

Е. М. Ненашева

**ПАУКИ (ARACHNIDA: ARANEI)
ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ:
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, ЗООГЕОГРАФИЯ**



Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Камчатский государственный технический университет»

Е. М. Ненашева

**ПАУКИ (ARACHNIDA: ARANEI)
ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ:
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, ЗООГЕОГРАФИЯ**

Монография

Издательство



КамчатГТУ

Петропавловск-Камчатский
2020

УДК 595.44(571.66)
ББК 28.691
Н51

Рецензент:

А. М. Токранов,
доктор биологических наук,
директор Камчатского филиала
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Ненашева, Елена Михайловна

Н51 Пауки (Arachnida: Aranei) природных парков Камчатки: фауна, экология, зоогеография : монография / Е. М. Ненашева. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2020. – 139 с.

ISBN 978-5-328-00403-9

До настоящего времени сведения по экологии пауков на территории Камчатского края крайне ограничены и фрагментарны, поскольку специальные арахнологические исследования фаунистического характера на полуострове проводили более 80 лет назад. Монография представляет собой первое эколого-фаунистическое исследование фауны пауков (Arachnida: Aranei) на территориях природных парков Камчатки. В ней рассмотрены вопросы ареалогии, зоогеографии и экологии 167 видов из 17 семейств пауков. Впервые для полуострова показаны биотопическое и высотно-поясное распределение видов (в том числе в горно-вулканических и термальных экосистемах), а также отдельные стадии жизненных циклов и сезонная динамика численности доминирующих семейств пауков, встречающихся на территориях природных парков Камчатки. Работа снабжена приложениями, содержащими систематический список пауков, населяющих обследованные ООПТ, и отражающими их биотопическое распределение на указанных территориях.

Книга представляет интерес для энтомологов, специалистов-экологов, работников природоохранных структур, преподавателей и студентов.

На обложке и в монографии использованы фотографии автора, кроме специально оговоренных случаев.

УДК 595.44(571.66)
ББК 28.691

ISBN 978-5-328-00403-9

© КамчатГТУ, 2020
© Е. М. Ненашева, 2020

Kamchatka State Technical University

E. M. Nenasheva

**SPIDERS (ARACHNIDA: ARANEI)
OF KAMCHATKA'S NATURAL PARKS:
FAUNA, ECOLOGY, ZOOGEOGRAPHY**

Monograph

Издательство



КамчатГТУ

Petropavlovsk-Kamchatsky
2020

Reviewer

A. M. Tokranov,
Doctor of Biological Sciences,
Director of Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS

Nenasheva, Elena Mikhailovna

Spiders (Arachnida: Aranei) of Kamchatka's Natural Parks: Fauna, Ecology, Zoogeography : monograph / E. M. Nenasheva. – Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatSTU, 2020. – 139 p.

ISBN 978-5-328-00403-9

To date, information on the ecology of spiders from Kamchatka is extremely limited and fragmented, since special arachnological faunistic studies were carried out more than 80 years ago. This monograph is the first ecological and faunistic study of the spider fauna (Arachnida, Aranei) from the territories of Kamchatka's Natural Parks. The author discusses issues of arealogy, zoogeography and ecology of 167 species of spiders from 17 families. The biotopic and altitudinal-zonal distribution of the spider species is shown for the first time for Kamchatka peninsula, including mountain-volcanic and thermal ecosystems, as well as the individual stages of life cycles and seasonal dynamics of the number of dominant spider families found from Kamchatka's Natural Parks. The monograph includes supplementary systematic list of spiders inhabiting these specially protected natural territories, reflecting their biotopic distribution.

To be recommended to entomologists, environmental specialists, employers from the nature-protecting affiliations, teachers and students.

Author's photographs were used on the cover and in the monograph, except for cases specially indicated in the Acknowledgements.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	7
ВВЕДЕНИЕ	8
ГЛАВА 1. Исторический обзор изучения фауны пауков	10
1.1. Обзор истории изучения фауны пауков в России, Канаде и на Аляске	10
1.2. Обзор истории изучения фауны пауков на Дальнем Востоке	12
1.3. История изучения фауны пауков Камчатки	14
ГЛАВА 2. Физико-географические характеристики территории проведения исследований	18
2.1. Краткие сведения о формировании территории в плейстоцене и голоцене	18
2.2. Современные природные условия Камчатки	19
2.3. Южно-Камчатский природный парк	26
2.4. Налычевский природный парк	28
2.5. Быстринский природный парк	30
2.6. Ключевской природный парк	32
ГЛАВА 3. Материал и методика исследования	35
ГЛАВА 4. Эколого-систематический обзор фауны пауков природных парков Камчатки	40
4.1. Семейство Agelenidae	41
4.2. Семейство Araneidae	42
4.3. Семейство Clubionidae	47
4.4. Семейство Dictynidae	48
4.5. Семейство Eutichiuridae	48
4.6. Семейство Gnaphosidae	49
4.7. Семейство Hahniidae	50
4.8. Семейство Linyphiidae	50
4.9. Семейство Liocranidae	52
4.10. Семейство Lycosidae	52
4.11. Семейство Miturgidae	56
4.12. Семейство Philodromidae	56
4.13. Семейство Pisauridae	58
4.14. Семейство Salticidae	58
4.15. Семейство Tetragnathidae	59
4.16. Семейство Theridiidae	61
4.17. Семейство Thomisidae	62
ГЛАВА 5. Хорологический анализ фауны пауков природных парков Камчатки	64
5.1. Предпосылки к зоогеографическому анализу фауны пауков природных парков Камчатки	64
5.2. Хорологические группы фауны пауков природных парков Камчатки	69
5.3. Ландшафтно-зональные особенности аранеофауны природных парков Камчатки	71
ГЛАВА 6. Экологическая характеристика фауны пауков природных парков Камчатки	74
6.1. Биотопическая приуроченность видов	74
6.2. Пространственная структура и сезонная динамика населения пауков герпетобия и хортобия природных парков	78

6.3. Экологические особенности фауны пауков термальных местообитаний Налычевского природного парка	83
6.4. Высотно-поясное распределение видов в горно-вулканических экосистемах природных парков Камчатки	86
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	95
ЛИТЕРАТУРА	97
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Систематический список пауков природных парков Камчатки	113
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Биотопическое распределение пауков в природных парках Камчатки	135
БЛАГОДАРНОСТИ	139

ПРЕДИСЛОВИЕ

Камчатка – регион с уникальными экосистемами, как исторически сформировавшимися, так и продолжающими формироваться в настоящее время. Самобытность природного наследия полуострова оценена на уровне мирового сообщества. Шесть территорий входят в список объектов Всемирного природного наследия ЮНЕСКО в единой номинации «Вулканы Камчатки», и четыре из них представляют собой природные парки регионального значения: «Южно-Камчатский», «Налычевский», «Быстринский» и «Ключевской». Одной из главных задач, реализуемых на этих территориях, помимо охраны природных комплексов, является их всестороннее научное изучение, которым занимаются как крупные научно-исследовательские организации, так и отдельные ученые.

Какими бы совершенными техническими средствами ни располагала современная наука, без опытного глаза специалиста, неутомимого полевого исследователя, эти средства оказываются малоэффективными.

Известно, что пауки являются одной из наиболее многочисленных групп наземных беспозвоночных. Исследования фауны и экологии пауков на крупных по площади и мало подверженных антропогенному воздействию особо охраняемых природных территориях Камчатского края, расположенных при этом в различных климатических и природных зонах, впервые для нашего полуострова позволили выявить естественные закономерности их экологической структуры. В дальнейшем это может послужить хорошей фундаментальной основой для обоснования и разработки экологического каркаса нашего уникального региона в целях обеспечения его экологической безопасности.

Очень важно, что монография Е. М. Ненашевой «Пауки (Arachnida: Aranei) природных парков Камчатки: фауна, экология, зоогеография» имеет практический вектор и представляет интерес не только для специалистов, работающих с группами почвенных беспозвоночных, но и для ученых, проводящих исследовательскую деятельность на территориях природных парков Камчатки. Прделанная автором работа может рассматриваться как решение крупной научной задачи, имеющей важное значение для понимания экологических процессов в Камчатском крае.

Министр природных ресурсов и экологии Камчатского края

Кумарьков Алексей Анатольевич

ВВЕДЕНИЕ

Изучение пауков (Arachnida: Aranei) является составной частью исследования биоразнообразия. Большое значение работ в данной области подчеркивается тем, что пауки – одна из наиболее многочисленных групп наземных беспозвоночных. Этот отряд характеризуется чрезвычайным многообразием экологических отношений со средой обитания. Однако изучение экологии пауков и оценка их экосистемных функций тормозится недостатком изученности этой группы, особенно это актуально для Камчатки, где аранеологические исследования проводились свыше 80 лет назад и носили преимущественно фаунистический характер (Kulczyński, 1885, 1926; Schenkel, 1930; Sytshevskaja, 1935). На фоне все еще недостаточной изученности группы в фаунистическом отношении экологические исследования пауков на Камчатке в целом и на территориях природных парков Камчатки в частности вообще не проводились. В публикациях о пауках этого обширного региона содержались лишь фрагментарные сведения по аутэкологии немногих широко распространенных видов.

Между тем к пониманию важности изучения биоразнообразия пауков на особо охраняемых природных территориях специалисты пришли в середине XX века (Barrows, 1945; Levi, 1955; Уточкин, 1976; Куренцов, 1973; Олигер, 1981; Ненилин, 1988; Логунов, 1992; Kupryjanowicz, 1997; Tanasevitch, 2004; Ковблюк, 2008 и др.). Однако экологическое значение пауков не ограничивается их ролью энтомофагов. Пауки вполне могут быть индикаторами усиления или ослабления влияния различных внешних факторов в экосистемах, в том числе – антропогенных. Ландшафтное и биологическое разнообразие Камчатки по сравнению с другими регионами Дальнего Востока сохранилось значительно лучше. Однако несмотря на очаговый характер антропогенных нарушений, в настоящее время под воздействием туристического пресса и естественных вулканогенных факторов в ряде случаев наблюдается деградация экосистем, следствием которой становятся разрушение почвенно-растительного покрова, термоэрозия, фрагментация местообитаний и т. д.

В этой связи приобретает особое значение изучение не только экологии отдельных видов пауков природных парков Камчатки как эталонных ландшафтно-биотопических природных комплексов Камчатки, внесенных в список Всемирного природного наследия ЮНЕСКО в номинации «Вулканы Камчатки», но и структуры видовых взаимосвязей в сообществах и взаимовлияния сообществ друг на друга.

Автор настоящей монографии провела эколого-фаунистический анализ фауны пауков на территориях четырех природных парков Камчатки, уделяя особое внимание аранеофауне термальных площадок и вулканических высокогорий. В монографии впервые приводится видовой состав аранеофауны камчатских природных парков, дается экологическая характеристика встречающихся семейств пауков, объяснение наблюдаемого фаунистического состава, региональные особенности экологии пауков. Автор провела зоогеографический анализ аранеофауны природных парков Камчатки и сравнила ее с хорошо изученными соседними региональными фаунами сопредельных регионов Дальнего Востока и Северной Америки, на основе географического распространения видов определила своеобразие и основные особенности формирования аранеофауны на исследованных территориях. Также было проведено исследование высотно-поясного распределения и ландшафтно-биотопического распространения видов пауков на изучаемых территориях, выявлена структура и динамика сообществ пауков наиболее типичных горно-вулканических и термальных экосистем природных парков. Автор изучила отдельные стадии жизненных циклов и сезонную динамику некоторых доминирующих семейств пауков.



Araneus quadratus



Lycosidae sp.

Глава 1. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ПАУКОВ

1.1. Обзор истории изучения фауны пауков в России, Канаде и на Аляске

Историю арахнологических исследований в России К. Г. Михайлов (Михайлов, 2016) условно разделил на 3 этапа: 1-й – накопление предварительных данных (XVIII в. – 1860-е гг.), 2-й – описательная фаунистика (1870-е гг. – 1967 г.), 3-й – описательная таксономия (1967 г. – настоящее время). Начало первого периода соотносится с большими академическими экспедициями 1760–1770 гг. К сожалению, арахнологические коллекции, собранные этими экспедициями, утеряны (Михайлов, 2016). В течение всего периода систематика пауков была основана исключительно на соматических признаках, без учета строения копулятивных органов.

Первые упоминания о русских пауках содержатся в работах П. С. Палласа (Pallas, 1771), И. И. Лепехина (Lepchin, 1774), Э. И. Эйхвальда (Eichwald, 1830, 1841). В 1837 г. опубликована «Российская арахнография» И. Крыницкого (Krynicki, 1837).

В 1861 г. Ю. И. Семашко в предисловии к своей «Регистрации находок паукообразных в окрестностях Санкт-Петербурга» (Siemaschko, 1861) приводит список из 79 видов пауков, что явилось первой отечественной работой такого уровня. К. Г. Михайлов указывает, что Ю. И. Семашко подготовил также несколько литографических таблиц с изображениями пауков, которые впоследствии были переданы в Швецию Т. Тореллю, но их дальнейшая судьба неизвестна (Михайлов, 2016).

Этап описательной фаунистики открылся обобщающей сводкой В. Рейнгарда по сем. Ereiridae (Рейнгард, 1874), где ученым впервые в истории российской арахнологии приводится таблица для определения семейств.

В арахнологическом отношении очень полезные результаты принесла экспедиция проф. Норденшельда к Новой Земле и Енисею, давшая новые знания о северной аранеофауне (Koch, 1879). Во время этой экспедиции было собрано 156 видов пауков, из них 76 были новыми для науки. До этого времени для северных районов Евразии было известно только 275 видов паукообразных (Pickard-Cambridge, 1873). Работа Л. Коха о пауках, собранных шведской экспедицией в 1875 г., стала первой обстоятельной работой по фауне пауков Новой Земли и Западной Сибири, дающей сведения о 160 видах, 76 из которых были описаны как новые для науки (Holm, 1973).

В 1887 г. Э. Симон опубликовал сводный список паукообразных, собранных в 1881, 1884 и 1885 гг. в Лапландии, Норвегии, Финляндии и России (Simon, 1887). К этому времени все большее количество работ было основано на исследовании копулятивных органов пауков, т. е. приближено к современной систематике отряда. В целом К. Г. Михайлов (2016) позиционирует этот период как фаунистический, поскольку многие (даже российские) авторы определяли пауков по сводкам, созданным в Западной Европе, поэтому уровень видового эндемизма фауны пауков России оказывался ниже реального (Михайлов, 2016).

В 1889 г. В. Вагнером была предложена первая система семейств пауков, основанная на строении копулятивных органов самцов (Wagner, 1888). Следующая система семейств, базировавшаяся на аналогичных признаках, появилась только через 78 лет (Lehtinen, 1967) со ссылкой на пионерную работу В. Вагнера.

В конце XIX в. в арахнологические исследования активно включился В. Кульчинский, который описал коллекции пауков, собранные доктором Хорватом в Бессарабии, Херсоне, Закавказье и Армении (Kulczyński, 1895), и коллекцию из Восточной Сибири, хранящуюся в Зоологическом музее Варшавы. В 1902 году Кульчинский обобщил зоологические результаты русских экспедиций на Шпицберген (Kulczyński, 1902). В том же году увидели свет компилятивная работа о кавказских пауках (Вержбицкий, 1902) и работа о пауках Закавказья (Завадский, 1902). Годом позже были описаны пауки семейств Theridiidae и Argiopidae, собранные в Красноярске, включая

несколько малоизвестных видов (Strand, 1903). В 1904 г. обработан материал по паукам, собранный Канинской экспедицией (Покровский, 1904).

В 1912 г. описана фауна пауков Мурмана и Новой Земли (Федотов, 1912). Материалом для этой работы послужили сборы, сделанные в окрестностях Мурманской биологической станции, было описано 43 вида, из них 8 – новых. В определении части образцов помогал В. Кульчинский.

Работа С. Спасского «Пауки Донской области» (Спасский, 1914) практически с момента выхода в свет считается классикой российской арахнологии (в 1919 г. ученый продолжил работу над этим трудом). Спасскому принадлежит и «Определитель пауков Донской области» (Спасский, 1925) – первый определитель русских пауков, составленный для определенного района.

В 1928 г. начались исследования фауны пауков Алтая (Ermolajev, 1928) и Западной Сибири (Ermolajev, 1934) В. Н. Ермолаева. К 1926 г. относятся первые работы основателя арахнологической школы Пермского государственного университета Д. Е. Харитонов (Харитонов, 1926; 1936). Ему же принадлежит авторство первого двуязычного (русско-немецкого) аннотированного Каталога русских пауков (Харитонов, 1932).

Проблема практического значения пауков для народного хозяйства в России рассматривалась в работах К. Н. Бельтюковой (промышленность), Ажегановой (сельское хозяйство), П. И. Мариковского (медицина и сельское хозяйство) (Бельтюкова, 1949; Ажеганова, 1951; Мариковский, 1956).

Период описательной систематики открылся почти одновременным изданием четырех обобщающих работ, в том числе трех определителей: пауков лесной и лесостепной зон (Ажеганова, 1968), пауков рода *Xysticus* фауны СССР (Уточкин, 1968), пауков европейской части СССР (Тыщенко, 1971).

Интенсификация арахнологических исследований в этот период связана с деятельностью К. Ю. Еськова, который описал новые виды *Linyphiidae* из Сибири и Дальнего Востока (Еськов, 1979, 1981, 1984, 1985, 1986, 1987; Eskov, 1986). Фауна линифиид лесной зоны СССР также изучалась Н. М. Пахоруковым (Пахоруков, 1981), пауки полярного Урала – А. В. Танасевичем (Танасевич, 1982, 1983, 1985).

Обобщающая сводка по паукам-скакунчикам Северной Палеарктики (на примере СССР) была выполнена Д. Прушиньским на базе арахнологической коллекции ЗИН РАН. В своей работе (Prószyński, 1979) исследователь указывает на неполноту изученности фауны пауков-скакунчиков из восточной части СССР – Сибири, долины р. Амур, Приморья и Охотоморья, отмечая попутно дизъюнктивность ареалов значительного количества видов. Данная работа представляет собой предварительный отчет о проблемах систематики пауков семейства *Salticidae* в Советском Союзе.

Классикой российской арахнологии стали таксономические работы А. А. Зюзина по паукам рода *Pardosa* (Зюзин, 1978), А. С. Уточкина по систематике пауков рода *Tibellus* (Aranei: Thomisidae) фауны СССР (Уточкин, 1981), А. В. Танасевича (Tanasevitch, 1988), Ю. М. Марусика (1989) и других исследователей. В 1985 г. были опубликованы предварительные данные по паукам сем. *Clubionidae* (Михайлов, 1986; Mikhailov, 1990).

Несмотря на то что после появления каталога В. П. Тыщенко (1971) интерес к изучению пауков в России возрос, Сибирь все же продолжала долгое время оставаться малоисследованным в арахнологическом отношении регионом. По мнению К. Ю. Еськова (1988), явно недостаточно была изучена даже фауна пауков Енисея, которой посвящена фундаментальная работа А. Хольма (Holm, 1973) – ревизия коллекции, собранной енисейской экспедицией Норденшельда и ранее обработанной Л. Кохом (Koch, 1879). Что же касается огромной территории между Енисеем и Леной, то до начала систематических исследований К. Ю. Еськова было известно лишь о нескольких экземплярах пауков, собранных в XIX в. на Вилюе Л. И. Шренком (Grube, 1861) и в средней Эвенкии А. Л. Чекановским (Proszynski, 1979). Чтобы восполнить этот пробел, К. Ю. Еськов

в период 1977–1979 гг. целенаправленно исследовал аранеофауну Средней Сибири (среднее течение Енисея, плато Путорана, окрестности г. Норильска). Интересна работа К. Ю. Еськова по паукам-линифидам Южной Сибири (Eskov, 1992), в которой он приводит список 226 видов линифид, собранных в 58 точках Южной Сибири, от Читинской области на востоке до Восточно-Казахстанской области на западе. Для ряда видов была установлена новая синонимия, исправлен ряд ошибочных определений, содержащихся в ранее опубликованных фаунистических сводках по Сибири. Предложено аранеологическое районирование Голарктики, основанное на распространении рода *Centromerus* (Aranei, Linyphiidae) (Eskov, 1992).

В 1993 г. появляются систематические списки пауков Якутии (Марусик и др., 1993), Сахалина и Курильских островов (Marusik et al., 1993).

Итоги изучения фауны пауков Урала и Южного Ямала (за период с 1835 по 1995 гг.) были подведены в «Каталоге пауков (Arachnida, Aranei) Урала» (Esyunin, 1996). Позже вышла работа по фауне пауков Приобья и Южного Ямала (Есюнин, 2009).

Впервые после работ Д. Е. Харитоновой (1932) контрольный список пауков России и других территорий бывшего СССР был составлен и впоследствии дополнен К. Г. Михайловым (Mikhailov, 1997, 2012).

Принимая во внимание тот факт, что значительное количество видов пауков, имеющих голарктическое распространение, являются общими как для Палеарктики, так и для Неарктики, целесообразно кратко остановиться на истории изучения североамериканских пауков на территориях Канады и Аляски, близких по природным условиям к Камчатке.

Североамериканская фауна пауков активно начала изучаться в XIX в. (Hentz, 1832, 1847; Keyserling, 1878, 1884; Emerton, 1882, 1884, 1885, 1892; McCook, 1888; Marx, 1891; Banks, 1892, 1893, 1897). Фауна пауков арктических и субарктических регионов, в частности, Аляски, была впервые рассмотрена с позиций сравнительно-экологического анализа Г. Марксом (Marx, 1892). В его обзоре фауна пауков Аляски (оз. Алекнагик, Ситка, Уналашка, Форт-Юкон) сравнивается с другими арктическими территориями (острова Алеутской гряды, Гренландия, Лабрадор, Лапландия, Исландия, Финляндия, Сибирь, Новая Земля).

В 1900 г. Н. Бэнкс описал коллекцию пауков, собранных на Аляске экспедицией Харримана в 1899 г. (Banks, 1900), – ледники Муир, Джуно, Кадьяк, Ситка, залив Кука, залив Якутат, о. Попова, Метлакатла со ссылкой на более ранние работы по паукам Аляски (Keyserling, 1878; Marx, 1892). Исследователь приводит список арктических пауков (в том числе известных с Аляски) из 62 видов, часть из которых являлась новыми для науки того времени.

Ряд дальнейших исследований на территориях Северной Америки носил общий характер (Montgomery, 1903; Crosby, 1905; Banks, 1910; Emerton, 1911; Petrunkevitch, 1911). Таксономическая сводка по канадским паукам впервые выполнена в конце XIX в. (Emerton, 1894). Пауки северной части Канады изучаются в основном Дж. Эмертоном (Emerton, 1915, 1917, 1919). Интерес представляет его работа, посвященная паукам, собранным Канадской арктической экспедицией 1913–1918 гг. (Emerton, 1919), в результате которой был составлен каталог пауков Канады (Emerton, 1920).

Специальные арахнологические исследования по паукам Аляски немногочисленны (Chamberlin, 1921, 1947; Holm, 1960; Leech, 1971); во многих работах пауки этой территории рассматриваются вместе с пауками Канады (Emerton, 1926; Kaston, 1938; Kurata, 1939; Bryant, 1941; Bishop, 1949; Edwards, 1958; Turnbull, 1965; Leech, 1966, 1972; Opell, 1976; Sauer et al., 1972; Richman, 1979; Dondale et al., 1978, 1982, 1990, 2003; Platnick, 1992; Saaristo, 1998; Paquin, 2003, 2008; Dupérré, 2007; Dondale, 2008; Breuss, 2009).

1.2. Обзор истории изучения фауны пауков на Дальнем Востоке

Начало изучению пауков Дальнего Востока России было положено А. Грубе, который описал коллекцию пауков из Восточной Сибири и Приамурья (Grube, 1861), соб-

ранных Л. Шренком и А. Мааком в Амурской и Иркутской губерниях. Всего было определено 125 видов пауков, из которых 28 стали новыми для науки. Со времени описания этих видов они фигурировали только в каталогах (Ovtcharenko, 1992). Отсутствие ссылок было вызвано недостаточно подробными описаниями (краткий диагноз, отсутствие рисунков). В 1971 г. Е. Прушинский выполнил переописание видов сем. Salticidae из Восточно-Сибирской коллекции А. Грубе (Prószyński, 1971), в 1978 г. были переописаны Linyphiidae (Helsdingen, 1978). В 1988 г. ревизией типовых материалов данной коллекции занималась В. Весоловская (Wesolowska, 1988).

