

**На правах рукописи**



**Созонтов Артём Николаевич**

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ПАУКОВ (ARANEI)  
УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ: РАЗНООБРАЗИЕ,  
БИОТОПИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ, СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ**

03.02.04 – зоология, 03.02.08 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ижевск – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Удмуртский государственный университет».

**Научный руководитель:** кандидат биологических наук, доцент, **Зубцовский Николай Егорович**

**Научный консультант:** доктор биологических наук, доцент, **Дедюхин Сергей Викторович**

**Официальные оппоненты:** **Алексей Валерьевич Гилев**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии птиц и наземных беспозвоночных

**Лаймонас Альбертович Триликаускас**, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, научный сотрудник лаборатории экологии беспозвоночных животных

**Ведущая организация:** Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

Защита состоится 12 марта 2019 г. в 11-00 на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>

Автореферат разослан 18 декабря 2018 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** В связи с возрастающей долей участия человека в происходящих в биосфере процессах актуальны детальные исследования биологического разнообразия, в том числе на региональном уровне, особенно на примере систематически разнообразных групп организмов. Пауки (Aranei) – один из крупнейших отрядов членистоногих, включающий 47 800 видов, и эта цифра ежегодно увеличивается на 500–1000 (WSC, 2018). При этом предполагаемое число видов пауков в современной мировой фауне составляет от 80 000 (Platnick, 1999; Platnick, Raven, 2013) до 120 000 (Agnarsson et al., 2013). Для Европы общее число известных видов пауков приближается к 5000 (van Helsdingen, 2015), в России составляет около 2 400 (Mikhailov, 2016).

Пауки – неспециализированные хищники с коротким жизненным циклом, поэтому могут служить удобной модельной группой для установления фундаментальных закономерностей в экологии и биогеографии (Wise, 1993). В свою очередь детальные знания о разнообразии и экологии пауков составляют научную базу для биологической индикации, природоохранных мероприятий, экологического мониторинга и прогнозирования, в том числе долговременного (Clausen, 1986; Scott et al., 2006).

Несмотря на то, что первые сведения о видовом составе пауков территории, ныне относящейся к Удмуртской Республике (далее УР), появились еще в начале XX века, подробных исследований фауны и экологии пауков этого региона ранее не проводилось.

**Цель работы** – установление состава и комплексный анализ фауны пауков (Aranei) Удмуртии, а также изучение их биотопического распределения в регионе и структуры аранеокомплексов.

**Задачи:**

1. Инвентаризация аранеофауны Удмуртии и составление аннотированного кадастра видов.
2. Анализ таксономической структуры фауны.
3. Анализ зоогеографической и зональной структуры региональной аранеофауны с оценкой степени её своеобразия.
4. Изучение биотопического распределения видов пауков и закономерностей формирования аранеокомплексов в регионе.
5. Установление и анализ структуры населения пауков и её сезонной динамики.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Анализируемая фауна характеризуется высоким видовым и ареалогическим разнообразием. По своей структуре она в целом европейская с некоторыми чертами сибирской и имеет переходные черты между типично таежными и лесостепными фаунами, но ближе к последним.
2. Установлены резкие различия в составе и сезонной динамике структуры между луговыми и лесными комплексами герпетобионтных пауков: для луговых биотопов характерна более высокая попадаемость, более резкие сезонные изменения плотности, сравнительно высокие показатели видового разнообразия и низкие показатели видового богатства; напротив, в лесных биотопах попадаемость герпетобионтных пауков в 2,5 раза ниже, резких сезонных изменений динамической плотности не наблюдается, отмечены более высокие показатели видового богатства и более низкие показатели видового разнообразия.

**Научная новизна.** На территории Удмуртии впервые проведено комплексное изучение фауны и экологии пауков, в результате которого для фауны региона впервые приводится 321 вид пауков, из них впервые для фауны востока Русской равнины 14 видов, для фауны России – 1. Проведен зоогеографический и поясно-зональный анализ как всей региональной фауны пауков, так и дифференцированно региональных фаун ведущих семейств. Более 50 видов обнаружены за пределами известных прежде границ ареалов, из них более половины – суббореальные, отмечавшиеся ранее значительно южнее от исследуемого региона. По материалам из Удмуртии переописано 3 вида и установлена синонимия *Tetragnatha qiuae* Zhu, Song et Zhang 2003 = *T. kovblyuki* Marusik 2010 **syn. n.**

Впервые применен иерархический подход к классификации и анализу биотопических комплексов пауков, что позволило выявить наиболее устойчивые связи видов пауков с различными типами местообитаний без ограничений уровнем детализации, выбранным априорно. Впервые предложены объективные статистические основания для ранжирования видов пауков по широте их экологических спектров. Использованные для анализа биотопического распределения методы и полученные результаты не имеют аналогов в отечественной литературе по экологии пауков.

**Теоретическая и практическая значимость.** Внесён большой вклад в познание региональной фауны и населения пауков Удмуртии. В результате проведенной инвентаризации рассматриваемая аранеофауна стала одной из наиболее изученных в европейской части России. На основании анализа количественного распределения видов выделены и рассмотрены биотопические комплексы пауков. Показатели разнообразия населения пауков проанализированы в контексте как связи с экотопическими условиями местообитаний, так и сезонных изменений в структуре аранеокомплексов.

В результате проделанной работы заложена основа мониторинговых исследований пауков в системе ООПТ Удмуртской Республики, что имеет важное значение для охраны редких видов. Полученные результаты могут быть использованы специалистами в области зоологии, биогеографии, фенологии, син- и аутэкологии, а также краеведения. Результаты исследований вошли в летописи природы региональных ООПТ и используются при чтении дисциплин (зоология и биогеография) в Удмуртском государственном университете.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Надежность и обоснованность выводов и положений основывается на анализе значительного по объему фактического материала (более 35 000 особей пауков, собранных на протяжении 10 полевых сезонов в 54 географических точках Удмуртии). Применение современных методов количественной обработки данных обеспечивает достоверность полученных в диссертационной работе результатов.

Материалы исследований представлены на 10 конференциях: ежегодные Всероссийские конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, ИЭРиЖ, 2012, 2016, 2017, 2018 гг.), XIV и XV международные съезды Русского энтомологического общества (СПб, 2012 и Новосибирск, 2017), Всероссийская конференция с международным участием «Региональные аспекты биогеографии» (Ижевск, 2012), Международная конференция «VIII Чтения памяти О.А. Катаева» (СПб, 2014), «VII Международный симпозиум «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2015), Международный конгресс «29<sup>th</sup> European Congress of Arachnology» (Brno, 2015).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 13-04-31178 мол\_а.

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие в разработке плана исследования, собрал бóльшую часть полевого материала. Камеральная обработка собранного материала проводилась автором лично, правильность определений во всех необходимых случаях проверена д.б.н. С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Анализ и обобщение результатов исследования осуществлены лично автором при консультациях с научными руководителями.

