

Распределение пауков (Arachnida: Araneae) в зонально-катенной матрице степей Центрального Казахстана

Л. А. ТРИЛИКАУСКАС, И. И. ЛЮБЕЧАНСКИЙ*

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

**E-mail: lubech@gmail.com*

Статья поступила 13.02.2020

После доработки 31.03.2020

Принята к печати 03.04.2020

АННОТАЦИЯ

Исследования сообществ пауков (Arachnida: Aranei) проведены в Центральном Казахстане вдоль 70° в. д. в подзонах настоящей, сухой и опустыненной степей на катенах, включающих элювиальную, транзитные и аккумулятивную позиции. Выявлено 79 видов пауков, относящихся к 33 родам и 11 семействам. Основу населения пауков составляют бродячие пауки-гнафозиды (Gnaphosidae) – группа, характерная для аридных зон и засушливых стадий. Существенную роль в районе исследований играют также пауки-волки (Lycosidae), наиболее многочисленными на нижних, более влажных позициях катен. В направлении с севера на юг от настоящих степей к опустыненным наблюдается увеличение в населении доли пауков-скакунчиков (Salticidae) и их таксономического разнообразия. В отличие от видового богатства жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae), уменьшающегося в ряду указанных биотопов с севера на юг, количество видов пауков увеличивается, и этим оно сходно с видовым богатством жуков-чернотелок. На широтном градиенте с севера на юг на верхних позициях катен происходит снижение динамической плотности пауков, при этом экологическое разнообразие таксоценов пауков увеличивается. Позиции катен, сходные по фаунистическому составу, как правило, близки и по структуре населения пауков.

При переходе от настоящих степей к опустыненным наблюдается сокращение числа широкоареальных видов с суббореальным распространением и возрастает число видов, свойственных степным, полупустынным местообитаниям и солончакам.

Ключевые слова: пауки, пространственное распределение, ареал, фауна, население, засоление, аридизация, катена.

Пауки в качестве модельного экологического объекта находят все более широкое применение в изучении состояния и динамики природной среды [Триликаускас, 2010; Piterkina, 2011; и др.]. Это исключительно разнообразная как в таксономическом, так и в экологическом плане группа членистоногих. Параметры населения пауков могут быть надежными

характеристиками изменений среды обитания во времени и пространстве.

Исследования пауков на территории Казахстана до сих пор не охватывали его центральную часть и в большинстве случаев носили фаунистический характер [Савельева, 1970, 1979; и др.]. Активно начались они лишь в начале текущего столетия. Ряд фаунистиче-

ских работ выполнен по Восточному Казахстану [Tuneva, 2004; Marusik, Logunov, 2011], однако исследований синэкологии и зоогеографии пауков здесь до сих пор не проводилось. Пауки Западного Казахстана изучаются более активно [Пономарев, 2007а, б, 2008]. Структура сообществ пауков в полупустыне этого региона обобщена в работе Т. В. Питеркиной [Piterkina, 2011]. Таким образом, фауна и экология пауков в степях Центрального Казахстана до настоящего времени остаются неизученными.

Равнины Центрального Казахстана с их континентальным климатом и слабо выраженным рельефом могут служить в качестве матрицы экологических факторов. Широкий диапазон условий среды степей Центрального Казахстана выражен в географическом масштабе в виде системы широтных зон и подзон, образующих правильный градиентный ряд, и в локальном масштабе – на катенах (стоковых сериях биоценозов), вдоль которых существует закономерное изменение увлажнения и засоленности.

В целом, от северных пределов степной зоны к южным увеличивается количество тепла, уменьшается количество атмосферных осадков, растут испаряемость, дефицит влаги и аридизация среды обитания биоты. В том же направлении меняется сезонный порядок выпадения осадков – максимумы их количества смещаются от июля на весенне-раннелетний период [Казахстан, 1969; Береснева, 2006].

Цель настоящей работы – исследовать распределение представителей крупного и разнообразного таксоцена, которым являются пауки, в зонально-катенной матрице среды, и определить зоогеографические и экологические закономерности их пространственного размещения в степях Центрального Казахстана.

МЕТОДИКА

Материал собран в трех географических пунктах, расположенных примерно вдоль 70° в. д.: в настоящей степи – на южном черноземе в окрестностях пос. Шортанды (51°34' с. ш., 71°17' в. д.) с 31 мая по 8 июня 2018 г.; в сухой степи – на темно-каштановой почве в окрестностях пос. Арыкты (50°32' с. ш., 70°27' в. д.) с 1 по 7 июня 2018 г. (Республика Казахстан, Акмолинская обл.) и в опу-

стынной степи в окрестностях пос. Баршынь (49°37' с. ш., 69°28' в. д.) (Карагандинская обл.) со 2 по 7 июня 2018 г.

Исследования проводились с использованием катенного подхода, т. е. синхронного получения данных не только из зональных ландшафтов, но и из интразональных позиций, предварительно выбранных и размеченных [Мордкович и др., 1985]: элювиальной (EL; соответствует зональному ландшафту), транзитных (TR) и аккумулятивной (AC). Для обозначения позиций использована номенклатура, предложенная М. А. Глазвской и А. Н. Геннадиевым [1995]. В пунктах Шортанды и Арыкты на катенах выделялось по две транзитных позиции (TR1 – трансэлювиальная и TR2 – трансаккумулятивная), а в Баршыне из-за высокого разнообразия биотопов – три (добавлен TR3). Таким образом, учеты одновременно проведены в 13 биотопах (позициях катен) (табл. 1).

Сбор пауков осуществлен с помощью почвенных ловушек. В каждой позиции ловушки расставляли в одну линию по 10 штук на расстоянии 3–4 м друг от друга. Расстояние между позициями составляло от 100 до 300 м. Все данные учетов в целях унификации приводятся в пересчете на 100 ловушко-суток.