В мае 1872 г. небольшая коллекция мелких пауков, собранная Б. И. Дыбовским в окрестностях южной оконечности оз. Байкал, была передана для определения О. Пикард-Кембриджу, который выполнил ее описание (Pickard-Cambridge, 1873). Из 18 определенных видов новыми для науки оказались 13. Главным образом в коллекции были представлены виды, относящиеся к *Linyphia* и *Erigone*, но хотя они представляли огромный интерес, среди них обнаружился только один новый, остальные уже были известны в Северной и Западной Европе.

В последующих работах (Kulczyński, 1885, 1895; Banks, 1899; Odenwall, 1901; Kishida, 1924; Schenkel, 1930; Sytshevskaja, 1935; Харитонов, 1932) приводится в общей сложности 41 вид из Амурской области, 25 – из Приморья, 170 – с Камчатки, 5 – с Командорских островов, 3 – с Сахалина. Пауки с Командорских островов были описаны по полевым образцам, собранным полярной экспедицией Д. Э. Г. Баррет-Гамильтона (Banks, 1899).

Пауки, собранные в окрестностях оз. Байкал, в Даурии, в Уссурийском крае и в окрестностях оз. Ханка Б. Дыбовским и В. Годлевским, вошли в коллекцию пауков Восточной Сибири, хранящуюся в зоологическом музее Варшавы. Эта коллекция была описана В. Кульчинским (Kulczyński, 1895). Несмотря на то что коллекция содержала всего 27 видов, 12 из них были описаны как новые.

Необходимо отметить, что В. Кульчинский в целом внес очень большой вклад в изучение фауны пауков азиатской части России. Он подготовил фаунистическо-таксономические обзоры по Камчатке (Kulczyński, 1885, 1926), Южной Сибири, северо-западному Китаю и Монголии (Kulczyński, 1901), Чукотке (Kulczyński, 1907), Якутии, Северному и Полярному Уралу, а также обзор пауков-скакунчиков Сибири и Уссурийского края (Kulczyński, 1908, 1916). В общей сложности им описано около 70 видов пауков Сибири и Дальнего Востока.

Первый список пауков с севера Сахалина был составлен, когда остров еще принадлежал Японии (Kishida, 1924), спустя 10 лет были опубликованы первые данные по паукам южного Сахалина (Saitō, 1934). Японцам также принадлежат первые описания пауков Южных Курильских островов (Peelle, 1932) и Северных Курил (Saitō, 1933). Из-за краткости описаний и отсутствия рисунков определение ряда видов было затруднено. Несколько видов с Сахалина указывается в «Каталоге пауков Японии» (Yaginuma, 1977).

В 1979 г. М. Т. Штернбергс описал новые виды пауков сем. Lycosidae из Забайкалья (Šternbergs, 1979). В 1980-х гг. исследования дальневосточной аранеофауны интенсифицировались. При просмотре небольшой коллекции пауков, собранной в окрестностях г. Хабаровска и в окрестностях биостанции Иркутского университета, были выявлены 6 новых для науки видов пауков сем. Araneidae (Бахвалов, 1981). В тот же период была подготовлена полноценная фаунистическая сводка по паукам Дальнего Востока (Дунин, 1984). В 1985 г. были описаны новые роды и новый вид пауков-пигмеев из Приморья (Олигер, 1985).

Несмотря на то что фауна пауков Северо-Востока Азии в целом и Дальнего Востока России в частности представляет большой интерес с точки зрения систематики и зоогеографии, фаунистические и экологические исследования пауков Северо-Востока СССР во многом тормозились слабой изученностью систематики пауков этого региона. Только в конце 1980-х гг. начали появляться первые публикации по данному вопросу

(Марусик, 1988; Овчаренко, 1988; Зюзин и др., 1989). Начинается активное изучение пауков сем. Thomisidae с Сахалина и Курил (Оно, 1990), описываются пауки надсемейства Amaurobioidea Сахалина и Курильских островов (Марусик, 1991). Небольшая коллекция пауков-линефицид с о. Симушир (Курильские острова) описана в работе А. В. Танасевича (Tanasevitch, 2007).

В последние десятилетия работа по изучению дальневосточных аранеофаун ведется достаточно интенсивно (Логунов, 1992; Данилов, 1994; Триликаускас, 2003, 2005; Мартыненко, 2007; Омелько, 2007, 2009; Марусик, 2011; Kim, 1995; Tanasevitch, 1988, 2004; Danilov, 1999; Marusik, 1993, 2007 и др.).

Между тем, на фоне достаточно хорошей изученности фауны пауков Дальнего Востока Камчатка со времени выхода в 1935 г. работы В. И. Сычевской (Sytshevskaja, 1935) почти на 80 лет оказалась вычеркнутой из истории российской арахнологии.

1.3. История изучения фауны пауков Камчатки

Первые упоминания о пауках Камчатки встречаются в работе С. П. Крашенинникова «Описание земли Камчатки». Сведения эти довольно скудны и имеют скорее описательный, нежели научный характер. В главе «О камчатских насекомых и об относящихся к ним тварях» Крашенинников отмечает, что *«пауков на Камчатке немного»* (Крашенинников, 1755), без описаний и видовой идентификации.

Упоминания о фенологических наблюдениях коренных народов севера полуострова (коряков) за пауками приводятся в монографии С. Н. Стебницкого, проводившего в конце 20-х гг. XX в. антропологические исследования на территории Корякского округа: *«Паук считается насекомым-шаманом. Пауков нельзя убивать, иначе будет ветер, пурга, непогода. Осенью пауки поднимаются на небо, а весной спускаются с неба на паутине. Когда пауки спускаются, бывает тихий, солнечный день. Пауки устраивают тихую погоду, чтобы ветром не порвало паутину, на которой они спускаются»* (Стебницкий, 2000).

Первое детальное научное описание фауны пауков Камчатки было выполнено в 1885 г. В. Кульчинским на основании коллекции, собранной Б. Дыбовским во время работы на Камчатке и переданной В. Кульчинскому в 1883 году. Сам исследователь отметил, что описание указанной коллекции – первая в истории арахнологии попытка научной классификации пауков Камчатки (Kulczyński, 1885).

Коллекция, собранная Б. Дыбовским, содержала 64 вида пауков. В. Кульчинский (1885) предположил, что это примерно 1/5 часть всех пауков исследуемого региона. В своей работе Кульчинский указывал, что из-за отсутствия материалов очень сложно провести сравнительный анализ фауны пауков Камчатки с аранеофауной сопредельных регионов. Из-за неудовлетворительного состояния коллекции часть образцов не поддавалась определению, однако при обработке хорошо сохранившихся образцов В. Кульчинский указал 24 новых на тот момент для науки вида.

Вторая работа В. Кульчинского, представляющая собой обобщающую фаунистическую сводку по паукам Камчатки, была посмертно опубликована в 1926 г. в ежегоднике Зоологического музея АН СССР (Kulczyński, 1926). В этой работе Кульчинский впервые попытался охарактеризовать камчатских пауков с позиций распространения по типам ареалов: 57 видов он отнес к широко распространенным палеарктическим, 23 – к сибирским, 5 – к арктическим, 39 – к эндемикам полуострова. Кроме того, в работе приводится дополнительное описание 23 новых для науки видов пауков. Есть основание предполагать, что коллектирование осуществлялось зоологическим отрядом Камчатской комплексной экспедиции РГО 1908–1910 гг., поскольку большинство образцов, описанных в работе Кульчинского, датировано 1908–1909 гг.

Работы В. Кульчинского по описанию фауны пауков Камчатки стали основополагающими для дальнейших арахнологических исследований на территории полуострова.

Е. Шенкель в монографии «Die Araneiden der schwedischen Kamtschatka Expedition 1920–1922» отдавал должное В. Кульчинскому и его огромному вкладу в изучение фауны пауков Камчатки. В его работе (Schenkel, 1930) описывается небольшая камчатская коллекция, которую составляют 47 видов пауков (результат сбора участниками Шведской экспедиции 1920–1922 гг. в 4 населенных пунктах: Петропавловск-Камчатский, п. Ключи (Центральная Камчатка), район бухты Ахомтен (с 1952 г. – бухта Русская) и зона выходов Паратункинских горячих ключей).

Е. Шенкель отмечал, что 40 видов представлено половозрелыми особями, которые ему удалось уверенно определить, в остальных случаях идентификация была возможна только на уровне рода, а некоторые неполовозрелые особи вообще не поддавались определению. Несмотря на небольшой объем, данная коллекция явилась в научном отношении весьма ценной, поскольку в ней, по мнению Е. Шенкеля, имелось 3 новых для науки вида: *Minyrioloides affinis* (совр. *Baryphma trifrons* (O. Pickard-Cambridge, 1863)), *Hypomma affine* и *Linyphia tridens* (совр. *Estrandia grandaeva* (Keyserling, 1886)), из которых первый является типом нового рода *Minyrioloides* (Schenkel, 1930). В целом в работе Е. Шенкеля указано 12 новых (по сравнению со сведениями В. Кульчинского) для Камчатки видов.

Резюмируя свою работу, Е. Шенкель пришел к выводу, что 1/3 часть видов коллекции является новой для региона. При этом он отметил, что фауна пауков Камчатки исследована очень плохо, и на момент написания фаунистического обзора предположительно известна (собрана и описана) примерно 1/5 часть всей потенциально существующей аранеофауны Камчатки.

Первым арахнологом, осуществившим описание камчатской аранеофауны на основании собственных полевых материалов, стала В. И. Перелешина-Сычевская, которая в 1930 г. работала на Камчатке в составе зооботанического отряда Средне-Камчатской колонизационной экспедиции ДВКНИИ. Ее коллекция, насчитывающая около 1500 образцов, в настоящее время хранится в Зоологическом музее МГУ им. Ломоносова (Москва).

Что касается видовой принадлежности пауков (в особенности – эндемичных видов), то этот вопрос был весьма спорным уже к началу 1930-х гг.: исследовательница поставила под сомнение ряд видовых определений, приведенных В. Кульчинским в «Aracnoidea Samtschadalia» (1926). В частности, она отметила, что некоторые из описанных Кульчинским видов следует рассматривать как синонимы: *Chiracanthium orientale* Kulczyński, 1885 = *Chiracanthium erraticum* Walckenaer; *Hypsosinga (Singa) atra* Kulczyński, 1885 = *Hypsosinga sanguinea* Aussesser; *Trochosa (Tarentula) Dybovskii* Kulczyński, 1885 = *Trochosa terricola* Thorell (Sytshevskaja, 1935).

Три других вида: *Tmeticus dubius* Kulczyński, 1926; *Tmeticus difficilis* Kulczyński, 1926; *Gongylidium vile* Kulczyński, 1885 отмечены как синонимы для *Centromerus (Tmeticus) tolli* Kulczyński, 1908, что подтверждается современными данными (World Spider Catalog, 2018).

Кроме этого, Сычевская отмечает также, что 2 вида, первоначально отнесенных Кульчинским к эндемикам Камчатки, к моменту ее исследований были найдены также за пределами полуострова: 1-й – *Xysticus excellens* Kulczyński, 1885 – в Лапландии (Jackson, 1930), в Швеции (Schenkel, 1934), в Томске (Ermolajev, 1934) [совр. *Xysticus emertoni*, Keyserling, 1880]; 2-й – *Araneus proximus* Kulczyński, 1885 был найден на Урале (Харитонов, 1932) и в Швеции (Schenkel, 1934) [совр. *Araniella proxima* (Kulczyński, 1885)].

Три эндемичных вида описаны самой В. И. Сычевской: *Euryopis Strandii*, *Scotinytus Strandii*, *Clubiona strandiana* (Sytshevskaja, 1935). В настоящее время однако для *Euryopis Strandii* принято название *Euryopis argentea* Emerton, 1882, поскольку этот вид неоднократно был описан ранее (Emerton, 1882; Keyserling, 1886; Banks, 1910), для *Clubiona strandiana* в современной таксономии используется видовое название *Clubiona propinqua*, L. Koch, 1879 (World Spider Catalog, 2018).

В целом, в вопросе, касающемся эндемичных видов в аранеофауне Камчатки, В. И. Сычевская, подводя итог исследованиям В. Кульчинского, Е. Шенкеля и своим

собственным, делает заключение, что к моменту опубликования ее работы (1935 г.) для Камчатки можно с уверенностью назвать 36 эндемичных видов пауков, в том числе – 30, описанных Кульчинским, 3 – Шенкелем и 3 – ею (Sytshevskaja, 1935). Однако исследовательница не исключала того, что в дальнейшем некоторые из этих видов смогут быть найдены за пределами Камчатки. Важно помнить, что целенаправленным коллектированием пауков занималась только В. И. Сычевская, все предшествующие сборы, по всей вероятности, были сопутствующими к основным задачам исследователей. К сожалению, в работах В. Кульчинского и Е. Шенкеля не указываются имена коллекторов, но можно с достаточной долей уверенности предположить, что пауков, описанных В. Кульчинским (Kulczyński, 1926), собирал кто-то из участников зоологического отряда Камчатской комплексной экспедиции 1908–1910 гг. (руководитель отряда – П. Ю. Шмидт). Образцы же, попавшие к Е. Шенкелю, скорее всего, были собраны С. Бергманом, который в составе Шведской экспедиции 1920–22 гг. отвечал за энтомологические исследования.

Таким образом, к 1935 году официально инвентаризованная фауна пауков Камчатки была представлена 156 видами, из которых 36 на тот момент считались эндемичными для фауны Камчатки. После выхода в свет в 1935 году работы В. И. Перелешинной-Сычевской в арахнологических исследованиях на полуострове наступила длительная пауза. Частичная ревизия этой коллекции была выполнена в 1987 году (Еськов, 1987).

В частности, К. Ю. Еськовым было отмечено, что в определениях Сычевской присутствовало неточное описание некоторых видов. Переописывая образец, определенный Сычевской как *Hilaria montigena* (L. Koch, 1872), К. Еськов посчитал, сославшись на работу Хольма (Holm, 1973), что исследовательница, скорее всего, в действительности имела дело с видом *Hilaria frigida intercepta* (= *Hilaria montigena arctica*) (Eskov, 1981). Дальнейшая ревизия коллекции показала, что в пробирке, этикетированной как *Hilaria montigena*, в действительности находится самка *Trichopterna* spp. с вырезанной и, по всей видимости, утерянной эпигиной (Еськов, 1987). При этом важно отметить, что в неразобранных материалах коллекции Сычевской (Камчатка, пер. Латужский, 28.07.1930) К. Еськовым были обнаружены 3 самки, действительно относящиеся к виду *Hilaria frigida intercepta*. Первичная ревизия коллекции также показала, что ранее указанный исследовательницей для Камчатки вид *Leptyphantès tenebricola* (Wider, 1834) на самом деле является видом *L. nigriventris* (L. Koch, 1879) (Танасевич и др., 1987).

До начала 2000-х гг. Камчатка продолжала оставаться в известном смысле terra incognita в арахнологическом отношении районом Восточной Палеарктики. К 2002 г. с Камчатки было известно всего 190 видов пауков (Михайлов, 1997). Вполне очевидно, что видовой состав фауны камчатских пауков гораздо богаче.

Приведенное выше количество видов явно указывает на недостаточную изученность; для сравнения, сопредельные с Камчаткой регионы, такие как Сахалин и Магаданская область, имеют гораздо более разнообразную аранеофауну, насчитывающую соответственно 420 и 560 видов (Marusik, 2010). Более удаленные территории также имеют более разнообразные аранеофауны, которые насчитывают в среднем от 430 до 630 видов (Марусик, 2007). Кроме того, это единственный регион к востоку от Енисея, по которому до сих пор официально отсутствует аннотированный систематический список пауков.

Небольшое количество зарегистрированных видов легко объясняется отсутствием коллекторских сборов на протяжении почти 80 лет (с 1930 г.) и соответствующим недостатком фаунистических публикаций. Около двух десятков видов было официально зафиксировано в нескольких таксономических работах или фаунистических сводках, посвященных Северной Азии в целом (Marusik, 1992; Eskov, 1992; Михайлов, 1995). В то же время некоторые виды были изъяты из списка, поскольку либо являлись синонимами, либо изначально были неверно определены.

Выше уже упоминалось о том, что почти все виды были зарегистрированы в юго-восточной части полуострова, между Петропавловском-Камчатским и Усть-Камчатском.

Территория современного Корякского округа оставалась в арахнологическом отношении «белым пятном». Ю. М. Марусик (Марусик, 2007) указывает, что только 6 видов – *Allomengea scorpigera* (Grube, 1859); *Bathypantes eumenis* (L. Koch, 1879); *B. gulkana* (Ivie, 1969); *B. pogonias* Kulczynski, 1885; *Collinsia holmgreni* (Thorell, 1872) и *Tmeticus affinis* (Blackwall, 1855) были зарегистрированы для северо-западной части Корякии в систематическом списке пауков Северо-Восточной Азии. В 2010 г. энтомологом А. С. Рябухиным во время полевых исследований в западной части Корякии была собрана коллекция пауков (Marusik, 2010), относящихся к 89 родам.

В 2011 г. были проведены арахнологические исследования на о. Карагинском (Marusik et al., 2011). В 2013 г. в восточной части Корякского округа, в окрестностях пос. Тиличики и Ачайваям было отмечено 84 вида пауков (Marusik et al., 2013), причем 37 видов и одно семейство (Agelenidae) были впервые найдены на обследованной территории. В целом же, как отмечают исследователи, среди собранных пауков 25 видов и 7 родов были впервые зарегистрированы на Камчатке.

Необходимо подчеркнуть, что за всю историю арахнологических исследований на Камчатке не были охвачены южная часть полуострова, Быстринский район (Центральная Камчатка), западное (охотоморское) и восточное (тихоокеанское) побережье, вулканические высокогорья и среднегорья, термальные местообитания. Отдельные (разовые) сборы проводились в бухте Ахомтен (Шведская экспедиция, 10 сентября 1920 г.), в предгорьях вулкана Авачинская сопка (Сычевская, октябрь 1930 г.), на берегу Кроноцкого озера (1908 г., коллектор неизвестен). В 1980-е гг. сбором пауков на территории современного Быстринского района занималась Т. В. Павленко, коллекция которой, к сожалению, в настоящее время в неразобранном виде хранится в ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), хотя ссылки на ее полевые образцы встречаются в ряде таксономических сводок (Tanasevitch, 1987; Eskov, 1993 и др.). Между тем без комплексного изучения этих территорий невозможно представить все богатство фауны пауков региона, что и определило цель настоящего исследования.

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТЕРРИТОРИИ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Краткие сведения о формировании территории в плейстоцене и голоцене

Прежде чем говорить о современном состоянии природы Камчатки в целом и природных парков Камчатки в частности, уместно кратко остановиться на некоторых аспектах формирования полуострова в плейстоцен-голоценовый период, поскольку геологические процессы, происходившие в это время, обусловили современный ландшафтно-биотический облик Камчатки, что позволяет объяснить присутствие в фауне пауков исследованных территорий реликтового вида *Arctosa raptor* (Kulczyński, 1885).

В геологическом строении полуострова в целом большую роль играют неогеновые и четвертичные отложения, в составе которых принимают участие морские, континентальные и вулканогенные образования (Скиба, 1975). Исследования показали, что на Камчатке имеются следы среднечетвертичного и двух фаз верхнечетвертичных оледенений горно-долинного и покровного типов. Ледники занимали большую часть территории современной Камчатки и местами спускались в море (Кулаков, 1973). Существует несколько точек зрения относительно количества, характера и возраста оледенений на Камчатке. Выделяется от двух до трех ледниковых эпох, но большинство исследователей придерживаются мнения о двукратной экспансии ледников, оба оледенения были горно-долинными (Лазуков, 1989).

Согласно палинологическим данным, во время нижнеплейстоценового оледенения господствующее положение занимали ольха и лиственница, единично встречались ель, кедровый стланик и жимолость (Скиба, 1975; Лазуков, 1989). Среди пыльцы и спор травянистых растений отмечены формы, характеризующие различные условия местообитания, спутники лесных ценозов (*Filicales*, *Lycopodium*, *Ericaceae*), растения лугово-лесных сообществ (*Ranunculus* spp., *Epilobium* spp. и др.), представители водно-болотной флоры (*Nuphar* spp., *Drosera* spp. и др.).

Спектры палинологического анализа среднеплейстоценовых отложений центральной Камчатки отражают лесотундровый тип растительности. Наряду с тундрово-болотными ассоциациями, представленными осоково-зеленомошными, сфагновыми болотами с кустарниковой березкой, существовали небольшие участки лиственничников, каменных березняков и ольшаников (Скиба, 1975).

Во второй половине среднего плейстоцена на северной Камчатке споро-пыльцевые спектры отражают довольно суровые климатические условия. В составе древесных и кустарниковых пород господствовали ольховник (50–60%) и кустарниковая березка (20–30%); в составе травянистых растений преобладали злаки, осоки и вересковые. В группе споровых доминировали сфагновые мхи и папоротники, зеленые мхи, различные виды плаунов (Скиба, 1975). Во время, предшествующее последнему плейстоценовому похолоданию (второе межледниковье), на территории Камчатки существовала растительность типа современных южных гипоарктических тундр, климат был теплее современного и, возможно, благоприятнее, чем в климатическом оптимуме голоцена (Давидович, 1976).

В конце позднего плейстоцена на прибрежных шельфовых равнинах имелись ландшафты перигляциальной флоры с растительностью криоксеротического типа. Климатические условия были максимально сухими и холодными. Распространение растительности аналогичного типа в берингийском секторе Аляски в позднем висконсине является свидетельством сухопутных связей Камчатки и Северной Америки (Давидович, 1976; Nenasheva, 2017).

Споро-пыльцевой анализ первой стадии верхнеплейстоценового оледенения дает довольно бедные спектры – кустарничковые формы березы и ольхи, немногочисленная пыльца трав и споры плауна *Lycopodium alpinum* (L.) Holub., что свидетельствует о хо-

лодных условиях (Скиба, 1975). Во вторую стадию верхнеплейстоценового оледенения споро-пыльцевые спектры свидетельствуют о тундровых условиях (Скиба, 1975). В это время преобладали открытые пространства, занятые лугами и осоковыми болотами с *Betula nana* L. (ерником). Для этого же периода в районах Западной Камчатки состав споро-пыльцевых спектров (господствует пыльца травянистых растений) свидетельствует не только об изменении климата в сторону похолодания, но и о значительном увеличении влажности, приведшей к сильному заболачиванию территории и исчезновению хвойных лесов.

В первой половине голоцена произошла смена тундро-степных группировок на сообщества южного варианта северных гипоарктических тундр. Основными эдификаторами растительного покрова в этот период становятся карликовая березка, верескоцветные, осоки и злаки. Климат раннего голоцена отличался от современного большей континентальностью, но был теплее и мягче, чем в конце позднего плейстоцена (Давидович, 1976).

Около 4 тысяч лет назад, в позднем голоцене, общее похолодание климата совпало с максимумом морской трансгрессии, что пагубно сказалось на прибрежной растительности: в зоне влияния морских ветров и туманов верескоцветные кустарнички и карликовая березка были вытеснены осоко-пушицевой тундрой. Господствующим стал северный вариант гипоарктической тундры.

Формирование рельефа Камчатки в близком к современному виду происходило, в основном, в верхнем плейстоцене (Лазуков, 1989). Вулканическая деятельность явилась причиной ряда особенностей речных долин (формирование дельт, радиальный характер гидросети, распространение вулканогенно-пролювиальных отложений, «сухие реки», водотоки в которых существуют только в периоды снеготаяния на вулканах и т. д.). В результате проседаний древнечетвертичных вулканических поясов глыбы земной коры, опустившись на глубину свыше километра, создали новые формы рельефа Камчатки, соответствующие ее современному вулcano-тектоническому облику (Федотов, 1991).