**Публикации.** Всего автор имеет 26 научных работ, из них по теме диссертации – 18, в том числе 1 – раздел в коллективной монографии, 7 – статьи в журналах из перечня ВАК, 4 из которых входят в международные системы цитирования WoS и Scopus.

**Структура работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 4 приложений. Работа изложена на 249 страницах текста, текст диссертации содержит 25 таблиц и 34 рисунка. Список литературы включает 293 источника, из них 110 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор благодарен научным руководителям – д.б.н. С.В. Дедюхину, к.б.н. Н.Е. Зубцовскому, а также д.б.н. С.Л. Есюнину, которые оказывали помощь и поддержку на всех этапах исследования. Автор выражает признательность всем коллегам за предоставленные сборы пауков и наставникам за помощь в обработке данных.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ОБЗОР РАБОТ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ПАУКОВ РОССИИ И УДМУРТИИ

Первый раздел главы посвящен обзору основных арахнологических работ в России. Рассмотрены как самые первые научные публикации, относящиеся к концу XVIII века, так и современные. Особое внимание уделено работам, в которых рассматриваются вопросы синэкологии пауков. Второй раздел посвящен истории изучения пауков в пределах исследуемого региона – Удмуртской Республики.

## Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Дана характеристика физико-географических и ландшафтно-биоценологических условий Удмуртии: обозначено её географическое положение, отмечены особенности рельефа, климата, почв и водных ресурсов, проведен обзор флоры и наиболее типичных растительных ассоциаций.

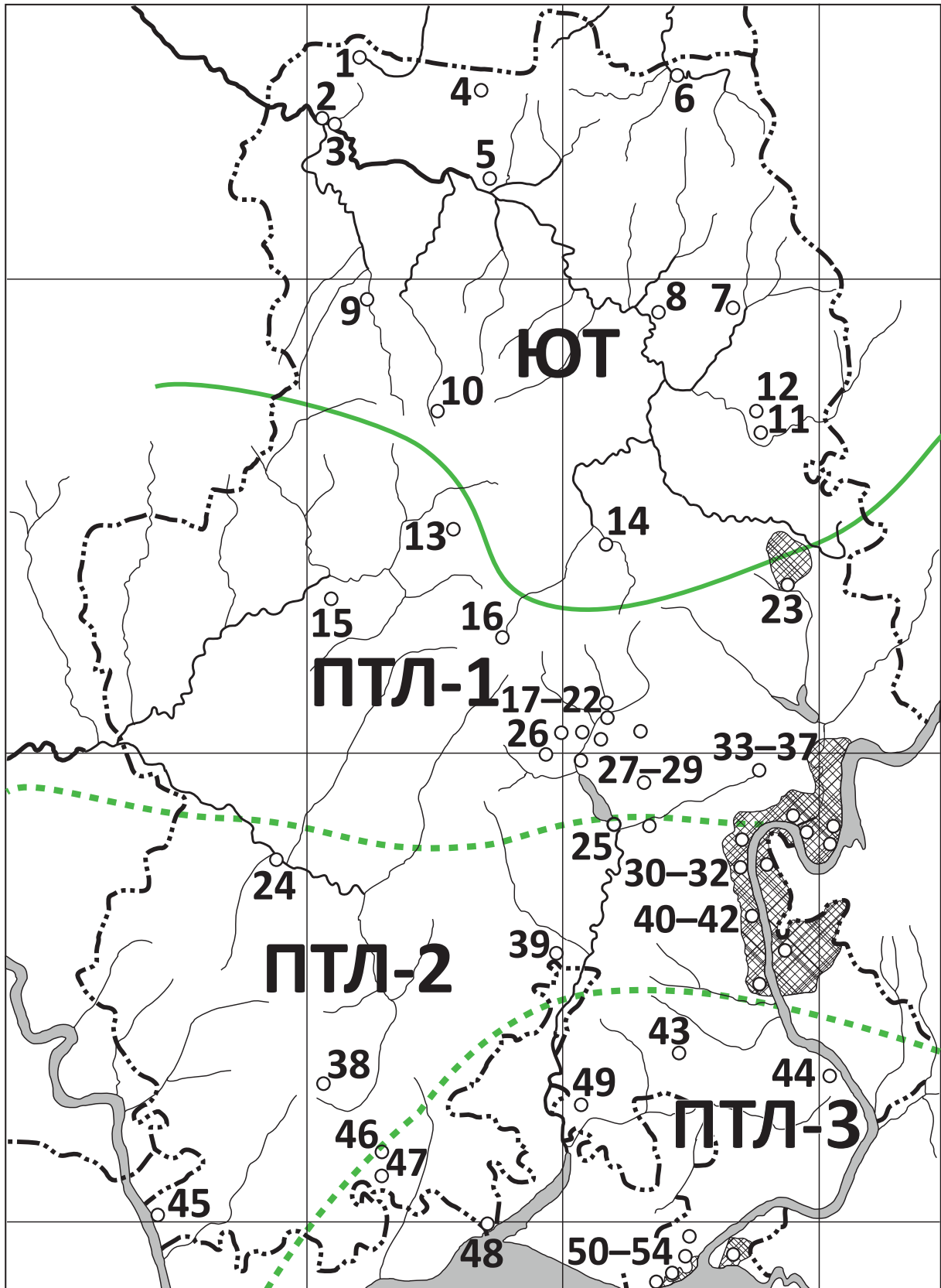
## Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа выполнена на основании материала, собранного в ходе полевых исследований на территории Удмуртии с 2007 по 2016 гг. Сборы осуществлялись в 54 географических пунктах УР (Рисунок 1): с мая по сентябрь с использованием традиционных методик эколого-фаунистических исследований (Тыщенко, 1971; Олигер, 2010; Марусик, Ковблюк, 2011): линии почвенных ловушек Барбера, кошение травостоя и разбор почвенной подстилки. Общий объем собранного и обработанного материала составил более 35 000 особей пауков.

Все обследованные площадки были сгруппированы в 21 тип биотопов. Приводится описание их ландшафтно-экологических условий и иерархическая классификация населяющих их группировок пауков. Далее перечислены методы камеральной обработки материала. Указано, что определение до вида осуществлено автором с использованием классических и современных монографий и таксономических статей. Правильность видовой идентификации проверена д.б.н. С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Все таксономические названия соответствуют каталогу пауков мировой фауны (WSC, 2018).