В работе проведен ареалогический анализ аранеофауны. За его основу взята типология ареалов, разработанная для жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) [Дудко, Любечанский, 2002] и адаптированная для пауков [Любечанский, Азаркина, 2017; Azarkina et al., 2018]. Рассмотрена широтная компонента ареала каждого вида. Выделены бореальная, суббореальная гумидная, субаридная и полизональная группы. Важно отметить, что названия ареалогических групп отражают только географическое распространение видов и не характеризуют их биотопический преферендум. Северная граница видов бореальной группы проходит в зоне тундры или лесотундры. На юге бореальные виды могут проникать в степную зону в центральном секторе Палеарктики или зону широколиственных лесов в западном и восточном секторах. К суббореальной гумидной группе мы относим виды, которые не встречены севернее подзоны средней тайги в центральном секторе Палеарктики. Южная граница распространения этой группы проходит по степной зоне. Субаридная группа включает виды,

Краткая характеристика позиций катен в степях Центрального Казахстана

Название позиции, координаты, высота над ур. м.	Характеристика
Шортанды (S). Подзона настоящих степей. Участок целинной настоящей степи площадью около 200 га примерно в 20 км юго-восточнее с. Шортанды (Казахстан, Акмолинская обл.)	
EL 51° 33' 57,7" с. ш., 71° 16' 50,3" в. д. 422 м	Ковыльная степь, проективное покрытие (ПП) 70 %. Среди злаков много разнотравья: шалфей, лапчатка, ястребинка, мытник, зопник, полыни. Из-за холодной весны вегетация слабо развита
TR 1 51° 33' 55,1" с. ш., 71° 17' 05,2" в. д. 421 м	Ковыль, мезофильные злаки, полыни. Степь с элементами олуговения и осолонцевания. ПП 40–50 %
TR 2 51° 34' 00,5" с. ш., 71° 17' 25,9" в. д. 419 м	Луговой солонец. Ковыль, пятна полыней. Небольшой выпас овец и лошадей. Цветущих растений 31 мая нет. ПП 30–40 %
АС 51° 33' 58,2" с. ш., 71° 17' 28,9" в. д. 420 м	Прибрежный луг с кустами ивы вдоль уреза воды (пруда, образованного противозерозионной запрудой с прорванной несколько лет назад дамбой). Линия ловушек в 3–5 м от воды. Луг из мезофильных злаков с полынями, заливаемый весной водой. Дальше от берега находятся длительно непересыхающие лужи с древовидной полынью. В почве следы осолонцевания. ПП 60–70 %
Арыкты (А). Подзона сухих степей. Участок площадью не менее нескольких тысяч гектаров в 11,5 км юго-юго-западнее пос. Арыкты (Казахстан, Акмолинская обл.). Плакоры либо распаханы, либо лежат под залежью	
EL 50° 32' 38,9" с. ш., 70° 27' 47,9" в. д. 359 м	Ковыльковая степь с элементами разнотравья. Элювиально-транзитная позиция, ПП 40–50 %. Следы умеренного выпаса
TR 1 50° 32' 34,4" с. ш., 70° 27' 38,0" в. д. 354 м	Ковыльковая степь. Значительно более разреженный растительный покров, чем на элювиальной позиции. ПП 30–40 %
TR 2 50° 32' 33,0" с. ш., 70° 27' 35,4" в. д. 353 м	Солонец с мозаикой из пятен ковыля с ферулой. ПП на солонце 30–40 %, на ковыльнике 60–70 %
АС 50° 32' 29,7" с. ш., 70° 27' 34,9" в. д. 353 м	Солончак. Доминанты: лебеда бугорчатая, гониолимон. Расстояние от линии ловушек до кромки сплошного соляного покрова около 5 м. Следы сильного выпаса
Баршыя (В). Подзона опустыненных степей. Участок в 6 км юго-юго-западнее с. Баршино, берег и окрестности оз. Сарыжол	
EL 49° 37' 31,7" с. ш., 69° 28' 21,8" в. д. 371 м	Дерновинно-злаковая степь на вершине пологого холма. ПП 40–50 %
TR 1 49° 37' 23,7" с. ш., 69° 28' 17,4" в. д. 370 м	Ковыльная степь со спиреей в верхней части склона. ПП 70 %
TR 2 49° 37' 20,5" с. ш., 69° 28' 18,5" в. д. 369 м	Полынная опустыненная степь в выпуклом месте в нижней части склона. ПП 30–40 %. На поверхности почвы большое количество мелких камней
TR 3 49° 37' 12,9" с. ш., 69° 28' 28,3" в. д. 361 м	Ковыльная степь на солонце. ПП 40–50 %
АС 49° 37' 11,3" с. ш., 69° 28' 35,1" в. д. 359 м	Солончак сарсазановый у берега. ПП около 30 %. Следы выпаса

распространенные не севернее лесостепи. Распространение полизональных видов на севере сходно с бореальными, на юге они проникают в зону полупустынь или еще южнее. Спектры ареалов видов пауков в каждом местообитании позволяют оценить, насколько “северной” или “южной” является видовая композиция в том или ином биотопе.

Анализ данных проводился с помощью программы PAST V. 3.26b [Hammer et al., 2001]. Рассчитывались индексы видового разнообразия Симпсона, Шеннона и Бергера — Паркера, коэффициенты фаунистического сходства Раупа — Крика и сходства населения по Морисите.

При анализе динамической плотности пауков на уровне семейств расчет делался как с учетом ювенильных экземпляров, так и без них (табл. 2). При анализе доли представителей отдельных семейств ювенильные особи учитывались, так как до семейства они легко определяются. При анализе видовой структуры по обилию ювенильные особи в расчет не включались.

Доминантный комплекс в данной работе включал виды, являющиеся субдоминантами (2,1–5 % в общей структуре таксоцены), доминантами (5,1–10 %) и супердоминантами (>10 %).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический анализ. На катене в Шортанды (подзона настоящей степи) наибольшее таксономическое разнообразие пауков наблюдалось в луговом сообществе (АС) (табл. 3). В целом на этой катене зарегистрировано 30 видов пауков, относящихся к 18 родам и 9 семействам. При этом представители трех семейств (Linyphiidae, Phrurolithidae и Tetragnathidae) на других катенах отмечены не были. Стоит отметить, что семейства Lycosidae, Liostridae и Thomisidae в подзоне настоящей степи были представлены большим числом видов, чем на других катенах, а семейство Gnaphosidae — напротив, было вдвое беднее. Пауки-скакунчики здесь были представлены единственным видом очень мелких темноокрашенных сальтицид из рода *Chalcoscirtus*.