2.2. Современные природные условия Камчатки

Рельеф. Камчатка в настоящее время представляет собой полуостров, вытянутый в меридиональном направлении. Северные районы Камчатки находятся примерно на широте Санкт-Петербурга, южные – Харькова (Соколов, 1973).

Камчатка является областью современного оледенения. Крупные центры оледенения – наиболее высокие хребты, горные массивы и вулканы. Ледников насчитывается свыше 400, их площадь – свыше 850 км². Длина наиболее крупных ледников достигает 15–20 км.

Камчатка – молодая геосинклинальная область активных современных вулканических процессов и современного вулканизма. Подавляющее большинство действующих и потенциально активных вулканов Камчатки расположено в Восточном вулканическом поясе, длина которого составляет 850 км, ширина – 50–100 км, общее простираие – северо-северо-восточное. За последний миллион лет здесь было сформировано более 100 крупных вулканических сооружений (щитовых вулканов, стратовулканов, кальдер) и свыше 1000 мелких шлаковых и лавовых конусов, экструзивных куполов, взрывных воронок и мааров. Срединно-Камчатский вулканический пояс располагается в центральной и северной частях Срединного хребта, тяготея к его водоразделу и отчасти к западным склонам. Общая протяженность – свыше 450 км. Здесь располагается 120 четвертичных полигенных вулканов и свыше 1000 моногенных ареальных вулканических образований с преимущественно базальтовым и андезито-базальтовым составом продуктов извержений. Активная вулканическая деятельность прекратилась здесь в историческое время. Слабая сольфатарная деятельность сохраняется только на Ичинском вулкане (Федотов и др., 1991).

И. А. Соколов (1973) выделил на Камчатке 5 крупных геоморфологических районов. Первый – Западно-Камчатская низменность – всхолмленная равнина шириной 60–80 км.

В ее прибрежной части развиты расчлененные морские террасы высотой до 200 м. С удалением от Охотского моря преобладает денудационно-эрозионный рельеф с элементами ледникового рельефа. Второй – горная зона Срединного хребта. Его южная часть имеет эрозионно-тектонический рельеф высокогорного облика со скульптурными ледниковыми формами, хотя абсолютные высоты редко превышают 2000 м; северная часть имеет вулканический рельеф в виде остатков потухших вулканов и расчлененных платообразных возвышенностей, круто обрывающихся на восток и полого опускающихся к западу. Третий – Центральная Камчатская депрессия – межгорная впадина, ограниченная резкими тектоническими уступами и составленная ледниково-озерно-аллювиальными отложениями. Четвертый – зона Восточных складчатых хребтов, состоящая из ряда складчатых хребтов, вытянутых в северо-восточном направлении. Высота гор редко достигает 1200–1500 м над у. м. Характерен Ганальский хребет, который, несмотря на небольшую высоту, имеет типичный высокогорно-альпийский рельеф с ярко выраженными ледниковыми формами. Пятый – цепь вулканических нагорий высотой 400–500 м над у. м., над которыми возвышаются конусы потухших и действующих вулканов, расположенная к востоку от зоны хребтов (Соколов, 1973).

Климат. На формирование климата полуострова существенное влияние оказывает близость омывающих его холодных морей. Климат полуострова холодный, избыточно-влажный. По сезонной контрастности температурных условий климат Камчатки считается умеренно- и слабоконтинентальным на побережьях и умеренно- и среднеконтинентальным – в центральной части полуострова. Климат Камчатки характеризуется как холодный, избыточно-влажный, с холодной многоснежной зимой (Соколов, 1973; Кондратюк, 1974).

Параллельно главной оси полуострова ориентированы его основные орографические структуры – Срединный и Восточный хребты, Центральная Камчатская депрессия, Западно-Камчатская и Восточно-Камчатская низменности. Такое орографическое строение полуострова определяет внутреннюю неоднородность климатических условий и меридиональную вытянутость территорий со сходным климатом. Восточное побережье характеризуется наиболее влажным и относительно мягким климатом, с наименее контрастными термическими условиями и условиями увлажнения. Зима мягкая и снежная, лето прохладное и дождливое. Климат прибрежной полосы и территорий, удаленных от моря, резко различается. При удалении от моря уменьшается количество осадков и увеличивается контрастность температурного режима. Климат западного побережья более холодный. Среднегодовая температура здесь отрицательная. Осадков выпадает меньше, однако из-за низких температур и высокой влажности воздуха коэффициент увлажнения, как правило, даже выше, чем на восточном побережье (Соколов, 1973). Центральная Камчатская депрессия, отделенная от моря горными хребтами, характеризуется наиболее континентальным климатом. Коэффициент континентальности достигает здесь таких же величин, как в ряде районов Западной и Восточной Сибири. Летом дневные температуры поднимаются до +25...30°C, зимой нередки морозы – до –40°C. Утренние заморозки (весной и осенью характерные для всего полуострова) здесь случаются и в летние месяцы. Столь же контрастен и режим увлажнения: четко выражены засушливый весенне-раннелетний и дождливый летне-осенний периоды (Соколов, 1973). Наименьшее увлажнение наблюдается в районе «хвойного острова» (Доклад..., 2018). В северных районах Камчатки климат становится еще более холодным. Среднегодовая температура опускается до –2,5°C. Различия между западным и восточным побережьями хоть и сохраняются, но в значительной мере затушевываются за счет уменьшения количества осадков, снижения температур и увеличения степени континентальности в северных районах восточного побережья.

Отсутствие климатических станций в горах не позволяет подробно остановиться на климате горных районов. Имеющиеся данные показывают увеличение осадков и снижение температур с нарастанием высоты местности. Эта общая тенденция измене-

ния климата, вообще типичная для горных территорий, подтверждается и распределением почв и растительности – широким распространением в горах тундр и стлаников.

Сравнение климата Камчатки с климатом других, более изученных в почвенном отношении территорий, показывает, что ближайшим климатическим аналогом полуострова являются северотаежные районы Европейской части бывшего СССР и Западной Сибири (Соколов, 1973).

Растительность. Своеобразие растительного мира Камчатки обусловлено целым рядом факторов: географическим положением территории, воздействием влажного муссонного климата, преимущественно горным рельефом, историей развития ландшафтов, воздействием вулканизма и сопутствующих ему процессов и явлений (Якубов, 2007). На территории полуострова, разделенной горными хребтами, простирающимися меридионально, зональные закономерности растительного покрова лучше всего проявляются на приморских равнинах и в широких межгорных депрессиях. Таким своеобразным явлением «меридионального» проявления зональности растительного покрова территория Камчатки сходна с западным побережьем Северной Америки, где широтные зоны растительности также простираются вдоль горных хребтов (Никольская, 1973; Доклад..., 2018). Для Камчатки характерна вертикальная, или высотная поясность растительного покрова, пространственная дифференциация которого определяется, прежде всего, особенностями общей циркуляции атмосферы. Кроме того, вертикальная дифференциация растительного покрова обусловлена геоморфологическими и ландшафтными особенностями территории. На Камчатке выделены два зональных типа растительности: лугово-лесной и лесотундровый (Скиба, 1975). В первом приближении можно следующим образом представить смену растительных зон на Камчатке при нарастании суровости и гумидности климатических условий: лесная зона – зона кустарников (аналог лесотундры) – зона тундры (Соколов, 1973). Подобная смена растительности наблюдается при продвижении от равнин в горы (вертикальная зональность), от морских побережий вглубь полуострова (приморская зональность), от днищ замкнутых узких межгорных котловин к склонам (климатическая инверсия зон). Особенностью растительности Камчатки является ее постоянное угнетение проявлениями вулканизма. В результате крупных извержений территория превращается в пустынно-вулканические выбросы, постепенно зарастающие травами, затем появляются ольховники, кедровники или ивняки, под пологом которых поселяются брусника, шикша, полынь, осоки, злаки. Постепенно разрастаясь и смыкаясь, растительность лав образует вересковую или лишайниковую альпийскую тундру или кустарниковую заросль (Скиба, 1975; Нешатаева, 2008).

Лесная растительность Камчатки образована следующими формациями: каменные березняки, белоберезняки, хвойные леса (лиственничники, ельники и пихтарники), тополево-ивовые леса и стланиковые субальпийские кустарники (Куренцов, 1963).

Каменноберезняки (рис. 1) и высокотравные луга на Камчатке произрастают совместно и образуют мозаичные сочетания (Куренцов, 1963).

Первый ярус в каменноберезовых лесах образует береза каменная (Эрмана) (*Betula Ermani*, Cham.). Иногда вместе с ней встречаются *Sorbus kamtschatkensis* Kom. и *Crataegus chloricosarca* Max. В подлеске обычны *Lonicera edulis* Turcz. и *Rosa amblyotis* С. А. Меу, реже – *Sorbus sambucifolia* Roem. Эти леса господствуют на незаболоченных, хорошо дренированных равнинах и образуют нижний ярус в системе вертикальной зональности. Они занимают до 70% всей территории, покрытой лесом (Соколов, 1973).

В каменноберезняках кроны чаще всего разомкнуты в верхнем пологе. Поэтому они образуют лес паркового типа, с обилием света и широкими полянами, которые покрыты разнообразной травянистой растительностью, прежде всего – высокотравьем. К последнему относится, в первую очередь, *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Max., *Senecio palmatus* (Pall.) Max., *Pleurospermum kamtschaticum* Hoffm., *Heracleum dulce* Fish., *Angelica ursina* Max. и целый ряд других, менее высокорослых трав: *Geranium erianthum*, *Aconitum maximum*, *Sanguisorba officinalis* и т. д. Верхний предел распространения таких флористических формаций – 600–700 м над у. м.

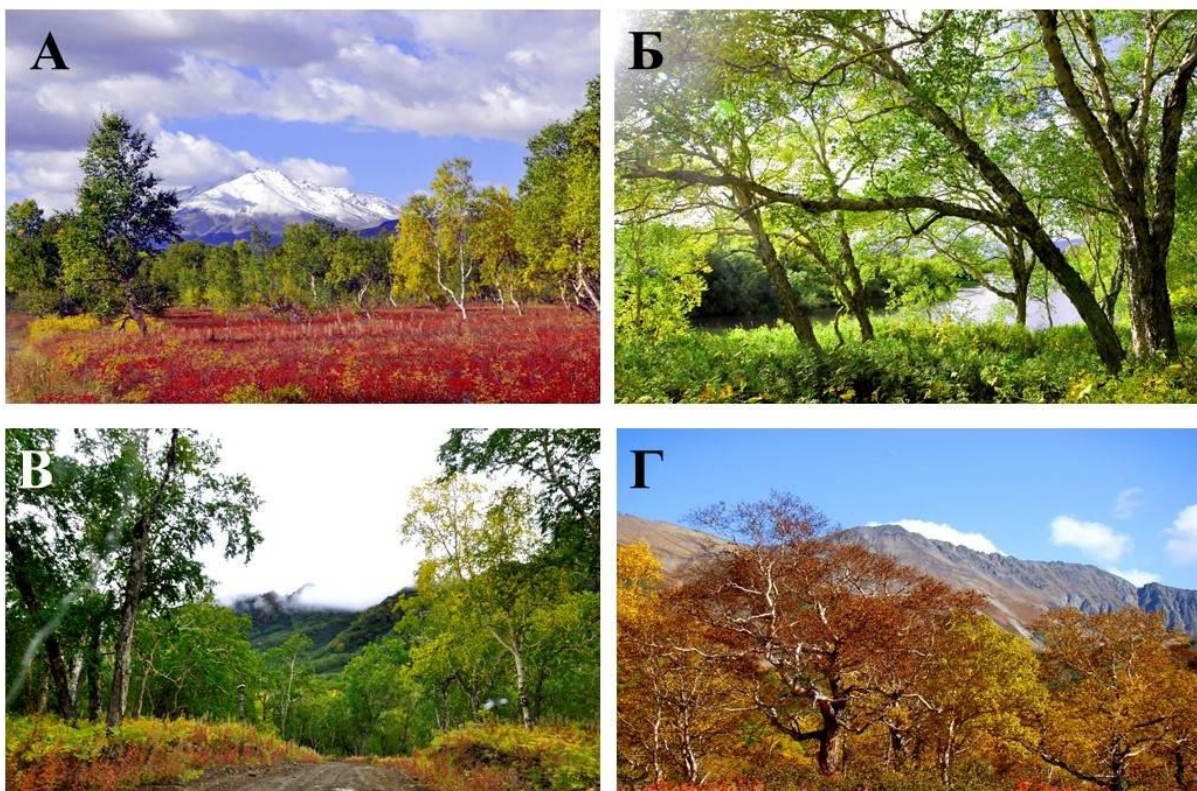


Рис. 1. Формации каменноберезняков.

А, Б – Южно-Камчатский парк; В – Налычевский парк; Г – Быстринский парк

Высокотравье, следуя всюду за каменноберезняками, вместе с ними заходит в горы до высоты 700–750 м. В широких долинах рек, куда не заходит каменная береза, высокотравные луга растут под пологом тополево-ивовых лесов. Особенно гигантского роста (до 2,5 м) они достигают по ключевым распадкам, где образуют плотную массу растительности.

Белоберезняки на Камчатке образованы березой японской (*Betula japonica* var. *Kamtschatica* Winkler) и встречаются спорадично на небольших площадях, занимая примерно 8% всех лесных территорий (Соколов, 1973). На приморских равнинах белоберезовые леса встречаются небольшими массивами и, как правило, в условиях незначительного поверхностного гидроморфизма. В их травянистом покрове встречаются многие высокие травы: *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Saussurea pseudotilesii* Lipsch. и др. В подлеске растут *Lonicera chamissoi* Bunge и *Spiraea media* Schmidt, реже – *Pinus Pumila* (Pall.) Mayr. и *Juniperus sibirica* Burgsd. К современным континентальным дельтам приурочены разреженные белоберезовые леса паркового типа и березовые колки, чередующиеся с высокотравно-разнотравными лугами. Эти своеобразные лесо-луговые ландшафты долгое время считались основным зональным типом растительности Камчатки (Соколов, 1973).

Чистые тополевики или тополево-чозениевые пойменные леса широко распространены на Камчатке, но встречаются обыкновенно спорадично по берегам рек (рис. 2).

Флористически они состоят из *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia*, *Alnus hirsuta*, *Padus avium*. Кустарниковый ярус лесов этого типа составляют *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Rosa acicularis*, *r. rugosa*, *r. amblyotis*, *Sorbaria sorbifolia*, *Juniperus sibirica*. Чистые тополевики или тополево-чозениевые пойменные леса широко распространены на Камчатке, но встречаются обыкновенно спорадично по берегам рек. Чаще попадаются леса из различных видов ив (*Salix sachalinensis* Fr. Schm., *S. Gmelini* Pall. и др.). Топелевики или тополево-чозениевые леса образованы тополем душистым (*Populus suaveolens* Fisch.) и чозенией (*Chosenia macroplepis* (Turcz.) Kom.). В их травяном покрове часто наблюдается высокотравье, но очень характерны и такие ви-

ды, как *Aruncus silvestris* Kostel., *Calamagrostis Langsdorfii* Trin., реже – *Petasites frigidus* и папоротники. В подлеске тополельников обычны *Spiraea salicifolia* L. и *Sorbaria sorbifolia* R. Br. В долинах рек (Асача, Налычева, Уксичан, Быстрая) распространены заросли ивы красивой (*Salix pulchra*), ивы копьевидной, ивы аляскинской, таволги (*spiraea*) иволистной.

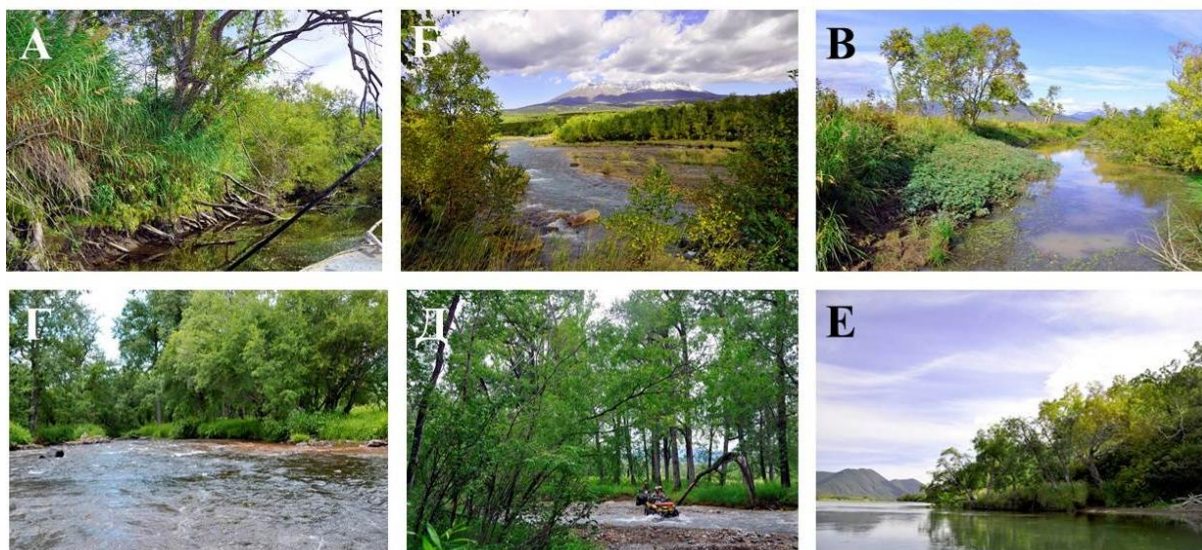


Рис. 2. Формации пойменных лесов.

А, Б, В, Е – Южно-Камчатский парк; Г – Налычевский парк; Д – Быстринский парк

Зона стлаников на Камчатке, как и во многих других районах Сибири и Дальнего Востока, замещает лесотундру, располагаясь между лесной и тундровой зонами.

Сообщества стланиковых формаций (рис. 3) встречаются, в основном, в интразональных местообитаниях тихоокеанского побережья и на склонах гор в субальпийском поясе, где представляют доминантную в флористическом плане растительную группировку. Состоят из кедрового стланика (*Pinus pumila*) и ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa*).

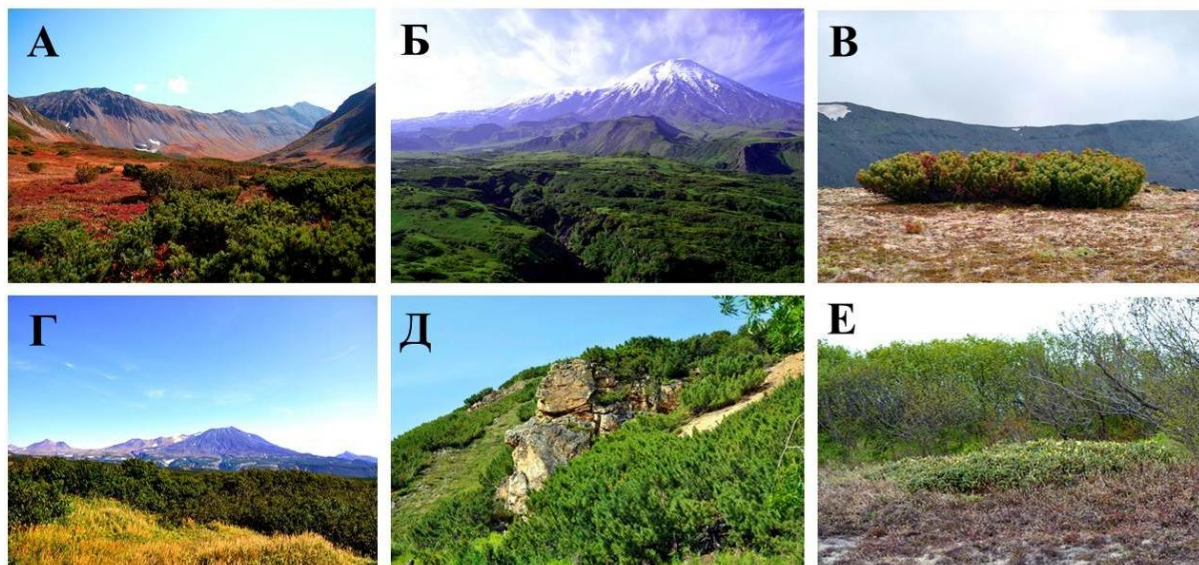


Рис. 3. Кедрово-стланиковые формации: А – Южно-Камчатский парк; Б – Ключевской парк;

В – западные отроги Корякского вулкана (Налычевский парк); Д – Быстринский парк.

Ольховостланиковые формации: Г – Южно-Камчатский парк; Е – Налычевский парк

Заросли кедрового и ольхового стлаников произрастают в исключительно близких экологических условиях, но почти никогда не образуют смешанных насаждений. Стланиковые леса занимают склоны различной экспозиции и обыкновенно выше каменноберезняков образуют второй вертикальный пояс растительности. В горы они поднимаются

до высоты 1200–1300 м над уровнем моря (Куренцов, 1963). Кедровостланики являются основной формацией тундролесья – зонального, поясного и функционального аналога притундровых лесов. В южной половине полуострова кедровый стланик образует широкий подгольцовый пояс в пределах 300–700 м над у. м. В центральной части полуострова формируется более или менее выраженный горный кедровостланиковый пояс на высоте 600–1200 м, снижаясь до 800–900 м в зонах активного вулканизма. Наиболее типичные экотопы субальпийских кедровостлаников – приводораздельные плоскогорья, уступы склонов, водоразделы второго порядка, верхние и средние части макросклонов (Хоментовский, 2000). В субальпике им сопутствуют более низкие кустарники: рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*), рододендрон камчатский (*R. camtschaticum*), таволга Бовера (*Spiraea beauverdiana*), ива арктическая (*Salix arctica*). Эти сообщества представлены на всех исследованных модельных участках.

У верхней границы стланиковых лесов развиваются субальпийские разнотравные мезофитные луга (рис. 4).

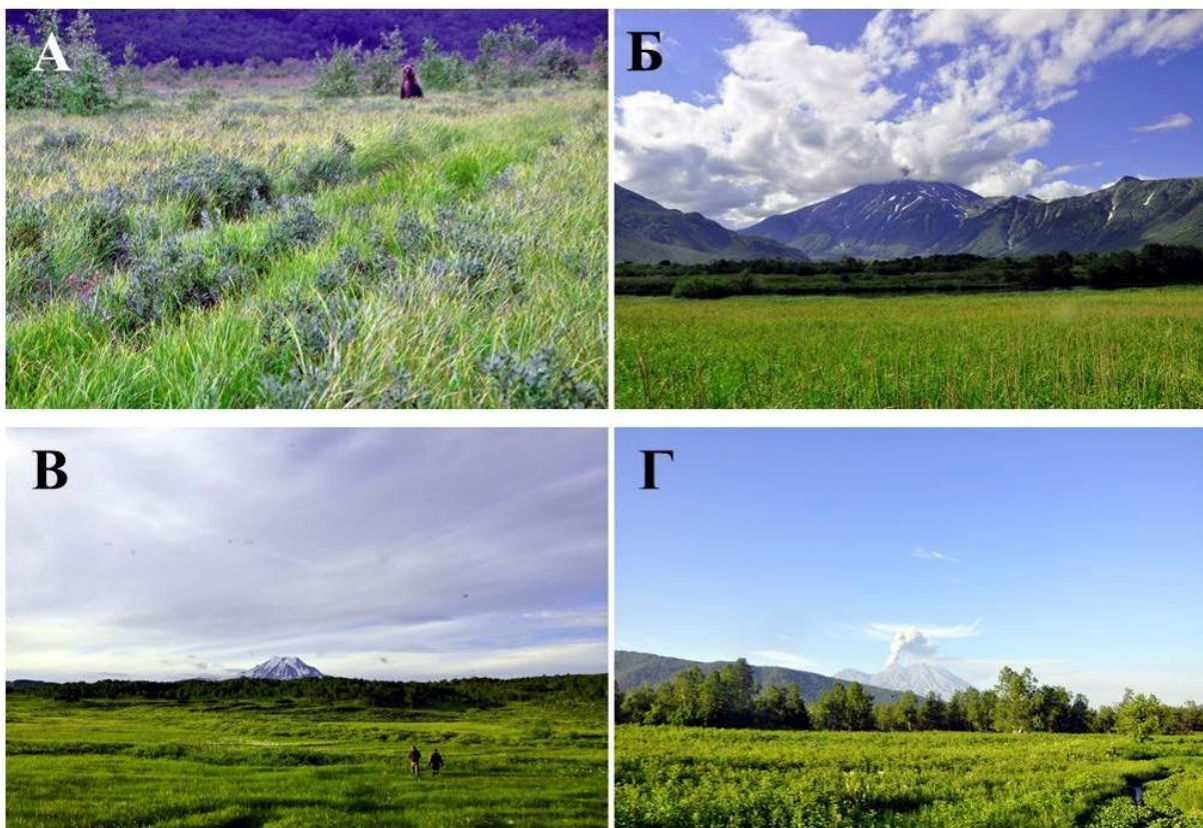


Рис. 4. Формации субальпийских лугов.

