

ЧЕЛЯБИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Золотарев Максим Петрович

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ПАУКОВ-СКАКУНЧИКОВ
EVARCHA ARCUATA (Clerck, 1757) И *EVARCHA FALCATA*
(Clerck, 1758) ЮЖНОГО УРАЛА**

03.00.09 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Челябинск
2002

Работа выполнена на кафедре зоологии Челябинского государственного педагогического университета

Научный руководитель: доктор педагогических, кандидат биологических наук, профессор
З.И. ТЮМАСЕВА

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Л.С. НЕКРАСОВА
кандидат биологических наук
Т.П. РЯБИКОВА

Ведущая организация: Курганский государственный университет

Защита диссертации состоится "....."..... 2002 года в часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Россия, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан ".....".....2002 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук

Харитонов А.Ю.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Пауки являются важным компонентом животного населения наземных сообществ. Эта группа животных обладает высоким таксономическим разнообразием. Экологическая роль пауков, как многочисленных хищников очень велика (Иванов, 1965; Foelix, 1982).

Однако, работы в таких приоритетных направлениях, как популяционная биология, полиморфизм, синэкология, выявление адаптационных механизмов пауков, немногочисленны. Большинство исследований, вскрывающих закономерности пространственной, возрастной и половой структуры популяции, динамики численности, циклов развития, взаимоотношения с другими компонентами сообщества и претендующих на универсальность, проводились главным образом на насекомых и не применялись к паукам.

Одним из наиболее обширных и слабоизученных является семейство *Salticidae* – относительно древняя и самая богатая видами группа (Foelix, 1982), отличающаяся от остальных уникальной зрительной системой. Систематика пауков-скакунчиков достаточно запутана, для решения данной проблемы привлекаются не только морфологические, но и этологические, биологические и экологические исследования.

Большое значение для рассмотрения филогении и систематики всего семейства скакунчиков имеют виды, обитающие в умеренных широтах. Однако, в связи с тем, что большинство представителей данного семейства обитает в тропиках и субтропиках, исследуются преимущественно тропические виды.

Evarcha arcuata (Clerck, 1757) и *Evarcha falcata* (Clerck, 1758) – одни из самых многочисленных пауков-скакунчиков умеренных широт (Мазура, 2000). Несмотря на данный факт, биология этих близкородственных видов до настоящего времени остается неизученной. Существуют немногочисленные сведения, в основном касающиеся хищнического и предкопуляторного поведения (Gerhardt, 1924; Bristowe 1929, 1941; Plett, 1962; Dobroruka, 1997).

Цели и задачи исследования. Целью данной работы является изучение биологии и экологии двух видов *Salticidae* – *Evarcha arcuata* и *Evarcha falcata*, в рамках которой были поставлены следующие задачи:

1. Выявить характер биотопического распределения пауков-скакунчиков.
2. Определить особенности их термо- и гигропреферентных реакций.
3. Изучить спектр питания и пищевые предпочтения в местах обитания исследуемых видов.
4. Исследовать рост и развитие *E. arcuata* и *E. falcata* в зависимости от особенностей питания.
5. Изучить фенологию пауков-скакунчиков; охарактеризовать предкопуляторное поведение самцов и самок *E. arcuata* и *E. falcata* в течение репродуктивного периода.
6. Выявить биоэкологические параметры для использования их в качестве критериев в систематике и биоценологии *Salticidae*.

Научная новизна работы. Впервые приводятся данные по биологии двух видов пауков-скакунчиков – *E. arcuata* и *E. falcata*. Определено биотопическое распределение в условиях Южного Урала. Прослежены фенологические явления, сезонная динамика относительной численности, возрастная и половая структура населения данных видов. Детально рассмотрено репродуктивное поведение, развитие и размножение, установлено количество возрастных стадий, выявлены трофические связи с насекомыми и пауками, населяющими места обитания изучаемых видов. Дана оценка значения выявленных биоэкологических и поведенческих параметров для применения их в систематике и биоценологии *Salticidae*, имеющих сходные условия существования.

Апробация. Результаты исследований доложены на конференциях и симпозиумах: на региональной конференции «Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области» (Миасс, 1997), на региональной конференции «Экологическая культура и безопасность России» (Челябинск, 1998), на Всероссийской конференции «Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий» (Курган, 1998), на «IV Европейском симпозиуме экофизиологии беспозвоночных животных» посвященного памяти А.С. Данилевского (Санкт-Петербург, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 180 страницах машинописного текста, содержит 58 таблиц и 93 рисунка, в том числе 4 фотографии. Список литературы включает 161 наименование, в том числе 77 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географическая характеристика района исследования

В главе приводится характеристика природно-климатических условий Ильменского заповедника. Ильменский государственный заповедник расположен в предгорьях восточного макросклона Южного Урала, включает в себя вытянутую почти меридиональную систему Ильменских гор и их предгорий. Климат района исследований характеризуется средней годовой температурой воздуха $+1,0^{\circ}\text{C}$, с максимумом – в июле $+38,0^{\circ}\text{C}$, минимумом – в январе -47°C . Среднее многолетнее годовое количество осадков – около 415 мм. Дана характеристика 6 исследуемых биотопов, представляющих наиболее характерные типы растительности Ильменского заповедника, в порядке усиления аридных условий: влажный луг, суходольный луг, березовый лес, березово-сосновый лес, заросли степных кустарников, разнотравно-овсецово-ковыльная степь. Приведена сезонная динамика микроклиматических показателей в данных биотопах.