На катене в Арыкты (подзона сухой степи) исследованы позиции — от ковылковой сухой степи (EL) до солончака по берегу соленого

озера (АС). На солончаке (АС) и первой транзитной позиции с разреженным растительным покровом (TR1) таксономическое разнообразие пауков было близким и наиболее разнообразным на катене. Здесь также зарегистрировано 30 видов пауков из 18 родов, но число представленных семейств было меньше, чем в подзоне настоящей степи (7). На первой (TR1) и второй (TR2) транзитных позициях этой катены встречался единственный представитель семейства тенетников-теридид *Steatoda albomaculata*. На катене в подзоне сухой степи вдвое возрастает видовое разнообразие бродячих пауков гнафозид и появляются 2 вида пауков-скакунчиков, не отмеченные в подзоне настоящей степи.

В подзоне опустыненной степи на катене Баршын изучалось 5 позиций — от зонального ландшафта на вершине пологого холма (EL) до солончака (АС) у берега озера. Население пауков солончака отличается самым высоким таксономическим разнообразием не только на этой катене, но и в целом в районе исследований. Однако для катены в подзоне опустыненной степи характерно существенное варьирование числа видов, родов и семейств пауков на различных позициях. Так, например, таксономическое разнообразие пауков на уровне видов и родов на TR1 было самым низким для всего района исследований. Всего на этой катене отмечено не менее 40 видов пауков из 23 родов и 7 семейств. В данном географическом пункте не встречались пауки семейства Liostridae, населяющие катены Шортанды и Арыкты, при этом только здесь были собраны два вида пауков семейства Titanocidae, экологически связанные с наличием в биотопе камней, под которыми они селятся. Важной особенностью таксономического состава пауков на катене Баршын, самой южной из трех исследованных, является высокое видовое разнообразие пауков-скакунчиков. Здесь это семейство оказалось представлено семью видами.

В целом, в степях Центрального Казахстана зарегистрировано 79 видов пауков, относящихся к 33 родам и 11 семействам. Аридный климат этого района обуславливает высокое разнообразие представителей семейства Gnaphosidae.

На основе индекса Раупа — Крика с помощью многомерного шкалирования проведено

Состав и динамическая плотность пауков (экз./100 ловушко-суток) в степях Центрального Казахстана

Аре- ал	Район работ	Шортанды				Арыкты					Баршыны			
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Позиция катены	EL	TR1	TR2	AC	EL	TR1	TR2	AC	EL	TR1	TR2	TR3	AC
	GNAPHOSIDAE	21,5	20,9	32,7	5,2	38,4	25,1	22,7	35,1	18,0	20,0	22,0	34,0	56,0
	Вместе с ювенильными особями	24,0	29,2	35,2	5,2	38,4	33,5	26,9	36,8	18,0	20,0	24,0	40,0	62,0
SA	<i>Berlandina cinerea</i> (Menge, 1868)	1,3	9,7		1,3	1,7				2,0	16,0			
SA	<i>Civizelotes pygmaeus</i> (Miller, 1943)						1,7							
SA	<i>Drassodes chybyndensis</i> Esyunin et Tuneva, 2002								1,7					
P	<i>Drassodes cupreus</i> (Blackwall, 1834)						1,7							
B	<i>Drassodes katunensis</i> Marusik, Hippa et Koponen, 1996	1,3	4,2	1,3									2,0	
SH	<i>Drassodes longispinus</i> Marusik & Logunov, 1995							2,1						
SA	<i>Drassodes rostratus</i> Esyunin et Tuneva, 2002							2,1	3,3				2,0	2,0
SH	<i>Drassyllus pusillus</i> (C. L. Koch, 1833)	1,3		1,3										
SA	<i>Drassyllus sur</i> Tuneva et Esyunin, 2003					15,0								10,0
SA	<i>Gnaphosa cumensis</i> Ponomarev, 1971													4,0
SA	<i>Gnaphosa betpaki</i> Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992													2,0
SA	<i>Gnaphosa jucunda</i> Thorell, 1875				1,3									
?	<i>Gnaphosa cf. kompirensis</i> Bösenberg & Strand, 1906?												2,0	
B	<i>Gnaphosa lapponum</i> (L. Koch, 1866)							2,1	21,7				6,0	8,0
P	<i>Gnaphosa leporina</i> (L. Koch, 1866)		4,2	25,0	1,3									
P	<i>Gnaphosa lucifuga</i> (Walckenaer, 1802)					1,7		2,1					14,0	2,0
P	<i>Gnaphosa lugubris</i> (C. L. Koch, 1839)	5,0		2,5										
SA	<i>Gnaphosa mandschurica</i> Schenkel, 1963							1,7						
SA	<i>Gnaphosa mongolica</i> Simon, 1895					1,7				8,0		4,0		
SA	<i>Gnaphosa saurica</i> Ovtsharenko, Platnick & Song, 1992								1,7					8,0
SA	<i>Gnaphosa steppica</i> Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992	8,8				8,3		4,2	3,3				4,0	8,0
SA	<i>Haplodrassus alexeevi</i> Ponomarev & Shmatko, 2017					1,7			1,7					
SA	<i>Haplodrassus kulczynskii</i> Lohmander, 1942		2,8	1,3			1,7	2,1		4,0	4,0			2,0
P	<i>Haplodrassus signifer</i> (C. L. Koch, 1839)	3,8			1,3		1,7	2,1						4,0
P	<i>Micaria rossica</i> Thorell, 1875									2,0		2,0		2,0
SA	<i>Shaitan elchini</i> Kovblyuk, Katrygina et Marusik, 2013						5,0							
SA	<i>Trachyzelotes chybyndensis</i> Tuneva & Esyunin, 2002													2,0
SH	<i>Zelotes electus</i> (C. L. Koch, 1839)							4,2						
P	<i>Zelotes longipes</i> (L. Koch, 1866)			1,3										