А, Б – Южно-Камчатский парк; В – Быстринский парк; Г – Налычевский парк

В данном типе флористических формаций встречаются низкорослые альпийские кустарники: золотистый и камчатский рододендроны (*Rhododendron chrysanthum* Pall., *Rh. kamtschaticum* Hoff.), некоторые северные ивы (*Salix arctica* Pall., *S. Pallasii* Ands. и др.). Они указывают на приближение третьей вертикальной зоны – растительности альпийских лугов и горных тундр. В различных условиях рельефа верхняя граница горных тундр незначительно изменяется, но в среднем проходит на высоте 2000–2300 м над у. м. (Куренцов, 1963). С подъемом выше в горы и потерей почвой влажности альпийские луга постепенно переходят в сухие тундры, образующие верхний пояс растительности в горах. Среди горных тундр у потухших вулканов, близ каров и цирков нередко выделяются высокие скалистые обнажения и каменные россыпи. Они бедны растительностью и часто покрыты лишайниками. Горные тундры, как и стланиковые леса, имеют широкое распространение (рис. 5). Они повсеместно наблюдаются в горах Восточной Сибири, на Анадыре и на Чукотке.



Рис. 5. Горные тундры.

А – Южно-Камчатский парк; Б – Быстринский парк, В – Ключевской парк; Г – Налычевский парк

Кроме приведенных выше поясных типов растительности, на Камчатке встречаются также равнинные тундры, болота, луга и шикшовники (Куренцов, 1963).

Равнинные тундры (рис. 6) являются вариантом горных тундр, но беднее по составу образующих их видов растений. Возможно, что эти участки тундры являются наследием той ледниковой эпохи, когда гипсохтонные тундры под влиянием спустившихся с гор ледников и фирновых полей господствовали на больших пространствах Камчатки и в долинных условиях (Куренцов, 1963).

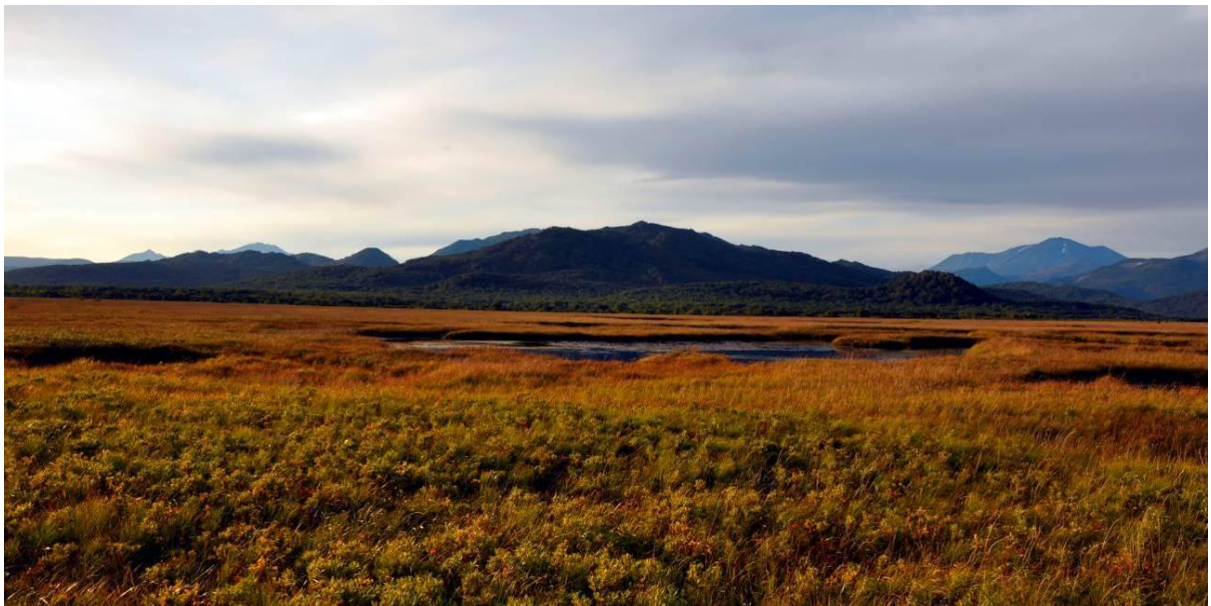


Рис. 6. Равнинная тундра, Южно-Камчатский парк

Болота, как и равнинные тундры, часто встречаются на Западно-Камчатской низменности и реже – на востоке полуострова. Они образованы сфагновыми мхами и лишайниками.

Кроме высокотравных и альпийских лугов, на Камчатке известны также вейниковые и приморские луга. Вейниковые луга (луговины) развиваются по долинам рек, они образованы в основном злаком *Calamagrostis Langsdorfi* Trin. Приморские луга (рис. 7) представляют заросли *Elumus mollis* Trin. с участием некоторых других видов растений: *Lathurus maritimus* (L.) Bigel., *Chrysanthemum arcticum* L., *Stellaria humifusa* Rottb., *Mertensia maritima* (L.) D. Don.; они встречаются обыкновенно по берегам морей и в низовьях рек.

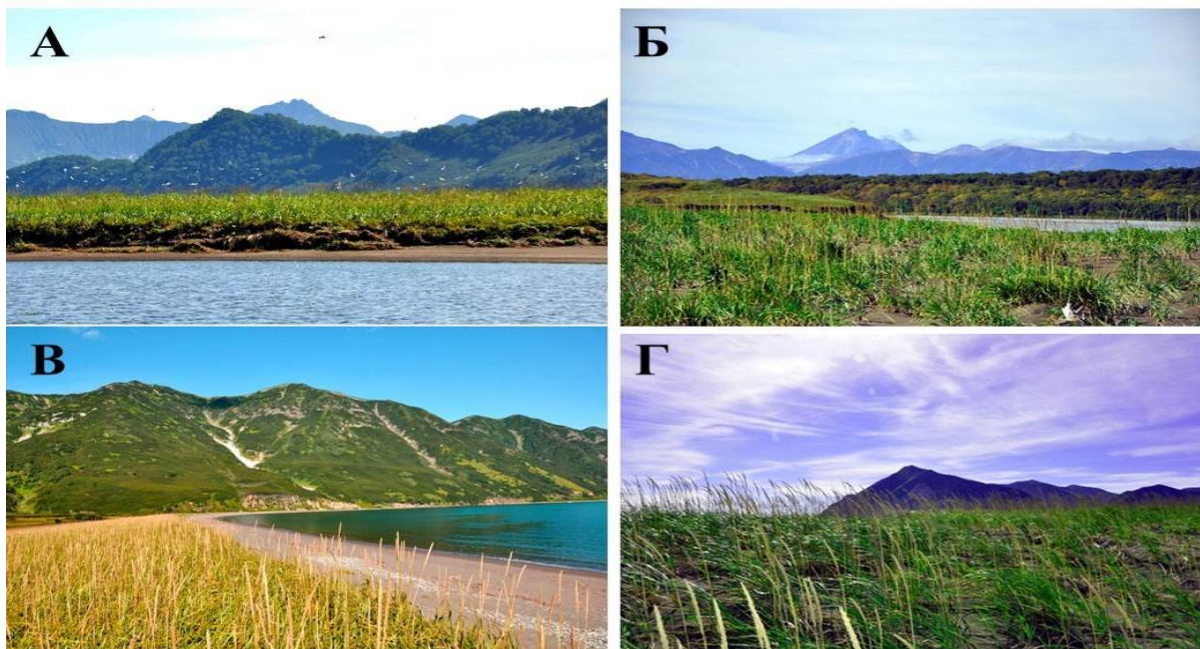


Рис. 7. Приморские луга. А, Б – Южно-Камчатский парк; В, Г – Налычевский парк

Шикшовниками на Камчатке называются равнинные кочковатые тундры, часто сплошь покрытые шикшей (*Empetrum nigrum* L.), а вместе с ней – другими кустарничками. Такие формации обыкновенно встречаются на морских побережьях и в горных тундрах.

Суммируя вышесказанное, можно говорить о том, что Камчатка является одной из немногих преимущественно ненарушенных природных территорий планеты, которая наряду с уникальным вулканическим ландшафтом характеризуется своеобразными флористическими и фаунистическими комплексами с большой долей эндемичных видов.

Для исследования аранеофауны выбраны 4 природных парка, входящие в состав КГБУ «Природный парк "Вулканы Камчатки"» и включенные в Список объектов Всемирного природного наследия ЮНЕСКО (ООПТ..., 2012).. Ниже дается краткая характеристика этих природных территорий.

2.3. Южно-Камчатский природный парк

Южно-Камчатский природный парк занимает юго-восточную часть полуострова Камчатка в границах Елизовского района Камчатского края (рис. 8). Большая часть территории природного парка лежит в Восточно-Камчатской гольцово-тундрово-кустарниковой вулканической области, а его прибрежная часть относится к Восточной приморской лесокустарниковой тундрово-болотной области. В целом парк можно охарактеризовать как горно-лесной. Он территориально подразделяется на 2 субкластера – «Южно-Камчатский северный» и «Южно-Камчатский южный».

Границы участка «Южно-Камчатский северный». Северная граница: N 52°42'18", E 158°16'53"; восточная граница: N 52°41'40", E 158°36'14"; южная граница: N 52°13'41", E 158°24'47"; западная граница: N 52°27'44", E 158°04'00".

Границы участка «Южно-Камчатский южный». Северная граница: N 52°26'04", E 157°56'03"; восточная граница: N 52°10'27", E 158°24'51"; южная граница: N 51°26'44", E 157°30'04"; западная граница: N 51°32'06", E 157°09'58".

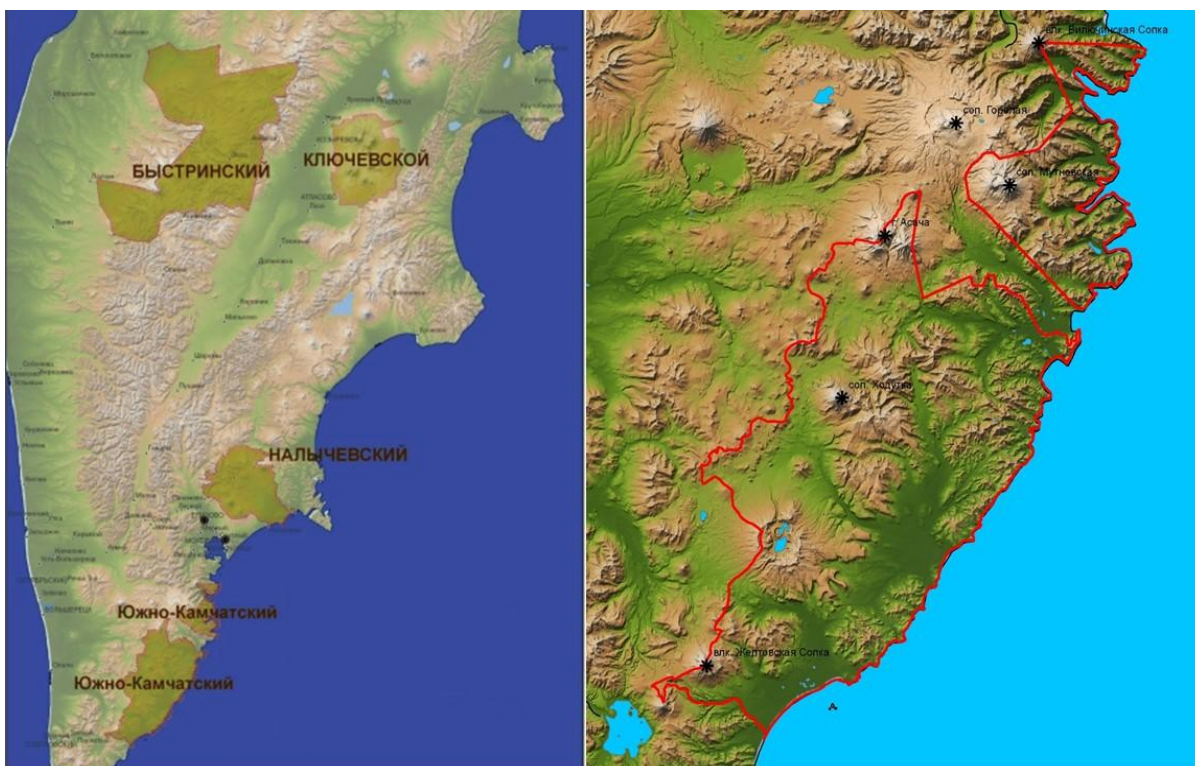


Рис. 8. Территория Южно-Камчатского природного парка

Рельеф. Парк лежит в границах южной части меридионального Восточного вулканического хребта. Рельеф большей части территории относится к структурно-вулканическому типу, представленному вулканическими плато-долами от 600 до 1000 м над у. м. с возвышающимися на них разнообразными вулканическими постройками (стратовулканы, щитовые вулканы, кальдеры, экструзивные куполы). На территории парка либо у самых его границ расположены 5 действующих вулканов (Мутновский, Горелый, Ксудач, Желтовский, Ильинский) и несколько потухших (Вилучинский, Ходутка, Асаха). Незначительные площади занимают аккумулятивные плоские заболоченные приморские низменности (в низовьях крупных рек). У подножий крупных действующих вулканов развиты рыхлые пирокластические отложения, состоящие из вулканических песков, пеплов, лапилли и вулканических бомб. В межгорных впадинах и долинах сформировались комплексы ледниковых и водно-ледниковых отложений.

Гидрография. В границах Южно-Камчатского природного парка хорошо развита речная сеть: от 0,7 до 1,2 км водотоков на 1 км² территории, и находятся десятки озер различного происхождения: вулканического, плотинного, ледникового, морского. Множество мелких озер на заболоченных низинах возникло вследствие замедленного стока поверхностных вод, а в речных долинах распространены озера-старицы. Реки – горные, с водопадами и порогами. Ледостав охватывает период времени с конца октября – начала ноября до апреля-мая, но ряд рек замерзает лишь частично. Вследствие большой снежности на сравнительно невысоких вулканах образуются ледники и многолетние снежники. Характерная черта территории природного парка – разнообразные термопроявления, сосредоточенные в нескольких мощных геотермальных системах.

Климат. Метеорологические условия на территории Южно-Камчатского природного парка в целом характерны для всей восточной приморской и восточной горно-вулканической областей Камчатки. Для внутренних районов характерно большое количество осадков (около 2500 мм в год), высокий снежный покров (до 3 м), сильные ветры, высокая влажность и значительная облачность при сравнительно высоких значениях температуры. Климат приморских районов более мягкий и влажный, здесь относительно теплое лето и солнечная осень. Для лета наиболее характерна бризовая погода: теплая и солнечная в первой половине дня, ветреная, облачная, прохладная после полудня, ко-

гда начинается морской бриз; циклонический тип погоды сопровождается усилением ветра, низкой облачностью и затяжными обложными осадками; теплая материковая погода бывает, когда бризовая циркуляция подавлена западными воздушными потоками, чаще всего она повторяется во второй половине лета.

Почвы. Вулканическая деятельность – важнейший фактор динамики природных комплексов юго-восточной Камчатки, и процессы почвообразования происходят здесь под влиянием вулканического материала. На территории парка преобладают слоисто-пепловые охристые вулканические и иллювиально-гумусовые почвы, в низовьях рек – торфяные.

Основные сведения о флоре и растительности. Территория парка находится в лесной зоне, но вследствие особенностей рельефа растительность в основном носит горный характер. Выражены вертикальные пояса: приморские луга, парковые каменно-березовые леса, пойменные ольхово-ивовые леса, стланиковые кустарники, горные тундры с альпийскими лугами в условиях хорошего увлажнения. Преобладают кустарниковые (ольхово- и кедровостланиковые) леса; высокоствольные мелколиственные леса занимают подчиненное положение, в речных долинах представлены высокотравные луга, болота, а на вулканических долах – горные тундры. На больших площадях с мощными вулканическими отложениями, главным образом в районе вулканов Ходутка и Ксудач, растительность представлена несомкнутыми группировками и находится на разных стадиях сукцессий и восстановительных смен. Этот район представляет собой наглядную модель современных процессов восстановления растительности после крупных вулканических извержений.

2.4. Налычевский природный парк

Налычевский природный парк расположен в юго-восточном районе полуострова Камчатка и занимает бассейн реки Налычевой и прилегающую к нему территорию (рис. 9).



Рис. 9. Налычевский природный парк

Парк находится в границах Елизовского района Камчатского края. Большая часть парка лежит в лесной зоне Восточно-Камчатской лесокустарниковой тундрово-болотной приморской области, а Авачинско-Корякская группа вулканов принадлежит Восточно-Камчатской гольцово-тундрово-кустарниковой горно-вулканической области.

Границы. Северная граница: N 53°46'16", E 158°56'18"; восточная граница: N 53°14'58", E 159°33'27"; южная граница: N 53°08'35", E 159°12'16"; западная граница: N 53°23'31", E 158°20'07".

Рельеф. Морфологически территория природного парка представляет собой обширную межгорную котловину размером 20x8 км, окруженную кольцевой структурой горных хребтов и массивов, в свою очередь являющихся составной частью Восточного вулканического пояса Камчатки. Горная структура, опоясывающая долину реки Налычевой, представлена цепью действующих и потухших вулканов: Козельский, Авачинский, Корякский, Арик, Ааг, Дзензур, Жупановский, и, кроме того, примерно 30 шлаковыми конусами и экструзивными куполами хребта Ивлук.

Гидрография. Вследствие сравнительно обильных осадков (800–1500 мм в год) и преимущественно подземного питания водотоков (от 50 до 65% годового стока) в Налычевской долине хорошо развита речная сеть: ее густота – 0,7–0,9 км различных водотоков на 1 км² территории. Все реки горные, с порогами и водопадами в верховьях. Площадь водосбора реки Правая Налычева составляет 344 км². В границах парка много озер (самое крупное – озеро Налычево); в горах развиты ледники и снежники, поддерживающие речной сток в летнее время. Парк богат также запасами минеральных и термоминеральных вод.

Климат. Климат Налычевской долины морской и влажный с умеренно холодной и снежной зимой и умеренно теплым и влажным летом. Осадки сравнительно равномерно распределяются в течение года. Зима длится с середины ноября по март; характерны обильные осадки в виде мокрого снега; при сильных снегопадах за сутки выпадает более 50 мм, иногда – до 150 мм, что обуславливает высокий снежный покров. Весна длится с апреля по июнь, и вследствие близости океана – она прохладная, затяжная. Через нулевую отметку температуры переходят в конце апреля. С развитием бризовой циркуляции формируется облачная погода с туманами. Лето длится с июля по середину сентября. Самый теплый месяц – август, со среднесуточной температурой +12–13°C. Нередки дни со средней суточной температурой +20°C. Повторяемость туманов на побережье – 30–50 дней за лето, а в долине – до 20 дней. В верхней части долины благодаря удаленности от моря и в связи с защитой от ветров средние температуры выше. Осень – самый устойчивый по погодным условиям сезон года. Преобладает малооблачная теплая и сухая погода с умеренными ветрами. Дневная температура в октябре достигает +8–9°C; вегетация продолжается до середины этого месяца. Вулканы и горные массивы, обрамляющие долину реки Налычевой, орографическим щитом защищают ее от ветров и способствуют формированию в верхней части долины своеобразного микроклимата с более морозной зимой и более теплым летом по сравнению с приморскими районами.

Почвы. Почвообразование на территории парка происходит под влиянием зональных природных факторов и вулканической деятельности. Вблизи вулканов преобладают сравнительно малогумусовые почвы с большим содержанием осадочного пирокластического материала. В долине наибольшие площади занимают охристые вулканические, слоисто-пепловые, иллювиально-гумусовые, местами тундровые, а в самом низовье – пойменные и торфяно-болотные вулканические почвы.

Основные сведения о флоре и растительности. Флора – типичная для Восточной Камчатки, лесная, бореальная, обогащенная аркто-альпийскими видами (Чернягина, 2001; Якубов, 2004). Важнейшие особенности растительного покрова Камчатки, ее зональная структура характерны и для территории Налычевского природного парка: пояс приморских низменностей и морских берегов представлен растительностью морских пляжей из растений-солеросов, колосняковыми и колосняково-разнотравными лугами, сухими и влажными кустарничковыми лугами, болотами; в поясе лесов широко распространены мелколиственные леса из каменной березы, на хорошо дренированных почвах – редкостойные рощи из белой березы, а вдоль рек большое развитие получили пойменные ольхово-ивовые леса с чозенией и тополем. Пояс субальпийских кустарников состоит

из густых зарослей ольхового и кедрового стлаников; на перевалах и пологих склонах горных массивов представлены высокогорные тундры; скалистые вершины хребтов, вулканов и экструзивных куполов лишены растительности и образуют самый высотный нивальный пояс каменных россыпей и гольцов.

2.5. Быстринский природный парк

Быстринский природный парк занимает центральную часть Срединного хребта Камчатки, выходя своей западной границей на Западно-Камчатскую равнину (рис. 10). Основная часть парка лежит в горной и лесной, в том числе таежной (лесокустарничковой) зонах области Срединного хребта Камчатки, а небольшая его часть – в пределах лесотундрово-болотной Западно-Камчатской равнины. Природный парк «Быстринский» характеризуется как горно-лесной (горно-таежный).



Рис. 10. Быстринский природный парк

Границы. Северная граница: N 56°48'57", E 157°49'24"; восточная граница: N 56°37'02", E 159°39'09"; южная граница: N 55°17'19", E 157°34'53"; западная граница: N 55°45'54", E 156°52'01".

Рельеф. Быстринский природный парк не имеет выхода к морю и полностью лежит во внутренних районах Камчатки. Срединный хребет, основной геоморфологический район парка, – крупная горно-вулканическая система Камчатки длиной свыше 900 км и шириной от 60 до 120 км. Его юго-восточные склоны более крутые, чем северо-западные.

Средняя высота 1200–1400 м над уровнем моря, отдельные вершины достигают высоты в 2000–2500 м, а наивысшая точка – вулкан Ичинский (3621 м над у. м.) – единственный действующий вулкан в этом районе.

Рельеф хребта очень разнообразен: здесь и обширные лавовые плато, расчлененные речными долинами, и плоские столовые горы, ограниченные крутыми уступами, и вулканические постройки. Центральная часть хребта, где расположен природный парк, – новейшая вулканическая зона. Ее современный рельеф был сформирован в основном в четвертичное время, главным образом под воздействием тектоники и вулканизма. В этой зоне свыше 120 вулканов разного типа и около 1000 мелких вулканических построек – шлаковых и лавовых конусов. По крупному разлому, отделяющему Срединный

хребет от Козыревского и Быстринского хребтов, протекают реки Анавгай и Быстрая (приток Козыревки); их долины достигают нескольких километров в ширину и имеют водно-ледниковые террасы нескольких уровней. Юго-восточные склоны Срединного хребта обрамляют Центральную Камчатскую депрессию, а его северо-западные отроги, отличающиеся полого-увалистым и низинным рельефом, переходят в Западно-Камчатскую равнину, которая постепенно понижается к Охотскому морю.