Глава 2. Материал и методика работы

Исследования проводились в течение 3 лет (1998 - 2000). Сборы живого материала для эксперимента и количественные учеты *Salticidae* проведены в районе города Миасса на территории Ильменского государственного заповедника по стандартной методике (Кожанчиков, 1961; Фасулати, 1971; Аферин, Ивлев, 1988). Всего проведено 242 учета в трех повторностях не считая дополнительных сборов. Собрано примерно 1660 экземпляров пауков двух видов. Осуществлялись также дополнительные сборы для лабораторных работ в пределах Челябинского реликтового соснового бора, располагающегося на территории города Челябинска. Для изучения обилия и образа жизни пауков

в весенне-летний и осенний периоды использовался метод маршрутного учета (Чернышев, 1984; Полянин, 1998).

Изучение термо- и гигропреференции осуществлялось по стандартной методике (Ликвентов, 1960; Тихомирова, 1968; Тихомиров, Тихомирова, 1972; Россолимо, Рыбалов, 1979; Кауфман, 1985). Пауки для эксперимента отлавливались в природе. Проведено 16 суточных измерений термопреференции, в которых участвовало 67 особей двух видов. Влажность в воздушной камере термограда поддерживалась 100%. По гигропреференции сделано 16 измерений, в которых было задействовано 94 особи двух видов. Температура в гигрограде поддерживалась $+23\pm 2^{\circ}\text{C}$. Эксперименты проводились в условиях полного затемнения.

Методика изучения предкопуляторного поведения была взята из работ D. Richman (1982), R.R. Jackson (1974, 1982), Orta-Ocana (*et al.* 1996). Исследование поведения ухаживания проводилось в зимний и летний периоды. В течение зимнего эксперимента пауки содержались в климатической камере при постоянной температуре ($23\pm 2^{\circ}\text{C}$), влажности ($60\pm 5\%$) и постоянном световом режиме (12ч «день», 12ч «ночь»). В качестве добычи 2 - 3 раза в неделю предлагались плодовые мушки (*Drosophila melanogaster*) (Jackson, 1974). Условия содержания и время проведения эксперимента достоверного влияния на результаты взаимодействий самцов и самок не оказали, что позволило объединить эти данные. В общей сложности сделано 156 тестов с *E. arcuata* и 157 с *E. falcata*. В эксперименте участвовали 51 самец и 53 самки *E. arcuata*, 51 самец и 57 самок *E. falcata*.

Пищевая преференция изучалась по методике W. Nentwig (1986) и R.R. Jackson (1977). Работы по исследованию роста и продолжительности развития *Salticidae* двух видов проводились согласно методике предложенной D. Li совместно с R.R. Jackson (1997) и Miyashita, (1968b, 1969a, 1969b, 1991). Для исследования влияния пищевого разнообразия на рост и развитие, неполовозрелые самки двух видов были разделены на 2 группы с различным рационом питания. Полученное от них потомство распределялось по тем же линиям питания. Пауки содержались в климатической камере при

вышеописанных условиях. Динамика роста определялась по линейным размерам головогруди.

Статистическая обработка данных производилась в программах STATISTICA и Microsoft EXCEL.

Глава 3. Биотопическое распределение пауков-скакунчиков *E. arcuata* (Clerck, 1757) и *E. falcata* (Clerck, 1758)

Исследуемые виды *Salticidae* широко распространены в палеарктике (Михайлов, 1997) и являются одними из наиболее многочисленных обитателей хортобионтного комплекса (Мазура, 2000). Исследования показывают, что процент относительной численности *E. arcuata* в сравнении с другими видами пауков в травостое составляет: в зарослях степных кустарников – $26,4 \pm 14,1\%$, на влажном лугу – $53,3 \pm 23,2\%$; *E. falcata* на суходольном лугу – $37,5 \pm 12,6\%$.

В условиях Ильменского заповедника исследуемые виды занимают в основном поляны и опушки лесов с луговой и лугово-степной растительностью, что позволяет отнести их к группе обитателей открытых пространств. *E. falcata* встречается во всех 6 обследованных нами биотопах, *E. arcuata* отмечается в 3, что соответствует данным ранних фаунистических исследований (Пахоруков, Полянин, 1987; Полянин, 1991, 1992), при этом относительная численность особей *E. falcata* почти вдвое больше ($2,04$ особи на 1 взмах сачка, *E. arcuata* – $1,32$ особи на 1 взмах). Биотопическое распределение изучаемых видов *Salticidae*, рассмотренное в динамике, свидетельствует о приуроченности *E. arcuata* к влажному лугу и к зарослям степных кустарников, *E. falcata* к суходольному лугу и, в меньшей степени, к березовому лесу. Таким образом, можно говорить о том, что *E. arcuata* является более стенобионтным видом.

Необходимо отметить, что, несмотря на незначительное распространение, *E. arcuata* встречается в биотопах с сильно контрастирующими микроклиматическими условиями, таких как заросли степных кустарников, влажный луг и сфагновое болото. Особенностью растительности Ильменского заповедника является ее высокая мозаичность, связанная со сложным рельефом, что создает разнообразие микроклиматических условий на сравнительно небольшой территории. Характерным примером является

растительность в районе Змеиных гор (оз. Большой Таткуль), где заросли степных кустарников граничат с луговой степью, остепненным лугом, а также влажным высокотравным лугом (Дорогостайская, 1961). В связи с данными обстоятельствами могут наблюдаться миграции особей *E. arcuata* из одного биотопа в другой. Возможно, это является основной причиной присутствия данного вида в биотопах, резко отличающихся по условиям температуры и влажности воздуха. Наибольшая встречаемость взрослых особей *E. arcuata* отмечена нами на влажном лугу.

Экспериментальные данные по изучению термопреферентных реакций взрослых пауков свидетельствуют о том, что *E. arcuata* предпочитает более низкие температуры по сравнению с *E. falcata*, что в некоторой степени объясняет стремление особей этого вида в биотопы с относительно низкой температурой воздуха. V. Ruzicka (1997) так же относит *E. arcuata* к группе психрофилов.