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
SA	<i>Zelotes mikhalovi</i> Marusik in Eskov et Marusik, 1995													4,0
SA	<i>Zelotes orenburgensis</i> Tuneva & Esyunin, 2003												2,0	
SA	<i>Zelotes potanini</i> Schenkel, 1963									2,0		16,0		
SA	<i>Zelotes segrex</i> (Simon, 1878)					8,3	13,3							
SA	<i>Urozelotes trifidus</i> Tuneva, 2003									1,7				
	LIOCRANIDAE		1,4		2,5					1,7				
SH	<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873									1,7				
SH	<i>Agroeca dentigera</i> Kulczyński, 1913					2,5								
SH	<i>Agroeca maculata</i> L. Koch, 1879		1,4											
	LINYPHIIDAE					5,1								
P	<i>Hypomma bituberculatum</i> (Wider, 1834)					1,3								
SH	<i>Tallusia experta</i> (O. Pickard Cambridge, 1871)					3,8								
	LYCOSIDAE	22,7	48,7	21,4	116,3		5,0		6,7	2,0	2,0	4,0	6,0	17,0
	Вместе с ювенильными особями	22,7	48,7	22,7	125,1		5,0		6,7	2,0	2,0	4,0	6,0	19,0
SA	<i>Alopecosa cronebergi</i> (Thorell, 1875)												6,0	
SH	<i>Alopecosa cuneata</i> (Clerck, 1758)	1,3	2,8	3,8										
P	<i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)	11,3	30,6	15,0			3,3							
SH	<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)					7,5								
SH	<i>Alopecosa schmidti</i> (Hahn, 1835)	1,3		1,3										
	<i>Alopecosa</i> sp.								1,7					
SA	<i>Evi ppa eltonica</i> Dunin, 1994													12,0
	<i>Lycosa</i> sp.									2,0	2,0			
SA	<i>Mustelicosa dimidiata</i> (Thorell, 1875)											4,0		
P	<i>Pardosa italica</i> Tongiorgi, 1966													5,0
SH	<i>Pardosa paludicola</i> (Clerck, 1758)					55,0								
?	<i>Pardosa</i> sp. (<i>luctinosa</i> gr)	8,8	15,3	1,3	6,3									
SA	<i>Pardosa zonsteini</i> Ballarin, Marusik, Omelko, Koponen, 2012							1,7						
P	<i>Trochosa robusta</i> (Simon, 1876)								5,0					
SH	<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer, 1778)					47,5								
	PHILODROMIDAE		1,4	3,8				4,2			4,0	2,0		
SA	<i>Thanatus arenarius</i> Thorell, 1872		1,4	3,8				4,2			4,0			
	<i>Thanatus kitabensis</i> Charitonov, 1946											2,0		
	PHRUROLITHIDAE		1,4											
SA	<i>Phrurolithus pullatus</i> Kulczyński in Chyser et Kulczyński, 1897		1,4											
	SALTICIDAE				1,3		3,3	2,1	6,7	8,0	4,0	6,0	8,0	6,0
	Вместе с ювенильными особями				1,3		3,3	2,1	6,7	8,0	4,0	8,0	8,0	8,0
SA	<i>Aelurillus m-nigrum</i> Kulczyński, 1891												4,0	
P	<i>Aelurillus v-insignitus</i> (Clerck, 1757)						3,3	2,1	5,0	4,0	4,0			
SA	<i>Attulus avocator</i> (O. Pickard Cambridge, 1885)								1,7					
SH	<i>Chalcoscirtus nigrinus</i> (Thorell, 1875)									2,0		2,0	2,0	
	<i>Chalcoscirtus</i> sp. (juv)				1,3									

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
SA	<i>Pellenes nigrociliatus</i> (Simon in L. Koch, 1875)												2,0	
SA	<i>Pellenes pseudobrevis</i> Logunov, Marusik et Rakov, 1999													6,0
SA	<i>Phlegra bicognata</i> Azarkina, 2004											2,0		
	<i>Phlegra</i> sp.										2,0			
SA	<i>Pseudomogrus vittatus</i> (Thorell, 1875)											2,0		
	TETRAGNATHIDAE				42,6									
SH	<i>Pachygnatha degeeri</i> Sundevall, 1830				3,8									
B	<i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830				38,8									
	THERIDIIDAE						3,3	2,1						2,0
P	<i>Steatoda albomaculata</i> (De Geer, 1778)						3,3	2,1						2,0
	THOMISIDAE	6,3	1,4		20,1	1,7			6,7					4,0
SA	<i>Ozyptila inaequalis</i> (Kulczyński, 1901)													2,0
SA	<i>Ozyptila pullata</i> (Thorell, 1875)													2,0
SH	<i>Ozyptila scabricula</i> (Westring, 1851)	1,3												
SH	<i>Ozyptila trux</i> (Blackwall, 1846)				1,3									
SH	<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck, 1758)	5,0	1,4											
SH	<i>Xysticus viduus</i> Kulczyński, 1898 sensu Utotschkin, 1968				18,8									
?	<i>Xysticus</i> cf. <i>urgumchak</i> Marusik & Logunov, 1990						1,7		6,7					
	TITANOECIDAE											4,0	2,0	10,0
SA	<i>Titanoeca liaoningensis</i> Zhu, Gao & Guan, 1993											4,0		
SA	<i>Titanoeca turkmenia</i> Wunderlich, 1995												2,0	10,0
	Всего	50,5	75,2	57,9	193,8	40,1	36,7	31,1	56,9	28,0	34,0	34,0	50,0	95,0
	Вместе с ювенильными особями	53,0	83,5	61,7	202,6	40,1	45,1	35,3	58,6	28,0	34,0	38,0	56,0	105,0

П р и м е ч а н и е. Тип ареала: В – бореальные виды, Р – полизональные, SH – суббореальные гумидные, SA – субаридные. Позиции катены: EL – элювиальная, TR – транзитные, AC – аккумулятивная.

сравнение видового состава пауков 13 исследованных позиций трех катен (рис. 1).

