<i>Megalephyphantes nebulosus</i>	2	1	1					+		+
<i>Macrargus boreus</i> ¹²	2	1	1				+			+
<i>M. carpenteri</i> ²	1		1							+
<i>M. multesismus</i> ²	2		2		+					
<i>M. rufus</i> ²³⁵	14	8	6		+					+
<i>Maso sundevalli</i> ²	1		1							+
<i>Megalephyphantes collinus</i> ⁴	2	2								+
<i>Micrargus herbigradus</i> ²	8	3	5		+					+
<i>Microlinyphia pusilla</i> ¹²	1			1			+			
<i>Microneta viaria</i> ²	6	2	4		+					+
<i>Minyriolus pusillus</i>	1		1							+
<i>Neriere clathrata</i> ¹²³⁴	4	3		1	+	+	+			
<i>N. peltata</i> ³	21	1		20	+	+			+	
<i>Neriere</i> spp.	9			9	+					
<i>Oedothorax retusus</i> ²⁴⁵	1	1			+					

Название таксона	Количество экз.				Месяц сбора					
	N	M	F	<i>j</i>	XI	XII	I	II	III	IV
<i>Oryphantes angulatus</i> ²	6	1	5		+	+				+
<i>Palliduphantes alutacius</i>	2	1	1							+
<i>Pityohyphantes phrygianus</i> ¹²³⁴	244	15	76	153	+	+	+		+	
<i>Porrhomma pallidum</i> ²	4		4							+
<i>Scotinotylus evansi</i> ²	4	4			+					
<i>Tallusia experta</i> ¹²³⁴	18	15	3		+	+			+	+
<i>Tapinocyba pallens</i> ⁵	2	1	1							+
<i>Tenuiphantes cristatus</i> ¹²³⁴	29	25	4		+	+	+		+	+
<i>T. mengei</i> ²	1		1		+					
<i>T. tenebricola</i> ²⁴	4		4		+					+
<i>Walckenaeria antica</i> ²	1	1								+
<i>W. cucullata</i> ²	2		2							+
<i>W. dysderoides</i>	1	1								+
<i>W. nudipalpis</i> ²³⁴	10	10			+		+			
<i>W. unicornis</i> ³	1	1								+
<i>Agroeca brunnea</i> ¹²³	3	1		2	+					
<i>Alopecosa</i> spp.	2			2	+					+
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> ³	1		1			+				
<i>Pardosa</i> spp.	32			32	+	+				+
<i>Pirata piraticus</i>	2		2			+				
<i>P. uliginosus</i> ¹²	2		1	1			+		+	
<i>Pirata</i> spp.	138			138	+	+	+		+	+
<i>Trochosa terricola</i>	1	1								+
<i>Ero furcata</i>	1			1		+				
<i>Philodromus cespitum</i>	10			10	+					
<i>Philodromus</i> spp.	42			42	+	+	+		+	+
<i>Tibellus oblongus</i> ²	1			1	+					
<i>Dolomedes fimbriatus</i> ³	2			2						+
<i>Evarcha arcuata</i>	2	1	1				+			+
<i>Sitticus terebratus</i>	1	1					+			
<i>Synageles venator</i>	1		1							+
<i>Metellina mengei</i>	3	3				+				+
<i>M. merianae</i>	3	1		2	+					
<i>Metellina</i> spp.	76			76	+	+	+			
<i>Pachygnatha clercki</i> ¹²⁴	13	4	8	1	+	+				
<i>Pachygnatha degeeri</i>	2	1		1	+	+				
<i>Pachygnatha</i> spp.	2			2	+					
<i>Tetragnatha dearmata</i> ¹²	2		1	1	+		+			
<i>T. obtusa</i> ³	23		1	22	+	+				
<i>Tetragnatha</i> spp.	36			36	+	+				
<i>Crustulina guttata</i>	1	1								+

Название таксона	Количество экз.				Месяц сбора					
	N	M	F	<i>j</i>	XI	XII	I	II	III	IV
<i>Robertus lividus</i> ²	5	1	4		+	+				+
<i>Steatoda bipunctata</i> ⁴	3		1	2						+
<i>Theridion bimaculatum</i>	1	1								+
<i>Theridion</i> spp.	5			5	+					
<i>Xysticus</i> spp.	6			6	+		+			
<i>Zora armillata</i>	4	3	1		+					+
<i>Z. spinimana</i> ²	4		2	2	+					+
Всего:	1293	182	270	841						
в %:	100	14	21	65						

Примечание. F — самки, M — самцы, *j* — неполовозрелые пауки, N — общее количество особей. Знаком ¹ помечены виды, найденные также зимой в Западной Европе (Malicky, 1972; Růžička et al., 1991; Sudd, 1972; Thaler, Steiner, 1975; Thaler, Flatz, 1980); ² — то же — в Финляндии (Huhta, Viramo, 1979); ³ — то же — в Ленинградской губернии (Харитонов, 1928); ⁴ — то же — в окрестностях Москвы (Грезе, 1915 и сборы автора); ⁵ — то же в Латвии (Штернбергс, 1979).

Структура взрослой части зимних популяций наиболее многочисленных в сборах видов пауков показана в табл. 24. Единичными экземплярами самцов или самок (примерно по 50% случаев) представлено двадцать семь видов, двумя–четырьмя экземплярами — четырнадцать. Из этих последних у *Bolyphantes index*, *Diplostyla concolor*, *Microneta viaria*, *Metellina mengei*, *Neriere clathrata*, *Scotinotylus evansi* встречены только самцы, у *Macrargus multesismus*, *Pirata piraticus*, *Robertus lividus*, *Zora spinimana* — только самки, а у *Centromerita bicolor*, *Bathyphantes nigrinus*, *Evarcha arcuata*, *Megalephyphantes nebulosus* — в сборах присутствуют оба пола.

Таблица 24. Соотношение полов у имаго пауков, наиболее многочисленных в зимних сборах

Вид	Всего экз.	Количество самцов, %
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>	91	16
<i>Clubiona subsultans</i>	63	27
<i>Helophora insignis</i>	29	21
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	27	85
<i>Centromerus arcanus</i>	21	33
<i>Hahnia pusilla</i>	20	40
<i>Tallusia experta</i>	18	57
<i>Macrargus rufus</i>	14	83
<i>Pachygnatha clercki</i>	12	33
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	10	100

Имаго *Bolyphantes index*, *Centromerita concinna*, *Megalephyphantes nebulosus*, *Macrargus boreus* встречены только на снегу, а в теплое время года в изучаемом регионе не найдены. У *Clubiona subsultans* и *Pityohyphantes phrygianus* пик численности

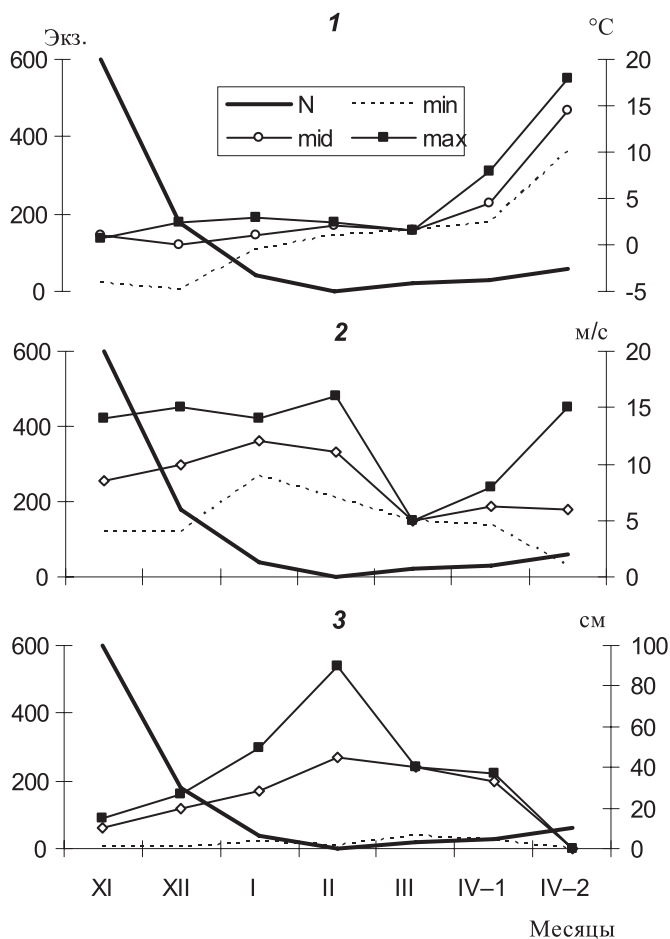


Рис. 16. Изменения общего количества пойманных пауков (N) и метеохарактеристик снежного периода в дни отловов:

1 — температуры воздуха, 2 — скорость ветра, 3 — глубина снегового покрова; min — минимальные, mid — средние, max — максимальные значения; апрель разделен на два периода: IV-1 — со сплошным снежным покровом, IV-2 — с островками снега в лесу.

взрослых форм приходится на зимние месяцы. Самцы *Scotinotylus evansi*, *Tallusia experta*, *Walckenaeria nudipalpis* наиболее активны в ноябре, *Tenuiphantes cristatus* — в марте, а самки этих видов так же, как и большинство взрослых особей остальных отловленных на снегу пауков Приладожья, наиболее активны в теплое время года. При этом самцы бывают стенохронны или дихронны, а самки эврихронны.

Среди многочисленных таксонов преобладают хортобионты (табл. 25). В целом же половина общего набора видов приходится на долю пауков герпетобия. Эврибионтных таксонов пауков на снегу встречено в три-четыре раза меньше, чем других. В количественном плане соотношения были другими: число особей хортобионтов в уловах, с учетом неполовозрелых пауков, в три раза превышало таковое герпетобионтов. При этом первые отлавливались преимущественно в начале зимы, а к фев-

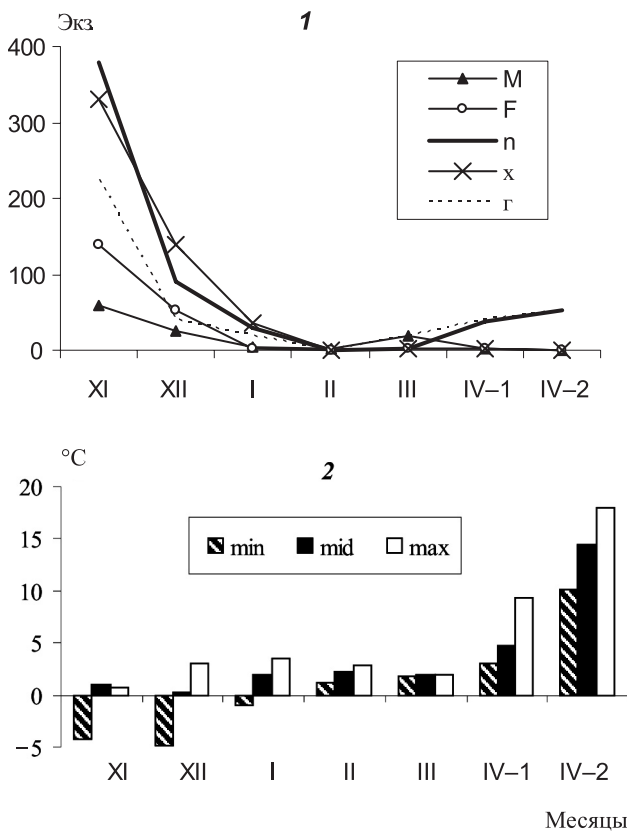


Рис. 17. Изменения количества отловленных особей пауков (1) и температуры почвы (2) по месяцам в течение зимы:

r — герпетобионты; x — хортобионты, M — самцы, F — самки, n — неполовозрелые особи; остальные обозначения как на рис. 16.

ралю практически исчезали, тогда как вторые, снижая активность в середине зимы, снова появлялись на поверхности снега весной (рис. 17).

Превалирование самок в сборах у большинства многочисленных видов указывает на благополучное состояние их популяций. Однако присутствие в коллекционном материале у некоторых видов большего числа самцов, чем самок, еще не свидетельствует о неблагополучии популяции, так как может быть связано с различиями в биологии полов.

Средняя температура воздуха, при которой на снежном покрывале обнаруживались пауки — около $0,5^{\circ}\text{C}$ (от $-4,8^{\circ}$ до $+5,8^{\circ}$). В южной Канаде (Aitchison, 1978) определен нижний порог активности для пауков разных семейств, оказавшийся гораздо ниже нуля: для Clubionidae он равен $-6,8^{\circ}\text{C}$, для Lycosidae $-6,2^{\circ}$, для Microphantinae -8° .

В начале зимы минимальный температурный предел, при котором на поверхности снежного покрывала попадались активные пауки, был ниже, чем в другое время

Таблица 25. Распределение по группам обилия пространственных комплексов взрослой части населения пауков (в процентах от S)

Пространственный комплекс	Группа обилия			Среднее значение
	Многочисленные	Обычные	Редкие	
Герпетобионты	33	52	67	51
Хортобионты	47	36	26	36
Эврибионты	20	12	7	13
Всего:	100	100	100	100

(рис. 16). Наиболее часто пауки на снегу встречались в первые зимние месяцы при небольшой высоте снежного покрова, не превышавшей 20 см, и малом промерзании верхнего слоя почвы. В дальнейшем встречи были лишь во время сильных оттепелей, когда температура на поверхности почвы под сугробами также поднималась выше нуля. Обилие воды при подтаивании снега у поверхности земли видимо и вызывало появление пауков на поверхности по небольшим проталинкам на кочках, в пучках травы, вокруг стволов деревьев и кустарников, по валежнику и пр. На подтаивание снега, примыкающего к поверхности земли, как на причину активности паучков, указывается для Канады (Aitchison, 1978). Кроме того, часть пауков растительного яруса, укрывавшаяся в ветвях деревьев или пучках травы, при плюсовой температуре становилась активной и также посещала поверхность снежного покрывала. Такая же периодичность отмечена ранее в Московской области (Грезе, 1915) и в Финляндии (Huhta, Viramo, 1979), где встречаемость пауков постепенно снижалась со времени установления снежного покрова в начале зимы до его схода весной, так что в марте были встречены только отдельные особи *Tenuiphantes cristatus*. Но активность пауков под снегом, напротив, повышалась преимущественно в марте (Коронен, 1989).

Общее количество отловленных пауков мало связано с температурным режимом воздуха, в пределах возможности для движения холоднокровных организмов ($r = -0,42 \pm 0,16$; $P = 0,05$ для температурного интервала $\pm 5^\circ\text{C}$). Прямой зависимости количества пауков на снегу от глубины снежного покрова и силы ветра не обнаружено. При этом для хортобионтов достоверная корреляция наблюдалась только с температурными изменениями ($r = -0,52 \pm 0,14$; $P < 0,01$), а количество герпетобионтов на снегу не коррелировало ни с одним из этих показателей.

Несмотря на имеющиеся в литературе сведения по зимне-активной фауне пауков из разных мест Европы (Malicky, 1972; Balkenhol, Zucchi, 1989 и др.) и Северной Америки (Aitchison, 1978, 1981, 1984-b, 1986, 1989), сравнение их с обсуждаемыми здесь данными затруднено из-за применения различных методик сбора материала. Упомянутые авторы собирали пауков преимущественно из-под снега при помощи почвенных ловушек. Однако верхние слои субстрата под снежным покрывалом — гораздо более пригодная для жизни ниша, чем не защищенная, лишенная укрытий поверхность снега, где фауна обеднена. Хороший сравнительный материал имеется из Финляндии (Huhta, Viramo, 1979), где с поверхности снега вручную собрано 102 таксона пауков. При этом 36 видов оказались общими с полученным мной списком. Кроме того, на апрельских проталинах хвойно-лиственного леса в Приладожье было активно еще несколько видов пауков, нахождение которых на снегу другими авторами (Грезе, 1915; Huhta, Viramo, 1979) отмечено для первой половины зимы.

В ленинградском списке (Харитонов, 1928) 20 видов совпадают с приладожскими. Всего общими в перечне таблицы 23 и аналогичных списках из других мест Европы оказалось 64 вида зимнеактивных пауков, что составляет 73% от общего числа идентифицированных до вида таксонов зимней аранефауны Приладожья.

Отмеченные мной только на снегу и не встречавшиеся в теплый сезон *Bolyphantes index* и *Macrargus boreus* обнаружены зимой и другими авторами. Нахождение отдельных экземпляров самцов *M. boreus* на снегу в ноябре и начале апреля указано для Карелии (Palmgren, 1975), а по биологии питания и размножения *Bolyphantes index* имеются зимние наблюдения в Финляндии (Hågvar, 1973). Последний вид доминировал поздней зимой на снежном покрове в субарктическом горном березняке (Копонен, 1987).

Взрослые самцы *Cicurina cicurea*, *Centromerus incilium*, *Dicymbium nigrum* во время других сборов в Приладожье встречены только весной, а самки попадались обычно и в начале лета (Олигер, 1995). Единичные особи *Clubiona subsultans* отлавливались в течение всех теплых месяцев. Но массовое появление имаго этого вида приходится на ноябрь (Олигер, 1996), когда повсюду уже лежит снег. У *Tenuiphantes cristatus* отмечена копуляция на сетях, затягивающих кроличьи следы в снегу (Buchar, 1968). В Приладожье взрослые самцы *T. cristatus* и *Tallusia experta* обнаруживались весной и осенью, преимущественно, по снегу. Остальные виды (более половины из числа тех, чьи имаго найдены на снегу) имеют широкий временной диапазон активности для обоих полов — с ранней весны до поздней осени, с пиком численности в первую половину лета или осень.

Зимняя активность личинок пауков свидетельствует о том, что для завершения полного цикла развития многим из них оказалось недостаточно теплого времени года. При этом у личиночных особей затягивается период осенней активности, паучки остаются с наступлением холодов в поверхностных слоях подстилки, на кочках, в высокотравье или на ветвях кустов и деревьев, используя всюду временные укрытия. Такие убежища быстро прогреваются в оттепели, и молодежь пауков с легкостью их покидает или использует вновь. Пауки, скрывающиеся на зиму в более прочных укрытиях, как например *Larinioides cornutus*, прячущийся даже в полых стеблях растений (Kirchner, 1965), на снегу практически не встречались.

В январе, когда еще нет проталин вокруг стволов деревьев, на снежном покрывале обнаружено 15 таксонов пауков, 12 из которых типичные обитатели травянисто-кустарничкового яруса растительности. Бывает, что во время длительных февральских оттепелей дожди съедают до 30% толщины снегового покрова, а вокруг стволов деревьев образуются кольцевые проталины до поверхности земли. Однако увеличения количества пауков на снегу в феврале не наблюдалось. В это время в районе исследований встречены только отдельные экземпляры *Megalepthyphantes nebulosus* и *Cicurina cicurea*. К концу апреля в лесу остаются обычно лишь островки снега, а дневные температуры поднимаются до 10–18 градусов. В это время на снегу между плешинками оттаявшей земли отлавливались в основном личинки из рода *Pirata*.

В целом, зимние группировки пауков на снегу носили неустойчивый характер: основу численности составляли неполовозрелые особи. Как показали специальные исследования (Росолимо, Марусик, 1989), пауки лучше переживают похолодания на личиночных стадиях, чем на взрослых. Особи, попадавшие на поверхность снега с трав, ветвей деревьев и прочих надземных укрытий, занимали в среднем около одной третьей части в сборах.

Финские исследователи (Huhta, Viramo, 1979) полагают, что все пауки попадают

на снег случайно при перемещениях в поисках укрытия, когда у поверхности земли подтаивает снег, или особи, случайно упавшие с кустов и деревьев. Однако использование кормовой базы на поверхности снега, состоящей из пауков, коллембол или мелких двукрылых, на фоне отсутствия большинства массовых в другое время года более крупных хищников, позволяет отдельным видам пауков сместить фазу размножения именно на это время. Согласно с данными по другим регионам (Грезе, 1915; Копонен, 1987; Харитонов, 1928; Broen, Moritz, 1963; Buche, 1966; Malicky, 1972; Schaefer, 1977; Toft, 1979; Tretzel, 1954), можно выделить группу видов, для которой характерна зимняя активность на обширных территориях. Это *Bolyphantes index*, *Centromerita bicolor*, *Centromeris incilium*, *C. sylvaticus*, *Cicurina cicurea*, *Macrargus boreus*, *M. multesismus*, *M. rufus*, *Clubiona subsultans*, *Drepanotylus uncatu* (этот вид в зимних сборах из Приладожья не фигурирует), *Helophora insignis*, *Megalephthiphantes nebulosus*, *Pachygnatha clercki*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Tenuiphantes cristatus*, *Robertus lividus*, *Tallusia experta*, *Walckenaeria nudipalpis*. Разовый сбор пауков с поверхности снега в окрестностях станции Луговой Мытищенского района Московской области 3.01.98 при температуре воздуха -2°C также принес типичные для зимней фауны виды: *Cicurina cicurea*, *Clubiona phragmitis*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Tenuiphantes cristatus*, *Walckenaeria obtusa*, неполовозрелые *Pirata* и *Anyphaena*. Возможно, подснежно-активная фауна на поверхности почвы гораздо многочисленней и разнообразней.

Степень качественного сходства зимне-активных фаун пауков Приладожья и близлежащих регионов вполне достаточна: для окрестностей Петербурга $Ics = 0,45$, для Финляндии — $0,52$, но для Московской обл. не слишком высока — $0,40$.

Из видов, общих по сборам из Приладожья и трех-четырех других мест Европы (табл. 23), с преобладающей зимней активностью можно считать *Bolyphantes index*, *Centromerita bicolor*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Tallusia experta*, *Tenuiphantes cristatus*, *Walckenaeria nudipalpis*, *Cicurina cicurea*, *Clubiona subsultans*. Такие виды, как *Helophora insignis*, *Bolyphantes alticeps* в изучаемом регионе встречались чаще в начале осени, в августе–сентябре, чем в зимнее время. Для *Bathyphantes nigrinus* пик встреч обоих полов наступал в июне, а *Agroeca brunnea* и *Pachygnatha clercki* имели два пика активности, хорошо выраженные в мае–июне и в августе–сентябре.

Некоторые из видов, которые оттаивались по снегу в Финляндии, в Приладожье не обладают ярко выраженной зимней активностью. *Macrargus rufus* на снегу отмечен только в ноябре. В прочих сборах этого вида 88% самцов и 34% самок пойманы в мае, когда снега уже нет. *Macrargus carpenteri* найден в апреле–мае. Все встречи *Centromeris incilium* весенние, а наиболее активен этот вид в мае. У *Centromeris sylvaticus* хорошо выражена осенняя активность.

Возможно, весной при подтаивании снега у поверхности почвы повышается активность пауков-герпетобионтов под снегом. На это имеются указания в литературе для юга Канады (Aitchison, 1978). Что касается дендробионтов, то паутинки уцелевших в ветвях деревьев неполовозрелых паучков становятся заметны с первых теплых дней апреля, когда дневные температуры воздуха поднимаются в солнечную погоду до $+10^{\circ}\text{C}$, а в лесу образуются проталины.

В списке зимнеактивных пауков Приладожья на долю широко распространенных голарктов и палеарктов приходится около половины видов, 23% видов найдены только в Европе и 22% — в Европе и Сибири. Виды западно-центрально-палеарктического ареала составляют около 3,5%. Один вид космополит. Только два вида относятся к типичным представителям высоких широт: *Aphileta misera*, встреча-

ющийся круглогодично (Palmgren, 1975), и *Bolyphantes index*, активный только в предзимнее или снежное время года.

Подводя итоги

Таким образом, зимнюю встречаемость целого ряда видов пауков на поверхности снега в исследованных регионах не следует считать явлением пассивным. Об этом свидетельствует значительная идентичность зимнеактивной фауны пауков в различных, далеко отстоящих друг от друга регионах. Такие виды, как *Dicymbium tibiale*, *Macrargus carpenteri*, *Oryphantes angulatus*, *Walckenaeria cucullata*, встречающиеся в Приладожье на первых апрельских проталинках и далее — в теплое время года, в условиях северной Финляндии активны и в зимние месяцы.

Большинство зимнеактивных видов широко распространены, с выгодой используя для размножения и развития молоди не только теплые летние месяцы, но и холодное время года. По-видимому, именно эврихронность позволяет им поддерживать достаточную для существования популяций численность на обширных территориях. При неблагоприятных погодных условиях одного из сезонов года активная жизнь проходит в другой. Этим приемом стратегии выживания пользуются не только типичные северные виды, но и виды более южного основного распространения — *Anyphaena accentuata*, *Neriere peltata*, что способствует их проникновению и выживанию в местностях с длительным воздействием отрицательных температур.

На фоне почти полного отсутствия других соразмерных хищников, зимнеактивные пауки заняли дополнительную экологическую нишу на поверхности снежного покрова. Избегая хищничества землероек, действующих под снегом и внутри его толщи, некоторые виды пауков регулярно выходят на поверхность, где могут быть съедены лишь немногочисленной в это время года большой синицей *Parus maior* L., тогда как другие виды зимующих в наших широтах насекомоядных птиц на поверхность напочвенного снежного покрывала никогда не опускаются, предпочитая охотиться в ветвях деревьев и кустарников. Несомненно, какие-то виды пауков активны во время оттепелей в заснеженных кронах или на стволах деревьев. Активная зимовка молоди *Philodromus* и имаго *Pityohyphantes phrygianus* в кронах елей, где эти пауки охотятся на других пауков, отмечена в Швеции (Gunnarsson, 1985). Разновозрастные формы *Philodromus fuscomarginatus* найдены в активном состоянии зимой на стволах сосен в окрестностях Москвы (Перелешина, 1928).

Таким образом, видами типичной зимней активности следует считать: *Bolyphantes index*, *Centromerus incilium*, *C. sylvaticus*, *Macrargus boreus*, *M. multisismus*, *Cicurina cicurea*, *Clubiona subsultans*, а с преобладающей зимней активностью — *Centromerita bicolor*, *Drepanotylus uncatus*, *Macrargus rufus*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Scotinotylus evansi*, *Tallusia experta*, *Tenuiphantes cristatus*, *Walckenaeria nudipalpis*, с осенне-зимним фенотипом — *Helophora insignis*, с зимне-весенним — *Centromerus arcanus*, *Erigonella hiemalis*, с осенне-зимне-весенним фенотипом — *Oryphantes angulatus*, *Pachygnatha clercki*, *Porrhomma pallidum*, *Robertus lividus*. Возможно, что нахождение некоторых из них на поверхности снежного покрывала — случайно, поскольку пауки предпочитают обитать под толщей снега.

Часть из найденных на снегу видов обладает фенотипом широкого спектра, когда оба пола эврихронны, встречаясь с ранней весны по первую половину зимы: *Neriere clathrata*, *Oedothorax retusus* и др. В последнем случае возможно наличие двух фенопопуляций или двух генераций в год, поскольку у таких видов наблю-

дается значительное снижение численности в середине лета, особенно выраженное у самцов. Дополнительное зимнее питание молоди, не успевшей набрать в теплое время года достаточного количества энергии, способствует выживанию популяций в мало подходящем климатическом поясе.

Глава 6

ЗАВИСИМЫЕ ОТ ЧИСЛЕННОСТИ СТРУКТУРНЫЕ ГРУППИРОВКИ В НАСЕЛЕНИИ ПАУКОВ

ТРЕНДЫ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

В сезонных вариациях плотности и долевого участия в общей численности населения пауков основных структурных групп — доминантов, субдоминантов и обычных видов — можно выделить несколько разновидностей:

- 1) (\) перманентное снижение от весны к осени;
- 2) (/) перманентное повышение от весны к осени;
- 3) (/\) хорошо выраженный летний пик;
- 4) (\/) хорошо выраженный летний спад;
- 5) (|_) летний спад с дальнейшим удерживанием летнего уровня осенью;
- 6) (-\) осенний спад после удерживания на одном уровне весной и летом;
- 7) (_/) осенний подъём после удерживания на одном уровне весной и летом.

Все указанные разновидности вариаций отмечены для сезонных изменений долевого участия в населении различных структурных групп пауков в обследованных биотопах (табл. 26, рис. 18, 19).

Хортобий

В большинстве случаев статус основных групп населения в комплексах этого яруса минимален в летнее время, когда возрастает количество видов и численность остальных групп. Только по вырубкам и на болотах изменения плотности и статуса базисной части населения положительно связаны с сезонными вариациями количества видов в этих группах. В большинстве других случаев такие изменения носят противоположный характер.

Герпетобий

Тренды сезонных изменений суммарного количества видов доминирующей и субдоминирующей групп, а также соответствующих им величин абсолютной и относительной плотности не совпадают ни в одном случае, кроме комплексов болот (табл. 26).

Таблица 26. Схема сезонных изменений количества видов *s*, значений их плотности и статуса суммарно для доминирующих и субдоминирующих группировок населения пауков в хортобии и герпетобии по биотопам

Признак	Биотопы								
	<i>сз</i>	<i>сб</i>	<i>сф</i>	<i>ел</i>	<i>смл</i>	<i>лл</i>	<i>луг</i>	<i>бол</i>	<i>оп</i>
Хортобий									
<i>s</i>	↘	↗	/	↗	↘	↘	↘	└	∨
Пл	↘	↘	↘	└/	└/	↗	↘	└	∨
Пл-%	∨	∨	∨	∨	∨	↘	↘	∨	∨
Герпетобий									
<i>s</i>	↘	↗	∨	↗	↘	└/	∨	↘	/
ДП	↘	↘	↘	↘	∨	↘	↗	↘	↘
ДП-%	/	└/	↘	∨	↘	∨	↗	↘	∨

Примечание. Пл — плотность населения группировок пауков в хортобии, Пл-% — доля от общей плотности населения хортобия в данном биотопе, ДП-% — то же для герпетобия; остальные обозначения в тексте.

ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Хортобий

Изменения суммарной плотности проходят по шести разновидностям. Первая характерна для разреженных сосняков и лугов. По водораздельным хвойникам отмечено стабильное состояние плотности населения базисных групп пауков в течение весенне-летнего периода, а затем в лесу с бедным травостоем и подлеском она падает, тогда как в лесах с богато развитым нижним ярусом растительности — возрастает. В мелколиственных лесах, несмотря на уменьшение общего количества видов в базисных группах населения, хорошо выражен положительный летний пик численности. В целом, поскольку население пауков этого яруса формируется лишь с наступлением летнего тепла и резко сворачивается с первыми же осенними похолоданиями, в особенности, по открытым биотопам, явно преобладают виды весенне-летнего фенотипа.

Герпетобий

Всего отмечено пять типов сезонных флуктуаций значений ДП для выделенных структурных группировок: доминантов, субдоминантов и обычных видов (рис. 18, 19). Наиболее характерны изменения по первому (52% случаев) и третьему (около 30%) трендам, реже — по четвертому и пятому и только в одном случае уровень ДП неуклонно повышался в направлении весна-осень: для группы обычных видов в лесах смешанного типа.

В большинстве изучавшихся биотопов суммарный уровень ДП населения пауков герпетобия по трем рассматриваемым структурным группам снижается в направлении весна — осень так, что его летние значения ниже весенних, в среднем, в три раза и выше осенних в два с половиной раза. Однако в некоторых биотопах такие пропорции не соблюдаются. В зеленомошных сосняках и в открытых биотопах летние значения этого показателя почти не отличаются от весенних, а в заболоченных сосняках они даже выше весенних.

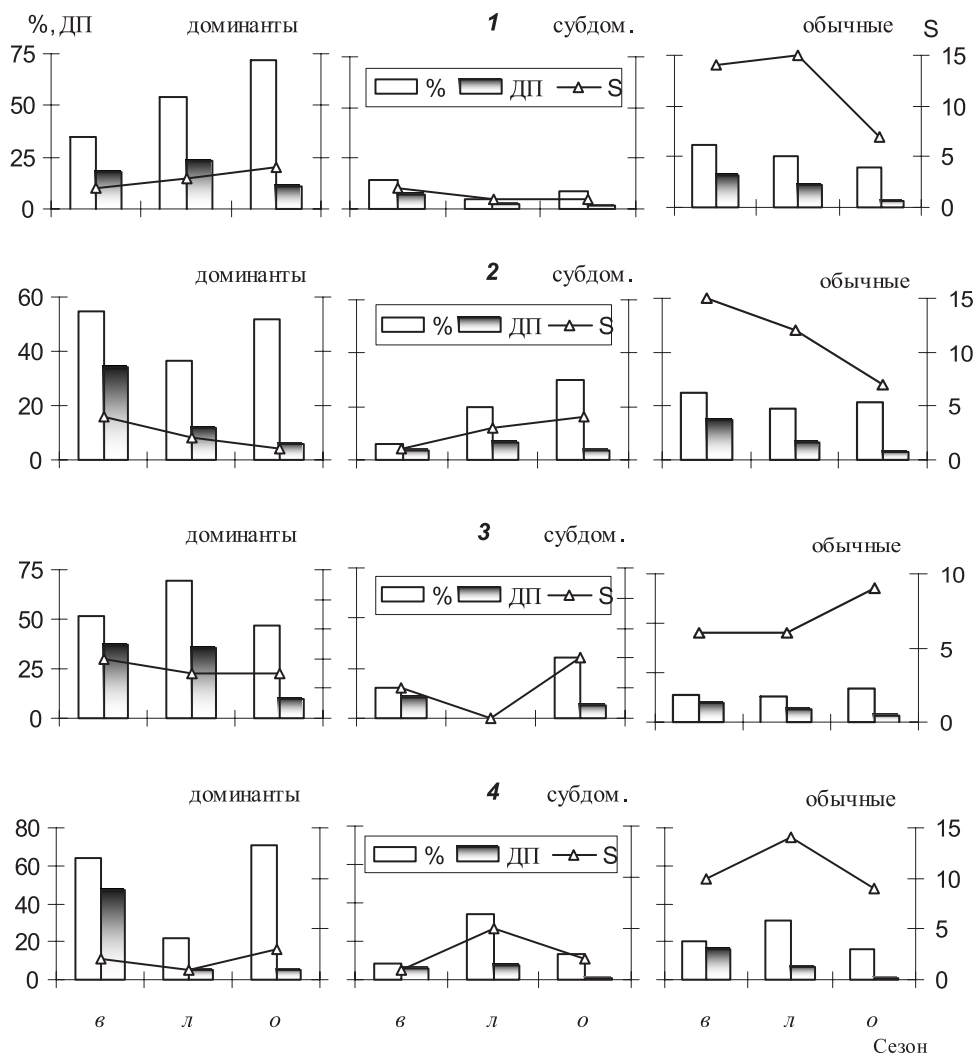


Рис. 18. Сезонные изменения ДП, долевого участия в общей численности населения (%) и количества видов s различных структурных групп в комплексах пауков герпетобия из хвойных биотопов:

1 — сз, 2 — сб, 3 — ссф, 4 — ел. Обозначения: субдом. — субдоминанты, прочие — в тексте.

Что касается сезонных изменений долевого участия в населении отдельных категорий пауков, то в большинстве случаев их суммарные значения остаются примерно одинаковыми на протяжении весенне-летнего периода. Затем на фоне резкого снижения количества видов статус каждой из них повышается, искусственно приводя к выпадению категории редких видов и стапроцентному охвату участников комплексов тремя рассмотренными выше виртуальными структурными категориями.

Рассматривая взаимосвязи между основными структурными группами, можно заметить, что при переходе от весны к лету как абсолютная, так и относительная величины ДП групп доминантов и субдоминантов зависят от количества видов. При

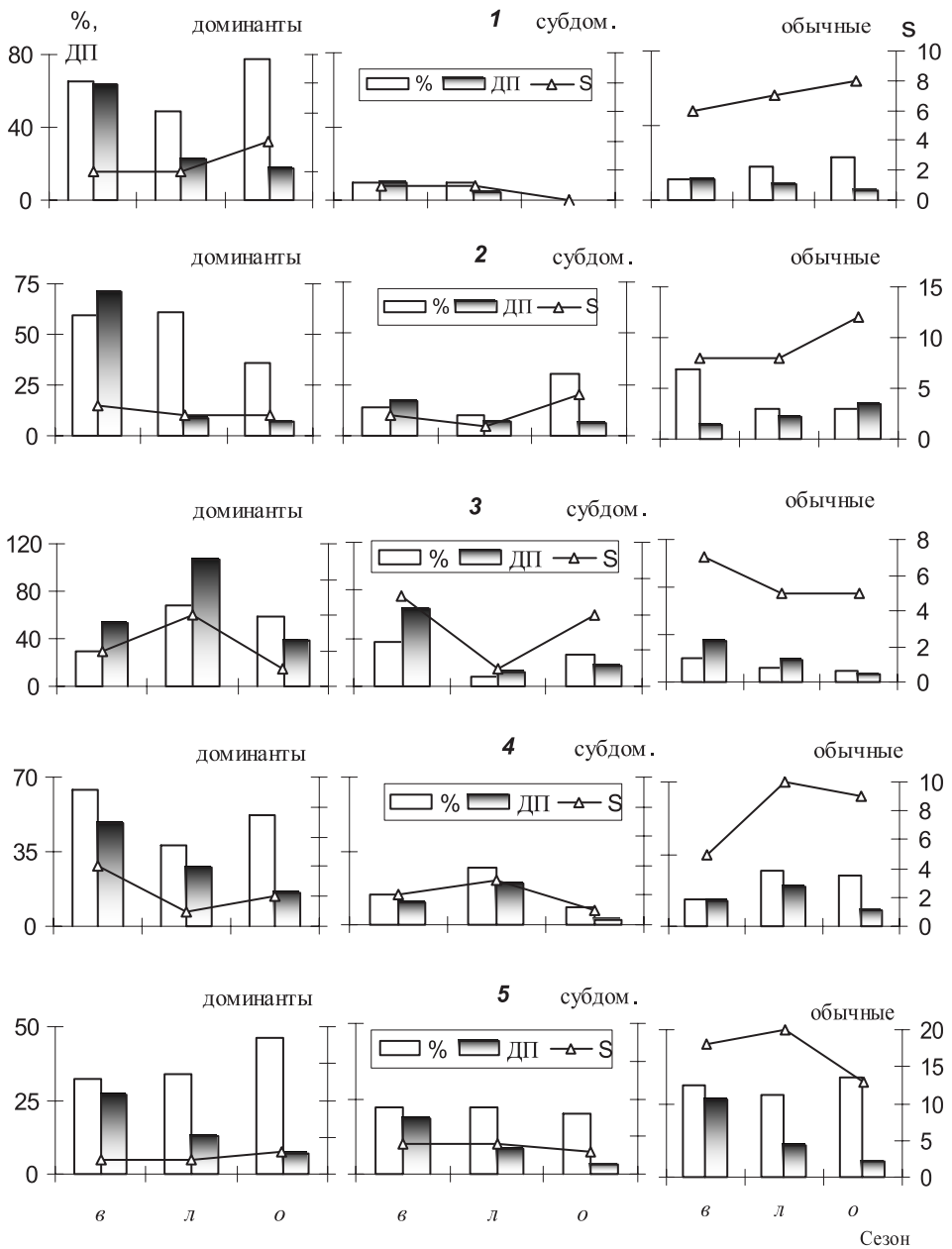


Рис. 19. Сезонные изменения величины ДП, долевого участия в общей численности населения (%) и количества видов S различных структурных групп в комплексах пауков в лесах с участием лиственных пород и в открытых биотопах:

1 — лл, 2 — смл, 3 — луг, 4 — бол, 5 — оп, выр. Остальные обозначения как на рис. 18.

этом в *сз*, *сф*, *смл* и *луг* увеличение количества доминирующих видов, сопровождается возрастанием их ДП и статуса в населении, в то же время для группы субдоминантов характерно снижение этих показателей. Напротив, весенне-летнее снижение всех рассмотренных показателей для группы доминирующих видов в *сб*, *ел*, *мл* и *бол* сопровождается их увеличением для субдоминантов.

Для группы обычных видов характерен тренд снижения ДП в направлении весна — осень вне зависимости от количества видов как в своей группе, так и в других. Исключение составляет население пауков в *смл*, где на фоне снижения ДП структурных групп, стоящих выше на ступенях иерархии, происходит неуклонное повышение численности обычных видов. По соснякам статус в населении группы обычных видов мало изменчив по сезонам.

ДОМИНАНТЫ

Общие по всем изучавшимся биотопам списки видов-доминантов, обилие которых по разным биотопам и сезонам превышает 10%, включает по 23 наименования для каждого из ярусов обитания.

Хортобий

Среди доминантов весной отмечено 22 вида, летом 20 и осенью 15 (табл. 27). Наиболее представительно семейство Linyphiidae — 43% видов списка. Шире других распространены *Linyphia triangularis*, *Metellina mengei* и *Pachygnatha listeri*. Некоторые виды способны поддерживать высокий статус в течение трех сезонов. В целом по перечню доминантов можно заметить, что представители семейства Linyphiidae преобладают преимущественно в летнее время, а из других семейств — в весеннее. В сезонном аспекте количества доминирующих в населении пауков видов распределяются по биотопам неравномерно:

весной в зеленомошниках — 4 вида, на болотах, в беломошных и смешанных лесах, а также в ельниках — по 3, в прочих биотопах — по 2;

летом в хвойно-лиственных и зеленомошных сосняках — по 4–5 видов, в лугах, мелколиственных лесах, сфагновых сосняках и ельниках — по 2 вида, в в разреженных сосновых молодняках и на моховых болотах комплексы пауков монодоминантны;

осенью в хвойно-лиственных лесах — 4 вида, в зеленомошных сосняках и мелколиственных лесах — по 3 вида, в ельниках и на открытых болотах — по 2 вида, в остальных биотопах комплексы пауков монодоминантны.

Для первой и третьей разновидности сезонных изменений плотности характерно преобладание среди доминантов видов весеннего и летнего фенотипов, тогда как виды переходного летне-осеннего плана отсутствуют или единичны (рис. 20, 1). Весь теплый период времени доминировал только *Maso sundevalli*, но только в одном из биотопов (табл. 27). Для второй разновидности сезонных изменений плотности среди доминантов резко отграничен от других весенний фенотип. Во время переходного периода от весны к летнему времени только *Metellina mengei* достигает в лиственных лесах статуса доминанта. Осеннее увеличение плотности населения происходит за счет возрастания количества доминантов.

Таблица 27. Сезонное распределение доминирующих по численности видов пауков хортобия по биотопам, с учетом разновидности изменений динамической плотности

Вид	Разновидность сезонных изменений плотности								
	1 (\\)			2 (/)			3 (/\)		
	Биотопы								
	сб	сф	луг	ел	смл	лл	сз	бол	выр
<i>Hypsosinga pygmaea</i>								б	
<i>Larinioides patagiatus</i>	в								
<i>Dictyna arundinacea</i>	в	вл						б	
<i>Bolyphantes alticeps</i>						о			
<i>Gongylidium rufipes</i>					в	б			
<i>Helophora insignis</i>				ло	ло	ло			
<i>Linyphia triangularis</i>				ло	ло		л		л
<i>Maso sundevalli</i>				в	л		вл		
<i>Neriere clathrata</i>				в					
<i>Neriere emphana</i>					л				
<i>Pityohyphantes phrygianus</i>				в					
<i>Tenuiphantes mengei</i>							о		
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>							б		
<i>Pardosa fulvipes</i>			л						в
<i>Tibellus maritimus</i>								л	
<i>Evarcha arcuata</i>							в		в
<i>Evarcha falcata</i>							л		
<i>Metellina mengei</i>		в			б	вл	вл		
<i>Pachygnatha listeri</i>		о			о		о		о
<i>Tetragnatha pinicola</i>	вл	л	л						
<i>Enoplognatha ovata</i>					л				
<i>Xysticus cristatus</i>	о								
<i>Xysticus ulmi</i>			в					б	

Примечание. Отсутствие данных означает, что вид не входит в число доминантов данного биотопа. Обозначения в тексте.

Герпетобий

Весной доминировали 15 видов, летом 9 и осенью 12 (табл. 28). На долю ликозид приходится 65% перечня. Чаще других среди доминантов оказываются *Pirata hygrophilus* (в шести биотопах), *Trochosa terricola* (в пяти), *Pirata uliginosus* и *Pardosa lugubris* (в четырёх).

Большая часть многочисленных видов ликозид способна сохранять высокую плотность в течение двух сезонов (Олигер, 2008), а *P. sphagnicola* в сфагновых биотопах и *P. hygrophilus* в мелколиственных лесах доминируют в комплексах пауков в течение всего теплого времени года (Олигер, 2006-б). Пятнадцать видов из списка доминантов, пять из которых представлено линифидами, занимают высокие позиции в течение только одного сезона.

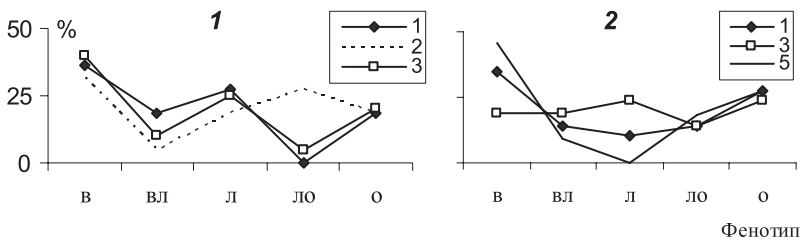


Рис. 20. Процентные соотношения между количествами доминирующих видов различных фенотипов в зависимости от разновидности сезонных изменений (1 = \, 2 = /, 3 = /\, 5 = |_) плотности населения пауков: 1 — для хортобия, 2 — для герпетобия. Фенотипы: в — весенний, вл — весенне-летний, л — летний, ло — летне-осенний, о — осенний.

Пауки семейства Lycosidae преобладают преимущественно в весенне-летнее время, а пауки других семейств — осенью, реже — весной. По количеству доминирующих видов пауков ряды биотопических комплексов, в соответствии с сезонами года, располагаются следующим образом:

весной в сфагновых биотопах и сухотравных сосняках — по 4 вида, в лесах смешанного типа — 3, в прочих биотопах — по 2;

летом в лугах — 4 вида, в сфагновых и зеленомошных сосняках — по 3, в остальных биотопах — по 2, кроме болот и ельников, где комплексы пауков монодоминантны;

осенью в зеленомошных сосняках и мелколиственных лесах — по 4 вида, в ельниках, сфагновых сосняках и по опушкам-вырубкам — по 3 вида, на моховых болотах и в хвойно-лиственных лесах — по 2 вида и в сухотравных сосняках и на лугах — по одному.

В комплексах пауков герпетобия тенденции сезонных изменений соотношений разных фенотипов среди видов-доминантов не совпадают преимущественно в летнее время (рис. 20, 2). Транссезонных доминанта два: *Pirata hygrophilus* и *Pardosa sphagnicola*. В группе комплексов пятой разновидности сезонных изменений плотности нет ни транссезонных для вегетационного периода доминантов, ни видов летнего фенотипа.

В целом, картина долевых соотношений доминирующих видов различных фенотипов для населения пауков различных этажей обитания не совпадает (рис. 20). У хортобионтов наблюдается почти синхронная картина сезонных изменений на всех уровнях, тогда как для герпетобионтов ход кривых совпадает лишь для осеннего времени. Сезонные тренды количества доминирующих видов по биотопам в хортобии и герпетобии не связаны между собой. Тенденции их изменений адекватны только по лиственным лесам и болотам: в л/л количество доминирующих видов как в хортобии так и в герпетобии неизменно в течение весны-лета, повышаясь осенью, а на болотах в обоих случаях хорошо выражен отрицательный летний пик.

По наиболее многочисленным видам населения пауков герпетобия весенне-летнего периода в основных биотопах изучаемого региона можно сделать ряд замечаний. Водораздельные сосняки: в составе наиболее значимых таксонов шесть — общие для зеленомошных и лишайниковых сосняков, но статус каждого из них в населении того и другого биотопа далеко не одинаков. Доминант *Trochosa terricola* многочисленней

Таблица 28. Сезонное распределение доминирующих по численности видов пауков герпетобия по биотопам, с учетом разновидности изменений динамической плотности

Семейство	Вид	Разновидность сезонных изменений ДП								
		1 (∨)				3 (∧)			5 (_)	
		Биотопы								
		сб	лл	оп	бол	сф	сз	луг	ел	смл
Наш	<i>Antistea elegans</i>				о	о				
Lin	<i>Agyneta subtilis</i>	в								
Lin	<i>Allomengea scopigera</i>		о	о			ло			
Lin	<i>Bolyphantans alticeps</i>		о							о
Lin	<i>Centromerus sylvaticus</i>								о	
Lin	<i>Helophora insignis</i>		о							
Lin	<i>Macrargus rufus</i>								в	
Lio	<i>Agroeca proxima</i>						о			
Lyc	<i>Alopecosa aculeata</i>	вл								
Lyc	<i>Alopecosa pulverulenta</i>			в	в	в				
Lyc	<i>Pardosa atrata</i>				в					
Lyc	<i>Pardosa fulvipes</i>						л			в
Lyc	<i>Pardosa lugubris</i>		вл	ло			вл			в
Lyc	<i>Pardosa paludicola</i>							в		
Lyc	<i>Pardosa pullata</i>						л			
Lyc	<i>Pardosa sphagnicola</i>				вл	вл		вл		
Lyc	<i>Pirata hygrophilus</i>		вл	ло		л	ло		ло	ло
Lyc	<i>Pirata uliginosus</i>				в	вл	л			вл
Lyc	<i>Trochosa ruricola</i>						о			
Lyc	<i>Trochosa spinipalpis</i>					во				
Lyc	<i>Trochosa terricola</i>	во		в			во		во	в
Lyc	<i>Xerolycosa miniata</i>	в								
Lyc	<i>Xerolycosa nemoralis</i>	л								

Примечание. Обозначения как в табл. 27.

в светлых сухих сосняках и занимает здесь в населении более высокое положение, чем в сосняках затененных. Прочие из наиболее значимых фигурантов сухотравных сосняков представлены ксерофильными видами, из которых особо специфичны *Xerolycosa nemoralis* и заменяющий его в определенное время *X. miniata*, не встречающиеся в других биотопах. В составе фауны зеленомошников нет специфичных видов. Доминирующий здесь *Pirata hygrophilus* представляет собой как бы переходное звено от аранефауны лишайниковых сосняков к таковой заболоченных хвойников, где этот вид находится в группе сопутствующих видов с более низким уровнем численности. Суммарный статус доминантов, несмотря на различия качественного состава, по этим биотопам почти одинаков, тогда как их суммарная плотность в светлых сосняках выше, чем в затененных.

Списки наиболее многочисленных пауков двух сфагновых биотопов *сф* и *бол* совпадают на 50%. Остальные виды, многочисленные на болотах, фигурируют в

перечнях редких или единично встречающихся в приграничных к открытым болотам участках сфагновых сосняков. В изучавшихся условиях это специфичные для открытых мезотрофных болот *Pardosa atrata*, *P. hyperborea*, *Pirata piscatorius*, *Arc-tosa alpigena*. Так же, как в предыдущей паре биотопов, суммарное доминирование трех ведущих видов практически одинаково, тогда как их численность в открытых биотопах выше, чем в разреженных заболоченных лесах (Олигер, 2008). Количественная и качественная структуры доминирующих видов в обоих случаях очень близки. Дневной светолюбивый *Pardosa sphagnicola* — массовый вид на весенне-летних болотах, а сумеречный *Pirata uliginosus* вдвое уступает ему по численности. В окрестных сфагновых сосняках эти два вида меняются местами.

Видовой состав наиболее значимых в фаунах различных биотопов видов пауков герпетобия близок к таковому в среднетаежной полосе Южной Карелии (Узенбаев, 1987), но в значительной степени отличается от результатов, полученных таким же методом сбора в сосняках и открытых сфагновых биотопах северной тайги (Коронен, 1999), где основа численности, около 80%, представлена линифидами. Лишь отдельные виды ликозид способны поддерживать относительно высокую численность в северных регионах. Статус *Agyreta subtilis* в населении пауков незаболоченных сосняков средней Финляндии почти в четыре раза выше, чем в НСГЗ, тогда как место *Pardosa lugubris* в аранефаунах сухих сосняков из обоих мест почти одинаково. *P. sphagnicola* на открытых болотах Лапландии занимает 17% общей численности, а статус *P. hyperborea*, напротив, гораздо более высок, чем в Приладожье — до 45% (Коронен et al., 2001). В то же время, наблюдается высокая степень подобия с населением сходных биотопов средне- и южнотаежной полосы. В Литве средний статус *P. sphagnicola* на открытых болотах лишь немного превышает таковой на болотах Приладожья, а для *Pirata uliginosus* этот показатель одинаков в сфагновых сосняках обоих сравниваемых мест (Коронен et al., 2001). Место *Alopecosa pulverulenta* в группировках пауков герпетобия сфагновых биотопов средней и южной Финляндии, Литвы и Приладожья выражено почти одними и теми же значениями. Субдоминирующий в аранефауне верховых болот Нижне-Свирского заповедника и входящий в число доминантов этого биотопа в Литве *Pardosa hyperborea*, отмечаемый как константно обильный в тундровых группировках Урала (Есюнин, 1999), где его обилие так же, как и на болотах северной Финляндии, доходит до 45%, по заболоченным соснякам южной тайги в Литве и в Приладожье почти не встречается.

ФОНОВЫЕ ВИДЫ

По средним за годы наблюдений сезонным значениям плотности популяций фоновых видов, т. е., с максимальной численностью, создающих основной фон населения, хорошо просматриваются два уровня. В хортобии от 7 до 18 э., в среднем 10,5 э., и от 1,5 до 3,5 э., в среднем 2,6 экз., а в герпетобии — выше 20 э. и 10–20 э. В одних биотопах это может быть один вид в сезон (сосняки, зарастающие сосной вырубки), в других — до пяти-шести (луга, хвойно-лиственные леса).

Хортобий

Набор видов с высокой численностью невелик.

Весна. Первым уровнем плотности обладают в лугах *Dictyna arundinacea*, в лесах с участием лиственных пород — *Metellina mengei*. Второй уровень плотности в

это время у по незаболоченным хвойникам, у *Maso sundevalli* по надпойменным ельникам и соснякам, у *D. arundinacea* в разреженных сосняках.