Анализ литературных данных о биотопическом распределении этих видов в широтном направлении (Logunov, Marusik, 2000) подтверждает закономерность, выявленную Бей-Биенко – зональную смену стадий (Бей-Биенко, 1930, 1961; Яхонтов, 1964). Если в северных районах своего ареала *E. arcuata* и *E. falcata* занимают ксерофитные, мезо-ксерофитные и мезофитные стадии, то по мере продвижения на юг скакунчики тяготеют к мезофитным, мезогигрофитным, и гигрофитным стадиям.

Глава 4. Экспериментальное изучение экологической валентности *E. arcuata* и *E. falcata*

4.1. Термопреферентные реакции. Термопреферентное поведение – наиболее мобильный уровень адаптации организма к температуре. У исследуемых видов наблюдается совпадение хода суточных температур и температурных предпочтений. В ночные часы среднее значение термопреференции понижается, а в дневные повышается.

Важной характеристикой ритма активности является не только значение средних, но и диапазона рассеивания предпочитаемых температур (Ликвентов, 1960), который также является важным экологическим показателем, нормы

реакции организма на температурный фактор. То есть, этот показатель характеризует стенотермность или эвритермность, что может дать ответ на вопрос о степени влияния данного фактора на ограничение пространственного распространения данного вида. Среднее значение диапазона рассеивания температур *E. falcata* (6,4°C) меньше чем у *E. arcuata* (7,2°C). Максимальное и минимальное значения рассеивания также характеризуют более широкую норму реакции у *E. arcuata*. Однако *E. arcuata* распространена лишь в нескольких, а *E. falcata* практически во всех биотопах с разнообразными микроклиматическими условиями. Таким образом, данное обстоятельство не позволяет считать температурный фактор ограничивающим биотопическое распространение исследуемых видов пауков-скакунок.

Возможно, биотопическое распределение зависит от разного отношения к термическому фактору самцов и самок. В результате эксперимента было выявлено, что самцы *E. falcata* демонстрируют большую термофильность, у самок двух видов эти значения близки (*E. arcuata*: самки 27,5±0,8°C, самцы 26,3±0,8°C; *E. falcata*: самки 27,7±0,8°C, самцы 32,2±0,8°C; по критерию Стьюдента: *E. arcuata* – T=0,19, P>0,05; *E. falcata* – T=-0,69, P>0,05). Диапазон рассеивания, больше у самок (*E. arcuata*: самки 7,7±0,7°C, самцы 6,6±0,8°C; *E. falcata*: самки 8,4±0,9°C, самцы 4,2±0,6°C; по критерию Стьюдента: *E. arcuata* – T=0,20, P>0,05; *E. falcata* – T=0,65, P>0,05), что говорит о более широкой их норме реакции на температуру. Самки пауков-скакунок ответственны за выведение потомства, поэтому в большей степени приспособлены к перенесению воздействия экстремальных температур, чем самцы. Кроме того, диапазон рассеивания самок *E. falcata* превосходит таковые значения в целом у *E. arcuata*. Очевидно, более широким биотопическим распространением вид *E. falcata* обязан именно самкам. Однако отличия значений термопреферентных реакций и диапазона рассеивания самцов и самок недостоверны, что также не позволяет считать температурный фактор ограничивающим биотопическое распространение.

Вопрос сезонной динамики термопреференции является принципиальным для отнесения видов пауков в ту или иную экологическую группу (Ликвентов, 1960; Пекин, 1992). На протяжении летнего сезона наблюдаются отличия

значений предпочитаемых температур между двумя видами. *E. falcata* демонстрирует более термофильную реакцию (таблица 1).

Таблица 1

Среднее значение термопреференции пауков-скакунок в течение сезона \pm ошибка средней, в °С. По критерию Стьюдента отличие средних недостоверно ($T=-1,61, P>0,05$)

месяц	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>
июнь	19,5 \pm 0,7	23,4 \pm 0,7
июль	28,3 \pm 0,3	33,2 \pm 0,3
август	29,0 \pm 0,7	33,3 \pm 0,5
среднее значение	26,9 \pm 0,9	29,9 \pm 1,1

Это говорит о том, что выбор температурной зоны является видоспецифичным для каждого вида. *E. falcata* и *E. arcuata* являются близкими видами, поэтому и средние значения термопреферендума у них довольно близки, разница составляет примерно 3°С. Тем не менее, на протяжении всего сезона эти расхождения стабильны, что также свидетельствует в пользу видоспецифичности термопреферентных реакций.

4.2. Гигропреферентные реакции. Гигропреференция, исследуемых видов *Salticidae* по отношению к градиенту влажности, выражена не четко. Среднее значение предпочитаемой влажности составляет у *E. arcuata* 44,8% \pm 1,1%, у *E. falcata* 47,5% \pm 1,2% ($T= -1,21 P>0,05$). Наблюдается тенденция стремления пауков двух видов в сухие участки гигрограда, однако в природе они обитают в более влажных условиях. Суточная динамика гигропреферентного поведения сальтицид не отражает суточного изменения влажности воздуха. Характер сезонной динамики гигропреференции изученных пауков-скакунок изменяется незначительно – в пределах 10%, а имеющиеся изменения носят случайный характер.

Глава 5. Трофические связи *E. arcuata* и *E. falcata*

В ходе эксперимента было установлено, что *E. arcuata* и *E. falcata* не специализируются на каком-то определенном виде или группе беспозвоночных. В их рацион питания входят практически все предлагаемые насекомые и пауки.

Исследуемые виды из насекомых в равной степени предпочитают членистоногих четырех отрядов: *Diptera*, *Homoptera*, *Hemiptera* и *Lepidoptera*. В меньшей степени пауки охотились на насекомых других отрядов: *Collembola*, *Ephemeroptera*, личинки *Coleoptera*, *Blattoptera* и *Orthoptera*. Меньше всего использовались в пищу имаго *Hymenoptera* и *Coleoptera*. Личинками *Hymenoptera* и *Lepidoptera* испытываемые пауки пренебрегали, за исключением единственного факта нападения самца *E. arcuata* на гусеницу пилильщика.