На полученной диаграмме наиболее обособленное положение заняли все четыре позиции катены в подзоне настоящей степи (Шортанды). Заметно различаются между собой по набору видов таксоцены трех верхних (EL, TR1 и TR2) и двух самых нижних позиций (AC и TR3) катены Баршына (подзона опустыненной степи). При этом таксоцен пауков верхней позиции (EL) катены в Арыкты (подзона сухой степи) оказался очень близок по видовому составу пауков к верхним позициям самой южной из исследованных катен (Баршын), а набор видов самой нижней по-

зиции (AC) катены в Арыкты сходен с таковым с нижних позиций катены в подзоне опустыненной степи (AC и TR3). Две транзитные позиции катены в подзоне сухой степи заняли сравнительно обособленное положение.

Ареалогический анализ. В широтном градиенте с севера на юг в составе фауны пауков увеличивается количество и доля субаридных видов. Это происходит за счет как обогащения фауны, так и сильного сокращения количества суббореальных гумидных видов с более “северным” ареалом в том же направлении (рис. 2, а). При этом число еще более “северных” бореальных видов, а также полизональных меняется мало и незакономерно.

Т а б л и ц а 3
Характеристика видовых композиций и населения пауков на позициях катен в подзонах степей Центрального Казахстана

Географический пункт	Настоящая степь – Шортанды						Сухая степь – Арыкты						Опустынная степь – Баршың						
	D	EL	TR1	TR2	AC	N	D	EL	TR1	TR2	AC	N	D	EL	TR1	TR2	TR3	AC	N
Gnaphosidae	23,39	45,2	35,7	57,2	2	10	75,71	95,9	75	75	63	20	62,84	64,3	55,5	63	72,4	56,2	19
Linyphiidae	1,27			2,5	2							0							0
Liocranidae	0,97		1,7	1,3	2	0,95				2,9	1								0
Lycosidae	54,79	42,9	57,5	36,7	62,5	7	6,53	10,8	10,8	11,4	4	12,64	7,1	5,6	10,5	10,4	21,9	6	
Philodromidae	1,3		1,7	6,1		1	2,35		12,4		1	2,3	11,1	5,3				2	
Phrurolithidae	0,35		1,7		1						0							0	
Salticidae	0,32			0,5	1	6,76	7,1	6,3	11,4	2	13,79	28,6	11,1	21,2	13,8	7,4		8	
Tetragnathidae	10,65			21,3	2						0							0	
Theridiidae					0	3,02	4,2	7,1	6,3	1	0,77						1,8	1	
Thomisidae	6,95	11,9	1,7	9,9	4	4,69			11,4	1	1,53			5,6				3	
Titanocidae					0														
Видов		12	11	11	15	30	8	15	11	14	30	62,84	9	6	9	13	21	40	
Родов		9	10	8	14	18	6	12	7	11	18		8	6	8	9	13	23	
Семейств		3	6	3	7	9	2	4	4	5	7		3	6	4	4	6	8	
S		0,85	0,77	0,73	0,8		0,76	0,88	0,9	0,82		0,83	0,7	0,79	0,87	0,93			
H		2,14	1,82	1,7	1,9		1,68	2,36	2,34	2,18		1,91	1,47	1,86	2,29	2,84			
H/S		0,71	0,56	0,5	0,45		0,67	0,71	0,95	0,63		0,84	0,73	0,71	0,76	0,81			
B-P		0,24	0,41	0,43	0,29		0,38	0,2	0,14	0,37		0,29	0,5	0,38	0,26	0,11			

Примечание: D – доли семейств пауков в целом по катене; N – число таксонов пауков в целом по катене; EL, TR, AC – позиции катены; S – индекс Шеннона; H – индекс Шеннона; H/S – выровненность; B-P – индекс Бергера – Паркера.

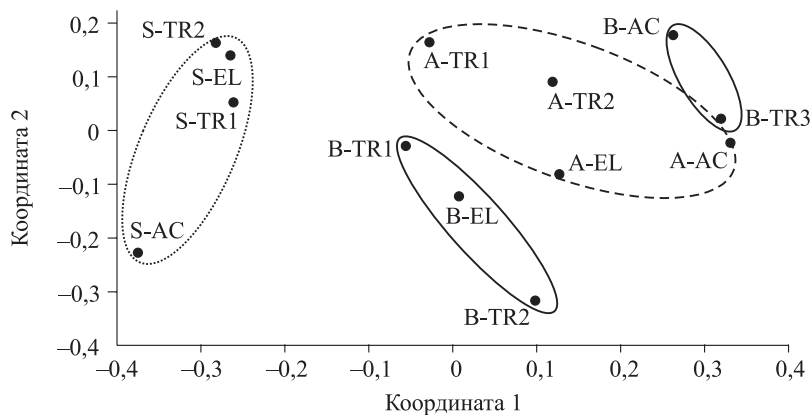


Рис. 1. Многомерное шкалирование видовых композиций пауков степей Центрального Казахстана (индекс сходства Раупа – Крика).

S – Шортанды, А – Арыкты, В – Баршынь. Позиции катены: EL – элювиальная, TR – транзитные, AC – аккумулятивная

Однако при рассмотрении распределения видов с разными типами ареалов по позициям катен можно видеть, что если в настоящей степи бореальные виды встречаются по всей катене, то в сухой и опустыненной степи они сохраняются только на нижних, более увлажненных позициях профиля. Количество полизональных видов, максимальное в настоящей и сухой степи на транзитных позициях катен, в опустыненной степи имеет максимум на аккумулятивной позиции (рис. 2, б).

Анализ динамической плотности пауков.

Динамическая плотность пауков была самой высокой на катене в подзоне настоящей степи, достигая на прибрежном лугу (AC) 200 осо-

бей на 100 ловушко-суток (см. табл. 2). Из двух южнее расположенных катен пауки более многочисленны в Баршыне (подзона опустыненной степи), где самая высокая динамическая плотность наблюдалась на солончаке у берега озера (AC). В подзоне сухой степи (Арыкты) этот параметр также был наиболее высоким на аккумулятивной позиции (AC), но даже с учетом ювенильных особей не превысил 60 экземпляров на 100 ловушко-суток.