Лето. Высокий уровень плотности отличает *Helophora insignis* и *M. mengei* в лиственных лесах, *Tetragnatha pinicola* — в лугах, а более низкий — *H. insignis* и *Linyphia triangularis* в смешанных лесах и ельниках, *Maso sundevalli* — по хвойно-лиственным лесам.

Осень. *M. mengei* сохраняют высокую численность в лиственных лесах, а плотность популяции *H. insignis* увеличивается здесь втрое. *L. triangularis* и *M. sundevalli* сохраняют свой уровень плотности по смешанным лесам с участием ели и березы.

Гепнетобий

Весна. В этот сезон хорошо выделяются по первому уровню плотности населения пять видов. Наиболее высокой численности, до 34 э., достигает в лугах *Pardosa sphagnicola* (рис. 21, 1), а в лесах с участием лиственных пород такую же численность обычно поддерживает *P. lugubris*. В мелколиственных лесах, кроме того, многочислен *Pirata hygrophilus* (рис. 21, 3), имеющий немногим меньшую плотность населения, чем предыдущий вид. *Trochosa terricola* с одинаковой плотностью населяет весенние ельники и хвойно-лиственные леса. Кроме того, в ельниках почти так же многочислен не конкурирующий с *Tr. terricola*, преимущественно подстилочный *Macrargus rufus*.

Для второго уровня плотности населения фоновых видов можно выделить следующие схемы распределения по биотопам: наиболее многочисленный вид — один (*Trochosa terricola* — по незаболоченным соснякам и зарастающим сосной вырубкам, *Tr. spinipalpis* — в сфагновых сосняках) или же виды этого уровня дополняют первый (по несколько видов в открытых биотопах).

Соотношения между уровнями плотностей наиболее многочисленных видов хорошо прослеживаются в луговых стадиях. Суммарная плотность двух сумеречных видов *Pirata hygrophilus* и *P. uliginosus* практически равна плотности фонового дневного *Pardosa sphagnicola* (рис. 21, 1, 3, 5).

Плотности популяций видов дневной активности находятся в определенной зависимости от уровня основного доминирующего вида: каждый последующий уровень плотности в ряду *Pardosa sphagnicola* — *P. paludicola* — *P. fulvipes* (или *P. pullata*), в среднем, в 1,7 раза ниже предыдущего.

Подобную структуру доминирующих группировок пауков, также состоящих исключительно из ликозид, можно наблюдать в весенних сборах из хвойно-лиственных лесов: в ряду *Pardosa lugubris* — *Trochosa terricola* — *Pardosa fulvipes* каждый последующий уровень плотности в 1,5–2 раза ниже предыдущего, а суммарная плотность двух последних в этом ряду видов практически равна плотности первого.

В некоторых биотопах отсутствуют виды первого уровня плотности, заменяясь на один или несколько видов второй группы. В лесах это *Trochosa terricola* — по незаболоченным соснякам и *Tr. spinipalpis* — по сфагновым, а на открытых моховых болотах — три вида ликозид с одинаковой плотностью: дневные *Pardosa atrata*, *P. sphagnicola* и сумеречный *Pirata uliginosus* (рис. 21, 5).

Видимо, весной в наблюдавшихся условиях для ликозид средних размеров с дневной активностью следует считать величину ДП в 34 э. оптимальной для лугов и прилегающим к ним участкам лесов с участием лиственных пород. Для крупных ликозид наиболее благоприятные условия весной бывают по хвойным лесам с участием

лиственных пород (смл, ел), где оптимальным уровнем плотности можно считать 25 э. ДП сумеречных видов в этих же биотопах немного ниже, чем дневных, что можно связать, скорее всего, с их менее выраженной двигательной активностью.

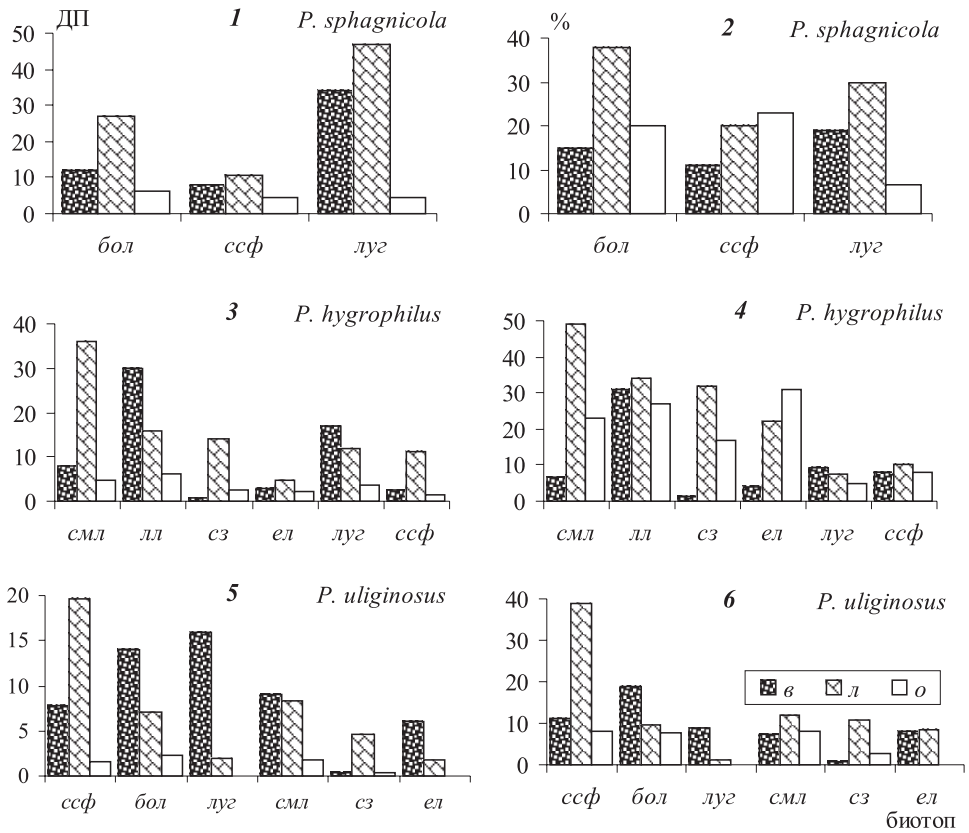


Рис. 21. Сезонные изменения динамической (ДП) и относительной (%) плотности доминирующих видов ликозид *Pardosa sphagnicola*, *Pirata hygrophilus* и *P. uliginosus* по биотопам. Данные 1986–2000 гг.

Обозначения в тексте.

По хорошо освещенным весной лугам и незаболоченным хвойно-лиственным и мелколиственным лесам характерно наличие массовых видов *Pardosa sphagnicola*, *P. lugubris*, *Trochosa terricola*, тогда как по соснякам всех типов и на открытых болотах они заменяются одним или несколькими видами. В последнем случае абсолютная плотность каждого из этих видов в среднем в 2,5 раза ниже, чем у массовых.

Лето. Со сменой сезонной освещенности и степени прогревания субстрата происходят и значительные изменения численности и структуры группировок пауков.

В лугах *Pardosa sphagnicola* сохраняет своё господствующее положение в комплексах пауков, увеличив весенний размер плотности почти в полтора раза (рис. 21, 1, 2). Как и весной, плотность населения каждого из последующих в убывающем по значению ряду доминирующих видов в этом биотопе в полтора-два раза ниже, чем у

предыдущего. Для дневных видов это ряд *P. sphagnicola* — *P. fulvipes* — *P. pullata*, для сумеречно-ночных — *Allomengea scopigera* — *Pirata hygrophilus*. Суммарная величина ДП *Pardosa fulvipes* и *P. pullata* практически равнялась плотности *P. sphagnicola*.

На открытых болотах численность *P. sphagnicola* возрастает, по сравнению с весенним уровнем, более чем в два раза, что позволяет этому виду занять здесь господствующее положение. Ступени второго уровня плотности для доминирующих видов, характерные для весеннего времени, летом выпадают из структуры комплекса. Плотности населения как дневного *P. atrata*, так и сумеречного *Pirata uliginosus* в четыре раза ниже, чем у доминанта.

В хвойно-лиственных лесах, как и на болотах, только один вид достигает массового уровня численности — *P. hygrophilus*, составляющий около половины числа всех пауков в сборах. Его ДП, по сравнению с весенним уровнем, возрастает более чем в четыре раза (рис. 21, 3, 4).

В лиственных лесах и сосняках зеленомошного типа летом фонирует *P. uliginosus*, ДП популяций которого достигает уровня, характерного только для фоновых видов второй категории (рис. 21, 5, 6).

В комплексах пауков сфагновых сосняков так же, как и весной, не наблюдается массовых видов, а виды второй категории плотности представляют *P. hygrophilus*, близкий по уровню ДП к фоновым видам первой категории, и *Pardosa sphagnicola*, ДП которого едва дотягивает до необходимого порога второй категории.

Итого, летом массовой численности достигают три вида. В открытых биотопах это *P. sphagnicola* и *P. fulvipes*, а в хвойно-лиственных лесах — *Pirata hygrophilus*. В других биотопах уровень плотности доминантов в два-пять раз ниже, т. е., фоновые виды пауков не отмечались.

Осень. В лугах массовой численности достигает *Allomengea scopigera*, удваивающий свой летний уровень ДП на фоне значительного падения численности других летних доминантов. Плотность населения *Pardosa sphagnicola* в это время снижается более чем в десять раз, *P. fulvipes* — в двадцать пять раз, *P. pullata* — в три раза.

На открытых моховых болотах плотность популяции доминанта *Antistea elegans* едва достигает нижнего порога для фоновых видов.

Таким образом, осенью фоновой численности достигают виды пауков осеннего фенотипа, но только в открытых биотопах. В прочих местах в это время не зафиксировано видов, плотность населения которых доходила бы до фонового уровня.

В целом следует отметить, что далеко не все доминирующие виды достигают фонового уровня численности. В каждом из биотопов для первых двух сезонов характерен свой набор особо многочисленных видов, который отражает их сезонную фенотипическую принадлежность и биотопические пристрастия.

В течение весенне-летнего сезона первого фонового уровня достигают один-два вида или же доминанты представлены несколькими видами второго фонового уровня. Наиболее благоприятным биотопом для достижения высокой численности оказалась луговая, где количественный ряд фоновых видов по сезонам выглядит как 6 — 5 — 1. На моховых болотах он гораздо менее выразителен: 3 — 1 — 1, а в лесах, в среднем, его можно отразить как 1,6 — 0,8 — 0. Осенью фонового уровня достигают только два вида, обитающие в открытых биотопах, тогда как в лесах виды с высокой плотностью популяций в герпетобии отсутствуют.

В убывающих рядах величин плотности многочисленных видов каждый последующий номинал обычно в 1,5–2 раза ниже предыдущего, т. е., выстраивается ряд по убывающей геометрической прогрессии. Соотношение выглядит примерно как

« $a \approx 2(0, 5a) \approx 4(0, 25a)$ », где a — плотность главного доминанта, а целыми числами представлено количество видов. Это в целом приближается к уравнению гиперболы. Конечно, возможны разные отступления: например, количество массовых видов может быть более одного или парадоминанты представлены большим количеством видов. То есть, среди пауков примерно равных размеров тела наблюдается процесс выравнивания роли главного доминанта в населении путем уравнивания его объема видами, стоящими на лестнице иерархии ступенью ниже. Примерно то же отмечается далее: суммарная численность нескольких нижестоящих видов равноценна общей численности видов на вышестоящей ступени. Но в последующем ряду в систему часто включаются неравноценные по биомассе виды, и правильность выражения нарушается, что и приводит к перекашиванию равносторонности гиперболы при ее графическом отображении. Для хорошо отрегулированной системы эта кривая имеет плавный ход, тогда как приток или выпадение видов на какой-либо ступени с течением времени приводит к его искажению.

Среди эпигейных пауков преферентным в ландшафтно-климатических условиях изучавшегося региона следует признать эврихронного и эвритопного *Pardosa sphagnicola*, способного сохранять доминирующее положение на протяжении ряда лет (Олигер, 2000-г, 2001-а). В населении пауков хортобия таким видом следует считать *Metellina mengei*.

РЕДКИЕ ВИДЫ

Ряд видов, обитающих в юго-восточном Приладожье, включен в Красную книгу природы Ленинградской области (Красная Книга... 2002; Официальное... 2005). Однако на изучавшейся территории не все из них редки. Такие фигуранты Красной Книги, как *Pardosa paludicola*, *Argyroneta aquatica*, *Araneus angulatus* здесь обычны или многочисленны в соответствующих местах обитания, а действительно редки *Alopecosa fabrilis*, *Araneus alsine*, *Dolomedes plantarius*, *Cyphopeira silvicultrix*. Кроме указанных в Красной Книге, из сравнительно крупных видов в районе исследований редко встречаются *Aculepeira ceropegia*, *Araneus saevus*, *Gibbaranea ullrichi*, *Cheiracanthium oncognathum*, *Ch. virescens*, *Haplodrassus silvestris*, *Alopecosa inquilina*, *Evarcha laetabunda*, *Thanatus striatus*, *Xysticus erraticus*, *X. lanio*, *X. robustus*, а также несколько средних размеров видов из разных семейств и около сорока представителей мелких линифидид.

Низкая численность отдельных видов пауков из фауны Приладожья наблюдается также в среднеклиматической полосе других регионов, но в горных местностях, что приравнивает условия обитания к таковым в северных частях ареалов этих видов. Так, в фауне пауков горно-лесного пояса Среднего Урала (Есюнин, 1990) так же, как в Приладожье, единично отмечены *Araneus alsine*, *A. saevus*, *Araniella cucurbitina*, *Gibbaranea omoeda*.

В целом, анализируя перечень редко встречающихся в регионе крупных видов пауков, можно заметить, что все они относятся к летнему или весенне-летнему фенотипу, имеют стенохронных самцов и эврихронных самок, моновольтинны. При этом только два вида распространены особо широко. Это голаркты — *Araneus saevus* и *Thanatus striatus*. Эти виды, несмотря на исторически более давнее заселение изучавшегося региона, по сравнению с остальными редкими видами, обладающими, по преимуществу, европейским или западно-центрально-палеарктическим типом ареала, в силу своей термофильности, не могут включить дополнительные возможности

для растяжения периода активности взрослых особей обоих полов или образования летне-осеннего пика численности. Преодолевая климатические пороги на стадии личиночного развития путем растяжения периода онтогенеза, который может продолжаться два-три года, все эти пауки страдают от неблагоприятных воздействий среды на взрослых фазах. Недостаток тепла и повышенная влажность вызывает значительное уменьшение численности насекомых-жертв, что, в свою очередь, приводит к укорачиванию жизни имаго пауков (Ginet, 1966).

Синглетоны

Из общего числа видов пауков, найденных в регионе исследований, 45 (11%) представлены в коллекции единственными экземплярами (табл. 29). Это виды из 11 семейств, при этом половина их числа принадлежит Linyphiidae.

Таблица 29. Виды-синглетоны в списке пауков Приладожья

Вид	Вид
<i>Araniella cucurbitina</i>	<i>Porrhomma convexus</i>
<i>Gibbaranea ullrichi</i>	<i>Porrhomma egeria</i>
<i>Hypsosinga albovittata</i>	<i>Porrhomma hebescens</i>
<i>Cheiracanthium oncognathum</i>	<i>Silometopus incurvatus</i>
<i>Cheiracanthium virescens</i>	<i>Silometopus reussi</i>
<i>Clubiona diversa</i>	<i>Sintula cornigera</i>
<i>Argenna patula</i>	<i>Tapinocyba biscissa</i>
<i>Argenna subnigra</i>	<i>Tapinocyboides pygmaeus</i>
<i>Micaria silesiaca</i>	<i>Tenuiphantes flavipes</i>
<i>Haplodrassus silvestris</i>	<i>Tenuiphantes tenuis</i>
<i>Hahnia ononidum</i>	<i>Trichopterna cito</i>
<i>Agyneta innotabilis</i>	<i>Walckenaeria capito</i>
<i>Centromerita concinna</i>	<i>Thanatus striatus</i>
<i>Ceratinella major</i>	<i>Dendryphantes hastatus</i>
<i>Diplocephalus connatus</i>	<i>Heliophanus cupreus</i>
<i>Diplocephalus cristatus</i>	<i>Phlegra fasciata</i>
<i>Hypomma cornutum</i>	<i>Dipoena torva</i>
<i>Incestophantes kochiellus</i>	<i>Parasteatoda simulans</i>
<i>Lepthyphantes variabilis</i>	<i>Parasteatoda tepidariorum</i>
<i>Meioneta rurestris</i>	<i>Theridion mystaceum</i>
<i>Oreonetides abnormis</i>	<i>Diaea dorsata</i>
<i>Poecilonea globosa</i>	<i>Xysticus erraticus</i>
	<i>Xysticus robustus</i>

Подводя итоги

Статус основных групп населения, составляющих базисную по уровню численности часть в комплексах пауков, обладает сезонной изменчивостью, находящейся

в связи с фенотипами видов. В целом, сезонные флуктуации структуры различных категорий населения пауков индивидуальны для каждого из биотопов. Основные сезонные изменения структуры комплексов пауков в обоих рассмотренных ярусах обитания происходят за счет вариаций численности доминирующих и субдоминирующих видов.

Принимая минимальный уровень доминирования за 10%, системы переходов от полидоминантных комплексов взрослого населения пауков к монодоминантным не наблюдается по мере смены сезонов ни в одном из ярусов обитания. Отсутствие какой-либо направленности в переходах от поли- к монодоминантности в сукцессионных рядах по биотопам не отмечается и при повышении планки уровня доминирования до 15% или 20%, а также при анализе всего собранного материала по биотопам за годы исследований без учета сезонности.

Плотность популяций фоновых видов достигает двух уровней, один из которых выше другого в хортобии примерно в четыре раза, в герпетобии — в два. Набор видов с высокой численностью невелик. Во всех случаях на первом уровне хорошо выражено явное доминирование одного или двух примерно равных по плотности видов. В некоторых случаях при отсутствии видов с высокой плотностью популяций их заменяет несколько видов второго уровня плотности. В целом, убывающие ряды повидовых значений плотности фоновых видов населения весенне-летнего времени выстраиваются согласно формуле гиперболы, искажения правильности которой происходят за счет внесения в данные неидентичных видов, обладающих резко отличающимися размерами тела или занимающими иную экологическую нишу и пр.

Глава 7

СХОДСТВО АРАНЕФАУН

При работе с материалами, собранными при помощи энтомологического сачка, следует учитывать, что в результате большая их часть связана лишь с верхушечными слоями травостоев и кустарничков. Нижние, приземные слои, а также срединные участки густых зарослей остаются непрокошенными, а следовательно, недостаточность сведений по фауне большинства видов животных этого яруса обитания возрастает по мере увеличения густоты и высоты растительности. Кроме того, часть пауков хортобия (*Clubiona*, *Pityohyphantes*, *Robertus* и др.) в дневное время сидит в укрытиях и не спешит падать в сачок. Поэтому собранный кошением дневной материал страдает значительной недостаточностью сведений по истинному составу и численности населения пауков этого яруса. То же можно сказать о материалах, полученных при помощи почвенных ловушек, поскольку многие виды подстилочных пауков достаточно ограничены в передвижениях. Но постоянное применение одних и тех же методов сбора, сделанных приблизительно в одно и то же время суток, позволяет сравнивать результаты без больших ошибок.

СООТНОШЕНИЯ ХОРТО- И ГЕРПЕТОБИОНТОВ

В учетных сборах пауков из герпетобия и хортобия 129 видов фигурируют в списках для обоих местообитаний. В материале из герпетобия на их долю приходится 47% общего числа видов, а в материале из хортобия — 66%. То есть наблюдается достаточно высокая степень фаунистического сходства: $I_{\text{кач}} = 129 / (470 / 2) = 0,55$.

Однако эта величина весьма сомнительна. Как уже говорилось выше, попадание отдельных типичных видов хортобия в почвенные ловушки бывает случайным. В материале из герпетобия такие пауки, как *Larinioides patagiatus*, некоторые линифиды, *Metellina mengei*, пауки *Tetragnatha* и *Theridion*, присутствуют единичными экземплярами. Количество многочисленных в травостоях *Helophora*, *Neriene*, отловленных почвенными ловушками, составило 5–7% от их обилия в сборах с травостоев. То же можно сказать о нахождении типичных для герпетобия видов в укосах: *Agyneta subtilis*, *Bathyphantes gracilis*, *Macrargus rufus*, *Walckenaeria antica* и некоторые другие линифиды, а также многие ликозиды фигурируют в дневных сборах с растительности единично. С учетом таких поправок индекс качественного сходства фаун этих двух ярусов обитания снижается до 0,28, т. е., достоверное сходство фаун герпетобия и хортобия отсутствует.

Многие виды-хортобионты нередко временно прячутся в подстилке. При этом самки обычно почти не совершают там горизонтальных перемещений, тогда как

самцы некоторых пауков, например, *Xysticus*, в поисках самок много двигаются по поверхности субстрата и чаще попадают в почвенные ловушки. В то же время, в травостое уловистость самцов пауков хортобия ниже, чем у самок.

СХОДСТВО ФАУН ПО БИОТОПАМ

Для группы пауков-герпетобионтов значения $I_{кач}$ между итоговыми списками по всем изучавшимся биотопам значительно выше, чем для хортобионтов (рис. 22): большая часть значений индекса находится здесь в интервале 0,41–0,48, а для группы хортобионтов — в интервале 0,34–0,38. Среднее значение $I_{кач}$ между фаунами герпетобия отдельных биотопов 0,46, а хортобия — 0,37. Только по лесным биотопам сходство населения пауков, в среднем, 0,50 для групп герпетобия и 0,45 — для хортобия. Между лесными комплексами пауков герпетобия наблюдается более высокий уровень общего качественного сходства, чем между группировками хортобия, во всех случаях, кроме сильно затененных лиственных лесов и ельников.

Рис. 22. Ранговое распределение процентных соотношений среднесезонных значений индекса качественного сходства $I_{сх}$ между аранефаунами герпетобия и хортобия в Приладожье.

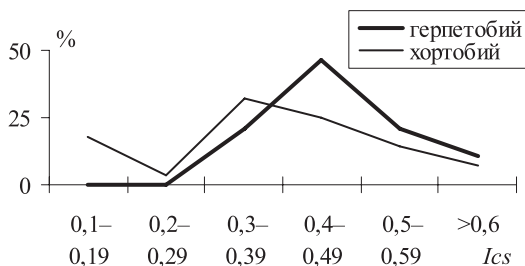
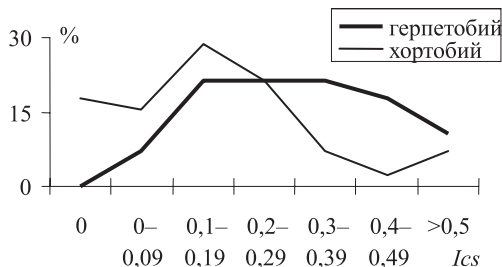


Рис. 23. Ранговое распределение процентных соотношений среднесезонных значений индекса количественного сходства $I_{сч}$ аранефаун по биотопам для групп герпетобионтов и хортобионтов.



Основная масса сезонных значений индекса сходства по количественной структуре населения пауков-хортобионтов из разных биотопов менее 0,2. Для пауков герпетобия она лежит в интервале 0,18–0,35 (рис. 23). То есть, достоверной величины сходства нет ни в том, ни в другом случае.

По общим видовым спискам пауков *герпетобия* наиболее сходны с другими комплексы пауков экотонных и хвойно-лиственных лесов. Опушечные комплексы пауков отличает большее своеобразие только при сравнении с таковыми в ельниках и по открытым моховым болотам. Кроме того, средняя величина индекса качественного сходства между фаунистическими списками выше для населения пауков сфагновых сосняков при сравнении их с другими. Наибольшей специфичностью среди сравнивавшихся обладают фауны лугов и болот. По лесным биотопам в целом, и по хвойным лесам в частности, индекс Чекановского—Сьеренсена, в среднем, около 0,48, по сфагновым биотопам — около 0,46. Наиболее высокая схожесть видовых

списков отмечается между группировками пауков смешанных и мелколиственных лесов, наиболее низкая — между фаунами лугов и ельников. Открытые биотопы обладают достаточно большим набором общих видов пауков сходного уровня значимости внутри комплексов.

Отсутствует сходство по количественной структуре комплексов пауков открытых биотопов и незаболоченных лесов (ниже 0,2). По хвойным лесам индекс количественного сходства не превышает в среднем 0,36, по лесам в целом — около 0,4, по сфагновым соснякам и открытым болотам — 0,3. Исключение составили значения индекса сходства между населенными пауков вторичных хвойно-лиственных и мелколиственных лесов (максимальное значение среди всех данных, равное 0,73), а также между таковыми по зеленомошным соснякам и спелыми соснякам с вкраплением лиственных пород (0,66).

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СХОДСТВА ВНУТРИ БИОТОПОВ

Степени качественного и количественного сходства сезонных группировок пауков внутри каждого из наблюдавшихся биотопов различны.

Качественное сходство

Качественный состав фауны пауков внутри каждого из биотопов значительно изменяется в зависимости от сезона (табл. 30). При небольшом количестве данных табличный материал более нагляден и удобен для анализа, чем представленный, как это принято в последнее время, в виде дендрограмм, страдающих к тому же излишне формальными представлениями о системе связей между рассматриваемыми признаками и объектами.

Среди *хортобионтов* наименее качественно изменчивы весенне-летние комплексы пауков по соснякам с экстремальными условиями существования — сухотравным и заболоченным, а также на моховых болотах. При летне-осеннем переходе наименее выражены изменения по комплексам сильно затененных лесов. Наиболее стабильны во все сезоны группировки пауков сфагновых сосняков, наименее — лугов.

В комплексах *герпетобия* по всем биотопам, кроме ельников, менее всего заметны весенне-летние фаунистические изменения. В подавляющем большинстве случаев качественное сходство составов фаун по другим сезонам отсутствует. Наиболее стабильна во все сезоны фауна открытых моховых болот, поскольку условия обитания здесь со времени спада талых вод и до наступления зимы изменяются обычно сравнительно мало.

Усредненные межсезонные значения качественного сходства фаун пауков как того, так и другого яруса, очень близки: межсезонное сходство видового состава населения почти повсюду несущественно. Исключением является только усредненный по всем биотопам индекс весенне-летнего сходства для группировок герпетобия (табл. 30).

Количественное сходство

Хортобий

Для населения растительного яруса особенно выражены вариации величины индекса сходства по данным из смешанных лесов, с хорошо развивающимся летом

Таблица 30. Значения индекса качественного сходства сезонных комплексов пауков внутри биотопов

Биотоп	Хортобионты			Герпетобионты		
	Весна- лето	Лето- осень	Весна- осень	Весна- лето	Лето- осень	Весна- осень
<i>сз</i>	0,18	0,30	0,32	0,61	0,21	0,21
<i>сб</i>	0,46	0,20	0,19	0,48	0,18	0,17
<i>ссф</i>	0,47	0,48	0,48	0,51	0,35	0,41
<i>ел</i>	0,18	0,49	0,19	0,37	0,39	0,14
<i>мл</i>	0,31	0,54	0,28	0,44	0,16	0,18
<i>смл</i>	0,25	0,28	0,25	0,55	0,28	0,26
<i>луг</i>	0,36	0,02	0	0,50	0,27	0,31
<i>бол</i>	0,43	0,21	0,28	0,57	0,50	0,57
В среднем:	0,33	0,31	0,25	0,50	0,29	0,28
В среднем по лесам:	0,30	0,38	0,28	0,47	0,26	0,24
В среднем по сфагновым биотопам	0,45	0,34	0,38	0,54	0,42	0,49

Примечание. Достоверные значения индекса выделены полужирным шрифтом ($>0,4-0,5$) и полужирным курсивом ($>0,5$). Обозначения биотопов в тексте.

травостоем, и лугов (табл. 31). В целом наиболее высокая степень количественного сходства отмечается между летне-осенними комплексами пауков. Стабильней другая структура населения пауков по сфагновым биотопам. Наиболее резким структурным изменениям подвержены луговые комплексы пауков.

Герпетобий

Максимальные значения индекса количественного сходства группировок герпетобия чаще наблюдаются при сравнении весенне-летних материалов (табл. 31), когда по листовым лесам, а также открытым биотопам, он превышает 0,5. В наблюдавшихся случаях отмечается два основных типа изменчивости признака: один — с весенне-летним максимумом (для болот, мелколиственных лесов и зеленомошных сосняков), второй — с наиболее высоким показателем сходства между летними и осенними комплексами пауков (по влажным ельникам и смешанным лесам). Усредненные показатели количественного межсезонного сходства фаун пауков герпетобия по лесным и сфагновым биотопам мало отличаются от величины общего среднего. Размерность индекса количественного сходства сезонных комплексов пауков по сфагновым биотопам близка к таковой качественного сходства по этим же биотопам.

Сезонные различия населения пауков внутри биотопов по количественному признаку (долевому участию в общей численности комплекса) при переходе от весны к лету, в среднем, выше качественных, а в прочих случаях средние значения индексов количественного и качественного сходства мало отличаются друг от друга.

БИОТОПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕЗОННЫХ ГРУППИРОВОК

Сезонные значения индекса количественного сходства между группами герпетобионтов из разных биотопов ниже, чем между группами хортобионтов, а качествен-

Таблица 31. Значения индекса количественного сходства сезонных комплексов пауков внутри биотопов

Биотоп	Хортобионты			Герпетобионты		
	Весна-лето	Лето-осень	Весна-осень	Весна-лето	Лето-осень	Весна-осень
<i>сз</i>	0,27	0,42	0,31	0,33	0,21	0,21
<i>сб</i>	0,38	0,19	0,24	0,44	0,36	0,34
<i>ссф</i>	0,51	0,46	0,25	0,40	0,47	0,47
<i>ел</i>	0,22	0,46	0,05	0,36	0,42	0,39
<i>мл</i>	0,35	0,46	0,22	0,60	0,32	0,33
<i>смл</i>	0,07	0,38	0,03	0,32	0,38	0,20
<i>луг</i>	0,39	0,03	0	0,58	0,36	0,28
<i>бол</i>	0,21	0,44	0,13	0,55	0,31	0,41
В среднем:	0,30	0,36	0,16	0,44	0,36	0,33
В среднем по лесам:	0,30	0,40	0,18	0,41	0,36	0,32
В среднем по сфагновым биотопам:	0,36	0,45	0,19	0,48	0,39	0,44

Примечание. Обозначения как в табл. 30.

ного — выше (рис. 24, 25). Основная масса сезонных значений индекса качественного сходства населения пауков герпетобия находится в интервале 0,3–0,4 и выше, а для населения пауков хортобия — в интервале 0,1–0,2, и только летние значения немного превышают остальные.

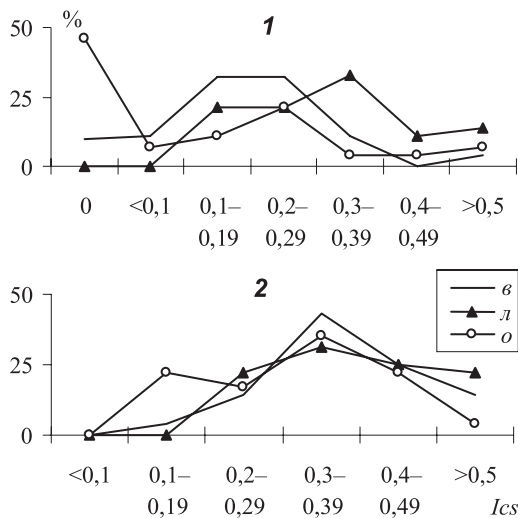


Рис. 24. Ранговое распределение процентных соотношений сезонных индексов I_{cs} качественного межбиотопического сходства аранефаун для хорто- (1) и герпетобионтов (2).

Обозначения сезонов в тексте.

Хортобий

Рассмотренный материал указывает на то, что видовой состав населения пауков хортобия в сильной степени зависит от состояния растительного покрова (его высоты, густоты, набора видов растений), освещенности, погодных условий, сезонные

изменения которых в большинстве биотопов приводят к значительным структурным изменениям фауны пауков. В то же время отдельные, наиболее жизнеспособные в разных условиях виды имеют тенденцию поддерживать определенный уровень численности в сходных биотопах. Но их количество в большинстве случаев не обеспечивает достоверного уровня сходства сезонных фаун разных биотопов.

Герпетобий

Для комплексов пауков герпетобия характерно наличие большого числа эвритопов, образующих ядра одного видового состава по экологически близким биотопам. Флуктуации численности этих видов менее выражены, чем для подобных группировок пауков хортобия.

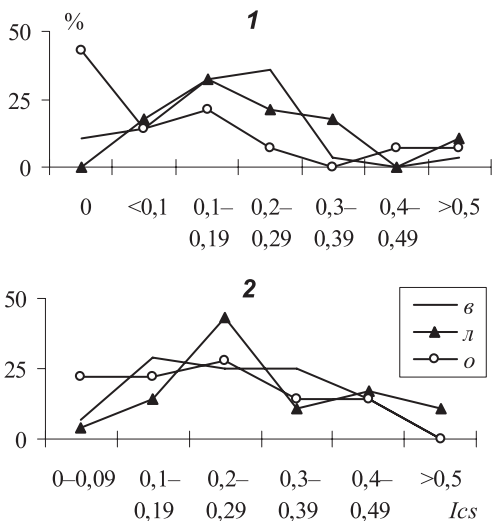


Рис. 25. Ранговое распределение процентных соотношений сезонных индексов количественного межбиотопического сходства аранеофаун для хорто- (1) и герпетобионтов (2).

В качественном отношении высокая степень сходства (индекс $> 0,5$) отмечается чаще в весеннее и летнее время. В количественном плане, напротив, чаще всего наблюдается высокая степень различия между структурами биотопических группировок.

Весной среднее значение индекса качественного сходства между фаунами пауков по всем биотопам — 0,42 (от 0,21 до 0,56), тогда как средняя величина количественного сходства существенно ниже — 0,31 (от 0,05 до 0,79). Достоверная величина качественного сходства выделяется по двум направлениям: 1) между комплексами сфагновых биотопов — 0,51 и 2) между комплексами пауков по лесам с участием хвойных пород — 0,5. Индекс количественного сходства достоверен по трем биотопическим группам сравнения: 1) по сфагновым биотопам — 0,46, 2) по лесам с участием лиственных пород — 0,52 и 3) по спелым незаболоченным соснякам — 0,79. Во всех случаях количественное сходство обеспечивается преимущественно за счет доминирующих и субдоминирующих видов в населении.

Летом средняя величина индекса качественного сходства между всеми сравниваемыми коллекциями достигает 0,4 (0,24–0,57), количественного — 0,33 (0,07–0,70).

Наиболее высоко качественное сходство между списками пауков из различных основных лесов, а также при их сравнении с перечнем видов из хвойно-лиственных лесов. С другой стороны, летний список пауков из лесов смешанного типа имеет много общего с таковыми из ельников и лиственных лесов. Выделяются две группы комплексов высокого качественного и количественного сходства: 1) по открытым и полукрытым биотопам — 0,49 и 0,43, соответственно, и 2) по среднеувлажненным лесам с участием хвойных пород — 0,5 и 0,57.

В целом по летнему сезону можно отметить, что в фаунах пауков герпетобия отдельных биотопов наблюдается не много общих видов, обладателей весенне-летнего или летнего фенотипов. Наибольшая степень сходства проявляется между летними фаунами зеленомошных сосняков и других хвойных лесов. В наборе доминантов, обеспечивающего основную степень количественного сходства, *Pardosa lugubris*, *Pirata hygrophilus* и *P. uliginosus* поддерживают примерно один и тот же уровень плотности в зеленомошных сосняках, хвойно-лиственных и лиственных лесах, что и обеспечило сравнительно высокий уровень сходства населения пауков в этих биотопах.

В осеннем материале в среднем по всем биотопам *Ics* качественного сходства равен 0,3, количественного — 0,24, т. е., сходство недостоверно. Среди значений индексов качественного и количественного сходства между фаунами пауков можно выделить три группы с достоверным уровнем сходства по биотопам с близкими экологическими условиями: 1) по сфагновым биотопам — 0,45 и 0,54, 2) по смешанным и мелколиственным лесам — 0,53 и 0,56 и 3) по незаболоченным хвойникам — 0,43 и 0,46.

Средние значения весенних и летних индексов сходства мало различаются между собой по величине, тогда как осенние значительно ниже. Своеобразие осенних группировок пауков определяется не только специфичностью сезонных биотопических условий, но и началом формирования осенне-зимней фауны наряду с элиминацией большинства летних видов.

Вариабельность. Степень изменчивости значений индексов сходства оказалась очень высокой (табл. 32). Как и следовало ожидать, во всех случаях изменчивость количественных значений *Ics* намного выше изменчивости качественных. Для *I*кач величина вариабельности падает с увеличением однородности выборок, что не всегда справедливо для *I*кол. Размер коэффициента вариации для *I*кач только по хвойным биотопам весной равен верхнему пороговому значению, обычному для линейных признаков (Яблоков, 1966), а для *I*кол во всех случаях значительно превышает лимиты, принятые для объёмных величин. Это связано как с высокой степенью биотопической мозаичности и своеобразием условий, характеризующих отдельные

Таблица 32. Сезонное распределение коэффициентов вариации значений индексов сходства

По биотопам:	<i>I</i> кач				<i>I</i> кол			
	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	средний	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	средний
В целом:	20,9	23,2	37,1	27,1	51,1	52,7	58,8	54,2
По лесам:	13,4	21,6	30,5	21,8	44,0	44,2	44,9	44,4
По хвойным:	10,8	21,3	24,6	18,9	53,4	39,7	33,6	42,2

Примечание. Обозначения в тексте.

биотопы, так и с различиями структурных изменений сезонных образований пауков.

Полученные данные по величине изменчивости отдельных признаков, характеризующих сезонные группировки пауков, вписываются в общее правило (Одум, 1975): наиболее сильно варьирующая характеристика — плотность населения, затем — количество видов и его качественный состав, а наименее изменчивы пропорции внутренней структуры. Все это говорит о том, что сравнение фаунистических данных без учета сезонности приводит к значительным итоговым ошибкам, что нередко можно наблюдать в имеющейся литературе.

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ОБЩИХ ПО БИОТОПАМ ВИДОВ С ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТЬЮ

Наиболее многочисленными общими по сезонам пауки в большинстве своем те же, что фигурируют в списках массовых, фоновых и эвритопных видов (табл. 33). Приведены сведения лишь о видах, достигающих в какой-либо из сезонов обилия более 10%, хотя это не означает, что они не населяли другие биотопы, но с меньшей относительной численностью.

Хортобий

В сезонных списках из лесов, в особенности, не заболоченных, с богатым травостоем, много *Metellina mengei*, составляющего порой более половины общего количества пойманных особей взрослых пауков. Кроме того, поздней весной и в начале лета многочисленны *Dictyna arundinacea*, *Tetragnatha pinicola* и *Maso sundevalli*, а ранней осенью — *Helophora insignis* и *Linyphia triangularis*.

Герпетобий

Чаще других в списках фигурируют виды из родов *Pirata* и *Pardosa*. Ранней осенью *Trochosa terricola* после выхода самок из заточения в земляных кубышках сохраняет свой высокий статус в общей численности населения. Среди представителей других семейств в сфагновых биотопах осеннего времени многочислен *Antistea elegans*, а по надпойменным лугам и примыкающим к ним приопушечным зонам лесов с участием лиственных пород — *Allomengea scopigera*.

Эврихронные виды, занимающие высокое положение в комплексах пауков какого-либо одного биотопа, нередко специфичны, встречаясь только в определенных условиях, например, *Pardosa atrata* на моховых болотах. Здесь же и в прилегающих сфагновых сосновых разреженных мелколесьях в первую половину теплого сезона года обычен *P. hyperborea*, а по высокоствольным заболоченным соснякам — *Hygrolycosa rubrofasciata*.

В лугах эврихронно несколько видов пауков, достигающих здесь временами очень высокой численности: *Pardosa sphagnicola*, *P. fulvipes*, *P. pullata*, *P. paludicola*, *Allomengea scopigera*. В окрестных биотопах, чаще всего по их опушечным участкам, эти виды никогда не достигают высокого положения в сообществах. В беломошниках многочислен *Alopecosa aculeata*, где доминируют также специфичные для сухих песчаных участков *Xerolycosa*. Для ельников и лесов с большим включением елового подроста характерно наличие среди весенних доминантов *Macrargus rufus*, статус которого в летнее время снижается в несколько раз.

Таблица 33. Сезонные изменения статуса (среднее значение обилия в % от общего уровня численности в указанных биотопах) пауков хортобия и герпетобия, наиболее многочисленных по нескольким биотопам

Вид	Биотопы	% %		
		в	л	о
<i>Хортобионты</i>				
<i>Meta mengei</i>	сз, сб, ссф, смл, лл	22	10	12
<i>Dictyna arundinacea</i>	сб, ссф, бол, луг	19	6	
<i>Tetragnatha pinicola</i>	сб, ссф, луг, бол	17	10	31,3
<i>Helophora insignis</i>	ел, смл, лл		17	43
<i>Linyphia triangularis</i>	сз, ел		17	11
<i>Maso sundevalli</i>	сз, ел	22	10	15
<i>Pachygnatha listeri</i>	сз, ссф		5	18
<i>Tibellus maritimus</i>	луг, бол	6	9	59
<i>Герпетобионты</i>				
<i>Pirata hygrophilus</i>	ссф, ел, смл, лл, сз	10	26	2
2 <i>Pirata uliginosum</i>	бол, ссф, лл, сз	10	17	
6 <i>Pardosa sphagnicola</i>	бол, луг, ссф, смл	13	25	13
<i>Pardosa lugubris</i>	смл, сз, сб, лл	17	11	8
<i>Trochosa terrricola</i>	смл, сз, сб, ел	23	5	25
<i>Antistea elegans</i>	бол, ссф			23
<i>Allomengea scopigera</i>	луг, оп, лл			34

Примечание. Обозначения в тексте.

В списках видов, общих для населения хортобия и герпетобия, 48% (64 вида) падает на представителей семейства линифид (табл. 34). Это 78% всех обнаруженных в учетных сборах из хортобия видов данного семейства и 54% — в сборах из герпетобия.

Однако, качественное сходство между фаунами Linyphiidae хортобия и герпетобия по отдельным биотопам достоверно лишь для материалов из хвойно-лиственных и близких к ним лесов ($I_{\text{кач}} = 0,40$). Минимально допустимого значения, около 0,33, индекс сходства достигает между списками линифид из лугов и примыкающих к лугам участков мелколиственных лесов. В остальных случаях качественного сходства перечней видов этого семейства из растительного и подстилочного яруса не наблюдается.

Чаще типичных хортобионтов в почвенных ловушках оказываются эврибионты. Обычно это самцы, передвигающиеся по поверхности почвы. Для сравнительно крупных свободноживущих пауков из родов *Xysticus*, *Euryopis*, *Hygrolycosa* суммарное соотношение самцов и самок в ловушках, в среднем, 7:1, для мелких (*Maso sundevalli*, *Tenuiphantes nigriventris* и др.) — 4:1. Для видов, реже посещающих растительный ярус, это соотношение может быть ниже — 2:1 (например, у *Pocadicnemis pumila*) или 1:1 (*Oedothorax retusus*, *Pachygnatha clercki*). Но это могут быть и самки, базирующиеся преимущественно в подстилке и чаще попадающие в наземные ловушки (*Tenuiphantes mengei* и др.), и тогда соотношение между полами пауков, попавших в ловушки, меняется в пользу самок (табл. 34).

Таблица 34. Встречаемость обчих для герпетобия и хортобия видов *Linyphiidae* (в % от суммарного числа особей каждого вида в обоих ярусах)

Вид	Кол-во встреч*, %		Соотношение самцы/самки**	
	г	х	г	х
<i>Agyneta subtilis</i>	97	3	1-0,2	0-1
<i>Araeoncus crassiceps</i>	28	72	1-1,5	1-1
<i>Araeoncus humilis</i>	83	17	0-1	0-1
<i>Bathyphantes gracilis</i>	96	4	1-0,9	1-0
<i>B. nigrinus</i>	30	70	1-1,27	1-3,75
<i>Bolyphantes alticeps</i>	14	86	1-0,18	1-1,1
<i>B. luteolus</i>	32	68	1-5,0	1-12,0
<i>Ceratinella brevipes</i>	67	33	0-1	0-1
<i>Ceratinella brevis</i>	84	16	1-0,8	0-1
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	86	14	1-0,5	1-1
<i>Diplocephalus picinus</i>	92	8	1-1,4	0-1
<i>Diplostyla concolor</i>	90	10	1-1,7	1-1
<i>Dismodicus bifrons</i>	40	60	1-0	1-2
<i>Dismodicus elevatus</i>	9	91	1-2	1-3,3
<i>Drapetisca socialis</i>	11	89	1-1	0-2
<i>Drepanotylus uncatulus</i>	66	34	1-1	1-0
<i>Entelecara errata</i>	50	50	0-1	0-1
<i>Erigone atra</i>	77	23	1-0,92	0-1
<i>Erigone dentipalpis</i>	67	33	1-0	0-1
<i>Erigonella hiemalis</i>	50	50	1-0,33	0-1
<i>Gnathonarium dentatum</i>	67	33	0-1	1-0
<i>Gonatium rubellum</i>	7	93	0-1	1-1,8
<i>Gonatium rubens</i>	21	79	1-2	1-1,2
<i>Gongylidium rufipes</i>	33	67	1-1,8	1-4,6
<i>Helophora insignis</i>	6	94	1-0,75	1-1,4
<i>Hypomma bituberculatum</i>	12	88	1-0	1-1,3
<i>Hypomma fulvum</i>	25	75	1-1	1-2
<i>Kaestneria pullata</i>	42	58	1-2,1	1-2,75
<i>Latithorax faustus</i>	20	80	0-1	1-1
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	86	14	1-5,0	0-1
<i>Linyphia triangularis</i>	4	96	1-1	1-3,3
<i>Macrargus rufus</i>	99,6	0,4	1-0,16	0-1
<i>Maso sundevalli</i>	12	88	1-0,4	1-3,0
<i>Meioneta saxatilis</i>	40	60	1-1	1-2
<i>Metopobactrus prominulus</i>	66	34	1-1	1-0
<i>Micrargus herbigradus</i>	75	25	1-0	0-1
<i>Microlinyphia pusilla</i>	8	92	0-1	1-2,75
<i>Microneta viaria</i>	91	9	1-0,2	0-1
<i>Minyrioloides trifrons</i>	17	83	0-1	1-1,5
<i>Minyriolus pusillus</i>	75	25	1-0,5	1-0

Вид	Кол-во встреч*, %		Соотношение самцы/самки**	
	г	х	г	х
<i>Moebelia penicillata</i>	50	50	1-1	1-0
<i>Nerienne clathrata</i>	27	73	1-0	1-7,0
<i>Nerienne emphana</i>	3	97	1-2	1-1,5
<i>Nerienne furtiva</i>	8	92	0-1	1-10,0
<i>Nerienne peltata</i>	4	96	1-2	1-3,1
<i>Notioscopus sarcinatus</i>	85	15	1-4,5	0-1
<i>Oedothorax gibbosus</i>	56	44	1-1,3	1-5
<i>Oedothorax retusus</i>	93	7	1-1,1	0-1
<i>Oryphantus angulatus</i>	67	33	1-1	0-1
<i>Pocadicnemis pumila</i>	95	5	1-0,6	0-1
<i>Porhomma pygmaea</i>	15	85	0-1	1-0,7
<i>Savignya frontata</i>	27	73	1-1	1-0,8
<i>Silometopus elegans</i>	64	36	1-0,4	0-0,3
<i>Tapinocyba insecta</i>	90	10	1-0	1-0
<i>Tapinocyba pallens</i>	92	8	1-0,15	1-2
<i>Tenuiphantes alacris</i>	50	50	1-1,1	1-0,8
<i>T. cristatus</i>	53	47	0-1	1-1,2
<i>T. mengei</i>	37	63	1-4,5	1-5,3
<i>T. nigriventris</i>	62	38	1-0,25	1-2,0
<i>T. tenebricola</i>	82	18	1-2,1	1-0,5
<i>Trichopterna thorelli</i>	60	40	1-0,5	0-1
<i>Walckenaeria antica</i>	98	2	1-0,05	1-0
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	67	33	0-1	1-0,5
<i>Walckenaeria vigilax</i>	33	67	1-0	1-1
В среднем (%):	52	48	1-1,33	1-1,72
Итого типичных видов:	37	32		

Примечания. * в случаях (50±5)% вид занесен в обе категории; ** любое количество самцов во всех случаях принято за единицу, кроме нулевого, когда за единицу принято любое количество самок. Остальные обозначения в тексте.

Линифиды *Bolyphantes*, *Helophora*, *Linyphia*, *Microlinyphia*, *Nerienne*, строящие обычно более или менее обширные тенета, встречаются преимущественно на растительности. Мелкие виды, раскидывающие небольшие сети над самой землей (*Erigone atra*) или затягивающие паутиной поверхностные углубления на почве (*Tenuiphantes tenebricola*), редко попадают в сачок и, по учетным данным, относятся, скорее, к обитателям герпетобия. Равнообильны в сборах из обоих участков вертикали количества особей пяти видов этого семейства: *Entelecara errata*, *Erigonella hiemalis*, *Moebelia penicillata*, *Tenuiphantes alacris*, *T. cristatus*.

Подводя итоги

Достоверного сходства между фаунами хортобия и герпетобия нет.

По этапам обитания сравнительно высокая степень видового сходства между комплексами пауков в различных биотопах обычно не обеспечивается сохранением соответствующей величины плотности населения общих видов. Количественное сходство обычно гораздо ниже качественного. Большинство комплексов пауков отличается своеобразием плотности населения в зависимости от набора внутренних экологических условий мест обитания.

Сезонные группировки населения пауков внутри биотопов менее изменчивы, чем биотопические. По наблюдавшимся биотопам в фауне герпетобионтов преобладают пауки весенне-летнего фенотипа. Среди хортобионтов этот фенотип превалирует лишь в открытых биотопах и по сухотравным соснякам, в остальных случаях в фауне пауков хортобия доминируют виды летне-осеннего фенотипа.

Внутри биотопов количественное сходство сезонных группировок пауков травостоев в большинстве рассмотренных случаев гораздо ниже, чем в приземном ярусе. Кроме того, количественное сходство между сезонными комплексами пауков хортобия внутри биотопов, в основном, немного ниже, чем в качественном, а герпетобия — преимущественно, выше. Так же, как при сравнении сезонных списков, наиболее сходны по сезонам в количественном ракурсе комплексы пауков по сфагновым биотопам.

Несмотря на высокую степень биотопической мозаичности в районе исследований, каждому из обследованных мест свойствен свой сезонный набор видов пауков, сопровождаемый характерной внутренней структурой.

Вариабельность количественных показателей сходства гораздо выше, чем качественных, что свидетельствует о наличии хорошо выраженной зависимости численности популяций от внутренних сезонных условий каждого из биотопов.

Глава 8

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ФЕНОТИП И ПЛОДОВИТОСТЬ

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

В данном разделе обсуждается только материал, полученный во время учетных работ 1986–2006 гг. Более подробные сведения о соотношении полов самцы / самки (СП) в популяциях приведены в главе 3. В сборах почвенными ловушками преобладают самцы, СП = 1,7, в кошени — самки, СП = 0,5.

Самки менее самцов привязаны к этажу обитания, но более требовательны к сохранению комплекса микроклиматических удобств, которые меняются посезонно. Выбор оптимальных условий достигается сменой этажа обитания, происходящей для одних видов на постоянной основе, для других — временно, что уже отмечалось ранее (Baert, 1981; Janssens, Clerco, 1986).

Соотношение полов по количеству экземпляров

Для эврихронных пауков, общих в обоих ярусах, в уловах из травостоев самки как массовых, так и немногочисленных видов, попадались в четыре раза чаще самцов, тогда как в материале из герпетобия их количества в целом были равными.

Хортобий

Соотношение полов в доминирующей по численности группе пауков каждого из биотопов мало соответствует таковому для сезонного населения в целом (табл. 35). Корреляция между блоками индексов СП для группы доминантов и полного набора видов отсутствует: $r = 0,25$, т. е., половая структура сезонных групп доминантов в сборах не обуславливает величины показателя соотношения полов в населении в целом.

Герпетобий

Соотношение полов в доминирующей по численности группе каждого из биотопов близко по значению к таковому для сезонного населения в целом (табл. 35). Величина показателя соотношения полов в населении в целом обусловлена половой

структурой группы доминантов: коэффициент корреляции между блоками половых индексов для группы доминантов и полного набора видов равен $0,85 \pm 0,054$, при $P = 0,001$.

В фауне эпигейных пауков преобладает весенний тип размножения, при котором самцы стенохронны, а самки часто эврихронны. К сожалению, в работах по фенологии размножения пауков не определяется само понятие «сезона», по которому ориентируются лимиты стенохронности. Имеется ли в виду календарный сезон, месяц или течение природного феносезона, обусловливаемого определенными рамками температурного режима? В данной работе понятие стенохронности пола ограничивается непрерывным периодом, укладывающимся в границы одного естественного феносезона, при условии, что в этот промежуток времени активно не менее 80% взрослых самцов данного вида.

