

На правах рукописи

НЕХАЕВА АННА АЛЕКСАНДРОВНА

**ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ПАУКОВ
(ARACHNIDA, ARANEI) КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва–2018

Работа выполнена в Лаборатории синэкологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель:

Бабенко Анатолий Борисович
доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

Маталин Андрей Владимирович
доктор биологических наук, директор Учебно-научного центра экологии и биоразнообразия ФГБОУ ВО "Московский педагогический государственный университет" (МПГУ)

Михайлов Кирилл Глебович
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

ФГБОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Защита состоится «__» _____ 2018 г. в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sevin.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации по адресу: www.vak.ed.gov.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. Пауки — второй по разнообразию отряд паукообразных, распространенный по всему миру. Способность пассивно расселяться по воздуху позволяет им одними из первых осваивать новые территории, например, вулканические острова и арктические архипелаги, а также колонизировать ложа отступающих ледников (Lindroth et al., 1973; Hågvar et al., 1978; 2017; Hawes, 2007; Foelix, 2011; Hågvar, 2012; Hayashi et al., 2015). Благодаря высокой экологической пластичности, пауков можно назвать одной из самых успешных групп в Арктике и Субарктике, где они достигают высоких численностей даже в арктических пустынях (Чернов, 1992; Макарова и др., 2014). При этом, будучи неспециализированными облигатными хищниками, они не зависят в своем распространении от растительности или наличия особых субстратов, т.е. являются идеальным объектом зоогеографии.

Во время последнего оледенения весь Кольский п-ов был покрыт Скандинавским ледовым щитом, и возраст его тундровых и таежных ландшафтов не превышает 10–12 тыс. лет. Реколонизация освободившейся от ледника территории осуществлялась, главным образом, с юга (из Европы) и с северо-востока (из Сибири), что было продемонстрировано как на растениях, так и на позвоночных животных (Fedorov et al., 1996; Taberlet et al., 1998; Weider, Hønbæk, 2000 и др.). Аналогичные представления существовали и среди арахнологов. Например, К.Ю. Еськов (1988) считал так называемую Лапландскую фауну пауков дериватом Сибирской. Однако к началу наших работ общее число видов группы, известных с Кольского п-ова, составляло менее 100, и явная неполнота сведений о составе аранеофауны (Марусик, Еськов, 2009) затрудняла оценку путей ее формирования.

Еще меньше было известно о составе, структуре и динамике комплексов пауков в конкретных сообществах Кольского п-ова. Большая часть подобного рода исследований выполнена в умеренном поясе Европы. Например, работы Шефера (Schaefer, 1972), Третзеля (Tretzel, 1954), Ван де Дрифта (Van der Drift, 1951; 1959), Мерета (Merrett, 1967; 1968; 1969; 1976) и др. Установлено, что условия окружающей среды, многие из которых меняются сезонно (температура и влажность, продолжительность фотопериода, доступность пищи и пресс хищников), в значительной мере определяют характер общей динамики населения и жизненных циклов конкретных видов (Framenau, 1998; Danks, 2000). По этой причине наиболее часто категории жизненных циклов у пауков выделяют исходя из фенологии активности, которая отражает продолжительность репродуктивного периода (Framenau, 1998). В тропиках, где сезонные изменения климата менее выражены, также обнаружена синхронизация жизненных циклов пауков с опре-

деленными сезонами (Downes, 1993). Данных о том, как лимитированный теплый период арктических регионов влияет на сезонные явления в жизни пауков (способствует ускорению развития или, напротив, увеличению его продолжительности) немногочисленны. На Крайнем Севере районами таких работ были канадский о-в Элсмир (Leech, 1966) и финская Лапландия (Koronen, 1975). В первом случае фауна мало сопоставима с европейской, во втором – основное внимание уделялось бродячим паукам (Lycosidae, Thomisidae и Gnaphosidae), в то время как наиболее богатое видами семейство Linyphiidae было изучено недостаточно. Аранеофауна Кольского п-ова включает множество общих с остальной Европой видов. Этот факт, а также расположение региона в пределах Субарктики дали нам уникальную возможность изучить особенности сезонной динамики пауков на северном пределе их распространения и сравнить их с уже имеющимися данными из более южных регионов.

Цель исследования: дать характеристику объема и состава фауны пауков Кольского п-ова, установить особенности аранеофауны в разных типах ландшафтов и выявить специфику населения пауков в лесотундре.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи:**

1. Выявить полный видовой состав пауков ряда конкретных фаун, сформированных в разных ландшафтах полуострова (тайга, лесотундра, тундра, горный массив);
2. Проанализировать общую таксономическую и географическую структуру фауны, оценить степень ее оригинальности;
3. Описать сезонную динамику и межгодовые изменения комплексов пауков в фоновых биотопах окрестностей г. Мурманск.

Научная новизна. Список известных видов пауков Кольского полуострова в ходе работы был увеличен на 20%. Анализ пяти конкретных фаун полуострова показал, что наибольшим своеобразием обладают группировки пауков тундровых ландшафтов арктического побережья, а фауны лесотундровых, таежных и горных территорий мало отличаются друг от друга. Впервые в Субарктике на протяжении всего бесснежного периода проведен учет сезонной активности герпетобионтных пауков и выявлены отличия весеннего и осеннего аспектов населения. Показано, что сезонный ритм активности массовых видов пауков не зависит от биотопа обитания. Принципиальная схема временной динамики комплекса пауков в условиях лесотундры сходна с таковыми, установленными для других регионов с сезонным климатом.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты расширяют знания об аранеофауне Кольского п-ова,

уточняют сведения о распространении видов и могут быть использованы при проектировании ООПТ и мониторинге за состоянием окружающей среды региона. Данные о сезонном варьировании параметров населения пауков применимы для анализа этих явлений на широтном градиенте, а также для определения факторов, провоцирующих отклонения от общей схемы. Эти сведения способствуют пониманию процессов динамики экосистем и популяций в Субарктике и составлению более точных прогнозов и моделей в свете глобальных климатических изменений. Выявленные особенности сезонной активности и распределения широко распространенных видов важны для изучения их жизненных циклов и экологических требований, как дополнение к современным филогеографическим исследованиям.

Методология и методы исследования. В основе работы лежит метод конкретных фаун (Чернов, 1975), эффективный при инвентаризации фауны слабо изученных регионов и предполагающий выявление представителей всех таксонов, населяющих наиболее типичные сообщества исследуемого района. Для получения достоверных результатов о сезонной и межгодовой динамике активности пауков с помощью единой методики проводился непрерывный учет в течение бесснежного сезона на протяжении трех лет.