Пауки других семейств и семейства скакунчиков более активно использовались в пищу, чем насекомые. Наблюдаются также некоторые предпочтения. Так *E. arcuata* практически в равной степени предпочитают пауков из четырех семейств: *Tetragnathidae*, *Theridiidae*, *Clubionidae* и *Araneidae*. Немного меньше *Linyphiidae*, *Lycosidae*, *Thomisidae* и *Salticidae*. В 40% и меньше *E. arcuata* отдают предпочтение двум семействам *Heteropodidae* (неполовозрелые пауки небольшого размера) и *Philodromidae*. *E. falcata* в отличие от *E. arcuata* в большей степени предпочитает *Theridiidae* и *Clubionidae*, чуть меньше используются *Tetragnathidae*, *Linyphiidae* и *Araneidae*. *Heteropodidae* и *Philodromidae* также поедаются в меньшей степени. Существенных отличий в предпочтениях той или иной добычи, как насекомых, так и пауков между видами *E. arcuata* и *E. falcata* ($F=0,484$, $P>0,05$), а также самками и самцами согласно многофакторному дисперсионному анализу не наблюдается ($F=0,005$, $P>0,05$ и $F=0,646$, $P>0,05$, соответственно).

Очевидно, в естественных условиях основную пищу для двух видов *Salticidae* составляют в основном насекомые четырех отрядов: *Diptera*, *Homoptera*, *Hemiptera* (преимущественно *Miridae*) и *Lepidoptera* (только имаго). Насекомые этих отрядов имеют мягкий хитин и не опасны (отсутствие отпугивающих химических веществ или ядовитого жала). Об этом свидетельствует и W. Nentwig (1986). Такие опасные насекомые как муравьи, клопы семейства *Pentatomidae*, *Coccinellidae*, или имеющие твердые покровы *Curculionidae* отвергались большинством пауков. В естественных условиях *E. arcuata* и *E. falcata* охотно могут поедать и пауков из различных семейств, в том числе и своего вида, хотя каннибализм им присущ в незначительной степени (у *E. arcuata* – 1,9% (3 случая), у *E. falcata* – 1,3% (2 случая) из 157 и

159 взаимодействий взрослых самцов и самок соответственно).

Глава 6. Особенности биологии пауков-скакунчиков *E. arcuata* и *E. falcata*

Изученность биологии пауков-скакунчиков умеренного климата крайне незначительна (Schaefer, 1971; Hansen, 1994). Из рода *Evarcha* в этом плане сравнительно недавно изучена только *Evarcha jucunda* (Lucas, 1846) (Hansen, 2000). Сведения по изучаемым нами видам рода *Evarcha* отсутствуют.

6.1. Предкопуляторное поведение. В течение всего летнего сезона в естественных условиях встречаются копулирующие пары двух исследуемых видов. Репродуктивное поведение особей *Salticidae*, в особенности предкопуляторное, представляет большой интерес, так как является довольно существенным межвидовым барьером (Jackson, 1982a).

В природе встречаются самки с раздутым брюшком, готовящиеся к откладке яиц, или самки, которые уже откладывали яйца (таких самок мы условно назвали «старыми»). Также встречаются самки, ни разу не откладывавшие яйца, и брюшко которых не раздуто («молодые» самки). В ходе фенологических наблюдений отмечено, что самцы спаривались только с «молодыми» самками. Обнаруженное явление предполагает наличие поведенческих барьеров при выборе полового партнера.

Предкопуляторное поведение самцов, можно разделить на 3 способа осуществления садки на самку: 1) «прыжок» – садка осуществляется в прыжке без использования демонстрации; 2) «заползание» – самец использует демонстрацию и постепенно заползает на самку, 3) «смешанный» способ – самец в течение ухаживания использует демонстрацию, но садка осуществляется в прыжке. Участие каждого самца в эксперименте от 2 до 7 раз позволило убедиться в том, что один самец может делать садку в каждом случае разными способами либо только одним независимо от типа самки. Данное обстоятельство указывает на высокую степень вариативности стереотипов поведения, как на индивидуальном уровне, так и на видовом. По способам садки имеются существенные межвидовые отличия ($F=17,368$, $P<0,05$), а также в использовании самцами способов садки на «молодых» и «старых» самок ($F= 6,528$ $P<0,05$).

Наиболее существенные межвидовые отличия имеет довольно сложная демонстрация самцов (всего выделено 42 поведенческих акта; $F=57,906$ $P<0,05$) во время ухаживания за самками – серия последовательных движений конечностей, педипальп, брюшка, положение головогруды и направление движения относительно самки, что позволяет считать предкопуляторное поведение самцов важным межвидовым барьером.

Предкопуляторное поведение самок не менее сложно. Анализ результатов эксперимента позволил выделить 5 типов поведения, характерных как для «молодых», так и для «старых» самок, которые можно расположить в порядке возрастания агрессивности: 1) «панический» – самка убегает от самца; 2) «затаивание» – самка принимает определенную позу и не двигается в присутствии самца; 3) «благосклонный» – самка ведет себя спокойно; 4) «индифферентный» – не обращает на самца внимания, наблюдаются другие виды активности; 5) «агрессивный» – самка принимает определенные позы и нападает на самца. Дисперсионный анализ показал наличие достоверного расхождения между поведением самок двух видов ($F=10,416$ $P<0,05$). Между «молодыми» и «старыми» самками также наблюдается существенное отличие (для *E. arcuata* $F=5,917$ $P<0,05$ и для *E. falcata* $F=13,009$ $P<0,05$). «Агрессивный» и «индифферентный» типы поведения в большей степени характерны «старым» самкам.

