

- Ulfstrand S., Alatalo R., Carlsson A., Lundberg A. Habitat distribution and body size of the Great Tit *Parus major*. — Ibis, 1981, № 4, p. 494—499.
- Van Noordwijk A. I., Scharloo W. Inbreeding in an island population of the great tit. — Evolution (USA), 1981, 35, № 4, p. 674—688.
- Van Noordwijk A. I., van Balen J. H., Scharloo W. Genetic and environmental variation in clutch size of the great tit (*Parus major*). — Neth. J. Zool., 1981, 31, № 2, p. 342—372.

УДК 595.7-15

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКОВ (ARACHNIDA, ARANEI) ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА В ФИТОЦЕНОЗАХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Е. М. Веселова, К. Г. Михайлов

Предпринята попытка выделения элементов горизонтальной структуры населения пауков травяно-кустарничкового яруса. Основой послужили материалы энтомологических кошений в различных растительных ассоциациях. На основании показателей встречаемости взрослых пауков выделены аранеокомплексы, характерные для каждой из исследованных ассоциаций. Дан краткий анализ связей биологических особенностей пауков со структурой растительности и фитоклиматом.

Еще в начале века экологи подчеркивали важнейшую роль растительного покрова как комплексного фактора среды для животных (Clements, Schelford, 1939 и др.). Группировки, топически связанные с теми или иными естественными подразделениями животного населения, можно считать структурными элементами животного населения. При этом обитатели травостоя представляют отдельный ярус животного населения, т.е. элемент вертикальной структуры (Чернов, 1971). Горизонтальная структура включает единицы различного ранга: узловые сгущения, связанные с отдельными растениями (Стебаев, 1971), комплексы, приуроченные к растительным ассоциациям и т.д.

Мы провели учеты в травяно-кустарничковом ярусе следующих ассоциаций, выделенных по С. М. Разумовскому (1981): осоки стройной (*Carex gracilis*), камыша лесного (*Scirpus silvaticus*), таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*), щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*), душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum*), вереска (*Calluna vulgaris*), сосняка-ландышника (*Pinus silvestris — Convallaria majalis*) и ельника-черничника (*Picea obovata — Vaccinium myrtillus*).

Все перечисленные ассоциации представлены на сравнительно небольшой территории в окрестностях Костромской таежной научно-опытной станции ИЭМЭЖ АН СССР (Костромская обл., Мантуровский р-н). В междуречье Волги и Камы, как и на всей территории Ветлужского ботанико-географического района, существует единая сукцессионная система растительных ассоциаций (Разумовский, 1980), поэтому наши данные вполне репрезентативны для всего региона.

Для учетов был использован метод энтомологического кошения. Производили по 25, в некоторых случаях по 100 взмахов троекратно в каждый из фенологических периодов лета (Шульц, 1981) с 1981 по 1983 г.

Говоря о биотопическом распределении пауков, мы имеем в виду половозрелых особей. Ювенильные пауки, составляющие большую часть населения, чаще всего могут быть определены лишь до семейства. Известно, что ювенильные особи стремятся к широкому расселению. По этой причине биотопическое распределение неполовозрелых пауков может быть значительно шире, чем у взрослых. Например, взрослые пауки рода *Dolomedes* обычны во влажных открытых стациях (в данном случае это ассоциации осоки, камыша и таволги). В то же время молодые *Dolomedes* зарегистрированы нами почти во всех исследованных биотопах.

Плотность половозрелых пауков в травостое низка. По этой причине мы ограничились описанием качественного состава комплексов пауков, соответствующих исследованным растительным ассоциациям.

ЭКОЛОГИЯ 6/1986

Основой для выделения аранеокомплексов послужили показатели встречаемости.

Ассоциации осоки стройной, камыша лесного и таволги вязолистной представляют собой ранние стадии одной из гидрархных сукцессионных серий, а именно, евтрофной гидросерии. Они произрастают в местах с сильно увлажненной, достаточно богатой и аэрируемой почвой, чаще всего, по берегам проточных водоемов. Осочник и камышевник являются различными вариантами начальной стадии евтрофной гидросерии. Таволжаник меняет каждую из этих ассоциаций в ходе сукцессии по мере уменьшения влажности биотопа.