Положения, выносимые на защиту:

1. Фауна пауков Кольского п-ова включает не менее 275 видов из 21 семейства. Наибольшим своеобразием обладают группировки пауков тундровых ландшафтов побережья, благодаря повышенной доле арктических видов. Конкретные фауны в пределах остальных ландшафтов таксономически едины, практически не отличаются от известных фаун северной Фенноскандии, но мало сходны с северными фаунами Восточной Европы;

2. Структура доминирования пауков в сообществах окрестностей г. Мурманск подвержена значительным сезонным и межгодовым колебаниям при относительном постоянстве комплексов видов-доминантов;

3. В условиях Кольской Субарктики пики видового разнообразия и активности пауков приходятся на первые два месяца после схода снега. Сезонная активность пауков видоспецифична, что отражается в межгодовом постоянстве ее ритма и независимости от типа местообитания. Принципиальная схема временной динамики комплекса пауков в условиях лесотундры сходна с таковыми, установленными для других регионов с сезонным климатом.

Личный вклад соискателя. Автором организован и осуществлен сбор пауков в окрестностях г. Мурманск в 2010–2012 гг. Большая часть остального материала для диссертации также собрана автором, лично выполнившим таксономическую обработку и анализ получен-

ных данных. Все, за исключением двух, публикации по теме диссертации подготовлены соискателем без соавторов.

Степень достоверности и апробация результатов. В работе использованы общепринятые методы сбора и обработки материалов. Статьи, в которых изложены основные результаты работы, прошли рецензирование ведущими отечественными и зарубежными специалистами. Результаты исследования были представлены на XIV и XV съездах Русского энтомологического общества (С.-Петербург, 2012; Новосибирск, 2017), на 27 и 28 Европейских арахнологических конгрессах (Любляна, 2012; Турин, 2014), на научно-практической конференции, посвященной 40-летию заповедника «Пинежский» (Пинега, 2014), а также на III, IV и V Полевых школах по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых (Архангельск, 2013; Карасук, 2015; Тюмень, 2017).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 5 статей в рецензируемых научных журналах из списка ВАК, входящих в международные базы цитирования, а также 8 материалов и тезисов конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Библиографический список содержит 221 источник, в том числе 141 – на иностранных языках. Общий объем диссертации – 239 страниц (основной текст – 213 страниц, приложение – 26 страниц). Текст проиллюстрирован 37 рисунками и 37 таблицами. В приложение вынесен список видов пауков Кольского п-ова.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю А.Б. Бабенко за невероятную отзывчивость и всестороннюю помощь в процессе работы над диссертацией, а также своему научному консультанту А.В. Танасевичу за проверку видовых определений, обучение тонкостям сбора линифид и за возможность участвовать в экспедиции в Хибины в 2011 г. Автор глубоко признателен всему коллективу лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН и, особенно, О.Л. Макаровой за высказанные советы и предложения, а также Д.Н. Федоренко за ряд замечаний и рекомендаций к рукописи диссертации. За редакторскую правку автореферата автор благодарит А.А. Захарову.

Особую благодарность хотелось бы выразить всем коллегам, предоставившим материалы, легшие в основу этой работы. Отдельно хочется поблагодарить И.В. Зенкову (Апатиты) за большую часть материалов из Хибин и заповедника «Пасвик», а также за возможность участвовать в экспедиции в Хибинских горах в 2010 г.

Автор благодарен своим коллегам за консультации и помощь в поиске литературы: Г.Н. Азаркиной (Новосибирск), Т.В. Грушко

(Москва), Е.М. Жуковцу (Минск), Ю.М. Марусику (Магадан), К.Г. Михайлову (Москва).

Выполнение данной работы было бы невозможно без всесторонней поддержки И.О. Нехаева (С.-Петербург). Отдельную благодарность автор хотел бы выразить Е.Н. Нехаевой (Мурманск) за посильное содействие в сборе материалов в окрестностях Мурманска.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 11-04-01725; 14-04-01114; 17-04-01603.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы исследования, сформулированы цель и задачи, описаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

Глава 1. Аранеологические исследования северной Фенноскандии (Обзор литературы)

1.1 История изучения пауков Кольского полуострова. К концу XX века вся информация о пауках Мурманской области в целом, и Кольского п-ова в частности, содержалась в пяти работах (Simon, 1887; Федотов, 1912; Фридолин, 1936; Беэр, 1964; Бызова и др., 1986). Общее количество известных видов не достигало 80 (с учетом фаунистических находок с островов Белого моря – около 130), а среди аранеологов данная территория справедливо считалась «белым пятном» (Марусик, Еськов, 2009).

В начале XXI века исследования пауков на полуострове интенсифицировались. Высокий интерес специалистов повлек за собой резкое увеличение числа публикаций. Большая часть этих работ имела фаунистическую направленность и была посвящена, главным образом, паукам тундровой зоны (Шохин и др., 2004; Koronen, Koneva, 2009; Tanasevitch, Rybalov, 2010; Nekhaeva, Nekhaev, 2011). Совсем недавно имевшиеся сведения были обобщены А. Танасевичем и И. Камаевым (2011) и дополнены собранными ими данными. В итоге общее число видов, известных для Кольского п-ва, достигло 229. Тем не менее, изучение его аранеофауны сегодня все еще находится на инвентаризационном этапе, а каждый новый полевой сезон существенно пополняет видовые списки. Возможно, именно по этой причине, публикации, посвященные экологии пауков региона, столь немногочисленны, и в них пауки рассматриваются не самостоятельно, а лишь как дополнение к другим компонентам почвенной мезофауны (Бызова и др., 1986; Зенкова и др., 2009; 2011; Камаев, 2012).

1.2 Исследования экологии пауков в странах северной Европы. Специальные работы, посвященные экологии пауков (их топиче-

ской приуроченности, сезонной активности и т.п.), в странах северной Европы начали появляться в 50-х годах прошлого века. С этого времени их количество постепенно увеличивалось. В разделе приведен обзор наиболее продолжительных экологических исследований, призванный показать основные направления этих работ; обсуждается обоснованность применения почвенных проб и ловушек для разных целей и сопоставимость полученных с их помощью результатов.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования

В главе дается краткая физико-географическая характеристика Кольского п-ова и прилежащих к нему территорий; описываются геологическое строение и рельеф, почвы и почвообразующие породы, климат и растительность. В последнем разделе приводится небольшой обзор плейстоцен-голоценовой истории региона и последствий климатических колебаний для флоры и фауны.