Результаты взаимодействий самцов с самками мы разделили на 5 типов: «копуляция»; «садка» – самец делает садку, но спаривания не происходит; «полное ухаживание» – самец приближается к самке ближе 10 мм; «неполное ухаживание» – самец не подходит к самке ближе 10 мм; «отсутствие ухаживания» – самец не реагирует на самку. Результаты взаимодействия самцов двух видов с «молодыми» и со «старыми» самками имеют достоверные расхождения ($F=7,565$ $P<0,05$). Наибольшее количество случаев спариваний самцов наблюдается с «молодыми» самками, при этом количество спариваний у *E. falcata* значительно меньше (19,0% с «молодыми» и 5,0% со «старыми»), чем у *E. arcuata* (34,6% с «молодыми» и 16,5% со «старыми»). Самки *E. falcata* отличаются большей агрессивностью, очевидно, такое поведение сдерживает самцов, этим и объясняется меньшее количество копуляций у этого вида.

Учитывая полученные результаты, можно заключить, что «молодая» самка способна запастись достаточно спермы от нескольких спариваний с самцами, которой ей хватает на несколько яйцекладок, при лабораторном содержании самки несколько раз откладывали яйца (*E. arcuata* 2-3, *E. falcata* 2-5 кладок). Спаривание с несколькими самцами обеспечивает также конкуренцию самцов за самку на клеточном уровне.

6.2. Рост и развитие

6.2.1. Количество возрастных стадий. Нами изучалась зависимость роста и развития пауков-генералистов от разнообразия рациона питания. С этой целью несколько пауков с момента откладки яиц выращивались на плодовой мушке (группа питания «А») и нескольких видах жертв (группа питания «Б»).

В результате эксперимента было выявлено, что пауки-скакуны *E. arcuata* и *E. falcata* в лабораторных условиях способны прожить 5, 6 или 7 нимфальных стадий, прежде чем стать взрослыми. Причем обедненный рацион питания увеличивает количество возрастных стадий. У самцов наблюдается тенденция завершения развития раньше самок (таблица 2).

6.2.2. Смертность и выживаемость. В ходе эксперимента наблюдался большой уровень смертности пауков. У *E. arcuata* взрослой стадии достигли всего 15,0% особей. У *E. falcata* немногим больше – 38,9%. Наибольшая смертность у двух видов наблюдалась в группе «А» (таблица 2). Ни одна особь у *E. arcuata* в этой группе не достигла взрослой стадии, у *E. falcata* только 2 самки (0,0% и 25,0% соответственно). При питании одним видом добычи наблюдалась смертность на более ранних этапах развития, а при питании несколькими видами жертв – на более поздних.

6.2.3. Продолжительность развития нимфальных стадий. Среднее время развития яйца, личинки и всех нимфальных стадий в днях, отличается большей продолжительностью у особей находящихся в группе «А», что характерно для двух видов пауков-скакунов. Важным показателем является стандартное отклонение от средней, значение которого также больше у особей из группы «А» (таблица 3). Данное явление свидетельствует о том, что при питании только одним видом добычи продолжительность жизни стадий увеличивается.

Незначительное отличие во времени развития яиц в двух группах питания

пауков-скаунчиков исследуемых видов, объясняется тем, что неполовозрелые самки пойманы и включены в эксперимент на последней стадии развития. До этого в природе они питались разнообразной пищей. Поэтому в группе «А» однообразная пища на последней стадии развития незначительно сказалась на формировании яичников и времени развития яиц. По количеству отложенных яиц также нет значительных отличий (*E. arcuata*: гр. «А» – 16,8±3,6 яиц, гр. «Б» – 22,2±10,9 яиц, $F=1,00$ $P>0,05$; *E. falcata*: гр. «А» – 17,5±2,6 яиц, гр. «Б» – 19,0±7,9 яиц, $F=0,13$ $P>0,05$). Вышедшая из яйца личинка питается запасами желточного тела, поэтому продолжительность их развития, как и яйца, в меньшей степени зависит от пищевого фактора. Почти треть развития 1 стадии нимфы проходит в гнезде (*E. arcuata*: группа «А» – 5,0±1,8 дней, группа «Б» – 4,1±0,9 дня; *E. falcata*: группа «А» – 4,5±0,8 дней, группа «Б» – 4,2±2,3 дня), паучки начинают самостоятельно питаться спустя некоторое время, поедая собратьев, или только после выхода из гнезда. То есть, данная стадия, особенно, на первых этапах также мало зависит от пищи. Существенные расхождения наблюдаются со второй нимфальной стадии. Анализ продолжительности развития всех фаз показывает достоверное отличие между двумя группами питания у *E. arcuata* и *E. falcata* ($F=10,230$ $P<0,05$ и $F=7,953$ $P<0,05$ соответственно, таблица 3), то есть однообразие пищевого рациона способно вызывать задержку развития нимфальных стадий.

Таблица 2

Отличия в достижении взрослой стадии исследуемых видов пауков-скаунчиков в зависимости от условия питания

Вид	Условия питания	Количество пауков достигших взрослой стадии на разных стадиях линьки		
		6 стадия	7 стадия	8 стадия
<i>E. arcuata</i>	группа питания «А»	—	—	—
	группа питания «Б»	1♂	2♀	
<i>E. falcata</i>	группа питания «А»		1♀	1♂
	группа питания «Б»	2♂, 1♀	2♀	

Продолжительность развития *E. arcuata* с момента откладки яйца до взрослой стадии длится 224,7 ±41,3 дня, а в целом продолжительность жизни – 300,7 ±52,1 дня (в расчет включены данные группы питания «Б»).