Таблица 35. Распределение по биотопам сезонных значений индекса соотношения полов самцы/самки (по количеству экземпляров) в сборах из хортобия и герпетобия

Биотоп	Группа доминантов				Общее количество видов			
	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	Средний	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	Средний
Хортобионты								
<i>сз</i>	1,2	0,51	0,25	0,65	0,45	0,60	0,39	0,48
<i>сф</i>	0,76	0,59	0,37	0,57	0,74	0,43	0,39	0,52
<i>сб</i>	0,5	0,5	0	0,33	0,47	0,51	0,40	0,46
<i>ел</i>	0,33	0,39	0,6	0,44	0,29	0,46	0,59	0,45
<i>лл</i>	0,45	0,31	0,77	0,51	0,50	0,35	0,61	0,49
<i>смл</i>	1,2	0,41	1,2	0,94	1,40	0,38	0,76	0,59
<i>луг</i>	0,52	0	0	0,17	0,60	0,43	0	0,34
<i>бол</i>	1,2	1,25	0	0,82	0,76	0,57	1,75	1,03
<i>выр</i>	0,27	0,36	0,25	0,29	0,73	0,35	0,25	0,44
В среднем:	0,71	0,48	0,38	0,53	0,66	0,37	0,57	0,53
Герпетобионты								
<i>сз</i>	2,9	2,0	0,6	1,8	3,2	1,7	0,75	1,9
<i>сф</i>	2,7	1,2	0,7	1,5	2,8	1,1	0,6	1,5
<i>сб</i>	3,5	4,0	1,1	2,9	4,4	3,3	0,5	2,7
<i>ел</i>	6,4	0,9	0,6	2,6	5,2	1,2	0,9	2,4
<i>лл</i>	5,1	4,3	0,7	3,4	4,5	0,7	1,0	2,1
<i>смл</i>	3,6	1,0	0,6	1,7	3,3	1,3	1,0	1,9
<i>луг</i>	2,1	1,2	0,8	1,4	2,9	1,2	0,6	1,6
<i>бол</i>	4,0	1,2	1,0	2,1	3,5	1,3	0,6	1,8
<i>оп</i>	1,6	0,8	0,3	0,9	2,7	1,2	0,5	1,5
В среднем:	3,54	1,84	0,71	2,0	3,61	1,44	0,72	1,9

Примечание. Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

Последнее обстоятельство служит дополнительным приспособлением популяции к увеличению репродуктивного периода, обеспечивая максимально возможный успех размножения. Поэтому, например, у большинства видов пауков семейства *Lycosidae* разновозрастные личинки встречаются одновременно не только по причине

разницы в сроках повторных откладок яиц после одного спаривания, но и в результате разных темпов созревания пауков из этих кладок. В первых кладках, находящихся в оптимальных для вида условиях, яиц много. Молодые развиваются в благоприятном температурном режиме, уходя на зимовку в старшем возрасте, что и обеспечивает у моновольтинных видов массовый, ограниченный узкими рамками весенний репродуктивный период. Вышедшая из повторных кладок детва попадает в иной, не столь благоприятный режим температуры и влажности, развивается медленнее. На зимовку уходят нимфы средних возрастов, менее способные к выживанию. Немногочисленные взрослые особи этого запасного для популяции варианта и образуют летние «хвосты» распределения.

В районе исследований зависимость сроков наступления отдельных фенофаз жизненного цикла и плодовитости от погоды хорошо просматривается на данных по *Pardosa sphagnicola* за два смежных года с резкими различиями метеоусловий (табл. 36). В 1987 г. была затяжная холодная весна, прохладное лето. Популяция находилась в угнетенном состоянии: невысокая плотность, растянут период размножения при низкой плодовитости. В год с благоприятными погодными условиями плотность популяции вида была выше, репродуктивный период завершился за месяц до окончания летнего феносезона при высокой плодовитости.

Таблица 36. Состояние популяции *Pardosa sphagnicola* в зависимости от погоды

Год	Апрель-май		Послед- ний снег	Дата начала лета	Средняя Т лета, °С	ДП самцов, экз./ 100 лс.	Первая кладка		Последняя кладка	
	Средняя Т, °С	Среднее количество осадков, мм					дата	число яиц	дата	число яиц
1987	9,4	125	28.05	с 20.06	14,8	38	15.07	34	6.09	8
1988	14,4	46	28.04	с 9.06	19,3	90	11.06	43	28.07	24

Обычно после нормально прошедшего репродуктивного периода предыдущего года самцы другого многочисленного вида, *P. pullata*, в весенних сборах появляются в мае, исчезая к августу. После неблагоприятного сезона 1987 г., когда самцы и самки с коконами *P. pullata* наблюдались и в сентябре, а основная часть молоди зимовала, не достигнув старших возрастов, взрослые самцы в весенних сборах 1988 года отсутствовали, начав попадаться только с наступлением лета, т. е., месяцем позже обычного.

Подобный порядок отмечен для популяций некоторых широко распространенных ликозид в других, далеко отстоящих друг от друга регионах: в южнокитайском (Есюнин, Коробейников, 1990), в Хабаровском крае (Триликаускас, 2003), в Украине (Зюзин, Тыщенко, 1978), в Шотландии (Edgar, 1971). Фенологическим полиморфизмом, улучшающим успешность размножения при любых вариациях погодных условий (в пределах, обеспечивающих жизнь) обладают не только ликозиды. По другим семействам пауков также отмечались смещения фаз, приходящихся на зимовку, в зависимости от погодных условий: у *Pisaura mirabilis* (Bonaric, 1985), у *Oedothorax fuscus* (de Keer, Maelfait, 1987), у *Linyphia radiata* (Wise, 1984).

Теплая осень позволяет скорректировать недостатки позднего выплода личинок, которые зимуют в более старших возрастах, иногда достигая половозрелости. Корректирующее воздействие производит также суровая зима, отсеивая слабых особей, или затянувшаяся весна, с суммами температур, недостаточными для созревания

половых продуктов, но обеспечивающих с течением времени линьку молодых на имаго.

Самцы и самки многих видов пауков не только обладают разной потребностью в перемещениях, но зачастую большую часть времени проводят на разных экологических уровнях. В качестве примера среди хортобионтов следует отметить пауков рода *Xysticus*, самцов которых можно всегда увидеть в дневное время на голой поверхности подстилки в майских лесах. Самки этих видов сидят обычно на кустарниках. Среди герпетобионтов у таких пауков, как *Pardosa fulvipes*, *Erigone atra*, самцы — типичные обитатели поверхности земли, редко посещающие растительный ярус, тогда как самки обычны не только на поверхности земли, но и в травостоях. Эта особенность биологии отмечена также на пастбищах в Бельгии для *E. atra* и некоторых других линифид (Janssens, De Clerco, 1986). Такая жизненная стратегия, присущая многим видам и группам членистоногих, когда со сменой сезонов происходит расширение пространства обитания, расценивается как биологический принцип, способствующий процветанию популяций (Бей-Биенко, 1966).

Половой диморфизм, выражающийся не только морфологически, но и в биологических и экологических признаках, присущ большинству видов пауков. Экологической валентностью, в данном случае — способностью вида занимать наиболее выгодный объем пространства в одном или нескольких уровнях вертикали, в большей степени обладают самки. Интересно, что у животных с равной продолжительностью жизни обоих полов самки по большинству экологических и морфологических признаков консервативнее самцов (Олигер, 1969; Шварц и др., 1968), сохраняя наибольшее количество признаков, определяющих вид. Самцы более мобильны в своей наследственности, привнося гено- и фенотипическую новизну (Майр, 1968).

В целом, значительное преобладание самцов в популяциях может свидетельствовать о неблагоприятных условиях внешней среды, приводящих к смещениям равновесия внутренней структуры популяций. Однако, при данном способе отловов из факта преобладания в сборах самцов эпигейных пауков в период, приуроченный к спариванию большинства видов, такой вывод не правомочен. Своеобразие биологии пауков, отличающейся различной степенью двигательной активности для самцов и самок, в данном случае не позволяет использовать половой индекс для характеристики условий размножения, как это можно, например, сделать для обитающих здесь же быстро и много передвигающихся жуужелиц обоих полов (Пучков, 1989). В сущности, значения этого показателя позволяют сделать вывод о том, что половая структура сезонных групп пауков, доминирующих по численности в хортобии, не служит основой для величины показателя соотношения полов в населении в целом, тогда как в герпетобии именно структура популяций доминантов определяет суммарное соотношение полов.

В целом следует заметить, что высокая двигательная активность самцов при отловах почвенными ловушками служит положительным фактором, способствуя увеличению их относительной численности в сборах, тогда как при укусах эта же особенность биологии отрицательно сказывается на их попадаемости, по сравнению с большинством стационарно расположившихся на растительности самок.

ФЕНОТИПЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Доминирующие виды

Наиболее многочисленными в сборах виды размножаются по одногодичному циклу, что, собственно, наряду с высокой степенью экологической пластичности, и позволяет им быстро занимать главенствующее положение в населении. Существуют как бы две основные волны размножения доминантов: весенне-летняя (до середины июля) и осенняя, сопровождающиеся соответствующими увеличениями численности. Такие особенности, видимо, присущи фауне пауков в целом, так как отмечены и в других регионах мира: для Японии, Северной Америки (Oku, Maeta, 1982; Wise, 1984).

Хортобуи

Доминировавшим по численности видам в фауне травостоев присущи пять различных типов размножения.

Эврихронные самцы и самки: *Gongylidium rufipes*, *Evarcha falcata* встречаются в течение всего теплого времени года; *E. arcuata*, *Metellina mengei*, *Pityohyphantes phrygianus* — круглогодично.

Дихронные самцы, эврихронные самки: самцы активны весной и часть лета — у *Dictyna arundinacea*, *Pachygnatha listeri*, *Pardosa fulvipes*, *Xysticus cristatus*, *X. ulmi*; летом и осенью — у *Tenuiphantes mengei*. Самки этих видов попадают в уловах все теплое время года или в течение всего года, с небольшим перерывом в середине лета.

Дихронные самцы и самки: имаго обоих полов активны весной и летом — у *Dictyna pusilla*, *Microlinyphia pusilla*, *Tibellus maritimus*, *Tetragnatha extensa*; летом и осенью — у *Larinioides cornutus*, *Gonatium rubens*, *Linyphia triangularis*, *Helophora insignis*.

Стенохронные самцы, ди- или эврихронные самки: самцы активны весной — у *Hyposinga pygmaea*, летом — у *Bolyphantes luteolus*, *Maso sundevalli*.

Стенохронные самцы и самки: у *Dismodicus bifrons*, *Neriene emphana*, *Sitticus floricola*, *Tetragnatha pinicola*.

Герпетобуи

У доминировавших в населении эпигейного яруса пауков наблюдались те же типы размножения, что и у хортобионтов, но стенохронных видов было меньше.

Эврихронные самцы и самки: *Agroeca brunnea*, *Trochosa ruricola*, *Tr. spinipalpis*, *Tr. terricola*. Для последнего вида характерно наличие двух периодов копуляции: весеннего и осеннего, что отмечено у этого вида также в Западной Европе (Вреумеуер, 1961). Хотя, не исключено, что осенняя половая активность обеспечивается особями другой генерации. После окончания весеннего размножения самцы исчезают, тогда как самки с коконами прячутся до августа, пока из коконов не начнет выходить молодежь. Осенью соотношение полов равное. Перезимовавшие нимфы обоих полов второго года жизни начинают репродуктивный период весной. У *Centromerus sylvaticus* часть популяции зимует на стадии имаго, поэтому пауков можно найти с осени до середины весны, а взрослые *Antistea elegans* встречаются во все сезоны года, но в доминирующие группы входят только осенью по сфагновым биотопам.

Дихронные самцы, эврихронные самки: самцы активны весной и часть лета — это ликозиды *Pardosa lugubris*, *P. sphagnicola*, *P. pullata*, *P. fulvipes*, *Pirata hygrophilus*, *P. uliginosus*.

Дихронные самцы и самки: имаго обоих полов активны весной и летом — у *Agy-neta subtilis*, *Alopecosa aculeata*, *A. pulverulenta*, *Pardosa atrata*, *Xerolycosa nemoralis*; летом и осенью — у *Agroeca proxima*, *Allomengea scopigera*; зимой и весной отмечена активность для имаго *Macrargus rufus*, осенью и зимой — *Helophora insignis*. Последний вид отмечается для этого же типа размножения в растительном ярусе, но там для него характерно смещение фенотипа на один сезон раньше.

Стенохронные самцы, дихронные самки: у *Bolyphantes alticeps*.

Стенохронные самцы и самки: у *Xerolycosa miniata*.

Для популяций *Pardosa lugubris* и *P. pullata* из западных районов Ленинградской области выяснены (Зюзин, Тыщенко, 1978) типы размножения, отличающиеся от полученных выше данных для восточного района области. Это еще раз указывает на экологическую мобильность видов в зависимости от условий среды, соответствуя известному утверждению того, что в природе нет двух одинаковых популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Среди 70 наиболее многочисленных в Приладожье видов 75% относятся к весенне-летней феногруппе, 13% — к летне-осенней, остальные — к летней. В весенней феногруппе имеется ряд видов с основными южными ареалами, отсутствующие в других, что подтверждает в целом сообщения других исследователей (Есюнин, 2005; Esjunin et al., 1994) о том, что основа весеннего населения пауков слагается из видов неморального происхождения, а осеннего — бореального, хотя в пределах изучавшихся регионов по отдельным видам могут быть и отклонения.

В группе летне-осеннего фенотипа половина видов, кроме главного периода размножения, обладает также менее выраженным летним или весенне-летним пиком активности обоих полов. Такие же виды, т. е., обладатели дополнительного периода размножения, кроме основного, имеются и в группе весенне-летнего фенотипа. В целом, среди хорошо выраженных обладателей двух пиков активности на долю бореальных палеарктов приходится 36%, голарктов и видов европейского и западно-центрально-палеарктического распространения — по 32%. Для некоторых видов этой группы отмечена возможность зимнего размножения.

Следует заключить, что среди многочисленных представителей обеих рассмотренных феногрупп имеется ряд видов с повышенной выживаемостью, способных образовать вторую фенопопуляцию, обитающую в иных внешних условиях. Считая за исходный тип существования весенне-летний, можно сказать, что часть видов в районе исследований уже перешла на осенний фенотип, сохранив весенне-летний как остаточный. Это *Evarcha arcuata*, *Larinioides cornutus*, *Linyphia triangularis*, *Microneta viaria*, *Pachygnatha listeri*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Tenuiphantes alacris*, *Trochosa ruricola*. С другой стороны, обладатели преимущественного весеннего фенотипа *Agroeca brunnea*, *Bathyphantes nigrinus*, *Centromerus arcanus*, *Clubiona lutescens*, *Evarcha falcata*, *Gongylidium rufipes*, *Hygrolycosa rubrofasciata*, *Kaestneria pullata*, *Larinioides patagiatus*, *Macrargus rufus*, *Metellina mengei*, *Oedothorax retusus*, *Pardosa pullata*, *Pirata piraticus*, *Robertus lividus*, *Tenuiphantes tenebricola*, *Theridion varians*, *Trochosa spinipalpis*, *Tr. terricola*, *Walckenaeria cucullata*, *Xerolycosa miniata*, *X. nemoralis* оказались способны к созданию дополнительного варианта в виде осенней популяции. В обоих случаях это значительно увеличивает степень выживаемости вида в целом. В промежуточном состоянии оказались виды со среднелетним

фенотипом, обладающие незначительными «хвостами» активности обоих полов в обе стороны: *Araneus diadematus*, *A. quadratus*, *Diplocephalus latifrons*, *Diplostyla concolor*, *Enoplognatha ovata*, *Neriere emphana*, *Pardosa amentata*, *Tetragnatha pinicola*. Интересно, что в Финляндии и Карелии (Palmgren, 1974) оба вида *Larinioides* можно отнести к среднелетнему фенотипу, лишь с небольшим возрастанием численности в июле-августе. Возможно, в связи с исторически более поздним становлением аранефаун этих регионов, по сравнению с Приладожской, а также более суровыми климатическими условиями, эти два экологически близких вида не разделяются там во временном аспекте относительно сезонов года, но обладают различиями в суточной активности. Более выгодным определяющим трендом существования для обоих оказался тот, который обеспечивает успешное размножение на протяжении всего теплого времени года.

Динамика феноструктуры населения

Далее рассматривается внутрибиотопическая структура группировок пауков и ее сезонные изменения, связанные с фенологией отдельных компонентов населения. Виды, отнесенные в одном из биотопов в категорию ди- или эврихронных, в других местах могут встречаться в иную пору. Приведенные ниже данные основываются на учетных данных в теплое время года, объединяя материалы по самкам и самцам и характеризуя состояние населения пауков в каждом из рассмотренных биотопов в отдельности. Величины обсуждаемых показателей вычислены в среднем на одну единицу для каждой из указываемых категорий.

В населениях пауков долевого участие эврихронных форм, встречающихся на протяжении трех сезонов, в среднем, в три раза ниже доли дихронных, попадающих во время двух сезонов (рис. 26). В обоих рассматриваемых ярусах обитания наибольшее количество эврихронных видов, как в абсолютном, так и относительном выражениях, найдено в сфагновых биотопах.

В эпигейном ярусе число эврихронных и дихронных видов примерно в два раза выше, чем в растительном, но величины их долевого участия в суммарном объеме видов населения своего яруса, в основном, достаточно соизмеримы: около 8% для первых и около 25% для вторых.

Дихронные виды

Хортобий

Средние значения долевого участия дихронистов по сезонам «*в + л*» и «*л + о*» по всем биотопам около 33%. Относительное количество зимующих видов, активных как осенью, так и весной, на порядок ниже. Они встречены только в лесных биотопах.

Герпетобий

Дихронные пауки представлены в основном видами, встречающимися в сезоны «*в + л*» — 35% в целом по рассматриваемым биотопам, для сезонов «*л + о*» — 12%, а для «*в + о*» — 3%. Виды, зимующие на взрослой стадии, чаще встречаются в уловах из открытых биотопов.

Эврихронные виды

Хортобий

В травостое встречено 35 эврихронных видов, присутствующих в учетных сборах в фазе имаго в течение всего теплого времени года, три из которых особенно многочисленны.

Metellina mengei — в течение всего вегетационного периода обилиен во всех лесах, кроме *сб*. В *лл* его значимость достигает, в среднем, 12% за сезон, в других лесах — около 5% общей численности.

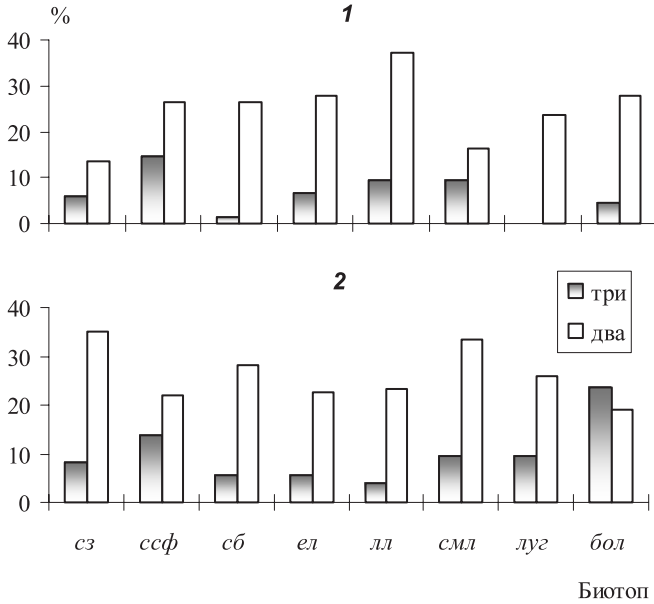


Рис. 26. Долевое участие (в % от S) дихронных и эврихронных видов в населении пауков по биотопам:

1 — в хортобии, 2 — в герпетобии. Обозначения: два — дихронины, три — эврихрони. О бозначения биотопов в тексте.

Maso sundevalli — по зеленомошным хвойникам на его долю в весенне-летнем населении приходится, в среднем, около 16%, а в целом по лесам — около 9% от ОДП. В течение всего теплого периода года встречается только по соснякам-черничникам, в других типах леса отсутствует в осенних сборах.

Microlinyphia pusilla — обитатель открытых и полуоткрытых биотопов. В незаболоченных приопушечных участках часть особей успевает осенью перелинять на имаго, однако это еще не означает, что они успевают приступить к размножению до наступления холодов. Поэтому, скорее всего, этот вид следует относить к дихронистам весенне-летнего цикла.

Герпетобий

В населении пауков этого яруса найдено 49 видов эврихронной встречаемости, среди которых семь специфичны для двух лесных и двух открытых биотопов: *Tro-*

chosa spinipalpis — в заболоченных сосняках, с относительным средним уровнем численности в населении 10%; *Alopecosa aculeata* (15%) и *Xerolycosa nemoralis* (10%) — в сосняках лишайниковых. На открытых моховых болотах в течение всего теплого периода встречаются два представителя ликозид: *Pardosa atrata*, находящегося в числе доминантов в группировках пауков биотопа весной, при среднем уровне относительной численности около 10%, и *P. hyperborea*, сохраняющего статус субдоминирующего вида в весенне-летнее время, при среднем значении долевого участия в численности около 6%. На лугах отмечено два эврихрона — *P. fulvipes* и *P. pullata*, примерно одинакового статуса в населении около 8%, с положительным пиком численности в летний сезон.

Таблица 37. Число особей эврихронных видов пауков, обитающих в хортобии и герпетобии

Вид	Хортобий		Герпетобий	
	самцы	самки	самцы	самки
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	12	6	26	55
<i>Linyphia triangularis</i>	58	193	5	5
<i>Hugrolycosa rubrofasciata</i>	1	6	91	31
<i>Pachygnatha listeri</i>	19	120	19	51
Всего:	93	341	143	151

Несколько видов эврихронов встречены как в одном, так и в другом ярусе обитания (табл. 37). В целом, количество особей обоих полов этих видов, пойманных на растительности, в полтора раза превышает таковое, отловленных в эпигейном ярусе, хотя самцы чаще придерживаются герпетобия, а самки предпочитают держаться на травах. Присутствие самцов в сборах с трав у *Linyphia triangularis* и *Hugrolycosa rubrofasciata* явно занижено. Для всех видов таблицы 38 отмечена эврихронность как для самцов, так и для самок.

ПЛОДОВИТОСТЬ

Сведения по плодовитости и характеру ее изменчивости у пауков, обитающих в естественных условиях, представляют вполне определенный специфический интерес, связанный с прикладным направлением в развитии биологической защиты (Полчанинова, 1990; Kirschner, 1964; Nyffeler, Benz, 1987, 1989) или в медицине (Мариковский, 1956; Федоров, 1986). Они также могут использоваться как в лабораторных разработках в качестве эталонного материала, так и для исследований путей специфической внутривидовой адаптации к внешним факторам среды, дальнейшего развития концепций ареалов, численности, видового разнообразия и пр. В связи с этим изучалась биология размножения отдельных, преимущественно, крупных видов (Спасский, 1935; Fergusson, 1972; Christenson, Wengl, 1980 и др.) или обитателей сельхозугодий (Федоряк, 1979; Gonzalez, Armendano, 1995; Morse, 1994). Исследования проводились, по преимуществу, в лабораториях. О плодовитости пауков в природной среде сведений очень мало, в особенности, в отечественной литературе (Лобанова, 1976; Мариковский, 1956; Перелешина, 1928; Сычевская, 1935, Олигер, 1998-а).

Далее величина кладок приведена в количестве единиц на 1 кокон: яиц без видимых признаков деления — $я$, эмбрионов (яиц, начавших деление) — $эм$ или молоди, вышедшей из яйцевых оболочек — $ж$. В этих же единицах указана размерность плодовитости самок — F . Среднее арифметическое значение единиц на 1 кокон — M ; коэффициент вариации — Cv , количество обследованных коконов — k . При всех вычислениях зараженные паразитоидами коконы в расчет не принимались.

В природных условиях представление об истинной плодовитости самок — количестве яиц, отложенных самкой в течение жизни — можно получить для некоторых видов из семейств Dictynidae, Salticidae, Tetragnathidae, Theridiidae, самки которых делают несколько кладок в пределах одного жилища. Выяснение плодовитости у свободно живущих видов требует применения специальных методик с мечением пауков в естественных условиях.

Учитывая большую путаницу в имеющейся литературе с обозначениями личиночных стадий пауков (Whitcomb, 1978), я придерживаюсь следующего: за первый ювенильный возраст $ж$ принимаю стадию сразу после выхода молоди из яйцевых оболочек внутри кокона. У большинства видов пауков личинки покидают кокон, завершая вторую возрастную стадию.

Araneus diadematus: 4.06.05 в клубке молоди, только что покинувшей кокон и выбравшейся на траву в разнородном лесу, насчитывалось около 120 $ж$. 27 августа в двух кладках одной самки под карнизом окна найдено 125 $эм$ и 109 $я$. Плодовитость данной особи 234 $я$.

Clubiona lutescens: в коконах найдено: 14.07.96 — 65 $я$, 18.07.03 — 25 $эм$, 13.07.06 — 82 $ж$, 4.08.97 — 56 $эм$. $F = 57$ яиц.

Alopecosa pulverulenta: в коконах: 24.06.99 — 62 $ж$ и 58 $ж$, 19.06.99 — 50 $эм$, 9.08.88 — 42 $я$, 21.08.88 — 23 $ж$. То есть, майская плодовитость (время откладки яиц), в среднем, 57 $я$ на кладку, а к концу сезона размножения она оказалась почти втрое ниже.

Hygrolycosa rubrofasciata: 12.06.03 в коконе 33 $я$. В первую декаду июля коконы содержали max 30, min 23 элемента. Средняя июльская плодовитость — 26 $я$ на одну кладку. M около 29 $я$ (min 21, max 40). К концу сезона размножения наблюдалось снижение уровня плодовитости. В коконах со свежей кладкой 9 июня найдено 40 $я$, 12 июня — 33 $я$, 7 июля — 29 $я$ и 9 июля — 23 $я$, т. е. за месяц плодовитость снизилась в 1,7 раза.

Pardosa amentata: M в июне 66 $я$. В июле выводилась молодежь: в среднем, 55 $ж$ на кокон. Для последующих кладок M около 36 $я$. Свежие кладки можно найти до середины августа. Средний уровень F 45,5 элементов (min 31, max 55). $k = 32$. Иногда имеются значительные отклонения в сроках и величине кладки. Наиболее раннее нахождение $ж$ — 1 июня, т. е., откладка яиц припала на начало мая. 18.06 в коконе было 22 $я$. Скорее всего, это повторная кладка.

Pardosa fulvipes: самки с коконами встречались с мая по конец августа. Размеры кладки (рис. 27, 1, 28, 1) наиболее высоки в мае-июне. В июне: $M = 35,8$, min 21, max 45, $Cv = 17\%$. В июле: $M = 27,2$, min 22, max 38, $Cv = 19,5\%$. $k = 35$. Молодь первых кладок покидала коконы в конце мая-июне. Все лето в коконах встречались эмбрионы на разных стадиях развития или $ж$. В июле-августе кладки содержали гораздо меньшее количество элементов размножения, чем в мае-июне. Последняя кладка с яйцами отмечена 28 августа. Августовская вариабельность величины кладок вдвое превышала июньскую.

Pardosa lugubris: самая ранняя встреча самки со свежей кладкой — 10 июня (18 $я$), самая поздняя — 16 августа (31 $я$). Наиболее высокий уровень плодовитости

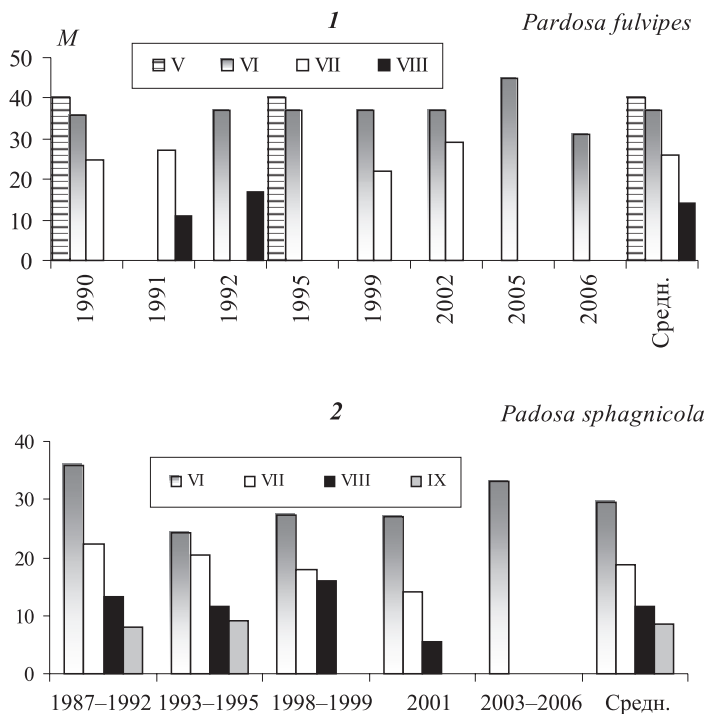


Рис. 27. Изменения средних размеров кладок M по месяцам в разные годы наблюдений:
1 — у *Pardosa fulvipes*, 2 — у *P. sphagnicola*.

в июне: M около 35, \min 18, \max 52, $Cv = 26,6\%$. Немногоим уступала ей плодовитость самок в июле, а в августе она была уже заметно ниже, около 23 я. В целом, плодовитость около 34 я, при \min 10, \max 57, $Cv = 27,9\%$, $k = 49$.

Pardosa paludicola: в начале июня M около 76 я, во второй половине июня — 46 я, в середине июля — 28 я.

Pardosa pullata: в июле $M = 27$, в августе — 20, в сентябре — 17 элементов. Наиболее велики размеры кладок в середине июля. В целом $M = 22$, \min 14, \max 39, $Cv = 37,0\%$, $k = 21$.

Pardosa riparia: кладки встречались с середины июня по конец августа. В июне: $M = 40$, \min 31, \max 57, $Cv = 23,5\%$; в июле: $M = 20,1$, \min 14, \max 32, $Cv = 26,8\%$; в августе: $M = 12,2$, \min 9, \max 17, $Cv = 27,8\%$. $k = 35$.

Pardosa sphagnicola: наиболее высокий уровень M в июне (рис. 27, 2; 28, 2). В среднем по указанным в табл. 38 биотопам в июне: $M = 32$, \min 18, \max 55, $Cv = 32,2\%$; в июле: $M = 21,7$, \min 11, \max 28, $Cv = 27,8\%$; в августе: $M = 13,0$, \min 11, \max 28, $Cv = 46,5\%$. $k = 94$.

Сезонная изменчивость размеров кладок и сроков размножения в разных биотопах имела сходные параметры (табл. 38). Наиболее высоки значения вариабельности размеров кладок на моховых болотах, а наиболее ровные и довольно низкие ее

Таблица 38. Биотопические и сезонные (по месяцам) изменения размеров кладок *Pardosa sphagnicola*

Показатель	Биотоп										
	Луга				Моховые болота			Сфагновые сосняки			
	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII	IX
<i>M</i>	34,0	22,5	10,1	8,0	28,5	21,8	13,0	25,4	18,7	11,3	11,6
<i>Cv</i>	31,0	15,8	34,3	20,8	20,9	37,2	23,1	19,0	18,8	25,0	—

Примечание. *M* — среднее число эмбрионов на 1 кокон, *Cv* — коэффициент вариации для *M*.

величины — по заболоченным соснякам. Повсюду кроме болот, самая низкая вариативность размеров кладок в июле. По-видимому, первая половина фенологического лета — наиболее благоприятное время для размножения данного вида.

Pirata hygrophilus: Самки с коконами отмечались с конца мая по середину сентября. Средний уровень *M* около 38 я. Первая майская кладка содержала 123 я, последние сентябрьские кладки — 13–20 я. Несмотря на достаточно высокий уровень изменчивости величины кладок (около 38%), размер *M* в июне почти такой же, как в июле — 45 я. Величина кладок в августе в два раза ниже летней (рис. 28, 3). $k = 56$. Основной период откладки яиц ограничен месяцем: с середины июня по середину июля. Июльский размер вариативности величины кладок 24%, августовский — около 18%. Время повторных кладок продолжалось до первых чисел сентября.

Pirata piraticus: Самая ранняя кладка отмечена 10 июня, самая поздняя — 5 июля. Средний уровень *M* 64 я, при максимуме 123 я 10 июня, минимуме 44 я 5 июля.

Pirata piscatorius: свежие кладки с третьей декады июня по третью декаду июля. *M* = 87 элементов, при min 31, max 133. В третьей декаде июня в коконах было от 62 до 133 яиц. Июньская *M* — около 80 я. Молодь в коконах начинает встречаться с первой декады июля (31 j 6 июля) и до конца этого месяца (126 j 24 июля).

Pirata uliginosus: период откладки яиц и вынашивания коконов ограничен двумя месяцами. В первую половину *M* = июля 28,8 я. Средний уровень *M* = 24,4, min 10, max 50, *Cv* = 46%, $k = 32$.

Trochosa spinipalpis: обследовано 12 коконов. Средний уровень плодовитости удерживался на одном уровне в течение июня — июля: *M* = 35, min 22, max 59. В двух коконах находились личинки яйцедов и немного остатков от оболочек яиц паука. Молодые паучки покидали коконы в июле и августе.

Trochosa terricola: свежие кладки — с конца мая по начало августа. В коконе 23 июня находилось 70 j. Это ранняя кладка, размер которой в полтора раза ниже майских кладок у этого вида в Западной Сибири (Лобанова, 1976). Летние кладки содержали меньшее количество яиц: в июне *M* = 38 я, в июле — 47 я. Самка с 36 j на брюшке встречена 20 июля.

Enoplognatha ovata: в июле обследовано 7 кладок: *M* = 70,3 при min 43, max 87.

Theridion impressum: 11.07.95 в кладке 35 эмбрионов; 30.07.92 в гнезде было два кокона: 17 и 18 эмбрионов на разных стадиях развития. Плодовитость самок — 35 я.

Theridion sisyphium: 3.07.92 в коконе 44 яйца; 30.07.92 у трех самок в кладках было: 22 я, 27 эм и 8 j. *M* = 25. У одной из самок было два кокона. Плодовитость ее составила 30 я.

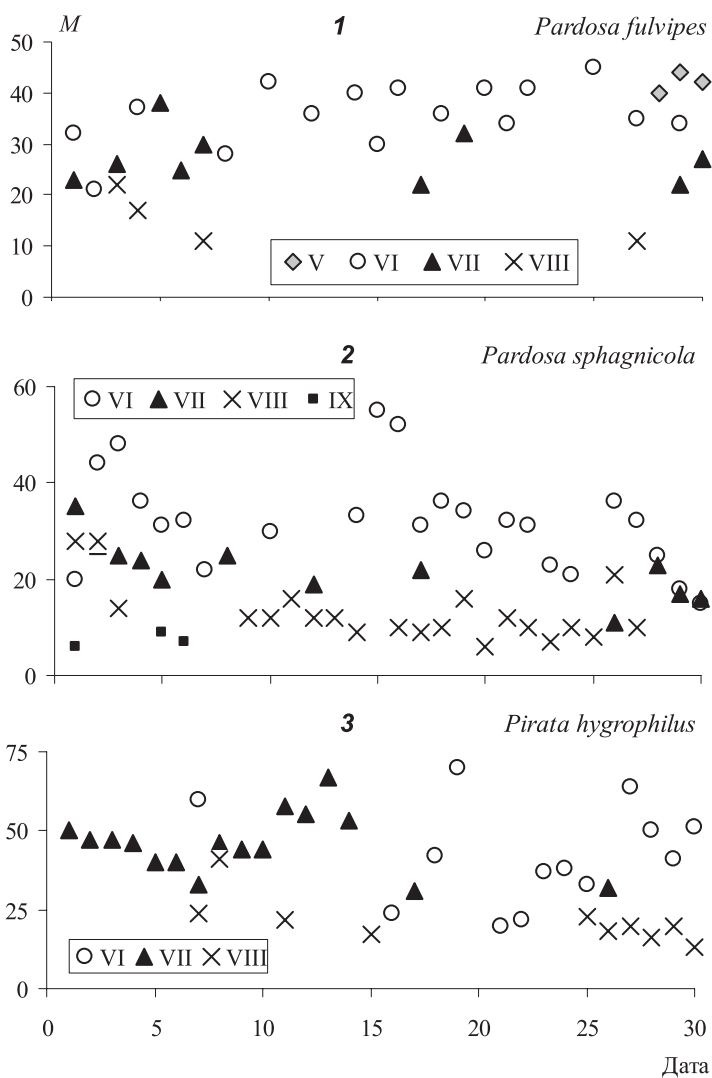


Рис. 28. Сезонные изменения размеров кладок *M* по месяцам с V по IX.

Высокие годовые значения вариальности, проиллюстрированные выше, в большинстве случаев — следствие наличия в исследуемом материале как первых кладок, так и повторных, которые обычно значительно уступают первым по количеству яиц. Учитывая время развития яиц и эмбрионов, а также сроки встречаемости самцов, когда они стено- или дихронны, а самки эврихронны, можно сказать, что самки большей части наблюдавшихся видов *Lycosidae* делали повторные кладки как средство для увеличения надежности выживаемости популяции. Очевидно, что в этом случае оплодотворенные яйцеклетки самок не все сразу начинают развитие, хотя, как показали лабораторные исследования (Austad, 1982), все яйцеклетки самки па-

ука *Frontinella pyramitela (communis)*. — *T. O.*) оплодотворялись в результате одного спаривания. То же можно сказать по наблюдениям за поведением в садке *Nerienne clathrata*, описанным в третьей главе настоящего издания: все кладки сделаны после одного спаривания.

Не исключено однако, что различия в сезонной размерности кладок вызваны растянутыми сроками размножения и взросления молоди генерации предыдущего года, связанными с климатическими условиями как общего плана, так и ценологического порядка. У ликозид с годичным циклом развития к размножению весной приступают особи, появившиеся на свет в начале лета предыдущего года, а затем, по мере взросления молодых из более поздних кладок — следующих сроков. Последние, попав в условия худшей освещенности и температурного режима, чем первые, имеют меньшую плодовитость.

В семействе Lycosidae фенологически просматриваются две экологические группировки, отмечавшиеся выше: 1) эврихронные самцы и самки, 2) стенохронные самцы и эврихронные самки. Связи между размерами кладок и принадлежностью к той или другой феногруппе не прослеживается. В обеих группах встречаются виды как с высокой, так и с низкой плодовитостью.

Сравнивая плодовитость крупных видов пауков *Pisaura mirabilis* и *Pardosa atrata* с таковой у многочисленных видов ликозид средних размеров *P. lugubris*, *P. fulvipes*, *P. riparia*, можно заключить, что выживаемость молоди первых, вынужденных переживать две зимы, вдвое ниже, чем у однолетников. Малочисленность соразмерного с предыдущими видами *P. prativaga* в районе исследований вполне можно связать с его низкой плодовитостью — по крайней мере, в три раза ниже, чем у многочисленных видов *Pardosa*.

Вариабельность размеров кладок по годам (рис. 27) иллюстрирует гораздо более выровненный ее характер в основном для размножения время у *Pardosa fulvipes*, нежели у *P. sphagnicola*. Однако конфигурация месячных линий трендов плодовитости указывает на довольно беспорядочный характер ее изменений у *P. fulvipes* и очевидное ежемесячное снижение плодовитости к концу сезона размножения у *P. sphagnicola* (рис. 28, 1, 2). Тем не менее, изменчивость величины кладок, в среднем за июнь-июль, для первого из этих видов составляет 18% против 30% у второго. То есть, величина плодовитости у *P. fulvipes* более постоянна, чем у *P. sphagnicola*. Кроме того, она немного выше и по абсолютному значению. Это можно расценивать как приспособление *P. fulvipes* к размножению в условиях повышенного заражения кладок яйцеедами. В обоих случаях направленность сезонных изменений отражает различия не только в величине, но и в сроках размножения этих многочисленных видов, которые, обитая на лугах совместно и избегая конкурентных отношений, разделяют единовременное пространство: самки *P. fulvipes* держатся преимущественно в верхних частях травостоев, тогда как самки *P. sphagnicola* никогда туда не поднимаются.

Два массовых эвритопа — *P. sphagnicola* и *Pirata hygrophilus* — применяют разные способы сохранения потомства. Самки первого вида активны днем, стараются прогреть темноватого окраса коконы на солнце, тогда как второго — предпочитают оберегать свои чисто белые коконы от солнечных лучей. Репродуктивный сезон *P. sphagnicola* около 4,5 месяцев, у *P. hygrophilus* — 2–2,5 месяца, но размеры кладок последнего почти вдвое выше, чем у первого. Кладки обоих видов не были подвержены заражению паразитоидами: у *P. sphagnicola* защитой служат плотные многослойные стенки кокона, а самки *P. hygrophilus*, с тонкостенными коконами, днем во

время активности насекомых-яйцеедов скрываются в укрытиях.

В целом, общая тенденция изменений плодовитости у эвритопных видов Lycosidae характеризует их широкую степень приспособляемости к различным условиям обитания. При этом для *P. sphagnicola* в лугах в середине периода размножения отмечен наиболее низкий из всех прочих уровень изменчивости размеров кладок. Это позволяет считать, что поскольку популяция данного вида здесь более устойчива, чем в лесах и на сфагновых болотах, влажные луга являются наиболее оптимальным для него биотопом.

В целом, среди ликозид с высоким уровнем численности, развивающихся по однолетнему циклу, можно выделить следующие экологические группы: 1) начальная плодовитость высокая (60–80 яиц), период откладки яиц длится один-полтора месяца (*Pardosa amentata*, *P. paludicola*, *Pirata piraticus*, *P. uliginosus*); 2) начальная плодовитость низкая (30–40 яиц), период откладки яиц длится более двух месяцев (*Pardosa fulvipes*, *P. lugubris*, *P. riparia*, *P. sphagnicola*, *Pirata hygrophilus*). Виды первой группы, по преимуществу, биотопически избирательны, тогда как второй — политопны.

Пауки с более крупными размерами тела *Trochosa*, *Pardosa atrata*, *Pirata piscatorius*, *Pisaura mirabilis*, *Dolomedes fimbriatus*, развивающиеся обычно по двухлетнему или более длительному циклу, обладают сравнительно высокой начальной плодовитостью — от 90 до 130 яиц, с коротким периодом откладки, ограниченным для каждой из популяций сроком менее месяца. У всех видов рода *Trochosa* в июне-июле отмечался примерно одинаковый уровень плодовитости, равный, в среднем, 50 я на одну кладку.

Сравнение данных по Lycosidae в изучаемом регионе с имеющимися в литературе данными для тех же видов из Западной Сибири показывает, что в северной части ареалов, в Приладожье, плодовитость видов рода *Trochosa* в полтора-два раза ниже, чем в лесостепной зоне, а у *Alopecosa*, *Acantholycosa* и *Pardosa amentata* — такая же (Лобанова, 1976). То же можно отметить для некоторых видов из других семейств, сравнивая их плодовитость с таковой из мест с более теплым климатом — Московской области, Западной Европы. Как показали специальные исследования в полевых и лабораторных условиях, количество потомства определяется величиной кладки, количеством пищи и размерами животных (Enders, 1976). Снабжение пауков дополнительной пищей значительно увеличивает их плодовитость (Simpson, 1995; Wise, 1979), а ее недостаток вызывает снижение количества кладок и уменьшение числа яиц в каждой из них (Palanichamy, Varanikumar, 1984).

Нельзя не согласиться с мнением, что продуктивность размножения пауков есть функция биомассы их жертв (Craig, 1987). Количество кладок, очевидно, находится в зависимости от размеров пауков. Пауки-кругопряды мелких размеров повышают свою плодовитость за счет увеличения количества кладок, тогда как для крупных аранеусов характерны одна-две кладки, но общее количество яиц в них может не уступать суммарной плодовитости мелких видов.

Тактика откладывания яиц небольшими порциями растягивает период размножения. С одной стороны, это уменьшает нагрузку на самку в отношении добычи пропитания, позволяя при употреблении даже небольшой дозы пищи использовать возможность воспроизведения потомства. С другой — увеличение продолжительности репродуктивного периода способствует охвату разнообразных погодных условий, что благоприятно сказывается на суммарной выживаемости потомства. Крупные виды, связанные с необходимостью накопления больших запасов питательных веществ

в печени для одной-двух кладок (в условиях изучавшегося района), имеют возможность получать большее количество подходящих объектов питания. В то же время, потомство из единственной кладки может попасть в очень неблагоприятные внешние условия, грозящие ему гибелью. Крупные виды *Agapeus* обычно делают кладки ближе к осени. Молодь успевает выйти из яичевых оболочек и зимует, оставаясь внутри хорошо утепленного толстыми слоями паутины и спрятанного в укрытии кокона (Олигер, 1981). Личинки покидают кокон с наступлением летнего тепла, попадая в благоприятную для выживания внешнюю среду.

Подводя итоги

Структура сезонных группировок населения пауков включает виды трех фенотипов: стено-, ди- и эврихронистов. Количество эврихронов примерно в три раза ниже, чем дихронов.

Среднее содержание дихронных видов в фауне пауков максимально в весенне-летнее время, но не превышает трети от общего количества видов, встречающихся в течение этих двух сезонов. Среди хортобионтов структура комплексов весенне-летнего периода по признаку относительного содержания дихронных видов сохраняется со сменой сезонов теплого времени года, тогда как среди герпетобионтов их относительное количество уменьшается за это же время в три раза.

В структурном плане участие в населении видов разной сезонной ритмики как в растительном ярусе, так и в эпигейном, примерно одинаково, хотя для населения пауков хортобия отмечается более высокое, чем в герпетобии, содержание стенохронных видов. В целом, основа взрослого населения пауков в обоих ярусах обитания представлена видами стенохронного типа размножения, с выраженной элиминацией самцов сразу по окончании периода спаривания. Преобладание стенохронов в населении пауков отмечалось также в других регионах: для фауны пауков Копетдага (Фет, 1984), для пауков-волков лесотундры Ямала (Есюнин, Коробейников, 1990), для липняков Прибалтики (Штернбергс, 1979). Очевидным постоянством структуры отличаются фауны пауков травостоев сфагновых биотопов, а в герпетобии — фауны моховых болот, черничных сосняков и хвойно-лиственных лесов.

Различия в двигательной активности самцов и самок в репродуктивный период, отражаются на результатах учетов. Отловы сачком пауков хортобия страдают недоучетом чересчур подвижных самцов, захватывая обычно более территориально привязанных самок. Учеты герпетобионтов, напротив, дают преимущество более активным самцам, тогда как самки часто отсиживаются в укрытиях.

Величина кладок в начале периода размножения обычно в несколько раз выше, чем в конце. Растянutosть сроков откладки яиц, обеспечивающую участие в размножении возможно большего числа самок, следует рассматривать как стратегию, повышающую общую плодовитость и способствующую тем самым выживаемости популяций. Приспособления, обеспечивающие вероятность для повторных кладок спустя длительное время после элиминации самцов, также способствуют процветанию вида.

Среди наземных пауков с высоким уровнем численности можно выделить отдельные экологические группы: 1) биотопически избирательные виды с высокой начальной плодовитостью и коротким периодом размножения; 2) политопные виды с низкой начальной плодовитостью, но растянутым периодом откладки яиц; 3) пауки сравнительно крупных размеров тела, с высокой начальной плодовитостью и коротким периодом откладки яиц, развивающиеся более чем по однолетнему циклу.

Глава 9

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ

Вопрос требует большого объема специальных наблюдений, поэтому в данной главе рассматриваются лишь некоторые аспекты популяционной экологии ряда видов, по которым удалось получить достаточный для обобщений материал. В целом эти данные иллюстрируют возможности выявления скрытых приспособительных свойств, способствующих выживанию популяций, даже в случаях использования лишь попутных материалов, полученных в ходе стандартных учетных работ и нерегулярных наблюдений.

Небезынтересным оказалось сравнение статуса в населении пауков популяций отдельных видов, находящихся в разных, далеко географически отстоящих точках своего ареала.

ФЕНОЛОГИЯ И СОСУЩЕСТВОВАНИЕ БЛИЗКИХ ВИДОВ

По сравнению с множеством других членистоногих, пауки — чрезвычайно фенотипически пластичная группа животных, что достигается главным образом за счет неспециализированного питания. Эти хищники не связаны с определенным видом корма ни на одной из свободных стадий онтогенеза. Кроме того, они могут длительное время голодать, в особенности в молодом возрасте. Большая часть видов рассмотренной фауны обладает весенне-летним типом размножения и проходит по однолетнему циклу с одной генерацией в год.

Разновременные кладки, попадая в различные климатические условия, развиваются не одинаковыми темпами. Личинки уходят в зиму на разных возрастах. К этому же приводит способность самок многих видов делать повторные кладки во вторую половину лета. В результате, выжившие особи образуют весной две фенотипические популяции, одна из которых может быть одногодичной, а вторая — с более замедленными темпами онтогенеза — двухгодичной. В одной популяции пауки, зимовавшие на стадиях имаго и субимаго, с наступлением достаточного для созревания половых продуктов весеннего тепла приступают к спариванию и откладке яиц, обеспечивая прохождение присущей виду основной формы фазы размножения. Личинки второй фенотипической популяции должны претерпеть еще несколько линек для достижения половой зрелости. Поскольку зимняя выживаемость выбравшихся из коконов личинок ранних возрастов ниже, чем более взрослых, вторая волна размножения вида ниже первой. При этом количество самцов во второй волне размножения обычно меньше количества самок. Объяснить это можно тем, что число размножающихся

самок летне-осеннего времени складывается не только из достигших половозрелости особей от поздних кладок прошлого года, но и из делающих повторные кладки эврихронных самок весенне-летней волны размножения, самцы которой чаще всего уже элиминировались.

Один и тот же вид в пределах своего ареала может при мало пригодных для жизни условиях развиваться по двух или трехлетнему циклу, тогда как в благоприятном климате молодь успевает повзрослеть в течение одного года. При этом в переходных климатических зонах эти фенопопуляции перекрываются. Такие особенности выявлены, например, у *Pisaura mirabilis*, развивающегося на юге Франции по однолетнему циклу, а на севере страны — по двухлетнему (Bonaric, 1985, 1987). Для *Alopecosa aculeata* в Финляндии характерно развитие по трехлетнему циклу (Workman, 1979), тогда как из описания этого вида, сделанного для юга Западной Сибири (Лобанов, 1976), следует, что он развивается там по однолетнему циклу. В Приладожье *A. aculeata* относится к двух-, а в некоторые неблагоприятные годы, возможно, и к трехлетникам.

Подробное распределение отловленных на протяжении года пауков в случаях, когда объем это позволяет, дает возможность полагать, что для некоторых видов Приладожья характерно наличие более, чем одной фенопопуляции в течение года. Сравнивая графики распределения близких видов, занимающих сходные экологические ниши, можно сказать, что они избегают друг друга во времени. Сезонные пики численности репродуктивов, в особенности, в одних и тех же местах обитания, не совпадают. Для примера привожу подекадные графики численности самцов и самок для некоторых близких видов из родов *Evarcha*, *Pardosa*, *Trochosa* и др. (рис. 29–30).

В паре одновременно встречающихся соразмерных эпигейных видов *Pardosa hyperborea* и *P. lugubris* (рис. 29, 1, 2) основа взаимоотношений зиждется на четком разделении биотопов обитания. По сырым моховым болотам, в том числе морошникам с сосновым мелколесьем, обилен первый из них, по более сухим сфагновым соснякам под пологом леса — второй. В местах обильного обитания конкурента для обоих видов встречи единичны.

Специальные наблюдения за поведением ухаживания у близких видов ликозид из группы *Pardosa pullata* показали, что эти, обитающие в одно время и в одних биотопах, виды избегают межвидового скрещивания за счет сезонной изоляции и брачного поведения самцов (Den Hollander et al., 1973). При этом самцы *P. pullata* способны скрещиваться с самками *P. sphagnicola*, но поведение самца *P. sphagnicola* не вызывает адекватного поведения самок *P. pullata*. При обитании в одной экологической нише для обоих видов характерны пики численности самцов и самок в середине июня (рис. 29, 3, 5). Именно в это время самцы *P. pullata* могут отвлекаться на спаривание с самками близкого и гораздо более обильного вида, ослабляя тем успешность размножения своей популяции. В качестве компенсации этого положения у *P. pullata* в течение теплого сезона наблюдается еще два–три пика численности, когда после новых спариваний откладываются новые кладки. Участие самцов в размножении продолжается и осенью, в то время как самцы *P. sphagnicola* доживают лишь до середины июля, оставляя оплодотворенных самок, продолжающих процесс откладки яиц до начала сентября.