Аранеокомплексы травяно-кустарничкового яруса различных ассоциаций

Вид	Экологическая характеристика	Ассоциация						
		C,S	F	PC	PV	A	D	CX
<i>Ero furcata</i> (Vill.)	Лесной мезофил			+	+			
<i>Evarcha falcata</i> (Cl.)	Мезофил			+				+
<i>E. arcuata</i> (Cl.)	Гигромезофил				+			
<i>Xysticus ulmi</i> (Hahn.)	Эвритопный	+	+			+	+	
<i>X. cristatus</i> (Cl.)	Мезофил					+		
<i>Misumena vatia</i> (Cl.)	Луговой мезофил		+					
<i>Chêracanthium pennyi</i> O. P. C.	Ксеромезофил					+		
<i>Clubiona trivialis</i> C. L. Koch	Мезофил							+
<i>C. caerulescens</i> L. Koch	»		+	+	+			
<i>C. lutescens</i> Westr.	»		+		+			
<i>C. subsullans</i> Thor.	»				+			
<i>C. stagnatilis</i> Kulcz.*	Прибрежный гигрофил	+						
<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Cl.)	»	+	+					
<i>D. plantarius</i> (Cl.)	»	+	+					
<i>Singa hamata</i> (Cl.)	»	+						
<i>S. nitidula</i> C. L. Koch	Эвритопный					+		
<i>Cercidia prominens</i> (Westr.)	Лесной мезофил			+	+			
<i>Araneus marmoreus</i> Cl.	Гигромезофил		+				+	
<i>Nuclenea patagiata</i> (Cl.)	»		+					
<i>Tetragnatha</i> spp.	Гигрофил	+						
<i>Pachygnatha clercki</i> Sund.	»	+	+					
<i>Bolyphantes alticeps</i> (Sund.)	»				+		+	
<i>B. luteolus</i> (Blackw.) *	Гигромезофил	+			+			
<i>Leptyphantes alacris</i> (Blackw.)	»				+			
<i>Linyphia triangularis</i> (Cl.)	Эвритопный				+		+	
<i>Neritene clathrata</i> (Sund.)	Мезофил				+			
<i>N. marginata</i> (C. L. Koch)	»							
<i>Helophora insignis</i> (Blackw.)	Гигромезофил			+			+	+
<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider)	»						+	
<i>Porrhomma pygmaeum</i> (Blackw.)	»	+	+	+				
<i>Gnathonarium dentatum</i> (Wider)	»	+	+					
<i>Hypomma bituberculatum</i> (Wider)	»	+	+					
<i>Oedothorax gibbosus</i> (Blackw.) **	»	+	+					
<i>Gongylidium rufipes</i> (L.)	»				+			

Примечание. Условные обозначения ассоциаций см. на рисунке.

* Виды, из двух пионерных ассоциаций евтрофной гидросерии предпочитающие осоку стройную.

** Виды, предпочитающие камыш лесной.

Как показывает диаграмма фаунистического сходства (рис. 1), аранеофауна травостоя трех названных ассоциаций имеет много общего. Наиболее сходны в этом отношении осочник и камышевник. Различия здесь обусловлены нехарактерными и в достаточной степени случайными находками, что доказывает сравнение аранеокомплексов травяного яруса этих ассоциаций (см. таблицу, колонка C, S).

Сходство видового состава пауков и аранеокомплексов названных ассоциаций обусловлено фитоклиматическими особенностями. Их отличает значительная высота и густота травостоя. Средняя высота осоки стройной в середине лета достигает 80 см, камыша лесного — 90 см, а таволги вязолистной — 165 см. При этом общее проективное покрытие обычно около 100%.

В таком высоком и густом травостое ограничено движение воздуха, и поэтому задерживается водяной пар, выделяющийся в результате транспирации. Древесная растительность также тормозит турбулентное перемешивание приземного воздуха, поэтому под пологом лесов влажность обычно высока (Гейгер, 1960). Гигрофильные и гигромезофильные виды нередко населяют как приводные станции, так и леса, избегая при этом низкотравных лугов и пустошей (в конкретном слу-

чае — колосковых лугов и вересковых пустошей), где влажность воздуха в травостое в солнечные дни может значительно падать. Этим объясняется сходство видового состава пауков между травяно-кустарничковым ярусом лесов и евтрофных болот (см. рисунок).