Гидрография. В Быстринском природном парке хорошо развита речная сеть (0,7–0,8 км различных водотоков на 1 км² территории). Реки – горные, с порогами и водопадами. Самая многочисленная группа озер – торфяные, они небольшого размера и образуют скопления на заболоченных низменностях Западно-Камчатской равнины. В Срединном хребте много ледниковых озер. Горные вершины покрыты снежниками и ледниками; самый крупный ледник расположен на Ичинском вулкане. В области Срединного хребта термальных и минеральных источников меньше, чем в Восточном вулканическом поясе, но именно на территории природного парка расположены фумарольные поля вулкана Ичинский, а непосредственно у границ парка – несколько групп термальных источников.

Климат. Южная часть Срединного хребта находится в орографической тени по отношению к восточным ветрам. В связи с этим климат его восточных склонов более континентальный и близок к климату Центральной Камчатской депрессии (долина реки Камчатки). Осадков здесь выпадает около 300–400 мм в год (с максимумом в июле-августе). Среднесуточная температура зимой минимальна в январе (–18...20°C), максимальна – в июле (+12...14°C). Ураганные ветры – явление редкое. Снеговой покров – около 1 м. Западные склоны хребта отличаются более высокими температурами воздуха зимой (–16...+18°C) и более низкими – летом (+11...+13°C). Осадков здесь выпадает почти в 2 раза больше (600–800 мм в год), чем на восточном склоне, причем их максимум приходится на осень. Соответственно, больше и высота снежного покрова – до 2 метров. Ежегодно отмечаются ураганные ветры, на открытых участках их скорость может достигать 50 м/с и более. В целом довольно холодная и морозная зима в природном парке длится 5 месяцев (с ноября по март); весна – теплая (апрель-май); лето длится с начала июня по начало сентября, осень – короткая (с начала сентября по октябрь).

Почвы. В границах Срединного хребта преобладают вулканические почвы с низким содержанием гумуса, примитивные на свежих вулканических отложениях, слоисто-пепловые и тундровые – на удалении от вулканов, где их воздействие не так велико. На заболоченных низинах Западно-Камчатской равнины почвы торфяно-болотные. В мелколиственных лесах преобладают охристые вулканические, иллювиально-гумусовые, пойменные почвы.

Основные сведения о флоре и растительности. Восточные и западные склоны Срединного хребта различаются по характеру растительности в соответствии с различиями в климатических условиях. На восточном склоне хорошо выражена вертикальная поясность. Центральная Камчатская депрессия – единственное место на полуострове, где широко распространены таежные леса. На аллювиальных отложениях рек Быстрая, Анавгай, Козыревка, на склонах их долин, на водоразделах, по холмам и предгорьям до 300–400 м над у. м. произрастают хвойные леса с разнотравным и травянисто-моховым покровом. Преобладают леса из лиственницы камчатской. Равнинные и всхолмленные места в долинах рек Козыревки и Кимитиной занимают ельники, состоящие из ели аянской. Как правило, ель образует смешанные древостои с лиственницей, белой березой и осинкой, но изредка встречаются небольшие по площади чистые коленные ельники. Невелики по площади чистые насаждения из белой березы, причем они чередуются с разнотравными или осоково-вейниковыми заболоченными лугами. Вдоль рек тянутся ленточные густые пойменные леса из тополя Максимовича, ив, ольхи, черемухи. Выше, в предгорьях, до 650–800 м верхний пояс лесной растительности образуют каменноберезняки. Еще выше их сменяют субальпийские кустарники (заросли ольхового

и кедрового стлаников), затем – высокогорная растительность (горные, главным образом кустарничковые и лишайниковые тундры), альпийские горные луга. На скалах и осыпях произрастают несомкнутые растительные группировки, исчезающие к нивальному поясу гольцов. На западном склоне Срединного хребта от предгорий до 700–800 м над уровнем моря пояс леса представлен каменноберезняками и стланиковыми кустарниками, здесь хвойных лесов нет. Пространственно в парке преобладает горная растительность охотского типа: каменноберезняки, стланиковые кустарничковые заросли и горные тундры.

2.6. Ключевской природный парк

Ключевской природный парк является крупнейшим центром современного оледенения Камчатки, относится к Ключевскому высокогорному вулканическому округу восточно-камчатской тундро-стланиковой горно-вулканической провинции, частично в южной части – к среднекамчатскому хвойно-лесному округу центрально-камчатской березово-хвойной провинции (рис. 11).

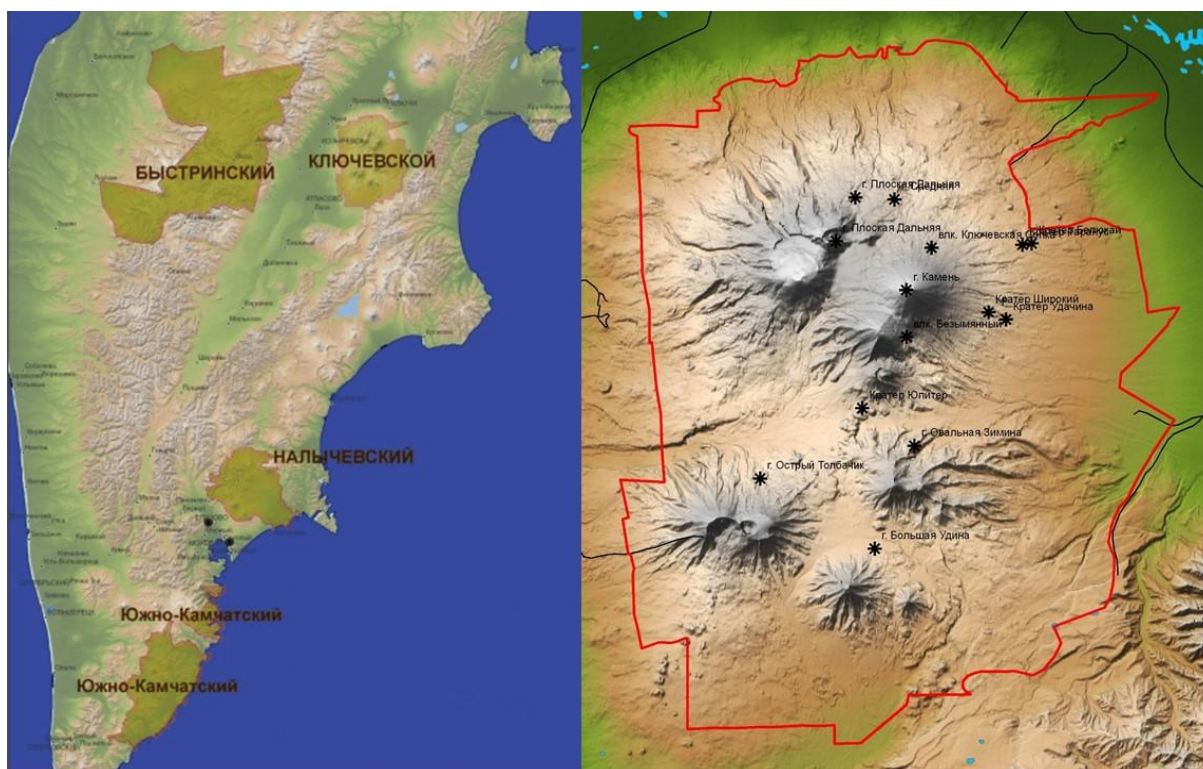


Рис. 11. Ключевской природный парк

Границы. Северная граница: N 56°16'14", E 160°41'34"; восточная граница: N 55°52'45", E 161°05'40"; южная граница: N 55°33'43", E 160°29'47"; западная граница: N 55°49'49", E 160°04'32".

Рельеф. Уникальным является ледниковый комплекс вулкана Ключевская сопка. Его многочисленные извержения сформировали такие специфические ледниковые образования на склонах, как «ледяной пояс», состоящий из переслаивания горизонтов пироклаستي и маломощных лавовых потоков со льдом, «блуждающие» ледники, залегающие в только начинающихся формироваться барранкосах, многоярусные ледники, возникающие в местах, благоприятных для повторных подвижек языков льда в нижней части «ледяного пояса».

Со склонов вулканов Ключевская сопка и Ушковский берут начало крупнейшие ледники Камчатки – Эрмана и Богдановича. Они представляют собой сложные комплексы. К классу пульсирующих ледников, для которых характерны регулярные периодические подвижки, относится ледник Бильченок.

В формировании рельефа современной территории принимало участие большое число различных факторов, как эндогенных (тектонические движения, вулканизм, сейсмические явления), так и экзогенных (склоновые процессы и ледниковая деятельность). К положительным формам рельефа относятся конусы стратовулканов, щитовых вулканов, шлаковые и лавовые конусы. Отрицательные формы рельефа представлены кратерами, маарами, воронками взрыва, кальдерами, трещинами линейных извержений, провальными формами, трещинами растяжения на лавовых потоках.

Характерно ярусное строение рельефа, при этом четко выражены 2 яруса: верхний – конусы вулканов, и нижний – область аккумулятивных равнин подножий. Местами проявляется промежуточный ярус, представленный участками расчлененных вулканических плато. Вулканические постройки верхнего яруса занимают сравнительно небольшие площади, но именно они определяют специфику всех процессов, протекающих на прилегающих участках. Морфология построек тесно связана с характером вулканической деятельности и их возрастом. Лавовые поля и потоки занимают в Ключевской группе вулканов площадь около 1600 км².

Гидрография. С юго-запада на северо-восток, а затем на восток вдоль границ парка течет самая крупная река полуострова – Камчатка. Гидрографическая сеть парка состоит в основном из т. н. «сухих рек». Наиболее крупные постоянные водотоки – реки Студеная и Правый Толбачик. «Сухие реки» – характерное явление для вулканических районов, обусловленное высокой водопроницаемостью рыхлых пород, слагающих стратовулканы, и эпизодическим характером питания. Одни из них начинаются от мощных долинных ледников, и их питание осуществляется в основном ледниковыми водами; другие существуют за счет атмосферных осадков и снежников. Наиболее полноводными «сухие реки» бывают весной и в первой половине лета, а также при катастрофическом таянии снега во время извержений. Максимальная высота, на которой зарождаются «сухие реки», в среднем составляет 2000–2500 м над у. м. Многие из «сухих рек» подножий вулканов Ключевской группы никуда не впадают, образуя сухую дельту и теряясь в ее песчаных отложениях. Деятельность «сухих рек» – важный фактор формирования рельефа в зоне подножий вулканических построек. Выносимые такими реками огромные массы мелкообломочного материала откладываются в наземных дельтах, образуя обширные пологие конусы выноса. Под воздействием наносов гибнет древесная растительность.

Климат в целом – континентальный. Но поскольку Ключевская группа вулканов расположена в северной, наиболее широкой части объекта Центральной Камчатской депрессии и довольно высоко над уровнем моря (300–400 м), то жаркие дни здесь – большая редкость. Самые теплые месяцы в году – июль и август. Температура в это время может подниматься до +28°С. Для относительно короткого вегетационного периода (июнь – август) характерна прохладная погода с частыми туманами и моросью, переходящей в дождь.

На территории довольно четко выделяются районы субокеанического и субконтинентального климата. Первый характерен для северного и восточного макросклонов горных массивов, второй – для западного и южного. В целом климат Ключевской группы относят к континентальному, сходному с климатом Средней Сибири. По сравнению с побережьями Камчатки, для которых типичен муссонный климат, здесь отмечается большая амплитуда годовых температур и меньшее количество осадков. Зима здесь начинается рано. Заморозки могут случаться уже в первой половине августа. Снег ложится на вершины в начале сентября и полностью покрывает всю территорию к середине октября.

Почвы отнесены к особой категории вулканических. Они обладают высокой водопроницаемостью, хорошей аэрацией. Представлены почвы, образовавшиеся под воздействием пеплопадов, излияния лавовых потоков, переноса пеплов и шлаков водами тающих ледников и их переотложения в руслах «сухих рек». Если излияние лавовых потоков имеет локальное и очень ограниченное распространение (с образованием ландшафтов, получивших название «кекуры»), на которых современное почвообразование

находится на примитивной стадии), то остальные явления вулканической деятельности приобретают весьма многогранное значение и влияние на почвообразовательный процесс. Существенным фактором, определяющим развитие вулканических почв и развитие растительности, является сезонное промерзание и многолетняя мерзлота. По глубине и длительности промерзания почв в основных растительных сообществах на верхней границе леса установлен следующий ряд: каменноберезовые леса – ольховостланиковые формации – горно-тундровые сообщества – лиственничные редколесья – кедровостланиковые формации – горно-тундровые группировки (в них мерзлота может обнаруживаться в течение всего вегетационного периода).

Основные сведения о флоре и растительности. В Ключевском парке тополевые редколесья встречаются на молодых вулканогенных субстратах и на конусах выноса «сухих речек». В районе Толбачинского дола в лесном поясе и на верхней границе леса тополь образует пионерные сообщества на месте уничтоженных вулканическими извержениями каменноберезняков, лиственничников и лиственничных редколесий с подлеском из кедрового стланика (Якубов, 2001; Нешатаева, 2008). Среди вулканических факторов, обуславливающих динамику растительного покрова Толбачинского дола, наиболее существенными являются вулканические пеплопады и излияния лав.

При пеплопадах происходит выпадение тefры (пепла, песка, шлака, лапилли), что приводит к повреждению, погребению и частичному уничтожению растительности и обуславливает инициацию первичных и вторичных восстановительных сукцессий. Лавовые потоки полностью уничтожают растительность, первичные сукцессии на них начинаются после полного остывания лав и идут крайне медленно. При накоплении пепла, шлака и мелкозема в микропонижениях, трещинах и неровностях лавовых потоков поселения семян древесных растений происходит намного быстрее, минуя стадию пионерных группировок мохообразных, лишайников и длиннокорневищных трав. Кроме тополя, в древесном ярусе встречается *Salix bebbiana* Sarg., *Betula ermanii* Cham., *Populus tremula* L., *Sorbus sibirica* Hedl., *Larix cajanderi* Mayr. В подлеске обычно присутствует *Pinus pumila* (Pall.) Regel, встречаются *Alnus fruticosa* Rupr., *Spiraea beauverdiana* C. K. Schneid., *Lonicera caerulea* L., *Rosa amblyotis* C. A. Mey, *Ribes triste* Pall.

Травяно-кустарничковый покров крайне разрежен. В тополевых редколесьях и редианах на шлаковых полях наиболее часто встречаются *Leymus interior* (Hult.) Tzvel., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Polemonium boreale* Adams, *Papaver microcarpum* DC., *Silene repens* Patrin, *Dianthus repens* Willd., *Campanula lasiocarpa* Cham.

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В соответствии с целью и задачами исследования наша работа проводилась в двух основных направлениях: инвентаризация аранеофауны природных парков Камчатки и изучение ландшафтно-биотопического распространения пауков на обследуемой территории.

Базовый (рабочий) список аранеофауны Камчатки был составлен на основании критического анализа литературных источников (Kulczynski, 1885, 1926; Schenkel, 1930; Sytshevskaja, 1935; Михайлов, 1997; Марусик, 2011; Dondale, 1997; Marusik, 2010, 2011, 2013; Wesolowska, 1990; Mikhailov, 2012; World Spider Catalog, 2018).

Материалом для данного исследования послужили фаунистические сборы и количественные учеты автора на модельных площадках Южно-Камчатского, Налычевского, Ключевского и Быстринского природных парков, входящих в состав КГБУ «Природный парк «Вулканы Камчатки»», точки сбора материала указаны в табл. 1 и на рис. 12.

Таблица 1

Пространственное расположение точек сбора биологического материала на территориях природного парка «Вулканы Камчатки»

Локалитет	Координаты места сбора	
	Долгота	Широта
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Быстринский парк		
оз. Галямаки	158° 46' 18.80"	55° 41' 15.29"
оз. Арбунат	157° 38' 07.76"	55° 31' 50.16"
оз. Ангрэ	157° 40' 41.30"	55° 30' 54.22"
оз. Тымкыгытгын	157° 38' 30.30"	55° 30' 22.00"
оз. Мелкое	158° 49' 19.24"	55° 39' 46.48"
с. Эссо	158° 42' 49.75"	55° 55' 19.88"
р. Уксичан	158° 40' 50.30"	55° 55' 39.47"
р. Козыревка	158° 51' 59.90"	55° 36' 47.48"
р. Б. Романовка	158° 55' 15.20"	55° 35' 53.02"
р. Кетачан	157° 44' 25.04"	55° 27' 56.16"
р. Бабав	157° 56' 48.16"	55° 39' 12.96"
г. Гигилен	157° 51' 49.07"	55° 44' 59.78"
р. Воронья	159° 21' 04.82"	56° 37' 07.90"
р. Белая	159° 27' 14.00"	56° 39' 26.50"
г. Алней	159° 33' 52.52"	56° 39' 53.14"
р. Иракан	158° 44' 56.94"	55° 47' 57.73"
р. Тигиль	159° 19' 03.97"	56° 30' 05.76"
р. Быстрая	158° 38' 07.22"	55° 51' 07.27"
Налычевский парк		
Авачинский влк.	158° 48' 28.98"	53° 14' 42.50"
экструзия «Верблюды»	158° 45' 46.44"	53° 16' 42.42"
Корякский влк.	158° 42' 53.86"	53° 17' 48.98"
влк. Арик	158° 40' 25.32"	53° 21' 42.48"
оз. Вершинское	158° 40' 52.75"	53° 32' 46.64"
Центр. часть Налычевской долины	158° 46' 26.36"	53° 30' 41.54"
оз. Налычево	159° 20' 50.64"	53° 10' 18.66"
мыс Налычева	159° 23' 24.54"	53° 09' 22.28"
Ключевской парк		
Безымянный влк.	160° 34' 22.69"	55° 57' 11.38"
влк. Овальная Зимина	160° 34' 18.44"	55° 53' 54.42"
влк. Плоский Толбачик	160° 25' 19.34"	55° 52' 04.98"
Толбачинский дол	160° 15' 03.17"	55° 39' 05.44"
конусы южного прорыва	160° 14' 57.88"	55° 41' 02.87"
ущелье Изваяний	160° 15' 46.62"	55° 47' 57.88"
р. Студеная	160° 18' 40.00"	55° 55' 06.13"

1	2	3
Южно-Камчатский парк		
кекурные поля и старые лавоводы влк. Горелого	158° 00' 54.40"	52° 35' 58.85"
Горелый влк.	158° 03' 13.00"	52° 34' 12.94"
Мутновский влк.	158° 08' 31.49"	52° 28' 53.44"
плато между влк. Горелый и Мутновский	158° 06' 26.82"	52° 31' 00.34"
р. Жировая	158° 20' 59.96"	52° 36' 48.89"
бух. Жировая	158° 24' 39.38"	52° 36' 23.69"
бух. Вилючинская	158° 23' 36.20"	52° 39' 30.49"
р. Асача (верхнее течение)	158° 18' 19.19"	52° 07' 13.01"
р. Асача (среднее течение)	158° 17' 31.27"	52° 10' 18.48"
р. Асача (нижнее течение)	158° 01' 02.57"	52° 12' 35.89"
влк. Вилючинский	158° 15' 22.03"	52° 42' 00.50"

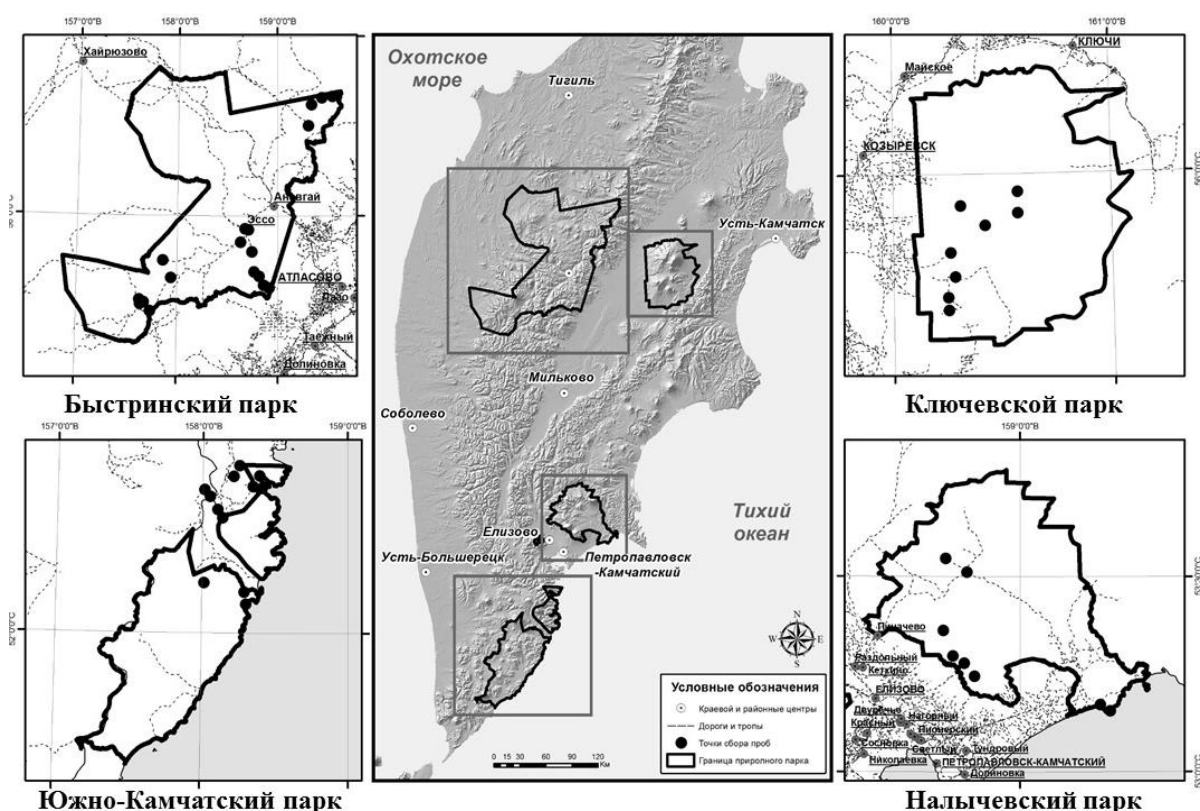


Рис. 12. Точки сборов биологического материала на территориях природных парков Камчатки

В работе использован материал, собранный в периоды вегетационных сезонов 2012–2017 гг. Всего в указанный период было собрано около 8000 экз. пауков, относящихся к 167 видам из 92 родов и 17 семейств.

Сбор биологического материала осуществлялся автором, В. В. Зыковым, В. В. Комаровым, О. А. Чернягиной, Г. В. Тютюнниковым. Также в работе использовались выборки из почвенных ловушек на грызунов волонтера Фонда им. М. Херзмана В. И. Лобановой в 2015 и 2016 гг. на территориях Быстринского и Налычевского природных парков.

Для максимально полного выявления состава аранеофауны применялись различные способы, указанные в специальной литературе (Безр, 1967; Чернов, 1970; Фасулати, 1971; Микитюк, 1978; Феоктистов, 1980; Мэгарран, 1992; Дунаев, 1997; Дедюхин, 2011; Марусик, 2011; Михайлова, 2012).

Пауки собирались следующими методами:

1. Непосредственный осмотр поверхности почвы, травостоя, сухостоя, стволов деревьев, камней, скальных выходов и отлов обнаруженных пауков вручную (метод ручного сбора особенно эффективен в апреле – первой половине июня, когда еще нет густо-

го травяного покрова, а также в условиях гольцового, субгольцового и нивального поясов вулканических высокогорий).

2. В биотопах с густым и высоким травостоем для отлова пауков-хортобионтов использовался метод укусов энтомологическим сачком.

3. С целью выявления наиболее распространенных видов бродячих пауков и для отлова скрытно живущих форм с ночным периодом активности, а также для выяснения фенологии отдельных видов применялись почвенные ловушки Барбера. В качестве таких ловушек использовались полиэтиленовые стаканы емкостью 500 мл с фиксирующей жидкостью (тосол). Почвенные ловушки являются эффективным методом для получения сравнительных выборок при изучении мозаичности распределения пауков в пределах биотопа, но не для сравнения аранеокомплексов разных биоценозов (Adis, 1979; Korczynski, 2006; Luff, 1975; Макаров, 2009).