Для количественной обработки данных применялись индексы качественного и количественного сходства ( $I_{CS}$ ,  $I_{BC}$ ), индексы видового богатства Менхиника ( $I_{Mh}$ ), видового разнообразия Шеннона ( $H'$ ) и выравненности по Пиелу ( $E$ ) (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Применялись традиционные методы описательной и доказательной статистики: критерий согласия Пирсона ( $\chi^2$ ), корреляционный и регрессионный анализ, ординационный и кластерный анализ с проверкой кластеров на статистическую значимость. Кроме общеизвестных статистических подходов был применен ряд специфических для экологии методов, в частности это разрежение Хэрлберта–Санерса и экстраполяция по Хао (Chao, Jost, 2012; Chao et al., 2014), индекс биотопической приуроченности Ю.А. Песенко (1982).





ЮТ – южная тайга (по Шадрину, 1999), ПТЛ – подтаежные смешанные леса, ПТЛ1 – подзона широколиственно-хвойных лесов, ПТЛ2 – подзона хвойно-широколиственных лесов (по Грибовой и др., 1980), ПТЛ3 – область инвазий и иррадиации северной лесостепи (по Шадрину, 1999). Штриховкой обозначены ООПТ.

Рисунок 1 – Карта-схема мест исследований



Также в работе применялась «Индикаторная ценность видов» (Indicator Value, = IndVal), что является одновременно и индексом, и отдельным подходом к анализу количественного распределения видов (Dufrière, Legendre, 1997 и модификации). Кластерный и ординационный анализ выполнен в программе Past v. 3.20 (Hammer, 2018), остальные расчеты реализованы в программе MS-Excel 2016 и в среде программирования R (v. 3.5, IDE RStudio v. 1.1).

#### Глава 4. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АРАНЕОФАУНЫ УДМУРТИИ

В результате наших исследований в УР обнаружено 394 вида пауков. Ещё 8 видов указываются для территории Удмуртии на основе литературных источников (Тыщенко, 1971; Зубко, 2001; Зубко, Рошиненко, 1981). Таким образом, на сегодняшний день в фауне УР известно 402 вида пауков из 180 родов и 27 семейств (Таблица 1), из них впервые зарегистрировано 16 семейств и 321 вид. Выявленное видовое богатство составляет 30 % от аранеофауны Русской равнины, 17 % видов от аранеофауны России и 9 % от аранеофауны Европы. По нашей экспертной оценке, видовое богатство пауков региона должно составлять 500–530 видов. Соответственно степень изученности фауны (около 80 %) довольно высока и сопоставима с таковой в большинстве наиболее изученных аранеофаун регионов европейской части России.

Наибольшим числом видов (134 вида, 33 %) представлено семейство Linyphiidae. Следующими по видовому богатству семействами являются Lycosidae (42 видов; 10 %), Gnaphosidae (32; 8 %), Salticidae (31; 8 %), Theridiidae (31; 8 %) и Araneidae (29; 7 %). На долю 6 перечисленных семейств приходится 74 % аранеофауны. Наибольшее число видов (от 14 до 8) зарегистрировано в родах *Clubiona*, *Pardosa*, *Walckenaeria*, *Xysticus*, *Zelotes*, *Agyneta*, *Alopecosa*, *Araneus* и *Tetragnatha*. На долю этих 9 родов приходится 24 % видового богатства региона.

По таксономической структуре аранеофауна УР классифицируется как политаксонная линифидная, что характерно для региональных фаун лесной зоны (от средней тайги до подтайги).

Пауки фауны УР имеют преимущественно широкие ареалы. Большинство видов относятся к двум зоогеографическим комплексам: транспалеарктическому

(122 вида, 31 %) и западно-центральнопалеарктическому (113 видов, 28 %) (Таблица 2). Существенна также доля видов голарктического и западно-палеарктического комплексов: 80 (20 %) и 70 (18 %) видов соответственно.

Таблица 1 – Видовое богатство и степень изученности семейств пауков фауны УР

| № п/п | Семейство      | Кол-во видов |                | Степень изученности, % |
|-------|----------------|--------------|----------------|------------------------|
|       |                | Известное    | Предполагаемое |                        |
| 1     | Linyphiidae    | 134          | 185            | 72                     |
| 2     | Lycosidae      | 42           | 44             | 95                     |
| 3     | Gnaphosidae    | 32           | 43             | 73                     |
| 4     | Salticidae     | 31           | 34             | 91                     |
| 5     | Theridiidae    | 31           | 44             | 70                     |
| 6     | Araneidae      | 29           | 34             | 85                     |
| 7     | Thomisidae     | 18           | 26             | 69                     |
| 8     | Clubionidae    | 14           | 18             | 78                     |
| 9     | Tetragnathidae | 14           | 14             | ≈100                   |
| 10    | Dictynidae     | 13           | 15             | 87                     |
| 11    | Philodromidae  | 12           | 16             | 75                     |
| 12    | Hahniidae      | 5            | 6              | 83                     |
| 13    | Liocranidae    | 4            | 7              | 57                     |
| 14    | Titanoecidae   | 4            | 4              | ≈100                   |
| 15    | Eutichuridae   | 3            | 4              | 75                     |
| 16    | Pisauridae     | 3            | 3              | ≈100                   |
| 17    | Miturgidae     | 2            | 3              | 67                     |
| 18    | Agelenidae     | 2            | 2              | ≈100                   |
| 19    | Anyphaenidae   | 1            | 1              | ≈100                   |
| 20    | Cybaeidae      | 1            | 1              | ≈100                   |
| 21    | Eresidae       | 1            | 1              | ≈100                   |
| 22    | Mimetidae      | 1            | 2              | 50                     |
| 23    | Oxyopidae      | 1            | 1              | ≈100                   |
| 24    | Pholcidae      | 1            | 3              | 33                     |
| 25    | Phrurolithidae | 1            | 1              | ≈100                   |
| 26    | Sparassidae    | 1            | 1              | ≈100                   |
| 27    | Uloboridae     | 1            | 1              | ≈100                   |
|       | Итого          | 402          | 514            | 78                     |

На уровне зоогеографических групп самыми весомыми являются трансевразийская (82 вида), циркумголарктическая (67 видов) и евро-

центральносибирская (56 видов) группы. При этом весьма существенна доля т.н. «краеареальных» видов из европейской (32 вида), восточноевропейской (3) и евро-кавказской (5) групп.