Статистически достоверных отличий по времени созревания и продолжительности жизни самцов и самок не обнаружено (продолжительность развития: $F=0,0$ $t=0,43$ $P>0,05$; продолжительность жизни: $F=0,0$ $t= -1,92$ $P>0,05$). Средние значения времени развития от яйца до взрослой фазы для *E. falcata* составляет $134,8 \pm 27,6$ дня, а продолжительность жизни $319,4 \pm 18,0$ дня (в расчет взяты данные группы питания «Б»). Между самцами и самками существенных отличий также не обнаружено (продолжительность развития: $F=14,19$ $P>0,05$; продолжительность жизни: $F=25,81$ $P>0,05$).

Таблица 3

Средняя продолжительность каждой фазы и нимфальных стадий пауков-скакунчиков *E. arcuata* и *E. falcata*, количество дней. P- вероятность расхождения согласно критерию Стьюдента, F – критерий Фишера согласно дисперсионному анализу. Данные приведены только до 6 нимфальной стадии без учета пола.

Стадия развития	<i>E. arcuata</i>		P	<i>E. falcata</i>		P
	Группа А	Группа Б		Группа А	Группа Б	
яйцо	31,3 ±3,1	29,0 ±3,2	>0,05	24,1 ±4,9	22,2 ±4,7	>0,05
личинка	8,8 ±1,2	8,0 ±0,9	>0,05	4,9 ±1,0	3,7 ±1,1	>0,05
1	32,1 ±11,9	26,6 ±3,0	>0,05	18,4 ±10,1	16,3 ±4,6	>0,05
2	35,7 ±11,1	29,4 ±6,8	>0,05	32,3 ±16,3	17,3 ±3,3	<0,05
3	35,7 ±16,1	34,8 ±6,6	>0,05	32,9 ±13,8	22,6 ±2,8	<0,05
4	46,0 ±26,8	37,9 ±6,8	>0,05	42,4 ±12,0	24,6 ±6,6	<0,05
5	48,5 ±9,2	31,7 ±9,6	>0,05	33,0 ±4,6	21,0 ±2,8	<0,05
6	49,5 ±4,9	45,0 ±19,8	<0,05	45,0 ±8,5	25,0 ±15,6	<0,05
	F= 10,230 P<0,05			F= 7,953 P<0,05		

6.2.4. Динамика роста линейных размеров головогруды. В зависимости от разнообразия питания была прослежена динамика роста линейных размеров головогруды (измеряемые параметры: ПЛ – расстояния между передне-латеральными глазами, ЗЛ – задне-латеральными глазами и ДГ – длина головогруды).

Особь, воспитывавшиеся на «бедной» диете, имеют меньшие размеры головогруды по всем 3 параметрам (таблица 4). Количество половозрелых особей недостаточно для сравнения двух групп питания, однако, можно

отметить, что 2 самки *E. falcata*, выращенные на Плодовых мушках, меньше 3-х самок, выращенных на нескольких видах добычи.

Таблица 4

Усредненные значения промеров взрослых особей двух групп питания *E. arcuata* и *E. falcata*, в мм

промер	<i>E. arcuata</i>		<i>E. falcata</i>			
	Группа «Б»		Группа «А»		Группа «Б»	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
ПЛ	1,550 ±0,212	1,500	1,450 ±0,035	—	1,458 ±0,101	1,450 ±0,071
ЗЛ	1,550 ±0,212	1,500	1,450 ±0,035	—	1,467 ±0,088	1,450 ±0,071
ДГ	2,70 ±0,28	2,60	2,28 ±0,07	—	2,55 ±0,10	2,48 ±0,11

Средние размеры карапакса взрослых особей отловленных в естественных условиях превышают размеры взрослых пауков, выращенных в лаборатории, причем, как из группы «А» так и группы «Б».

По результатам многофакторного дисперсионного анализа наблюдается достоверное расхождение по всем трем параметрам головогруды между двумя группами питания у *E. arcuata* и *E. falcata* ($F=4,529$ $P<0,05$ и $F=2,616$ $P<0,05$ соответственно). Таким образом, фактор разнообразия пищи достоверно влияет на размеры тела *Salticidae*, что также согласуется с данными по продолжительности жизни. Между двумя видами, особи которых выращивались в лабораторных условиях, по всем линейным параметрам существенных отличий не обнаружено ($F=0,290$ $P>0,05$).

6.3. Фенология и сезонная динамика относительной численности

Выход особей *E. arcuata* из зимней диапаузы отмечается во II – III декаде апреля, что на 8 – 10 дней раньше *E. falcata*, особи которых появляются в конце апреля – начале мая. В этот момент наблюдаются как взрослые, так и неполовозрелые особи различных нимфальных стадий двух видов: от нимф I стадии до предвзрослой. В основном попадают нимфы поздних стадий развития и предвзрослые, однако, половозрелые самки и самцы встречаются в большем количестве. Наибольшая относительная численность исследуемых нами видов *Salticidae* приходится на период летнего сезона с максимальными среднесуточными температурами.

Таблица 5

Значения возрастного и полового индексов населения пауков-скакунчиков *E. arcuata* и *E. falcata* в Ильменском заповеднике отдельно за 1999 и 2000 года (цифрами указано соотношение: неполовозрелые : взрослые; самцы : самки).

Время сезона	Возрастное соотношение				Соотношение полов			
	1999		2000		1999		2000	
	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>
Июнь	0,9 : 1	0,4 : 1	1,7 : 1	0,4 : 1	2,0 : 1	0,6 : 1	4,6 : 1	0,8 : 1
Июль	1,9 : 1	1,2 : 1	2,0 : 1	0,4 : 1	4,2 : 1	3,0 : 1	2,0 : 1	1,1 : 1
Август	1,0 : 1	0,5 : 1	0,9 : 1	1,0 : 1	1,5 : 1	1,5 : 1	1 : 0	1,0 : 1
за 3 месяца	1,2 : 1	0,7 : 1	1,6 : 1	0,5 : 1	4,1 : 1	0,9 : 1	2,0 : 1	1,4 : 1

Соотношение количества неполовозрелых и взрослых особей, а также самцов и самок на протяжении летнего сезона неодинаково, большее количество неполовозрелых особей и самцов также отмечается в июле – наиболее теплое время летнего сезона (таблица 5). Соотношение взрослых и неполовозрелых особей за 3 месяца более стабильно в отличие от соотношения полов (таблица 5). Количество самцов у двух видов преобладает, за исключением *E. falcata* в июне, когда самцы уступают самкам (0,7:1). По литературным данным половой коэффициент пауков некоторых семейств в естественных условиях характеризуется наименьшим количеством самцов по отношению к самкам (Schaefer, 1987).