На катенах в настоящей (Шортанды) и сухой (Арыкты) степи в направлении от верхней позиции к нижней не наблюдается тренда к росту динамической плотности пауков. В этих районах этот параметр колеблется.

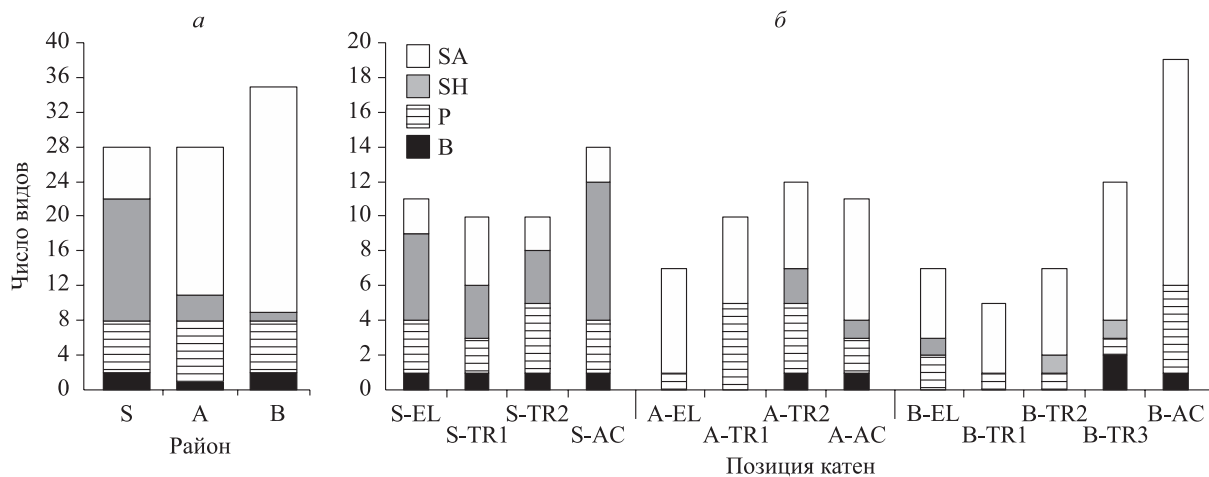


Рис. 2. Ареалогические спектры фаун пауков в Центральном Казахстане в целом по географическим районам (а) и по позициям катен (б).

S – Шортанды, А – Арыкты, В – Баршынь. В – бореальные виды, P – полизональные, SH – суббореальные гумидные, SA – субарктичные. Позиции катены: EL – элювиальная, TR – транзитные, AC – аккумулятивная

В опустыненной степи (Баршын) зарегистрирован плавный рост динамической плотности пауков от верха катены (EL) к низу (TR3) с резким ростом на аккумулятивной позиции (АС).

В широтном градиенте с севера на юг на верхних позициях катен динамическая плотность пауков снижается. Для других позиций этот тренд нехарактерен.

В табл. 3 представлена структура населения пауков на катенах на уровне семейств. В настоящей степи (Шортанды) основу населения на всех позициях составляют бродячие пауки-волки и гнафозиды. В ковыльной степи (EL) и на луговом солонце (TR2) они доминируют. Лишь на аккумулятивной позиции (АС) доля гнафозид резко падает по причине высокой влажности этого местообитания, в то время как доля ликозид оказывается самой высокой на катене. Здесь более 20 % населения составляют нигде более не встречающиеся напочвенные пауки семейства Tetragnathidae из рода *Pachygnatha*, свойственные влажным и пойменным местообитаниям.

На катене в сухой степи (Арыкты) доля ликозид сравнительно невелика. В зональном ландшафте (EL) и на солонце (TR2) пауки-волки не отмечены. Наиболее высока доля ликозид на самой низкой позиции катены (АС). При этом на всех позициях очень высока доля гнафозид. На транзитных позициях заметно увеличивается доля пауков-скакунчиков. Появляются напочвенные пауки теридиды, характерные для сухих прогреваемых местообитаний (*Steatoda albomaculata*). На прибрежном солончаке (АС) более 10 % населения составили пауки-крабы рода *Xysticus*.

В населении пауков катены в опустыненной степи (Баршын) гнафозиды сохраняют лидирующие позиции, в то время как доля всюду встречающихся пауков-волков лишь на самой низкой позиции у водоема (АС) превышает 20 %. При этом заметно возрастает доля пауков-скакунчиков, которые на элювиальной позиции (EL) составили почти треть всего населения пауков.

Расчет мер разнообразия показал, что в направлении с севера на юг от настоящей степи к опустыненной экологическое разнообразие таксоценов пауков увеличивается (см. табл. 3). В настоящей степи наблюдается снижение значений индексов разнообразия и выравнивания от элювиальной позиции (EL)

к трансаккумулятивной (TR2) с последующим возрастанием этих мер на аккумулятивной позиции (АС). В сухой степи наблюдается обратная динамика с последующим снижением значений мер разнообразия и выравнивания на аккумулятивной позиции (АС). В опустыненной степи эти показатели не дают направленной динамики ни к снижению, ни к росту, а на самой нижней позиции (АС) оказываются самыми высокими на катене и в целом в районе исследований.

Доминантные комплексы. Комплекс доминантов в настоящей степи (Шортанды) насчитывает 15 видов. Большинство относятся к семейству Gnaphosidae. Супердоминантами были *Gnaphosa leporina* на нижней позиции катены (АС) и *Alopecosa cursor* на TR1. Второй вид – наиболее многочислен и широко распространен на данной катене.

Доминантный комплекс пауков сухой степи (Арыкты) по составу видов имеет мало общего с таковым в настоящей степи. Общими видами доминантов этих двух катен являются только *Gnaphosa steppica* и *Thanatus arenarius*. Доминант на элювиальной позиции (EL) настоящей степи *Gnaphosa steppica* входит в комплексы доминантов на всех позициях катены в сухой степи в ранге доминанта или субдоминанта. Забегая вперед, отметим, что этот вид доминирует или субдоминирует на трех позициях катены и в опустыненной степи, являясь, таким образом, наиболее массовым и широко распространенным элементом степей Центрального Казахстана. В ранге супердоминантов на отдельных позициях катены сухой степи отмечены два представителя семейства Gnaphosidae – *Drassyllus sur* и *Gnaphosa lapponum*.