Таблица 2 – Распределение по зоогеографическим комплексам видов аранеофауны УР и 6 наиболее богатых видами семейств

| Зоогеографические комплексы               | Всего             | Linyphiidae      | Lycosidae        | Salticidae       | Theridiidae      | Gnaphosidae      | Araneidae       | Остальные        |
|---|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|
| <b>Космополитный</b>                      | <u>4</u><br>1%    | –                | –                | –                | <u>3</u><br>10%  | –                | –               | <u>1</u><br>1%   |
| <b>Голарктический</b>                     | <u>80</u><br>20%  | <u>32</u><br>24% | <u>5</u><br>12%  | <u>2</u><br>6%   | <u>11</u><br>35% | <u>3</u><br>9%   | <u>9</u><br>31% | <u>18</u><br>18% |
| <b>Транспалеарктический</b>               | <u>122</u><br>31% | <u>33</u><br>24% | <u>9</u><br>21%  | <u>14</u><br>46% | <u>8</u><br>26%  | <u>9</u><br>28%  | <u>9</u><br>31% | <u>40</u><br>39% |
| <b>Западно-центральнопалеарктический</b>  | <u>113</u><br>28% | <u>37</u><br>28% | <u>16</u><br>38% | <u>9</u><br>29%  | <u>5</u><br>16%  | <u>14</u><br>44% | <u>7</u><br>24% | <u>25</u><br>24% |
| <b>Центрально-восточнопалеарктический</b> | <u>5</u><br>1%    | <u>3</u><br>2%   | –                | <u>1</u><br>3%   | –                | –                | –               | <u>1</u><br>1%   |
| <b>Западнопалеарктический</b>             | <u>70</u><br>17%  | <u>26</u><br>20% | <u>11</u><br>26% | <u>5</u><br>16%  | <u>4</u><br>13%  | <u>6</u><br>19%  | <u>2</u><br>7%  | <u>16</u><br>16% |
| <b>Палеарктический дизъюнктивный</b>      | <u>6</u><br>1%    | <u>2</u><br>2%   | <u>1</u><br>3%   | –                | –                | –                | <u>2</u><br>7%  | <u>1</u><br>1%   |

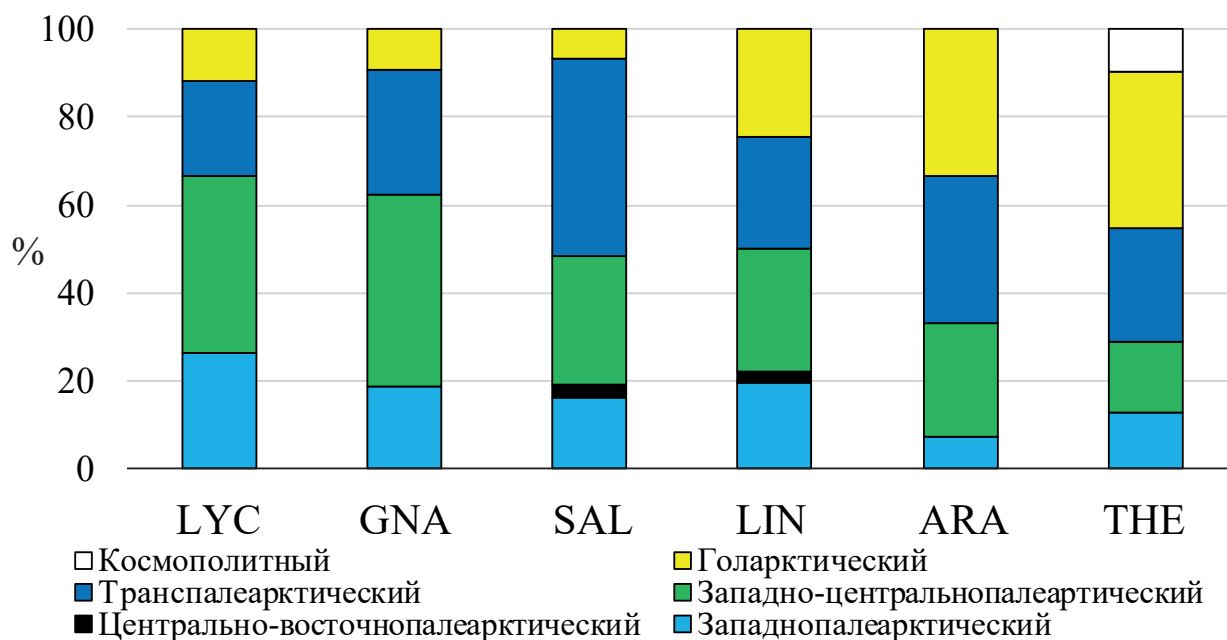
Примечание – над чертой – число видов, под чертой – доля в фауне

Преобладание широко распространенных видов пауков свойственно и для фаун других равнинных регионов Северной Палеарктики, причем доля голарктического комплекса в аранеофаунах всегда сохраняется на уровне 20 %. Примечательно, что по зоогеографической структуре аранеофауна УР имеет значительное сходство с региональными фаунами лесостепи Среднего Поволжья и Южного Урала (в частности Республика Башкортостан).

Анализ трендов изменения зоогеографической структуры региональных фаун в направлении с запада на восток показал, что фауна пауков УР занимает

промежуточное положение между фаунами востока европейской части России и Урала. Так, в фауне УР доля видов центрально-восточнопалеарктического комплекса составляет менее 1 %, к востоку (Башкортостан и Пермский край) увеличивается уже до 2,5 %, а к западу от УР (Кировская область) они не отмечены.

Дифференцированный анализ ведущих семейств пауков (Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Salticidae и Theridiidae) показал, что зоогеографическая структура их фаун имеет существенные различия (Рисунок 2). В фаунах семейств Lycosidae, Salticidae и Gnaphosidae высокий процент составляют виды, характеризующиеся сравнительно небольшими ареалами (особенно западнопалеарктическими), при низкой доле голарктов. Для семейства Theridiidae в УР, напротив, голаркты и космополиты составляют почти половину фауны. Фауны семейств Araneidae и Linyphiidae по данному критерию занимают промежуточное положение между двумя перечисленными выше группами. В большинстве случаев очевидны биологические особенности таксонов, обуславливающие специфические черты их зоогеографической структуры.



Сокращения: LYC – Lycosidae, GNA – Gnaphosidae, SAL – Salticidae, LIN – Linyphiidae, ARA – Araneidae, THE – Theridiidae.

Рисунок 2 – Соотношение зоогеографических комплексов в фаунах семейств пауков УР

В зональной структуре фауны температурные виды составляют около 50 %, при высокой доле суббореального комплекса (33 %), в 3,5 раза превышающего долю бореального (9 %) (Таблица 3). По зональной структуре аранеофауна УР имеет значительное сходство с аранеофауной Башкортостана. В обеих фаунах доля суббореальных видов составляет более 30 %, аранеофауны Пермского края и Кировской области содержат не более 25 % таких видов. Наблюдаемые «южные» черты местной аранеофауны мы объясняем мезоклиматическим и рельефообразующим влиянием крупных рек – Камы и Вятки, долины которых, имея меридиональную ориентацию, служат важными проводниками суббореальных элементов на юг лесной зоны.