4. Для отлова пауков, обитающих в лесной подстилке, применялась ручная разборка субстрата. С этой целью проба субстрата собиралась в полотняный мешок и затем по частям разбиралась вручную на полиэтиленовой пленке. Таким способом отлавливались мелкие виды пауков, в частности, Linyphiidae, а также некоторые представители семейств Gnaphosidae, Theridiidae, Thomisidae. Необходимо отметить, что в местах, где имеется подстилка, это один из самых эффективных и уловистых методов сбора. Этот способ также применялся при сборе во мхах или лишайниках.

Использованные методы сбора аранеофауны в полной мере отвечают требованиям, предъявляемым к фаунистическим исследованиям для получения статистически достоверного материала.

В каждом биотопе устанавливалось по 5–10 ловушек с тосолом в качестве фиксатора. В зависимости от рельефа и грунта в разных биотопах использовалось разное количество ловушек, но не менее 5. Выборка материала из почвенных ловушек проводилась 1 раз в 10–15 дней; укусы и взятие почвенно-подстилочных проб – с периодичностью 1 раз в 15 дней. Отловленные пауки фиксировались в 80%-ном растворе этилового спирта, все биологические образцы этикетировались. Пробы из почвенных ловушек разбирались в стационарных условиях.

Помимо сбора коллекционного материала, большое внимание уделялось визуальному наблюдению за особенностями экологии отдельных видов (Ненашева, 2014; Nenasheva, 2016), имеющих выраженные морфологические признаки, позволяющие установить видовую принадлежность без изъятия особей из популяций.

Для изучения географического, биотопического и высотного распространения видов на территории природных парков Камчатки были выделены и исследованы несколько типов локальных фаун, расположенных в следующих модельных выделах: район Авачинского перевала, центральная часть долины реки Налычевой, район вулкана Мутновский, кекурные поля вулкана Горелый, район вулканов Острый и Плоский Толбачики.

Для описания населения отдельных модельных площадок широко использовалось понятие «конкретная/локальная фауна». Этот термин обычно используется в зоологических исследованиях по прямой аналогии с «конкретной флорой» (Толмачев, 1931; Чернов, 1975). Под «локальной фауной» в данном исследовании подразумевается элементарная фаунистическая единица, пригодная для зоогеографических построений, т. е. обладающая территориальной и структурной целостностью, причем адекватность ее оценки, как признают исследователи, находится в прямой зависимости от правильного учета стабильного и лабильного компонентов (Макаров, 2009). Толмачев указывал, что район, избираемый для изучения [конкретной флоры], должен быть достаточно мал для того, чтобы обеспечить для него действительную универсальность изучаемых видов, и вместе с тем достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях станции (Толмачев, 1931). Именно этот критерий был выделен среди прочих зоологами (Чернов, 1975; Penev, 1997) в качестве главного при выборе участка работ, что предполагает обследование на минимальной территории максимального количества типов сооб-

ществ, характерных для данного региона при данных макроклиматических условиях. Немаловажным фактором является проведение исследований локальных фаун в течение нескольких лет во все периоды вегетационного срока, что позволяет выделять виды разных фенологических групп и редкие виды с малой численностью (Питеркина, 2008, 2009).

При изучении локальных фаун совмещались два подхода: модельных площадок и маршрутных сборов. Модельные площадки закладывались в наиболее типичных биотоповых локальной фауны. Маршрутными сборами дополнялись данные, полученные на модельных площадках. Основная цель маршрутных сборов – собрать фаунистический материал во всех стациях, представленных в локальной фауне (особенно – в не охваченных модельными площадками) и, следовательно, максимально полно выявить видовой состав группы. Полевые исследования проводились в экспедиционном, стационарном и полустационарном режимах. Стационарные исследования – на модельной площадке «Авачинский перевал». В полустационарном режиме проводились исследования на модельных площадках «Донное фумарольное поле вулкана Мутновский», «Лавовые пещеры вулкана Горелый», «Центральная часть долины р. Налычевой».

Все остальные модельные площадки были охвачены экспедиционными исследованиями. Как показывает практика, наиболее эффективным является совмещение полустационарного и экспедиционного подходов, т. к. первый позволяет собрать репрезентативный материал, который впоследствии можно использовать при сравнительном анализе, а второй – провести сборы в стациях и биотопах, присутствующих в регионе и не входящих в анализируемые локальные фауны, и, следовательно, более полно выявить региональный видовой состав и изучить хронологические особенности конкретных фаун.

В 2012–2017 гг. автором осуществлялись экспедиционные поездки по всем 4 природным паркам, что позволило получить предварительные общие данные об аранеокомплексах территории и выбрать наиболее перспективные места для проведения дальнейших исследований. В последующие годы проводилось подробное изучение последовательных рядов локальных аранеофаун (видового состава и относительной численности видов, ландшафтного и биотопического размещения). На заключительном этапе вновь была проведена серия экспедиционных исследований с целью поиска потенциально возможных для региона видов, не представленных в рамках изучения локальных фаун, уточнения географического распределения видов, а также получения данных об объективной оценке популяций, в частности, для определения природоохранного статуса видов.

Обработка количественных данных проводилась стандартными методами (Песенко, 1982; Мандель, 1988; Малков, 2009).

Сезонная смена набора видов оценивалась на основании расчета меры Уилсона и Шмиды для хронологической последовательности учетов в каждой станции.

При анализе видовых списков использовался индекс видового богатства Маргалефа.

Сходство фаун и населения биотопов оценивалось по коэффициенту Жаккара и по коэффициенту Чекановского – Сьеренсона с последующей кластеризацией методами «ближнего соседа», «дальнего соседа» и невзвешенной парно-групповой средней. Расчеты выполнены в пакете программ STATISTICA 8.0.

Вопросы сезонной динамики населения пауков изучались на примере локальной фауны Налычевского природного парка, где представлен весь спектр типичных для Камчатки биотопов. Для проведения анализа были выбраны 6 наиболее типичных для модельной территории типов биотопов: парковый каменноберезовый лес с развитым подлеском и хорошо развитым травяным ярусом; термальные площадки; горно-тундровые сообщества; шлаковые поля; склоны вулканов с разреженной стланиковой растительностью; прибрежные луга на тихоокеанском побережье (рис. 13).

Сборы продолжались в течение всего сезона активности пауков, с конца мая по первую половину октября. При анализе параметров видового разнообразия учитывались не только взрослые пауки, определенные до вида, но и неполовозрелые особи, определенные до рода и определяемые некоторыми исследователями как

«псевдовиды» (Любечанский, 2017). Учет таких «псевдовидов» позволил точнее оценить экологическую роль разных семейств пауков в сообществах, поскольку ювенильные особи составляют в локальных сообществах большинство и ведут образ жизни, сходный со взрослыми пауками, при этом их учет производится теми же методами, которые применяются к половозрелым особям.

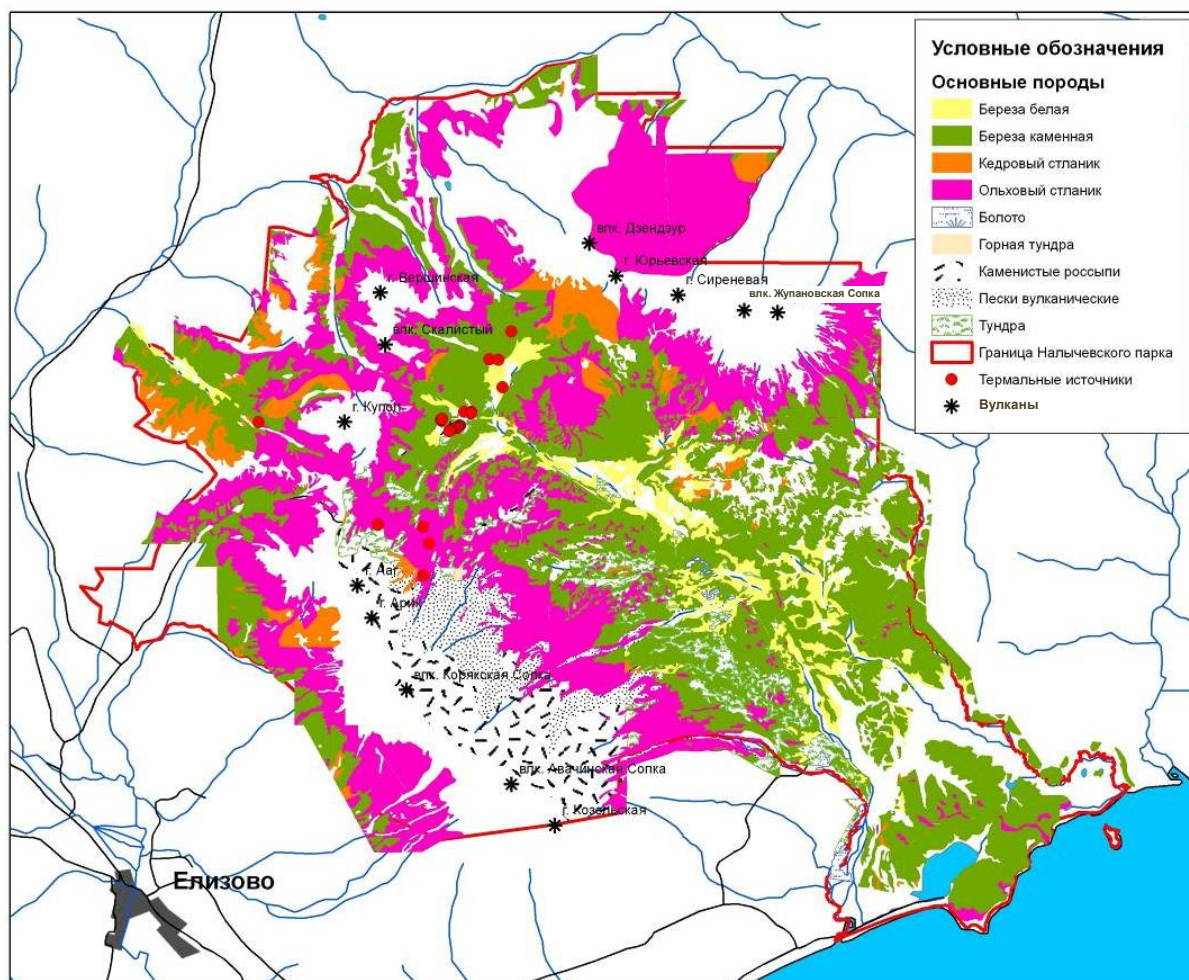


Рис. 13. Карта-схема биотопов модельной территории Нальчевского природного парка

Видовая идентификация пауков производилась по ряду определителей (Тыщенко, 1971; Roberts, 1995; Dondale, 1990, 1997; Paquin, 2003; Ubick, 2005; Almquist, 2005, 2006; Сейфулина, 2017). Названия таксонов приводятся по К. Г. Михайлову (Михайлов, 1997; Mikhailov, 2012) и современным таксономическим сводкам (World Spider Catalog, 2018). Целесообразно привести в основном тексте только основную бинарную номенклатуру (без указания автора и года описания таксона), поскольку эти сведения в полном объеме содержатся в Приложении 1.

Глава 4. ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ ПАУКОВ ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ

Аранеофауна Камчатки в целом и природных парков, входящих в состав КГБУ «Природный парк "Вулканы Камчатки"» в частности, не отличается значительным таксономическим разнообразием и богатством видового состава. В результате полевых исследований и анализа литературных данных для фауны Камчатки в целом выявлено 290 видов пауков, относящихся к 147 родам из 17 семейств. При этом для территорий природных парков Камчатки отмечено только 167 видов при аналогичном числе семейств (табл. 2).

Таблица 2

**Сравнительная таксономическая структура аранеофаун Камчатки и территорий,
входящих в состав КГБУ «Природный парк "Вулканы Камчатки"»**

Семейство	Число родов		%		Число видов		%	
	К*	ПП**	К*	ПП**	К*	ПП**	К*	ПП**
Agelenidae	1	1	0,7%	1,0%	1	1	0,3%	0,6%
Araneidae	7	6	4,8%	6,6%	14	11	4,8%	6,6%
Clubionidae	1	1	0,7%	1,0%	5	4	1,7%	2,4%
Dictynidae	4	2	2,7%	2,3%	8	6	2,8%	3,5%
Eutichiuridae	1	1	0,7%	1,0%	2	2	0,7%	1,2%
Gnaphosidae	5	5	3,4%	5,4%	13	10	4,5%	6,0%
Hahniidae	1	1	0,7%	1,0%	2	1	0,7%	0,6%
Linyphiidae	93	46	63,3%	50,0%	168	74	57,9%	44,3%
Liocranidae	1	1	0,7%	1,0%	2	1	0,7%	0,6%
Lycosidae	8	7	5,4%	7,6%	23	19	7,9%	11,4 %
Miturgidae	1	1	0,7%	1,0%	2	1	0,7%	0,6%
Philodromidae	3	3	2,0%	3,3%	7	7	2,4%	4,2%
Pisauridae	1	1	0,7%	1,0%	1	1	0,3%	0,6%
Salticidae	6	5	4,0%	5,4%	9	6	3,1%	3,6%
Tetragnathidae	3	3	2,0%	3,3%	7	7	2,4%	4,2%
Theridiidae	9	6	6,1%	6,5%	15	9	5,3%	5,4%
Thomisidae	2	2	1,4%	2,6%	11	7	3,8%	4,2%
ВСЕГО	147	92	100%	100%	290	167	100%	100%

К – Камчатка; ПП** – природные парки (общее значение).*

Как показывает анализ имеющихся на 01.09.2018 г. сводных данных, в структуре аранеофауны Камчатки в целом на уровне семейств преобладают Linyphiidae (168 видов из 93 родов). При этом также учитывались данные последних таксономических сводок по Корьякскому округу (Marusik et al., 2010, 2011, 2013). Для природных парков видовое обилие линифидов ниже, чем для региона в целом, что, вероятно, объясняется недостаточной изученностью некоторых труднодоступных районов. Второе место по видовому богатству занимают Lycosidae, далее с небольшой разницей в сторону снижения видового богатства следуют Theridiidae, Araneidae, Gnaphosidae и Thomisidae. Остальные семейства составляют незначительную долю фауны (табл. 2; рис. 14).

Большое количество родов, представленных всего одним видом (83 – в целом по Камчатке, 34 – для территорий природных парков), следует считать свойством миграционного характера изученной аранеофауны, вероятно, связанного с процессами активного современного ландшафтообразования Камчатки (Ненашева, 2016).

По числу выявленных видов аранеофауна Камчатки в силу своей недостаточной изученности уступает региональным фаунам севера Дальнего Востока (Марусик, 1994; Kim et al., 1995), Сахалина и Аляски (Dondale, 1997), но опережает северные Курилы, Командорские острова и Чукотку (Михайлов, 1997; Хрулева, 2009). Наибольшее сходство с Камчаткой в таксономическом отношении имеют фауны пауков севера Дальнего Востока и Средней Сибири (рис. 15). Их фауны сравнительно близки по видовому составу (до ¼ общих видов). Доминируют семейства Lycosidae и Linyphiidae.

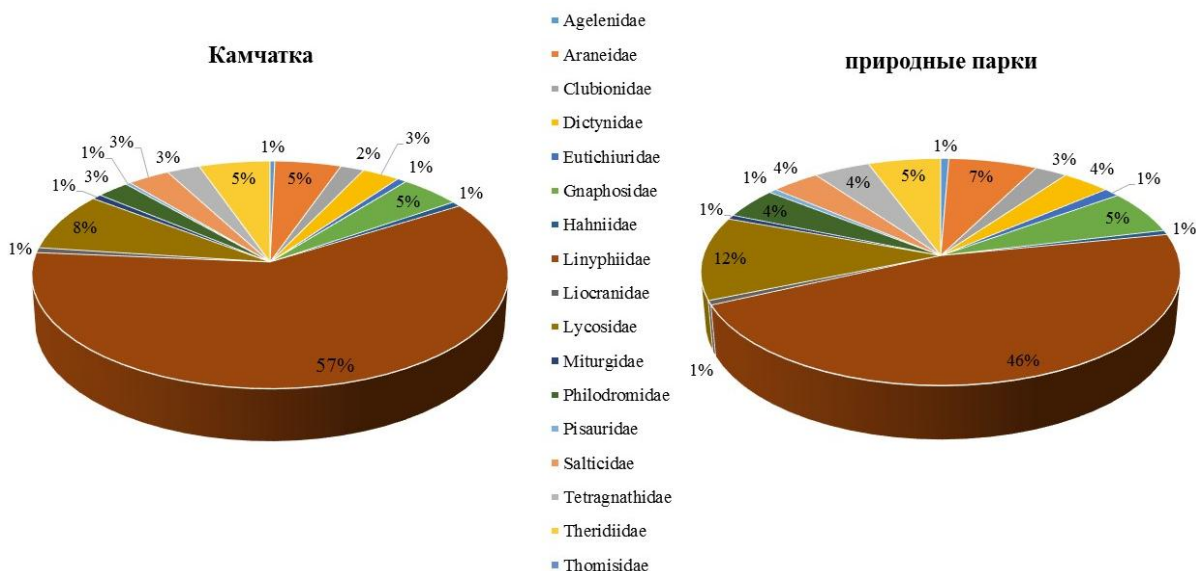


Рис. 14. Соотношение видов в аранеофаунах Камчатки и природных парков Камчатки

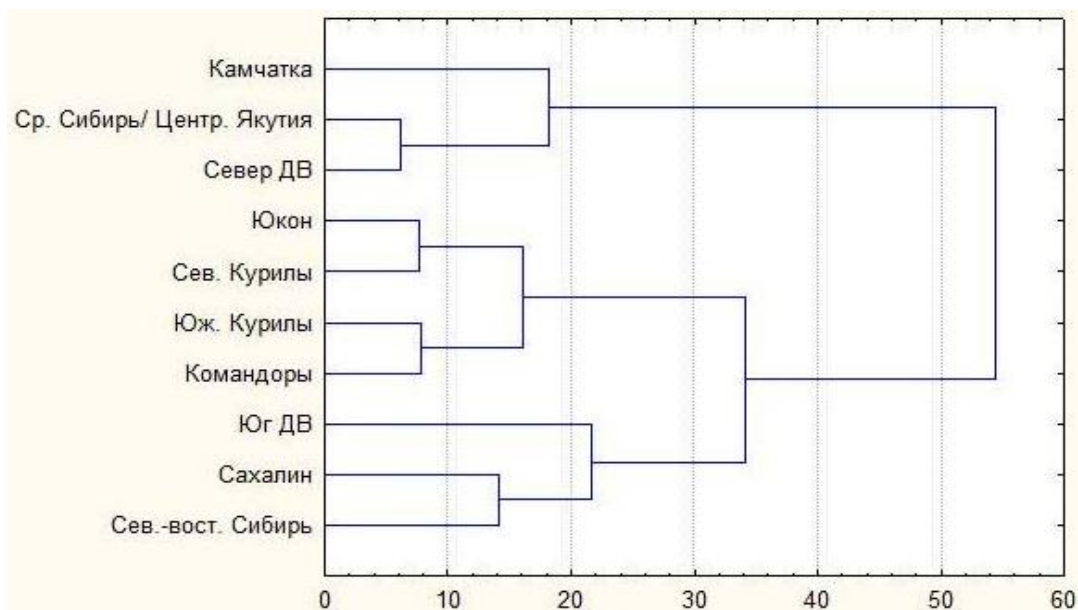


Рис. 15. Дендрограмма сходства региональных аранеофаун на видовом уровне

Обращает на себя внимание то, что наибольшим видовым разнообразием отличается семейство Linyphiidae – второе по величине в мире. Представители этого семейства составляют в видовом отношении 44,3% видов от всей аранеофауны природных парков Камчатки. Характерно, что при сравнении с фаунами пауков сопредельных (ландшафтно-географически близких) регионов доля пауков-пигмеев по отношению к общему количеству видов близка к уровню 50% или выше (около 60% – для Магаданской области, 48% – для Сахалина, 79% – для Командорских островов, 68% – для Северных Курил, около 46% – для Аляски). Это подтверждает общую тенденцию, поскольку в локальных аранеофаунах бореальных и умеренных регионов данное семейство составляет примерно половину всего видового разнообразия (Marusik, 2005).

Ниже дается краткая экологическая характеристика семейств пауков, отмеченных на территориях природных парков Камчатки.

4.1. Семейство Agelenidae

На Камчатке отмечен только один вид из данного семейства – *Tegenaria domestica*. На исследуемой территории был отмечен исключительно в хозяйственных постройках

на Димчиканском кордоне Быстринского природного парка. Вне кордона (в дикой природе) находки этого вида на территории парка не зафиксированы.

Несмотря на то что в литературе отмечено, что взрослые особи *T. domestica* встречаются в течение всего года (Марусик, 2011; Сейфулина, 2017), на территории кордона этот вид стабильно регистрировался с середины апреля до третьей декады сентября (2012–2016 гг.).

4.2. Семейство Araneidae

Пауки семейства Araneidae занимают третье место по численности в фауне пауков Камчатки (6,6% – для природных парков; 4,83% – для Камчатки в целом). Доля пауков семейства Araneidae в аранеофауне Камчатки несколько ниже, чем в сравниваемой региональной фауне Сахалина, но сопоставима с аналогичной долей на Аляске (Юкон) и в целом несколько выше, чем в Магаданской области, хотя по своему составу и числу видов они вполне сопоставимы (рис. 16). Данные по северным Курилам, Чукотке и Командорским островам на сегодняшний день являются неполными и нуждаются в уточнении (Kim et al., 1995).

На Камчатке отмечено 14 видов из 7 родов (в природных парках – 11 видов из 6 родов).

Наиболее широко из этого семейства на исследуемых территориях представлен род *Araneus* (4 вида). По 2 вида представлено в родах *Aculepeira* и *Larinioides*. По 1 виду представлено в родах *Araniella*, *Cercidia*, *Hypsosinga*, *Zygiella*.

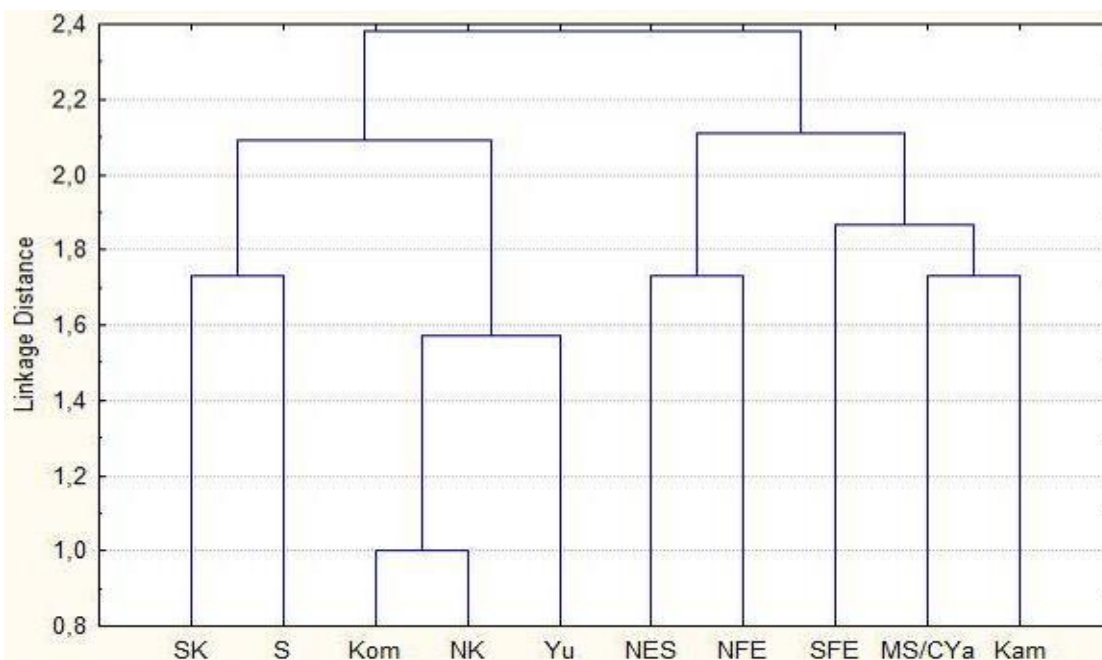


Рис. 16. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. Araneidae Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон), MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия, NFE – север Дальнего Востока, SFE – юг Дальнего Востока, S – Сахалин, NK – Северные Курилы, SK – Южные Курилы, Kom – Командорские острова, NES – Северо-Восточная Сибирь, Kam – Камчатка

На территориях природных парков Камчатки представители данного семейства встречаются повсеместно в хортобионтном и тамнобионтном ярусах (рис. 17). Встречаемость – с середины июня (ювенильные особи) до середины сентября (половозрелые самки в стадии завершения жизненного цикла), пик численности приходится на август.