Глава 3. Материалы и методы

3.1 Пункты и методы сбора. Материал собран на Кольском п-ове в 2008–2015 гг. Обследованы районы, расположенные в тундровом, северотаежном и лесотундровом ландшафтах, т.е. соответственно на побережье Баренцева моря, северо-западе региона и в окрестностях



Рис. 1. Районы сбора материала на Кольском п-ове: 1 – о. Большой Айнов, 2 – пос. Дальние Зеленцы, 3 – Хибинский горный массив, 4 – заповедник «Пасвик», 5 – западный берег Кольского залива. I – тундра, II – лесотундра, III – северная тайга.

Мурманска. Кроме того, значительные материалы были собраны в Хибинских горах (Рис. 1). Далее приводятся краткие описания мест сбора и используемых методов.

В окрестностях г. Мурманск был осуществлен непрерывный учет пауков в течение бесснежного сезона (май–октябрь) 2010–2012 гг. Обследовано пять наиболее характерных сообществ данного района: (1) приморский луг, расположенный на границе литорали и супралиторали; (2) зарастающая пустошь, возникшая при прокладке

автодороги в результате отвалов грунта и представляющая собой раннюю стадию первичной сукцессии; (3) березняк чернично-дёреновый; (4) сосняк воронично-вересковый и (5) лишайниково-кустарничковая тундра. Основным методом сбора во всех перечисленных местообитаниях были почвенные ловушки. В каждом биотопе устанавливалась линия из 10–12 банок (фиксатор – 4–8% р-р формалина), которые проверялись раз в две недели или чаще. После извлечения из почвы ловушки закрывались крышками и доставлялись к месту разборки; каждая ловушка обрабатывалась индивидуально (исключая 2011 г.). Кроме того, в 2012 году в восьмикратной повторности в трех биотопах (березовый лес, сосновый лес, тундра) трижды за время полевого сезона (весной, летом и осенью) были отобраны почвенные пробы – монолиты размером 25x25 см. Разборка образцов проходила в камеральных условиях. Учеты на основе проб проводились также в 2011 году, но только в березовом лесу (в четырехкратной повторности в конце августа и начале сентября) и тундре (в восьмикратной повторности в августе). При этом данные разных проб суммировались. Всего в период с 2010 по 2012 год в окрестностях Мурманска отработано 22058 ловушко-суток и отобрано 88 почвенных проб; собрано 12305 экз. половозрелых пауков. Общее число половозрелых пауков, определенных в ходе работы (2008–2015 гг.), превысило 22.5 тыс. экземпляров.

3.2 Обработка и представление данных. Термины. *Локальная фауна* — список видов ограниченной территории, на которой проводились многолетние разнонаправленные исследования во всех основных типах биоценозов (Есюнин, 2004). Вследствие того, что многолетние сборы были выполнены не во всех районах полуострова, мы отдаем предпочтение понятию *конкретной фауны* (Чернов, 1975), которое аналогично вышеупомянутому, однако не учитывает временной фактор. В обоих случаях предполагается, что будут охвачены представители всех таксонов, населяющих наиболее типичные сообщества территории. По этой причине оба термина используются в тексте как синонимы. Для обозначения *активности*, т.е. интенсивности перемещения пауков по субстрату, используется термин «*попадаемость*» (Кудрин, 1965; Есюнин, 2004). В данной работе попадаемость исчисляется количеством особей попавших в 100 ловушек за 1 сутки.

Анализ населения. В связи с невозможностью точной видовой идентификации, ювенильные особи были исключены из расчетов. Для всех сообществ в каждый год исследования были выделены наиболее многочисленные виды, доля которых за весь период учета (бесснежный сезон) составила более 4% от общего количества собранных в биотопе пауков. Для каждого из этих видов оценено изменение его доли в сообществе в течение сезона за двух- или четырехнедельные интервалы, исходя из частоты проверки ловушек. При характеристике

структуры доминирования в сообществах использована шкала Энгельманна (Engelmann, 1978). Данные об активности видов-доминантов приведены в соответствии с датами проверки ловушек.

Обработка данных. Первичная обработка данных, расчеты, а также построение графиков осуществлялись в программах LibreOffice Calc и PAST 3.15. Статистическая обработка проведена в последней из указанных программ (Hammer et al., 2001). Для оценки потенциально-го видового богатства был использован индекс Чао2 (Chao2) (Colwell, Coddington, 1994). Фаунистическое сходство между биотопами, а также между сезонными фаунистическими комплексами внутри каждого из них, оценивалось при помощи коэффициента Дайса (Dice). На основе индекса Пиелу рассчитана выравненность видовой структуры сезонных выборок (E) (Потапов, Кузнецова, 2011). Влияние факторов окружающей среды на изменения видового разнообразия и попадаемости в сообщества определено с помощью корреляционного анализа на основе ранговой корреляции Спирмана (R_s). При этом использованы данные о температуре и количестве выпавших осадков, размещенные на сайте www.gp5.ru; динамика высоты приливов в Кольском заливе установлена в программе WxTide. Сравнение состава населения в разные сроки сезона выполнено при помощи коэффициента Брея-Кёртиса (Bray-Curtis). Дендрограммы построены методом невзвешенного попарного группирования со средним арифметическим (UPGMA) (Лукашов, 2009). Статистическая оценка надежности построенных деревьев производилась с помощью бутстрэп-анализа (bootstrap resampling) с использованием 1000 случайных выборок (Лукашов, 2009). Непараметрическое многомерное шкалирование (non-metric MDS) первичных данных о попадаемости и численности пауков в биотопах позволило оценить различия сезонного состава населения внутри сообществ и между ними.

Глава 4. Фауна пауков Кольского полуострова

4.1 Конкретные фауны пауков Кольского полуострова. По числу отмеченных видов и семейств конкретные фауны внетундровых районов Кольского п-ова сопоставимы известным конкретным фаунами северной Фенноскандии (Таб. 1). На дендрограмме они группируются в единый кластер (коэффициент Дайса около 0.46) (Рис. 2).

Фауны заповедников «Пасвик» и Пинежский несколько обособлены благодаря повышенному разнообразию Gnaphosidae и Thomisidae в первом случае и Theridiidae во втором (Таб. 1). В отдельный кластер выделяются лишь обедненные фаунистические комплексы южных тундр о. Б. Айнов и окрестностей пос. Дальние Зеленцы.