Таблица 3 – Широтно-зональная структура фауны пауков Удмуртии

| Широтные комплексы и группы | Всего     | Linyphiidae | Lycosidae | Salticidae | Theridiidae | Araneidae | Gnaphosidae | Остальные |
|-----------------------------|-----------|-------------|-----------|------------|-------------|-----------|-------------|-----------|
| <b>Температный</b>          | <b>48</b> | 55          | 40        | 49         | 60          | 45        | 41          | 41        |
| <b>Бореальный</b>           | <b>10</b> | 18          | 4         | 6          | –           | 14        | 3           | 8         |
| Бореальная                  | 3         | 4           | 2         | 6          | –           | 3         | –           | 3         |
| Бореомонтанная              | 7         | 14          | 2         | –          | –           | 11        | 3           | 5         |
| <b>Суббореальный</b>        | <b>33</b> | 18          | 46        | 45         | 25          | 31        | 47          | 41        |
| Суббореальная               | 20        | 8           | 29        | 31         | 10          | 21        | 29          | 28        |
| Неморальная                 | 9         | 9           | 10        | 6          | 10          | 7         | 9           | 10        |
| Степная                     | 4         | 1           | 7         | 6          | 5           | 3         | 9           | 3         |
| <b>Полизоновый</b>          | <b>9</b>  | 9           | 10        | –          | 15          | 10        | 9           | 10        |

Результаты сравнения зональных структур фаун 6 наиболее богатых видами семейств позволяют объединить их в три группы по широте распространения входящих в их состав видов. Такую картину можно также связать с биологическими особенностями этих семейств. Кроме того, при сопоставлении зоогеографической и широтно-зональной структуры фауны установлена

взаимосвязь между широтной и долготной составляющими ареалов пауков. Она проявляется в том, что виды, имеющие наиболее широкие ареалы в меридиональном направлении, как правило, являются полизональными или температурными формами. Напротив, среди западнопалеарктических форм высока доля суббореальных элементов.

Нами перечислены и проанализированы виды, находящиеся на границе своего ареала или вблизи неё. Таковых в составе фауны Удмуртии насчитывается 58 видов (около 14 %). Для большинства из них (38 видов) на данной территории проходит северный предел распространения, для 11 – южный. При этом число видов в фауне УР на западной и восточной границах ареалов примерно равно (4 и 5 соответственно).

## Глава 5. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПАУКОВ УДМУРТИИ

В анализируемых типах биотопов зарегистрировано от 8 до 149 видов пауков (72 в среднем) (Таблица 4). Наиболее высоким видовым богатством пауков характеризуются смешанные темнохвойно-липовые леса (149 видов), склоновые остепненные луга (139), водораздельные луга (119) и опушки сосновых лесов (108).

Результаты экстраполяции видового богатства до 95 % покрытия сопоставимы с непосредственно отмеченным видовым богатством (Таблица 4), однако выявлен ряд нюансов. Во-первых, к списку биотопов с потенциально высоким видовым богатством добавляются сосновые леса и опушки смешанных водораздельных лесов. Во-вторых, видовой состав береговых и антропогенных биотопов выявлен наиболее полно. Кроме того, на основании данных и разрежения, и экстраполяции установлено, что на территории УР кривая насыщения биотопов, как правило, выходит на плато на уровне 80–120 видов, чему соответствует коллекция объемом не менее 800 особей (обычно 1200–1500).

При рассмотрении большого числа сравниваемых биотопических комплексов индексы общности оказались неинформативными. Кластерный анализ видового состава на низких уровнях классификации показывает большое количество устойчивых кластеров, в которых объединены наиболее сходные аранеокомплексы таких местообитаний, как, например, верховые болота, берега рек, сосновые леса и их опушки, лиственные леса и др. (Рисунок 3).

Таблица 4 – Показатели разнообразия аранеокомплексов в изученных типах биотопов

| Соответствующие аранеокомплексам типы биотопов |                                  | Число видов (S) | Прогноз числа видов (S) и особей (N) для 95 % покрытия |      | Число специфичных видов | Доля специфичных видов | Индекс Менхиника (IMn) |
|--|----------------------------------|-----------------|--|------|-------------------------|------------------------|------------------------|
|  |                                  |                 | S  | N    |                         |                        |                        |
| 1.   | Пойменные дубравы                | 74              | 84   | 924  | 2                       | 3 %                    | 3,8                    |
| 2.   | Уремные леса                     | 92              | 109  | 822  | 6                       | 7 %                    | 3,2                    |
| 3.   | Липовые леса                     | 64              | 75   | 435  | 6                       | 9 %                    | 2,8                    |
| 4.   | Сосновые леса                    | 83              | 103  | 846  | 7                       | 8 %                    | 5,6                    |
| 5.   | Елово-пихтовые леса              | 87              | 96   | 720  | 16                      | 18 %                   | 4,3                    |
| 6.   | Темнохвойно-липовые леса         | 149             | 161  | 1036 | 4                       | 3 %                    | 5,1                    |
| 7.   | Краткопойменные остепненные луга | 91              | 105  | 623  | 2                       | 2 %                    | 3,8                    |
| 8.   | Долгопойменные луга              | 21              | 33   | 111  | 0                       | 0 %                    | 2,8                    |
| 9.   | Водораздельные луга              | 119             | 128  | 906  | 2                       | 2 %                    | 3,1                    |
| 10.  | Склоновые остепненные луга       | 139             | 148  | 1036 | 17                      | 12 %                   | 4,1                    |
| 11.  | Опушки лиственных лесов          | 57              | 67   | 470  | 1                       | 2 %                    | 2,8                    |
| 12.  | Опушки смешанных лесов           | 48              | 81   | 1168 | 4                       | 8 %                    | 3,2                    |
| 13.  | Опушки сосновых лесов            | 108             | 122  | 1245 | 14                      | 13 %                   | 5,1                    |
| 14.  | Открытые верховые болота         | 42              | 58   | 885  | 4                       | 10 %                   | 2,6                    |
| 15.  | Залесненные верховые болота      | 63              | 66   | 638  | 6                       | 10 %                   | 3,9                    |
| 16.  | Открытые берега стоячих водоемов | 62              | 68   | 428  | 4                       | 6 %                    | 3,9                    |
| 17.  | Открытые берега рек              | 79              | 80   | 1045 | 9                       | 11 %                   | 3,5                    |
| 18.  | Ольшаники по берегам рек         | 36              | 59   | 819  | 0                       | 0 %                    | 2,5                    |
| 19.  | Отапливаемые помещения           | 8               | 8  | 89   | 0                       | 0 %                    | 1,1                    |
| 20.  | Неотапливаемые помещения         | 30              | 36   | 229  | 1                       | 3 %                    | 3,5                    |
| 21.  | Садово-огородные агроценозы      | 57              | 67   | 524  | 2                       | 4 %                    | 4,5                    |