На катене в опустыненной степи (Баршын) доминантный комплекс включает 23 вида. В число супердоминантов также вошли два вида пауков-гнафозид – *Berlandina cinerea* и *Zelotes potanini*. Первый вид отмечен на всех катенах, однако в доминантный комплекс вошел только на самой южной, в Баршыне. Второй вид не встречался ни в настоящей, ни в сухой степи. В опустыненной степи *Zelotes potanini* отмечен на самой верхней позиции катены (EL), а также на TR2 в выпуклом месте в нижней части склона. Доминантный комплекс пауков на самой южной катене наиболее богат видами пауков-волков, а представители

родов *Evipra*, *Lycosa* и *Mustelicos* отмечены только в этом географическом пункте. Пятью видами в доминантном комплексе пауков опустыненной степи оказалось представлено и семейство пауков-скакунчиков, в то время как в настоящей степи эта группа совсем не входила в комплекс доминантов, а в сухой степи в ранге субдоминанта был представлен только один вид сальтицид (см. табл. 2).

На рис. 3 представлена диаграмма, полученная методом неметрического многомерного шкалирования и построенная на основании данных по обилию (в процентах) видов пауков на различных позициях трех исследованных катен (индекс Мориситы). Как и при сравнении сходства по видовому составу, все позиции катены в Шортанды расположились в левой части поля, однако по распределению видов по обилию в структуре таксоцена близки оказались лишь две транзитные позиции (TR1 и TR2). Довольно близкой к ним была структура таксоцена по обилию видов на первой транзитной позиции катены в опустыненной степи Баршнына. Распределение видов по обилию на самой нижней позиции катены Шортанды оказалось наиболее обособленным и весьма далеким даже в сравнении с нижними позициями двух других катен. При этом к нижней позиции катены в опустыненной степи Баршнына оно все же ближе, чем к нижней позиции катены Арыкты, более близкой к ней географически. На первый взгляд парадоксальной явилась близость верхней позиции катены в подзоне сухой степи и нижней пози-

ции катены в опустыненной степи, растительные сообщества в которых представляли собой ковылковую степь и сарсазановый солончак соответственно. Однако это объясняется тем, что в ковылковой степи из семи отмеченных видов три оказались не только общими с видовым списком с EL позиции в Баршныне, но и в обоих случаях вошли в комплекс доминантов.

В целом, сходные между собой по наборам видов позиции катен, как выяснилось, сходны и по структуре сообществ по обилию, хотя и с некоторыми исключениями (ср. рис. 1 и рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В степях Центрального Казахстана найдено 79 видов пауков, относящихся к 33 родам и 11 семействам. В таксономическом плане наиболее разнообразно население пауков опустыненных степей. На широтном градиенте с севера на юг на верхних позициях катен имеет место снижение динамической плотности пауков, при этом экологическое разнообразие таксоценов пауков увеличивается. Установлено, что пауки были наиболее многочисленны на самых нижних позициях исследованных катен. При этом постепенное увеличение динамической плотности от верхней позиции к нижней имело место только на катене в опустыненной степи Баршнына.

И в качественном, и в количественном аспекте важнейшей группой в районе исследований являются бродячие пауки семейства

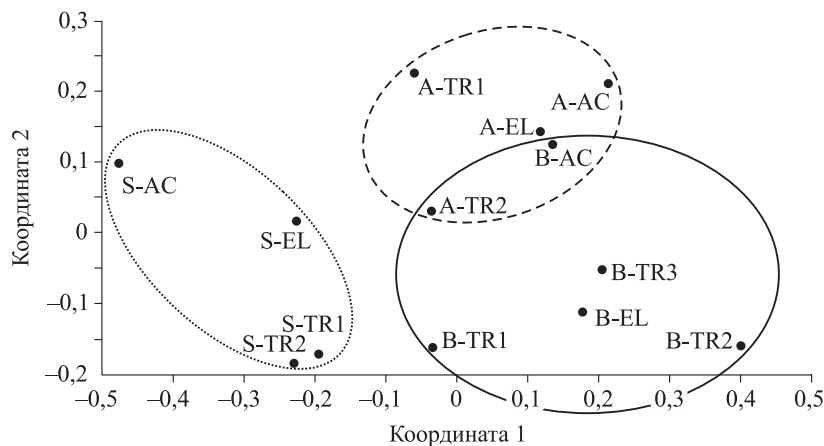


Рис. 3. Многомерное шкалирование населения пауков степей Центрального Казахстана (индекс сходства Мориситы).

Усл. обозн. см. на рис. 1

Gnaphosidae, что обусловлено аридными чертами климата данного района. В сухой и опустыненной степях доля представителей этой группы на всех позициях катен превышала 50 %. Наиболее массовый и широко распространенный вид степей Центрального Казахстана – *Gnaphosa steppica*.

Второй по значимости группой являются пауки-волки (Lycosidae), наиболее многочисленные на нижних, более влажных позициях катен. Среди ликозид отдельные таксоны также связаны с аридными регионами и сухими стациями. Так, представители родов *Evipira*, *Lycosa* и *Mustelicos* отмечены только на катене в опустыненной степи.

Пауки-скакуны (Salticidae) в районе исследований представлены преимущественно видами, свойственными сухим местообитаниям. В направлении с севера на юг от настоящей степи к опустыненной наблюдается значительный рост числа видов этих пауков и их доли в структуре населения в целом.

Анализ видовых композиций и населения пауков на различных позициях катен Центрального Казахстана показал, что местообитания, сходные по фаунистическому составу, как правило, близки и по структуре населения.

При переходе от настоящих степей к опустыненным наблюдается сокращение числа видов с суббореальным гумидным типом ареала и возрастает число субаридных видов, большинство из которых отмечено в степных, полупустынных местообитаниях и на солончаках.