Близкий к *P. sphagnicola* вид *P. prativaga* также проявляет тенденцию к избеганию скрещивания своих самцов с самками доминанта, растягивая во времени период спаривания. Активные самцы *P. prativaga* почти на месяц переживают самцов *P. sphagnicola*, а самки, кроме июньского пика численности, еще более обильны в

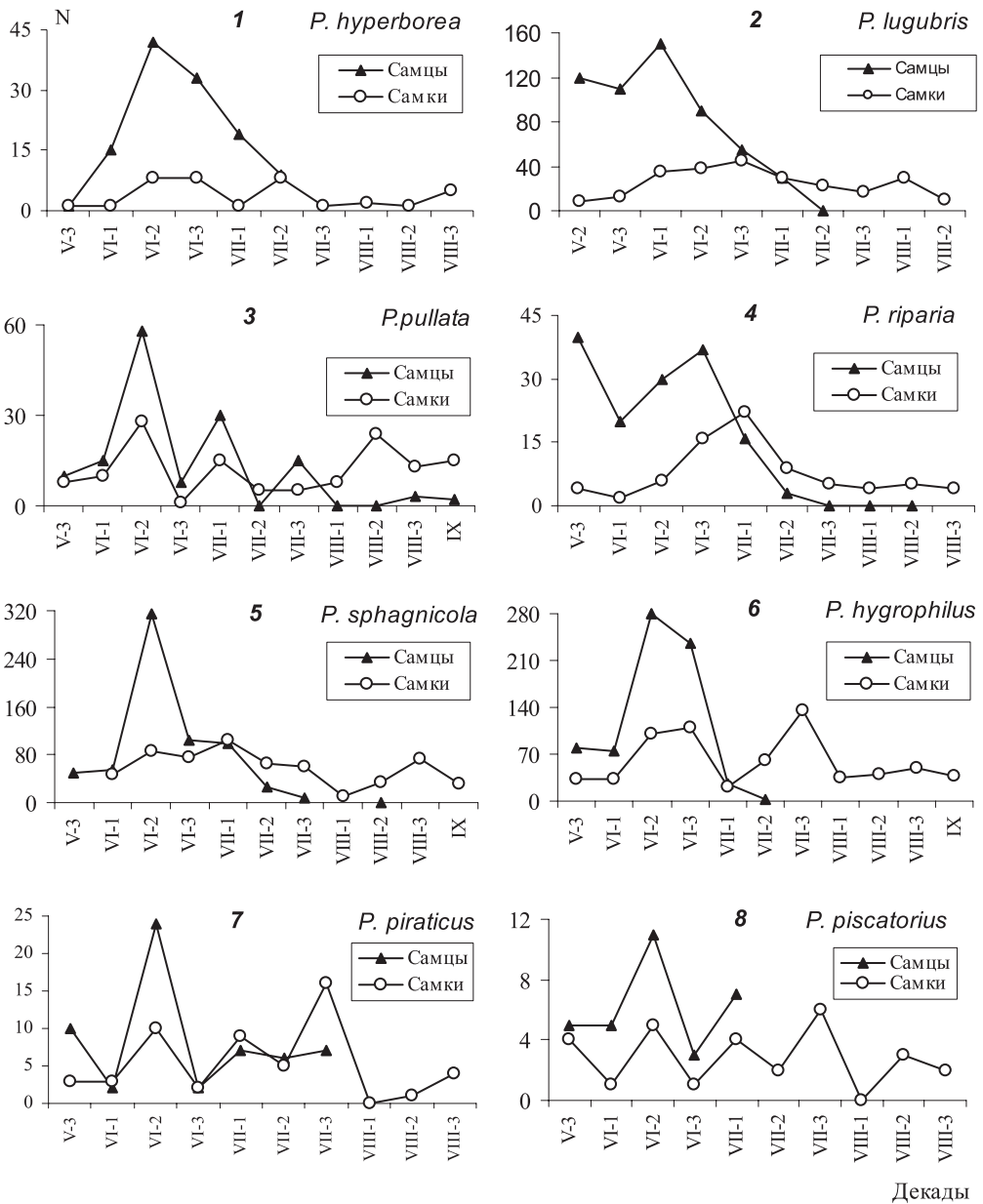


Рис.29. Подекадное распределение количества пауков в уловах.

N — количество экз., в обозначении декад месяц — римские цифры, декада — арабскими.

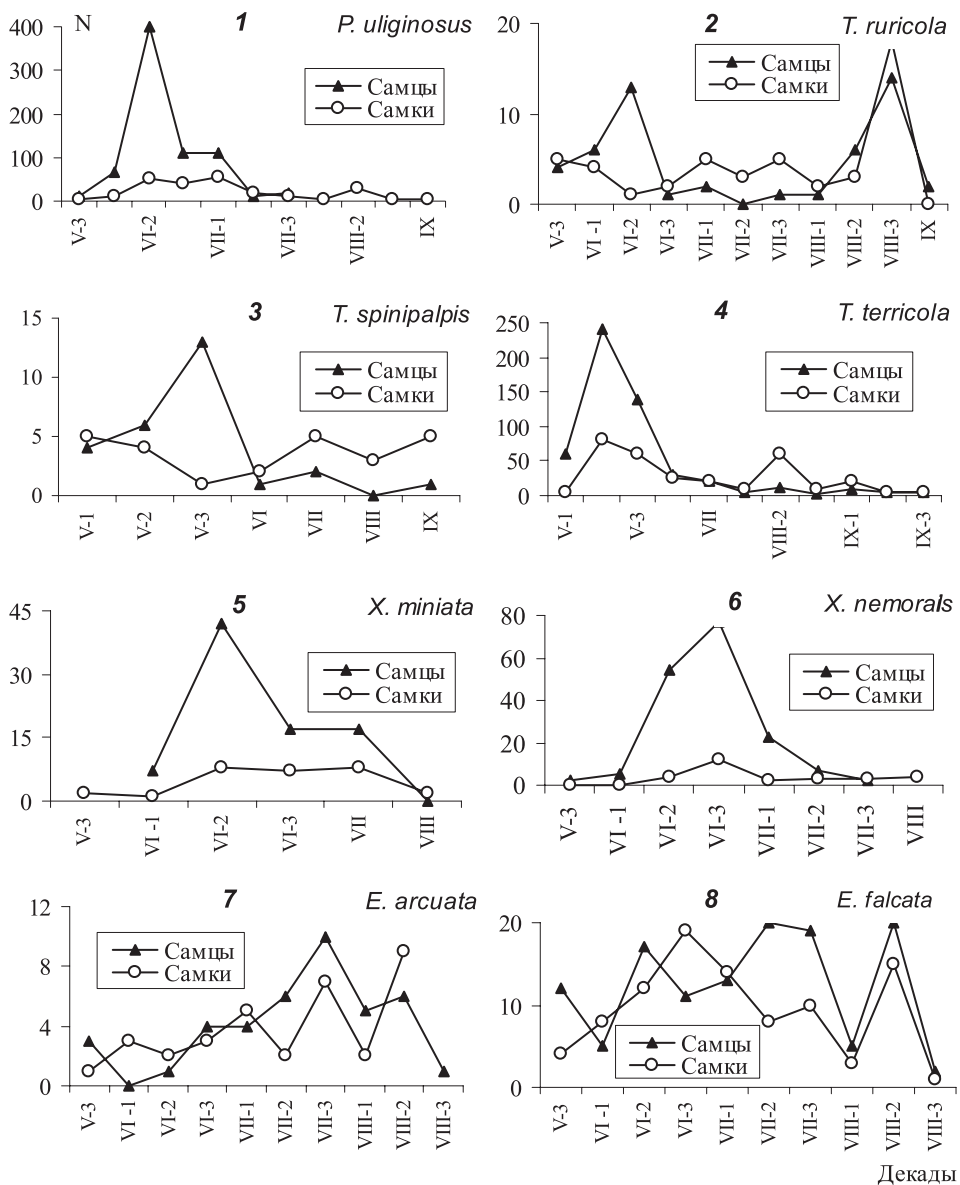


Рис. 30. Подекадное распределение количества пауков в уловах.

августе. Четвертый вид этой же группы — *P. fulvipes* удачно избегает других, избрав иную адаптивную зону, не свойственную прочим представителям семейства Lycosidae, — в верхнем ярусе травостоя.

Многочисленные в сфагновых биотопах три вида рода *Pirata*, занимая одну адаптивную зону, тоже разделяются в пространственном и временном аспекте. В наиболее выгодном положении находится крупный представитель своего рода *P. piscatorius*, селящийся по открытым участкам переходных болот и начинающий

цикл размножения в мае, с пиками численности обоих полов в середине июня и начале июля, после чего самцы этого вида исчезают, а оплодотворенные самки продолжают встречаться до конца августа (рис. 29, 8). Из более мелких видов *P. hygrophilus* (рис. 29, 6) на открытых болотах не многочислен, предпочитая селиться во влажных лесах. У меньшего по размерам тела *P. piraticus* два взлета численности на моховых болотах: июньский и июльский (рис. 29, 7). Самцы второго пика пропадают к началу августа, а самки продолжают яйцекладку еще в течение месяца. Возможно, дополнительный материал по особенностям обитания этого вида на болотах позволит выделить у него две фенопопуляции, как это отмечено для данного вида в Дании (Toft, 1979).

Существование по заболоченным соснякам двух близких видов *P. uliginosus* и *P. hygrophilus* разьединено не только биологически, но и во временном аспекте (рис. 29, 6; 30, 1). Самцы первого продолжают активность на месяц дольше, чем второго. Пики численности самок совпадают по времени у обоих видов. Но у *P. uliginosus* с середины сентября на смену приходит новое взрослое поколение, уходящее в зиму вместе с не успевшими перелинять субимаго, которые взрослеют в мае следующего года, тогда как у *P. hygrophilus* зимуют только личинки.

Примерно та же картина наблюдается в паре *Trochosa ruricola* — *T. terricola*: гораздо менее многочисленный первый из этих видов имеет относительно более высокий всплеск численности в конце августа, чем многочисленный второй (рис. 30, 2, 4). Полисезонный *T. spinipalpis*, с основной весенней волной размножения (рис. 30, 3), избегает других близких видов преимущественно биотопически.

Разделены во времени виды *Xerolycosa*: у менее обильного *X. miniata* пик спаривания проходит на полмесяца раньше, чем у более многочисленного *X. nemoralis* (рис. 30, 5, 6).

Пара близких видов *Alopecosa aculeata* и *A. pulverulenta* не многочисленна в общих биотопах. В случаях общего обитания, например, по заболоченным соснякам, у более гигро- и психрофильного *A. pulverulenta* основная волна спаривания проходит в мае, во время сильного подтопления сфагновых лесов тальми водами, тогда как у *A. aculeata* она сдвинута на середину июня, когда вода спадает и начинается фенологическое лето (рис. 8, 3, 4).

Пространственное разделение при одновременном обитании в одних и тех же биотопах наблюдается в паре *Evarcha arcuata* — *E. falcata*. При большой степени схожести временного распределения, где обоим видам присуще наличие, по крайней мере, двух фенопопуляций в год (рис. 30, 7, 8), первый из них — преимущественный тамнобионт, населяющий кустарники или уходящий в кроны деревьев, ни разу в районе наблюдений не встреченный в эпигейном ярусе, тогда как второй — не редок в этом слое, обильно заселяя также травостой и низкие кустарнички.

Подобный прием избегания межвидового скрещивания наблюдается в паре симпатрических видов *Theridion impressum* — *Th. sisyphium*. При близких значениях численности обоих видов с пиком в середине июля (рис. 12, 1), они придерживаются разных уровней обитания: первый селится преимущественно в верхнем ярусе травостоя или на концах веточек соснового подроста, тогда как второй занимает обычно ветки кустов, приствольные участки веток древесного подроста или грубого высокотравья. Примерно такой же принцип пространственного распределения этих видов отмечен в Западной Европе (Scheidler, 1989).

Среди трех симпатрических видов *Pachygnatha* доминирует *P. listeri*, населяя как хортобий, так и герпетобий в лесных и открытых биотопах, занимая наиболее выгод-

ную для размножения позицию, опирающуюся на две фенопопуляции в теплое время года (рис. 12, 2). В весенне-летнее время этот вид почти полностью вытесняет два других вида этого же рода из растительного яруса. Малочисленный *P. degeeri* практически целиком представлен осенне-зимней популяцией, избегающей контактов с доминантом. Более благополучный *P. clercki*, кроме хорошо выраженного ночного образа жизни, обладает полисезонностью: взрослая часть его популяций активна с осени по весну и самое начало лета. Основная часть популяции представлена в сборах особями из эпигейного яруса, и только в августе, во время наиболее пышно представленной растительности нижних ярусов, отдельные экземпляры выходят в травостой. Кроме того, пик численности самцов этого вида весной на месяц опережал таковой у вида-доминанта.

Таким образом, при совместном обитании близких форм вид с меньшим уровнем численности вырабатывает приспособительные приемы, обеспечивающие жизнеспособность популяций. Кроме разделения зон адаптации, это растягивание периода размножения при длительном участии в нем самцов, перенос основного времени спаривания на иное время, чем у вида-доминанта, существование более чем одной фенопопуляции, проявление тенденции к относительно более высокому всплеску численности в летне-осеннее или зимнее время. Кроме того, при совместном обитании в парах из родов *Agroeca* или *Pirata* наблюдается довольно хорошо выраженное чередование по годам пиков встречаемости. Однако, как замечает Э. Майр (1974), эволютической изоляции принадлежит главенствующая роль среди других изолирующих механизмов. И это касается не только поведения «ухаживания». Освоение новой адаптивной ниши также начинается с изменений в поведении.

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Распределение имеющегося учетного материала по годам указывает на изменения внешних условий во второй половине многолетнего периода наблюдений, связанные, скорее всего, с климатическими флуктуациями (рис. 13, 29). Легче всего падение численности просматривается на материале по массовым и профильным видам. Для представителей разных семейств, ярусов обитания и образа жизни характерны общие черты: наличие отдельных пиков численности в годы с оптимальными климатическими характеристиками и ее спады в годы неблагоприятные — «волны жизни».

Для *Dictyna arundinacea* (рис. 13, 2), профильных видов ликозид (рис. 31) и эвритошных хортобионтов (рис. 32, 2, 3) очевиден общий спад численности, начавшийся около середины 90-х годов. Это связано с тем, что в течение нескольких лет, с 1994 по 1997 гг., сумма летних осадков была сравнительно невелика, а число дней с дождями значительно отставало от нормального для региона среднего уровня в 52% (рис. 32, 1). Повышение температур при этом вызывало иссушение почв и значительное обсыхание болот, приводя к профильным низовым пожарам различной интенсивности, а понижение температур отрицательно сказывалось на скорости онтогенеза беспозвоночных. Все это инициировало снижение численности популяций пауков, в особенности, обладателей весенне-летнего цикла размножения. В последующие годы чередование изобильных осадками лет при низких или повышенных температурах уже не способствовало стабильному повышению плотности населения популяций беспозвоночных. В целом, численность популяций была подвержена

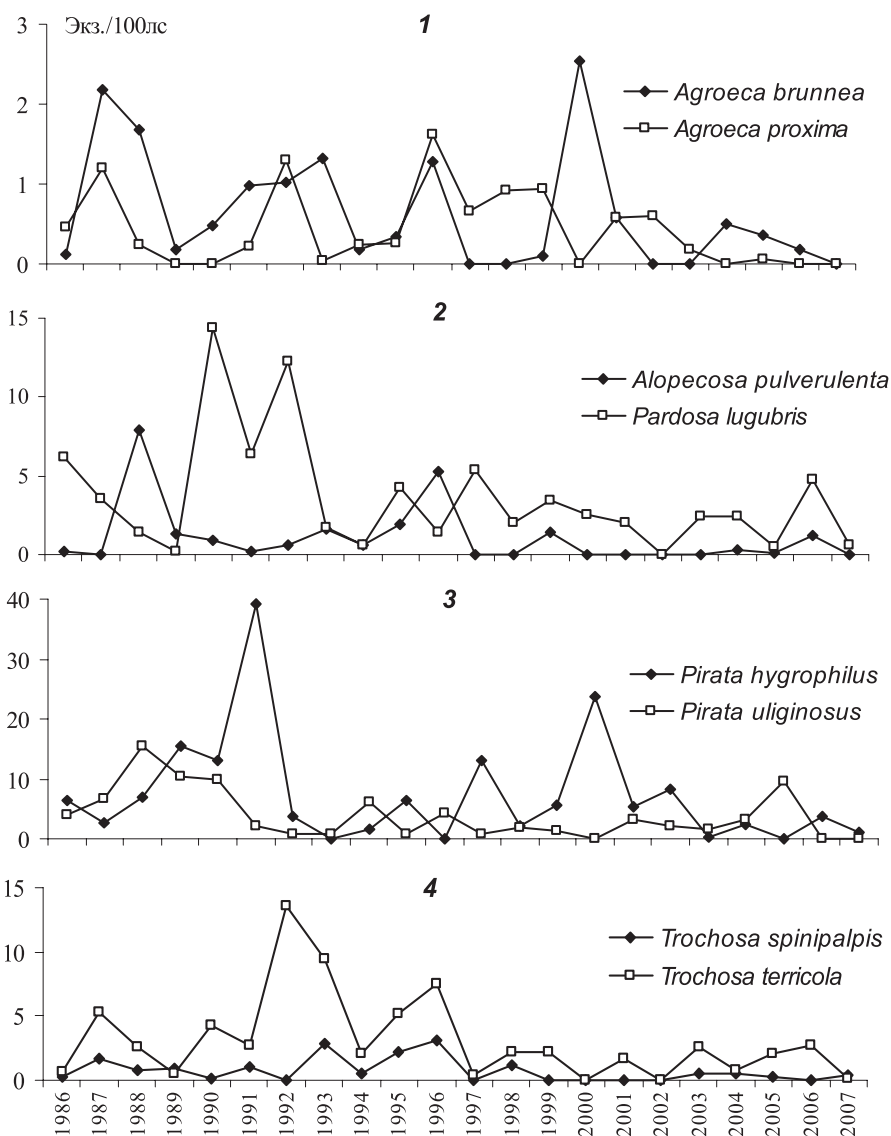


Рис. 31. Изменения плотности популяций профильных видов пауков за годы наблюдений с 1986 по 2007.

постоянным спадам и подъемам, находящимся в зависимости от общего климатического режима местности.

Положительные пики численности у рассматриваемых видов из феногрупп весенне-летнего и летне-осеннего типов размножения (рис. 32) наблюдались в годы 1990 и 1995, когда количество осадков было лишь немногим ниже многолетней нормы. В годы, обильные осадками или, напротив, страдающие засухливостью, плотность населения пауков падала. Частые проливные дожди 1998 г., сопровождавшиеся близкими к средним температурами, оказали меньшее давление на плотность

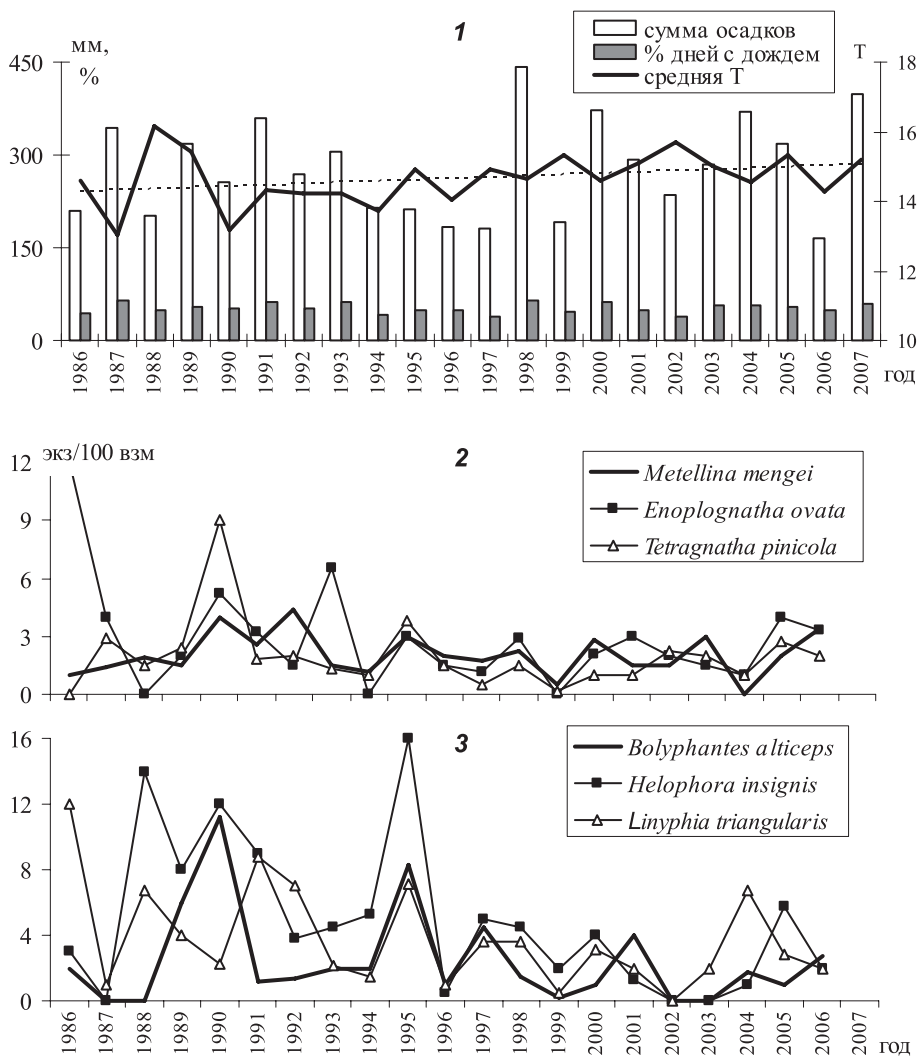


Рис. 32. Динамика метеоусловий и численности пауков хортобия за годы 1986–2007:

1 — климатическая характеристика с мая по август: сумма осадков (мм), дни с осадками в процентах от общего количества дней (%), среднесуточная температура воздуха (°C) и пунктир — для линейного температурного тренда; 2 — изменения плотности популяций пауков хортобия весенне-летнего фенотипа; 3 — изменения плотности популяций пауков хортобия летне-осеннего фенотипа.

населения пауков хортобия, чем сухая и жаркая летняя погода следующего года, сменившая не в меру холодный май.

Годовые вариации температуры воздуха в регионе исследований за май–июль и суммы осадков за май — август и июль (рис. 33) показывают, что начиная с 1994 года и по 1999 летняя климатическая обстановка была неблагоприятной для множества обитателей герпетобия. При этом в одни годы сушь сопровождалась высокими

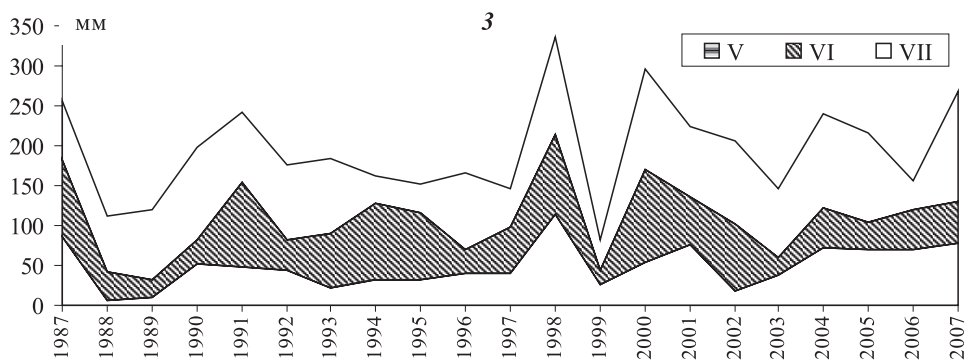
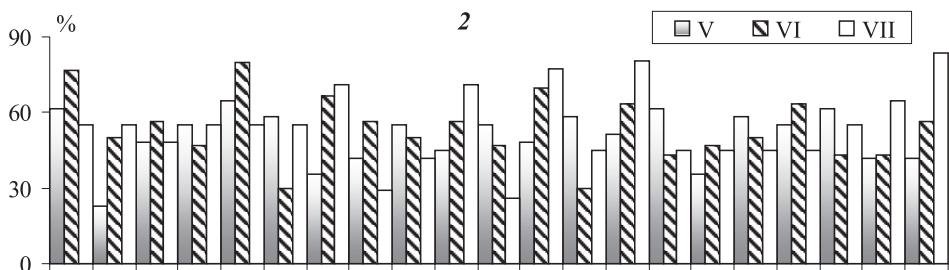
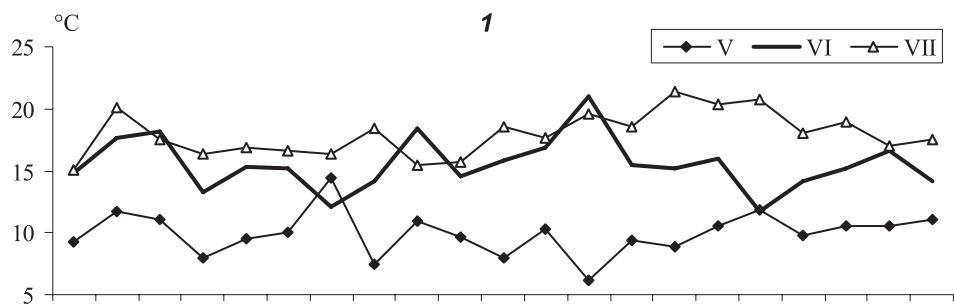


Рис. 33. Вариации среднемесячных температур (1), количества дней с осадками в процентах от протяженности месяца (2) и суммы осадков (3) в 1987–2007 гг. по месяцам с мая по июль.

среднесуточными температурами, в другие она проходила на фоне затяжных похолоданий. В засушливые годы почвы как в открытых биотопах, так и в лесах, быстро просыхали на большую глубину, превращаясь в пыль и цементируясь, а на болотах отмирал слой живого сфагнома (Олигер, 2000, 2001, 2001-6). Так, например, лето 1999 года было очень коротким, жарким и сухим — вышло около 35% средней 10-летней нормы осадков. Это отрицательно сказалось на составе фауны герпетобионтов: по сравнению с рядом предыдущих лет, в уловах отсутствовали многочисленные ранее коллемболы, навозники, мертвоеды, чрезвычайно редки были сенокосцы и крайне мало ловилось жужилиц, стафилин и пауков (Олигер, 2006).

Постоянные дожди весенне-летнего сезона 2000 года также вызвали значитель-

ное снижение численности множества видов пауков. Сильное падение численности и сокращение видового состава мезофауны в результате нетипичных изменений климата снова произошло в 2001 г.: чрезмерное апрельское тепло способствовало преждевременному, почти на месяц ранее обычного, выплуду многих весенне-летних видов. Сменившие его длительные майские заморозки при общем снижении температур вызвали гибель не приспособленных к переживанию столь интенсивных похолоданий беспозвоночных, находящихся на фазах развития, требующих тепла. Наступившая вскоре летняя сушь только усугубила обстановку. В зеленомошных сосняках общая плотность населения пауков герпетобия снизилась вдвое, по сравнению с 1998–1999 гг. Следующим ударом по состоянию мезофауны был чрезмерно низкий уровень грунтовых вод в сезон 2003 года, наблюдавшийся на обширных площадях европейской части страны, который способствовал еще большему летнему обсыханию почв и болот. В результате, плотность популяций пауков оставалась на низком уровне до 2006 г. Количественная структура населения беспозвоночных изменилась меньше, сохранив основные пропорции содержания отдельных групп животных в сообществах.

Очень резкий спад уровня плотности за указанные неблагоприятные годы отмечался для массовых видов пауков (Олигер, 2006–6). В герпетобии это *Hygrolycosa rubrofasciata*, *Pardosa lugubris*, *P. sphagnicola*, *Pirata hygrophilus*, а в растительном ярусе — *Dictyna arundinacea*, *Helophora insignis*, *Metellina menzei*, *Neriere clathrata*, *Pityohyphantes phrygianus*. В то же время, возросла численность более термофильных видов: *Metellina segmentata*, *Neriere emphana*, *Pachygnatha listeri*, *Phrurolithus festivus*, *Pirata uliginosus*, *Pocadicnemis pumila*, *Tapinocyba pallens*, *Walckenaeria cucullata*, *W. dysderoides*, *Zora nemoralis*.

Годовые изменения численности доминирующих групп пауков, в целом, следовали изменениям климатических условий. Низкие летние температуры при повышенной влажности вызывали более резкие понижения уровня плотности населения у пауков-хортобионтов, чем у герпетобионтов.

Благоприятными годами для развития большей части преобладавших по численности видов хортобионтов были 1990 и 1995, а для многих герпетобионтов — 1991 и 1996. В эти годы дождливыми были не более половины дней летнего сезона, а температуры близки к средним. Для большинства видов особо неблагоприятны были годы 1993 и 2007, с низким температурным режимом и большим количеством осадков, когда дожди шли в течение примерно 70% общего количества летних дней. На численность эвритопных видов пауков неблагоприятные климатические условия, пагубно сказывавшиеся на обилии видов малочисленных и узкораспространенных, влияли в меньшей степени.

Самым дождливым за наблюдаемое время был 1998 год, но, благодаря достаточно ровному температурному режиму, снижению численности подверглись не все популяции пауков. В 1999 г. наблюдался минимум осадков за весь сравниваемый период, самый холодный май и самый жаркий июнь, со средними температурами на шесть градусов выше нормы. На следующий год, несмотря на то, что среднемесячные температуры были близки к средним многолетним, количество осадков в июне и июле в полтора-два раза превышало норму. Все это оказало влияние на численность большинства видов пауков в 2000 г., которая и до этого была понижена. При сильных отклонениях от нормы весенне-летних параметров климата менее других страдали виды, способные ко второй волне размножения в летне-осеннее время. Из профильных видов герпетобия это пауки *Agroeca* и *Pirata*.

Среди многочисленных пауков достоверная корреляция между уровнем плотности репродуктивной части их популяций и изменениями среднесуточных температур текущего года наблюдалась для *Helophora insignis* ($r = 0,77$, $t = 3,8$, $P = 0,01$), а с температурным режимом предыдущего года — для *Hygrolycosa rubrofasciata* ($r = -0,66$, $t = 2,75$, $p = 0,05$). Влияния среднесуточного количества осадков и суммы летних осадков текущего года на плотность многочисленных видов пауков не установлено. Корреляционная связь плотности с суммой осадков предыдущего года найдена для массовых видов пауков обоих ярусов обитания. Для хортобионта *Helophora insignis* она оказалась отрицательной ($r = -0,58$, $t = 2,29$, $P = 0,05$), а для эпигейного *Pardosa sphagnicola* — положительной ($r = 0,67$, $t = 2,82$, $P = 0,05$). Благоприятное влияние количества дождливых дней на численность замечено также для населяющего дуга *P. pullata* ($r = 0,53$, $t = 2,0$, $P \leq 0,05$) и преимущественно лесного вида *Trochosa terricola* ($r = 0,57$, $t = 2,2$, $P = 0,05$).

ШИРОТНАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ И СТАТУС ВИДА

Сравнительная фаунистика

В рамках затрагиваемой темы, следует заметить, что населения систематических группировок слагаются из множества отдельных популяций, и закономерности эволюционного развития, присущие популяциям, наблюдаются и на уровне населений. Популяции обладают способностью поддерживать относительное постоянство своей структуры, несмотря на резкие колебания численности (Шварц, 1969). То же можно сказать о населении определенных экологических уровней.

Ниже приводится сравнение фауны пауков Приладожья и места в ней отдельных видов с аранефаунами из двух других мест, одно из которых находится на той же широте, что и Приладожье, второе — гораздо южнее, в Центральной Европе. Оказалось, что в естественных условиях среды для многих видов характерно сохранение определенного статуса в населении на обширных территориях, включающих как центральные, так и периферийные участки их ареалов. В то же время более термофильные виды в условиях теплого климата обладали более высокой относительной численностью.

Сравнение фаун пауков Приладожья и близлежащего региона — на островах Финского залива (Palmgren, 1972), находящегося на этой же широте, но на 350 км западнее, — указывает не только на значительное видовое сходство, но также на сохранение большинством видов близкого по обилию статуса в населении обоих регионов. В особенности это справедливо для пауков растительного яруса, учитываемых в обоих местах кошением стандартным энтомологическим сачком, что позволило получить хорошо сравнимые данные. В коллекционных материалах по видам, узко специализированным на обитание в эпигейном, подстилочном и моховом ярусах, имеются количественные расхождения. При значительном совпадении видовых составов, количество особей Lycosidae, собранных методом почвенных проб (на островах), составило около 3% общей численности половозрелых пауков в коллекционном материале, Gnaphosidae — около 0,5%, Linyphiidae — 74%. Соответственно, при сборах почвенными ловушками (в Приладожье) обилие этих семейств пауков в сборах 50%, 2,7% и 26%. В коллекциях П. Пальмгрена только из мохово-подстилочного слоя на долю взрослых представителей Lycosidae падает менее 8%, тогда как в моих —

более 70%. Это еще раз подтверждает, что быстро бегающие и малоподвижные формы должны учитываться различными способами. В более мягком морском климате островов (среднегодовые температуры 5,25 °С, сумма годовых температур 63 °С, что, соответственно, на два и двадцать градусов выше, чем в ЮВ Приладожье) и большем биотопическом разнообразии по каменистым склонам, песчаным дюнам и морским побережьям найдено и большее видовое богатство аранефауны, на 25–30 видов превышающее таковое в сугубо равнинном Приладожье, лишенном выхода скальных пород.

Видовой состав семейства Araneidae, за исключением двух–трех видов, идентичен таковому из Финляндии (Palmgren, 1972, 1974).

Из Clubionidae обычен на островах, но редок в Приладожье *Clubiona subtilis*, а *C. germanica* и *C. norvegica* не найдены в островной фауне. В то же время, на ладожском побережье, в особенности, на его каменистых берегах севернее изучавшейся территории, вполне возможно нахождение встреченного в южной Финляндии *Clubiona neglecta* O. P.-Cambridge.

Из 38 видов объединенного списка гнафозид общие для обоих мест только 20. При этом 10 видов не найдены в островной фауне (преимущественно, очень осторожные и быстрые пауки *Micaria* и *Zelotes*, успешно избегающие попадания в биоценометрические пробы) и 8 — в континентальной (в основном, виды, единично встреченные и на островах, из родов *Phaeocedus*, *Poecilochroa*, *Berlandina*).

Среди представителей семейства Linyphiidae Приладожья (161 вид) и островов южной Финляндии (172 вида) в обоих местах найден 131 вид. Подавляющее большинство отсутствующих в списках из Приладожья видов линифиид редки или единично встречены и на островах Финского залива. Встречи десятки, по большей части, петрофильных видов на островах были обычны, тогда как в Приладожье они не отмечены по разным причинам, чаще всего из-за отсутствия подходящих условий обитания в равнинном ландшафте. Среди них: *Linyphia tenuipalpis* Sim., селящийся среди валунов на южных склонах скал; *Trichoncus vasonicus* Denis, предпочитающий клочки травы по сухим каменистым берегам, а *Erigone dentigera* (O. P.-C.) — травянистые топи у берега моря; *Panamomops mengei* Sim., живущий в тонком слое подстилки по куртинкам лишайников на скалах, *Oedothorax agrestis* (Bl.) и *Erigone arctica maritima* (Kulcz.) — типичные обитатели наносов из мелкого мусора и водорослей на литорали. Среди видов линифиид, не найденных в островной фауне, но редко или единично присутствующих в континентальных сборах, 70% приходится на долю типичных герпетобионтов.

Одинаковый статус в населении из сравниваемых мест у 82 видов, из которых *Helophora insignis* и *Linyphia triangularis* многочисленны, а обычных и редких видов почти поровну. В категории редких доля специфичных видов герпетобия — 50%, а в категории обычных — 33%.

По семейству Liocraniade представляют интерес различия в обилии двух видов *Agroeca*: *A. brunnea* и *A. proxima*, которые многочисленны в спелых лесах на равнинах и редки были в условиях скальных островов.

По фауне ликозид следует сказать, что при равном количестве отмечаемых видов общими для обеих фаун оказались 70% объединенного списка. При этом в Приладожье не найдены обитавшие на сухих участках каменистых грунтов по островам *Pardosa nigriceps*, *P. monticola*, *Trochosa robusta* (?), а также три вида *Arctosa*. В то же время, на островах не встречены *Alopecosa pinetorum*, *Pardosa fulvipes*, *P. prativaga* (?), *P. paludicola* и два вида *Pirata*: *P. insularis* и *P. tenuitarsis*.

В Приладожье найдено 25 видов Salticidae, в островной фауне — 33 вида. Расхождения ограничиваются редкими видами, двенадцать из которых, обитающих обычно на скалах, отсутствуют в фауне юго-восточного Приладожья, а четыре обитателя равнин не найдены в фауне островов.

Состав семейства Tetragnathidae острова Твярминне отличается от равнинного лишь наличием *Tetragnatha montana* Sim.

В фауне Приладожья найдено 26 видов сем. Theridiidae, а на островах — 31. При этом для островной фауны было характерно присутствие большого количества видов *Dipoena*, обитающих в каменистых россыпях, или же теплолюбивых кустарниковых *Theridion*, тогда как в равнинных условиях число видов *Robertus* и *Steatoda* превосходит таковое в островной Балтии.

Из 19 видов семейства Thomisidae Приладожья три не встречены в фауне смежного региона: *Xysticus audax*, *X. lanio* и *X. robustus*. В то же время в Приладожье не обнаружен обитающий в Твярминне *X. sabulosus*. Обычные в фауне Приладожья *Misimena vatia* и *X. luctuosus* были редки на островах.

Результаты сравнения фаун пауков изучавшегося региона и Центральной Европы (ЦЕ), по данным для Богемии в период с середины XIX века по середину XX, а также с 1951 по 1985 гг. (Buchar, 1992), показали, что в естественных условиях статус многих видов в населении часто поддерживается на более высоком уровне в центральных частях ареала, нежели близких к периферии. Пока ландшафты лесной зоны Богемии отличались естественным разнообразием, там было найдено около шестисот пятидесяти видов пауков, основная часть которых отличалась более высоким уровнем встречаемости, чем в более северных условиях Приладожья. Однако во второй половине XX века произошедшие под действием антропогенного пресса ландшафтные изменения в ЦЕ привели к резкому обеднению аранефауны этого региона. Часть семейств исчезла из списков пауков совсем, а другие, ранее многочисленные качественно и количественно, сократились в несколько раз. В целом набор видов стал меньше в 3,5 раза.

Сравнение статуса современных видов, общих в фаунах обеих географических точек, показало, что наиболее приспособленными оказались те виды, численность которых поддерживается на довольно низком уровне как в естественных условиях, так и в искусственно измененных. Это, в основном, герпетобионты, способные населять леса и открытые пространства, в частности, находящиеся в хозяйственном использовании поля и луга. Пауки хортобия и собственно эпигейного этажа пострадали в гораздо большей мере. Вместе с лесами исчезли и населявшие их ранее, часто бывшие очень многочисленными, специфичные лесные виды, не обладавшие достаточной мобильностью стратегии выживания.

Далее рассматриваются примеры сравнения наиболее представительных семейств пауков в фаунах ЦЕ и Приладожья. Сначала дается сравнение уровней встречаемости отдельных видов, обитавших в естественных биотопах ЦЕ более полувека назад и найденных в последние два десятилетия в Приладожье. Затем следуют замечания об общности фаун в обеих географических точках по более современным данным. Статус видов в работе Яна Бухара определен на уровнях «много, обычно, редко».

Все виды семейства Agelenidae из Приладожья, обнаруженные также в ЦЕ, сохраняли примерно одинаковый статус в фауне того и другого региона. К настоящему времени семейство выпало из аранефауны естественных биотопов Богемии.

В фауне Araneidae Приладожья обнаружилось двадцать четыре вида, общих с

перечнем пауков Богемии. По преимуществу, встречаемость большей части видов в ЦЕ была выше, чем в Приладожье. Но к настоящему времени в фауне Богемии значится всего четыре вида этого семейства: два мелких — *Araniella displicata* и *A. opisthographa* и два крупных — *Araneus saevus* и *Larinioides cornutus*. Все они носят статус редких в обеих сравниваемых точках, кроме последнего из перечисленных, который в Приладожье обычен.

Между фаунами Clubionidae отмечено пятнадцать общих видов, большая часть из которых сохраняла примерно одинаковый уровень встречаемости в обоих пунктах, но для *Cheiracanthium erraticum*, *Clubiona diversa*, *C. pallidula*, *C. reclusa*, *C. subsultans*, *C. subtilis* отмечалась более высокая встречаемость в условиях теплого климата ЦЕ. К концу XX века общими для обеих фаун остались два вида: *C. diversa* и *C. norvegica*, которые единично встречены в Приладожье, тогда как в Богемии первый из них многочислен, а второй редок.

Одинаковый уровень относительной встречаемости отмечен для шести видов семейства Dictynidae: *Argenna subnigra*, *Dictyna arundinacea*, *D. major*, *D. pusilla*, *D. uncinata*, *Lathys nielsenii*. На современном этапе общим видом остался лишь редкий в обеих частях ареала *Dictyna major*.

Из двадцати пяти видов семейства Gnaphosidae, общих для фаун Приладожья и естественных биотопов Богемии, около половины обладали примерно одинаковым статусом встречаемости. Для *Drassodes pubescens*, *Drassylus praeficus*, *Haplodrassus signifier*, *H. silvestris*, *H. umbratilis*, *Micaria subopaca*, *Zelotes electus*, *Z. subterraneus* характерна была более высокая встречаемость в условиях ЦЕ, тогда как *Callilepis nocturna*, *Gnaphosa bicolor*, *G. nigerrima*, *Haplodrassus soerensemi* относительно чаще встречались в более северном климате. В дальнейшем, общность по этому семейству поддерживается, кроме *Callilepis nocturna*, еще четырьмя видами: *Gnaphosa montana*, *Micaria aenea*, *Haplodrassus moderatus* и *H. umbratilis*, редкими в обеих фаунах, за исключением последнего из перечисленных, который в условиях более теплого климата Богемии входит там в разряд многочисленных.

Antistea elegans и *Hahnina pusilla* отдают предпочтение мягкому климату, тогда как *H. nava* и *H. ononidum* были как в ЦЕ, так и в Приладожье сравнительно немногочисленны. В настоящее время общность по семейству Hahniidae между сравниваемыми регионами отсутствует.

В перечнях Linyphiidae Богемии начала XX века и Приладожья насчитывалось сто тридцать общих видов, большая часть из которых в ЦЕ обладала гораздо более высокой встречаемостью. Во второй половине XX века количество общих видов сократилось до двадцати двух. При этом для половины из них характерен примерно одинаковый статус встречаемости в обеих точках ареала. В основном, это редкие виды: *Bolyphantes index*, *Centromerita concinna*, *Diplocentria bidentata*, *Entelecara congenera*, *Hypomma fulvum*, *Kaestneria pullata*, *Palliduphantes (Lepthyphantes) alutacius*, *Macrargus carpenteri*, *Metopobacterus prominulus*, *Porrhomma egeria*, *P. montanum*, *Silometopus elegans*, *Sintula cornigera*, *Tenuiphantes (Lepthyphantes) tenuis*, а также обычные, легко приспосабливающиеся к различным биотопам *Allomengea scopigera*, *Thyreosthenius parasiticus*, *Walckenaeria nudipalpis*.

Для видов семейства Liocranidae был характерен практически одинаковый уровень встречаемости в обеих точках. Исключением являлся *Phrurolithus festivus*, редкий в северном участке ареала и многочисленный в более южном. Позднее в списках из обоих мест остался фигурировать только редко встречающийся *Scotina palliardi*.

Из двадцати восьми видов семейства Lycosidae, общих для списков из Централь-

ной Европы и ее более холодной климатической зоны, устойчивым статусом обладали *Alopecosa pulverulenta*, *Pardosa lugubris*, *P. paludicola*, *P. pullata*, *P. riparia*, *Pirata hygrophilus*, *P. piscatorius*, *P. uliginosus*, *Arctosa alpigena*, *Trochosa terricola* и *Xerolycosa miniata*. В прохладном климате более высокой встречаемостью отличались *Acantholycosa lignaria*, *Alopecosa aculeata*, *Hygrolycosa rubrofasciata*, *Pardosa hyperborea*, *P. sphagnicola*. Двенадцать видов в теплом климате встречались относительно чаще, чем в более северном: *Alopecosa inquilina*, *Arctosa figurata*, *Pardosa agrestis*, *P. amentata*, *P. palustris*, *P. prativaga*, *Pirata knorri*, *P. piraticus*, *P. tenuitarsis*, *Trochosa ruricola*, *T. spinipalpis*, *Xerolycosa nemoralis*. Однако после антропогенных преобразований ландшафтов в Богемии, общими видами пауков-волков в сравниваемых списках остались только семь. Часть из них характеризуется невысоким уровнем встречаемости: *Arctosa figurata*, *A. alpigena*, *Pirata tenuitarsis*. Довольно многочисленны в Приладожье, но редки в ЦЕ *Hygrolycosa rubrofasciata*, *Pardosa hyperborea*, *P. sphagnicola*. Статус многочисленного установлен в обоих случаях лишь для *Pirata hygrophilus*.

По семейству Philodromidae только ранг *Tibellus maritimus* был на севере ареала выше, чем в его центральной части, а у *Philodromus cespitum* — примерно одинаковым в обоих пунктах. Для остальных видов предпочтительней более теплая составляющая климата. К настоящему времени общими для рассматриваемых регионов видом остался лишь очень редкий в Приладожье *Thanatus striatus*.

Все виды семейства Pisauridae Нижне-Свирского заповедника присутствовали в этом же составе и статусе встречаемости в фауне Богемии, но к настоящему времени общность семейства двух сравниваемых пунктов определяется только *Dolomedes plantarius*, ставшим очень редким.

Из двадцати трех видов, общих для фаун Salticidae, тринадцать обладали примерно одинаковым уровнем встречаемости в обеих точках ареала. Для *Bianor aurocinctus*, *Dendryphantès hastatus*, *Euophrys frontalis*, *Heliophanus cupreus*, *H. dubius*, *Salticus cingulatus*, *Sitticus caricis*, *S. rupicola* предпочтительней обитание в более теплом климате, тогда как *Marpissa radiata* и *Sitticus floricola* чаще встречались в северных условиях. К концу XX века в сравниваемых фаунах осталось только четыре общих вида этого семейства, которые в обоих случаях носят статус редких или, иногда, обычных видов. Это два мелких обитателя травостоев *Heliophanus dampfi* и *H. flavipes*, а также два крупных — *Marpissa radiata* и *M. pomatia*.

Общие в обоих случаях представители Tetragnathidae *Metellina mendei*, *Pachygnatha listeri*, *Tetragnatha extensa* и *Tetragnatha pinicola* обладали одинаково высоким статусом в населении обоих участков ареала. Для остальных восьми общих видов наблюдалось значительное превышение уровня встречаемости в регионе с теплым климатом над таковым на севере. Но по данным для второй половины XX века, в фауне Богемии отсутствовали пауки этого семейства.

Для списков Theridiidae из ЦЕ и Приладожья общими оказались двадцать три вида, из которых только *Robertus scoticus*, *Steatoda bipunctata*, *Theridion instabile* и *T. pictum* сохраняли одинаковый статус в населении пауков обоих регионов. Для остальных видов наблюдалось явно выраженное превышение уровня встречаемости в регионе с более мягким климатом, чем в северном. Ко времени окончания века сохранились четыре общих вида, редких в обоих случаях: *Episinus angulatus*, *Robertus scoticus*, *Theridion instabile* и *T. mystaceum*.

Среди Thomisidae все указанные в данной работе виды рода *Ozyptila* отмечены были в тех же категориях встречаемости и для влажных лесов Централь-

ной Европы. Исключение составляет *Ozyptila trux*, обычный в Приладожье, но редкий в лесах ЦЕ. По видам рода *Xysticus* можно отметить примерно одинаковый уровень встречаемости на обширных площадях в сходных местообитаниях для *X. audax*, *X. cambridgei*, *X. luctuosus*, *X. obscurus*, *X. robustus*, *X. ulmi*. Пауки *X. bifasciatus*, *X. cristatus*, *X. erraticus*, *X. kochi*, *X. lanio* отдавали предпочтение климату ЦЕ. Однако на более современном этапе в фауне Богемии и Приладожья остался единственный общий вид — *X. obscurus*, носящий статус редкого в обоих местах ареала.

Из видов семейства Zoridae *Zora nemoralis* был обычен в обеих частях ареала, *Zora silvestris* чаще встречался в теплом климате, а *Zora spinimana* — в северном. К настоящему времени общим для обеих фаун видом выступает лишь легко приспосабливающийся к различным условиям *Zora nemoralis*.

Кроме того, можно указать еще несколько сохранившихся общих для рассматриваемых фаун видов из других семейств.

Сравнение статуса современных видов, общих в фаунах обеих географических точек, показало, что наиболее приспособленными оказались те виды, численность которых поддерживается на довольно низком уровне как в естественных условиях, так и в искусственно измененных. Это, в основном, герпетобионты, способные населять леса и открытые пространства, в частности, находящиеся в хозяйственном использовании поля и луга. Пауки хортобия и собственно эпигейного этажа пострадали в гораздо большей мере. Вместе с лесами исчезли и населявшие их ранее, часто бывшие очень многочисленными, специфичные лесные виды, не обладавшие достаточной мобильностью стратегии выживания.

В целом же следует заключить, что более устойчивыми оказываются популяции видов, обладающих, по преимуществу, тенденцией к расселению по возможно более разнообразным местообитаниям, где они стабильно поддерживают невысокий уровень численности на обширных площадях, т. е. виды с преобладанием *r*-стратегии выживания. Виды с явным преобладанием *K*-стратегии, способные к значительному наращиванию численности и поддержанию ее на достаточно высоком уровне, но только при вполне определенных внешних условиях среды, оказываются не в состоянии принять значительные изменения этих условий и чаще всего выпадают из населения полностью. В рассмотренном случае в результате антропогенного вмешательства под действием искусственной элиминации произошли качественные изменения структуры населения пауков, приведшие к преобладанию менее плодовитых, но более жизнестойких видов. Эта закономерность отмечена С. С. Шварцем (1969) для позвоночных животных, но общие законы микро- и макроэволюции правомерны на всех уровнях эволюционного древа. Изменчивость отдельных популяций может с успехом использоваться при определении изменений признаков, характеризующих населения. По определению одного из крупнейших теоретиков-эволюционистов И. И. Шмальгаузена (1968), эволюция популяций — это механизм поддержания устойчивости биоценоза как целостной системы.

Подводя итоги

Совместное существование нескольких симпатрических видов в одних и тех же биотопах, вырабатывающих определенные приемы избегания межвидового скрещивания, но не оставляющих оптимальный для развития биотоп, подтверждает вывод группы исследователей (Maelfait et al., 1980) о том, что предпочтительность биотопа

у близких видов не определяется межвидовой борьбой. В то же время, полученный в Приладожье материал расходится с мнением этих авторов, полагающих, что особенности фенологии видов также не связаны с межвидовой борьбой. Рассмотренные выше примеры адаптаций подтверждают правило Гаузе (Одум, 1975), согласно которому два вида не могут одновременно занимать одну и ту же нишу, если они каким либо образом экологически не разобщены.

Полученный материал подтверждает выводы других авторов (Penev et al., 1994) о первостепенном влиянии температурного фактора на состав и численность аранефауны, и дополняющего это влияние тренда количества осадков. Неизбирательная элиминация неблагоприятных погодных условий, носящая характер сезонного бедствия (Шварц, 1969), оказывает неоднозначное воздействие на популяции разных видов, в зависимости от фенофазы, на которую пришлось это воздействие. Но в случаях, когда значительные погодные отклонения от нормы охватывают не часть сезона или, тем более, не один сезон года, затягиваясь на длительное время и продолжая необычные внушительные скачки на протяжении нескольких лет, это приводит не только к резкому спаду численности отдельных популяций животных, но и к общему обеднению населения беспозвоночных. Восстановление сообществ затягивается на годы. Формирование новых ассоциаций находится в зависимости от жизнестойкости отдельных популяций. В пространственной структуре населения отдельных систематических групп происходит переопределение качественного состава доминантов.

Несмотря на некоторые климатические и биотопические различия двух близлежащих регионов, нахождение на одном широтном уровне и небольшом долготном удалении определило близкий видовой и структурный состав их аранефаун. Различия в относительном обилии отдельных компонентов связаны не только с отличиями биотопического плана, но и с неодинаковыми способами отловов.

Необратимые изменения структуры ландшафтов приводят к резким колебаниям численности популяций многочисленных в обычных условиях видов, что еще раз подтверждает мнение М. Уильямсона (1975) о том, что более изменчивые популяции, способные давать время от времени вспышки численности, менее устойчивы и могут элиминироваться полностью. Под прессом популяционных волн у видов с резкими колебаниями численности могут происходить более резкие изменения генофонда, чем у видов с более стабильным градиентом численности (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), что в свою очередь приводит к более высокой скорости процесса эволюции.

Показанные примеры детального сравнения фаун лишь начальный этап обширного ряда исследований по проблемам, связанным с эволюционными процессами на уровне популяций, видов, биоценозов, но это уже отдельная тематика, круг вопросов которой не охватывается задачами данной работы.

Глава 10

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ

Несмотря на происходящие со сменой сезонов качественные изменения репродуктивной части населения, когда в категориях обилия одни виды чередуются с другими, а со временем и совсем выпадают из сборов, заменяясь иными, количественная структура комплексов может не изменяться или меняться мало (Максимов, Ермаков, 1985). К сильно изменяющимся характеристикам относятся качественный состав, количество видов и плотность населения, к мало изменяющимся — пропорции внутреннего устройства. Размеры популяций видов регулируются механизмами типа обратной связи (Эрлих, Холм, 1966). Каждый индивидуум, общаясь с себе подобными, ощущает определенное давление через конкурентные отношения за пищу, места охоты, убежища и пр. В перенаселенном сообществе это вызывает замедление темпов развития молодежи, задержку созревания, снижение плодовитости и т. д. При значительном прессе хищников, напротив, падает численность, но увеличивается плодовитость, а темпы развития возрастают. Количество информации о внешней среде, включающей общение с другими организмами, в том числе и своего вида, влияющее на физиологию отдельных особей каждой из популяций в составе населения, принято называть *общим разнообразием*. Мера общего разнообразия рассчитывается в среднем на один вид. Поток информации о внешней среде определяет ответные меры, складывающиеся в общую реакцию каждой из популяций, входящих в население.

Ниже рассматриваются некоторые из характеристик внутренней структуры взрослой части населения пауков двух ярусов обитания, зависящих от интенсивности потока информации о внешней среде.

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Сначала рассмотрим взаимосвязи общего количества видов, обнаруженных во время учетов, с их среднесезонной плотностью, а затем перейдем к сезонному аспекту изменений этих показателей. Оперирование понятием плотности, а не абсолютно-го количества отловленных особей, выравнивает шансы всех участников, несмотря на разность в количествах взятых проб по биотопам, сезонам и годам.

Хортобий

В общем плане биотопический градиент количества обнаруженных видов не совпадает с таковым средних величин плотности населения взрослых пауков растительного яруса (рис. 34, 1).