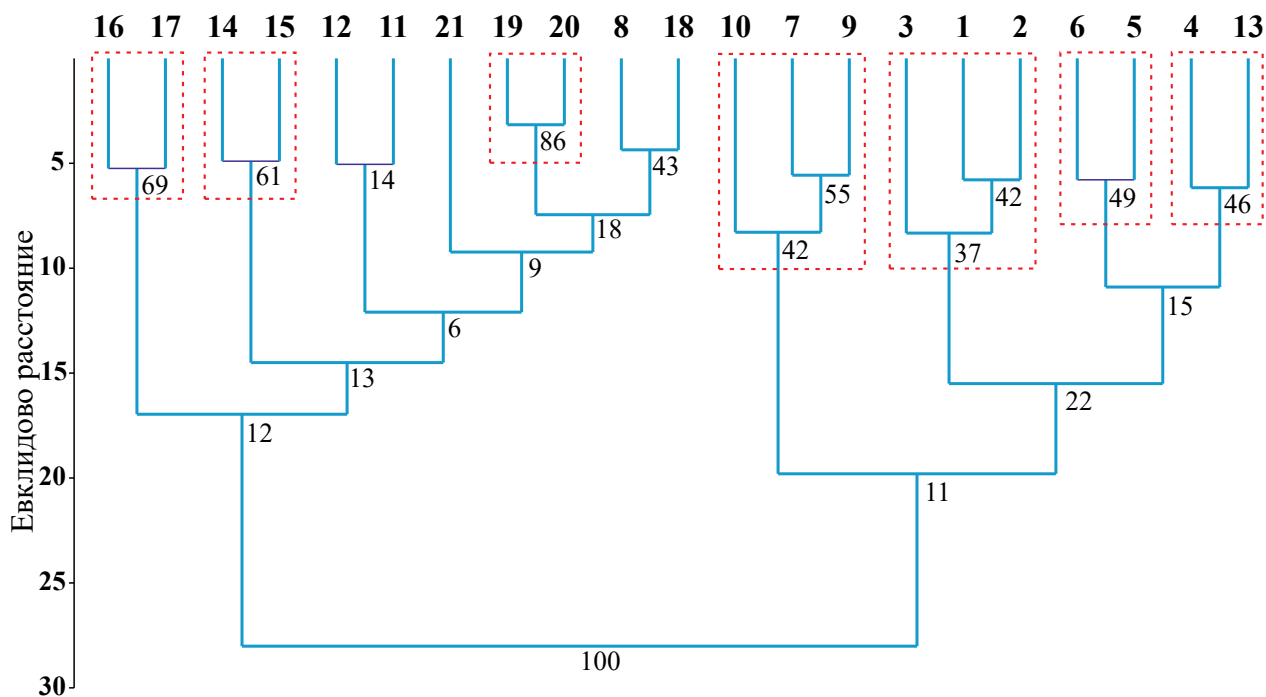


Рисунок 3 – Дендрограмма кластеризации типов биотопов по видовому составу пауков (Ward, bootstrap = 999). Обозначения как в таблице 4

Кластерный анализ группировок пауков с учётом обилия видов формирует схожую конфигурацию дерева кластеризации. Однако важным отличием является значительно меньшее сходство биотопов внутри кластеров на более дробных уровнях кластеризации. Это позволяет утверждать, что различия в структуре населения пауков сходных биотопов существенно глубже, чем различия в видовом составе.

Отмечено, что чем больше биотопов заселяет вид, тем сложнее его паттерн количественного распределения по этим биотопам. Нами предложен новый способ оценки эвритопности видов пауков, основанный на сумме индексов  $F_{ij}$  по Ю.А. Песенко. На этой основе большая часть пауков относится к умеренно стенотопным видам и встречается в 2–6 биотопах. Аналогичные результаты дал современный метод, IndVal, разделивший рассматриваемые виды на узко стенотопных (27%), широко стенотопных (40%), узко эвритопных (20%) и широко эвритопных (13%) (Таблица 5). Таким образом, большинство видов пауков проявляют выраженное тяготение к определенным типам биотопов, а по меньшей мере треть могут служить их качественными или количественными индикаторами.

Таблица 5 – Число видов в группах пауков по широте экологического спектра

| Уровень классификации | Число видов | Доля в фауне | Описание видов       |
|-----------------------|-------------|--------------|----------------------|
| 0                     | 27          | 13 %         | Эвритопные           |
| 1                     | 42          | 20 %         | Умеренно эвритопные  |
| 2                     | 85          | 40 %         | Умеренно стенотопные |
| 3                     | 56          | 27 %         | Стенотопные          |

## Глава 6. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКОВ ГЕРПЕТОБИЯ

Средняя динамическая плотность пауков-герпетобионтов составила  $77 \pm 4$  экз./100 лов.-сут., причем попадаемость на лугах в два раза выше, чем в лесах. В большинстве типов местообитаний основной пик попадаемости пауков в ловушки приходится на конец мая и первую половину июня (Рисунок 4).

В середине лета активность пауков существенно снижается, в августе вновь наблюдается её рост (Рисунок 4). Группировки пауков на лугах имеют более резкие, чем в лесах, сезонные изменения попадаемости. Динамика попадаемости пауков в лесах носит более сглаженный характер, причем для водораздельных лесов не свойственен поздневесенне-раннелетний пик активности пауков, что выделяется из общего тренда сезонных изменений в структуре аранеокомплексов.

Население пауков лесных биотопов, в сравнении с луговыми местообитаниями, отличается в первую очередь большой долей (и даже доминированием) пауков семейства *Linyphiidae*. Специфичность населения склоновых лугов состоит в доминировании гнафозид, пойменных лугов – в очень высокой доле ликозид.

Сезонные изменения таксономической структуры пауков ярко выражены в группировках всех типов лесов, при этом в пойменных лесах к концу сезона наблюдается смена доминирующих семейств. Напротив, на лугах (склоновых и пойменных) отмечено отсутствие значительных изменений в таксономической структуре в течение лета (Таблица 6).