Интересно, что пауки данного яруса более разнообразны в ассоциациях с влажным фито-климатом по сравнению с лугово-пустынным (см. рисунок, ср. колонки С, S, F, PC, PV, A и CX в таблице).

Различия лесных и болотных аранеокомплексов, вероятнее всего, связаны с освещенностью. Так, для травостоя безлесных ассоциаций ха-

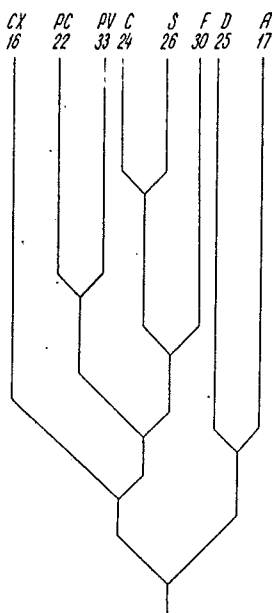


Диаграмма фаунистического сходства населения пауков травяно-кустарничкового яруса исследованных растительных ассоциаций (по Маунтфорду).

Ассоциации: С — осока стройная, S — камыш лесной, F — таволга вязолистная, PC — сосняк-ландышник, PV — ельник-черничник, A — душистый колосок, D — щучка дернистая, CX — вереск; цифры — число видов пауков, зарегистрированных в укосах.

актерны пауки-томизиды. В лесах, они, как правило, встречаются в хорошо освещенных кронах деревьев.

Отдельные виды характерны только для лесов. Так, в состав аранеокомплексов травяно-кустарничкового яруса сосняка-ландышника (PC) и ельника-черничника (PV) входят *Cercidia prominens* (Westr.) и *Ero furcata* (Vill.). Первый из них — паук-кругопряд, а второй охотится без тенет, исключительно на пауков. Оба вида, очевидно, тенелюбивы, так как не обнаружены в открытых станциях.

Значительная часть пауков, входящих в аранеокомплексы травяно-кустарничкового яруса лесов и евтрофо-болотных ассоциаций, — это тенетники, плетущие горизонтальную сеть (сем. Linyphiidae). Такие тенета рассчитаны на сбор насекомых, падающих сверху, например в результате соударения с вертикальной паутиной нитью (Ашикбаев, 1973). Горизонтальные сети эффективны, когда динамическая плотность потенциальных жертв над ними высока. Это достигается среди высокой растительности, тем более что большая часть видов, плетущих такие тенета, раскидывают их невысоко над землей.

Между высотой расположения сети, ее размерами и кругом пищевых объектов существует определенная связь. Например, упоминаемые виды родов *Porrhomma*, *Gnathonarium*, *Hypomma*, *Oedothorax*, *Erigone*, *Gongylidium* сооружают маленькую сеточку, рассчитанную на

микрофауну, всего в 2—3 см от поверхности почвы. *Bolyphantes*, *Helophora*, *Neriene*, *Lepthyphantes* раскидывают сеть несколько крупнее, до 10—15 см над землей. Тенета довольно крупного паука *Linyphia triangularis* (Cl.) отличаются большими размерами. Они могут располагаться на разной высоте, в том числе на нижних ветвях деревьев.

Особенно много линифид в кустарничковом ярусе ельника-черничника (см. таблицу, колонка PV). Их тенета в основном рассчитаны на жертв, падающих из крон.

Ассоциация щучки во многих отношениях занимает промежуточное положение между лесными и болотными ассоциациями, с одной стороны, и лугово-пустошными, с другой. Она представлена лугом, произрастающим на достаточно влажных почвах. Генеративные побеги щучки достигают 100 см в высоту. Они тонки и не слишком густы, поэтому не могут удерживать водяной пар столь же эффективно, как высокий и густой травостой евтрофных болот или древесная растительность. В то же время практически 100%-ное проективное покрытие создает листья щучки. Среди них поселяются линифиды, чему благоприятствует значительная высота травостоя (см. таблицу, колонка D).

Условия обитания в ассоциациях щучки и таволги сходны в отношении субстрата для тенет кругопрядов (*Araneidae*). В обеих имеются довольно большие просветы между растениями в верхнем горизонте травостоя. Есть возможность для постройки крупных вертикальных колесовидных сетей таких видов, как *Araneus marmoreus* и *Nuctenea paganiata*.