Таб. 1. Доли семейств пауков (% от общего разнообразия) в конкретных фаунах Кольского п-ова и прилежащих территорий

	БАо	ДЗ	Пас	Х	Мур	Пин	Кев	Кил	Тор	Лап	Дол
Agelenidae					0.7						
Amaurobiidae				0.6		0.8				0.4	
Araneidae			3.1	1.2	0.7	3.8	6.7	3.8	4.6	4.5	1.9
Clubionidae				0.6	1.4	3.8	2.5	1.3	1.2	1.1	
Cybaeidae					0.7				0.6		
Dictynidae				0.6	1.4	0.8	2.5	3.8	3.5	2.2	
Gnaphosidae			13.8	6.7	2.1	0.8	6.1	6.3	5.8	5.2	1.9
Hahnidae		3.0	3.1	1.8	2.1	2.3	1.2	1.3	1.2	1.9	
Linyphiidae	82.4	63.6	46.2	63.2	66	62.1	59.5	64.4	63	57.3	84.6
Liocranidae			1.5	1.2	0.7	0.8				0.7	
Lycosidae	5.9	24.2	15.4	11.7	10.6	6.8	8.6	8.8	8.7	8.9	7.7
Mimetidae					0.7	0.8	0.6			0.4	
Miturgidae			1.5	0.6	0.7	1.5	0.6	0.6	0.6	0.7	
Philodromidae			1.5	1.8	2.1	1.5	2.5	0.6	1.7	3.0	
Pisauridae										0.4	
Salticidae			1.5	1.8	0.7	1.5	1.8	2.5	1.2	2.6	
Tetragnathidae				0.6	1.4	3.8	0.6	0.6	0.6	1.1	1.9
Theridiidae	5.9	3.0	1.5	2.5	3.5	6.1	3.1	1.9	4.0	4.8	
Thomisidae	5.9	6.1	10.8	4.3	4.3	3.0	3.1	3.8	2.9	4.8	1.9
Titanoecidae				0.6			0.6	0.6	0.6		
Всего видов	17	33	65	163	141	132	163	160	173	269	52
Всего семейств	4	5	11	16	17	16	15	14	15	17	6

Примечания. БАо – о. Б.Айнов (по Nekhaeva, Nekhaev, 2011); ДЗ – окр. пос. Д. Зеленцы; Пас – зап. “Пасвик” (по Nekhaeva, 2016); Х – Хибины (по Nekhaeva, 2016 с дополнениями); Пин – зап. Пинежский (по Танасевич, Нехаева, 2014); Кев – Кево (Kevo Subarctic Research Station), север Финляндии (по Koronen, 1984 с изменениями); Кил – Килписъярви (Kilpisjärvi Biological Station), северо-запад Финляндии (по Palmgren, 1965); Тор – окр. оз. Торнетрес (Torneträsk, Abisko Scientific Research Station), север Швеции (по Holm, 1950 и Breitling, Buckland, 2015); Мур – окр. г. Мурманск; Лап – Лапландский зап. (по Осипов, 2016); Дол – о-в Долгий (по Marusik et al., 2016). Преобладающие семейства выделены жирным шрифтом.

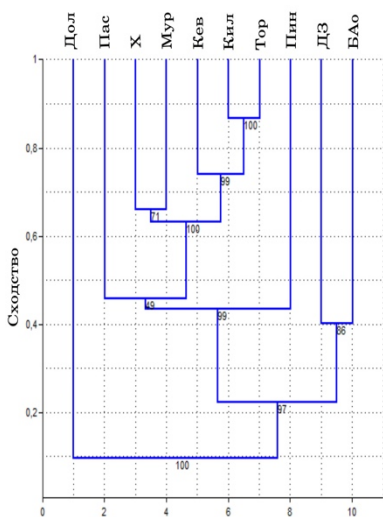


Рис. 2. Дендрограмма сходства конкретных фаун пауков Кольского п-ова и северной Фенноскандии (обозначения как в Таб. 1). При построении использован коэффициент Дайса и UPGMA-алгоритм.

ко именно оно нивелирует различия между ними. При исключении из анализа редких и малочисленных видов точки сгруппировались в четыре обособленных облака (ANOSIM, Bray-Curtis, $R=0.43$, $p=0.0001$) (Рис. 3б). Первое облако (A1) объединяет все сообщества, расположенные на побережье Баренцева моря. Второе (A2) включает прибрежные и околководные биотопы Хибин и окрестностей Мурманска (берега рек и озер, приморский луг, ивняки), отличающиеся набором видов, которые встречаются преимущественно у воды или в переувлажненных местообитаниях. Третье (A3) сформировано лесными биотопами и охватывает березовые криволесья, сосновые и еловые леса всех изученных районов за исключением побережья. Четвертое облако (A4) образуют точки, соответствующие тундровым сообществам, расположенным вне побережья. Попарное сравнение образовавшихся группировок статистически подтвердило обособленность каждой из них.

Несмотря на некоторые различия, перечисленные конкретные фауны обладают определенной фаунистической общностью. Так, всюду преобладают широкопространственные и, главным образом, бореальные виды. При этом показательно обособление аранеофауны южных тундр о-ва Долгий (Рис. 2), расположенного на крайнем северо-востоке Европы в Печорском море, где в целом обнаружены представители тех же семейств (Таб. 1), однако их «наполняют» иные виды.

Своеобразие фауны (Рис. 2) и населения сообществ тундровых ландшафтов побережья Кольского п-ова обуславливает их отличие от других его частей (ANOSIM, Bray-Curtis, $R=0.22$, $p=0.005$) (Рис. 3а). Остальные конкретные фауны характеризуются большим видовым разнообразием (Таб. 1), одна-