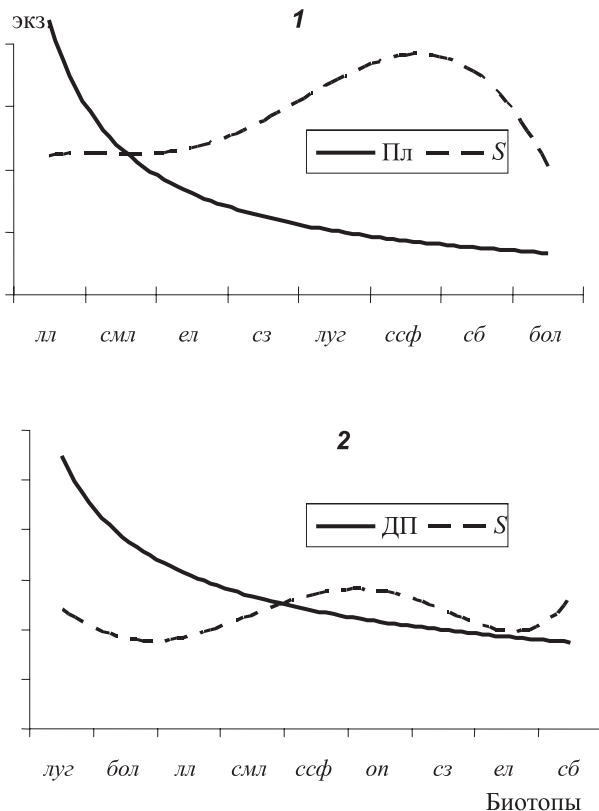


Рис. 34. Распределение количества видов по градиенту среднесезонных значений плотности (в порядке убывания по биотопам) населения пауков в растительном (1) и эпигейном ярусе (2) плотности населения пауков хортобия и герпетобия. Обозначения в тексте.

Максимум плотности населения пауков, найденный в мелколиственных лесах, превосходит минимум, присущий ему в болотных ассоциациях, в десять раз. В целом, по уровню плотности можно выделить комплексы, характерные для различных групп биотопов. В лесах с большим участием лиственных пород, где развивается обильная травянисто-кустарниковая растительность, население пауков хортобия отличается наиболее высоким уровнем плотности (в среднем, 33 э.). Низкий уровень отмечается по местообитаниям с экстремальными условиями: открытым торфяникам и чересчур засушливым сухотравным соснякам, где средняя плотность населения пауков в несколько раз ниже максимальной. В итоге, можно указать на две группы биотопов со значительными различиями в среднем годовом уровне плотности населения пауков хортобия: затененные леса с хорошо развитым нижним ярусом растительности (плотность в среднем, 23 э.) и открытые биотопы вкуче с разреженными сосняками, как заболоченными, так и сухотравными (9 э.)

В сезонном аспекте по всем биотопам максимальное количество видов среди пауков хортобия наблюдается летом, тогда как значения плотности не всегда следуют этому принципу. В затененных лесах с хорошо развитым подлеском максимум плотности достигается только в начале осени, а по разреженным соснякам плотность населения наиболее высока весной. В остальных случаях увеличению видового богатства сопутствует повышение уровня плотности.

Разброс сезонных значений видового богатства взрослого населения пауков довольно велик, тогда как значения его плотности менее вариабельны. Наиболее близки к средним по обоим показателям группировки пауков в еловых лесах.

Набор видов и их численность сильно падают с наступлением осени, что особенно хорошо выражено в открытых лугах. Резкое падение видового богатства в этом биотопе уже в самые первые осенние дни после первых похолоданий до 6–8 °С, в особенности в ночное время, свидетельствует о том, что для численности пауков хортобия основоопределяющим акцентом является температурный фактор, а не освещенность как таковая. В эти же самые дни под пологом леса, в особенности, с участием лиственных пород, с их сильной затененностью и богато развитой травянисто-кустарниковой растительностью, сохраняется наиболее высокий, по сравнению с другими биотопами, набор видов пауков и поддерживается сравнительно высокая их численность. В разреженных лесах *сб* и *ссф*, несмотря на достаточно высокую освещенность, температурный режим подвержен более резким суточным перепадам. Соответственно, осенне-летняя численность пауков хортобия в этих биотопах ниже, чем в других лесах.

Герпетобий

Для фауны герпетобия достаточно хорошо выражено соответствие между значениями динамической плотности по биотопам и количеством видов (рис. 34, 2). В общий ряд не вписываются лишь данные по открытым лугам, объединяющим в данном случае разнородные стадии. По остальным биотопам можно выделить две группы комплексов с хорошо отличающимися уровнями плотности. Во-первых, в спелых лесах с большим вкраплением лиственных пород, в сфагновых биотопах, а также по зарастающим вырубкам и лесным опушкам население пауков герпетобия отличается уровнем плотности, в среднем, 55 э. Во-вторых, это незаболоченные хвойники с более низким уровнем ДП — около 37 э.

В сезонном аспекте так же, как для данных по хортобию, в населении пауков герпетобия почти во всех биотопах отмечается летний пик количества видов, тогда как максимальные значения плотности чаще всего приходятся на весенний период.

Сравнение населения по ярусам

В целом, сезонные величины плотности населения пауков обоих рассматриваемых ярусов обитания не коррелируют с соответствующим числом видов пауков, представляющим в это же время фауну. Значения *r* недостоверны, хотя для весенних данных в большинстве случаев эта связь отрицательна.

В обоих этажах по спелым лесам с большим участием лиственных пород наблюдается высокая плотность населения пауков, которая в полтора-два раза превосходит таковую по незаболоченным хвойным лесам. В то же время, если взрослое население пауков хортобия по открытым и полуоткрытым биотопам отличается сравнительно низкой плотностью, то комплексы пауков герпетобия в этих же стадиях

характеризуются повышенной численностью. На низкую летнюю численность пауков хортобия в сухотравных сосняках, по сравнению с таковой в ельниках, указано для Северного Урала (Пахоруков, 1979). Сходные величины плотности наблюдаются для ельников на Средне-Русской равнине (Желтухина, Коробов, 2007), для моховых болот Литвы (Relys et al., 2002), но в более высоких широтах на сфагновых болотах северной Финляндии (Коропеп, 2002) они вдвое ниже. Динамическая плотность населения герпетобионтов в сосновых лесах с примесью мелколиственных пород в Приладожье в три раза ниже таковой из восточной Финляндии (Коропеп, 1995), где основу количества пауков в ловушках, более 90%, представляли мелкие линифиды, что характерно для северной тайги (Марусик, 2005).

Следует учитывать, что для сравнения в данном случае использованы лишь те литературные данные, в которых плотность взрослого населения также исчисляется по средним значениям. Если же она вычислена по суммарным величинам максимальной плотности отдельных видов, когда полученные итоги складываются как из ранневесенних значений для одних видов, так и летних или осенних для других, сравнение совершенно лишается смысла, даже если авторы применяли идентичные методики сбора материалов. В данном случае использование для сравнения территориально близких сведений из Карелии (Целлариус, Шорохов, 1985), основанных на максимальных значениях численности, не предоставляется возможным.

СТРУКТУРА ИЕРАРХИИ

Внутренняя структура населения меняется в зависимости от количества входящих в него видов и их численности, что в свою очередь связано с экологической емкостью биотопа. Разные категории населения со сменой сезонов по-разному меняют свой объем. Приведенный ниже графический материал (рис. 35–42) дает представление не только о конкретных характеристиках населения данного биотопа в каждом из сезонов, но и о намечающихся тенденциях его развития. Первый из графиков каждого рисунка распределения количества видов внутри биотопа по тренду относительной численности отражает структуру населения пауков в целом за период наблюдений. На последующих трех дана картина такого распределения для каждого из сезонов в отдельности.

Герпетобий

По зеленомошным соснякам в целом (рис. 35) график отражает присутствие большого количества единичных видов. Для весенней структуры иерархии характерно наиболее равномерное распределение в ряду доминирующих и субдоминирующих видов. Намечается тенденция к снижению количества видов близ среднего порога уровня доминантов, в градации 16–32%. Эта тенденция распределения воплотилась в летнее время, что хорошо видно на графике: произошло выпадение отдельных переходных статусных градаций среди многочисленных видов. Наряду с этим увеличилось дробление в области шкалы распределения редких видов, т. е., появилось большое количество редких и единичных видов. Среди доминантов происходит в это время основная межвидовая борьба за численное преобладание между наиболее представительными видами примерно одной весовой категории. Преобладающая тенденция осеннего распределения при малом количестве ловившихся видов направлена на выравнивание их статуса, при значительном сокращении шкалы

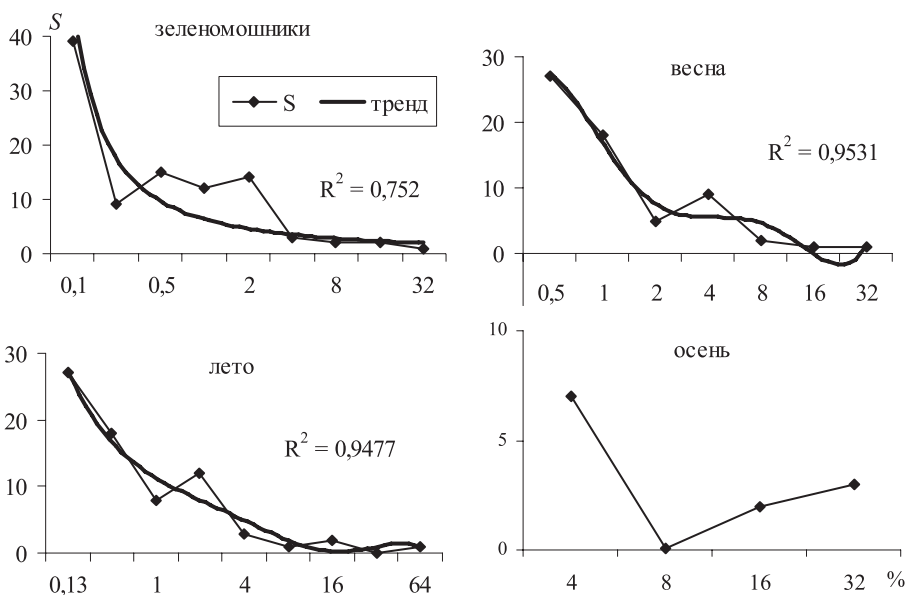


Рис. 35. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков зеленомошных лесов. По биотопу в целом линия тренда степенная, по сезонам — полиномиальная. R^2 — степень приближения линии аппроксимации к полученным данным.

градиента в области низких значений. Происходящие в это время резкие изменения структуры взрослого населения у большинства бродячих видов отражены в резких скачках кривой.

Аналогично можно проанализировать графики распределения видов вдоль шкалы доминирования в остальных биотопах.

По лиственным и смешанным лесам в целом и по сезонам графики распределения видов по шкале относительной численности более близки к теоретической кривой, чем по другим биотопам.

Конечно, при грубом округлении данных все графики принимают вид более или менее крутой гиперболы, которой обычно характеризуется распределение видов по численности в естественной среде, что и показано на обобщенной для всего теплого периода времени картине структуры иерархии в каждом из биотопов. При этом отклонения от кривой чаще всего находятся в диапазоне шкалы 0,5–2%, т. е. в количестве редких и начале ряда обычных видов. Именно здесь происходят основные качественные и некоторые количественные сдвиги структуры по весенне-летним комплексам пауков.

Весенняя амплитуда значений относительной численности населения эпигейных пауков наиболее растянута по ельникам и лиственным лесам, наименее — по незаболоченным соснякам. Летом максимальный размах статусных категорий населения пауков этого яруса отмечен по влажным соснякам, минимальный — по ельникам. В осеннее время широкие градации шкалы относительной численности отдельных видов характерны по открытым биотопам и сфагновым редколесьям, а наиболее

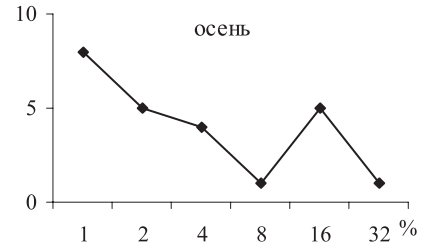
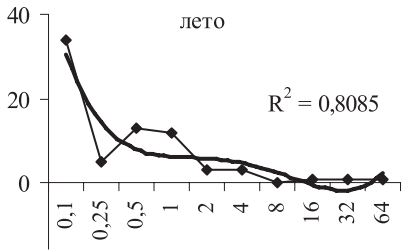
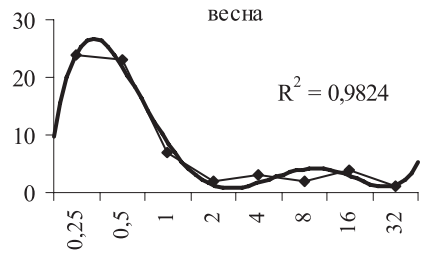
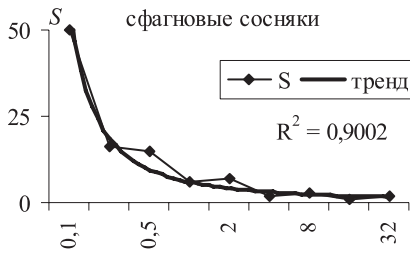


Рис. 36. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков сфагновых сосняков. Обозначения как на рис. 35.

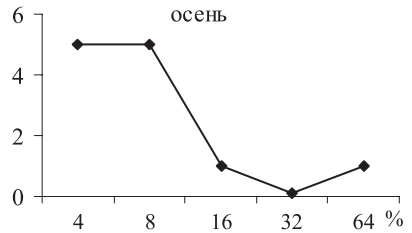
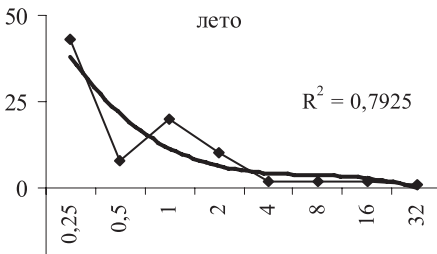
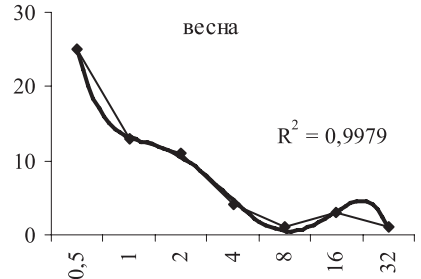
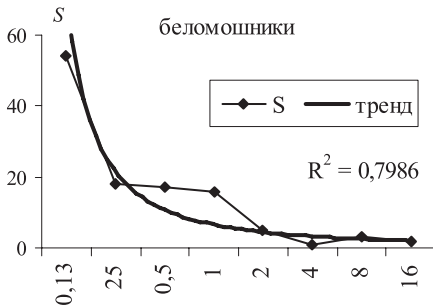


Рис. 37. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков беломошнных сосняков. Обозначения как на рис. 35.

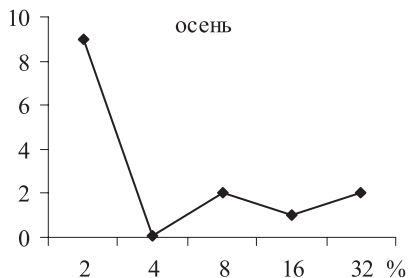
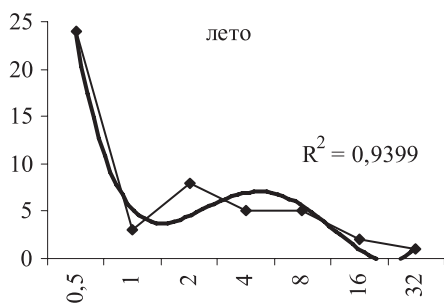
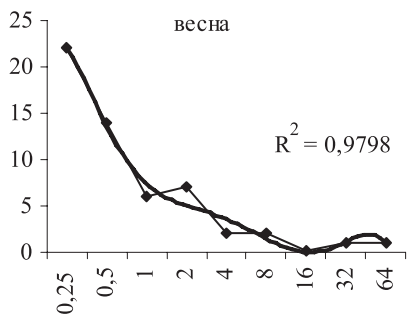
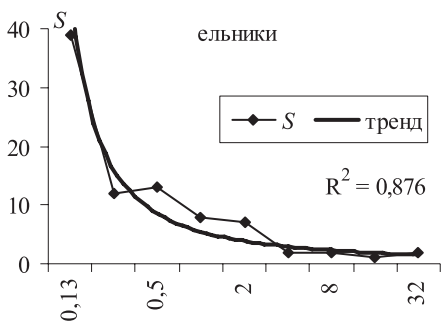


Рис. 38. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков ельников. Обозначения как на рис. 35.

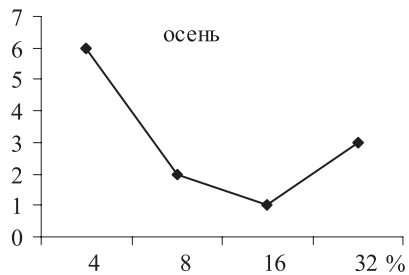
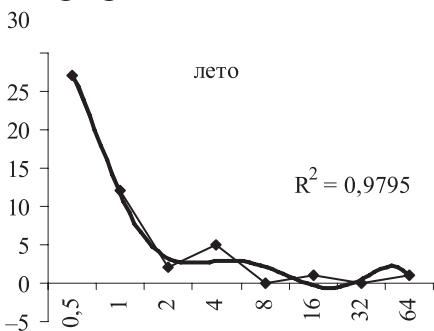
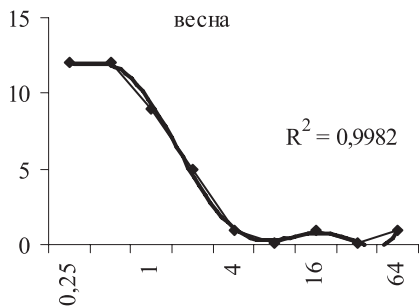
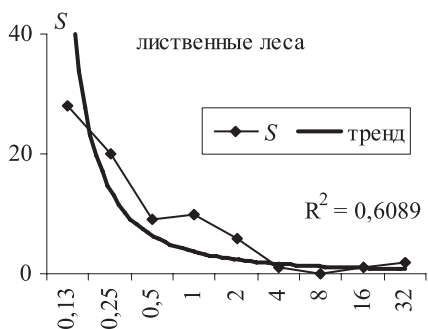


Рис. 39. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков лиственных лесов. Обозначения как на рис. 35.

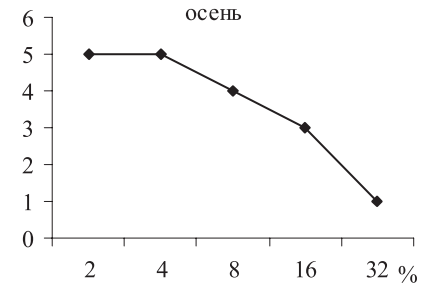
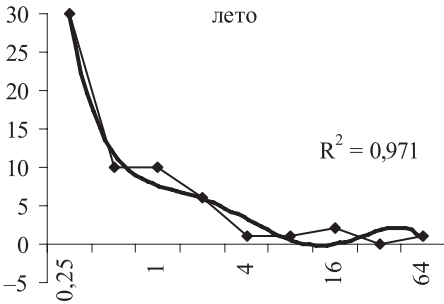
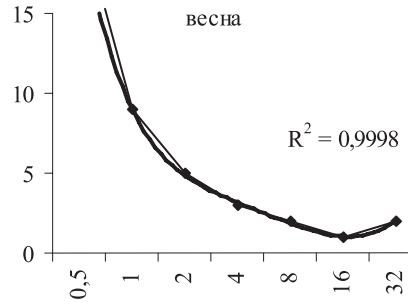
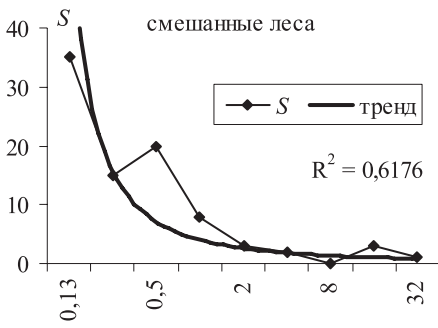


Рис. 40. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков смешанных лесов.

Обозначения как на рис. 35.

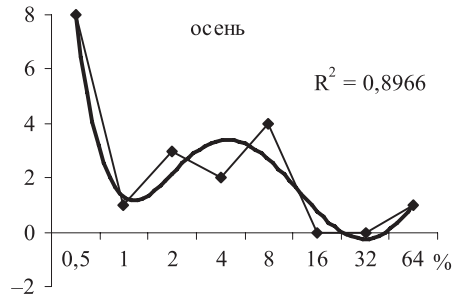
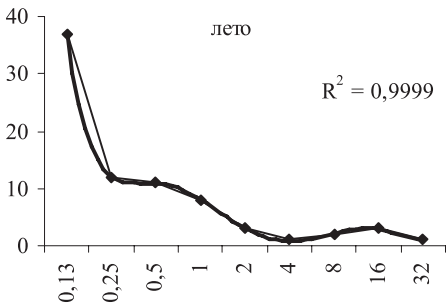
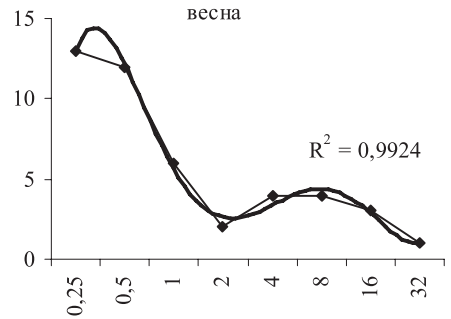
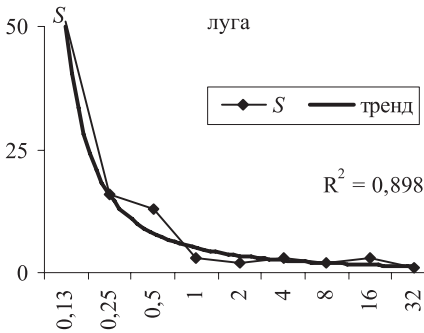


Рис. 41. Ранговое распределение количества видов S по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков лугов.

Обозначения как на рис. 35.

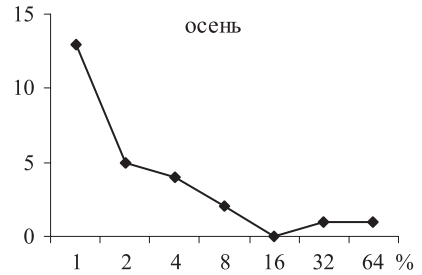
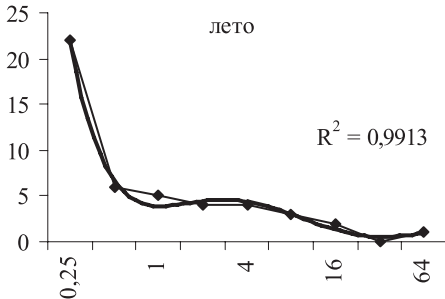
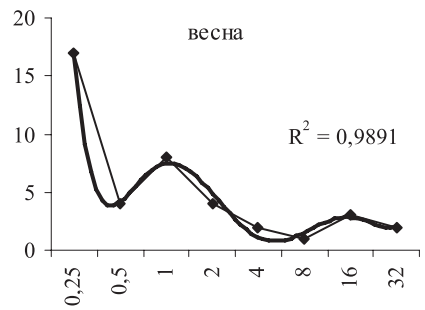
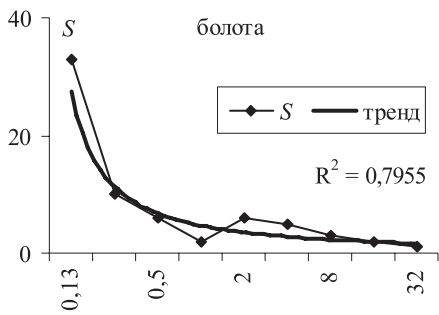


Рис. 42. Ранговое распределение количества видов по геометрической шкале долевого участия (%) в населении пауков моховых болот. Обозначения как на рис. 35.

узкими рамками ограничены ее лимиты в лиственных и зеленомошных лесах, где при малом количестве видов их численность наиболее выровнена.

Распределение количества видов по шкале долевого участия от обычных до доминирующих в герпетобии лугов и сухотравных мелколесно-редколесных сосняков довольно ровное на протяжении всего весенне-летнего периода. В других биотопах развитие системы в это же время протекает либо по тренду увеличения количества градаций среди многочисленных видов (в сфагновых биотопах и ельниках), либо по пути уменьшения количества доминирующих видов и выпадения части статусных категорий в этом диапазоне (в лесах-черничниках, в том числе, с участием лиственных пород).

Почти во всех случаях внутри биотопов размах изменчивости структуры населения пауков наиболее широк в летнее время. Исключение составляют примеры из ельников и лиственных лесов, где весенние границы статусной шкалы шире летних. В обоих случаях это следует связывать с относительно низкими летними температурами в этих биотопах. Кривые распределений видов по соснякам с экстремальными значениями влажности — в подтопленных и сухотравных — сходны между собой, с той разницей, что в беломошных сосняках, по сравнению со сфагновыми, шкала иерархии усечена на один период с обоих концов. В открытых биотопах картина статусного распределения более сглажена.

Осенью повсюду наблюдается выпадение отдельных категорий по рядам относительной численности, в особенности близ ее нижних пределов. Для эпигейной фауны лугов и сухотравных мелколесных сосняков характерна в это время монодоминантная структура, когда статус наиболее многочисленного вида в учитываемом ком-

плексе равен или превышает долю всех остальных участников. В прочих биотопах отмечена ди- или полидоминантность структуры. Ввиду общего осеннего падения количества отлавливаемых почвенными ловушками взрослых форм пауков, графическое отображение результатов, а также применение статистических методов для анализа структуры иерархии населения в этот сезон не имеют особого смысла. Возможно, стохастичность осенних изменений связана не только с падением количества видов, но также со снижением двигательной активности взрослых пауков из-за начавшихся похолоданий.

В целом на большинстве графиков, кроме осенних, хорошо выражено присутствие единично встречающихся видов, малое количество редких и довольно стабильное количество видов со средним уровнем численности, в то время как количественный ряд видов-доминантов имеет тенденцию к асимптотическому отображению. Сезонные картины иерархии отражают особенности каждого из биотопов: видломаных кривых и тенденции их развития наряду с лимитами сезонной изменчивости по биотопам индивидуальны.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Видовое разнообразие фауны не ограничивается понятием числа зафиксированных видов S , в котором могут находиться компоненты, совершенно не свойственные данному местообитанию, попавшие в сборы случайно в единичных количествах. Поэтому при определении видового разнообразия используются разные характеристики, учитывающие долевое участие каждого из встреченных видов в общей численности населения изучаемой фауны. Богатство видами и равномерность их распределения — два аспекта, охватывающих понятие разнообразия. В связи с этим, в литературе имеется довольно много всевозможных математических подходов, определяющих меру разнообразия в виде различных показателей, объединяющих эти два аспекта в едином выражении. Ниже даются примеры применения наиболее просто вычисляемых и хорошо объяснимых выражений, которые могут использоваться для получения представления о состоянии каких-либо таксономических объединений, а также для различного рода фаунистических сравнений. Попутно определяется целесообразность применения отдельных показателей для характеристики видового разнообразия.

Вероятность межвидовых встреч

Видовое разнообразие может быть охарактеризовано вероятностью межвидовых встреч PIE (по Песенко, 1982) в суммарном объеме фауны, приравненном к единице:

$$PIE = 1 - \lambda$$

Показатель определяется с использованием меры «концентрации» Симпсона

$$\lambda = \sum p_i^2,$$

где p_i — доля вида в общей численности. Эта мера означает, с какой вероятностью две случайно встреченные особи относятся к одному и тому же виду (Хейер и др., 2003). В литературе она иногда определяется как индекс «доминирования», или частота повторов.

В рассматриваемом материале среди пауков *хортобия* вероятность межвидовых встреч наиболее высока в летнее время, при максимуме 0,96 в лугах. В среднем по всем биотопам сезонные величины *PIE* для ряда *вло* 0,88–0,93–0,71, при показателях только по лесам 0,87–0,92–0,81.

Среди *герпетобионтов* средняя величина *PIE* в комплексах пауков по всем биотопам 0,85, при максимуме 0,92 в летних ельниках и минимуме 0,63 в осенних лугах. В среднем по всем биотопам сезонные величины *PIE* в комплексах герпетобия 0,88–0,86–0,82, при показателях только по лесам 0,86–0,86–0,84. Тенденция изменений величины *PIE* носит сходные черты по сходным группам биотопов. В лишайниковых сосняках, а также по вырубкам и опушкам сосняков, вероятность межвидовых встреч в течение весенне-летнего периода держится на одном уровне и падает осенью. По сильно затененным ельникам и лиственным лесам *PIE* имеет хорошо выраженный положительный летний пик, а в сфагновых биотопах в это же время — отрицательный. По остальным биотопам наблюдается неуклонный спад этой величины в направлении весна—осень.

Следует учитывать, что показатель *PIE* мало связан с количеством видов (корреляция не достоверна: 0,52 для хортобия и 0,38 для герпетобия) и не зависит от численности (корреляцию во всех случаях можно приравнять к нулю). При одинаковом количестве видов в разные сезоны и в разных биотопах значения *PIE* заметно различаются, и наоборот: одинаковым значениям *PIE* сопутствуют несопоставимые величины *S*. Этот косвенный показатель дает представление лишь о вероятной принадлежности двух случайно взятых из коллекции (или встреченных в полевых условиях) особей к разным видам, не сообразуясь ни с видовым богатством, ни с плотностью их популяций, ни с образом жизни отдельных видов. Нередко во внимание не принимается также и сезон, и тогда виды, никогда не встречающиеся в природе одновременно, оказываются объединены этим показателем. Попытки дать сравнительные характеристики биотопического видового разнообразия животных мезофауны при помощи *PIE* (Дмитриева, 2006 и др.) совершенно неубедительны. Количество видов в населении какой-либо рассматриваемой таксономической группы может быть ниже десятка, а численность их ничтожна, тем не менее, значение показателя *PIE* может даже превышать таковой для гораздо более разнообразной и многочисленной группировки.

Таким образом, данный показатель, связанный лишь с выровненностью виртуально определенного комплекса и не согласующийся ни с количеством видов, ни, тем более, с величиной их численности и разнесением по времени, не может быть рекомендован для анализа видового разнообразия природных комплексов, характеристики которого как раз подразумевают прямую зависимость от этих величин.

Полидоминантность, или α -разнообразие

Более определенное представление о видовом разнообразии дает использование показателя полидоминантности

$$S_{\lambda} = 1/\lambda.$$

Эта величина, именуемая обычно « α -разнообразием», показывает, какое число видов включало бы теоретическое сообщество, где все виды равнообильны, если бы оно имело такое же разнообразие, как наблюдаемое (Песенко, 1982). На практике, сравнивая полученные значения S_{λ} с картиной распределения видов в изучаемых

комплексах по уровню доминирования, можно сказать, что α -разнообразие охватывает виды, на долю каждого из которых падает обычно более 1,5–2% общей численности (Олигер, 2000), что может рассматриваться как некоторый недостаток этого показателя (Животовский, 1980).

При оценке значимости величины видового разнообразия удобно использовать также основанную на показателе α -разнообразия вспомогательную меру $S\%$, показывающую процентную долю теоретического S_λ от действительно найденного количества видов (Oligier, 2002). Значения показателя $S\%$, распределенные по сезонам, в рассматриваемых случаях продемонстрировали, что вне зависимости от размеров S , значимая часть комплекса пауков среди хортобионтов равна 20–100% значения видового богатства, а среди герпетобионтов 7–55%.

Хортобий

Сезонные флуктуации величины α -разнообразия в фауне хортобионтов почти всюду носят одинаковый характер, с летним пиком, особо хорошо выраженным в открытых биотопах (рис. 43, 1). В то же время, сезонные изменения $S\%$ в полувине наблюдавшихся биотопов имеют летний минимум, а в остальных случаях носят разнообразный характер, от перманентного повышения в направлении весна—осень, до перманентного понижения в этом же направлении (рис. 43, 2). Величины относительного разнообразия основных групп населения пауков по биотопам весной и осенью различаются более существенно, чем летом, когда они близки к среднему значению в 25%.

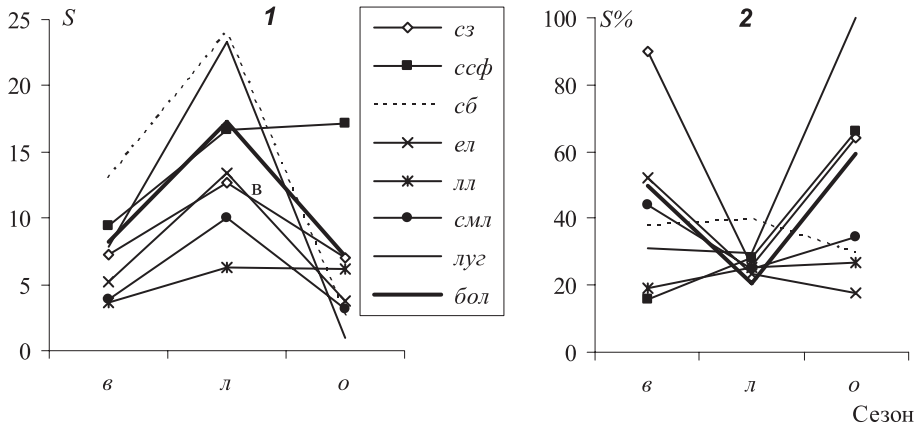


Рис. 43. Сезонные изменения величины α -разнообразия (1) и ее относительного значения $S\%$ (2) для фауны пауков хортобья.

Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

Герпетобий

В эпигейных комплексах пауков устойчиво высокими значениями S_λ отличалось население экотонных биотопов (рис. 44, 1). В ельниках как биотопах постоянно затененных, с медленно прогревающейся землей, и лиственных лесах, где сравнительно

тонкий сырой слой слежавшегося за зиму лиственного опада и травяной ветоши на глинистых грунтах, не пропускающих воду, мало благоприятен для обитания пауков, нарастание величины α -разнообразия происходило только летом. В остальных случаях наблюдалось падение величины этого признака в летнее время.

Сезонный тренд относительного видового разнообразия не всегда совпадает с таковым для α -разнообразия. (рис. 44, 2). При максимальных величинах $S\%$, не превышающих в весенне-летнее время 30%-ный уровень, и средних величинах этого признака не более 20%, наблюдается отрицательная связь между величиной α -разнообразия и количеством малочисленных видов.

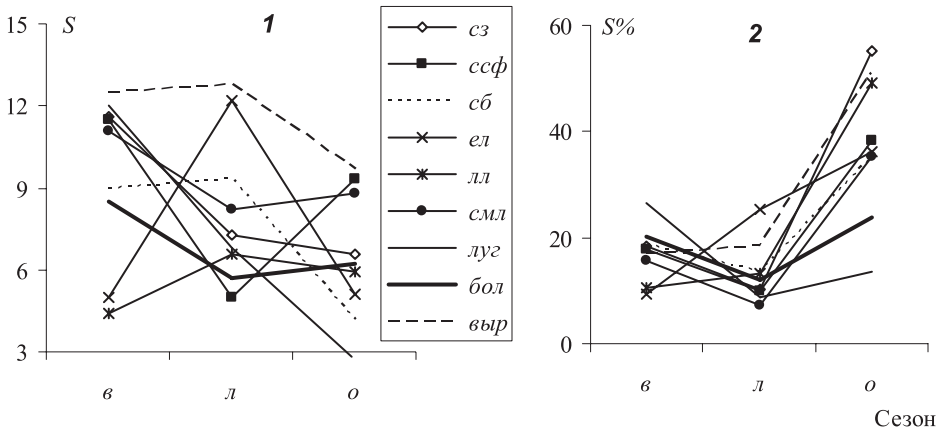


Рис. 44. Сезонные изменения величины α -разнообразия (1) и ее относительного значения (2) $S\%$ для фауны пауков герпетобия. Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

Сравнение населений по ярусам

Сезонные величины α -разнообразия населения пауков в целом по фауне хортобия значительно превышают таковые по герпетобию только для летнего периода. В остальное время они вполне сопоставимы как для лесных биотопов, так и для открытых.

Что касается размахов относительного разнообразия, то для фауны герпетобия характерно наличие большого количества нетипичных для каждого данного биотопа видов, в то время как взрослая часть населения пауков травостоев более выровнена и постоянна. Причина этого явления кроется преимущественно в том, что взрослые обитатели растительного яруса при неблагоприятных изменениях освещенности легко перемещаются в пространстве, совершая вертикальные или горизонтальные миграции, в том числе, путем перелетов, тогда как пауки герпетобия во взрослом состоянии теряют способность к планированию на паутинках, а вертикальные миграции для них мало характерны. В их жизни немалую роль играет влажность и освещенность местообитаний. При высокой мозаичности и лоскутообразности биотопов в Приладожье, встречающихся всюду пятнах затянутых сфагнумом понижений в водораздельных участках лесов или по сухим песчаным лесистым гривкам и буграм в окружении моховых болот, сезонные изменения микроклимата заставляют

членистоногих покидать ставшие непригодными для жизни ниши в поисках привычных, необходимых для выживания. При этом, оставив островки таких вкраплений, переселенцы попадают в совершенно другие микроусловия основных биотопов, где они часто не в состоянии обосноваться. Конечно, от подобных, несовместимых с жизнью изменений среды не страдают пауки, разместившиеся в растительном ярусе, обладающем большой пространственной емкостью. Сезонные изменения статуса базисной группы видов в населении по лесным и открытым биотопам носят сходный характер.

В целом по фауне пауков герпетобия положительная корреляционная связь между величиной видового разнообразия S_λ и показателем $S\%$ с достаточной степенью достоверности ($P = 0,05$) отмечена для весенних и летних значений (весной $r = 0,722 \pm 0,160$ и летом $r = 0,768 \pm 0,136$). В остальных случаях для показателей по герпетобии, а также и для всех данных по хортобию, такой связи не найдено.

Вариабельность признаков S_λ и $S\%$

Величина вариабельности рассматриваемых показателей видового разнообразия позволяет сравнить стабильность комплексов пауков на разных временных или экологических уровнях.

Хортобий

Естественно, структура летних комплексов хортобионтов по разным биотопам более стабильна и носит больше общих черт, чем весенних и осенних. В осенних комплексах *max* и *min* значений α -разнообразия по биотопам отличаются между собой в семнадцать раз, а летом и весной примерно в четыре раза. Размер базисной части комплекса пауков травостоев в значительной степени зависит от внешних условий, связанных с изменениями структуры растительного яруса и соответствующими перепадами освещенности, происходящими со сменой сезонов года. Наиболее стабильной структурой отличаются совокупности, населяющие лиственные леса. Среднегодовые флуктуации S_λ и ее относительной величины здесь сравнительно низки. Наименьшая устойчивость размеров основного массива населения (без учета искусственно нарушаемых стадий) найдена в сухотравных сосняках, где значение α -разнообразия сначала повышается летом вдвое, а осенью падает почти в 10 раз. В то же время по признаку $S\%$ здесь один из наиболее стабильных комплексов, т. е., изменениям величины видового богатства сопутствуют соответствующие флуктуации значения α -разнообразия.

Весной и летом изменчивость Cv значений α -разнообразия по всему ряду биотопов около 40%, осенью — вдвое выше. Весенняя вариабельность признака $S\%$ по изученным биотопам около 50%, а летом ее значение не превышало 20%. Относительная величина α -разнообразия также наиболее стабильна по лесам с большим участием мелколиственных пород. Высокой изменчивостью по признаку $S\%$ отличаются комплексы пауков в зеленомошных и сфагновых сосняках, а также на открытых болотах.

Герпетобий

По данным за вегетационный период наиболее стабильны комплексы пауков герпетобия в смешанных лесах и на лесных опушках — средний по этим биотопам сезон-

ный уровень Cv для α -разнообразия ($15,5 \pm 0,7$)%. Сравнительно невысока сезонная изменчивость S_λ также у населения пауков в лиственных лесах и на моховых болотах ($21 \pm 1,0$)%. Учитывая наличие степенной зависимости при вычислениях α -разнообразия, следует считать такой уровень варибельности вполне приемлемым для нормального распределения с небольшой асимметрией (Шварц и др., 1968). По соснякам коэффициент вариации α -разнообразия населения пауков близок к среднему уровню, который составил около 33%. Наименьшая устойчивость размеров основной части населения найдена в лугах и ельниках. Сезонная варибельность Cv для показателя S_λ по всем биотопам в летний период почти на 10% ниже таковой для $S\%$, а в другие сезоны их изменчивость примерно одинакова. По признаку $S\%$ наиболее стабильными структурами отличались комплексы открытых сфагновых болот, а наиболее варибельны структуры группировок по мелколиственным лесам и соснякам-черничникам.

Сравнение структуры населений по ярусам

Сравнивая варибельность сезонных показателей α -разнообразия, можно сказать, что средние величины S_λ по лесным биотопам, а также структуры комплексов эпигейных пауков в них, сравнительно мало изменчивы для данных такого порядка (табл. 39).

В целом по всем биотопам, варибельность сезонных значений α -разнообразия в весенне-летнее время для населения пауков обоих ярусов примерно одинакова, около 32%, а осенью изменчивость ряда этих величин для фауны пауков-хортобионтов в два раза выше, чем для герпетобионтов. Среднегодовой коэффициент вариации значений видового разнообразия S_λ для комплексов хортобия также не превышает таковой для герпетобионтов — 22,5%. Однако при рассмотрении изменчивости S_λ только по лесам, без учета других биотопов, среднегодовой и осенний Cv для фауны хортобия в полтора раза выше, чем для фауны герпетобия, тогда как в весенне-летний период он может быть ниже: 25% в хортобии против 34% в герпетобии.

Таблица 39. Средние для фаун хортобия и герпетобия сезонные величины S_λ и $S\%$, а также их сезонная варибельность Cv

Биотоп		Сезон						В среднем за год	
		в		л		о		S_λ	$S\%$
		S_λ	$S\%$	S_λ	$S\%$	S_λ	$S\%$		
В среднем	х	9,1	57,6	16,2	41,9	6,1	63,6	10,5	50,7
	г	9,5	17,2	8,2	13,2	6,5	37,5	8,1	22,6
В среднем по лесам	х	8,4	57,8	14	40,2	6,9	60,2	9,8	52,7
	г	8,8	15,1	8,1	13,3	6,7	41,6	7,8	23,3
Cv в среднем	х	31,7	34,7	31,1	46,8	68,7	42,8	22,6	33,4
	г	31,9	30,0	33,4	42,6	36,7	35,2	21,5	18,2
Cv по лесам	х	28,4	34,6	22,0	44,6	53,4	38,3	26,0	37,1
	г	37,6	27,8	30,6	48,2	30,5	20,4	16,6	12,1

По биотопам сравниваемые для аранефаун хорто- и герпетобионтов значения среднегодового коэффициента вариации Cv , вычисленного по ряду сезонных значений признака α -разнообразия для каждого из биотопов можно разделить на три группы:

1) мало отличающиеся между собой по величине: в биотопах *лл* (16 и 20%), *ссп* (43 и 38%), *ел* (63 и 56%);

2) для хортобия в 1,5 раза выше, чем для герпетобия — в *сз* (55 и 32%), *сб* (63 и 38%) и *луг* (91 и 65%);

3) для хортобия в 3 раза выше, чем для герпетобия — в биотопах *смл* (45 и 16%) и *бол* (64 и 22%). Пауки приземного яруса в смешанных лесах обитают в более или менее стабильных условиях хорошо выраженного мохово-подстилочного слоя, а на переходных болотах — в условиях почти постоянного подтопления.

Величина сезонного варьирования α -разнообразия в совокупностях пауков хортобия суммарно по всем биотопам остается неизменной при переходе от весны к лету и вдвое возрастает в осеннее время. Амплитуда подобных сезонных изменений *С_v* этого признака для населения пауков герпетобия почти не выражена.

Таким образом, различия в степени стабильности рассматриваемых характеристик видового разнообразия зависят от того, что формирование и сезонная жизнь группировок пауков двух рассмотренных ярусов по одним и тем же биотопам подчинены разным закономерностям. Учитываемое примененным способом население хортобия начинает свой жизненный путь по мере разрастания трав и листья кустарников месяцем позже герпетобионтов. Отсюда — большие различия в размерах весеннего видового богатства изучавшихся фаун герпетобия и хортобия.

В дальнейшем свойственные многим взрослым паукам герпетобия горизонтальные миграции, совершаемые ими вынужденно из-за микроклиматических флуктуаций или по причине врожденной вагильности, понуждающей их к широкому расселению, обеспечивают приток в население эпигейного яруса редких видов. Высокие значения видового разнообразия не обеспечиваются соответствующим статусом базисной группы видов в населении. В то же время заканчивается формирование необходимых для членистоногих условий существования в растительном ярусе, что способствует достижению максимально возможной величины основного ядра фауны пауков этого уровня. Сравнительно однотипные летние экологические условия растительного яруса способствуют меньшему, чем в герпетобии, притоку редких мигрантов.

Осенью при равных средних по всем биотопам значениях видового разнообразия для фаун обоих ярусов статус базисной части видов в хортобии бывает гораздо выше такового в герпетобии. Элиминирование отдельных видов в хортобии происходит быстрее, чем в герпетобии, где изменения осенних условий существования не столь интенсивны, как в растительном ярусе. Первые заморозки в воздухе и начало общего осеннего похолодания резко сокращают не только количество жертв, но и самих хищников на стадии имаго. Именно в это время в почвенные ловушки попадают самки крупных видов тенетников, которым уже недостаточно тепла для активной жизни на растительности. Они падают на землю, где ищут укрытия. Почвенно-подстилочный слой остывает гораздо медленней, в особенности, в лесах. Соответственно, не столь резко выражена и элиминация взрослых форм пауков-герпетобионтов.

Разнообразие фауны в каждом из биотопов находится в связи с микроклиматом и его сезонными изменениями, а также микрорельефом, структурой и состоянием напочвенного покрова, изменениями морфологических особенностей растительности. Микроклимат, в свою очередь, зависит от наличия, типа и густоты древесной и прочей растительности, структуры почвы и степени ее заболоченности или сухости. В соответствии с этими условиями находятся присутствие и тип мохового покрова,

развитие и состояние подлеска, древесного подроста и травянисто-кустарничковой растительности. Немаловажное значение имеет профиль рельефа и микрорельефа местности, степень естественной захламленности в результате отпада древесной растительности, бурелома, опадая хвои и листвы, сохранения травяной ветоши, толщины подстилочного слоя. Чем более разнообразны все эти условия, тем выше экологическая емкость угодий, тем разнообразнее фауна.

Сравнительно невысокий уровень изменчивости говорит о большой стабильности количественной структуры основной части биотопических комплексов пауков эпигейного яруса, тогда как ее относительная величина нарушается обычно в летнее время присутствием в сборах значительного числа редких видов. Количество видов, составляющих базисную часть населения пауков герпетобия в изучавшихся биотопах, в большинстве случаев находится в меньшей зависимости от изменения внешних экологических факторов, связанных с сезонными изменениями освещенности и соответствующими флуктуациями температуры из-за разрастания зеленой массы, чем это отмечается для хортобионтов. В то же время, на составе фауны пауков герпетобия в большей степени сказываются микроклиматические изменения внутри биотопов, определяющие интенсивность потока мигрантов.

Мера информации

Дальнейшее сравнение структурных особенностей аранекомплексов проведено при помощи индекса Шеннона (по Песенко, 1982), определяющего меру информации, или общее разнообразие, или энтропию как

$$H' = - \sum p_i \log p_i.$$

Энтропия, сопутствующая выборкам, может рассматриваться как мера, дающая представление о степени их случайности на момент изучения (Хэйек, 2003), а не показателем количества полученных знаний. Однако объединение регулярных многолетних данных дает возможность получить достаточно полное представление о характере сезонных изменений количественной структуры населения как в генеральных совокупностях. В этом случае общее количество информации определяют суммированием таковой ($-\log p_i$), вносимой каждым участником, что с поправкой на вероятность нахождения данного варианта выглядит как ($-p_i \log p_i$). Таким образом, общее разнообразие H' принято рассматривать как меру многообразия вариантов развития, в среднем на один вид для данной системы (Наумов, 1977). В целом, информационные показатели имеют преимущество перед статистическими методами, поскольку не предъявляют требований к исходным данным в виде линейности или нормальности распределений (Александрова, 1975).

Уровень относительной энтропии h , т. е. доля выясненной информации от максимально возможной при данном количестве видов, равен

$$h = H' / H_{\max} = H' / \log S.$$

Выразив эту долю в процентах, можно обозначить ее через $H\%$.

Информационная величина H' характеризует количество энтропии, т. е. неопределенности развития. Однако следует учитывать, что полученной мере информации соответствует величина уже известной, или, как говорят математики (Черныш,

Напалков, 1964), «устраненной» неопределенности в вариантах развития сообщества, сведения о которой уже получены в результате проведенных исследований. Таким образом, величина оставшейся неизвестной исследователю неопределенности m , именуемая обычно как «недостаточность полученной информации» составит

$$m = 1 - h.$$

Все абсолютные величины общего разнообразия значительно изменятся, если при вычислении H' использовать логарифмирование по разным основаниям. Однако, долевые соотношения H' и H_{\max} во всех случаях одинаковы. При вычислении этого индекса по логарифму, за основание которого взята найденная в каждом конкретном случае величина S , получаемые итоги составят долю от единицы, которой равно H_{\max} , также вычисленное с использованием логарифма по основанию $S : \log)S$.

Использование индекса Шеннона H' при анализе биоразнообразия широко распространено в отечественной и зарубежной литературе, хотя и далеко не везде оправдано. Получаемые абстрактные значения в «битах» чаще всего комментируются как «высокие» или «низкие».

Никакой индекс в принципе не может обозначать величину определенного порядка, ибо любой индекс всегда безразмерен и служит обычно вспомогательным средством для вычислений с его помощью других характеристик. Высокая степень относительной энтропии отражает противодействующую ей работу системы в достижении уровня наивысшей неупорядоченности, разбалансированности, когда каждый из членов сообщества имеет в потенциале разные варианты для изменения своего статуса. При наличии в комплексе одного–двух массовых видов, занимающих, скажем, половину общей численности, основные пути развития формируются в их пользу, тогда как на долю всех прочих членов остается немного вариантов. При этом средние на один вид шансы, в зависимости от величины видового богатства, могут быть сравнительно высоки.

Между величиной H' и суммарным участием группы доминантов в общей численности населения пауков связи достоверны не для всех сезонов, но всегда отрицательны. Между значениями H' и S_{λ} корреляции не наблюдается. Взаимосвязи значений индекса H' с S не найдено в случаях, когда особенности биотопов наиболее специфичны. При этом разброс числа видов населения герпетобия по биотопам и сопутствующей величины агрегированности особенно велики (скос летнего ряда средних на один вид значений плотности населения по биотопам равен 0,7 против 1,5 в весеннее время и 2,0 в осеннее).

Применение для количественной характеристики общего биоразнообразия естественных комплексов пауков такого показателя, как индекс Шеннона, оказывается мало результативным даже в том случае, когда он используется как мера измерения временных изменений. Это согласуется с высказыванием Фэйджера (Fager, 1963) о том, что основанный на информации показатель чувствителен к изменениям обилия лишь нескольких наиболее многочисленных видов, и поэтому не годится в качестве меры изменений сообщества. Видимо, данный индекс может успешно применяться лишь при хронологическом сравнении изменений в сообществе с неизменным набором видов, которые под действием определенных внешних факторов могут менять свою численность (Олигер, 2002). Такие условия более определяемы в естественных условиях для совокушностей растений, а также позвоночных животных, учет численности которых неизмеримо проще и точнее, чем для беспозвоночных. Для

большинства беспозвоночных животных выполнение необходимых условий возможно лишь в эксперименте, когда сообщество моделируется искусственно и полностью находится под контролем исследователя. Именно в этом случае величина индекса H' не зависит от количества видов (поскольку оно неизменно) и находится в прямой зависимости от ряда распределения численности компонентов внутри сообщества.

При анализе естественных группировок целесообразней вести сравнение не по абсолютным значениям индекса H' , а по его доле от теоретического максимума при каждом данном уровне S (табл. 40). Иногда эта величина трактуется как «выровненность», что, учитывая зависимость показателя H' от суммированной доли доминирующих по численности видов, не лишено смысла.

Хортобий

Для пауков хортобия наиболее стабильной структурой в количественном отношении отличается население *лл* и *бол*, где уровень $H\%$ не меняется в течение всего теплого времени года, хотя суммарная доля доминирующих по численности видов варьирует за это время значительно. Довольно высокая стабильность структуры наблюдается также в опушечных биотопах. Особо сильной сезонной изменчивостью обладают комплексы пауков в травостоях лугов, где сильные нарушения структуры отмечаются в осеннее время. Средний размах сезонной изменчивости относительно общего разнообразия по остальным биотопам около 22,5%.

Суммарный объем доминантов варьирует, в среднем, в процентах от общего уровня численности, по сезонам *вло*, соответственно, как 61–37–60 — по лесным биотопам, 47–18–73 — по открытым, 51–19–29 — по сфагновым. Среднее значение процентной доли основного доминанта изменяется по сезонам в пределах 27–18–31 — по лесным, 27–13–63 — по открытым и 29–14–20 — по сфагновым биотопам.

Герпетобий

Среди пауков этого яруса наиболее стабильной структурой в количественном отношении отличаются группировки в *сб*, где размах изменений $H\%$ в течение всех рассмотренных сезонов менее 10%, хотя суммарное участие в ОДП доминирующих по численности видов меняется значительно (табл. 40). Сравнительно высока стабильность структуры также по *оп* и на *бол*, а менее всего стабильны комплексы пауков из биотопов *ссф* и *лл*.

Суммарная доля доминирующих видов варьирует в процентах, в среднем, по сезонам *вло*, как 52–46–58 по лесным биотопам, 47–53–55 — по открытым и 58–54–50 по сфагновым. Среднее значение доли самого многочисленного вида изменяется по сезонам в пределах 25–30–29 — по лесным, 19–34–45 — по открытым и 18–38–28 — по сфагновым биотопам.

Сравнение структуры населения по ярусам

В целом, средний размах изменчивости признака $H\%$ по лесным биотопам одинаков для комплексов пауков того и другого яруса: около 19%. Средняя величина размаха суммированной доли группы доминирующих видов в общей численности пауков в герпетобии примерно на 15% ниже, чем в хортобии.