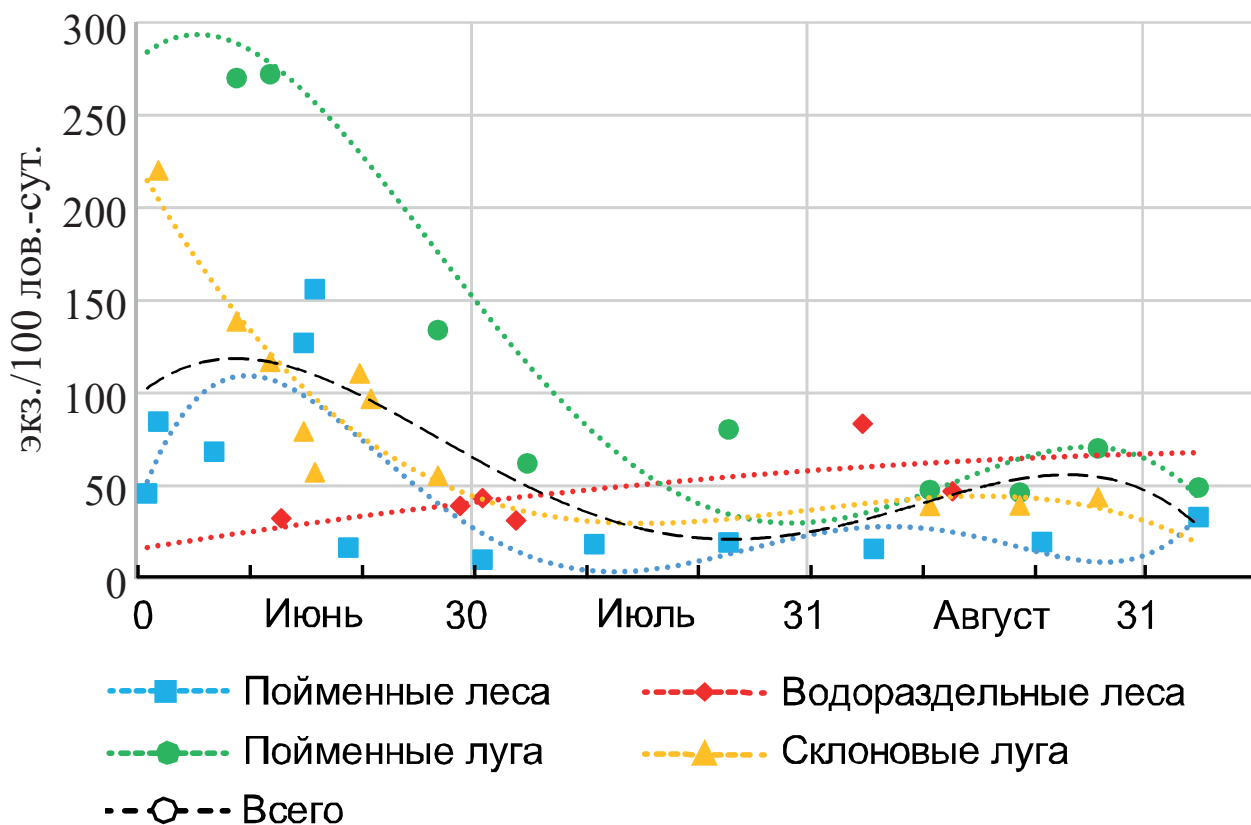


Рисунок 4 – Сезонная динамика попадаемости напочвенных пауков в четырех модельных типах биотопов и в целом по региону

Анализ разнообразия, состава и структуры группировок пауков и их сезонной динамики показал, что луга имеют более высокое разнообразие аранеокомплексов (выражаемое индексом Шеннона), а леса – более высокое богатство их видового состава (выражаемое индексом Менхиника). Главный тренд изменения разнообразия группировок пауков на протяжении сезона – его снижение. При этом для общих уровней классификации биотопов этот тренд более четкий, для дробных – выражен не так явно, для комплексов отдельных модельных площадок данная сезонная закономерность вообще не отмечена.

Была проанализирована доминантная структура населения пауков в 4 модельных типах биотопов. Из 6 видов, являющихся доминантами в определенных типах местообитаний в течение всего летнего сезона, 4 относятся к семейству Lycosidae. Из 13 видов, занимающих доминирующее положение только в определенные периоды лета, 6 – пауки-линифииды, 4 – пауки-волки, и 3 относятся к другим семействам. В начале летнего сезона численное

преобладание одних видов над другими более выражено, с течением времени преобладание доминантов снижается и выравненность структуры населения пауков-герпетобионтов увеличивается на 10 %.

Таблица 6 – Соотношение семейств (%) в структуре населения пауков-герпетобионтов основных типов местообитаний с учетом сезонного аспекта

| Семейства<br>Типы местообитаний<br>и вегетационный сезон | <b>Lycosidae</b> | <b>Linyphiidae</b> | <b>Gnaphosidae</b> | <b>Thomisidae</b> | Остальные |
|--|------------------|--------------------|--------------------|-------------------|-----------|
| Все  | <b>47</b>        | <b>20</b>          | <b>16</b>          | <b>8</b>          | <b>9</b>  |
| Леса   | <b>35</b>        | <b>39</b>          | <b>7</b>           | <b>9</b>          | <b>10</b> |
| Пойменные леса   | <b>32</b>        | <b>39</b>          | <b>8</b>           | <b>10</b>         | <b>10</b> |
| Весенне-летний   | 40               | 19                 | 17                 | 16                | 8         |
| Среднелетний   | 38               | 38                 | 7                  | 6                 | 11        |
| Позднелетне-осенний                                      | 18               | 61                 | 1                  | 8                 | 12        |
| Водораздельные леса                                      | <b>38</b>        | <b>38</b>          | <b>5</b>           | <b>8</b>          | <b>10</b> |
| Весенне-летний   | 43               | 34                 | 8                  | 3                 | 12        |
| Среднелетний   | 38               | 39                 | 3                  | 10                | 10        |
| Позднелетне-осенний                                      | 34               | 41                 | 5                  | 12                | 8         |
| Луга   | <b>59</b>        | <b>2</b>           | <b>26</b>          | <b>6</b>          | <b>8</b>  |
| Пойменные луга   | <b>79</b>        | <b>2</b>           | <b>11</b>          | <b>3</b>          | <b>5</b>  |
| Весенне-летний   | 73               | 1                  | 17                 | 6                 | 3         |
| Среднелетний   | 78               | 2                  | 11                 | 3                 | 6         |
| Позднелетне-осенний                                      | 85               | 4                  | 5                  | 1                 | 5         |
| Склоновые луга   | <b>38</b>        | <b>1</b>           | <b>41</b>          | <b>9</b>          | <b>11</b> |
| Весенне-летний   | 35               | 3                  | 38                 | 16                | 8         |
| Среднелетний   | 36               | 1                  | 50                 | 8                 | 5         |
| Позднелетне-осенний                                      | 44               | 0                  | 34                 | 2                 | 20        |

## 20 ВЫВОДЫ

1. На территории Удмуртской Республики обнаружено 402 вида пауков, относящихся к 27 семействам. 320 видов приводятся впервые для фауны УР, 1 вид – для фауны России. Видовое богатство пауков УР сопоставимо с таковым в региональных фаунах умеренного надпояса европейской части России.

2. По таксономической структуре аранеофауна Удмуртии классифицируется как политаксонная линифидная и занимает промежуточное положение между подтаежными и лесостепными фаунами. Наибольшим числом видов (134 вида, 33 %) представлено семейство Linyphiidae, семейства Lycosidae, Salticidae, Theridiidae, Gnaphosidae и Araneidae содержат от 42 до 29 видов (от 10 до 7 %). На долю этих 6 семейств приходится 74 % видового состава аранеофауны.