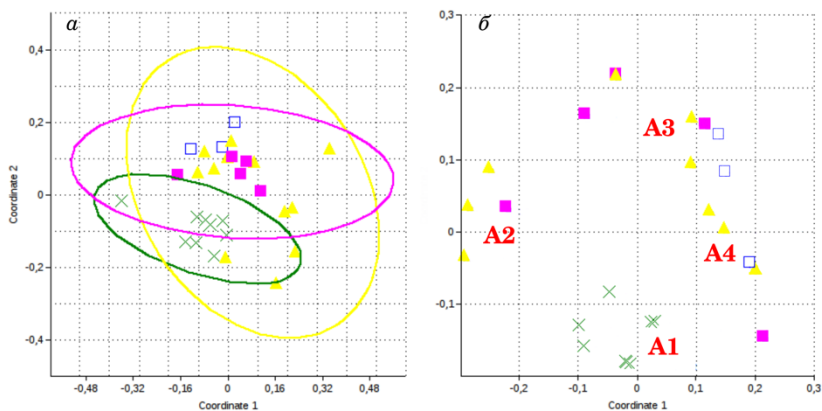


Рис. 3. Ординационные диаграммы, полученные методом многомерного шкалирования (nMDS) на основе ранговых корреляций (Rho) всех имеющихся первичных данных о количестве пауков, собранных в исследованных районах Кольского п-ова (а), и при исключении из анализа малочисленных и редких видов (б). **Обозначения:** Зеленый крест – биотопы на побережье, пустой синий квадрат – биотопы в зап. «Пасвик», заполненный лиловый квадрат – биотопы из северного р-на (Мурманск), желтый треугольник – местообитания из центрального (горного) р-на.

4.2 Общая характеристика фауны пауков Кольского полуострова. Всего в 2008–2015 гг. собрано 193 вида пауков из 19 семейств. Два семейства и 82 вида не были представлены в сборах, но их отметили предшествующие авторы (Беэр, 1964; Шохин и др., 2004; Tanasevitch, Rybalov, 2009; Танасевич, Камаев, 2011; Blinova, Mironov, 2012). Таким образом, на сегодняшний день для Кольского п-ова известно 275 видов пауков из 21 семейства, из которых 45 видов (почти 20% ранее описанной аранеофауны) и два семейства отмечены нами впервые.

С одной стороны, выявленная к настоящему времени фауна пауков региона беднее, чем аранеофауна континентальных частей Норвегии и Финляндии в 2 раза, Швеции – в 2.5 раза, а Северного, Приполярного и Полярного Урала – почти в полтора раза. С другой стороны, она ровно в 1.5 раза богаче аранеофауны п-ова Ямал (Таб. 2). По площади территории указанные скандинавские страны превосходят Кольский п-в в 2–2.5 раза (Таб. 2). При сравнении следует также учитывать более мягкий климат и ландшафтное разнообразие Скандинавии, наличие неморальных сообществ и гор с высотами до 2500 м, а также длительную историю изучения аранеофауны. Несмотря на меньшую площадь, для Северного, Приполярного и Полярного Урала характер-

ны те же особенности. П-ов Ямал вполне сопоставим с Кольским п-овом по площади, но почти полностью находится в тундровой зоне, что объясняет скудность его фауны. По составу семейств, все указанные территории практически идентичны, а Linyphiidae и Lycosidae наиболее богаты видами (Таб. 2), что представляет собой характерную особенность северных регионов (Марусик, Еськов, 2009; Koronen, 2012; Mikhailov, 2013a; Marusik, 2015; Макарова и др., 2014). Основное отличие фауны Кольского п-ова от фаун остальных районов Фенноскандии связано с отсутствием здесь представителей Anyphaenidae, Nesticidae, Oonopidae, Oxyopidae, Pholcidae, Segestriidae и пр., как правило, связанных с более южными районами.

Таб. 2. Число видов и семейств пауков, известных для Кольского п-ова и прилежащих территорий, с указанием доли Linyphiidae и Lycosidae в общем видовом разнообразии

Регион	Площадь территории, км ²	Число видов	Число семейств	Linyphiidae	Lycosidae
Кольский п-ов	140 000	275	21	56.7% (156)	10.9% (30)
Норвегия ¹	325 000	611	30	44.2% (270)	8.5% (52)
Швеция ²	450 000	704	32	41.6% (293)	7.9% (56)
Финляндия ³	340 000	645	31	43.4% (280)	7.8% (50)
Урал ⁴	>70 000	394	20	50.0% (197)	10.2% (40)
П-ов Ямал ⁵	122 000	190	11	68.9% (131)	10.0% (19)

Примечание. 1 – по Aakra et al., 2016; 2 – по Kronstedt, 2001; 3 – по Koronen, Fritzén, 2013; 4 – по Есюнин, 2015 (приведены данные, рассчитанные для Полярного, Приполярного и Северного Урала); 5 – по Есюнин, Ефимик, 1996; Tanasevitch et al., 2009; Esyunin, Laetin, 2009; Tanasevitch, Rybalov, 2015.

Как и флора всей лесной зоны Восточной Европы (Толмачев, Юрцев, 1970), аранеофауна Кольского п-ва относится к миграционно-ному типу и представляет собой одно из новообразований, возникших после очередного отступления ледника. Восстановление ее, вероятно, происходило, главным образом, с прилежащих территорий Европы, и лишь немногочисленные виды проникли сюда из Сибири (Еськов, 1988a; Есюнин, 1999). На сегодняшний день западным форпостом распространения последних в Европу можно считать карстовые ландшафты Архангельской области (Танасевич, Нехаева, 2014). В составе фауны Кольского региона только *Perregrinus deformis* и *Kikimora palustris* имеют преимущественно сибирский ареал. Молодость сообществ полуострова обуславливает преобладание здесь широко распространенных видов: палеаркты и голаркты составляют со-

ответственно 36% и 32% от общего видового богатства. Расположение региона между Европейской и Ангарской областями сделало Фенноскандию в целом, и Кольский п-ов в частности, областью фаунистического обмена между этими автохтонными комплексами (Еськов, 1988а), что отличает его от материковой Европы.

Глава 5. Ценогические фауны пауков в окрестностях г. Мурманск

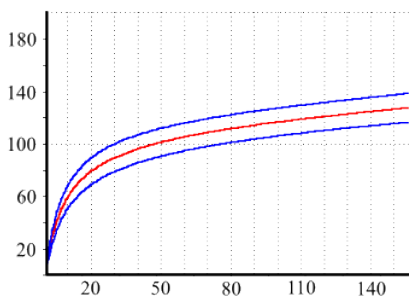


Рис. 4. Кумулятивная кривая обнаружения «новых» видов, построенная по результатам сборов в окрестностях Мурманска в 2010–2012 гг. По оси абсцисс указаны недели сборов, по оси ординат – число видов. Синие линии – доверительный интервал.