В обоих ярусах среды обитания для группировок пауков *ел* и *бол* характер сезонных изменений относительного обилия доминантов сходен: летом доля их резко

Таблица 40. Сезонные изменения индекса $H\%$ в зависимости от количественных характеристик: d — суммы долей доминирующих видов в общей численности комплекса и p_1 — доли лидирующего вида

Биотоп	Сезон	Хортобионты			Герпетобионты		
		$H\%$	d	p_1	$H\%$	d	p_1
<i>сз</i>	<i>в</i>	97,3	0,67	0,17	76,9	0,35	0,23
	<i>л</i>	75,8	0,40	0,14	67,3	0,54	0,32
	<i>о</i>	90,2	0,58	0,23	85,1	0,72	0,22
<i>ссф</i>	<i>в</i>	73,1	0,47	0,35	70,6	0,52	0,18
	<i>л</i>	80,4	0,24	0,13	56,3	0,69	0,39
	<i>о</i>	93,4	0,13	0,13	81,4	0,47	0,23
<i>сб</i>	<i>в</i>	84,4	0,43	0,19	72,4	0,63	0,22
	<i>л</i>	87,0	0,11	0,11	69,0	0,41	0,22
	<i>о</i>	64,6	0,84	0,58	77,8	0,45	0,45
<i>ел</i>	<i>в</i>	84,0	0,58	0,32	57,7	0,61	0,32
	<i>л</i>	79,1	0,32	0,20	79,5	0,22	0,22
	<i>о</i>	66,3	0,63	0,49	75,2	0,71	0,31
<i>лл</i>	<i>в</i>	67,7	0,51	0,51	57,1	0,65	0,34
	<i>л</i>	70,8	0,50	0,30	69,9	0,49	0,34
	<i>о</i>	71,3	0,64	0,28	81,8	0,77	0,27
<i>смл</i>	<i>в</i>	57,5	1,0	0,14	73,3	0,37	0,21
	<i>л</i>	73,6	0,66	0,18	64,4	0,43	0,30
	<i>о</i>	68,9	0,80	0,52	83,1	0,39	0,27
<i>луг</i>	<i>в</i>	80,8	0,41	0,30	76,8	0,30	0,19
	<i>л</i>	83,4	0,21	0,11	58,3	0,67	0,30
	<i>о</i>	0	1,0	1,0	55,2	0,59	0,59
<i>бол</i>	<i>в</i>	87,3	0,55	0,24	69,4	0,64	0,19
	<i>л</i>	89,7	0,15	0,15	63,9	0,38	0,38
	<i>о</i>	89,5	0,45	0,27	75,0	0,52	0,32
<i>оп</i>	<i>в</i>	82,8	0,69	0,46	76,0	0,23	0,23
	<i>л</i>	85,6	0,22	0,22	77,3	0,33	0,21
	<i>о</i>	92,8	0,43	0,43	87,9	0,46	0,23

Примечание. Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

падает, осенью снова повышается. В *смл* и *луг* изменения структуры населения пауков разных ярусов обитания носят противоположный характер: в комплексах хортобия суммарное обилие доминантов имеет хорошо выраженный отрицательный летний пик, тогда как в герпетобии этот пик положителен. В остальных биотопах направленность сезонных изменений этого признака для населений пауков из разных ярусов стохастична.

Выраженной сопряженности величины относительной энтропии аранекскомплексов с количеством составляющих их видов, а также с суммарным участием наиболее многочисленных видов и значимостью первого доминанта не установлено.

Структурно-количественное состояние экосистем стремится к максимальной степени использования и превращения энергии. При каждом имеющемся наборе видов одного трофического уровня наиболее благоприятным оказывается состояние, когда все они имеют равные возможности к достижению энергетической равновесности, что и обеспечивает наивысшую степень неопределенности в развитии. Конечно, в

рассматриваемых выше случаях, где за основу взята не биомасса или превращения энергии, а численность сильно отличающихся размерами тела животных, понятие равновесности приобретает несколько иной смысл. Однако вполне возможно рассмотреть не равновесность, а стабильность ассоциаций разных ярусов обитания и временных уровней, где просматриваются свои закономерности.

Сезонное распределение $H\%$ для комплексов пауков хортобия и герпетобия показывает, что в целом население растительного яруса чаще обладает более или менее равновеликими возможностями к укреплению статуса каждого из составляющих его членов, чем таковое герпетобия.

Чем меньше количество найденных видов, что случалось обычно в ранневесеннюю или осеннюю пору, тем больше вероятность приближения структуры взрослого населения пауков к равнообильному состоянию, тем выше относительная энтропия. В изучавшихся случаях отмечены различия в приближенности индекса общего разнообразия комплексов пауков к теоретическим значениям на следующих уровнях:

— ярусов: величина $H\%$ для комплексов пауков в травостоях выше таковой для герпетобия, т. е. внутренние взаимосвязи между видами пауков в населении травостоев ниже, чем в герпетобии;

— биотопов: в травостоях среднегодовые значения $H\%$ максимальны для комплексов пауков из *бол* и минимальны для таковых из *луг*; в эпигейном ярусе — максимальны для *сз* и *смл* и минимальны для *луг* (а среди лесных биотопов — для *ссф* и *мл*). В целом, наиболее устойчивейшей обстановкой отличается население пауков в зеленомошных сосняках, а в лугах и лиственных лесах неопределенность структурных изменений наиболее потенциально изменчива;

— сезонов: для обоих ярусов обитания хорошо просматриваются различия в сезонной степени выровненности уровня $H\%$. В травостоях большинства биотопов сезонные изменения по этому признаку мало выражены. Хорошо заметные отличия структуры наблюдаются в лесах *сз*, *ссф* и *смл*. Население пауков хортобия в *мл*, *бол* и, частично, *сб* практически не меняло своей структуры в течение всего теплого времени года. В эпигейном ярусе только комплексы пауков *сб* и *бол* способны поддерживать сезонные величины $H\%$ примерно на одном уровне, т. е. не менять внутренней количественной структуры выстроенной системы иерархии.

В среднем по аранеокомплексам их суммарная летняя сбалансированность лишь немногим уступает весенней. Разница между сезонными показателями не достоверна. Тем не менее, наиболее организованы комплексы весеннего сезона. Высокая конкурентная борьба в населении пауков обоих ярусов наблюдается летом, когда сопротивление увеличению энтропии повышается за счет значительного увеличения количества участников.

Во всех рассматриваемых случаях не нарушенные искусственно комплексы пауков отличаются достаточно высокой степенью приближенности индекса Шеннона к теоретическим значениям, в среднем — 83,8% (55–100%). Усредненные по всем биотопам величины $H\%$ на всех рассматриваемых выше уровнях не различаются с достаточной степенью достоверности (рис. 45). Статистических различий по средне-сезонным значениям $H\%$ внутри биотопов между фаунами хортобионтов и герпетобионтов также не найдено.

Одинаковые или близкие количества видов в списках не означают равновеликости индексов общего разнообразия и их доли от максимума (табл. 40). Абсолютно выровненный комплекс взрослых пауков найден лишь в одном случае, при $S = 7$ в хортобии *смл* весной. Максимум общего разнообразия в этом случае равен 2,8, и

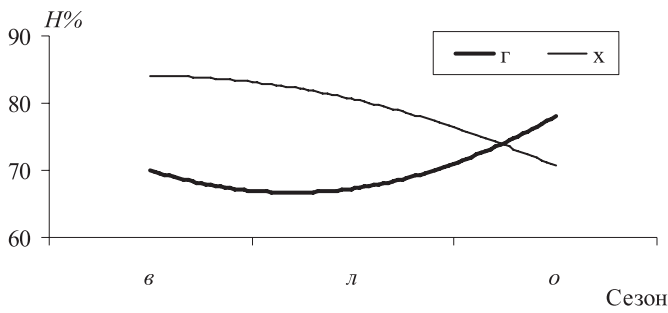


Рис. 45. Сезонные изменения (в %) приближенности индекса Шеннона $H\%$ к теоретическим значениям в среднем по всем биотопам:

г — в комплексах пауков герпетобия, х — то же для хортобия.

$H\% - 100\%$, т. е. все виды имеют равные возможности по становлению своей численности, и достигнут максимум неопределенности в выборе пути, по которому пойдет дальнейшее развитие структуры этой группировки.

Анализируя среднегодовые показатели выровненности уровня относительной энтропии в наблюдавшихся условиях, следует отметить, что возможность достижения равнообильного состояния в комплексах *герпетобионтов* выше в спелых незаболоченных сосняках, в том числе, с небольшим включением лиственных пород, таких как *сб*, *смл*, чем по влажным и заболоченным лесам или открытым биотопам.

Для *хортобия* в течение всего времени наиболее выровнены комплексы пауков в *сб* и на *бол*. В лугах резкие смены высоты травостоев в покосных участках или зарастание высокотравьем в некошеных местах постоянно приводят к значительным изменениям структуры сообществ их обитателей.

Таким образом, уровень общего разнообразия фауны характеризует лишь ее имеющееся, обнаруженное на момент изучения свойство. Рассмотренные показатели общего разнообразия никоим образом не выражают степени благополучия условий существования изучавшегося населения, которое путем внутренних структурных изменений пытается противостоять энтропии.

Конечно, все сказанное относится к произвольно выделенным комплексам половозрелых пауков. Однако в общей схеме взаимодействуют не только выявленные виды, но также и те, что остались не найденными, а кроме того, неполовозрелая часть населения, не говоря уже о бесчисленном множестве других взаимодействующих элементов экосистемы. Высокий уровень меры информации свидетельствует о большой величине существующей неопределенности развития данной части системы на момент изучения, указывая в то же время на объем возможностей структурных изменений, оставшийся не выявленным. Чем больше видовое богатство населения и выше степень его выровненности по плотности, тем значительней энтропия как показатель количества осуществляемых вариантов неопределенных структурных изменений внутри сообщества. Не стоит забывать, что измерять ее принято в абстрактных величинах, в битах (!), в среднем на один вид. Сезонное возрастание величины относительной энтропии определяет увеличение для большей части видов внутри группировки использованной возможности на возрастание своей численности, возвышающей их положение на иерархической лестнице. Чаще всего модифи-

кации уровня относительной энтропии в сезонных группировках происходят за счет изменений статуса доминирующих видов.

В итоге данные, полученные при помощи указанных методик сбора исходного материала, указывают на то, что внутренняя структура фауны пауков герпетобия устойчивей, чем более зависимая от морфометрического состояния травостоев, температурного режима и освещенности дневная фауна пауков травяно-кустарникового яруса. Можно также сказать, что у хортобионтов расселение по объему изучавшегося уровня растительности более случайно, чем у герпетобионтов, которым в большей степени присуща территориальность. Полученные результаты подтверждают тезис о том, что более изменчивые в видовом аспекте совокупности менее устойчивы при резких сменах жизненных условий (Уильямсон, 1975).

Видовое разнообразие

Индекс Шеннона использован далее в определении величины видового разнообразия (Hill, 1973), выраженной количеством видов:

$$V = 2^{H'}$$

Прочие показатели, отражающие связи этой величины с другими параметрами, характеризующими состояние населений пауков разных экологических уровней, приводятся для Приладожья с учетом данных по 2008 год, поэтому иногда они имеют некоторое расхождение с ранее опубликованными результатами (Олигер, 2006; Oligier, 2004). Это обусловлено не столько изменениями количества зафиксированных видов, сколько отличиями в уровне их численности, связанными с климатом.

В среднем, чем меньший объем в сообществе занимают доминирующие по численности виды и чем больше набор видов в целом, тем относительно выше уровень видового разнообразия V . В данной работе величина V представлена как бета-разнообразие.

Хортобий

Максимум видового бета-разнообразия населения пауков повсюду наблюдается в летнее время (табл. 41). По каждому из сезонов усредненная величина видового разнообразия в осветленных лесах выше таковой в затененных примерно в 1,5 раза.

Весной высоким значением видового разнообразия отличается население пауков в сухотравных беломошных сосняках: в 1,5–2 раза выше, чем в других лесах. Летом этот показатель также наиболее высок по беломошникам и лугам, а наиболее низок — по листовным лесам. Осенью высокий уровень V сохраняется лишь в сфагновых сосняках.

Средние сезонные показатели V населения пауков растительного яруса в лесах для вло (10,2–21,7–9,2) очень близки к таковым на открытых болотах, но сильно отличаются от луговых.

Герпетобий

Величина V для фауны пауков герпетобия в осветленных лесах выше таковой в затененных весной почти в два раза, но летом она даже немного ниже, чем в затененных. Осенью видовое разнообразие во всех лесных биотопах примерно одинаково (табл. 41).

Таблица 41. Сезонные изменения количественных характеристик *V* и *E* комплексов пауков (без учета качественных изменений) по биотопам

Биотоп	Сезон	Хортобионты		Герпетобионты	
		<i>V</i>	<i>E</i>	<i>V</i>	<i>E</i>
<i>сз</i>	<i>в</i>	7,6	0,94	24,2	0,46
	<i>л</i>	18,8	0,63	17,8	0,38
	<i>о</i>	8,7	0,80	8,3	0,77
<i>ссф</i>	<i>в</i>	13,7	0,42	19,9	0,56
	<i>л</i>	26,6	0,61	11,2	0,39
	<i>о</i>	21,0	0,81	13,3	0,67
<i>сб</i>	<i>в</i>	18,6	0,62	16,5	0,52
	<i>л</i>	35,2	0,67	18,3	0,48
	<i>о</i>	4,1	0,53	6,9	0,55
<i>ел</i>	<i>в</i>	6,9	0,71	10,1	0,45
	<i>л</i>	24,5	0,53	21,7	0,54
	<i>о</i>	7,5	0,41	7,3	0,65
<i>лл</i>	<i>в</i>	7,6	0,40	8,5	0,46
	<i>л</i>	9,8	0,61	15,2	0,39
	<i>о</i>	9,4	0,62	7,6	0,74
<i>смл</i>	<i>в</i>	7,0	1,0	22,8	0,47
	<i>л</i>	15,4	0,63	21,1	0,36
	<i>о</i>	4,5	0,59	14,5	0,58
<i>луг</i>	<i>в</i>	13,5	0,54	18,6	0,62
	<i>л</i>	38,3	0,60	12,7	0,50
	<i>о</i>	1,0	0	5,2	0,41
<i>бол</i>	<i>в</i>	11,2	0,70	12,9	0,63
	<i>л</i>	23,6	0,72	11,7	0,44
	<i>о</i>	9,2	0,74	11,5	0,50
<i>оп-выр</i>	<i>в</i>	4,4	0,72	26,4	0,46
	<i>л</i>	26,0	0,51	26,7	0,46
	<i>о</i>	4,4	0,82	13,3	0,71
<i>Св</i>		70,0	30,7	41,3	21,7

Примечание. Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

В лесах весной максимальный уровень видового разнообразия отмечается в сосняках-черничниках, а летом — по хвойно-лиственным лесам и ельникам с примесью лиственных пород. В среднем по лесам весенний и летний показатели видового разнообразия одинаковы, а осенью это число уменьшается почти вдвое.

Размер видового разнообразия населения пауков герпетобия в открытых сфагновых биотопах со сменой сезонов практически не меняется. Летом и осенью оно примерно такое же, как и в полуоткрытых заболоченных сосняках, но весной по сфагновым соснякам видовое разнообразие заметно выше, чем на переходных болотах, что отмечалось для данной местности и ранее (Oliger, 2004).

Средние сезонные показатели *V* в лесах для *вло* (17,0–17,5–9,5) значительно отличаются от таковых по растительному ярусу в весеннее и летнее время, но не различаются для осени.

Относительное видовое разнообразие $V\%$

Объем бета-разнообразия населения пауков травостоев почти всегда, а в эпигейном ярусе — всегда, заметно отличается от действительного количества найденных видов (рис. 45). Графически наиболее правильны и компактны биотопические конфигурации полигонов по летним значениям признака, чаще всего отображающие значения наименьшей приближенности величины видового разнообразия к S .

Хортобий

Наибольшим постоянством отличаются величины $V\%$ для группировок пауков на сфагновых болотах и в лиственных лесах (рис. 46, 1). Особо высока вариабельность признака по лесам с черничниками и луговым биотопам. В среднем по всем изучавшимся биотопам сезонные значения $V\%$ населения пауков растительного яруса одинаковы для весны и осени, по 66%, и менее 50% — для лета. Усредненная величина приближенности V к S для всех данных 60,4%.

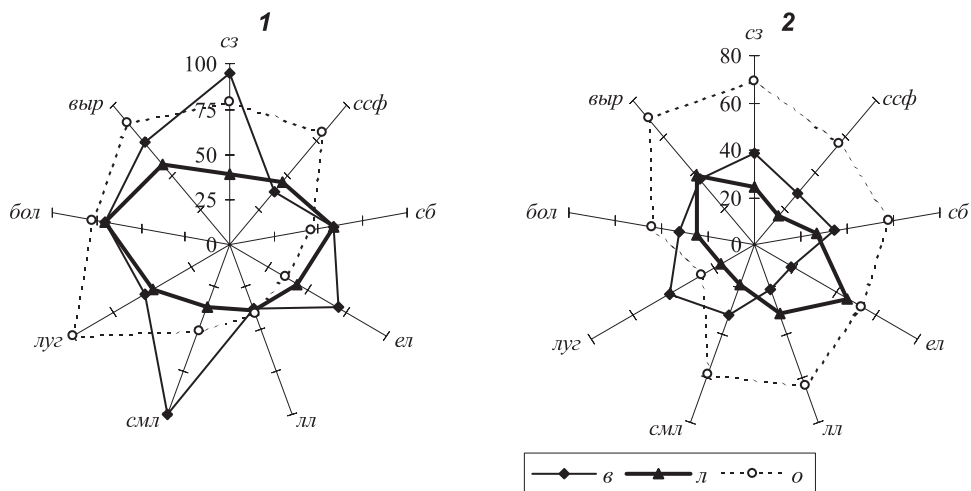


Рис. 46. Распределение по биотопам сезонных значений $V\%$ для населения пауков хортобия (1) и герпетобия (2).

Герпетобий

Биотопическое распределение весенних значений $V\%$ для герпетобионтов гораздо равномерней, чем для хортобионтов (рис. 46, 2). Усредненное по всем биотопам весеннее значение $V\%$ достигает величины 31,3%, а по лесам, в среднем, около 29%. Полигон отображения по биотопам весенних значений $V\%$ для герпетобионтов гораздо более правильный, чем для хортобионтов.

Сравнение структуры населения по ярусам

В эпигейном ярусе сезонные изменения признака $V\%$ в целом более упорядочены, чем в растительном. Величины весеннего видового бета-разнообразия аранефаун ближе всего к найденному количеству видов в лугах и сосняках-зеленомошниках, а

далее всего отстают — в ельниках и лиственных лесах (около $1/5$ величины S). Общий вид летних пропорций носит совершенно иной характер: видовое разнообразие максимально приближено к S по ельникам и вырубкам, а минимально — по лугам и сфагновым соснякам. Осенние значения приближения V к S примерно одинаковы для всех лесных биотопов, в среднем, около 60%, тогда как по открытым биотопам наблюдаются значительные отличия. В целом, именно по открытым биотопам сезонные изменения $V\%$ наименее вариабельны. Средние сезонные значения приближенности V к S по всем изучавшимся биотопам для населения пауков герпетобия 31–26–55%. Усредненное значение приближенности для всех данных 37,7%.

Между величиной видового разнообразия населения пауков в травостоях и его приближением к найденному количеству видов почти всюду наблюдается отрицательная связь, более всего выраженная в осеннее время (рис. 47). Во всех случаях коррелирование этих признаков статистически недостоверно.

Для населения пауков герпетобия связь между вычисленной величиной видового разнообразия и его приближением к действительно найденному количеству видов положительна лишь для данных весеннего периода (рис. 48): $r = 0,809$ при $t = 3,6$ и $P = 0,01$. В остальных случаях одновременные изменения признаков носят стохастический характер.

Течение кривых на рис. 47 и 48 чисто умозрительно, поскольку отображает искусственную последовательность изменений по ряду биотопов. Тем не менее, оно

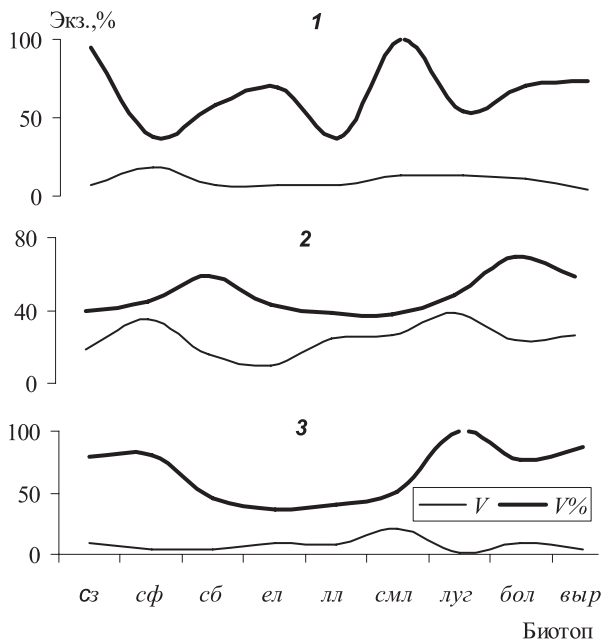


Рис. 47. Сезонные изменения по биотопам сопряженности величины видового разнообразия V (количество видов) населения пауков в травостоях и его приближения $V\%$ (проценты) к найденному количеству видов S .

1 — весной, 2 — летом, 3 — осенью. Остальные обозначения в тексте.

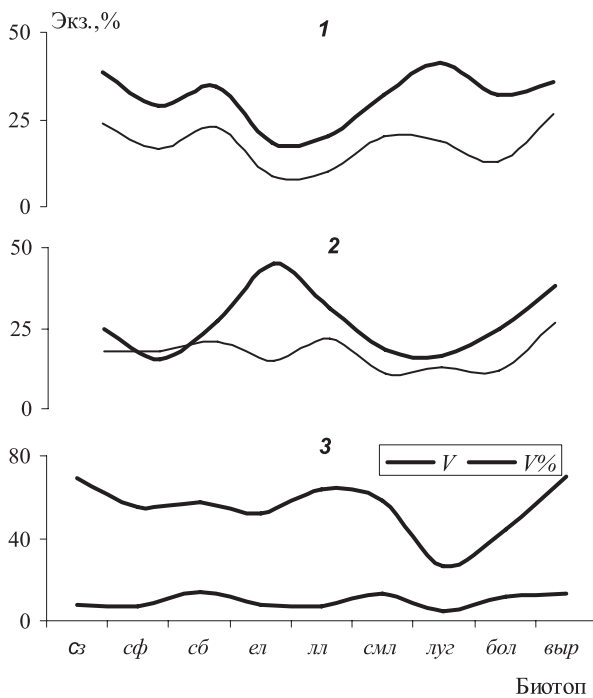


Рис. 48. Сезонные изменения по биотопам сопряженности величины видового разнообразия V (количество видов) населения пауков герпетобия и его приближения $V\%$ (проценты) к найденному количеству видов S . Обозначения как на рис. 46.

позволяет более наглядно, чем на гистограмме, представить наличие или отсутствие какой-либо сопряженности в модификациях парных данных.

В целом величины V населения пауков и их сезонные колебания в растительном и эпигейном ярусах не одинаковы.

Увеличение видового разнообразия аранефауны в травостоях связано с летним разрастанием последних и достигает в это время максимума. Весной и осенью оно ограничивается, в среднем, десятком видов. Особенно велики сезонные колебания величины V в наблюдавшихся лугах, часть из которых была покосной. На резкие структурные изменения фауны пауков, связанные с искусственным нарушением целостности биотопов, указывают и другие авторы (Миноранский, 1994; Beyer, 1978; Duffey, 1997; Fraser, Frankie, 1986; Krzyżanowska, 1981; Luczak, 1984; McLachlan, Wratten, 2003; Rushton et al., 1987; Topping, Lovei, 1997).

Для населения пауков герпетобия характерно более стабильное состояние показателя видового разнообразия при рассмотрении его как по сезонам, так и по биотопам или группам биотопов.

Средние значения видового разнообразия V населения пауков по всем изучавшимся биотопам для растительного яруса составили по сезонам весна-лето-осень 10,1–24,2–7,8 видов (в среднем, 14), а для эпигейного, соответственно, 17,8–17,4–9,7 видов (в среднем, 15).

Коэффициент вариации значений V по всем биотопам растительного яруса в 1,7 раза превышает таковой для величин видового разнообразия в комплексах герпетобия. В то же время разница в величине вариабельности производных от V величин не столь велика.

Очевидно, что величина видового разнообразия V мало связана с действительным количеством найденных видов. Наибольшее приближение V к S наблюдается в случаях с малыми значениями последнего. Для данных по хортобию отмечена отрицательная связь между величиной видового бета-разнообразия и степенью его приближения к найденному в действительности количеству видов, а для данных по герпетобию — положительная.

Выровненность структуры

Данный показатель определен по формуле, с успехом применяемой другими авторами (Hill, 1973; Růžička, 1987; Whitmore et al., 2002)

$$E = (S_\lambda - 1)/(V - 1).$$

Понятие выровненности населения по численности, в сущности, представляет собой соотношение между альфа- и бета-разнообразием, т. е. размер E указывает на то, какая часть в найденном уровне видового разнообразия V представлена основными, имеющими значительную численность и регулярно встречающимися видами.

Хортобий

Сезонная изменчивость Cv показателя E населения пауков хортобия наиболее высока весной и осенью (рис. 49, 1), когда она составляет в среднем по биотопам 30–45%. Летняя вариабельность выровненности по изученным биотопам около 10%. В это время средний уровень E равен 0,61, при \min 0,51 по опушкам и \max 0,72 в травостоях болот. Наиболее выражены сезонные колебания признака в нарушенных биотопах — лугах, где осенний уровень выровненности взрослой части населения приравнивается к нулю. Наиболее устойчива структура комплексов пауков на сфагновых болотах.

Усредненные по всем биотопам и выраженные в процентах сезонные значения E (63%) близки к таковым для $V\%$ (60%). То есть, структурные особенности комплексов хортобия разных категорий имеют близкую размерность при некоторых различиях в направленности и величине изменений (рис. 50). Особенно хорошо это выражено для осеннего сезона, когда размерность базисной части совокупности немного снижается, а значения показателя видового разнообразия приближаются к S .

Герпетобий

Сезонная изменчивость E населения пауков герпетобия наиболее высока осенью (рис. 49, 2). В это время ее коэффициент вариации около 20%. Весенне-летняя вариабельность выровненности по изученным биотопам, в среднем, около 15%. Весной средний уровень E на 0,1 выше летнего, при минимуме 0,44 в ельниках и максимуме 0,63 на моховом слое болот. Летом минимальный уровень выровненности наблюдается в *с.м.л.*, а максимум — в *ел.* В ельниках в летнее время соотношение между альфа-

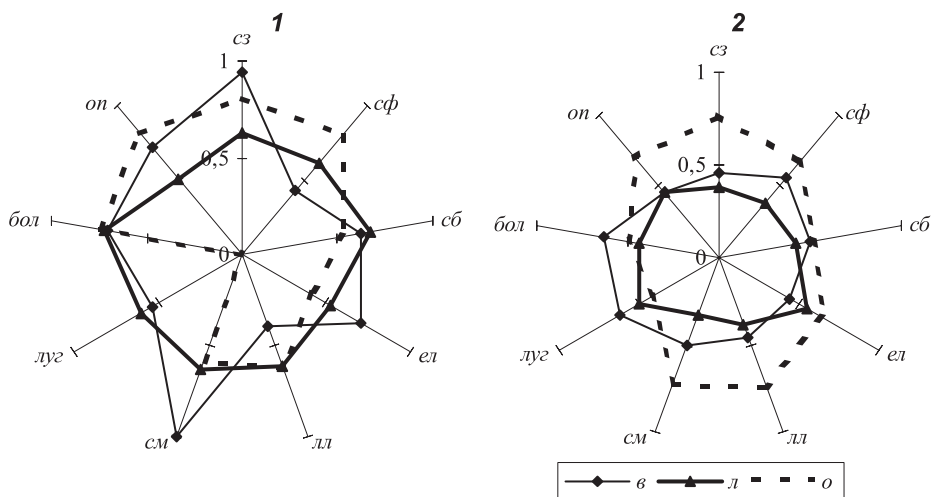


Рис. 49. Распределение по биотопам сезонных значений выровненности E для населения пауков хортобия (1) и герпетобия (2).

Обозначения в тексте.

и бета-разнообразием населения пауков герпетобия близко к 1 : 2. Наиболее выражены сезонные колебания признака в лиственных и смешанных лесах, а на сфагновых болотах и в сосняках-беломошниках количественная структура населения наиболее стабильна.

Усредненные по всем биотопам и выраженные в процентах сезонные значения E (52%) заметно отличаются от таковых для $V\%$ (38%). То есть, в отличие от данных по населению хортобия, структурные особенности группировок пауков герпетобия разных категорий отличаются по размерам, но обладают одинаковой направленностью тенденции их изменений (рис. 50).

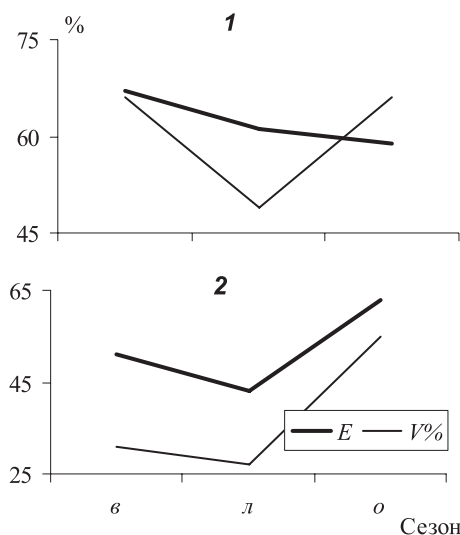


Рис. 50. Сезонные изменения выровненности E и относительного видового разнообразия $V\%$ комплексов пауков хортобия (1) и герпетобия (2).

В целом для рассматриваемых примеров можно отметить, что в группировках пауков растительного яруса на долю базисных видов приходится, в среднем, около 2/3 значения V , а в группировках эпигейного — половина. Коэффициент вариации Cv усредненных сезонных значений выровненности E комплексов пауков травостоев по рассмотренным биотопам в пять раз превосходит таковой для населения герпетобия: 20% против 4%.

В обоих ярусах обитания наиболее выровнены аранеокомплексы открытых моховых болот и сухотравных сосняков как биотопах с наименее изменчивыми по сезонам условиями.

Недостаточность информации

Недостаточность полученной информации m , как уже указывалось выше, может интерпретироваться как оставшаяся неизвестной часть энтропии, в среднем, на один вид. В исследованном материале недостаточность информации по изучавшимся группировкам пауков оказалась выше для герпетобия, чем для хортобия (табл. 42). Однако полученные результаты не следует соотносить с истинным состоянием структуры взрослого населения пауков, поскольку учеты пауков травяно-кустарничкового яруса при помощи сачка страдают гораздо большим рядом неточностей, чем отловы почвенными ловушками пауков приземного яруса. Значения меры m непосредственно относятся лишь к собранному материалу, не сообразуясь с его изначальными изъянами. Следует помнить также, что как сама мера информации, так и ее недостаточность, связаны только с теми данными, которые получены в ходе исследований. Информация о внешнем мире, получаемая живыми объектами в природе, гораздо шире. Она складывается как из этих двух понятий, относящихся лишь к искусственно выделенным таксономическим и возрастным группам, так и из прочей информации о живых объектах или природных процессах.

Таблица 42. Сезонные изменения значений показателя недостаточности информации m в структуре комплексов пауков разных экологических уровней

Биотоп	Хортобий				Герпетобий			
	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	в среднем	<i>в</i>	<i>л</i>	<i>о</i>	в среднем
<i>сз</i>	0,03	0,24	0,10	0,12	0,23	0,33	0,15	0,24
<i>ссф</i>	0,27	0,20	0,07	0,18	0,29	0,44	0,19	0,31
<i>сб</i>	0,16	0,13	0,35	0,21	0,28	0,31	0,22	0,27
<i>ел</i>	0,16	0,21	0,34	0,24	0,42	0,21	0,25	0,29
<i>лл</i>	0,32	0,29	0,29	0,30	0,43	0,30	0,18	0,30
<i>смл</i>	0,42	0,26	0,31	0,33	0,27	0,36	0,17	0,26
<i>луг</i>	0,19	0,17	0	0,12	0,23	0,42	0,45	0,37
<i>бол</i>	0,13	0,10	0,10	0,11	0,31	0,36	0,25	0,31
<i>оп</i>	0,17	0,14	0,08	0,13	0,24	0,23	0,12	0,20
В среднем	0,21	0,19	0,18	0,19	0,30	0,33	0,22	0,28
В среднем по лесам	0,23	0,22	0,24	0,23	0,32	0,33	0,19	0,28

Примечание. Обозначения сезонов и биотопов в тексте.

Как и следовало ожидать, низкие значения m в большинстве случаев сопутствуют данным летнего времени, когда в сборах присутствует много видов, обладающих сравнительно высокой плотностью популяций. Наиболее высока недостаточность полученной информации весной для комплексов пауков травяно-кустарникового яруса лиственных и хвойно-лиственных лесов. Низким уровнем данного признака обладают материалы по открытым моховым болотам как наиболее однородным станциям, способным в течение длительного времени сохранять неизменным состояние растительности, что позволяет собирать здесь наиболее сравнимые коллекции.

Герпетобий

Большое количество малочисленных и редких видов в материале из герпетобия обусловило довольно высокий уровень показателя m . Это означает, что если по часто встречающимся в каждом сезоне видам получено достаточно хорошее представление об их статусе в населении, то по редким видам сведения, практически, отсутствуют. Причины этого могут быть различны. Во-первых, в ловушки иногда случайно попадают виды, не свойственные данному биотопу и местообитанию. Во-вторых, возможно, что это действительно крайне малочисленные, угнетенные в данных условиях среды виды. И в третьих, в сборах занижено число малоподвижных пауков, для которых применяемая методика отловов просто не пригодна. И чем больше число подобных видов в коллекциях, тем выше уровень m .

Воспользовавшись литературными данными, можно вычислить величину недостаточности информации по структуре населения пауков из других географических точек. Величина m при изучении сообществ пауков может варьировать от 0,32 на болотах Северной Европы (Koronen, 2002), что не отличается от средней величины этого показателя в соответствующей графе таблицы 42, до 0,40 (Sebastian et al., 2005) и даже до 0,51 (Haddad, Dippenaar-Schoeman, 2002) и 0,64 (Wolak, 2002) в других регионах и местообитаниях. Следует помнить, что правомочны сравнения только по тем материалам, которые собраны идентичными методами при прочих равных условиях.

Подводя итоги

Внутренние количественные структуры сезонных биотопических комплексов пауков разных ярусов обитания чаще всего отличаются несущественно. Принципиальные отличия между ними содержатся в качественном составе.

Чем выше степень невыровненности населения по обилию видов, чем больше в его числе доля массовых видов, тем меньше разнообразие вариантов путей развития для остальных членов, имеющих на момент изучения в данном населении.

Сходство картин распределения величины относительной энтропии и некоторых других характеристик по сезонам и в целом между данными по хортобию и герпетобию указывают на стабильность внутренней структуры комплексов пауков, сохраняющейся в естественных биотопах независимо от смены сезонов года и присущей фаунам разных уровней обитания. Сохранение общей структуры систем, происходящее на фоне перераспределения энергии и качественных изменений, присуще процессу эволюции в целом (Грант, 1980; Макфедьен, 1965; Малиновский, 1964).

Судя по распределению различных сезонных количественных характеристик, наибольшей стабильностью обладает взрослая часть фауны пауков открытых моховых болот. Кроме того, в хортобии достаточно стабильны комплексы пауков мелколиственных лесов, а в герпетобии — беломошных сосняков.

Полученные результаты могут свидетельствовать о большей репрезентативности материала из почвенных ловушек, нежели такового, собранного путем кошения сачком. Количественные и качественные характеристики фауны членистоногих травостоев во многом зависят от состояния растительности. По мере появления, разрастания и огрубения травостоя сачок забирает все менее доступную его часть, ограничиваясь захватом верхушек растений. Однако в данном случае анализ сравнительно однородных материалов, сбор которых ограничивался преимущественно дневными часами, позволил выявить некоторые характерные черты внутренней структуры, присущие ассоциациям травостоя как ярусу, подтверждая ранее высказанные положения (Чернов, Руденская, 1975) о самостоятельности данной структуры среди животного населения суши.

В то же время, многие ошибки метода сбора при помощи почвенных ловушек также связаны с летним разрастанием травянистой растительности, которое приводит не только к микроклиматическим изменениям в напочвенном слое, вызывая соответствующие трансформации структуры мезофауны, но и к увеличению емкости угодий. Часть видов герпетобии, по мере разрастания травостоя, покидает мохово-подстилочный слой, обживая самые нижние, расположенные у земли, участки растений. Таким образом, они выпадают из учетов почвенными ловушками, но остаются неуловимы для учетов сачком.

Изначальные просчеты при сборах ведут к информационным ошибкам, влияющим на представление об истинной структуре изучаемых систематических группировок и взаимоотношениях внутри них.

Приведенные примеры использования разнообразных статистических и информационных методов для характеристики населения пауков разных экологических уровней не претендуют на полноту их применения, оставляя нераскрытыми множество других возможностей. Для оценки структуры сообщества и ее изменчивости совсем не обязательно применение громоздких формул и выстраивание рядов индексов, плохо объяснимых при анализе природных биологических явлений. В то же время, вполне доступные и широко применяемые методы при правильном понимании итоговых результатов дают возможность получить неплохой относительный материал, который могут использовать для сравнения другие исследователи. Унификация методик обработки даже без специфических построений матанализа призвана облегчить подходы к решению различных проблем теоретической и прикладной биологии. Характеристика биоразнообразия, определяющая итог взаимодействия пространственно-временного континуума и вещественно-энергетического потока (Межжерин и др., 1983), способствует пониманию путей эволюционного процесса.

Глава 11

ПОСТПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ

Один из важных факторов средообразования в естественных условиях — пожары, которые, в зависимости от своей интенсивности и стадии развития лесной экосистемы, возвращают ее на различные предшествующие ступени сукцессионного процесса (Куренцов, 1967; Пономаренко, 1999; Потапова, 1995), а иногда, при заниженной скорости демутации, приводят и к коренным необратимым ценоотическим изменениям (Фуряев, 1976; Фуряев, Злобина, 1985). В последние десятилетия всюду ежегодно проходят серии крупных пожаров, частично захватывающих и заповедники.

В исследуемом регионе изучались первичные гари после низовых пожаров в двух типах сосняка: в спелом зеленомошнике после пожара в июле 1992 г. и в приспевающем беломошнике летом 1995 г., а также после тотального пожара 1992 г. в сосновом молодняке на вырубке пятнадцатилетнего возраста. Во всех случаях мохово-подстиличный слой, достигавший 10–30 см, выгорел полностью, до песчаного грунта. В зеленомошнике сохранились очень редкие островки травянистой растительности. Через год после пожара земля на горелых участках в лесах была покрыта сантиметровым слоем сажы, а в районе вырубки началось интенсивное возобновление вейников. По прошествии десяти лет на гари в бывшем зеленомошнике не было ни подлеска, ни древесного подроста, ни подстилки, но местами началось возобновление брусничников, проективное покрытие которых в глубине леса было около 20%. Кое-где в понижениях появились зеленые мхи и редко торчащие веточки черники.

Фауна первичных гарей и ее начальное развитие в трех разных биотопах имеет как отличия, так и общие черты.

Всего на гарях отловлены пауки-герпетобионты 54 видов, а кроме того, на личиночных стадиях — пауки из 14 родов (табл. 43), представленные, по преимуществу, ликозидами. Повсюду на пожарищах плотность населения пауков была в полтора-два раза ниже, чем в одновременно обследованных контрольных участках. Среди взрослых пауков наиболее часто ловились представители семейств Lycosidae и Gnaphosidae, и если содержание пауков-волков в гаревых комплексах было близко к многолетней норме в естественных биотопах, то долевое участие гнафозид было завышено, а линифиид — занижено.

Среди взрослых пауков населения годовалой гари в зеленомошном сосняке чаще других пауков отлавливался *Alopecosa pinetorum*. Доминировал также *A. aculeata*, а на долю *Haplodrassus signifer* приходилось немногим менее 10% ОДП. В целом на годовалой гари преобладали личиночные формы ликозид. В населении пауков двухгодовалой гари нимфы ликозид составляли уже около двух третей численности населения. На десятилетней гари в этом биотопе также более половины особей в сборах падало на неполовозрелых пауков-волков.

Таблица 43. Плотность населения пауков гарей и контрольных участков

Вид	Сосняк зеленомошный						Вырубка		Беломошье	
	1993		1994		2003		1993+1994		1996	
	г	о	г	к	г	к	г	к	г	к
Только на гарях:										
<i>Micaria romana</i>							0,2			
<i>M. silesiaca</i> *							0,2			
<i>Zelotes clivicola</i>	0,5	2,1	—	—	0,3	—	0,2	—	0,2	—
<i>Centromerus incilium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—
<i>Ceratinella brevis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1,1	—
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	—	—	—	—	0,7	—	—	—	—	—
<i>Phrurolithus festivus</i> *	—	—	—	—	0,3	—	—	—	0,2	—
<i>Pardosa agrestis</i> *	—	—	—	—	—	—	0,2	—	—	—
<i>P. pullata</i> *							0,7			
<i>Pirata tenuitarsis</i>	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arctosa alpigena</i> *	—	—	0,8	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zora armillata</i>	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—
<i>Dolomedes juv</i>	—	—	—	—	—	—	0,2	—	—	—
<i>Tetragnatha juv</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—
На гарях и в контроле:										
<i>Callilepis nocturna</i>	—	—	—	—	—	—	0,2	0,7	—	—
<i>Drassylus pusillus</i>	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—	0,2
<i>Gnaphosa bicolor</i> *	—	1,0	—	0,3	—	0,7	3,1	—	—	0,4
<i>G. lapponum</i>	—	—	—	—	—	—	0,2	0,4	—	—
<i>Haplodrassus signifer</i> *	1,0	1,0	0,8	1,3	—	1,4	1,7	0,4	0,4	—
<i>H. soerenseni</i> *	—	—	0,4	—	1,0	—	0,2	0,7	0,4	0,2
<i>H. umbratilis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,9
<i>Micaria fulgens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,9	1,1
<i>M. pulicaria</i> *	—	1,0	—	—	—	0,4	0,2	—	—	—
<i>Zelotes latreillei</i> *	—	—	—	—	—	—	0,2	0,4	—	—
<i>Z. petrensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	1,1
<i>Z. subterraneus</i>	—	—	0,8	0,6	0,7	—	—	—	0,4	0,5
<i>Agyneta conigera</i>	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	0,2
<i>A. subtilis</i>	—	—	—	—	0,3	—	—	—	0,1	5,8
<i>Centromerus arcanus</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,2
<i>Stemonyphantes lineatus</i> *	—	—	—	—	—	—	0,2	0,4	0,1	0,2
<i>Tapinocyba pallens</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,2
<i>Walckenaeria antica</i> *	—	—	—	—	—	—	0,2	—	0,2	0,4
<i>Agroeca brunnea</i>	—	2,1	—	—	—	—	0,2	—	—	0,4
<i>A. proxima</i> *	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	1,3
<i>Scotina celans</i> =?	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,2
<i>Scotina palliardi</i>	—	—	—	—	—	—	0,2	0,4	0,2	0,9
<i>Alopecosa aculeata</i> *	1,5	1,0	1,2	4,8	6,3	4,4	2,4	15,7	4,1	6,5
<i>A. pinetorum</i>	2,0	—	—	2,2	0,3	2,2	—	—	—	—

Вид	Сосняк зеленомошный						Вырубка		Беломошье	
	1993		1994		2003		1993+1994		1996	
	г	о	г	к	г	к	г	к	г	к
<i>A. pulverulenta</i> *	—	1,0	—	—	—	—	1,1	3,2	—	0,2
<i>Pardosa amentata</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,5
<i>P. hyperborea</i> *	1,0	—	—	—	—	—	4,2	6,1	—	—
<i>P. lugubris</i> *	—	—	1,2	1,6	1,7	6,5	—	—	1,4	1,1
<i>P. riparia</i> *	—	22,1	—	—	—	—	9,2	—	0,5	0,4
<i>P. sphagnicola</i>	—	2,1	—	—	—	—	4,4	21,4	—	—
<i>Pirata hygrophilus</i> *	—	—	—	0,6	0,3	1,1	—	1,1	—	—
<i>Trochosa ruricola</i>	—	1,0	—	1,0	—	1,1	0,9	3,6	—	—
<i>T. spinipalpis</i>	—	—	—	—	—	1,4	—	—	0,9	0,5
<i>T. terricola</i> *	0,5	—	—	6,1	1,3	5,8	—	0,4	8,0	6,0
<i>Xerolycosa nemoralis</i> *	—	2,1	—	0,3	—	—	8,8	—	1,1	0,5
<i>Evarcha falcata</i> *	—	—	—	—	—	0,7	0,2	—	—	—
<i>Euryopis flavomaculata</i> *	—	—	0,4	0,3	—	1,1	0,2	—	—	—
<i>Robertus lividus</i> *	0,5	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Xysticus cristatus</i>	—	—	—	—	—	—	0,4	—	0,5	0,2
<i>X. luctuosus</i>	0,5	—	0,4	1,6	—	1,1	—	—	0,2	—
<i>Zora nemoralis</i> *	0,5	—	0,4	1,0	0,3	0,4	—	—	0,5	—
<i>Gnaphosa juv</i>	—	4,2	—	—	—	—	0,7	—	—	—
<i>Haplodrassus juv</i>	—	—	—	—	0,7	1,1	0,4	—	0,4	0,5
<i>Zelotes juv</i>	—	—	—	—	0,3	0,7	—	—	—	0,2
<i>Agroeca juv</i>	—	—	—	0,6	1,0	—	0,9	—	0,2	0,2
<i>Alopecosa juv</i>	1,0	—	4,2	1,6	4,7	6,5	1,1	0,4	1,8	1,1
<i>Lyc. spp juv</i>	2,0	—	—	0,6	—	—	1,5	—	—	—
<i>Pardosa juv</i>	2,0	6,3	1,7	0,3	2,7	0,5	2,0	6,4	0,9	0,5
<i>Pirata juv</i>	—	—	—	—	—	—	0,2	0,7	—	0,2
<i>Trochosa juv</i>	—	1,0	0,4	1,6	5,7	6,8	1,1	5,4	3,2	3,3
<i>Xerolycosa juv</i>	—	2,1	3,7	—	3,0	—	—	—	0,2	—
<i>Evarcha juv</i>	—	—	—	0,3	0,7	—	—	—	—	—
<i>Xysticus juv</i>	—	—	—	—	—	1,4	—	—	0,4	—
Только в контроле:										
<i>Clubiona lutescens</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Drassodes pubescens</i>	—	1,0	—	—	—	—	—	0,7	—	—
<i>Drassylus lutetianus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,7	—	—
<i>Hahnia pusilla</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>Agyneta beata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>A. cauta</i>	—	—	—	—	—	1,1	—	—	—	—
<i>Bathypantes parvulus</i>	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—
<i>Centromerus sylvaticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>Latithorax faustus</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Macrargus multesismus</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—

Вид	Сосняк зеленомошный						Вырубка		Беломошье	
	1993		1994		2003		1993+1994		1996	
	г	о	г	к	г	к	г	к	г	к
<i>M. rufus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>Pocadicnemis pumila</i>	—	—	—	—	—	1,1	—	—	—	0,2
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—	0,2
<i>W. cucullata</i>	—	—	—	—	—	1,1	—	—	—	—
<i>W. fugax</i>	—	—	—	—	—	0,7	—	—	—	0,2
<i>W. obtusa</i>	—	—	—	0,6	—	—	—	—	—	0,2
<i>Alopecosa inquilina</i>	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—
<i>Pardosa atrata</i>	—	—	—	—	—	—	—	1,1	—	—
<i>P. calida</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,72
<i>Pirata piraticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—
<i>P. uliginosus</i>	—	—	—	1,3	—	2,9	—	7,1	—	—
<i>Phil. fuscomarginatus</i>	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—
<i>Euophrys petrensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—
<i>Neon reticulatus</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Thanatus formicinus</i>	—	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Steatoda castanea</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Ozyptila trux</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—
<i>Xysticus lineatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>X. obscurus</i>	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—
<i>X. ulmi</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—
<i>Micaria juv</i>	—	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Salticidae juv	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
<i>Zora juv</i>	—	—	—	—	—	1,1	—	—	—	—
ОДП	13	53	16	30	33	55	48	78	30	38
Сумма juv в % от N	37	27	60	17	56	33	17	16	24	16

Примечание. Знаком * помечены виды, найденные на гарях другими исследователями. Обозначения: г — гарь, к — контроль, о — островки зелени, ОДП — общая динамическая плотность, N — суммарное количество особей.

Спустя два года после пожара на гари так же, как и в первый год, обнаружено 13 таксонов пауков. Среди взрослых пауков преобладали *Alopecosa aculeata* и *Pardosa lugubris*. Сходство между населенными пауков первого и второго послепожарного года в качественном отношении ($Ics = 0,46$) выше, чем в количественном ($Ics = 0,35$).

В контроле этого года в сосняке зеленомошном доминировали *Trochosa terricola* (20%) и *Alopecosa aculeata* (16%), *A. pinetorum* и *Pardosa lugubris* находились в группе субдоминантов.

На этой же гари, обследованной десять лет спустя после пожара, найдены взрослые пауки 16 видов, а в контроле в это же время — 25 (табл. 43). На гари многочислен был *Alopecosa aculeata*, плотность популяции которого оказалась в полтора раза выше контрольной. Суммарно на гари на долю этого вида, а также *Pardosa lugubris*

и *Trochosa terricola*, приходилось около 28% общей численности. В контроле этого биотопа не выделялось видов с очень высокой численностью.

Индекс качественного сходства между взрослым населением пауков гари первого послепожарного года и одиннадцатого был невелик — около 0,4. Количественного сходства не наблюдалось ($I_{кол} = 0,18$). Сходство между населением пауков двух- и десятилетней гари было таким же по обоим параметрам, но в списках общих видов фигурировали другие наименования.

Параметры разнообразия населения пауков гари в спелом сосняке-зеленомошнике ниже контрольных (табл. 44), а показатель выравненности E в первые послепожарные годы — выше. Это также связано с малым количеством составляющих таксонов, среди которых нет достигающих особо высокой относительной численности. Суммарная встречаемость личинок ликозид по прошествии десяти лет почти не изменилась, в то время как наиболее многочисленный из взрослых пауков итогового списка 1993–94 года *Alopecosa aculeata* спустя десятилетие укрепил на гари свое положение в составе комплекса: от 1% на первичной гари до 7% — на двухгодичной и до 19% на десятилетней. Статус *Trochosa terricola* остался, практически, прежним — около 4% ОДП.

Таблица 44. Характеристика комплексов пауков гаревого и контрольного участков зеленомошных сосняков

Показатель	1993		1994		2003	
	гарь	островки	гарь	контроль	гарь	контроль
S_{λ}	9,7	5,0	6,9	10,9	9,5	14,2
$S\%$	74,8	27,6	53,1	43,4	39,5	45,8
H	3,47	3,2	3,19	3,99	3,76	4,27
$h = H/H_{max}$	0,94	0,77	0,86	0,86	0,82	0,86
$V = 2^H$	11,1	9,2	9,1	15,9	13,5	19,3
$V - \% = V/S * 100$	85,1	51,3	70,2	63,6	56,3	62,3
$E = (S_{\lambda} - 1)/(V - 1)$	0,87	0,48	0,73	0,66	0,68	0,72
$m = 1 - h$	0,06	0,23	0,14	0,14	0,18	0,14
S	13	18	13	25	24	31

Примечание. Обозначения показателей см. в главе 10.

Наиболее выраженная несогласованность различных параметров структуры населения пауков отмечалась по уцелевшим на гари островкам растительности, служащих станциями переживания для беспозвоночных животных во время прохождения огневого фронта, с одной стороны, и убежищами для представителей уцелевшей фауны и мигрантов — с другой. Несмотря на сравнительно высокую здесь общую плотность населения пауков, 41% приходился на долю *Pardosa riparia*. Выжить в укрытиях под землей по уцелевшим островкам небольшой площади могли представители семейства гнафозид, из которых *Haplodrassus signifer* и *Zelotes clivicola* встречались также вокруг этих островков на гари. Большую часть видов ликозид следует считать мигрантами из окрестных естественных биотопов. Из этого семейства, представленного в островках растительности шестью видами, только *Alopecosa aculeata* смог выжить в условиях гари по спелому сосняку.

На гари в сосняке-беломошнике найдены взрослые пауки 25 видов и личиночные формы, на долю которых приходилось немногим менее одной четверти общей численности особей. Львиную долю неполовозрелых особей представляли личинки ликозид. Среди имаго на гари и в контроле доминировали *Trochosa terricola* и *Alopecosa aculeata* (в сумме около 40%), при этом на гари численность первого вдвое превосходила численность второго. Представительны были *Pardosa lugubris* и *Xerolycosa nemoralis*, занимавшие в контроле вдвое меньший относительный объем, чем на гари.

На гари по зарастающей сосной вырубке тотальное выгорание растительности и мохово-подстилочного слоя привело к значительному обновлению системы. Поэтому среди видов нового гаревого сообщества, кроме ксерофильных пауков, обитавших до пожара в небольшом количестве по сухим местам лишайниковой опушки близлежащего сосняка, фигурируют также и более гигрофильные виды, живущие по соседним сфагновым и открытым влажным биотопам. В первый послепожарный год здесь найдено 12 видов взрослых пауков, среди которых почти на равных доминировали ксерофильные *Xerolycosa nemoralis* и *Pardosa riparia*, на долю которых в сумме приходилось около половины ОДП. Пятую часть ОДП занимал *P. sphagnicola*, плотность *P. hyperborea* была в несколько раз ниже. Последние два вида найдены также и в контроле, но там плотность их популяций была в 3–5 раз выше гаревой.