В ходе фенологических и лабораторных наблюдений отмечено, что для скакунчиков двух видов характерно 3 типа гнезд (по классификации предложенной А. Wolf (1990): «выводковые» (сооружается самками в период откладки яиц и выведения потомства), «линочные» (характерны как самкам, так и самцам и используются во время линьки) и «зимовочные» (также характерны самцам и самкам, устраиваются на период зимовки).

Откладка яиц самками *E. arcuata* происходит с III декады мая по I декаду июня. Самки *E. falcata* это делают позже – с I по III декаду июня. Самки исследуемых видов охраняют кладку до тех пор, пока молодь (нимфы I стадии) не покинут гнездо. Данное поведение характерно для многих видов *Salticidae*. В этот момент уловистость самок значительно снижается, так как самки находятся в гнездах. В естественных условиях самки *E. arcuata* способны

отложить в среднем $26,7 \pm 10,6$ яиц (max 42, min 15, N=6), самки *E. falcata* $25,0 \pm 8,7$ (max 48, min 15, N=12). В лабораторных условиях самки двух видов несколько раз откладывали яйца с различным интервалом времени – от десяти дней до нескольких месяцев (*E. arcuata* в среднем сделали $2,5 \pm 0,5$ кладки, *E. falcata* – $2,8 \pm 1,4$). Таким образом, максимальная плодовитость самок *E. arcuata* составила $30,5 \pm 2,1$ яиц, *E. falcata* – $38,0 \pm 17,5$ яиц.

Согласно лабораторным данным время развития яиц составляет у *E. arcuata* $29,0 \pm 3,2$ дней, у *E. falcata* $22,2 \pm 4,7$ дня (таблица 3, группа питания «Б»). Таким образом, примерно через месяц после массовой откладки яиц происходит отрождение личинок – у *E. arcuata* в III декаде июня, у *E. falcata* в I-II декаде июля (сумма эффективных температур в этот период указана в таблице 6). Спустя 7-12 дней молодые паучки 1-й нимфальной стадии покидают гнездо и расселяются. Массовый выход молоди из гнезда *E. arcuata* наблюдается в I декаде июля, *E. falcata* в III декаде июля. Именно в это время относительная численность нимф 1 стадии в укусах возрастает.

Таблица 6

Суммы эффективных температур в момент массовой откладки яиц и отрождения молоди пауков-скакунчиков *E. arcuata* и *E. falcata*, в °С

	<i>E. arcuata</i>	<i>E. falcata</i>
Откладка яиц	315	550
Выход молоди	840	1135

E. falcata впадает в зимнюю диапаузу раньше *E. arcuata*. В 1999 году они полностью перестали встречаться после 1 октября, в то время как *E. arcuata* продолжали попадаться на маршрутно-учетной полосе до 10 октября. По данным изучения термопреференции *E. falcata* является более теплолюбивым, что согласуется со сроками ухода на зимовку и выхода из нее. Это обуславливает более быстрое развитие *E. falcata*, что можно рассматривать как приспособление для достижения взрослой стадии за короткий вегетационный период летнего сезона.

Очевидно, цикл развития изучаемых нами видов приспособлен к укороченному летнему сезону, таким образом, что определенная часть особей населения созревает раньше или позже своих ровесников, за счет чего

появление половозрелых самок и самцов растянуто во времени. Это способствует выживанию населения скакунчиков в случае воздействия неблагоприятных факторов среды (например, температуры).

Согласно классификации жизненных циклов пауков, предложенной Третцелом (Tretzel, 1954) *E. arcuata* и *E. falcata* являются летними стенохронными видами с репродуктивным периодом 3-4 месяца. Они более приближены к “К”-стратегам в “К”-“Г” континууме. Количество производимых ими яиц невелико, забота о потомстве продолжается пока молодь не станет способной самостоятельно добывать пищу.

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенного исследования выяснено, что *E. arcuata* и *E. falcata* в условиях Южного Урала, в большей степени тяготеют к открытым биотопам – лугам и остепненным сообществам. Особи *E. falcata* более равномерно распределены по биотопам, а также занимают биотопы с более разнообразными климатическими условиями, что предполагает бóльшую эвритопность особей этого вида.
2. Выявлены температурные реакции пауков-скакунчиков исследуемых видов в условиях Южного Урала, так *E. falcata* является более термофильным видом (*E. falcata* предпочитают $29,9 \pm 1,1^\circ\text{C}$, *E. arcuata* $26,9 \pm 0,9^\circ\text{C}$). Относительно высокие преферентные температуры *E. falcata* определяют их более поздний выход и более ранний уход на зимовку, в отличие от особей *E. arcuata*. Выявлено, что термопреферентные реакции пауков-скакунчиков исследуемых видов являются видоспецифичными. Средние значения диапазона рассеивания в градиенте температур особей исследуемых видов пауков-скакунчиков не позволяют считать температурный фактор ограничивающим распространение этих видов.
3. Установлена большая термофильность самцов *E. falcata* и меньшая термофильность самцов *E. arcuata* по сравнению с самками. Самки имеют большую пластичность по отношению к температурному фактору, что, вероятно, связано с воспроизведением и охраной потомства.