Одна из специфических особенностей пауков данного семейства – плетение правильных колесовидных сетей (Замараев, 1960; Тыщенко, 1984). В 2014–2016 гг. во время экспедиционных исследований на территориях всех природных парков Камчатки было обследовано свыше 400 сетей наиболее распространенных в регионе пауков данного

семейства (*Larinioides cornutus*; *Araneus marmoreus*; *A. quadratus*; *A. diadematus*). Измерения ловчих сетей проводились у половозрелых самок по методу эталонных сетей (Тыщенко, 1984, 1985, 1986). Также отмечались наличие или отсутствие укрытия, степень освещенности и растительные предпочтения. Наблюдения проводились в утренние (с 6 до 9) и вечерние (с 17 до 20) часы, поскольку именно в это время пауки наиболее активны.

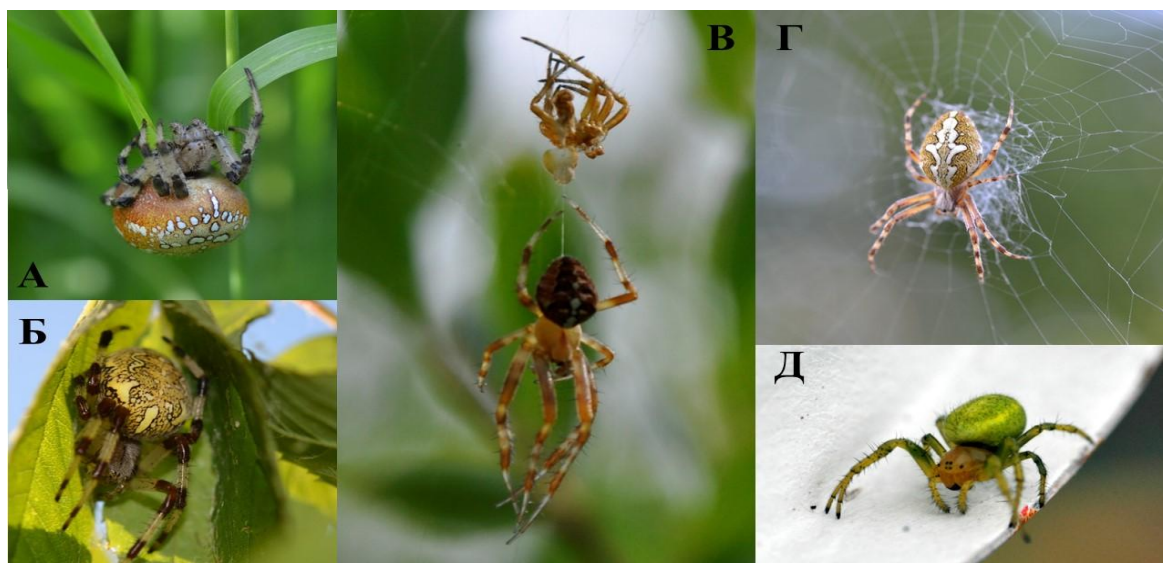


Рис. 17. А, Б – *Araneus marmoreus*; В – *A. diadematus*, стадия линьки, центральная часть природного парка «Налычево», июль 2014; Г – *Asileireira seroregia*, природный парк «Южно-Камчатский», август 2016; Д – *Araniella cucurbitina*, природный парк «Налычево», июль 2015

У каждого вида пауков данного семейства сеть имеет константную структуру, включающую видоспецифическое количество радиусов, витков в центральной зоне и клейкой спиральной нити (табл. 3), что очень удобно при видовой идентификации в отсутствие хозяина сети.

Таблица 3

Параметры структуры ловчих сетей кругопрядов, встречающихся на территориях лесных биотопов природных парков Камчатки

	<i>Larinioides cornutus</i>	<i>Araneus marmoreus</i>	<i>Araneus quadratus</i>	<i>Araneus diadematus</i>
Средний угол наклона сети по отношению к горизонтали	72°	88°	70°	80°
Количество витков в центральной зоне	5	7	6	8
Асимметрия сети	Вниз	Вниз	Вниз и вправо	Вниз
Средний размер (см)	28×28	34×40	33×34	32×32
Высота от земли	Ок. 1 м	1–1,5 м	Ок. 1 м	1–1,5 м
Количество радиусов	20	26	23	До 36
Количество ловчих нитей	25–29	28–40	19–26	44–54
Предпочитаемый биотоп	Кустарник, разнотравье	Деревья, кустарники	Высокотравье	Кустарник, разнотравье
Структура эталонной сети (по: Тыщенко, 1984)				

Как показали наблюдения, колесовидным сетям присуща максимально эффективная уловистость ловчей зоны при минимальных затратах паутины. Необходимо отметить, что все алгоритмы пищевой деятельности паука фиксируются в структуре ловчей сети.

При необходимости можно четко определить, чем и в каком количестве питается паук, т. к. жертвы удачной охоты фиксируются с помощью паутины. На рис. 18, А показана обычная для начала августа наполняемость ловчей сети *Araneus* spp. на заболоченных участках Медвежьей тундры (центральная часть Налычевского парка).

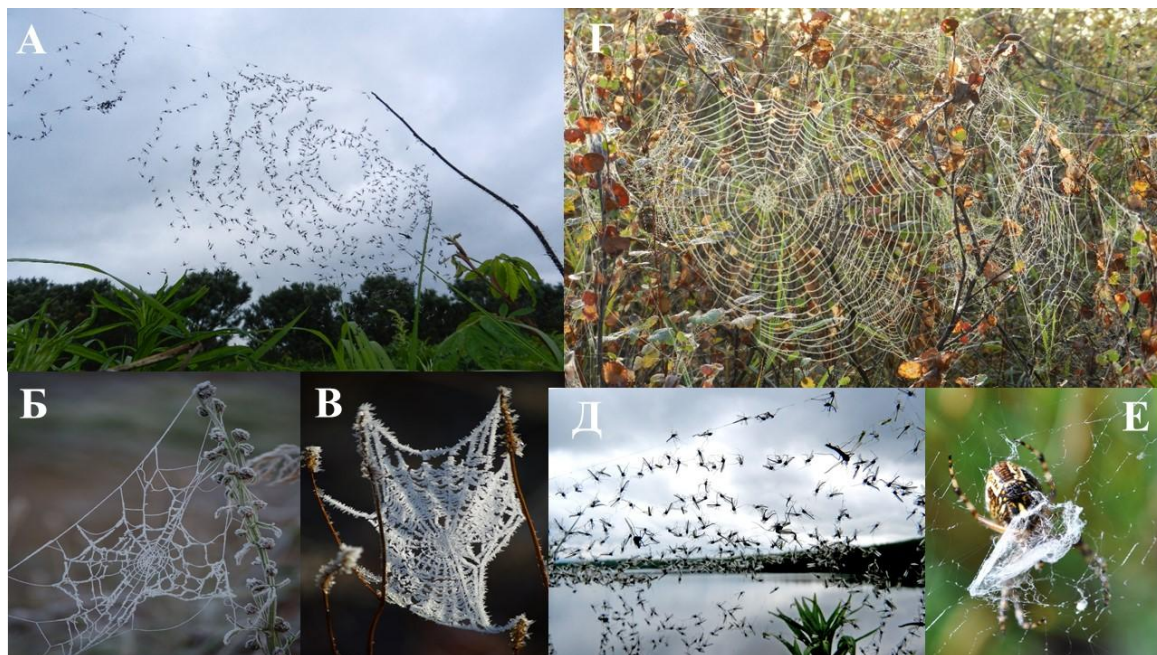


Рис. 18. А, Д – наполняемость одной ловчей сети комарами-звонцами за сутки может достигать до 250 жертв (А – август, заболоченные участки Медвежьей тундры, Налычевский парк; Д – август, Налычевское озеро); Б, В – во время утренних августовских заморозков сети кругопрядов могут покрываться инеем без ущерба для своей структуры (2 августа 2015 г., Налычевская тундра); Г – в подлеске каменноберезового леса в конце июля – начале августа нередко наблюдается перекрывание ловчими сетями друг друга (3 августа 2015 г., Налычевский парк); Е – плетение стаблimenta пауком *Aculepeira ceropregia* (июль 2014 г., модельная площадка «Авачинский перевал», Налычевский парк)

Между тем изменения в типе добычи могут значительным образом изменять рисунок сети. В литературе имеются данные о том, что пауки обладают постоянным поведенческим репертуаром регулирования рисунка своих сетей в ответ на изменение пищевых потребностей (Майтенфейль, 1987; Карташев, 2009). В некоторых случаях в структуре ловчих сетей могут наблюдаться ярко выраженные аномалии (рис. 19).

Ежедневное возобновление строительства ловчих сетей позволяет проследить динамику влияния антропогенных факторов. Изменение структуры ловчих сетей является ответной реакцией пауков на воздействие внешних факторов. Пауки часто плетут сети вблизи автодорог, поэтому изменения в их форме и структуре по сравнению с эталонными вариантами могут применяться для оценки степени антропогенного воздействия на сложные формы инстинктивного поведения пауков.

Вариабельность в структуре ловчих сетей может быть вызвана как естественными, так и антропогенными факторами среды. К естественным факторам можно отнести климатические: к примеру, при похолодании может увеличиться размер центральной зоны сети при одновременном уменьшении ловчей зоны и количества ловчих нитей. Для территорий природных парков Камчатки также характерно влияние вулканогенных факторов, особенно в зонах активных вулканических проявлений (рис. 19, Б).

К антропогенным факторам можно в целом отнести радиацию, наличие электромагнитных полей, химические вещества (особенно аэрозоли), которые вместе с конденсатом накапливаются на клейких ловчих нитях и поедаются вместе с нарушенными участками сети. Необходимо также учитывать вулканогенные факторы, которые в некоторых случаях имеют критическое значение.



Рис. 19. Типичные аномалии в ловчих сетях пауков-кругопрядов природных парков Камчатки: А – ломаная ловчая спираль (автомобильная дорога к кордону «Авачинский перевал», июль 2016 г., Налычевский парк); Б – абсолютно аномальная сеть (окрестности извергающегося вулкана Ключевская сопка, август 2016 г., Ключевской парк); В – отсутствие ловчих нитей в секторах (район вулкана Мутновский, август 2016 г., Южно-Камчатский парк); Г – нормальная (без отклонений от нормы) ловчая сеть (окрестности оз. Икар, сентябрь 2016 г., Быстринский парк)

Необходимо отметить, что пауки способны концентрировать в своем теле токсичные вещества из внешней среды, которые изменяют их поведение (Лобашев, 1959; Майтенфейль, 1987), что отражается на структуре ловчих сетей. Эти изменения фиксируются по количеству и качеству аномалий. На рис. 20 приведены наиболее типичные аномалии, встречающиеся в структуре колесовидных сетей пауков-кругопрядов на обследованных территориях природных парков Камчатки. Аномалии в структуре ловчих сетей отмечались на основе методики Карташева (Карташев и др., 2009).

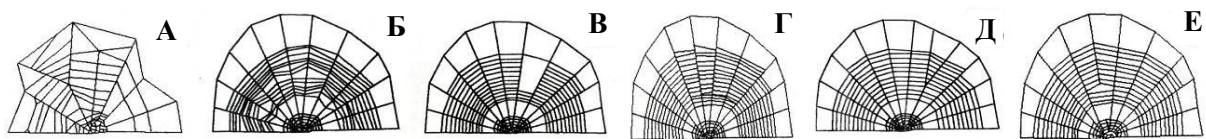


Рис. 20. Наиболее типичные аномалии в структуре ловчих сетей пауков-кругопрядов: А – абсолютно аномальная сеть; Б – ломаная ловчая спираль; В – отсутствие ловчих нитей в секторе; Г – ступенчатость ловчей спирали; Д – раздвоение радиуса; Е – укороченный радиус (классификация приводится по: Карташев, 2009)

В ходе исследований были отмечены практически все типы аномалий, их соотношение по территориям природных парков приведено на рис. 21, из которого следует, что для разных природных парков Камчатки характерны разные типы изменений параметров окружающей среды, влияющих на структуру колесовидных сетей.

Полностью аномальная сеть (рис. 19, Б) характерна для патологически больных пауков, на которых экологические факторы среды влияют в такой степени, что они утрачивают способность плести нормальную сеть и погибают. По литературным данным, такие аномалии связаны в первую очередь с зонами повышенной радиоактивности (Карташев, 2009), однако такой тип аномалии чаще всего встречался на территориях, непосредственно примыкающих к районам активных вулканических извержений в Ключевском природном парке (Nenasheva, 2016).



Рис. 21. Встречаемость различных типов аномалий в колесовидных сетях пауков-кругопрядов природных парков Камчатки в 2016 г. (типы аномалий в легенде приводятся как на рис. 20)

Доминирующим типом выявленных аномалий в структуре колесовидных сетей выступают ступенчатость ловчей спирали, отсутствие ловчих нитей в секторах и ломаная ловчая спираль (рис. 19, А, В). Такие изменения обусловлены воздействием токсических веществ и чаще всего встречаются вблизи автомобильных дорог (Herberstein, 1999), на территориях природных парков Камчатки такие деформированные колесовидные сети чаще всего можно увидеть вдоль дорог и в местах массовых скоплений туристов. На берегах водоемов, где много добычи, но мало подходящих опор для сетей (редкие кустарники, скалы), сети могут располагаться близко друг к другу, образуя сплошной полог, иногда – в несколько слоев (рис. 18, Г).

Уловистость колесовидных сетей достаточно высока, состав жертв зависит от биотопа и его флористического состава (рис. 22).

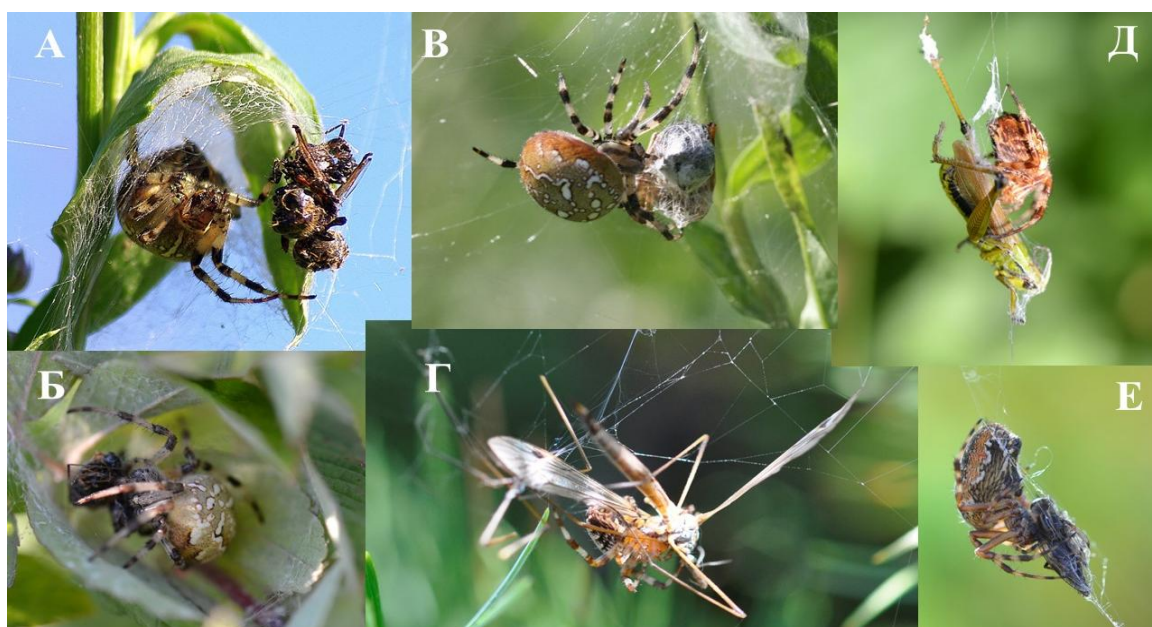


Рис. 22. Кругопряды и их пищевые объекты: А – мелкие летающие насекомые; Б – иногда жертва утаскивается «на хранение» в укрытие; В, Е – «пеленание» жертвы; Г, Д – жертва может превышать охотника по размерным характеристикам (Г – долгоножка, Д – сибирский изменчивый конек)

Половозрелые особи начинают встречаться в центральной части долины р. Налычевой с середины июля. Выход молоди из яиц происходит в августе (рис. 23).



Рис. 23. Молодь кругопрядов (Нальчевская долина, 02.08.2013 г.)

Ниже приводятся данные по наиболее часто встречающимся на обследованных территориях видам (табл. 4).

Таблица 4

**Виды пауков семейства Araneidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечены
<i>Araneus diadematus</i>	Кустарник; высокотравье	Середина июля – конец сентября	Все парки
<i>A. quadratus</i>	Влажные луговины, высокотравье, болота	Июль – конец сентября	Все парки
<i>A. marmoreus</i>	Влажные луга, ивняк, низкие кусты, приморские луга	Начало июля – конец сентября	Все парки
<i>A. alsine</i>	Луговины, кустарник на болотах, невысокий древостой	Июнь – конец августа	Все парки
<i>A. proxima</i>	Низкий кустарник во влажных местообитаниях, болота	Июнь – июль	Все парки
<i>Aculepeira ceropegia</i>	Высокотравье	С конца июня до конца августа	Все парки
<i>Cercidia prominens</i>	Низкие кустарники на болотах, высокотравье	Конец мая – конец сентября	Все парки
<i>Hypsosinga sanguinea</i>	Луговины и опушки в смешанных и каменноберезовых лесах	Половозрелые: ♀ – с середины июня до конца сентября; ♂ – до конца августа	Все парки
<i>Larinioides cornutus</i>	Верхушки травянистых растений, стланик	♀ конец мая – середина сентября; ♂ конец мая – начало октября	Все парки
<i>L. patagiatus</i>	Каменноберезовый лес, кустарник	♀ начало июня – начало октября; ♂ конец мая – конец июля	Все парки

4.3. Семейство Clubionidae

На территориях природных парков Камчатки встречается 4 вида пауков данного семейства, относящиеся к роду *Clubiona* (табл. 5). Они обитают в основном на растениях и являются бродячими хищниками, ведущими ночной образ жизни. Дневное время суток проводят в мешковидных гнездах, сплетенных на растениях, под корой деревьев или просто под камнями. Также они встречаются в подлеске каменноберезовых и смешанных лесов, иногда – в подлеске пойменных лесов; обычны на луговинах и равнинных тундрах.

**Виды пауков семейства Clubionidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечены
<i>Clubiona kulczynski</i>	Сфагновые болота, опад кустарников, лесная подстилка	Взрослые: ♀ – июнь – сентябрь; ♂ – июнь – август	Налычевский и Южно-Камчатский парки
<i>C. latericia</i>	Равнинная тундра	Взрослые: ♀ – июнь – август; ♂ – июнь – июль	Налычевский парк
<i>C. propinqua</i>	Разнотравный луг, иногда приморские луга	Взрослые: ♀ – июнь – первая половина сентября; ♂ – июнь – начало июля	Налычевский и Южно-Камчатский парки
<i>C. riparia</i>	Подлесок пойменных лесов	Взрослые: ♀ – июнь – август; ♂ – июнь – первая половина августа	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки

4.4. Семейство Dictynidae

На Камчатке отмечено 8 видов из 4 родов (соответственно, для природных парков Камчатки – 5 видов из 2 родов) (табл. 6).

Таблица 6

**Виды пауков семейства Dictynidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Dictyna arundinacea</i>	На сухих растениях возле водоемов	Взрослые: ♀ – с июня до конца сентября; ♂ – до конца июля	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>D. uncinata</i>	Лесные поляны	Взрослые: ♀ – с июня по октябрь; ♂ – в июне и в 1-й половине сентября	Все парки
<i>D. maior</i>	Лесные поляны, субальпийские луга	Июнь – август	Все парки
<i>D. pusilla</i>	Луговина, приморские луга	Июнь – август	Южно-Камчатский, Налычевский парки
<i>Emblyna brevidens</i>	Луговины, равнинные тундры, подлесок тополево-чозениевых пойменных лесов	Взрослые: ♀ – с июня по 1-ю половину сентября; ♂ – в июне и в конце августа	Южно-Камчатский, Налычевский, Быстринский парки

Для природных парков Камчатки, как и для региона в целом, отмечены только представители родов *Dictyna* и *Emblyna*. Ю. М. Марусик (Марусик, 2011) отмечает, что эти виды распространены по всему региону, включая тундровую зону. Такое же распространение имеет также род *Arctella*, так что не исключено его нахождение в дальнейшем и на территориях Ключевского и Быстринского природных парков, поскольку 2 вида этого рода были недавно зарегистрированы на территории Корякского округа (Marusik, 2010, 2013).

4.5. Семейство Eutichiuridae

Обитатели травостоя и кустарникового яруса являются бродячими охотниками, сетей не плетут. В дневное время скрываются в сплетенных убежищах среди травостоя или кустарников (рис. 24).

В центральной части Налычевской долины (Налычевский парк) в 2016 г. установлен только один вид – *Cheiracanthium erraticum*, отмеченный как массово встречающийся на Камчатке вид в работе В. И. Перелешинной-Сычевской (Sytshevskaja, 1935). Половозрелые самцы встречаются с июня по июль, самки – до середины сентября; предпочитают селиться на влажных лугах с высоким травостоем либо на невысоких кустарниках.



Рис. 24. Самка *Cheiracanthium erraticum* (Нальчевская долина, июль 2016 г.)

4.6. Семейство Gnaphosidae

Gnaphosidae – седьмое по величине семейство, всесветно распространенное. В России отмечено более 200 видов примерно из 28 родов, а в азиатской части России – более 156 видов из 21 рода (Марусик, 2011). Роды *Drassodes*, *Gnaphosa*, *Haplodrassus*, *Micaria*, *Zelotes* населяют весь или практически весь регион. Все они (за исключением рода *Haplodrassus*) отмечены на территориях природных парков Камчатки. Общими видами (из перечисленных) с Аляской (Юкон) для Камчатки являются виды *Gnaphosa muscorum*, *Micaria pulicaria* и *Micaria rossica*.

На территориях природных парков представители данного семейства встречаются почти повсеместно, за исключением термальных площадок.

Большинство видов связано с герпетобионтным ярусом (преимущественно – подстилкой). Некоторые роды и виды связаны с древесной или травяно-кустарниковой растительностью (например, неполовозрелые *Drassodes* spp.). Однако есть немало видов, связанных с мезофильными местообитаниями на севере (Марусик, 2011). Среди подстилочных видов большинство являются петрофилами, однако встречаются также немногочисленные виды – бриофилы (табл. 7).

Таблица 7

**Виды пауков семейства Gnaphosidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Gnaphosa muscorum</i>	Лишайники в каменистых кедрово-стланиковых зарослях	С июня до конца сентября	Нальчевский, Ключевской, Южно-Камчатский парки
<i>G. nigerrima</i>	Сфагновые болота, заросли осоки	Взрослые: ♀ – с июня до начала октября; ♂ – с конца мая до конца июля	Нальчевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>G. sticta</i>	Субальпийские и вересковые пустоши, скалистые участки, покрытые лишайниками	С июня по сентябрь	Нальчевский, Ключевской, Быстринский парки
<i>Zelotes subterraneus</i>	Сухие луга, каменистые склоны, горные территории	С июня по сентябрь	Все парки
<i>Micaria subopaca</i>	Стланики	Взрослые ♀ – с конца мая до конца августа; ♂ – в июне	Все парки

4.7. Семейство Hahniidae

На территориях природных парков Камчатки зарегистрирован только один вид – *Hahnia glacialis*. Однако Ю. Марусик, указывая распространение родов по азиатской части России, дает четкую информацию о роде *Pacifantistea*, Marusik, 2011 (*P. ovtchinnikovi*, Marusik, 2011), распространенном по Дальнему Востоку от Петропавловска-Камчатского до юга Приморья (Марусик, 2011). В частности, указывается, что в работе В. Кульчинского (1926) приведено описание вида *Hahnia rectispina* с Камчатки, который впоследствии стал синонимом для *H. glacialis*. Также для Корякии дополнительно указывается вид *H. ononidum* (Marusik, 2013). Долгое время эта группа рассматривалась как подсемейство Agelenidae. В этом же статусе таксон фигурирует в определителе В. П. Тыщенко (1971).