Уже через два года после пожара здесь образовалось самостоятельное сообщество беспозвоночных, с большим объемом видов, хотя и с меньшим уровнем плотности, чем в контроле. Несмотря на высокую степень качественного сходства между гаревыми и контрольными группировками пауков, более половины списка пауков с двухлетнего пожарища не отлавливалось в контроле. Это ксерофил *Xerolycosa nemoralis*, луговые *Pardosa pullata*, *P. agrestis*, два вида *Micaria*.

В целом, доленое участие ликозид по мере развития гаревого сообщества вначале немного снижалось, что отмечено также для открытых биотопов (Bultman, Uetz, 1982), но в дальнейшем повышался, достигнув через 10 лет уровня в 3/4 от контрольного значения. Суммарный для семейства уровень ДП был лишь немногим ниже нормы, составляющей в рассматриваемом регионе, в среднем, 28 экз/100 лс.

Структурная характеристика гаревых и контрольных комплексов пауков (табл. 45) показывает, что в беломошнике становление нового сообщества проходило по обычной для лесов схеме: значения показателей разнообразия для комплексов пауков гари и контроля ощутимо различались, но их относительные величины, т. е. соотношения количественных составляющих, определяющих собственно структуру фауны, были близки между собой.

На вырубке после пожара сразу формировалось сообщество нового типа, более присущего открытым биотопам. Относительные величины показателей разнообразия группировок одно- и двухлетней гари на вырубке выше контрольных, а комплекс пауков двухгодичной гари в этом биотопе превосходил контроль и по величинам видового разнообразия. Недостаточность полученных сведений в среднем на один вид m для рассмотренных группировок гаревого комплекса вырубке ниже, чем для контроля. То есть, точность учетов возрастает в связи с большей выравненностью распределения пауков гаревых комплексов по уровню численности, что обусловлено сходством их биологических данных, дающих возможность быстрого заселения специфического биотопа.

Только в гаревых условиях найдены двенадцать видов пауков. Во-первых, это виды, присущие в районе исследований биотопам допожарным: *Micaria romana* и

Таблица 45. Характеристика гаревых и контрольных комплексов пауков на вырубке и в беломошном сосняке

Показатель	Вырубка			Беломошник	
	гарь-93	гарь-94	контроль	гарь	контроль
S_{λ}	6,1	11,7	7,0	8,7	11,0
$S\%$	34,0	39,1	25,8	26,5	25,0
H	3,14	4,07	3,42	3,99	4,25
H_{max}	4,17	4,91	4,75	5,04	5,46
$h = H/H_{max}$	0,75	0,83	0,72	0,79	0,78
$V = 2^H$	8,8	16,9	10,7	15,8	19,0
$V - \% = V/S * 100$	49,0	56,2	39,6	48,1	43,3
$E(S_{\lambda} - 1)/(V - 1)$	0,65	0,68	0,62	0,52	0,55
$m = 1 - h$	0,25	0,17	0,28	0,21	0,22
S	18	30	27	33	44

Примечание. Обозначения показателей см. в главе 10.

M. silesiaca — на вырубке; *Centromerus incilium* и *Ceratinella brevis* — в лишайниковых борах; *Walckenaeria cuspidata* — в умеренно влажных лесах. Сюда же можно отнести ловившегося на всех гарях *Zelotes clivicola*, типичного обитателя сосняков всех типов, уцелевшего по островкам травянисто-кустарничковой растительности посреди гари. Во-вторых, это виды, мигрировавшие на гари из окрестных биотопов: *Phrurolithus festivus*, предпочитающий обычно селиться по заболоченным соснякам; *Arctosa alpigena* — обитатель открытых моховых болот и сильно подтопленных мелколесных сосняков. В третьих, это виды, присущие открытым луговым комплексам: *Pardosa agrestis* и *P. pullata*, а также лугово-опушечный *Zora armillata*. Найденный на первичной гари в зеленомошнике *Pirata tenuitarsis* в регионе исследований обнаружен на голых крупнозернистых песках и на песчано-галечных местах по берегам водоемов. Здесь, на лесистой гриве, он мог в небольшом количестве обитать по песчаным обнажениям близ заполненных водой мочажин. Единично зафиксированные в ловушках на первичных гарях личинки *Dolomedes* и *Tetragnatha*, очевидно, принесены сюда ветром и существовать здесь не смогли бы из-за полного отсутствия травянистой растительности.

Из сорока трех видов, общих для гарей и контроля, большая часть имела на пожарищах вдвое или втрое меньшую плотность популяций, чем в естественных биотопах. Однако некоторые виды оказывались на первичных гарях более многочисленными, чем в контрольных участках: *Alopecosa aculeata* в сосняке-зеленомошнике, *Pardosa lugubris* в беломошнике, *Trochosa terricola* — на годовалых гарях в обоих этих биотопах.

Интересно, что несмотря на отмечающуюся выше в остаточных островках высокую численность *Pardosa riparia*, на окружающем островки гаревом пространстве в спелом сосняке пауки этого вида ни разу в учетное время не зафиксированы. То же можно сказать о других обитателях островков — *P. sphagnicola* и *Xerolycosa nemoralis*, численность которых здесь была в десять раз ниже, чем у предыдущего вида. Оба последних вида, хотя и не попадались на территории окружающей островки гари в высокоствольном лесу, но были многочисленны на примыкающем к нему открытому гаревом участке по сосновым молоднякам.

Между перечнями пауков с гари в зеленомошнике 1993–1994 гг. и 2003 г. наблюдалась довольно высокая степень идентичности: коэффициент качественного сходства составил 0,49, количественного — 0,69.

В целом, видами пауков, общими для первичных гарей в сосняках, были населявшие как гаревые, так и не пострадавшие от огня лесные биотопы *Haplodrassus signifer*, *H. soerenseni*, *Zelotes subterraneus*, *Agyneta subtilis*, *Stemonyphantes lineatus*, *Walckenaeria antica*, *Scotina palliardi*, *Alopecosa aculeata*, *Pardosa hyperborea*, *P. lugubris*, *P. riparia*, *Trochosa terricola*, *Xerolycosa nemoralis*, *Euryopis flavomaculata* и *Phrurolithus festivus*. Эти виды можно считать пионерами на гарях.

Набор гаревых видов находится в зависимости не только от исходного состояния и типа биотопа, но и от состава фаун окружающих биотопов. В местах, расположенных близко к сфагновым соснякам и болотам, в первый же послепожарный год на гари встречался *Pardosa hyperborea*. Многочисленные в большинстве хвойных лесов эвритопы *Alopecosa aculeata* и *Trochosa terricola* были в числе наиболее часто встречающихся и на годовальных гарях. Эти же виды найдены в первичных гаревых сообществах лесов США и Канады (Aitchison-Benell, 1994; Koronen, 1993), при этом авторы отметили, что встретили их только или преимущественно на пожарищах в незаболоченных сосняках. В островках не затронутой пожаром растительности в окружении оголенного песчаного грунта, покрытого гарью, кроме личинки ликозид, найдены *Haplodrassus signifer*, *Zelotes clivicola*, *Alopecosa aculeata*, встреченные затем на первичных гарях. В то же время, населявшие зеленые островки *Gnaphosa bicolor*, *Trochosa ruricola*, *Alopecosa pulverulenta*, *Pardosa sphagnicola*, *P. riparia* предпочитали держаться внутри этих образований, не выходя на покрытую золой и сажей поверхность.

Анализируя полученные мной данные и литературные сведения, не могу согласиться с мнением некоторых из авторов (Есюнин, Козьминых, Ухова, 2001) о том, что на гарях присутствует «случайный набор видов». Из семи видов, приведенных этими авторами в списке гаревых пауков хвойного леса, идентичны обнаруженным в незаболоченных сосняках Приладожья три: *Robertus lividus*, *Pardosa lugubris* и *Xerolycosa nemoralis*. Во время дальнейших наблюдений на гарях (Есюнин, Козьминых и др., 2001) там обнаружено 25 видов половозрелых пауков, при этом 10 из них фигурируют также по гарям в Приладожье (табл. 43).

Конечно, часть видов попадает на гарь случайно и не задерживается там. На первичных гарях не успевают образоваться согласованные сообщества. Но заселить покрытый слоем золы и сажки, лишенный какой бы то ни было подстилки, моха и растительности участок в состоянии только очень экологически мобильные, приспособленные к жизни в столь суровой среде обитания организмы. В основном, они здесь еще очень малочисленны, и тем не менее, образующиеся группировки постепенно численно возрастают и расширяются качественно, включая новые и новые таксоны. В целом, по гарям в сосняке-зеленомошнике наблюдалось значительное упрощение структуры сообществ, что является характерной чертой нарушенной среды (Алимов, 2005).

Количественная структура новых комплексов уже через год, несмотря на свой малый объем, соответствует закономерностям, присущим комплексам беспозвоночных в ненарушенной среде. Это обстоятельство отмечено ранее для гаревых сообществ в лесах Канады (Koronen, 1993). Порой новые группировки превосходят исходные по целому ряду параметров, что характерно для гаревых комплексов от-

крытых и полукрытых биотопов. Кроме уже разобранных выше примера с населением пауков соснового мелколесья на вырубке, подобные наблюдения получены для гари в коренном пихто-ельнике на Урале (Есюнин, Козьминых, Ухова, 2001). По исследованиям в северных сосново-еловых лесах (Потапова, 1999), индекс Шеннона мезофауны на молодых гарях, где при общей низкой численности животных отсутствует резко отграниченный доминант, выше, чем на старых гарях с высокой степенью доминирования отдельных групп или видов.

Однако, попытки характеризовать искусственно выделяемые группы таксонов только при помощи серии индексов обычно ни к чему не ведут. Сами по себе индексы часто бывают совершенно необъяснимы с биологической точки зрения, и сравнение их значений может оцениваться лишь на уровне критериев «больше» или «меньше». Они определяются при анализе группировок организмов с нормальным внутренним распределением компонентов по обилию, но снова обращают внимание — искусственно выделяемых, так называемых, «сообществ» или «комплексов», в соответствии и в границах специальных интересов авторов. Распределение видов в естественной среде по логнормальной модели уже должно настораживать, поскольку свидетельствует о нарушениях структуры или выпадении части связующих звеньев. Это может произойти по вине несовершенства методов сбора исходного материала, исключения из него ряда деталей, несущественных, по мнению авторов, или же напротив, включения в ряд таксонов одного трофического уровня таксонов другого уровня, что нередко можно видеть в имеющейся литературе. В то же время, это может быть и следствием перекрытия экологических ниш, отражая наиболее вероятную модель естественных сообществ (Одум, 1986). Нарушение обычного для наземных членистоногих одного экологического уровня пространственного распределения по обилию согласно гиперболической модели может быть также следствием воздействия внешних условий. Образующиеся во внезапно появившихся новых местообитаниях (гари, спущенные бобровые запруды, поля монокультур, тотальные вырубки и пр.) временные группировки животных включают как специфичные для образовавшихся условий виды, которые затем приживаются здесь в случае дальнейшего развития экосистемы, так и виды, случайно оказавшиеся в совершенно не свойственной им обстановке (Одум, 1975). Они могли существовать в пределах измененной территории лишь на какой-либо из стадий своего онтогенеза или присутствовать здесь транзитом и в обоих случаях — попасть в учеты. Поэтому кривые распределения по логарифмической или гиперболической модели не всегда отражают истинную картину распределения видов по обилию (Арефин, Холин, 1991).

Особенностью гари как местообитания является внезапность ее возникновения нередко на обширных территориях и частичная стерильность. Возобновление утраченного часто начинается с нуля. Конечно, прежде всего, гари заселяются видами, способными пережить прохождение огневого фронта под землей или в иных укрытиях, а также — переждавшими пожар в незатронутых огнем островках исходного биотопа. Как показали наблюдения над гаревыми комплексами в Канаде, процесс восстановления идет гораздо быстрее при частичном выгорании леса (Bunting, 1983). Первыми элементами мезофауны пожарами являются небольшие членистоногие — клещи, коллемболы (Tamm, 1986; Winter et al., 1976), которые служат затем кормом для хищников, в особенности мелких размеров, таких как личинки пауков или же представители подстилочных линифид, а также пиротфильные жуки (Есюнин, Козьминых, Ухова, 2001; Есюнин, Фарзалиева и др., 2001; Потапова, 2002; Danks, Foottit, 1989).

Следуя терминам популяционной экологии для обозначения стратегий выживания (MacArthur, Wilson, 1967), можно сказать, что виды-пионеры, обладающие способностью к сравнительно дальним миграциям, а кроме того, имеющие высокую плодовитость, пользуются для повышения жизнеспособности популяций *r*-стратегией. В то же время, расширение среды обитания, в данном случае — захват новых территорий, может расцениваться в качестве другого крайнего типа экологической стратегии, способствующего неуязвимости популяции — *K*-стратегии. Видимо, в этом вопросе следует согласиться с Э. Пианка (1981) об относительности выделения каких-либо определенных типов отбора. Из набора стратегий выживания, присущего популяции, на каждый отрезок времени наиболее успешны те, которые применяются в соответствии с меняющимися условиями. Появление нового незаселенного биотопа с резко отличающейся от окружающей обстановкой вызывает усиление миграционного поведения у бродячих пауков. Непривычные, а в случаях с гарями — достаточно тяжелые для выживания условия, формируют новые меж- и внутривидовые отношения. Поскольку плодовитость и скорость роста имеют свои пределы, то наиболее успешной тактикой для укрепления позиций популяции становится увеличение емкости среды (Домбровский, Грунтфест, 1994).

Среди взрослых форм пауков пионерами пожарищ выступают, преимущественно, несколько видов, встречающихся также на первичных гарях в разных регионах Голарктики. Это укрывающийся под землей *Trochosa terricola* (Aitchison-Benell, 1994-a; Bultman, Uetz, 1982; Koronen, 1993; Schaefer, 1980; Uetz, 1979; Winter et al., 1983); селящийся в норах грызунов *Haplodrassus signifier* (Олигер, 2000); прячущийся в лесу под валежом *Robertus lividus*, обнаруженный на гарях лесов Урала (Есюнин, Козьминых, Ухова, 2001). Последний вид может быть найден в составе гаревых сообществ уже через два месяца после пожара (Ухова и др., 2000). Во-вторых, поселенцами-пионерами выступают типичные ксерофильные термофилы, например, *Xerolycosa nemoralis*, доминирующий обычно на гарях в сосняках (Koronen, 2005), и *Micaria silesiaca* (Koronen, 2005; Merrett, 1976). Способный к быстрым миграциям *Alopecosa aculeata*, также предпочитающий жить в умеренно засушливых условиях, нежели во влажных, в большинстве случаев оказывается одним из доминантов гаревых сообществ. Последний вид отлавливался среди пионерных животных на гарях в других регионах бореальной зоны (Есюнин, Фарзалиева и др., 2001; Aitchison-Benell, 1994; Koronen, 1993). Многочисленный обычно в хвойных лесах *Pardosa lugubris* также почти всегда находился среди доминантов и на гарях, что не раз отмечалось исследователями гаревых сообществ (Koronen, 2005; Schaefer, 1980; Winter et al., 1983). В рассмотренных выше случаях из Приладожья близость сфагновых биотопов способствовала проникновению на гари *P. hyperborea*, численность которого здесь почти не уступает таковой в естественных условиях, и *Arctosa alpigena*, иногда более обильного на гарях, чем в присущем ему биотопе (Aitchison-Benell, 1994).

Кроме доминирующих на гарях пионерных видов, часто отмечаемых и в других регионах, в сборах из разных мест присутствуют и реже встречающиеся. Анализируя результаты мониторинга фауны пауков гарей на вересковых пустошах Дорсета, Merrett (1976) выделил группы пионерных видов, обладающих различными трендами численности. Часть видов оказалась входящей в список табл. 43. Это *Micaria silesiaca* из группы видов, резко снижающих численность по мере развития сообществ на гари; *Stemonyphantes lineatus*, численность которого падает более плавно на протяжении десяти лет после пожара; *Zelotes latreillei*, *Agroeca proxima*, *Pardosa pullata*, *Trochosa terricola*, *Walckenaeria antica*, достигающие наибольшего обилия

на горях выше десятилетнего возраста. Среди пионеров гарей хвойных лесов Северной Америки отмечен также *Arctosa alpigena* (Aitchison-Benell, 1994; Koponen, 1993), отловленный мной на двухлетней гари в сосняке. По наблюдениям на горях в полях (Bultman, Uetz, 1982), относительная численность ликозид падает по мере восстановления системы. В гаревой фауне пауков молодого сосняка северных лесов (Коропел, 2005) в группе доминирующих видов в течение трех послепожарных лет доля ликозид постепенно возрастала, что наблюдалось и в Приалдожье.

Большинство исследователей, занимающихся изучением становления гаревых комплексов пауков, обращает особое внимание на виды, встреченные только на гари и только в контрольных участках, хотя последнее и не имеет существенного значения, поскольку в разных условиях одни и те же виды могут отдавать предпочтение только горям или только естественным биотопам. С другой стороны, встреченные на горях виды могут быть обычны в ближайших, не пострадавших от огня окрестностях, но не попасть в учеты с контрольного участка. Так, отмеченный только в негорелых сосняках Скандинавии *Centromerus incilium* (Huhta, 1971; Nauge, Kvamme, 1983) отловлен мной на годовалой гари в сосняке-беломошнике на оголенном, покрытом только густой сажей грунте.

Многолетние наблюдения за ходом сукцессий на горях показали, что нарастание численности мезофауны происходит постепенно (Потапова, 2002). Есть мнение (Huhta, 1971), что восстановление популяций пауков на горях в хвойных лесах происходит в течение 7–13 лет. Как показали полученные выше данные, на гари в зеленомошном сосняке комплекс пауков по прошествии десяти лет был далек от полного восстановления как по группе сугубо подстилочных видов, так и по эпигейной составляющей. Наличие на горях большого количества личиночных форм не служит свидетельством благополучия здесь популяций пауков, так как молодежь мигрирует обычно шире, чем пауки имаго, в особенности, самки, обладающие слабой склонностью к смене местообитаний (Greenstone, 1983). Преобладание в населении личинок еще не означает, что, перелиняв на имаго, пауки способны будут размножаться в условиях гари. Даже при достаточности кормовых ресурсов первичная гарь зачастую лишена каких бы то ни было укрытий, необходимых при выращивании потомства. Бродячим паукам, составляющим основу численности этого отряда на горях, независимо от типа их суточной активности, требуются постоянные или временные убежища, особо необходимые самкам с коконами. Плодовитость пауков в условиях малокормной гари занижена, что отмечено мной для *Pardosa riparia*: на гари по вырубке в начале июля плодовитость этого вида составила, в среднем, 18 яиц на кокон, тогда как в соседствующих естественных местообитаниях для этого же срока она была в три раза выше.

Кроме того, нельзя забывать о пауках, расселяющихся воздушным путем. Конечно, на первичных горях в высокоствольных лесах об учетах пауков сачком не может быть и речи. Но по мере возобновления в них травянисто-кустарничкового яруса, это становится возможным.

На десятилетней гари в зеленомошнике более половины особей в сборах с растительности представлено сем. Dictynidae (табл. 46). Доминанты — *Dictyna uncinata* (30%) и *D. pusilla* (11%). В контроле население пауков более разнообразно и выровнено по плотности, доминировал *Evarcha falcata* (18%), на долю диктинид и линифид приходилось в сумме 46% общей плотности. Общий уровень плотности населения пауков в обоих местообитаниях был почти одинаковым. Индекс качественного сходства аранефаун гари и контроля — 0,64, количественного — 0,45.

Таблица 46. Плотность (экз./100 взм.) населения пауков хортобия в зеленомошных сосняках и на вырубках в условиях гари и контроля

Вид	Сосняк-гарь	Сосняк-контроль	Вырубка-гарь	Вырубка-контроль
<i>Aculepeira ceropegia</i>		1		
<i>Araneus angulatus</i>		1,3		
<i>Araneus diadematus</i>	2,7			
<i>Cercidia prominens</i>	2			
<i>Dictyna arundinacea</i>	2	2,7	1	3
<i>Dictyna major</i>	2	2,7	2	
<i>Dictyna pusilla</i>	5,3	4		
<i>Dictyna uncinata</i>	14	1,3		
<i>Evarcha arcuata</i>	2	4		
<i>Evarcha falcata</i>	4	8,5		
<i>Gonatium rubellum</i>		2,7		
<i>Lathys nielseni</i>	2			
<i>Linyphia triangularis</i>	4	2,7		
<i>Maso sundevalli</i>		3,2		
<i>Metellina mengei</i>	4			
<i>Metellina segmentata</i>	1,3	1		
<i>Microlinyphia pusilla</i>				2
<i>Minicia marginella</i>			1	
<i>Moebelia penicillata</i>		2		
<i>Pachygnatha listeri</i>		2		
<i>Pardosa paludicola</i>			1	
<i>Steatoda bipunctata</i>		1		
<i>Tetragnatha extensa</i>			2	
<i>Tetragnatha nigrita</i>		1,3		
<i>Tetragnatha obtusa</i>			1	
<i>Tetragnatha pinicola</i>		2	1,5	
<i>Tibellus oblongus</i>	2	2,7	1	
<i>Xysticus cristatus</i>			3	1
Araneae juv	26,3	63,7	15,8	39
Пл imago (экз/100 взм.)	47,3	46,1	13,5	6
S imago	13	18	9	3
% juv от ОПл	38,9	56,5	54,8	80,4

Примечание. Пл — плотность населения, ОПл — суммарная величина плотности, imago — взрослая часть населения, S — количество видов.

Подводя итоги

Первичные гари в незаболоченных сосняках быстро заселяются ксерофильными видами. На гарях типично присутствие подстилочных *Phrurolithus festivus*, *Zelotes clivicola*, *Zora nemoralis*, а из пауков хортобия — пауков семейства Dictynidae и

Araneidae, а также *Evarcha falcata*. Заселение происходит за счет видов исходного и окрестных биотопов. Часть видов, многочисленная в соседних биотопах — *Alopecosa aculeata*, *A. pinetorum*, *Pardosa lugubris*, *Trochosa terricola*, сохраняет высокий статус и в населении гарей. Другая часть гаревых видов в негорелых лесах находится в угнетенном состоянии — *Arctosa alpigena*, *Haplodrassus signifera*, *Robertus lividus*, *Xerolycosa nemoralis*.

В лесах качественная и количественная структуры образующихся постпирогенных группировок пауков значительно ниже исходных.

На вырубке гаревая сукцессия началась, практически, с нуля. Развивающееся здесь сообщество по изучавшимся параметрам биоразнообразия превосходило исходное, включая в основном виды, типичные для открытых пространств.

Всего в приведенном выше перечне пауков с гарей фигурирует 27 видов, обнаруженных в горельниках и другими авторами, при этом 8 общих видов найдены только в условиях открытых пространств. По-видимому, эти виды следует считать пионерными при восстановлении гаревых комплексов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные далее выводы и размышления касаются лишь взрослой части населения пауков в типичных биотопах юго-восточного Приладожья. Все, что касается количественной структуры населения пауков, базируется на учетных данных, сделанных почвенными ловушками и сачком. В любом случае, это относится лишь к вполне определенной части фауны, ограниченной двумя смежными пространственными этажами — эпигейно-подстилочным и травянисто-кустарниковым. Сравнения со сведениями, полученными такими же методами, по фаунам из других регионов позволили сделать некоторые обобщения более широкого плана.

Пограничное расположение региона исследований, находящегося на довольно узком переходе в области перехода между северотаежной и южнотаежной подзонами, обусловило богатство аранефауны восточного Приладожья, не уступающего по количеству видов локальным фаунам южной Финляндии, с ее набором петрофильных видов, и некоторых регионов европейской части России и Урала. Среди найденных в Приладожье 396 видов более половины широко распространены, имея палеарктическое и европейское распространение. Благодаря своеобразному географическому расположению региона исследований, здесь встречаются также виды как неморального комплекса, так и связанные своим ареалом с Лапландской зоогеографической подобластью. Примененные методы учетов позволили выявить около 90% видов найденной аранефауны. За последние пятнадцать лет список почти не пополнялся. В ходе дальнейших исследований в данном регионе возможно расширение перечня еще примерно на два-три десятка видов.

Сравнение локальных аранефаун из одной географической зоны или близлежащих регионов показало, что емкость однотипных открытых угодий в них примерно одинакова. Небольшие различия в количестве обнаруженных видов фаун, изучавшихся по одинаковым методикам, жиждятся на длительности периода наблюдений. Многолетние данные ограничиваются разницей видового богатства в единицы, т. е., менее чем на 3%. В целом же, емкость равнинных, лишенных каких бы то ни было выходов скальных пород местообитаний на данной широте для фауны пауков, по видимому, придерживается суммы около 400 видов.

Наборы доминирующих видов пауков по однотипным биотопам средней полосы Европы также сходны между собой, хотя иерархическая лестница внутри этой группы в каждом случае носит индивидуальные черты.

В перечне видов наиболее многочисленны представители сем. Linyphiidae — 42%, доля Lycosidae — 9%. Среди наиболее многочисленных в сборах видов первые семь мест занимают ликозиды — 36% суммарного объема отловленных экземпляров: *Pirata hygrophilus*, *P. uliginosus*, *Pardosa sphagnicola*, *P. lugubris*, *P. fulvipes*, *Trochosa terricola*, *Alopecosa aculeata*. Среди Linyphiidae численно преобладают в сборах *Al-*

lomengea scopigera (8% общего количества особей линифиид), *Helophora insignis*, *Linyphia triangularis* и *Macrargus rufus* (по 6%), *Maso sundevalli* (4%), *Agyneta subtilis* (3%).

Строгой приуроченности к определенному биотопу у большинства видов не отмечено. В населении герпетобия эвритопных профильных видов, распространенных во всех типичных для региона биотопах, восемь. Это дневные *Alopecosa pulverulenta*, *Pardosa lugubris*, *Trochosa spinipalpis*, *Tr. terricola* и активные преимущественно в сумерки и ночью *Agroeca brunnea*, *A. proxima*, *Pirata hygrophilus*, *P. uliginosus*. Все они бродячие. Среди пауков хортобия профильных видов не встречено, а наиболее валентны *Tetragnatha dearmata* и *T. obtusa*. Между количеством таксонов разных уровней и степенью их валентности прослеживается отрицательная корреляция: с увеличением числа биотопов обитания число встречающихся в них общих таксонов уменьшается.

Бродячих видов пауков в фауне 38%. Среди населения хортобия бродячие формы встречаются почти вдвое реже, чем среди герпетобионтов. Население герпетобия, в среднем по всем биотопам, включает практически равные количества видов бродячих пауков и тенетников, что обусловлено географическим расположением региона исследований в переходной полосе между зонами северного и умеренного климата.

Биотопические сезонные комплексы населения пауков обоих ярусов обитания носят ярко выраженный самостоятельный характер, отличаясь как в качественном, так и в количественном плане.

В целом следует отметить, что распределение пауков по биотопам не случайно. Сезонные наборы видов герпетобия по биотопам нигде не совпадают настолько, чтобы их структурное сходство было достоверным, а для фаун растительного яруса лишь в некоторых случаях можно отметить достоверное качественное сходство, не сопровождаемое однако количественным. Общие по биотопам виды обычно представлены эвритопными и эврихронными формами, нередко обеспечивающими основу численности населения. В условиях средней и южной тайги это прежде всего ликозиды в эпигейном ярусе и отдельные тенетники из линифиид и тетрагнатид — в растительном.

Найденный набор зимнеактивных видов согласуется со списками для зимней фауны других регионов Европы. Возможно, что нахождение некоторых из пауков на поверхности снежного покрывала — случайно. Но сам набор зимнеактивных видов отнюдь не случаен. Типичными пауками зимнего фенотипа (или преимущественно зимнего) в фауне Приладожья следует считать *Bolyphantes index*, *Centromerus arcanus*, *C. incilium*, *C. sylvaticus*, *Centromerita bicolor*, *Cicurina cicurea*, *Clubiona subsultans*, виды из рода *Macrargus*, *Oryphantes angulatus*, *Pityohyphantes phrygianus*, *Scotinotylus evansi*, *Tallusia experta*, *Tenuiphantes cristatus*, *Walckenaeria nudipalpis*.

Паукам присущ фенологический полиморфизм, и это обеспечивает их высокую жизнеспособность, благодаря которой они могут поддерживать численность популяций. Ограничивающим фактором для географического распространения популяций пауков на север служит, видимо, продолжительность зимнего периода, к переживанию которого разные виды приспособлены не одинаково.

В отличие от большинства позвоночных животных с равной продолжительностью жизни обоих полов, когда основная новизна присущего виду фенотипа реализуется самцами, в среде пауков, где в большинстве случаев самки значительно переживают самцов, у целого ряда видов именно они обладают большей пространственной и хронологической пластичностью, чем самцы. Сезонная смена этажей

обитания или временные вертикальные миграции — жизненная стратегия, способствующая достижению оптимальных для выживания популяции условий.

В фауне пауков преобладают виды стенохронного фенотипа, с выраженной элиминацией самцов сразу по окончании периода спаривания, что, по-видимому, характерно для этой группы животных. Исходным типом существования для фауны Приладожья можно считать весенне-летний, который здесь преобладает. При этом часть видов перешла на осенний фенотип, сохранив весенне-летний как остаточный, а другая часть видов фауны находится в промежуточном положении среднелетнего фенотипа, обладая двусторонними «хвостами» временного распределения для обоих полов. Следует заметить, что для пауков характерна высокая экологическая мобильность: фенотип конкретного вида, в зависимости от особенностей климата, может быть различен даже на одном широтном уровне. В целом, в фауне герпетобионтов преобладают пауки весенне-летнего фенотипа. Среди хортобионтов этот фенотип превалирует в открытых биотопах, по сухотравным соснякам и в сильно затеняемых летом лесах. В остальных случаях в населении пауков хортобия доминируют виды летне-осеннего фенотипа.

Размахи плодовитости некоторых ликозид средних размеров могут быть вполне соизмеримы в разных точках их обширного ареала, тогда как плодовитость крупных пауков *Trochosa* или *Pisaura* в регионах с более теплым климатом выше, чем в Приладожье. Сравнивая биологию мелких однолетних и развивающихся более чем по однолетнему циклу крупных видов ликозид, следует отметить, что стратегия выживания первых основана на вынашивании двух-трех кладок за один теплый сезон года, тогда как вторые ограничиваются разовой кладкой большого размера. При этом количество яиц в кладках однолетников постепенно снижается, а уровень общей плодовитости самок достигает половинного масштаба плодовитости самок крупных видов. Медленное развитие у крупных видов компенсируется их высокой плодовитостью.

При единовременном существовании симпатрических видов, кроме разделения зон адаптации, видам с меньшим уровнем численности присущи и другие приспособительные приемы, позволяющие избежать конфликтов с доминантом. Для малочисленного вида нередко характерен тренд на сдвиг фенотипических реакций или чередование с доминирующим видом пиков встречаемости по годам, т. е., особенности фенологии близких видов часто связаны с конкурентными отношениями. Напротив, предпочитаемость биотопа у двух или более симпатрических видов, занимающих одну территорию в одно и то же время, может находиться вне зависимости от межвидовой борьбы, благодаря выработке определенных этологических правил, способствующих межвидовой изоляции. Это может быть разная суточная активность или особые схемы поведения ухаживания.

Произошедшие во второй половине последнего десятилетия XX века климатические изменения в регионе выражались резкими скачками первостепенных для поддержания стабильной мезофауны факторов — температуры и количества осадков. Длительные, повторявшиеся из года в год погодные отклонения от нормы в значительной мере сказались на населении пауков Приладожья, приведя к ощутимому снижению общей численности репродукторов в популяциях, которая находится с тех пор в стадии зыбкого восстановления. В результате неизбежной элиминации, носящей характер сезонных бедствий, произошло также переопределение качественного состава доминантов. Особо сильно пострадали популяции массовых ранее видов: *Dictyna arundinacea*, *Helophora insignis*, *Metellina mengei*, *Neriere clathra-*

ta, *Pardosa lugubris*, *P. sphagnicola*, *Pirata hygrophilus*, *Pityohyphantes phrygianus*, но возросла численность более термофильных, ранее сравнительно немногочисленных: *Metellina segmentata*, *Pachygnatha listeri*, *Pirata uliginosus*, *Tapinocyba pallens*, *Walckenaeria cucullata*, *Zora nemoralis*. Небывалая по размаху для условий Приладожья вспышка численности *Neriere emphana* наблюдалась в 2005 г.

В естественной среде в периоды относительно стабильных климатических условий для популяций многих видов пауков характерно сохранение определенного статуса в населении на обширных территориях, включающих как центральные, так и периферийные участки их ареалов. В то же время, более термофильные виды в условиях теплого климата обладают более высокой относительной численностью. Антропогенный пресс, преобразуя ландшафты, вызывает и значительные климатические изменения, что в итоге ведет к резкому обеднению аранефауны. При этом более устойчивыми оказываются популяции эвритопных видов, стабильно поддерживающие невысокий уровень численности на большей части своего ареала, т.е. виды с преобладанием *r*-стратегии выживания. *K*-стратеги, способные давать время от времени вспышки численности, менее устойчивы и могут элиминироваться полностью.

Особенности биологии пауков, выражающиеся в неодинаковой двигательной активности самцов и самок в репродуктивный период, отражаются на результатах учетов. Сборы сачком страдают обычно недоучетом самцов, захватывая, по преимуществу, территориально привязанных самок. При отловах почвенными ловушками, напротив, чаще попадают активно передвигающиеся в поисках самок самцы. Это следует учитывать при любых сравнениях статистических материалов, касающихся структуры населений пауков разных ярусов обитания.

При некотором качественном перекрытии видовых списков населения пауков рассматриваемых ярусов, достоверного качественного и, тем более, количественного сходства фаун герпетобия и хортобия не наблюдается. В подавляющем большинстве случаев сходства не наблюдается и между фаунистическими комплексами одного яруса обитания из разных биотопов. Самостоятельными единицами выступают также сезонные группировки пауков по обоим пространственным уровням внутри биотопов, характеризуюсь своим набором и количественной структурой базисных ансамблей видов. В списках видов, общих для населения хортобия и герпетобия, около половины представлено семейством Linyphiidae.

Высокая степень вариабельности индексов сходства фаун, в особенности, для количественных признаков, сопутствует не только немалой экологической специфичности различных биотопов, но и достаточно резко выраженной сезонности этой специфики. Размеры численности популяций даже внутри одного биотопа зависят от множества факторов, связанных прежде всего с общеклиматическими и микроклиматическими изменениями. Сравнение фаунистических данных без учета сезонности качественного и количественного состава репродукторов приводит к значительным итоговым ошибкам, что нередко можно наблюдать в имеющейся литературе.

По градиенту видового богатства аранефауны типичные биотопы Приладожья располагаются в следующем порядке: сухотравные лишайниковые сосняки — 171 вид, сфагновые полуоткрытые сосняки — 152 вида, надпойменные влажные луга — 146 видов, сосновые вырубki и лесные опушки — по 136 видов, ельники разных типов — 133 вида, хвойные леса с примесью лиственных пород — 130 видов, зеленомошные бруснично-черничные сосняки — 129 видов, мелколиственные леса — 102 вида, открытые сфагновые болота — 101 вид.

Сезонные величины плотности населения пауков обоих рассматриваемых этажей обитания в большинстве случаев не коррелируют с соответствующим числом видов пауков, представляющим в это же время фауну. По среднесезонным величинам динамической плотности населения пауков герпетобия в ряду биотопов максимум в 133 экз./ 100 лс. отмечен для лугов. В открытых моховых болотах и сфагновых сосняках, а также в лесах с участием мелколиственных пород, уровень ДП варьирует в пределах 51–59 экз., а по незаболоченным хвойным биотопам — от 35 до 39 экз. В хортобии можно выделить три уровня плотности взрослого населения пауков: 26–36 экз. на 100 взмахов — в лесах с участием мелколиственных пород, 11–13 экз. — по зеленомошным и сфагновым соснякам, ельникам и лугам и в интервале 4–9 экз. — на болотах и по незаболоченным сосновым редколесьям разного возраста.

При нижней планке доминирования в 10% от уровня общей численности, список доминантов по всем изучавшимся биотопам для теплого периода года включает по 23 вида в обоих этажах обитания. Среди доминирующих видов в хортобии половина представлена линифидами. В населении герпетобия 65% перечня доминантов приходится на долю ликозид. Высокие позиции в течение только одного сезона занимают около 70% видов по этим спискам. Фоновые виды, удерживающие доминирующее положение на протяжении всего теплого периода в хортобии — *Maso sundevali* по зеленомошным соснякам, *Metellina mengei* по лиственным и зеленомошным лесам, а в герпетобии — *Pirata hygrophilus* в мелколиственных лесах и *Pardosa sphagnicola* на открытых моховых болотах и в окрестных сфагновых сосняках.

Преферентным видом в ландшафтно-климатических условиях изучавшегося региона следует признать эврихронного и эвритопного *P. sphagnicola*, способного сохранять доминирующее положение на протяжении ряда лет. При этом предпочитаемым биотопом для этого вида следует считать средневлажные надпойменные луга, где он поддерживает самую высокую плодовитость и численность взрослой части популяций. Среди хортобионтов наиболее приспособлен к имеющимся условиям *Metellina mengei*.

Список профильных видов пауков, т. е., встреченных во всех обследованных биотопах, включает восемь наименований населения герпетобия, дневных и ночных форм поровну. Шесть из них представляют сем. Lycosidae. Казалось бы, более свободно расселяющиеся пауки растительного яруса должны обладать и более высокой экологической толерантностью. Однако не обнаружено ни одного вида из хортобия, который встречался бы во всех обследованных биотопах.

Различия между населением пауков хортобия и герпетобия просматриваются не только по качественному составу, но и по другим структурным характеристикам. Абсолютные сезонные величины α -разнообразия в целом по населением хортобия и герпетобия различаются лишь в летнее время: для хортобия они в два раза выше. Долевое участие базисной группы видов в населении для хортобия в два-три раза выше, чем для герпетобия. Это результат присутствия большого количества видов с низкой численностью популяций в сборах из герпетобия. Тенденция сезонных изменений варибельности α -разнообразия и его относительных величин в обоих этажах обитания одинакова, с хорошо выраженным положительным летним пиком, при близких значениях по обоим ярусам.

Для населений пауков хортобия и герпетобия наблюдаются различия в степени взаимосвязей между величиной видового разнообразия и его приближением к действительно найденному количеству видов. В хортобии эта связь отрицательна и не

достоверна, а в герпетобии она положительна, но отчетливо выражена только для весеннего периода.

Структурный анализ дал возможность выделить наиболее стабильные по биотопам комплексы пауков. В лесах среди хортобия это комплексы мелколиственных лесов, среди герпетобия — сухотравных разреженных сосняков и хвойно-лиственных лесов. В целом, наибольшую сезонную стабильность проявили комплексы пауков открытых сфагновых болот, что не удивительно, учитывая многовековое историческое постоянство их облика. Комплексы пауков обоих ярусов обитания по остальным биотопам находятся в той или иной ярко выраженной стадии сукцессии.

Применение для количественной характеристики общего и видового разнообразия естественных комплексов пауков таких показателей, как индекс Шеннона и *PIE*, оказалось неэффективным. Хорошие результаты дает анализ по признакам S_{λ} — количества видов, составляющих базисную часть населения, или альфа-разнообразия и V — видового разнообразия, выраженного количеством видов и вычисленного с учетом численности входящих в население компонентов. Сопоставление относительных значений S_{λ} и V (в процентах от размеров видового богатства), а также размеров их вариабельности, способствует формированию суждения о направленности сезонных изменений. Кроме того, хорошее представление о выравнивании населения дает анализ по признаку E , а о полноте полученных сведений — по критерию m . Использование этих хорошо объяснимых с биологической точки зрения показателей вполне можно ограничить для характеристики структурных особенностей искусственно выделенных более или менее однородных таксономических комплексов, выявления их стабильности и взаимосвязей с естественной средой.

Пауки очень лабильная в своей жизненной стратегии группа животных, завоевавшая почти все пространство суши, приспособленная жить во все времена года, обладающая широким набором биологических свойств, облегчающим выживаемость популяций. Такие качества, как неприхотливость в еде, проявление заботы о потомстве, растягивание времени онтогенеза и периода откладки яиц, легкость смены местообитания и выработка защитных и изолирующих механизмов от близких видов в немалой степени позволили этой группе членистоногих поддерживать сравнительно высокую для облигатных хищников численность на обширных территориях. В каждой из экологических ниш пауки создают своеобразные временные комплексы с вполне определенным порядком иерархии, выраженным в системе численных соотношений отдельных видов. Внутренняя структура таких сообществ не зависит от качественных изменений их состава.

Чем более обширными и глубокими становятся исследования отряда пауков, тем больше открывается удивительных тайн их биологии и морфологии, поведения и социальных взаимоотношений, экологических предпочтаний и распространения. И все больше возникает интересных вопросов, получение ответов на которые требует немалых затрат времени, внимания, энергии, изобретательности и терпения, в особенности в областях контакта экологии с наукой о поведении животных — одного из краеугольных камней эволюции популяций.

В заключение, цитируя одного из наиболее маститых эволюционистов XX века Э. Майра (Майр, 1968, стр. 453), следует сказать: «...вид совсем не обязательно имеет типологически зафиксированные “требования” к окружающей среде. Не существует такого понятия как “экология данного вида”. Часто имеет место географическая изменчивость предпочитаемых биотопов или ниш, и периферические популяции особенно часто отклоняются от того, что является “нормой” для данного вида».

ЛИТЕРАТУРА

- Ажсеганова Н. С.* Краткий определитель пауков. Л.: Наука. 150 с.
- Ажсеганова Н. С., Горшков П. К.* Пауки из нор хищных млекопитающих Волжско-Камского заповедника // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т. 109. С. 61–68.
- Ажсеганова Н. С., Копыльцова Л. С., Парфенова Т. В.* Пауки нижнего яруса леса окрестностей биостанции В. Кважва // Биогеография и краеведение. Вып. 4. Пермь, 1976. С. 42–48.
- Алейникова М. М., Порфирьев В. С., Утробина Н. М.* Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М.: Наука, 1979. 92 с.
- Александрова Т. Д.* Статистические методы изучения природных комплексов. М.: Наука, 1975. 96 с.
- Алимов А. Ф.* Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Фенноскандии и сопредельных территорий. Докл. междунар. конф. Апатиты. М.: КМК, 2005. С. 128–134.
- Арефин В. С., Холин С. К.* Всегда ли кривые обилия отражают реальную видовую структуру сообществ? // Экология. 1991. № 2. С. 45–49.
- Бей-Биенко Г. Я.* Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Ж. общ. биол. 1966. Т. 27, № 1. С. 5–21.
- Беляева Н. В., Ларин Е. Г., Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е., Марина Л. В., Сибгатуллин Р. З., Ухова Н. Л.* Начальные стадии послепожарных сукцессий в природных комплексах Висимского заповедника // Мониторинг сообществ на горячих и управление пожарами в заповедниках. М., 2002. С. 108–119.
- Безр С. А.* О фауне и экологии пауков Мурманской области // Зоол. ж. 1964. Т. 43, вып. 4. С. 525–532.
- Берштрессер К.* Опыт описания Олонецкой губернии. СПб., 1838. 135 с.
- Ваништейн Б. А.* О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоол. ж. 1967. Т. 46, вып. 1. С. 981–986.
- Василевич В. И., Пахорукон Н. М.* Связь распределения пауков с растительным покровом в средней тайге Приуралья // Докл. АН СССР. 1975. Т. 224, вып. 2. С. 460–463.
- Викторов Г. А.* Динамика численности животных и управление ею // Зоол. ж. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 804–821.
- Винберг Г. Г.* Условия корректного применения в биологии элементарных эмпирических формул // Колич. методы в экологии животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 34–36.
- Волкова И. П., Узенбаев С. Д.* О составе и сезонной динамике численности беспозвоночных в сосняке осоково-сфагновом в связи с рубками ухода // Энтомофауна и патогенная микрофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. Петрозаводск: КФАН СССР, 1980. С. 21–31.
- Гаркуша Т. А.* Население пауков елово-широколиственного леса подзоны южной тайги (Раифа, Татарская АССР) // Вопр. арахноэнтомол. Фауна и экол. пауков и кровососущих членистоногих. Пермь, 1977. С. 112–117.
- Грант В.* Эволюция организмов. М.: «Мир», 1980. 408 с.

Грезе Н. С. Пауки, собранные на снегу // Изв. Московск. Энтомол. Общ. 1915. Т. 1. С. 116–123.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.

Дмитриенко В. К. Численность хищных герпетобионтов как показатель оптимальности места обитаний // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск, 1987. С. 16–29.

Дмитриева И. Н. Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae) севера лесостепи Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2006. 24 с.

Домбровский Ю. А., Грунтфест Я. Р. Сравнительная эффективность $r - K$ -стратегий в периодической среде // Экология. 1994, № 2. С. 9–15.

Дунин П. М. О распространении на Кавказе *Pardosa lugubris* (Aranei, Lycosidae) // Зоол. ж. 1978. Т. 58, № 1. С. 126–127.

Елагин И. Н. Фенологический метод определения температуры воздуха и почвы // Экология. 1990, № 4. С. 76–77.

Еськов К. Ю. Анализ пространственного распределения пауков в приенисейской тайге // Зоол. ж. 1981. Т. LX, вып. 3. С. 353–362.

Еськов К. Ю. Пауки (Aranei) Средней Сибири // Материалы по фауне Сред. Сибири и прилежащих районов Монголии. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. С. 101–155.

Есюнин С. Л. К экологии пауков-кругопрядов (Aranei, Araneidae) горно-лесного пояса Среднего Урала // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 226. С. 117–119.

Есюнин С. Л. Структура и разнообразие населения пауков зональных и горных тундр Урала // Зоол. ж. 1999. Т. 78, № 6. С. 654–671.

Есюнин С. Л., Ефимик В. Е. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Урала. М.: КМК Лтд., 1996. 229 с.

Есюнин С. Л., Ефимик В. Е. Разнообразие фауны и географическое распределение пауков-волков (Aranei, Lycosidae) Урала // Зоол. ж. 2000. Т. 79. № 5. С. 534–547.

Есюнин С. Л., Ефимик В. Е., Мазура Н. С. Структура населения мезофауны подстилки пихто-ельников Висимского заповедника после ветровала // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем: Сб. научн. тр. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 69–86.

Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Ухова Н. Л. Структура и разнообразие первичнопирогенных сообществ на месте коренных пихто-ельников Среднего Урала. 2. Герпетобионтные членистоногие // Вестн. Пермск. ун-та. 2001, вып. 4. С. 144–153.

Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Фарзалиева Г. Ш., Шумиловских Л. С., Ухова Н. Л. Динамика изменения структуры и разнообразия герпетобионтных беспозвоночных на травяно-кустарниковой стадии развития гарей пихто-ельников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. С. 284–294.

Есюнин С. Л., Коробейников Ю. И. Фенология пауков-волков (Aranei: Lycosidae) на Южном Ямале // Зоол. ж. 1990. Т. 69, вып. 8. С. 42–50.

Есюнин С. Л., Фарзалиева Г. Ш., Козьминых В. О., Шумиловских Л. С. Структура и разнообразие беспозвоночных животных парцелл елово-пихтовых лесов Висимского заповедника // Вестн. Пермского ун-та. 2001. Биология. Вып. 4. С. 128–143.

Ефимик В. Е. Пауки (Aranei) Башкирского государственного заповедника // Фауна и экология пауков. Пермь: ПГУ, 1995. С. 100–116.

Желтухина В. И. Характеристика структуры населения пауков на вырубке // Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий. Самара: Изд-во Самарского ун-та, 1998. С. 142–144.

Желтухина В. И., Коробов Е. Д. Изучение беспозвоночных в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике // Тр. ЦЛГПБЗ. 2007, вып. 5. С. 386–406.

Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журнал общ. биол. 1979. Т. XL, № 4. С. 587–602.

Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общ. биол. 1980. Т. XLI, № 6. С. 828–836.

Иванов А. В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1965. 304 с.

Исаченко А. Г. Региональные аспекты состояния природной среды // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. СПб.: Наука, 1995. С. 244–267.

Кавеленова Л. М. (сост.) Математические методы в ботанических и экологических исследованиях. Самара: Самарский университет, 1998. 40 с.

Карпенко Н. Г., Леготай М. В. К изучению пауков (Aranei) на полях овощных культур Молдавии // Вестн. Зоол. 1980. № 5. С. 33–36.

Копонен С. Почвенная фауна субарктического горного березового леса в финской Лапландии / Под ред. Д. А. Криволицкого // Почв. фауна Сев. Евр. М.: Наука, 1987. С. 75–79.

Котенко Т. И. О коэффициенте вариации // Колич. методы в экологии животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 72–73.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3: Животные / Под ред. Г. А. Носкова. СПб.: Мир и семья, 2002. 480 с.

Краснобаев Ю. П. Экологические особенности формирования структуры аранеокомплексов в наземных экосистемах Самарской Луки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2000. 19 с.

Краснобаев Ю. П. Аранеофауна заповедников и национальных парков Среднего Поволжья: состояние изученности, охрана // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. М.: Самара, 2000-а. С. 284–287.

Краснобаев Ю. П. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара, 2004. 213 с.

Криволицкий Д. А., Михальцова З. А. Методы изучения сезонной и многолетней динамики комплексов почвенной микрофауны // Количественные методы в экологии животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 75–76.

Криволицкий Д. А., Рубцова З. И. Почвенная фауна вечномерзлотных почв / Под ред. Д. А. Криволицкого // Почв. фауна Сев. Европы. М.: Наука, 1987. С. 79–83.

Кудряшева И. В. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) лесов низовьев р. Онеги / Под ред. Д. А. Криволицкого // Почв. фауна Сев. Европы. М.: Наука, 1987. С. 39–50.

Куренцов А. И. Лесные пожары как факторы сукцессий биоценозов / Итоги изучения лесов Дальнего Востока (реф. докл.). Владивосток, 1967. С. 298–301.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 356 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Изд-во «Высшая школа», 1973. 343 с.

Леготай М. В. Материалы по фауне пауков (Arachnida, Aranei) Закарпатья // Фауна и экол. пауков и скорпионов. Арахнол. сб. М.: Наука, 1989. С. 16–30.

Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 311 с.

Лобанова Т. В. О видовом составе пауков-волков (Aranei, Lycosidae) Западной Сибири // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. 1976, вып. 18. С. 47–66.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Максимов А. А., Ермаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 236 с.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 376 с.

Малафеев Ю. М., Кряжмский Ф. В., Прямоносова С. А. Фенологические даты как индикаторы биологической продуктивности // Экология. 1994, № 1. С. 80–82.

Малиновский А. А. Значение качественного изучения управляющих систем для теоретических вопросов биологии / Под ред. П. В. Терентьева // Применение математических методов в биологии. Л., 1964, вып. 3. С. 115–127.

Мариковский П. И. Тарангул и каракурт. Морфология, биология, ядовитость. Фрунзе: АН КиргССР, 1956. 280 с.

Марков К. К. Послеледниковая история юго-восточного побережья Ладожского озера // Вопр. геогр. 1949, вып. 12. С. 33–13–320.

Марусик Ю. М. Фауна и население пауков верховьев Колымы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с.

Марусик Ю. М. Итоги и перспективы изучения таксономического разнообразия паукообразных Северо-Восточной Азии / Наука Северо-Востока Азии начала века: Мат. Всеросс. научн. конф., посвященной памяти академика К. В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апреля 2005 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2005. С. 329–332.

Марусик Ю. М. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2007. 36 с.

Марусик Ю. М., Еськов К. Ю. Пауки (Arachnida, Aranei) тундровой зоны России / Под ред. А. Б. Бабенко, Н. В. Матвеевой, О. А. Макаровой, С. И. Головач // Виды и сообщества в экстремальных условиях: сб. ТНИ КМК и PENSOFT. М.; София, 2009. С. 92–123.

Матвеев В. А., Фатеров С. Я., Павлова М. М. Фауна пауков лесных насаждений Мари-Эл // Фауна и экология пауков. Пермь: ПГУ, 1995. С. 60–67.

Межжесерин В. А. О питании *Sorex araneus* L. и *Sorex minutus* L. // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 5. С. 948–993.

Межжесерин В. А., Гречина А. С., Важенкина И. И. Вещественно-энергетический поток и эволюционный процесс // Изв. АН СССР. Сер. биол., № 6. С. 851–862.

Миоранский В. А. К фауне пауков агроценозов Нижнего Дона // Фауна и экол. пауков. Пермь, 1994. С. 48–56.

Миняев Н. А. История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Л., 1966. 38 с.

Михайлов К. Г. Пауки (Arachnida, Aranei) лесной подстилки Звенигородской биостанции МГУ // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 52–67.

Михайлов К. Г. Фауна пауков территорий бывшего СССР // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116, вып. 2. С. 231–238.

Михайлов К. Г. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. М.: Зоол. муз. МГУ, 1997. 416 с.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем / Под ред. А. Б. Когана // Биологическая кибернетика. М., «Высшая школа», 1977. 408 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.

Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Олигер Т. И. К фауне пауков (Araneae) Лазовского государственного заповедника им. Л. Г. Капланова // Пауки и насекомые Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1981.. С. 3–10.

Олигер Т. И. Материалы по паукам Лазовского государственного заповедника // Фауна и экология паукообразных. Пермь: Пермский ун-т, 1984. С. 120–127.

Олигер Т. И. К методике учета герпетобионтных беспозвоночных в заповедниках // Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Ч. 4. Уфа: Башкирское книжное изд-во, 1989. С. 208–210.

Олигер Т. И. Фауна и экология пауков Нижне-Свирского заповедника // Фауна и экология пауков. Пермь: ПГУ, 1995. С. 38–47.

Олигер Т. И. Пауки Нижнесвирского заповедника (аннотированные списки видов). СПб., 1996. 43 с.