Однако линифиды преобладали не только в пробах, но и в ловушках, где составляли 71–85% общей численности. Преобладание мелкоразмерных пауков (например, Linyphiidae, Theridiidae) характерно для толщи подстилки (Huhta, 1965; Palmgren, 1972). Для почвенных ловушек, напротив, неоднократно подчеркивалась селективность в отношении бродячих пауков (в частности ликозид) (Pearson, White, 1964; Huhta, 1965; Palmgren, 1972; Koronen 1975; Uetz, Unzicker, 1976; Олигер, 2010). Полученная нами обратная картина может быть обусловлена небольшим размером используемых банок (диаметром 55 мм), которые, как было показано Ворком и его соавторами (Work et al., 2002), наиболее пригодны для сбора мелкоразмерных форм.

5.2 Богатство и сходство ценогических фаун. Общее число видов, выявленных с помощью ловушек в ряду биотопов «приморский луг» – «пустошь» – «березовый лес» – «сосновый лес» – «тундра» за три года работы, составило соответственно 69–71–62–55–37. Наибольшим фаунистическим сходством обладали биотопы, распо-

5.1 Общая характеристика собранного материала. В 2010–2012 гг. в окрестностях Мурманска ловушками собрано 126 видов из 14 семейств. Расчетное видовое богатство согласно индексу Чao2 (Colwel, Coddington, 1994) составляет здесь 163 ± 3 вида (Рис. 4), т.е. в целом аранеофауна была выявлена, как минимум, на 75%. Привлечение дополнительных методов сбора позволило увеличить число отмеченных видов до 141.

Представители Linyphiidae и Lycosidae составляют основу выявленной аранеофауны. Од-

ложенные рядом, что возможно объясняется миграциями отдельных видов. Тундровое сообщество сохраняло фаунистическую обособленность во все сроки (коэффициент Дайса 0.2–0.3) и в итоге обладало наименьшим сходством с каждым из обследованных местообитаний (специфичность ценотической фауны составляла около 40%).

Аранеофауна подстилки и верхнего слоя почвы менее разнообразна. При разборке почвенных проб, в березняке, сосняке и в тундре собранно соответственно 15, 17 и 14 видов. При этом фауны разных биотопов более специфичны, благодаря ограниченной лабильности подстилочных форм (коэффициент Дайса для березового и соснового лесов составил всего 0.4 против 0.7 по результатам учета ловушками). Тундра и в этом случае отличалась повышенным своеобразием фауны.

5.3 Сезонные изменения видового богатства пауков. На протяжении трех лет пик видового разнообразия герпетобийных пауков во всех сообществах наблюдался в первые два месяца после схода снега. Период повышенного разнообразия всегда продолжался около месяца (Рис. 5а-в). За это время отлавливалась половина отмеченной за сезон фауны, для выявления двух третей списка видов требовалось полтора месяца.

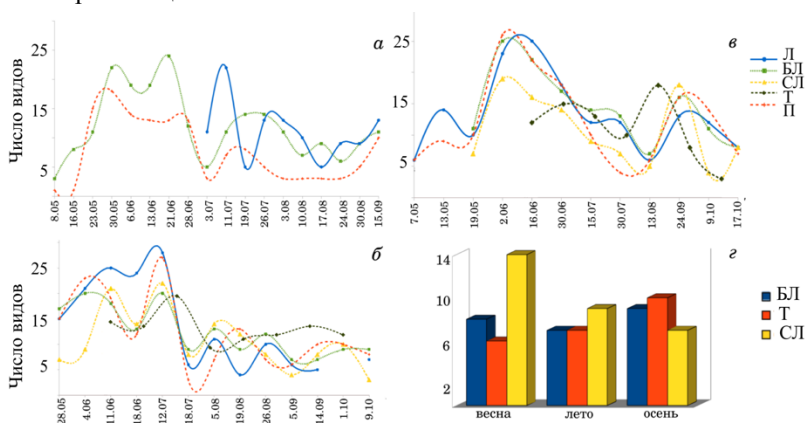


Рис. 5. Изменение видового богатства в изученных сообществах окрестностей Мурманска в 2010 (а), 2011 (б) и 2012 (в, з) гг. на основе учетов с помощью ловушек (а-в) и почвенных проб (з). Биотопы: Л – приморский луг, БЛ – березовый лес, СЛ – сосновый лес, П – пустошь, Т – тундра.

Материалы, полученные при разборе почвенных проб, не демонстрируют единства в сезонном изменении видового богатства (Рис. 5з), подобного выявленному для герпетобионтной фауны. Однако и здесь восьми первых проб, отобранных весной, было достаточно для выявления более чем 50% видового набора, зарегистрированного этим методом.

Несмотря на синхронность изменений видового богатства в разных сообществах (Рис. 5а-в), выраженных корреляций этой динамики с погодными условиями выявить не удалось. Весенний подъем видового разнообразия обусловлен в большей степени особенностями жизненных циклов пауков, нежели погодными условиями, и напрямую связан с тем, что период размножения для подавляющего большинства видов приходится на весну – начало лета. Весенние и раннелетние максимумы разнообразия пауков обычны и в других регионах (Tretzel, 1954; Uetz, 1976; Niemelä et al., 1994; Омелько, 2008; Gil, 2009; Любечанский и др., 2017).

5.4 Соотношения полов. Соотношение полов во всём материале, собранном ловушками за три года, оказалось примерно равным — число самцов лишь незначительно превысило число самок (1.1 : 1). В материалах, полученных с помощью почвенных проб, самки составили подавляющее большинство особей (1 : 0.3). Такие соотношения в целом представляют собой неизбежное следствие учётов с помощью указанных методов. Далее в разделе приведена информация о соотношении полов всех массовых видов по данным ловушек и почвенных проб.

Глава 6. Население пауков в окрестностях г. Мурманск

6.1 Общая характеристика населения. На протяжении трех лет во всех биотопах в начале сезона фиксировался отчетливый пик популяции пауков в ловушки (Рис. 6 а-в). По-видимому, это достаточно обычный феномен, наблюдаемый в самых разных регионах (Van der Drift, 1951; Leech, 1966; MacLean, Pitelka, 1971; Koponen, 1975; Niemelä et al., 1994; Омелько, 2008; Любечанский и др., 2017).

Практически во всех обследованных сообществах популяция пауков имела отчетливую отрицательную корреляцию, хотя и не всегда достоверную, с количеством выпавших осадков. Несущественные смещения положения пиков популяции видов в разные годы, единовременность их наступления в разных биотопах, а также единство общего ритма популяции в том или ином регионе, указывают на роль внутренних процессов, обуславливающих эти явления.