4. Существенных отличий в предпочтениях влажности воздуха между *E. arcuata* и *E. falcata* ($47,5 \pm 1,2\%$ и $44,8 \pm 1,1\%$, соответственно), а также зависимости их от влажности воздуха не наблюдается.
5. Нами определено, что *E. arcuata* и *E. falcata* являются полифагами, предпочитающими членистоногих с мягкими покровами тела и незащищенных отпугивающими химическими веществами. Так из насекомых оба вида в равной степени предпочитают членистоногих четырех отрядов: *Diptera*, *Homoptera*, *Hemiptera* и *Lepidoptera*. Из других семейств пауков наибольшее предпочтение отдавалось представителям *Tetragnathidae*, *Theridiidae*, *Clubionidae*, *Linyphiidae* и *Araneidae*.
6. Впервые отмечено, что для нормального развития *E. arcuata* и *E. falcata*, как полифагов, большое значение имеет разнообразие пищевого рациона. В результате питания однообразной пищей в лабораторных условиях отмечается задержка развития как отдельных нимфальных стадий, так и всей продолжительности жизни особей от яйца до взрослой фазы; уменьшение размеров головогруды; снижение выживаемости особей. Отмечено, что самцы в меньшей степени приспособлены к недостатку пищевого разнообразия.
7. Лабораторные исследования показали, что количество нимфальных возрастных стадий у двух видов скакунчиков колеблется от 5 до 7. При питании однообразной пищей количество нимфальных стадий развития увеличивается.
8. Установлено, что оба вида являются летними стенохронами с репродуктивным периодом 3-4 месяца. В течение сезона пик их относительной численности совпадает с максимальными среднесуточными температурами воздуха. Соотношение количества неполовозрелых и взрослых особей, а также самцов и самок на протяжении летнего сезона неодинаково, большее количество неполовозрелых особей и самцов отмечается в июле – наиболее теплое время летнего сезона.
9. Предкопуляторное поведение самцов и самок *E. arcuata* и *E. falcata* имеет сложную структуру и является видоспецифичным. Установлено, что самцы копулируют в основном с «молодыми» самками.

10. Нами установлено, что в условиях лабораторного эксперимента продолжительность жизни *E. arcuata* и *E. falcata* составляет соответственно $300,7 \pm 52,1$ и $319,4 \pm 18,0$ дней. Согласно фенологическим наблюдениям они могут диапаузировать на взрослой стадии. Самки способны несколько раз откладывать яйца в течение своей жизни (*E. arcuata* – $2,5 \pm 0,5$, *E. falcata* – $2,8 \pm 1,4$ кладки; средняя плодовитость, таким образом, составляет $30,5 \pm 2,1$ и $38,0 \pm 17,5$ яиц – соответственно). Данные виды более приближены к “К”-стратегам в “К-г” континууме. Количество производимых ими яиц невелико, самка заботится о потомстве, пока молодь не станет способной самостоятельно добывать пищу.
11. Сроки выхода и ухода на зимовку у *E. arcuata* и *E. falcata* различны. Особи *E. arcuata* появляются во II – III декаде апреля, что на 8-10 дней раньше *E. falcata* и уходят на зимовку в I декаде октября, что на 10 дней позже *E. falcata*. Согласно лабораторным данным, продолжительность развития *E. falcata* меньше, чем у *E. arcuata*, что позволяет особям *E. falcata* за более короткий период завершить развитие.
12. Выявленные нами биоэкологические параметры *E. arcuata* и *E. falcata* имеют различное значение для систематики и биоценологии пауков-скакунок в целом. Ареалы изучаемых видов в большой степени перекрываются, поэтому наблюдается совместное их существование в сходных условиях, что обуславливает сходство их экологических и биологических параметров. Однако существуют и такие особенности, которые обеспечивают разные экологические ниши. Так, наибольшие отличия имеют предкопуляторное поведение самцов и самок. Пауки-скакунки имеют сложную визуальную коммуникацию, что очень тесно связано с морфологическими признаками (окраска, габитус). Поэтому наиболее существенными для систематики и биоценологии *Salticidae* будут являться в основном поведенческие и морфологические признаки, в то время как эколого-физиологические характеристики (биотопическое распределение, отношение к температуре и влажности воздуха, спектр питания, продолжительность развития) близкородственных видов, обитающих на одной территории, имеют большое сходство.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Золотарев М.П. К проблеме биоразнообразия фауны пауков Челябинской области // Материалы конференции: Экологическая культура и безопасность России - Челябинск: изд-во ЧГПУ «Факел», 1998. С. 30-36.
2. Ефимик В.Е., Золотарев М.П. Дополнительные сведения по фауне и экологии пауков (Arachnida: Aranei) Челябинской области // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Материалы Всероссийской конференции. Курган: Изд-во КГУ, 1998. С. 140-146.
3. Золотарев М.П., Тюмасева З.И. О фауне и экологических группах пауков Карталинской лесостепи Челябинской области // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. Серия-4. Естественные науки – Челябинск: ЧГПУ, 1999. С. 225-227.
4. Zolotarjov M.P. Thermo- and hydroprepherend reactions of jumping spiders *Evarcha arcuata* (Clerck 1757) and *Evarcha falcata* (Clerck 1758) (*Araneae*, *Salticidae*) in South Ural // Abstracts of the IV European Workshop of Invertebrate Ecophysiology, dedicated to the memory of the late Prof. Alexander S. Danilevsky (1911-1969). Edited by V.E. Kipyatkov, St. Petersburg University Press, St. Petersburg, 2001. P. 157.
5. Золотарев М.П. Равномерность распределения пауков-скакунчиков *Evarcha arcuata* (Clerck 1757) и *Evarcha falcata* (Clerck 1758) (Aranei, Salticidae) по биотопам Ильменского заповедника // Материалы научной краеведческой конференции «Челябинск в прошлом и настоящем», посвященной 265-летию города Челябинска. Раздел «Природа и экология города Челябинска». Челябинск, 2001. С. 158-162.