Олигер Т. И. Инвентаризация фауны пауков // Научные исследования в заповедниках и нац. парках России. Федеральный отчет за 1992, 1993 гг. Вып. 1. М.: ВНИИ природы, 1997. С. 158–159.

Олигер Т. И. Методика учетов герпето- и хортобионтных членистоногих в заповедниках лесной полосы России // Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий. Тез. докл. первого междунар. совещ. (7–11 июня 1993 г., п. Бахилова Поляна). Самара: Самарский ун-т, 1998. С. 78–79.

Олигер Т. И. Изучение размеров кладок пауков (*Aganai*) в юго-восточном Приладжье // Зоол. ж. 1998-а. Т. 77, № 5. С. 565–571.

Олигер Т. И. Численность и структура населения пауков герпетобия в лесах Нижнесвирского заповедника / Под ред. А. И. Иванова // Изучение и охрана биологического разнообразия ландшафтов Русской равнины: Сб. материалов Междун. научн. конф. Пенза, 1999. С. 242–244.

Олигер Т. И. Наземные беспозвоночные. 1994, 1995 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России. Федеральный отчет за 1994–1995 годы. М.: ВНИИ природы, 2000. Вып. 2, ч. 1. С. 186–187.

Олигер Т. И. Богатство фауны пауков (*Aganetae*) в Нижнесвирском заповеднике // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия. Мат. науч.-практ. конф., г. Чебоксары, 23–25 мая 2000 г. Чебоксары-Казань: Форт-Диалог, 2000-а. С. 164–168.

Олигер Т. И. Влияние низового пожара на фауну герпетобионтных беспозвоночных // Почва, жизнь, благосостояние: Сб. мат. Пенза, 2000-б. С. 169–172.

Олигер Т. И. Об унифицировании методов оценки видового разнообразия особо охраняемых природных территорий // Научн. труды ГПЗ «Присурский». 2000-в. Т. 3. С. 113–114.

Олигер Т. И. Инвентаризация фауны пауков // Научные исследования в заповедниках и нац. парках России. Федеральный отчет за 1994, 1995 гг. М.: ВНИИ природы, 2000-г. Вып. 2, ч. 1. С. 192–193.

Олигер Т. И. Структурные особенности населения пауков хвойных лесов Нижнесвирского заповедника // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы. Пенза, 2001. С. 192–193

Олигер Т. И. Пауки. (Биологическое разнообразие экосистем Нижнесвирского заповедника). // Научные исследования в заповедниках и нац. парках России. Федеральный отчет за 1996, 1997 гг. М.: ВНИИ природы, 2001-а. Вып. 2, ч. 2. С. 223.

Олигер Т. И. Наземные беспозвоночные. 1996, 1997 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России. Федеральный отчет за 1996–1997 годы. М.: ВНИИ природы, 2001-б. Вып. 2, ч. 2. С. 220–221.

Олигер Т. И. О практическом применении индекса общего видового разнообразия в экологических исследованиях // XII съезд Русского энтомологического общества, тез. докл. СПб., 2002. С. 266.

Олигер Т. И. Пауки (*Aganetae*) на снегу в Юго-Восточном Приладжье // Евроазиатский энтомол. журн. 2003. Т. 2, № 4. С. 251–259.

Олигер Т. И. Численность наземных беспозвоночных животных. Герпетобий. 1998–2005 годы / Под ред. Д. М. Очагова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998–2005 годы. М., ВНИИ Природы, 2006. Вып. 3, ч. 1. С. 226–228.

Олигер Т. И. Поверхностно-активная мезофауна беспозвоночных в типичных биотопах Нижне-Свирского заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Тр. НСГПЗ. 2006-а, вып. 1. С. 64–71.

Олигер Т. И. Наземные беспозвоночные. Пауки. 1998–2005 гг. / Под ред. Д. М. Очагова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998–2005 годы. М., ВНИИ Природы, 2006-б. Вып. 3, ч. 1. С. 230–231.

Олигер Т. И. Численность наземных беспозвоночных. 2003 г. / Под ред. Д. М. Очагова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках РФ за 1998–2005 годы. М., ВНИИ Природы, 2006-в. Вып. 3, ч. 1. С. 228.

Олигер Т. И. Дополнение к списку пауков Нижне-Свирского заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Тр. НСГПЗ. 2006-г, вып. 1. С. 90–94.

Олигер Т. И. Анализ видового разнообразия фауны пауков (Araneae) Нижне-Свирского заповедника // Результаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Свирского заповедника. Тр. НСГПЗ. 2006-д, вып. 1. С. 95–119.

Олигер Т. И. Структура весенне-летней фауны пауков герпетобия лесов и болот Нижне-Свирского заповедника / Под ред. В. В. Киселевой // Состояние природных комплексов на особо-охраняемых природных территориях: сб. мат. научно-пр. конф. Лосинный остров, 2008. С. 147–151.

Олигер Т. И., Попельных В. В., Столярская М. В. Нижне-Свирский заповедник (популярный очерк). СПб., 2001. 88 с.

Официальное приложение к «Красной книге природы Ленинградской области». СПб., 2005. 68 с.

Пахоруков Н. М. Пауки Северного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с.

Пахоруков Н. М. Пауки нижних ярусов таежных биоценозов Северного Зауралья // Фауна и экология паукообразных. Пермь: ПГУ, 1984. С. 92–101.

Пахоруков Н. М., Есюнин С. Л., Полянин А. Б. Фауна пауков (Arachnida, Aranei) лесного хозяйства «Предуралья», Пермская область / Фауна и экол. пауков / Перм. гос. ун-т. Пермь, 1994. С. 25–38.

Перелешина В. И. Фауна пауков окрестностей Болшевской Биологической станции // Зап. Биол. Ст. в Болшеве Моск. губ. 1928. Вып. 2. 74 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.

Петрущенко Л. А. К вопросу о характере и общих особенностях принципа обратной связи // Применение математических методов в биологии. 1964. Вып. 3. С. 111–114.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М.: МГУ, 1980. 150 с.

Полчаннинова Н. Ю. К изучению питания паука *Agelena labirintica* (Cl.) (Agelenidae) в агроценозах // Тр.ЗИН АН СССР. 1990. Т. 226. С. 133–135.

Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств популяций рыб // Тр. Совец. ихтиол. Комиссии. 1961. Вып. 13. С. 158–172.

Полянин А. Б., Пахоруков Н. М. Пауки травяно-кустарничкового яруса некоторых биоценозов Ильменского заповедника // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 226. С. 12–18.

Пономаренко Е. В. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Гл. 1: Общие закономерности структуры и динамики лесных экосистем и методы их изучения. СПб.: РБО, 1999. С. 34–57.

Потапова Н. А. Изменение биологического разнообразия почвенных беспозвоночных в ходе послепожарной сукцессии соснового леса // Биол. разнообразие лесных экосистем. М., 1995. С. 294–296.

Потапова Н. А. Послепожарные демуляции населения почвенных беспозвоночных // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Гл. 9. Заповедник Костомукша. 1999. С. 519–527.

Потапова Н. А. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) — 20 лет наблюдений в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на горяч и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИприроды, 2002. С. 57–65.

Приставко В. П. Учет численности насекомых при экологическом мониторинге в биосферных заповедниках // Колич. методы в экол. животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 115–116.

Пятин М. А. Видовой состав, численность и биотопическое распределение пауков в Пензенской области // Фауна и экол. паукообразных. Пермь: Пермский ун-т, 1988. С. 80–87.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Россолимо Т. Е., Марусик Ю. М. Холодоустойчивость некоторых видов пауков Магаданской области // Зоол. ж. 1989. Т. 68. Вып. 3. С. 136–139.

Сейфулина Р. Р. Аранеокомплекс агроэкосистем и его пространственно-временная организация (на примере Московской области и Краснодарского края): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 22 с.

Скарлато О. А., Инамов. В. С., Носков Г. А., Боч. М. С. Нижнесви́рский заповедник / Под ред. В. Е. Соколовой, Е. Е. Сыроечковского // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1. М.: Мысль, 1988. С. 129–151.

Спасский С. А. *Pisaura listeri* Scop. Биологический очерк // Энтомол. обозр. 1935. Т. 25, № 3–4. С. 193–205.

Сычевская В. И. Биологические наблюдения над пауками // Зап. Биол. Ст. в Болшеве Моск. губ. 1935. Вып. 7–8. С. 173–190.

Тарабаев Ч. К. Пауки и некоторые малоизученные виды хищных насекомых — обитатели крон яблонь в насаждениях предгорий Заилийского Алатау и их значение в снижении численности фитофагов: Автореф. канд. дис. Л., 1980. 22 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Триликаускас Л. А. Некоторые данные по сезонной динамике, фенологии и биотопическому распределению двух видов пауков-волков (Aganei: Lycosidae) рода *Pardosa* в Буреинском заповеднике // Тр. гос. природн. заповедника «Буреинский». 2003. Вып. 2. С. 48–51.

Триликаускас Л. А. Фауна и экология пауков верховий Буреи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 25 с.

Тунёва Т. К. Биоразнообразие пауков сем. Gnaphosidae фауны Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2007. 22 с.

Тыщенко В. П. Определитель пауков Европейской части СССР. Л.: Наука, 1971. 281 с.

Узенбаев С. Д. О месте пауков в комплексе хищных членистоногих болотного биоценоза южной Карелии // Фауна и экология пауков СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 139. С. 78–83.

Узенбаев С. Д. К фауне пауков (Aganei) Карелии // Фауна и экология членистоногих Карелии. Петрозаводск: КФАН СССР, 1986. С. 7–28.

Узенбаев С. Д. Экология хищных членистоногих мезотрофного болота. Петрозаводск: КФАН СССР, 1987. 128 с.

Узенбаев С. Д. Структура населения и сезонная динамика численности пауков герпетобия ельника зеленомошного // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 226. С. 4–11.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: АН СССР, 1964. 323 с.

Ухова Н. Л. Структура населения и численность почвенной мезофауны в коренных и производных биотопах Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Сб. Екатеринбург, 2001. С. 409–439.

Ухова Н. Л., Есюнин С. Л., Беляева Н. В. Структура населения и численность почвенной мезофауны в первичнопирогенном сообществе на месте пихто-ельника высокотравно-папоротникового // Биол. разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. М.; Самара, 2000. С. 169–175.

Федоров А. Содержание и разведение каракурта // Содержание и разведение диких животных. Алма-Ата: Кайнар, 1986. С. 95–110.

- Федоряк В. Е.* К биологии паука *Xysticus audax* Schrank (Aranei, Thomisidae) // Новости энтомол. Казахстана. Тр. Казахск. отд. ВЭО. Алма-Ата. Деп. ВИНТИ 3415–79. 1979. С. 117–118.
- Фет В. Я.* Фауна и эколого-географические особенности пауков юго-западного Копетдага: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 22 с.
- Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д.* Летопись природы в заповедниках СССР. Методическое пособие. М.: Наука, 1985. 144 с.
- Формозов А. Н.* Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 311 с.
- Францевич Л. И., Михалевич О. А.* Оценка дисперсии значений разнообразия по формуле Шеннона-Уивера // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 140–143.
- Фурьев В. В.* Динамика запасов горючих материалов после пожаров в сосняках Приангарья // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск, 1976. С. 122–125.
- Фурьев В. В., Злобина Л. П.* Роль подстилки в послепожарной динамике южнотаежных сосняков Западной Сибири // Экология. 1985. № 6. С. 18–24.
- Харитонов Д. Е.* Arachnologica varia. I // Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те. 1927. Т. 5, вып. 5. С. 219–226.
- Харитонов Д. Е.* Материалы к фауне Araneina Ленинградской губернии // Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те. 1928. Т. 6, вып. 1. С. 1–8.
- Харитонов Д. Е.* Каталог русских пауков. Л.: АН СССР, 1932. 206 с.
- Харитонов Д. Е.* Дополнение к каталогу русских пауков // Уч. зап. Пермск. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 1. С. 167–225.
- Хэйек Л.-Э. С.* Анализ данных по биоразнообразию земноводных. Гл. 9: Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Под ред. В. Р. Хейер, М. А. Доннелли, Р. В. МакДайермид, Л.-Э. С. Хэйек, М. С. Фостер; Пер. с англ. М.: КМК, 2003. С. 221–283.
- Хэйек Л.-Э. С.* Заключение и рекомендации. Гл. 10: Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Под ред. В. Р. Хейер, М. А. Доннелли, Р. В. МакДайермид, Л.-Э. С. Хэйек, М. С. Фостер; Пер. с англ. М.: КМК, 2003. С. 285–287.
- Хейер В. Р., Доннелли М. А., МакДайермид Р. В., Хэйек Л.-Э. С., Фостер М. С.* (ред.). Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. М.: КМК, 2003. 380 с.
- Цвелев Н. Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Цветков А. С.* Пауки (Aranei) семейства Gnaphosidae юго-востока Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2007. 24 с.
- Целларшус А. Ю., Шорохов В. В.* Видовой состав и биотопическое размещение герпетобийных пауков заповедника Кивач (Карельская АССР) // Фауна и экология пауков СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 139. С. 84–91.
- Чернов Ю. И.* О некоторых индексах, полученных при анализе структуры животного населения суши // Зоол. ж. 1971. Т. 50. Вып. 7. С. 1079–1093.
- Чернов Ю. И.* Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа. Методы почвенно-зоол. исследований. М.: Наука, 1975. С. 160–216
- Чернов Ю. И., Руденская Л. В.* Об использовании энтомологического кошения как метода количественного учета беспозвоночных — обитателей травяного покрова // Зоол. ж. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 137–144.
- Чернов Ю. И., Руденская Л. В.* Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. ж. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 884–894.
- Шалдыбин С. Л.* Характеристика некоторых абиотических факторов, влияющих на формирование и динамику экосистем Нижне-Свирского природного заповедника // Ре-

зультаты многолетних наблюдений в природных комплексах Нижне-Сви́рского заповедника. Тр. НСГПЗ. 2006. Вып. 1. С. 6–30.

Шарова И. Х. Особенности биотопического распределения жужелиц в зоне смешанных лесов Подмосковья // Уч. зап. каф. зоол. и дарв. МГПИ. 1971. Т. 465. С. 61–86.

Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. ж. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 417–433.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 65. Свердловск, 1969. С. 1–200.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Инст. экол. растений и животных. Свердловск, 1968. Вып. 58. 388 с.

Шеффер Е. Г. О морфологической структуре Нижне-Сви́рского ландшафта // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1965. Вып. 3. № 18. С. 90–96.

Шеффер Е. Г. Некоторые черты развития южного Приладожья в голоцене // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1967. Вып. 2. № 12. С. 89–96.

Шляхтенюк А. С. Фауна пауков (Aranei) луговых биогеоценозов Березинского биосферного заповедника // Изв. АН БССР. Сер. биол. н. Минск, 1986. 11 с. (рук. деп. в ВИНТИ 08.04.86, № 2499-В).

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 452 с.

Штернбергс М. Т. Структура и динамика фауны пауков подстилки лишняка снытевого резервата «Морицсала» // Фауна и экология паукообразных. Тр. зоол. ин-та АНСССР. 1979. Т. 85. С. 54–59.

Штернбергс М. Т. Пауки (Aranei) напочвенного покрова и подстилки боров Латвии // Фауна и экология пауков СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 139. С. 141–146.

Эрлих П., Холл Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

Ярмишко В. Т. Растительный мир (включая леса) // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. СПб.: Наука, 1995. С. 183–204.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. Bot. Fen. 1968. Vol. 5. P. 169–211.

Aitchison C. W. Spiders active under snow in southean Canada // Arachnology. 7th Int. Congr. Proc. Symp. Exeter, 1977. London, 1978. P. 139–148.

Aitchison C. W. Feeding and growth of *Coelotes atropos* (Araneae, Agelenidae) at low temperatures // J. Arachnol. 1981. Vol. 9. N 2. P. 327–330.

Aitchison C. W. The phenology of winter-active spiders // J. Arachnol. 1984-a. Vol. 12. N 2. P. 249–271.

Aitchison C. W. A possible subnivean food chain // Winter ecology of small mammals. Carnegie-Mellon Mus. Nat. Hist. Sp. Publ. 1984-b. No 10. P. 363–372.

Aitchison C. W. The role of epigeal spiders in winter trophic relations // Actas X Congr. Int. Arachnol. Jaca/Espana. 1986. P. 169–173.

Aitchison C. W. The ecology of winter-active collembolans and spiders // Aquilo. Ser. Zool. 1989. N 24. P. 83–89.

Aitchison-Benell C. W. Responses to fire by taiga spiders // Proc. Entomol. Soc. Ontario. 1994. Vol. 125. P. 29–41.

Aitchison-Benell C. W. Bog arachnids (Araneae, Opiliones) from Manitoba taiga // Mem. Entomolog. Soc. Canada. 1994-a. Vol. 169. P. 21–31.

Almquist S. Spindeldjursfaunan i granplanteringar i södra Skåne // Entomol. tidskr. 1982. Vol. 103. N 3–4. S. 97–105.

Andersen J. A comparison of pitfall trapping and quadrat sampling of Carabidae (Coleoptera) on river banks // Entomol. Fennica. 1995. Vol. 6. N 2–3. P. 65–77.

- Aspey W. P.* Behavioral ecology of the «edge effect» in *Schizocosa crassiceps* (Araneae, Lycosidae) // Psyche. 1976. Vol. 83. N 1. P. 42–50.
- Austad S. N.* First male sperm priority in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela* (Walckenaer) // Evolution (USA). 1982. Vol. 36, N 4. P. 777–785.
- Austin A. D.* The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna // J. Natur. Hist. 1985. Vol. 19. N 2. P. 359–376.
- Baert L.* Autecology of *Gongylidium rufipes* (Sundevall, 1829) (Araneae, Linyphiade). II. Habitat preference, phenology and life-cycle // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Entomol. 1981. Vol. 53, N 2. 16 p.
- Balkenhol B., Zucchi H.* Vergleichende Untersuchungen zur Überwinterung von Spinnen (Araneae) in verschiedenen Habitaten // Zool. Jahrb. Abt. Syst., Okol. und Geogr. Tiere. 1989. Bd 116. H. 2. S. 161–198.
- Becker L.* Les Arachnides de Belgique. III p. // Ann. Mus. r. Hist. nature Belg. 1896. T. 12. S. 1–378, pl. I–XVIII.
- Beyer R.* Zur Spinnen- und Weberknecht-fauna einer Kulturwiese in der Leipziger Tieflandsbucht // Abh. und Ber. Naturk. Mis. «Mauritianum», Altenburg. 1978. Bd 10. N 2. S. 181–200.
- Bliss P.* Zur Temperaturpräferenz der Wolfspinne *Pardosa lugubris* (Arachnida, Lycosidae) // Entomol. Nachr. Und Ber. 1988. Bd 32, N 2. S. 81–84.
- Bonarić J.-C.* Le cycle vital de l'araignée *Pisaura mirabilis* et ses adaptations climaticues // Bill. Soc. zool. Fr. 1985. Vol. 110, № 3. P. 269–274.
- Bonarić J.-C.* Le cycle vital de l'araignée *Pisaura mirabilis* et ses adaptations au climat // Rev. arachnol. 1987. Vol. 7, N 2. P. 71–77.
- Bonnet P.* Bibliographia Araneorum. Toulouse, 1955–1959. Vol. 2. Pt. 1–4. 5058 S.
- Bonte D., Maelfait J.-P., Baert L.* Determining spider (Araneae) species richness in fragmented coastal dune habitats by extrapolation and estimation // Europ. Aracnol. 2002 (Proc. 20th Europ. Colloq. Arachnol., 22–26 July 2002). P. 189–197.
- Boumezzough A., Musso J. J.* Etude des communautés animales ripicoles du bassin de la rivière Aille (Var-France). I. Aspects biologiques et éco-éthologiques // Ecol. mediter. 1983. Vol. 9, N 1. P. 31–56.
- Breymeyer A.* Zmiany Liczebności populacji *Trochosa terricola* Thor. // Ekol. polska. 1961. A9, № 2. S. 25–38.
- Brignoli P. M.* A catalogue of the Araneae described between 1940 and 1981. Manchester Univ. Press c/o British Arachnol. Soc. 1983. 755 p.
- Broen v. B., Moritz M.* Beiträge zur Kenntnis der Spinnentierfauna Norddeutschlands. I. (ber Riefe- und Fortpflanzungszeit der Spinnen (Araneae) und Weberknechte (Opiliones) eines Meorgebietes bei Greifswald. // Dtsch. Entomol. Zeitschrift., N.F. 1963. Bd 10. S. 379–413.
- Broen V. B., Moritz M.* Beiträge zur Kenntnis der Spinnentierfauna Norddeutschlands. II. Zur Ökologie der terrestrischen Spinnen im Kiefern-mischwald des Greifswalder Gebietes // Dtsch. Entomol. Zeitschrift., N.F. 1964. Bd 11 H. IV/V. S. 353–373.
- Bruun L. E., Michaelsen K. R., Sørensen A., Nielsen M. H., Toft S.* Mating duration of *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae) depends on size of the nuptial gift and not on male size // European arachnology. 2003. Arthr. Selecta (Spec. Iss. No 1). 2004. P. 35–39.
- Buchar J.* [A winter trip among spiders] // Ziva. 1968. N 16. P. 24–25
- Buchar J.* Kommentierte Artenliste der Spinnen Böhmens (Araneidae) // Acta Univ. Carolinae. Biologica. 1992. Vol. 36. S. 383–428.
- Buche W.* Beitr(ge zur (kologie und Biologie winterreifer Kleinspinnen mit besonderer Berücksichtigung der Linyphiiden, *Macrargus rufus rufus* (Wider), *Macrargus rufus carpenteri* (Cambridge) und *Centromerus silvaticus* (Blackwall) // Zeitschr. Morph. (kol. Tiere. 1966. Bd 57. S. 329–448.
- Bultman T. L., Uetz G. W.* A comparison of cursorial spider along a successional gradient // J. Arachnol. 1982. Vol. 10. P. 23–33.

- Bunting B. T.* The effect of fire on humus profiles in Canadian boreal forest // Soil Micro-morphology. 1983. Vol. 2. ABA Publ., England. P. 681–688.
- Christenson T. E., Wengl P. A.* Egg-laying of the golden silk spider, *Nephila clavipes* L. (Araneae, Araneidae): functional analysis of the egg-sac // Anim. behav. 1980. Vol. 28. No 4. P. 1110–1118.
- Craig C. L.* The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes // Amer. Natur. 1987. Vol. 129, N 1. P. 47–68.
- Croeser P.* Spiders with a maternal instinct // East. Cape Natur. 1979, N 68. P. 30–31.
- Czajka M.* Unknown facts of the biology of the spider *Ero furcata* (Villers) (Mimetidae, Araneae) // Polskie pismo entomol. 1963. Vol. 33, № 2. S. 229–231.
- Dahl F.* Die Lycosiden order Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur // Nova Acta. Abh. D. Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. D. Naturf. 1908. Bd 88, Nr. 3. S. 173–678.
- Danks H. V.* Arctic Arthropods. Ottawa: Entomol. Soc. Canada, 1981. 608 p.
- Danks H. V., Footitt R. G.* Insects of the boreal zone of Canada // Canadian Entomologist. 1989. Vol. 121. N 8. P. 625–690.
- De Keer R., Maelfait J.-P.* Life history *Oedothorax fuscus* (Blackwall, 1834) (Araneae, Linyphiidae) in a heavily grazed pasture // Rev. ecol. et biol. Sol. 1987. Vol. 24, № 2. P. 171–185.
- Duffey E.* Spider adaptation to artificial biotopes: The fauna of percolating filter beds in a sewage treatment works // J/ appl. Ecol. 1997. Vol. 34, N 5. P. 1190–1202.
- Edgar W. D.* The life-cycle, abundance and seasonal movement of the wolf spider *Lycosa* (*Pardosa*) *lugubris* in central Scotland // J. Anim. Ecol. 1971. Vol. 40. P. 303–322.
- Einarsson A.* *Dictyna arundinacea* (L.) (Araneae, Dictynidae) found in Iceland // Fauna Norv. 1984. B 31, N 1. P. 66–67.
- Enders F.* Clutch size related to hunting manner of spider species // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1976. Vol. 69. N 6. P. 991–998.
- Esjunin S. L., Golovatch S. I., Penev L. D.* The fauna and zoogeography of spiders inhabiting oak forests of the East European Plain // Ber. nat.-med. Verein Innsbruck. 1993. Bd 80. S. 175–249.
- Esjunin S. L., Penev L. D., Golovatch S. I.* Distribution and assemblage classification of spiders of the East European oak forests (Arachnida, Aranei) // Arthropoda sel. 1994. Vol. 3. N 3–4. P. 67–98.
- Fager E. W.* Communities of organisms // The Sea. Vol. 2 / Ed. by M. N. Hill, Wiley, NY, London and Sydney, 1963. P. 415–437. (Цитировано по Уильямсону, 1975).
- Fergusson J. C.* Natural history of the spider *Hypochilus thorelli* Marx (Hypochilidae) // Psyche. 1972. Vol. 79. N 3. P. 179–199.
- Fraser J., Frankie G. W.* An ecological comparison of spiders from urban and natural habitats in California // Hilgardia. 1986. Vol. 54. N 3. 24 p.
- Gertsch W. J.* American spiders. Toronto; N. Y.; London, 1949. XIII. 285 p.
- Ginet R.* Influence de la nutrition sur la duree de la vie des pocilithermes // Année boil. 1966. Vol. 5, N 1–2. P. 75–93.
- Gonzalez A., Armendano A.* Comportamiento sexual y produccion de ootecas por *Achaearanea tepidariorum* (C. L. Koch) (Araneae, Theridiidae) // Revta. bras. Ent. 1995. Vol. 39. N 2. P. 355–369.
- Gunnarsson B.* Interspecific predation as a mortality factor among overwintering spiders // Oecologia. 1985. Vol. 65. N 4. P. 498–502.
- Haddad C. R., Dippenaar-Schoeman A. S.* The influence of mound structure on the diversity of spiders (Araneae) inhabiting the abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides* // J. arachnol. 2002. Vol. 30, N 2. P. 403–408.
- Hågvar S.* Ecological studies on a winter-active spider *Bolyphantes index* (Thorell), (Arachnida, Linyphiidae) // Norsk Entomol. Tidskr. 1973. Bd 20. S. 309–314.

- Harms K. H.* Spinnen und Weberknechte aus Grünlandbrachen des südlichen Pfälzerwaldes // Beitr. Biol. Grünlandbrachen Sud. Pfälzerwald. Bad Dürkheim. 1987. S. 169–205.
- Heibsch H.* Zur Spinnenfauna der geschützten Hochmoore des Thüringer Waldes // Landschaftspflege und Naturschutz Thüringen. 1985. Bd 22. N 3. S. 71–78.
- Heimer St., Nentwig W.* Spinnen Mitteleuropas. Berlin und Hamburg, Ver. Paul Parey. 1991. 543 S.
- Heller G.* Zum Beutefangverhalten der ameisenfressenden pinne *Callilepis nocturna* (Arachnidae, Araneae: Drassodidae) // Entomol. German. 1976. Bd 3, N 1–2. S. 100–103.
- Helsdingen P. J. van.* Aandacht voor «De Peel» en haar spinnenfauna // Entomol. ber. 1976. Bd 36. H. 3. S. 33–42.
- Hill M. O.* Diversity and evenness: a unifying notion and its consequences // Ecology. 1973. Vol. 54. N 2. P. 427–432.
- Hollander J. den, Dijkstra H., Alleman H., Vlijm L.* Courtship behaviour as species barrier in the *Pardosa pullata* group (Araneae, Lycosidae) // Tijdschr. Entomol. 1973. Vol. 116, N 1. 22 p.
- Hollander J. den, Lof H.* Differential use of the habitat by *Pardosa pullata* (Clerck) and *Pardosa prativaga* (L. Koch) in a mixed population (Araneae, Lycosiade) // Tijdschr. Entomol. 1972. Vol. 115, N 4. S. 205–215.
- Huhta V.* Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests // Ann. Zool. Fennici. 1965. Vol. 2. P. 260–308.
- Huhta V., Viramo J.* Spiders active on snow in northern Finland // Ann. Zool. Fennici. 1979. Vol. 16. P. 169–176.
- Hulsebos J.* Pitfall trapping of spiders in a small stand of oak near Dwingeloo, SW Drenthe (Arachnida: Aranei) // Entomol. ber. 1990. Vol. 50, N 11. P. 154–156.
- Itämies J., Jarva-Kärenlampi M.-L.* Fenology of wolf spiders (Araneae, Lycosidae) at Pulkmila, Central Finland. Mem. Soc. fauna et flora Fenn. 1987. Vol. 63. N 3. P. 73–80.
- Itämies J., Jarva-Kärenlampi M.-L.* Wolf spiders (Araneae, Lycosidae) of the bog at Pulkmila, Central Finland // Mem. Soc. fauna et flora Fenn. 1989. Vol. 65. N 3. P. 103–108.
- Janssens J., De Clerco R.* Seasonal activity of the dominant and subdominant Araneae of arable land in Belgium // Meded. Fac. landbouwwefensch. rijksuniv. gent. 1986. Bd 51, № 3, A, dell. 3. S. 981–985.
- Jedličková J.* Spiders (Aranei) of the Jursky Sur Nature Reserve (Czechoslovakia) // Biol. pr. 1988. Vol. 33, N 3. P. 3–170.
- Jocque R.* Considérations concernant l'abondance relative des araignées errantes et des araignées à toile vivant au niveau du sol // Rev. arachnol. 1984. Vol. 5. N 4. P. 193–204.
- Keer de R., Alderweireldt H., Declerck K., Segers H., Desender K., Maelfait J.-P.* Horizontal distribution of the spider fauna of diurnal activity and grass height // J. Appl. Entomol. 1989. Vol. 107. N 5. P. 455–473.
- Keer de R., Maelfait J.-P.* Life history *Oedothorax fuscus* (Blackwall, 1834) (Araneae, Linyphiidae) in a heavily grazed pasture // Rev. ecol. et boil. sol. 1987. Vol. 24. № 2. P. 171–185.
- Kim J. P., Lee H. P., Jun J. R.* Species composition in the Arthropod community overwintering in the straw band // Korean Arachnol. 1990. Vol. 6, N 1. P. 127–138.
- Kirschner W.* Bisher Bekanntes über die forstliche Bedeutung der Spinnen. Versuch einer Literaturanalyse // Waldhygiene. 1964. Vol. 5. N 6–7. S. 161–198.
- Kirschner W.* Die (berwintert die Schilfredspinne *Araneus cornutus*? // Natur und Museum. 1965. Bd 95. H. 4. S. 163–170.
- Koponen S.* Über die Evertebrata-Fauna (Mollusca, Chilipoda, Phalangida, Araneae und Coleoptera) von Hochmooren in Südwest-Häme // Lounais-Hämeen Luonto. 1968. Vol. 29. S. 12–22.
- Koponen S.* On the spiders of the grand layer of a pine forest in Finnish Lapland, with notes on their diurnal activity // Turun yliopiston julk. S-ar, A-11, 1972. N 49. P. 32–34.

- Koponen S.* Soiden hämähäkkilajiston muutoksista // Mem. Soc. fauna et flora Fenn. 1985. Vol. 61, N 1. P. 19–22.
- Koponen S.* Effect of fire on spider fauna in birch forest, northern Finland. Technische Universität Berlin, Dokumentation Kongresse und Tagungen, 38. 1988. P. 148–153.
- Koponen S.* Spiders (Araneae) on snow surface in subarctic Lapland // Aquilo Scr. Zool. 1989. H. 24. S. 91–94.
- Koponen S.* Ground-living spiders (Araneae) one year after fire in three subarctic forest types, Quebec (Canada) // Mem. Queensland Mus. 1993. Vol. 33. N 2. P. 575–578.
- Koponen S.* Ground-living spiders (Araneae) of old forests in eastern Finland // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1995. Vol. 71. P. 57–62.
- Koponen S.* Spiders (Araneae) on sandy islands in the southwestern archipelago of Finland // Ekológia (Bratislava). 2000. Vol. 19. Suppl. 4. P. 79–85.
- Koponen S.* Ground-living spiders in bogs in northern Europe // Journ. Arachnol. 2002. Vol. 30. N 2. P. 262–267.
- Koponen S.* Effects of intensive fire on the ground-living spider (Araneae) fauna of a pine forest // European Arachnology. (Arthropoda Sel., Spec. Iss., No 1, 2004). 2003. P. 133–137.
- Koponen S.* Early succession of a boreal spider community after forest fire // J. Arachnol. 2005. Vol. 33. N 2, P. 230–235.
- Koponen S., Relyz V., Dapcus D.* Changes in structure of ground-living spider (Araneae) communities on peatbogs along transect from Lithuania to Lapland // Norv.: J. Entomol. 2001. Vol. 48. P. 167–174.
- Koponen S., Rinne V., Clayhills T.* Arthropods on oak branches in SW Finland, collected by a newtrap type // Entomol. Fenn. 1997. Vol. 3. P. 177–183.
- Kronstedt T.* Spindlarna – en styvmoderligt behandlad djurgrupp // Fältbiologen. 1964. B 17. N 3. S. 3–926.
- Kronstedt T.* Etologiska Karaktärer vid taxonomiska studier av vargspindlar // Entomol. Tidskr. 1979. Vol. 100. N 3–4. S. 194–199.
- Krzyżanowska E.* Pajaki (Aranei) // Fragm. faun. 1981. Vol. 26. S. 77–97.
- Kurka A.* Wolf spiders (Lycosidae) in the peatbogs of the Czech Republic. Proc. XV Eur. Coll. Arachnol. České Budejovice. 1995. P. 226.
- Logunov D. V., Marusik Yu. M.* Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). KMK Scientific Press Ltd. 2000. 300 p.
- Locket G. H., Millidge A. F.* British spiders. Ray. Soc. London, 1951. Vol. I. 310 p.
- Luczak J.* Spiders of industrial areas // «Pol. Ecol. Stud.» (PRL). 1984 (1985). Vol. 10. N 1–2. P. 157–185.
- Lukashevich I. G.* Ecological studies on wolf spiders (Lycosidae, Araneae) in Central Belarus: seasonal activities and habitat preferences observed by pitfall trapping // Europ. Arachnol. 2002. P. 171–177.
- Macan T. T.* Self-controls on population size // New Scientist. 1965. Vol. 28. N 474. P. 801–803.
- MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p.
- Maełfait J. P., Vanbiervliet T., Huble J., De Winne P.* Le compétition interspecificque a-t-elle joué un rôle dans l'évolution de la phenologie du cycle vital et du choix de l'habitat chez les araignees // «5eme Colloq. Arachnol. ex. Press. Franc. C.r., Barcelona, 4–6 Sept., 1979». Barcelona, 1980. S. 179–188.
- Majkus Z.* Fauna pavouků (Araneida) státní přírodní rezervace Rašflinště Na Skřitku // Sb pr. Ped. fak. Ostravě. E-17, 1987. № 103. S. 85–102.
- Malicky H.* Vergleichende Barberfallenuntersuchungen auf den Apetloner Hutweiden (Burgenland) und im wiener Neustädter Steinfeld (Niederösterreich): Spinnen (Araneae) // Wiss. Arbeiten BGLD. 1972. Bd 48. S. 109–123.

- Marusik Yu. M., Hippa H., Koponen S.* Spiders from the Altai area, Southern Siberia // *Acta zool. Fennica*. 1996. Vol. 201. P. 11–45.
- Marusik Yu. M., Logunov D. V., Koponen S.* Spiders of Tuva, South Siberia. Magadan: IBPN FEB RAS, 2000. 252 p.
- Marusik Yu. M., Koponen S.* Diversity of spiders in boreal and arctic zones // *J. Arachnology*. 2002. Vol. 30. P. 205–210.
- Marusik Yu. M., Koponen S.* A survey of spiders (Araneae) with holarctic distribution // *J. Arachnol.* 2005. Vol. 33. N 2. P. 300–305.
- Marusik Yu. M., Koponen S., Potapova N. K.* Spiders (Aranei) from Oymyakon, the cold pole of the northern hemisphere (Yakutia, Siberia) // *Arthropoda Sel.* 2004. Vol. 13. N 1–2. P. 69–75.
- McLachlan A. R. G., Wratten S. D.* Abundance and species richness of field-margin and pasture spiders (Araneae) in Canterbury, New Zealand // *N.Z. J. Zool.* 2003. Vol. 30 (1). P. 57–67.
- McLay C. L., Hayward T. L.* Reproductive biology of the intertidal spider *Desis marina* (Araneae, Desidae) on a New Zealand rocky shore // *J. Zool.* 1987. Vol. 211, N 2. P. 357–372.
- Meijer J., Wingerden W. K. R. E., van.* Some data on *Argenna patula* (Simon), *Perimones arenarius* (Emerton) and other spiders new to the Dutchspider fauna (Arachnida, Araneida) // *Entomol. ber. Dl.* 35. 1975. N 9. S. 135–140.
- Melo A. S., Pereira R. A. S., Santos A. J., Shepperd G. J., Machado G., Medeiros H. F., Sawaya R. J.* Comparing species richness among assemblages using sample units: Why do not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? // *Oikos*. 2003. Vol. 101. P. 398–410.
- Merrett P.* Changes in the ground-living spider fauna after heathlands fires in Dorset // *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 1976. Vol. 3. N 8. P. 214–221.
- Mikhailov K. G.* Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). Moscow: Zool. Mus. Moscow St. Univ., 1997. 416 p.
- Mikhailov K. G., Fet V.* Fauna and zoogeography of spiders (Aranei) of Turkmenistan // *Biogeography and ecology of Turkmenistan*. 1994. P. 499–524.
- Morse D. H.* Numbers of broods produced by the crab spider *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae) // *J. Arachnol.* 1994. Vol. 22. N 3. P. 195–199.
- Nentwig W.* Zur Biologie der Schilfsackspinne *Clubiona phragmitis* (Arachnida: Araneae, Clubionidae) // *Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden*. 1981. Bd 45. S. 183–193.
- Niemelä J., Pajunen T., Haila Y., Punttila P., Halme E.* Seasonal activity of boreal forest-floor spiders (Araneae) // *J. Arachnol.* 1994. Vol. 22. P. 23–31.
- Nyffeler M., Benz G.* Spider in natural pest control: A review // *Z. angew. Entomol.* 1987. Vol. 103. N 4. P. 321–339.
- Nyffeler M., Benz G.* Prey and predatory importance of Micryphantid spiders in winter wheat fields and hay meadows // *Z. angew. Entomol.* 1988. Vol. 105. N 2. P. 190–197.
- Nyffeler M., Benz G.* Foraging ecology and predatory importance of a guild of orbweaving spiders in a grassland habitat // *Appl. Entomol.* 1989. Vol. 107. N 2. P. 166–184.
- Oliger T. I.* It's time to unify the methods of a species diversity rating // *Ecology and life (Science, Education, Culture)*. Novgorod the Great, Internat. Journ. 2002. Iss. 6, 2nd Ed. P. 24.
- Oliger T. I.* Epigeic spider assemblages of the sphagnum biotopes in Lake Ladoga region, north-west Russia / Eds. D. V. Logunov, D. Penney // *European Arachnology, 2003. Arthropoda Sel., Special Issue*. 2004. N 1. P. 219–224.
- Oliveira P. S.* Ant-mimicry in some Brazilian salicid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Clubionidae) // *Biol. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 33, N 1. P. 1–15.
- Outsharenko V. I., Platnick N. I., Song D. X.* A review of the North Asian ground spiders of the genus *Gnaphosa* (Araneae, Gnaphosidae) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1992. Nu. 212. P. 1–88.
- Paik K. Y., Kim J. P.* A list of Korean spiders (revised in 1993) // *Korean Arachnol.* 1994. Vol. 10. N 1/2. P. 107–156.

- Palanichamy S., Baranikumar S.* Effects of food rationing on egg production in the araneid spider *Cyrtophora citricola* Forskal (Araneae, Araneidae) // *Monit. Zool. Ital.* 1984. Vol. 18, N 4. P. 275–286.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands. I. Lycosidae. Helsingforsiae. 86 S. *Acta Zool. Fenn.* 1939. Vol. 25. S. 1–86.
- Palmgren P.* Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvarminne Zoological Station, Finland // *Comment. Biol.* 1972. Vol. 52. P. 1–133.
- Palmgren P.* Beiträge zur Kenntnis der Spinnenfauna der Ostalpen // *Comment. Biol.* 1973. Bd 71. S. 1–52.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoscandiens. IV. Argiopidae, Tetragnathidae und Mimetidae // *Fauna Fennica.* 1974. Vol. 24. Helsinki; Helsingfors. S. 1–70.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoscandiens. V. Theridiidae und Nesticidae // *Fauna Fennica.* 1974-a. Vol. 26. Helsinki; Helsingfors. S. 1–54.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoscandiens. VI. Linyphiidae 1. // *Fauna Fennica.* 1975. Vol. 28. Helsinki; Helsingfors. 102 S.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoscandiens. VII. Linyphiidae 2. // *Fauna Fennica.* 1976. Vol. 29. Helsinki; Helsingfors. 126 S.
- Palmgren P.* Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoscandiens. VIII. Argyronetidae, Agelenidae, Hahnidae, Dictynidae, Amaurobiidae, Titanoecidae, Segestriidae, Pholcidae und Sicariidae // *Fauna Fennica.* 1977. Vol. 50. Helsinki; Helsingfors. S. 1–34.
- Penev L. D., Esjunin S. L., Golovatch S. I.* Species diversity versus species composition in relation to climate and habitat variation: a case study on spider assemblages (Aranei) of the East European oak forests // *Arthropoda sel.* 1994. Vol. 3. Nos. 1–2. P. 65–99.
- Platen R.* Spider assemblages (Arachnida: Araneae) as indicators for degraded oligotrophic moors in north-east Germany // *European Aracnology 2003. Arthrop. Selecta, Spec. Iss., No 1,* 2004. P. 249–260.
- Platnick N. I.* Advances in spider taxonomy 1988–1991. With synonymies and transfers 1940–1980. New York, NY Entomol. Soc. c/o Departm. entomol. Amer. Mus. Nat. Hist. 1993. 846 p.
- Platnick N. I.* Advances in spider taxonomy 1992–1997. With redescrptions 1940–1980. New York, NY Entomol. Soc. c/o Departm. Entomol. Amer. Mus. Nat. Hist. 1997. 976 p.
- Platnick N. I.* The World Spider Catalog, version 9.0. 2008. — <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>
- Platnick N. I., Shadab M.* A revision of the American spiders of the genus *Micaria* (Araneae, Gnaphosidae) // *Amer. Mus. Novit.* 1988. Nu. 2916. P. 1–64.
- Polenec A.* Ekološka raziskovanja arahniidske favne v Anemone-Fagetum v Bohinju // *Biol. Vestn.* 1964. N 12. S. 133–146.
- Prószyński J.* Studium systematyczno-zoogeograficzne nad rodziną Salticidae (Aranei) Rejonów Palearktycznego i Nearktycznego. Wyższa Szkoła Pedagogiczna w Siedlcach Rozprawy. 1976. Nr 6. 260 p.
- Relys V., Koponen S., Dapkus D.* Annual differences and species turnover in peat bog spider communities // *Jorn. Arachnol.* 2002. Vol. 30. N 2. P. 416–424.
- Roberts M. J.* Spiders of Britain and Northern Europe. London. Harper Collins Publ. 1995. 383 p.
- Rolland C.* Limitation des populations d'araignées avant la sortie des jeunes du cocon: cas d'Argiope bruennichi (Scopoli)(Araneae, Argiopidae) // *Rev. arachnol.* 1990. Vol. 9, N 2. P. 15–20.
- Rushton S. P., Topping C. J., Eyre M. D.* The habitat preferences of grassland spiders as identified using Detrended Correspondence Analysis (DECORANA) // *Bull. Brit. Arachnol. Soc.* 1987. Vol. 7. N 6. P. 165–170.
- Růžička V.* The structure of spider communities based upon the ecological s. P. strategy as the bioindicator of landscape deterioration // *Proc. 4. Int. Conf. «Bioindicators deteriorationis regionis»,* 1982 (2), C. Budějovice. 1986. P. 219–237.

- Růžička V.* An analysis of spider communities in the meadows of the Třeboň Basin // Acta Sc. Nat. Brno. 1987. Vol. 21. N 5. P. 1–39.
- Růžička V.* Spider (Araneae) communities of rock debris on a typical hillside in the České Středohoří Mts. (North Bohemia) // Acta Entomol. Bohemoslov. 1989. Vol. 86. P. 419–431.
- Růžička V.* Current results of an arachnological survey of some sandstone rock sites in Bohemia (so-called «rock cities») // Arachnol. Mitt. 1992. Vol. 3. P. 1–13.
- Růžička V., Boháč J., Macek J.* Bezobatlí živočichové dutých stromů na Třeboňsku. Invertebrate animals from hollow trees in the Třeboň basin // Sbor. Jihočes. Muz. v Čes. Budějovicích Přírodní Vědy. 1991. Vol. 31, S. 33–46.
- Saito S.* [Об ухаживании при поселении и демонстрация враждебности к самке у самца *Carrotus xanthogramma*] // Атырус. 1984. N 84. P. 29–34 (яп.)
- Schaefer M.* Winter ecology of spiders // Zeitschr. angew. Ent. 1977. Bd 83. S. 113–134.
- Schaefer M.* Effects of an extensive fire on the fauna of spider and larvestmen (Araneida and Opiliones) in pine forest // Proc. 8 Internat. Arachnol. Kongr., Vienna. 1980. P. 103–108.
- Scheidler M.* Niche partitioning and density distribution in two species of Theridion (Theridiidae, Araneae) on thistles // Zool. Ans. 1989. Vol. 223, N 1/2. P. 49–56.
- Sebastian P. A., Mathew M. J., Beevi S. P., Joseph J., Biju C. R.* The spider fauna of the irrigated rice ecosystem in central Kerala, India across different elevational ranges // J. arachnol. 2005. Vol. 33, N 2. P. 247–255.
- Seyfulina R. R.* Spatial distribution of spiders (Arachnida: Araneae) in agroecosystems of the European part of Russia // European Aracnology 2003. Arthropoda Sel., Spec. Iss., N 1. 2004. P. 275–292.
- Shannon C. E., Weaver W.* (Eds.). The mathematical theory of communication. Urbana, Illinois. Univ. Illinois Press, 1949. 117 p.
- Simon E.* Histoire naturelle des Araignées. Tome Premier. Paris, 1892. 1084 p.
- Simpson M. R.* Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care // Ecology. 1995. Vol. 76, N 3. P. 795–800.
- Stamou G. P., Asikidis M. D., Argyropoulou M. D., Sgardelis S. P.* Ecological time versus standard clock time: the asymmetry of fenologies and life history strategies of some soil arthropod from Medditerranian ecosystems // Oikos. 1993. Vol. 66, N 1. P. 27–35.
- Sudd J. N.* The seasons of activity of some spiders at Spurn Head, East Yorkshire // Bull. Br. Aracn. Soc. 1972. Vol. 2. N 6. P. 104–107.
- Svatoň J., Cajdoš P.* Spiders of peatland ecosystems of the Horna Orava region (Slovakia) // Europ. Arachnol. 2002. P. 275–284.
- Tamm J. C.* Fünfjährige Collembolensukzession auf einem verbrannten waldboden in Niedersachsen (BRD) // Pedobiologia. 1986. Bd 29. S. 113–127.
- Tanaka K.* Seasonal life cycle of the house spider *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae) in Northern Japan // Appl. Entomol. and Zool. 1989. Vol. 24, № 1. P. 117–125.
- Thaler K., Flatz S.* Winteraktivität epigaisher Aranei und Carabidae des Innsbrucker Mittelgebirges (900 m NN, Tirol, Österreich) // Anz. Schädlingsk., Pflanzenschutz Unweltschutz. 1980. Jg. 53. H. 3. S. 40–45.
- Thaler K., Steiner H. M.* Winteraktive Spinnen auf einem Acker bei grossenzersdorf (Niederösterreich) // Anz. Schädlingsk., Pflanzenschutz, Unweltschutz. 1975. Jg. 48. H. 12. S. 184–187.
- Toft S.* Life histories of eight Danish wetland spiders // Entomol. Medd. 1979. Bd 47. N 1. S. 22–32.
- Topping C. J., Lovei G. L.* Spider density and diversity in relation to disturbance in agroecosystems in New Zealand, with a comparison to England // N. Z. J. Ecol. 1997. Vol. 21. N 2. P. 121–128.
- Tretzel E.* Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen // Zeitschr. Morph. (kol. Tiere. 1954. Jg. 42. S. 634–691.

- Uetz G. W.* The influence of variation in litter habitats on spider communities // *Oecologia*. 1979. Vol. 40. P. 29–42.
- Vilbaste A.* The spider fauna of Estonia mires // *ENSV Tead. Akad. toimetised. Biol.* 1980. Vol. 29. N 4. P. 313–327.
- Vlijm L., Dijkstra H.* Comparative research of the courtship-behaviour in the genus *Pardosa* (Arachnida, Araneae). I. Some remarks about the courtship of *P. amentata*, *P. hortensis*, *P. nigriceps*, and *P. lugubris* // *Senckenberg. Biol.* 1966. Vol. 47. N 1. P. 51–55.
- Whitcomb W. H.* Lycosid lifehistory research: a critique // *Arachnol. 7th Int. Congr. Proc. Symp. Exeter, 1977. London, 1978. Nu 42. P. 423–427.*
- Whitmore C., Slotow R., Crouch T. E., Dippenaar-Schoeman A. S.* Diversity of spiders (Araneae) in a savanna reserve, northern province, South Africa // *J. Arachnol.* 2002. Vol. 30. N 2. P. 344–356.
- Wiehle H.* 10. Arachnologische Exkursionen im Naturschutzgebiet «Siebengebirge» (Ende April 1959 und Juni 1960) // *Decheniana*. 1961. Bd 9. S. 29–35.
- Winter K., Düwerke P., Schaefer M., Schauerermann J.* Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten des Südheide // *Verhandlungen Gesellschaft für Ökologie (Mainz 1981)*, 10. 1983. S. 57–61.
- Winter K., Altmüller R., Hartman P., Schauerermann J.* Forstungoprojekt Waldbrandfolgen: Populationsdynamik der Invertebratenfauna in Kiefernforsten der Lüneburger Heide. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Göttingen*. 1976. S. 225–234.
- Wise D. H.* Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae, Araneidae) // *Oecologia*. 1979. Vol. 41. N 3. P. 289–300.
- Wise D. H.* Phenology and life history of the filmy dome spider (Araneae: Linyphiidae) in two local Maryland populations // *Psyche*. 1984. Vol. 91, N 3–4. P. 267–288.
- Wolak M.* The significance of unmanaged «island» habitats for epigeic spiders in a uniform agricultural landscape // *Europ. Aracnol. (Proc. 20th Europ. Colloq. Arachnol., 22–26 July 2002)*. 2002. P. 327–336.
- Workman C.* Life cycles growth rates and reproductive effect in lycosid and other spiders // *Turun yliopiston julk.* 1979. Ser. A2, N 62. P. 48–55.
- Yaginuma.* [Водяной паук *Argyroneta aquatica* снова найден в Японии] (яп.) // *Atypus*. 1977. N 69. P. 38–39.
- Yaginuma T.* Check list of Japanese Spiders (1989). Spiders: Etymology of their Scientific and Japanese names». *Kyushu Univ. Pres. (in Japanese)*. 1990. P. 243–276.
- Žitňanská O.* Pavuky — Z našej prírody. *Živočichy. Bratislava, Príroda*. 1981. S. 82–85.
- Zyuzin A. A.* Studies on burrowing spiders of the family Lycosidae (Aranei). I. Preliminary data on structural and functional features // *Acta Zool. Fennica*. 1990. N 190. P. 419–422.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	
Введение	
Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ	
Ландшафт	
Растительность	
Климатические особенности	
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	
Глава 3. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПАУКОВ	
Глава 4. ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ	
Хорологический анализ фауны	
Распределение по биотопам	
Биотопическая встречаемость	
Подводя итоги	
Глава 5. ЗИМНЯЯ ФАУНА	
Подводя итоги	
Глава 6. ЗАВИСИМЫЕ ОТ ЧИСЛЕННОСТИ СТРУКТУРНЫЕ ГРУППИРОВКИ В НАСЕЛЕНИИ ПАУКОВ	
Тренды сезонных изменений	
Плотность населения	
Доминанты	
Фоновые виды	
Редкие виды	
Подводя итоги	
Глава 7. СХОДСТВО АРАНЕФАУН	
Соотношения хорто- и герпетовионтов	
Сходство фаун по биотопам	
Сезонные изменения сходства внутри биотопов	
Биотопические различия сезонных группировок	
Качественный состав общих по биотопам видов с высокой численностью	
Подводя итоги	
Глава 8. ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ФЕНОТИП И ПЛОДОВИТОСТЬ	
Половая структура населения	
Фенотипы размножения	
Плодовитость	
Подводя итоги	

Глава 9. АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ.....	
Фенология и сосуществование близких видов.....	
Влияние климатических факторов.....	
Широтная структура фауны и статус вида.....	
Подводя итоги.....	
Глава 10. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ.....	
Видовое богатство и плотность населения.....	
Структура иерархии.....	
Видовое разнообразие.....	
Подводя итоги.....	
Глава 11. ПОСТПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ.....	
Подводя итоги.....	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	
ЛИТЕРАТУРА.....	

Научное издание

Т. И. Олигер

ПАУКИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

Редактор

Корректор

Компьютерная верстка *Ю. Ю. Тауриной*

Подписано в печать 00.00.2010. Формат 70 × 100¹/₁₆.
Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 00,00.
Уч.-изд. л. 00,0. Тираж 000 экз. Заказ

Издательство СПбГУ.
199004, Санкт-Петербург, В. О., 6-я линия, 11/21.
Тел. (812)328-96-17; факс (812)328-44-22
E-mail: editor@unipress.ru
www.unipress.ru

По вопросам реализации обращаться по адресу:
С.-Петербург, В. О., 6-я линия, д. 11/21, к. 21
Телефоны: 328-77-63, 325-31-76
E-mail: izdat-spbgu@mail.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.