3. В аранеофауне Удмуртии преобладают виды, относящиеся к транспалеарктическому (31 %) и западно-центральнопалеарктическому (28 %) зоогеографическим комплексам при значительной доле голарктических (20 %) и западнопалеарктических видов (18 %). Около половины видов фауны имеют температурные ареалы (48 %), а доля видов суббореального комплекса (33 %) в 3 раза превышает долю бореального (10 %), что сближает её с аранеофаунами лесостепной зоны.

4. По особенностям биотопического распределения виды разделены на 4 группы. К узко стенотопным видам, которые могут служить качественными или количественными индикаторами конкретных типов биотопов, относятся 27 % видов фауны, к умеренно стенотопным – 40 %. Доля умеренно эвритопных (20 %) и широко эвритопных (13 %) видов существенно ниже.

5. В изученных типах биотопов (21) зарегистрировано от 8 до 149 видов пауков. В пределах УР лесные группировки, как правило, характеризуются более высоким видовым богатством пауков, чем луговые. Напротив, луговые комплексы (склоновые и пойменные) отличаются более высоким разнообразием, с учетом относительных обилий видов.

6. В большинстве типов местообитаний регистрируемый пик активности герпетобионтных пауков приходится на конец мая и первую половину июня. Средняя попадаемость пауков-герпетобионтов на лугах в 2,5 раза выше, а её сезонная динамика имеет более резкие перепады, чем в лесах.

7. Сезонная динамика таксономической структуры населения пауков (соотношения семейств) ярко выражена во всех типах лесов (при этом в пойменных лесах к концу сезона наблюдается смена доминирующих семейств). С другой стороны, значимых изменений структуры луговых аранеокомплексов в течение вегетационного сезона не отмечено.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах из перечня изданий, рекомендованных ВАК

1. **Созонтов А.Н.** Первая находка полосатой аргиопы *Argiope bruennichi* (Aranei, Araneidae) в Удмуртской Республике / А.Н. Созонтов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 4. С. 152–153.

2. **Созонтов А.Н.** Пауки Удмуртской Республики: история и перспективы изучения / А.Н. Созонтов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 3. С. 51–57.

3. **Созонтов А.Н.** Новые для фауны Удмуртской Республики виды пауков из Игринского района / А.Н. Созонтов, Е.С. Широбокова // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 3. С. 143–147.

4. **Созонтов А.Н.** Таксономические заметки о двух видах пауков рода *Tetragnatha* Latreille, 1804 (Aranei, Tetragnathidae) / А.Н. Созонтов, С.Л. Есюнин // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 3. С. 311–319. (= **Sozontov A.N.** Taxonomical remarks about two spider species from the genus *Tetragnatha* Latreille 1804 (Aranei, Tetragnathidae) / A.N. Sozontov, S.L. Esyunin // Entomological Review. 2015. Vol. 95. № 3. P. 406–414.)

5. Есюнин С.Л. Пауки рода *Pisaura* (Arachnida, Aranei) в фауне Среднего Поволжья и Приуралья с замечаниями о распространении *P. novicia* (L.Koch, 1878) / С.Л. Есюнин, **А.Н. Созонтов** // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. Вып. 4. С. 325–333.

6. **Sozontov A.N.** On the spider fauna (Arachnida, Aranei) of the Udmurt Republic / A.N. Sozontov, S.L. Esyunin // Arthropoda Selecta. 2012. Vol. 21. № 1. P. 85–95.

7. **Sozontov A.N.** On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the ‘Ust’-Belsk’

Natural park and its vicinities / A.N. Sozontov, S.L. Esyunin // *Arthropoda Selecta*. 2014. Vol. 23. № 3. P. 301–310.

### Разделы коллективных монографий

8. Адаховский Д.А. Беспозвоночные животные / Д.А. Адаховский, С.В. Дедюхин, **А.Н. Созонтов** // Красная книга Удмуртской Республики [2-е изд.]. Чебоксары: Перфектум, 2012. С. 16–92.

### Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях

9. **Созонтов А.Н.** Пауки Национального парка «Нечкинский»: видовой состав, зоогеографический анализ и экологическая структура фауны / А.Н. Созонтов // XXXVIII итоговая студенческая научная конференция: материалы конф., Ижевск: Удмурт. ун-т, 2010. С. 81–82.

10. **Созонтов А.Н.** Пауки-крестовики Национального парка «Нечкинский»: таксономический состав и зоогеографический анализ / А.Н. Созонтов // Экология: традиции и инновации: материалы Всероссийской конференции молодых ученых, 9–13 апр. 2012 г. Екатеринбург: Гощицкий, 2012. С. 138–141.

11. **Созонтов А.Н.** История и перспективы изучения пауков (Arachnida, Aranei) Удмуртской Республики / Созонтов А.Н., Рощиненко В.И. // XIV съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 авг. – 1 сен. 2012 г. Материалы съезда. СПб., 2012. С. 406.

12. **Созонтов А.Н.** Некоторые интересные в биогеографическом отношении находки пауков (Arachnida, Aranei) из Удмуртской Республики / А.Н. Созонтов // Региональные аспекты биогеографии. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Ижевск: изд-во «Удмуртский университет», 2012. С. 248–253.

13. Ермолаев И.В. К фауне пауков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) национального парка «Нечкинский» / И.В. Ермолаев, **А.Н. Созонтов**, А.В. Ускова // VIII чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции, Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г. СПб: СПбГЛТУ, 2014. С. 29.

14. **Созонтов А.Н.** Степные элементы в аранеофауне Удмуртской Республики / А.Н. Созонтов // VII Международный симпозиум «Степи Северной Евразии»: материалы симпозиума. Оренбург, ИС УрО РАН, 2015. С. 794–796.



15. **Созонтов А.Н.** Об особенностях распространения некоторых европейских видов пауков вблизи восточных границ их ареалов / А.Н. Созонтов // Наука Удмуртии. 2015. № 3(73). С. 185–191.

16. **Sozontov A.N.** The distribution specificity of some European spider species near the eastern limits of their ranges / A.N. Sozontov // 29th European Congress of Arachnology (24–28 August, 2015, Brno, Czech Republic). Programme and Abstracts. Brno: Masaryk University; the Czech Arachnological Society, 2015. P. 155.

17. **Созонтов А.Н.** Фауна и экология пауков (Aranei) Удмуртии: 10 лет исследований / А.Н. Созонтов // XV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Новосибирск: «Изд-во Гарамонд», 2017. С. 458–459.

18. **Созонтов А.Н.** Пауки Удмуртской Республики: разнообразие и зоогеография / А.Н. Созонтов // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конференции. Екатеринбург: ИД «Лисица», 2017. С. 126–131.

Подписано в печать 04.12.2018  
Гарнитура «Таймс»  
Формат 60x84  $\frac{1}{16}$ . Объем 1 авт. л.  
Заказ № 2407. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета

в типографии Издательского центра «Удмуртский университет»  
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 2.  
Тел. (3412) 68-57-18, 91-73-05