Для ассоциаций осоки и камыша, где в норме отсутствуют крупные просветы между растениями, характерен кругопряд *Singa hamata*, сооружающий маленькую вертикальную кольцевую сеточку, рассчитанную на не крупную летающую добычу. В ассоциации душистого колоска обитает *S. nitidula*, также строящая маленькую вертикальную кольцевую сеть. Здесь размеры паутины диктуются в основном небольшой высотой травостоя, как правило, не более 45 см. В черничнике и ландышнике обычен лесной кругопряд *Cercidia prominens*, небольшие размеры сети которого соответствуют высоте растений травяно-кустарничкового яруса, в среднем 20—30 см.

Интересно отметить, что открыто сидящие на сети пауки рода *Singa* обладают блестящим телом. Это способствует отражению солнечных лучей и помогает им избежать перегрева. *Araneus* и *Cercidia* с матовыми покровами обычно держатся в тени или в специальном укрытии.

Отражательным эффектом обладают и белые покровы бокохода *Misumena vatia*. Вместе с тем окраска этого паука играет роль покровительственной, так как он устраивает засаду на своих жертв среди белых цветков. Отличительная особенность *Misumena* — способность изменять окраску покровов в соответствии с оттенком фона.

В целом пауков-засадников (*Thomisidae*) отличает интенсивная окраска, гармонирующая с окружающим фоном. Это характерно для пауков с дневной активностью, обитающих на растениях. Сильная пигментация предохраняет их от чрезмерного воздействия солнечной радиации. В то же время ночные охотники, например, *Clubionidae*, окрашены бледно.

У клубионид наиболее ярко выражено такое прикрепительное приспособление, как скопула, щетка специальных волосков на подошвенной стороне лапки и предлапки. Скопула или отдельные пучки прикрепительных волосков имеются у пауков, обитающих на растениях, а также у тарантула (*Lycosa* spp.), который передвигается по вертикальным стенкам своей норки.

Клубиониды в отличие от томизид активно разыскивают добычу. Сходная тактика свойственна некоторым представителям семейства

Tetragnathidae, охотящихся на растениях днем. Аналогично охотничье поведение уже упоминавшихся пауков рода *Dolomedes*. В отличие от тетрагнатид *Dolomedidae* нередко спускаются с растений на почву и даже на поверхность воды.

Максимальной сложности охотничье поведение достигает у пауков-скакунок семейства *Salticidae*. Сальтициды могут выслеживать очень подвижную добычу и прыжком достигать ее. Это возможно благодаря исключительному среди пауков бинокулярному зрению.

Прыжок — распространенный способ преодоления пространства в толще травостоя. В этом ярусе представлены прыгуны из самых различных групп членистоногих: ногохвостки, прямокрылые, цикадки, листоблошки, клопы, жуки-листоеды (*Alticinae*), некоторые долгоносики и, наконец, пауки-скакуны. Последние очень многочисленны в самой засушливой из исследованных нами ассоциаций, в верещатнике (СХ).

Мы обследовали ассоциацию вереска, относящуюся к ксеросерии. В отличие от гомономной ее ассоциации мезотрофной гидросерии (Разумовский, 1981) она произрастает на сухих местообитаниях. Растения здесь разрежены и в среднем невысоки, 25—30 см. Такая структура растительного покрова обуславливает сильный разогрев поверхности почвы в солнечные дни, что способствует иссушению почвы и снижению влажности воздуха в приземном слое (Гейгер, 1960). Скакуны рода *Evarcha*, охотящиеся на растениях в дневное время, избегают чрезмерного перегрева за счет блестящих черных чешуек, покрывающих тело.

Бедность аранеокомплексов верещатника и колоскового луга (СХ и А) обусловлена сходными особенностями структуры растительного покрова и фитолимата. Обилие потенциальных жертв, по-видимому, не играет определяющей роли, в особенности в ассоциации колоска, травостой которой заселен очень обильно (Веселова, 1984).

Таким образом, нам удалось показать, что травяно-кустарничковому ярусу каждой из исследованных растительных ассоциаций свойствен особый аранеокомплекс. Экологические ниши видов, входящие в комплекс, в значительной степени разделены благодаря различным стратегиям охоты. Подобные примеры известны для совместно обитающих хищных двукрылых (Лер, 1973).