Состав населения различных местообитаний в окрестностях Мурманска определяется, в первую очередь, спецификой биотопа. Однако в начале и в конце сезона во всех изученных сообществах выделяются контрастные группировки герпетобионтных пауков (Рис. 7). Для почвенно-подстилочных обитателей достоверных сезонных изменений численности (Рис. 6 з) и отличий в составе населения разных местообитаний выявлено не было.

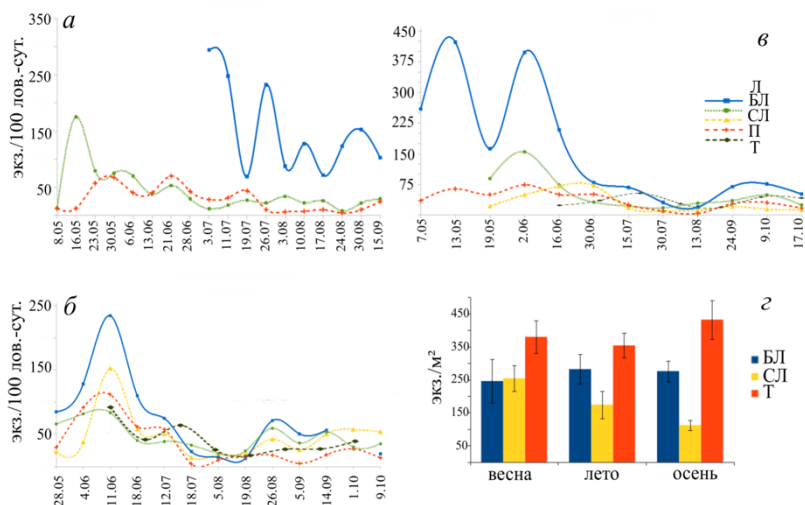


Рис. 6. Изменение попадаемости (а-в) и численности (з) пауков в изученных сообществах окрестностей Мурманска в 2010 (а), 2011 (б) и 2012 (в, з) гг. Обозначения как на Рис. 5.

6.2 Доминантные комплексы. Несмотря на высокое фаунистическое сходство обследованных сообществ пауков, структура доминирования в них всегда была различна и подвержена значительным сезонным и межгодовым колебаниям. Тем не менее, в каждом биотопе можно выделить группу видов, отмечающихся ежегодно и составляющих относительно постоянное ядро доминантного комплекса. На приморском лугу в состав такой группы входили *Allomengea scopigera*, *Oedothorax retusus* и *Savignia frontata*; на пустоши – *Erigone atra* и *Pardosa lugubris*; в березовом лесу – *Centomerus sylvaticus*, *Hilaira herniosa*, *Oryphantes angulatus* и *Tenuiphantes tenebricola*; в сосновом лесу – *H. herniosa*, *P. lugubris* и *P. sphagnicola*; в тундре – *H. herniosa*, *Oreoneta sinuosa* и *P. palustris*. В березовом лесу, постоянными и многочисленными обитателями его почвенно-подстилочного

слоя, по-видимому, можно считать *Robertus scoticus* и *Tapinocyba pallens*.

Население почвенно-подстилочного слоя менее разнообразно, но отличалось большим постоянством состава доминантов. Общих видов в составе доминантов герпетобия и обитателей подстилки не выявлено.

6.3 Сезонные изменения популяционной и численности доминирующих видов. Для каждого из доминантов дается общая характеристика его активности за

все время исследования, созданы таблицы с указанием популяционной, а также графики, в которых, помимо общих значений, отражены показатели популяционной активности разных полов. Приведены данные о численности доминантов в почвенных пробах.

Размер уловов пауков в отдельных сообществах был изменчив год от года, однако характер динамики активности отдельных видов сохранялся. При этом наибольший интерес представляют виды, у которых совпадали не только периоды наибольшей активности, но даже их пики в разных биотопах. Подобные совпадения отмечались и другими авторами (Van der Drift, 1951; 1959; Merrett, 1967, 1968, 1969; Gil, 2009).

Ни для одного вида не выявлено корреляции популяционной активности с погодными условиями. Лишь у немногих из них изменения популяционной активности взаимосвязаны, однако характер этих корреляций даже у постоянных доминантов варьирует год от года. Только в сосновом лесу два года подряд значения популяционной активности ликозидов положительно коррелировали между собой. Таким образом, динамику активности пауков, можно рассматривать как видовую характеристику, не зависящую от характера местообитания и погоды, а также от активности других видов.

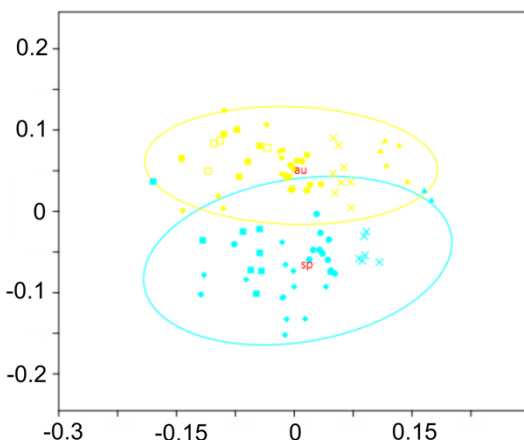


Рис. 7. Сравнение весеннего (sp) и осеннего (au) населения пауков всех изученных сообществ окрестностей Мурманска по данным 2010-2012 гг. **Примечание.** Ординационная диаграмма получена методом многомерного шкалирования на основе ранговых корреляций первичных данных об уловистости видов. Весенние выборки обозначены голубым, а осенние — желтым цветом.

Показатели обилия отдельных видов в почвенных пробах также варьировали во времени. У единственного вида, найденного в пробах, взятых в двух разных биотопах (*R. scoticus*), сезонные изменения плотности не были синхронными. Таким образом, есть основание полагать, что динамика численности пауков определяется иными, чем активность факторами.