В отличие от видового богатства жуужелиц, уменьшающегося в ряду указанных биотопов с севера на юг, количество видов пауков увеличивается, и этим оно сходно с видовым богатством жуков-чернотелок. Закономерности изменения ареалогических спектров в позициях исследованных катен у пауков и жуужелиц сходны [Мордкович и др., 2020]. Можно говорить о действии принципа зональной смены стадий, открытого на саранчовых [Бей-Биенко, 1966] и подтвержденного на жуужелицах [Любечанский, Мордкович, 1997].

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (грант № 18-04-00820а).

ЛИТЕРАТУРА

Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27, № 1. С. 5–21.

- Береснева И. А. Климаты аридной зоны Азии // Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. 46. М.: Наука, 2006. 287 с.
- Глазовская М. А., Геннадиев А. Н. География почв с основами почвоведения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. 246 с.
- Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // Евразият. энтомол. журн. 2002. Т. 1, № 1. С. 30–45.
- Казахстан. Серия “Природные условия и естественные ресурсы СССР” / под ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1969. 482 с.
- Любечанский И. И., Азаркина Г. Н. Экологическая структура сообщества пауков (Arachnida, Araneae) в лесостепи юга Западной Сибири и ее сравнение со структурой населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 2. С. 193–209. doi:10.15372/SEJ20170209 [Lyubechanskii I. I., Azarkina G. N. Ecological Structure of the West Siberian Forest-Steppe Spider Community (Arachnida, Araneae) and Its Comparison with the Ground-Beetle (Coleoptera, Carabidae) Community // Contemporary Problems of Ecology, 2017, Vol. 10, N 2. P. 164–177. doi:10.1134/S 1995425517020081]
- Любечанский И. И., Мордкович В. Г. Экологическая классификация напочвенных животных на примере жуужелиц Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4, № 6. С. 597–608.
- Мордкович В. Г., Худяев С. А., Дудко Р. Ю., Любечанский И. И. Зоодиагностика климатических изменений в степях Центрального Казахстана по сравнению с серединой XX в. на примере жуков-жуужелиц и чернотелок // Сиб. экол. журн. 2020. № 5. С. 539–567. doi: 10.15372/SEJ20200501. [Mordkovich V. G., Khudyaev S. A., Dudko R. Yu., Lyubechanskii I. I. Zoological Indication of Climate Change in the Central Kazakhstan Steppes Compared to the Middle of the XX Century the Example of Carabid and Tenebrionid Beetles // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 5. P. 443–468. doi: 10.1134/S19954255200550078.]
- Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1985. 117 с.
- Пономарев А. В. Новые виды пауков (Aranei) с юго-востока Европы // Кавказ. энтомол. бюл. 2007а. Т. 3, вып. 1. С. 3–7.
- Пономарев А. В. Новые таксоны пауков (Aranei) с юга России и из Западного Казахстана // Кавказ. энтомол. бюл. 2007б. Т. 3, вып. 2. С. 87–95.
- Пономарев А. В. Добавления к фауне пауков (Aranei) юга России и Западного Казахстана: новые таксоны и находки // Кавказ. энтомол. бюл. 2008. Т. 4, вып. 1. С. 49–61.
- Савельева Л. Г. Фауна и зоогеографические связи пауков Восточно-Казахстанской области // Биология и география. Алма-Ата: Министерство высшего и среднего образования КазССР. 1970. Вып. 6. С. 78–88.
- Савельева Л. Г. Зоогеографические комплексы пауков (Aranei) из Восточного Казахстана // Природа и хозяйство Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1979. С. 139–148.
- Триликаускас Л. А. Сезонные аспекты населения пауков в лесных экосистемах Буреинского заповедника // Пробл. регион. экологии. 2010. № 1. С. 217–223.

- Azarkina G. N., Lyubchanskii I. I., Trilikauskas L. A., Dudko R. Yu., Bepalov A. N., Mordkovich V. G. A check-list and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Region (West Siberia, Russia) // *Arthropoda Selecta*. 2018. N 1. P. 73–93. DOI 10.15298/arthscl.27.1.11
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4, N 1. 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Marusuk Yu. M., Logunov D. V. New records of spiders from East Kazakhstan // *Arthropoda Selecta*. 2011. Vol. 20, N 1. P. 57–63.
- Piterkina T. V. Spatial and temporal structure of the spider community in the clay semi-desert of western Kazakhstan // *Arachnolog. Mitteilun.* 2011. Vol. 40. P. 94–104.
- Tuneva T. K. A contribution on the gnaphosid spider fauna (Aranei: Gnaphosida) of east Kazakhstan // Eds. D. V. Logunov, D. Penney // *European Arachnology 2003 (Proc. of the 21st European Colloquium of Arachnology, St.-Petersburg, 4–9 August 2003)*. *Arthropoda Selecta*. Special Issue 1. 2004. P. 319–332.

Distribution of spiders (Arachnida:Araneae) in the zonal-catenal matrix of the steppes of Central Kazakhstan

L. A. TRILIKAUSKAS, I. I. LYUBCHANSKII

*Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS
630091, Russia, Novosibirsk, Frunze str., 11*

Studies of spider communities (Arachnida: Aranei) were carried out in Central Kazakhstan along 70°E in subzones of typical, dry and deserted steppe on the catenas (drainage series), including eluvial, transitive and accumulative positions. 79 species of spiders belonging to 33 genera and 11 families were identified. The basis of the spider population is formed by wandering gnaphosid spiders – a group typical for arid zones and dry stations. A significant role in the population of the study area is also played by wolf spiders (Lycosidae), the most numerous on the lower, wetter positions of the catenas. In the direction from typical steppes to desert ones, there is an increase in the proportion of Salticidae species in spider faunas and taxonomic diversity of this family. In contrast to the species richness of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae), which decreases from north to south, the number of spider species increases, and thus it is similar to the species richness of tenebrionid beetles. At the latitudinal gradient from north to south at the upper positions of the catenas there is a decrease in the spider abundance, while the ecological diversity of taxa of spiders is increasing. Usually, positions of catenas being similar in faunistic composition, are similar in the structure of spider population.

When moving from typical steppes to desert, there is a decrease in the number of wide-area species with subboreal distribution and an increase in the number of species typical of steppe, semi-desert habitats and salt marshes.

Key words: spiders, spatial distribution, range, fauna, population, salinization, aridization.