Состав аранеокомплекса той или иной ассоциации определяется, с одной стороны, особенностями структуры растительности и фитолимата, с другой стороны — адаптивными характеристиками пауков. Выделенные комплексы можно рассматривать как элементы горизонтальной структуры населения пауков в рамках травяно-кустарничкового яруса.

ИЭМЭЖ имени А. Н. Северцова

Поступила в редакцию
10 сентября 1985 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Ашикбаев Н. Ж. Жизненные формы пауков (Aranidae), обитающих на пшеничных полях Кустанайской области. — Энтомол. обозрение, 1973, 52, вып. 3, с. 508—519.
- Веселова Е. М. Анализ населения травостоя некоторых растительных ассоциаций, характерных для территории Костромской станции. — В кн.: Животный мир южной тайги. М.: Наука, 1984, с. 126—131.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.: 1960, 486 с.
- Лер П. А. О некоторых адаптивных направлениях в эволюции ктырей (Diptera, Asilidae). — Зоол. журнал, 1973, 52, вып. 7, с. 1017—1025.
- Разумовский С. М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений. — В кн.: Интродукция тропических растений. М.: Наука, 1980, с. 10—27.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981.
- Стебаев И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири. Автореф. дис. докт. биол. наук, М., 1971, 49 с.

- Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований. — Журнал общ. биол. 1971, 32, № 4, с. 425—438.
- Шульц Г. Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981, 188 с.
- Clements F., Schelford E. Bio-Ecology. N. Y. — L., 1939, 425 p.

УДК 599.323.4 + 599.32

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ (*APODEMUS SYLVATICUS* L.) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Н. Е. Колчева

В течение семи лет изучали основные экологические особенности популяции лесных мышей: динамику численности, лабильность возрастной структуры, происхождение, продолжительность жизни и участие в размножении отдельных когорт. Применяли метод мечення с повторными отловами и морфофизиологическую обработку забитых животных. Отмечена низкая репродуктивная активность сеголеток и их ранняя «консервация». Показано, что популяционная динамика определяется численностью и демографической структурой группировки перезимовавших, а также сроками созревания и участием в размножении молодняка.

Изучение колебаний численности и изменений структуры в популяциях различных видов грызунов, несмотря на большое количество накопленных данных, представляет до сих пор большой интерес, так как грызуны являются важным компонентом в биоценозах и обладают сложной экологической структурой. Интерес этот обусловлен и хозяйственной значимостью многих представителей отряда.

В настоящей работе приводятся результаты изучения возрастной структуры и ее роли в динамике численности популяции лесных мышей в течение ряда лет (1979—1985 гг.) на Южном Урале в Ильменском заповеднике имени В. И. Ленина¹.

В районе исследований встречаются 12 видов грызунов. Выбранные стационарные площадки являются типичными местами обитания рыжих полевок и лесных мышей. Рыжая полевка доминирует в отловах, составляя в разные годы 25—90% выборки. Экологические особенности этого вида в данном районе (в первую очередь возрастная структура) обстоятельно изучены (Оленев, 1984). Численность лесной мыши очень вариабельна по годам: в 1975—1978 гг. она была чрезвычайно низкой², в 1979—1980 гг. достигла высокого уровня, при котором вид стал иметь существенное значение в сообществе, выступая в качестве доминанта рыжей полевки, а в некоторых биотопах даже превышая ее по численности. В последующие годы произошел спад численности, а в 1985 г. намечилось ее восстановление (Колчева, Оленев, 1985).

Исследования проводили на стационарном участке — полуострове лесного озера (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвопокровного лишайника) площадью 1,5 га. В 1984—1985 гг. вследствие низкого уровня численности животных такая же работа выполнена еще на одном участке, сходном в биотопическом отношении с первым (часть острова площадью 0,7 га). Применяли метод индивидуального мечення путем ампутации дистальных фаланг пальцев (Наумов, 1951; Кучерук, 1952). В последующем регулярно отлавливали животных с апреля по сентябрь—октябрь и в некоторые годы в декабре. При поимке у каждого зверька регистрировали метку, пол, вес тела, состояние генеративной системы по внешним признакам (у самцов — величину семенников и развитость придатков, у самок — наличие беременности, подсосных

¹ Автор выражает признательность Г. В. Оленеву за организацию и помощь при сборе полевого материала, а также рекомендации по анализу полученных данных.

² Эти сведения, а также полевые сборы за 1979 г. были любезно предоставлены Г. В. Оленевым.