6.4 Фенологические группы видов. Учитывая показатели активности полов, массовые виды со сходной динамикой можно объединить в пять фенологических групп: весенние (имеют ярко выраженный весенний пик популяции, обусловленный высокой активностью самцов); весенне-летние (самцы и самки отмечаются с весны до конца лета); летние (пик активности в начале лета, активность самцов ограничена этим периодом); позднелетне-осенние (оба пола активны со второй половины лета до поздней осени); осенние (самцы и самки имеют выраженную осеннюю активность). Данные по характеру сезонной встречаемости доминантных видов в окрестностях г. Мурманск сходны с имеющимися сведениями для других регионов Европы. Отличия, выраженные в основном в изменении продолжительности периода активности, некотором смещении ее максимума, а иногда степени активности полов, можно рассматривать как модификации жизненного цикла (Esyunin et al., 1995), вызванные внешними факторами среды. Это находит свое выражение, например, в редукции осеннего пика разнообразия и активности пауков на севере Европы, в том числе и в окрестностях Мурманска. Однако наиболее ярко эти модификации иллюстрируют «зимние» виды, активность которых в условиях низкой среднетемпературной ограничивается осенью (Esyunin et al., 1995).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении кратко сформулированы итоги работы и отмечены перспективы дальнейших исследований пауков в Субарктике.

ВЫВОДЫ

1. Общее богатство региональной фауны пауков Кольского п-ова составляет 275 видов из 21 семейства. Выявлено 45 видов и два семейства пауков, ранее на данной территории не отмечавшихся. Повышенным разнообразием отличается семейство Linyphiidae (156 видов, 57% фауны), что соответствует субарктическому положению региона.

2. Фауна полуострова состоит, главным образом, из видов борального комплекса и, по своей ареалогической структуре, подобна се-

веро-скандинавским фаунам, но включает ряд видов, основная область распространения которых находится восточнее. Число таких видов в сравнении с восточными районами северной Европы невелико.

3. Конкретные фауны обследованных районов полуострова по составу и богатству практически не отличаются от известных фаун северной Фенноскандии. Их сходство с аранеофаунами севера Восточной Европы невелико при сохранении состава доминирующих семейств.

4. Наибольшим своеобразием фауны и населения обладают сообщества пауков тундровых ландшафтов побережья Баренцева моря, в которых особенно высока доля арктических видов. Ценогитические группировки пауков однотипных биотопов в остальных ландшафтах региона весьма похожи.

5. Обследованные в течение трех лет модельные группировки пауков окрестностей г. Мурманск фаунистически близки (кроме тундровых), но отличаются составом доминантов. Структура доминирования в отдельных биотопах неустойчива как в течение одного вегетационного сезона, так и на протяжении нескольких лет. Однако в каждом биотопе выделяется группа видов, составляющая относительно постоянное ядро доминантного комплекса.

6. Сезонные явления в жизни пауков в большей степени обусловлены особенностями их жизненных циклов, нежели погодными условиями конкретного сезона. Максимальных значений видовое богатство и попадаемость во всех сообществах достигают в первые два месяца после схода снега.

7. Сезонная активность герпетобионтных пауков видоспецифична, а условия региона и характер местообитания не оказывают на нее существенного влияния. Уменьшение продолжительности периода активности и смещение ее максимума, а также изменение степени активности полов, наблюдаемые у некоторых видов пауков в Кольской Субарктике, имеют, очевидно, адаптивное значение.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Nekhaeva, A.A. On the spider fauna of Bolshoy Aynov Island (Barents Sea) (Arachnida: Aranei) / **A.A. Nekhaeva**, I.O. Nekhaev // *Arthropoda Selecta*. – 2011. – V.20. – № 4. – P. 319–322.

2. Nekhaeva, A.A. The first record of *Perregrinus deformis* (Tanasevitch, 1982) from Fennoscandia (Aranei: Linyphiidae) / A.A. Nekhaeva //

Arthropoda Selecta. – 2012. – V.21. – № 1. – P. 81–83.

3. Нехаева, А.А. Население пауков (Arachnida, Aranei) некоторых биотопов побережья Кольского залива: фенологический аспект / А.А. Нехаева // Зоологический Журнал. – 2015. – Т. 94. – № 5. – С. 505–516.

4. Nekhaeva, A.A. An annotated check-list of spiders (Arachnida: Aranei) of the Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia / A.A. Nekhaeva // Arthropoda Selecta. – 2015. – V. 24. – № 4. – P. 451–472.

5. Nekhaeva, A.A. 2016. On the spider fauna (Arachnida, Araneae) of the Pasvik Nature Reserve (Kola Peninsula, Russia) / A.A. Nekhaeva // Norwegian Journal of Entomology. – 2016. – V. 63. – № 1. – P. 58–64.

Материалы и тезисы конференций:

1. Васильева, А.А. 2009. К экологии паука *Pardosa palustris* (Aranei, Lycosidae) в Мурманской области / А.А. Васильева, И.О. Нехаев. – Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений: Материалы VIII Всероссийской школы по морской биологии и IX международной научной конференции «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген». – М.: ГЕОС. – 2009. – С. 33–34.

2. Нехаева, А.А. Таксономическая и зоогеографическая структура фауны пауков (Arachnida, Aranei) окрестностей Мурманска / А.А. Нехаева. – XIV съезд Русского энтомологического общества: Материалы съезда. – СПб. – 2012. – С. 311.

3. Nekhaeva, A.A. 2012. Seasonal dynamics of abundance and species diversity of spiders (Araneae) in the environs of Murmansk city (Russia) / A.A. Nekhaeva. – Abstracts of 27th European Congress of Arachnology. – Ljubljana. – 2012. – P. 108.

4. Зенкова, И.В. Материалы к фауне пауков и жесткокрылых горной системы заповедника “Пасвик” / И.В. Зенкова, А.А. Колесникова, Б.Ю. Филиппов, С.Д. Вершинина, О.С. Трушицына, А.А. Нехаева. – Зеленый пояс Фенноскандии: материалы международной научно-практической конференции. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2013. – С. 137–139.

5. Nekhaeva, A.A. Spiders (Arachnida, Araneae) of Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia: a preliminary analysis / A.A. Nekhaeva. – Abstracts of 28th European Congress of Arachnology. – Torino. – 2014. – P. 113.

6. Нехаева, А.А. 2014. Фауна пауков заповедника «Пасвик» и его окрестностей / А.А. Нехаева. – Проблемы почвенной зоологии: Материалы XVII всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Сыктывкар. – 2014. – С. 166–167.

7. Нехаева, А.А. Первые сведения о населении пауков (Arachnida, Aranei) на побережье Кольского залива (Мурманская обл.) / А.А.

Нехаева. – Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых: Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 150–151.

8. Нехаева, А.А. Сезонная активность пауков (Arachnida: Aranei) в лесотундрах крайнего севера Европы / А.А. Нехаева. – Материалы XV съезда Русского энтомологического общества. – Новосибирск. – 2017. – С. 354–355.