Вид *H. glacialis* встречается в стланиковых зарослях, на субальпийских лугах и в горных тундрах. Все виды, обитающие в регионе, связаны с почвой или подстилкой (опад, моховой покров) или с галечниками и каменными осыпями. Представители семейства Hahniidae встречаются в массовом количестве в указанных биотопах повсеместно на территориях всех природных парков Камчатки с июня до конца сентября.

4.8. Семейство Linyphiidae

Линифииды – наиболее широко распространенное семейство в регионе, они населяют все возможные биотопы и станции.

При сравнении с фаунами пауков сопредельных (ландшафтно-географически близких) регионов доля пауков-пигмеев по отношению к общему количеству видов близка к уровню 50% или выше (около 60% – для Магаданской области, 48% – для Сахалина, 79% – для Командорских островов, 68% – для Северных Курил, около 46% – для Аляски) (рис. 25). Это закономерно, поскольку в локальных аранеофаунах boreальных и умеренных регионов данное семейство составляет примерно половину всего видового разнообразия (Marusik, 2005).

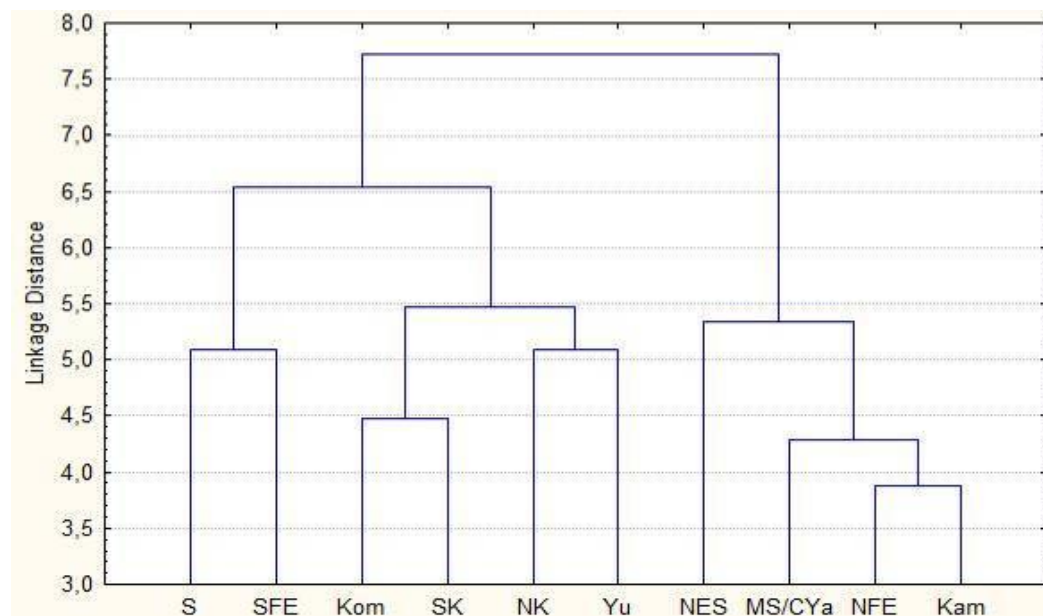


Рис. 25. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. Linyphiidae Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон); MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия; NFE – север Дальнего Востока; SFE – юг Дальнего Востока; S – Сахалин; NK – Северные Курилы; SK – Южные Курилы; Kom – Командорские острова; NES – Северо-Восточная Сибирь; Kam – Камчатка

Фауна камчатских линифиид в целом входит в кластер северо-восточно-азиатских видов, имея при этом наибольшее таксономическое сходство с фауной севера Дальнего Востока (благодаря общим видам, распространенным на территории Корякского округа).

На Камчатке это семейство представлено большим количеством родов (93, в природных парках – 46) при их достаточно низком видовом разнообразии. Даже крупные роды на территории Камчатки представлены небольшим количеством видов: *Agyneta* – 3 вида; *Bathypantes* – 3 вида; *Collinsia* – 2 вида; *Diplocephalus* – 2 вида; *Erigone* – 3 вида; *Hilaria* – 3 вида; *Lepthyphantes* – 6 видов; *Mecynargus* – 1 вид; *Poeciloneta* – 1 вид; *Scotinotylus* – 2 вида; *Semljicola* – 2 вида; *Walckenaeria* – 3 вида.

Характерно, что 2 вида – *Incestophantes camtschadalicus* и *Perro camtschadalicus* – в каталоге К. Г. Михайлова (Михайлов, 1997) отмечены как встречающиеся только на Камчатке. Открытым на сегодняшний день остается вопрос о существовании в регионе вида *Porrhomma errans*, который хоть и указан как встречающийся только на Камчатке, но помечен вопросительным знаком (Михайлов, 1997).

Исходно все Linyphiidae – тенетники, плетущие пологовидные сети (рис. 26). Паук находится на нижней стороне сети.

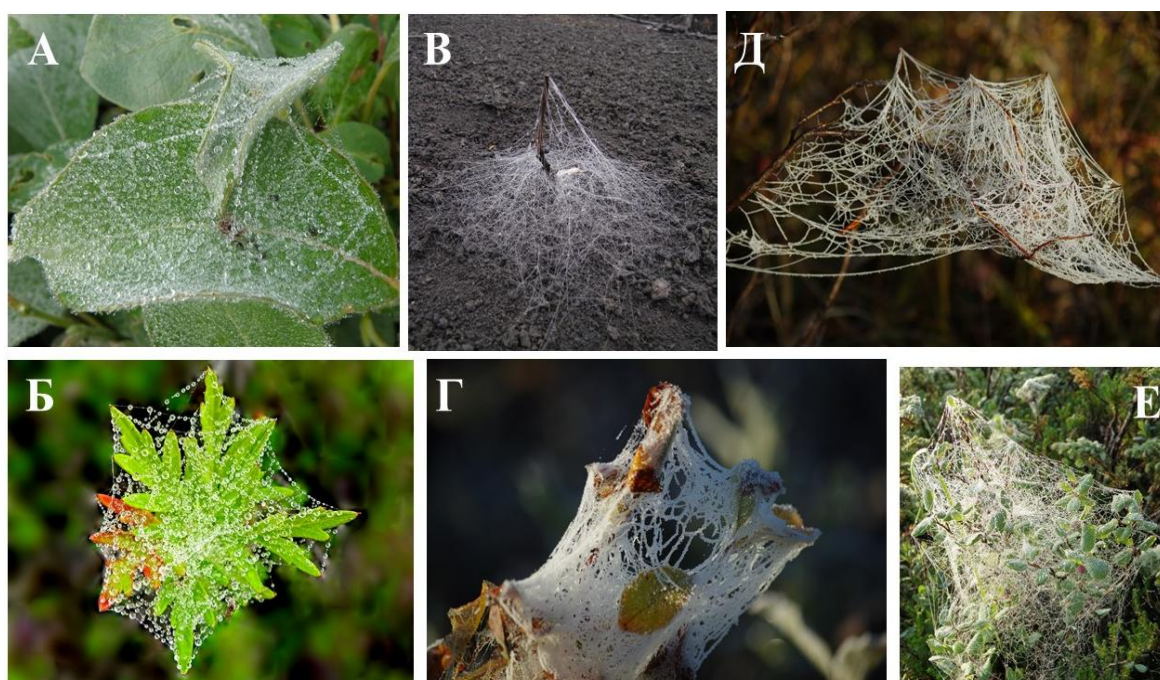


Рис. 26. Хаотичная структура сетей линифиид наиболее хорошо просматривается в дождливую погоду (А, Б, В) либо когда сети покрыты инеем (Г, Д, Е)

Для пауков-линифиид характерны т. н. крышеобразные сети, которые представляют собой горизонтальный «тент», поддерживаемый расходящимися вверх и вниз вертикальными нитями. Часто линифииды располагают свои тенета возле какого-нибудь укрытия со стороны неба. Когда дневные насекомые с рассветом вылетают из своих ночных укрытий, то попадают прямо в силки линифиид (Сейфулина, 2017).

Взрослые особи у многих видов встречаются в течение всего года, однако период, когда практически все виды представлены половозрелыми самками и самцами, приходится на Камчатке на позднее лето – позднюю осень (с середины августа до выпадения снега). Сведения о наиболее часто встречающихся на территории природного парка представителях семейства приведены в табл. 8.

Таблица 8

**Виды пауков семейства Linyphiidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Bathypantes rogonias</i>	Мох, низкая растительность на открытых участках	Июнь – начало сентября	Налычевский, Быстринский парки
<i>Centromerus sylvaticus</i>	Леса и луга	Июнь – октябрь	Южно-Камчатский, Налычевский парки

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Dicymbium libidinosum</i>	Приморские луга, горные тундры	Июнь – конец сентября	Все парки
<i>Drapetisca socialis</i>	Стволы деревьев, редколиственный опад	Июнь – конец октября	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>Erigone atra</i>	Луговины, пустоши, равнинные тундры	Июнь – сентябрь	Налычевский парк
<i>Helophora insignis</i>	Влажные, в меру затененные места; встречается в каменноберезовых и смешанных лесах во мху, траве, опаде, а также на сырых лугах	Июнь – сентябрь	Налычевский парк
<i>Kaestneria pullata</i>	На поверхности почвы и в травостое; предпочитает открытые участки	Июнь – сентябрь	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	В лесных биотопах на поверхности почвы и под камнями	Июнь – середина октября	Налычевский, Быстринский, Южно-Камчатский парки
<i>Microlinyphia pusilla</i>	Разнотравье, лесные опушки, тундры	Июнь – август	Все парки
<i>Nerienne clathrata</i>	Низкие растения и кустарник под пологом леса	Взрослые особи встречаются на протяжении всего года	Налычевский, Быстринский, Южно-Камчатский парки
<i>Porrhomma boreale</i>	Под камнями, во мху, в листовном опаде, на низких растениях	Июнь – август	Все парки

4.9. Семейство Liocranidae

На территориях Южно-Камчатского, Налычевского и Быстринского природных парков встречается только один вид – *Agroeca brunnea*. Эти пауки предпочитают светлые и умеренно влажные лесные участки, моховую подстилку в лиственных и смешанных лесах. Активны ночью, довольно часто охотятся в лиственной подстилке. Половозрелые особи в стланиковых зарослях наблюдались в 2012–2014 гг. круглогодично, в том числе – зимой на снегу, что, видимо, характерно для вида в целом. Данным фактам находятся подтверждения в литературе (Almqvist, 2006).

4.10. Семейство Lycosidae

На территории природных парков Lycosidae встречаются повсеместно во всех биотопах, включая термальные местообитания. В горных районах нередко встречи с Lycosidae в нивальной зоне на снежниках (рис. 27), что, по-видимому, является при положительных значениях температуры окружающего воздуха обычным охотничьим поведением, подобные случаи описаны в литературе (Грезе, 1915; Зюзин, 1978; Россолимо, 1989; Almqvist, 2006).

На Камчатке известно 23 вида из 8 родов (в природных парках – 19 видов из 7 родов), что составляет около 8% от всей аранеофауны полуострова и 11% – от фауны пауков природных парков Камчатки.

При сравнении с фаунами пауков ландшафтно-географически близких регионов (рис. 28), доля пауков данного семейства по отношению к общему количеству видов близка к уровню 10% или чуть ниже.

Пауки семейства Lycosidae, обитающие на территориях природных парков Камчатки, образуют 2 четко выраженных кластера – неарктический и сибирский, причем камчатские пауки уверенно входят в последний, успешно кореллируя с фаунами пауков-волков севера Дальнего Востока и Средней Сибири/Центральной Якутии.



Рис. 27. *Pardosa* spp. с добычей на снежинке
(Налычевский парк, экстрюзия «Верблюд», 4.07.2013, высота 1200 м ниже у. м.)

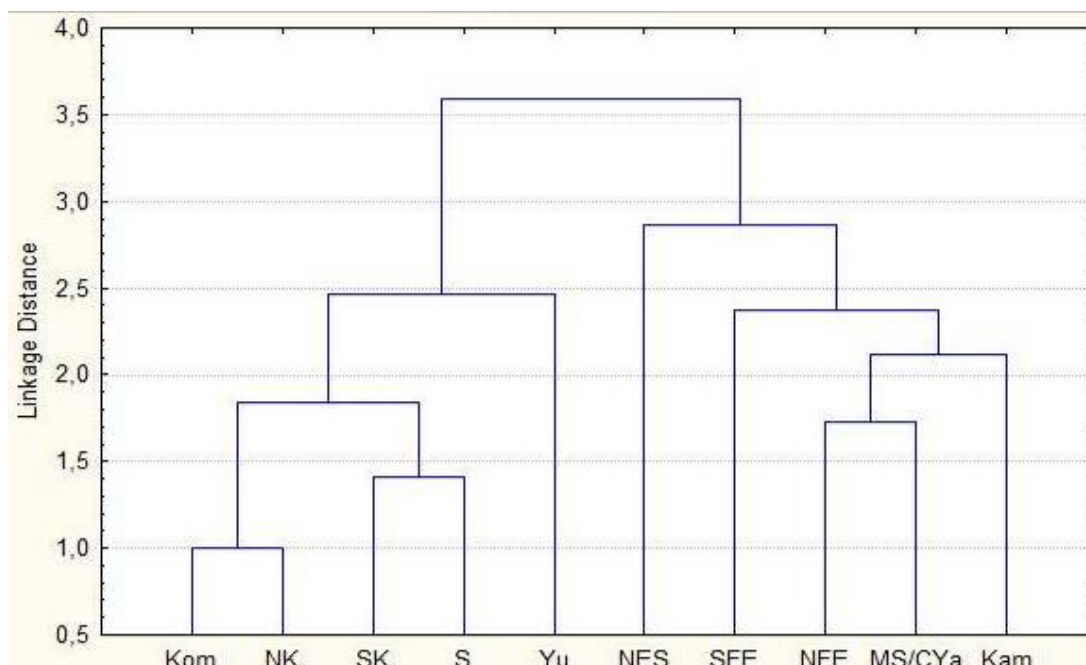


Рис. 28. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. *Lycosidae* Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон), MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия, NFE – север Дальнего Востока, SFE – юг Дальнего Востока, S – Сахалин, NK – Северные Курилы, SK – Южные Курилы, Kom – Командорские острова, NES – Северо-Восточная Сибирь; Kam – Камчатка

Наиболее представительным для Камчатки в целом и природных парков в частности является род *Pardosa*, составляющий в фауне пауков природных парков 50% от всего семейства.

Общими видами из этого рода для Камчатки и Аляски являются *Pardosa lapponica*, *P. palustris* и *P. tesquorum* (Dondale, 1997; Марусик, 2009).

Род *Alopecosa* представлен 4 видами для Камчатки и 3 – для природных парков полуострова, куда перенесены виды, ранее относимые к роду *Tarentula*. Для Корякии Ю. М. Марусик указывает дополнительно присутствие *Alopecosa aculeata* (Marusik, 2013). Род *Arctosa* после таксономической ревизии представляют 2 вида (Millidge, 1977). По одному виду для Камчатки (Михайлов, 1997) указаны представители родов *Acantholycosa*, *Pirata*, *Trochosa*, *Xerolycosa* (рис. 29).



Рис. 29. Наиболее часто встречающиеся доминанты герпетобионтных сообществ из числа пауков сем. Lycosidae на территориях природных парков. А – *Pardosa amentata* (шлаковые поля, Ключевской парк); Б – *Acantholycosa lignaria* (крыльцо кордона «Центральный», Налычевский парк); В – *Alopecosa aculeata* (опад, Южно-Камчатский парк); Г – *Pardosa groenlandica* (вулканический шлак, Толбачинский дол, Ключевской парк); Д – *Pirata* spp. (прибрежная растительность выходов термальных вод, Налычевский парк); Е – *Xerolycosa nemoralis* (район кордона «Авачинский перевал», Налычевский парк); Ж – *Pardosa palustris* (район кордона «Авачинский перевал», Налычевский парк)

Самки некоторых бродячих видов (*Arctosa* spp., *Trochosa* spp.) откладывают коконы в особые убежища (это могут быть пустоты под камнями либо небольшие норки) и после откладки переходят к оседлому образу жизни, пока не выведутся паучата. Все виды *Pardosa* spp., *Acantholycosa* spp. и некоторые *Alopecosa* spp. вынашивают кокон, прикрепив его к паутиным бородавкам (рис. 30). Некоторые пауки-волки плетут кокон из сине-зеленой паутины, например, *Acantholycosa lignaria*.

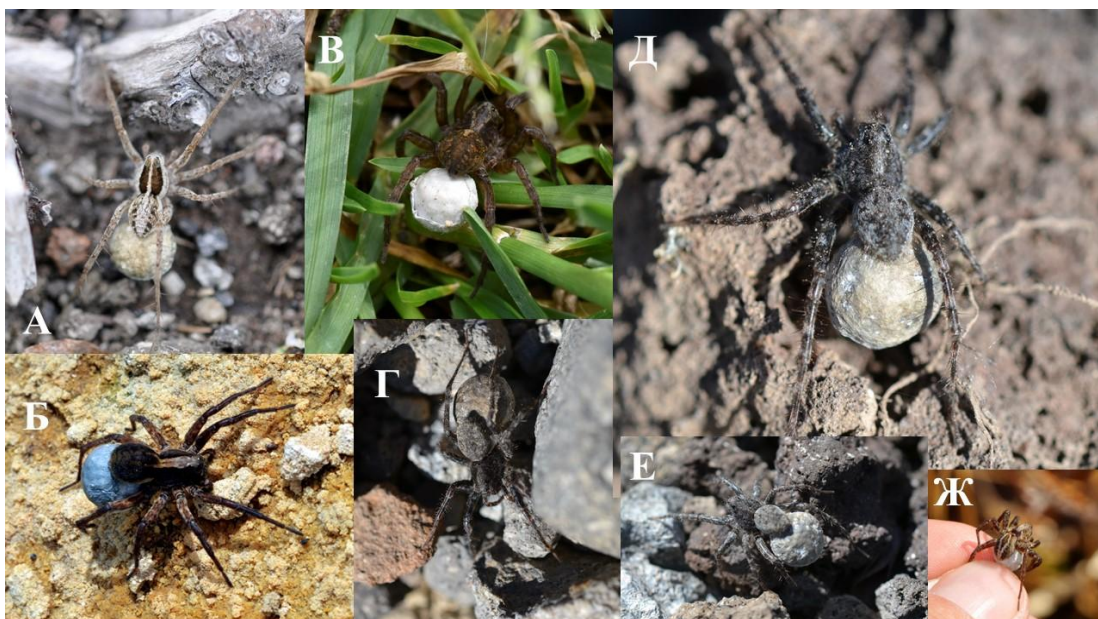


Рис. 30. Lycosidae spp. с коконами: А – горная тундра в районе модельной площадки «Авачинский перевал» (Налычевский парк); Б – травертиновый щит в центральной части Налычевской долины; В – в травостое на окраине термального болота (центральная часть Налычевской долины); Г, Д, Е – на шлаковых осыпях в районе вулкана Безымянный (Ключевской парк); Ж – в травостое (конец сентября, Южно-Камчатский парк)

Жизненный цикл у многих видов пауков-волков одногодичный. Исключение – крупные норные пауки и арктические виды. Приводимые в специальной литературе данные свидетельствуют, что у некоторых наиболее северных популяций *Pardosa* spp. и *Alopecosa* spp. каждый период между двумя линьками длится 1 год (Almquist, 2005; Марусик, 2011).

У всех пауков-волков наблюдается забота о потомстве. У тех видов, которые постоянно таскают кокон, отмечено, что самки могут открывать кокон и изливать на яйца жидкость из своего ротового аппарата, после чего кокон снова запечатывается. Ю. М. Марусик отмечает, что в верховьях Колымы самки *Pardosa algens* часто бегают по поверхности наледей вместе с коконами (Марусик, 2011). Аналогичное явление наблюдалось на снежниках в районе Авачинского перевала (Налычевский парк) в июне – июле 2013 г. и в июне – первой половине июля 2014 г., а также в апреле 2014 г. в предгорьях вулкана Ичинская сопка (Быстринский природный парк). Самка носит кокон, прикрепив его к паутинным бородавкам.

Когда паучки выбираются из кокона, они проводят от 1 до 2 недель на дорсальной стороне брюшка матери, облепив ее плотным клубком (рис. 31).



Рис. 31. Самки *Pardosa* spp. с молодью на дорсальной стороне брюшка (А – шлаковая осыпь, Авачинский перевал, июль 2016 г.; Б – нимфы на спине у самки (там же); В – андезитовая осыпь, предгорья Корякского вулкана, Налычевский парк, июль 2015 г.; Г – на деревянном настиле, Димчиканский кордон, Быстринский парк, июль 2012 г.; Д – на вулканическом субстрате, Ключевской парк, август 2016 г.; Е – на травертиновом ците, центральная часть Налычевской долины, август 2011 г.)

Необходимо отметить, что во многих экосистемах природного парка пауки рода *Pardosa* представлены типичными видовыми комплексами, составляющими значительную часть фауны наземных членистоногих в целом. Высокая численность и повсеместная встречаемость (табл. 9) этих пауков позволяют использовать их в качестве удобных индикаторных форм, в особенности при зоологической характеристике тундровых и горных биоценозов (Зюзин, 1978; Dondale, 1997).

Таблица 9

**Виды пауков семейства Lycosidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Acantholycosa lignaria</i>	Сухие лесные прогалины, небольшие камни	♀ – конец мая – начало сентября; ♂ – конец мая – середина июля	Все парки
<i>Alopecosa aculeata</i>	Лиственный опад, мох, сфагновые болота, приморские луга	С конца мая до начала сентября	Налычевский, Южно-Камчатский парки

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	Увлажненные участки, лесные опушки, разнотравные луга	Начало июня – середина сентября	Нальчевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>Alopecosa cuneata</i>	Сухие луга и тундры	♀ – начало июня – середина сентября; ♂ – конец мая – июнь	Все парки
<i>Arctosa raptor</i>	Сфагновые болота, берега рек, влажные луга, альпийская тундра	Июнь – август	Нальчевский, Ключевской парки
<i>Pardosa atrata</i>	Болота, термальные местообитания	С июня по сентябрь	Нальчевский, Южно-Камчатский парки
<i>Pardosa lapponica</i>	Альпийская тундра, березовые леса, стланиковые заросли в субальпике	♀ – середина июня – начало сентября; ♂ – июнь – июль	Все парки
<i>Pardosa palustris</i>	Сфагновые болота, сухие и увлажненные луга, тундра	♀ – с середины мая до середины октября; ♂ – с конца мая до конца июля	Южно-Камчатский, Нальчевский парки
<i>Pardosa riparia</i>	Сухие леса, луговины, тундра	♀ – с середины мая до конца сентября; ♂ – с середины мая до конца сентября	Все парки
<i>Pardosa schenkeli</i>	Луговины	С начала июня по август	Нальчевский, Южно-Камчатский, Ключевской парки
<i>Trochosa terricola</i>	Лесные опушки, под камнями, иногда – среди мха	Весь год	Все парки
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	Вересковые пустоши, березняки, тундры, лиственный лес	♀ – конец мая – начало сентября; ♂ – середина мая – конец июня	Все парки

Во многих экосистемах природных парков Камчатки пауки рода *Pardosa* представлены типичными видовыми комплексами, составляющими значительную часть фауны наземных членистоногих. Высокая численность и повсеместная встречаемость этих пауков позволяет использовать их в качестве удобных индикаторных форм, в особенности при экологической характеристике тундровых и горных биоценозов.

4.11. Семейство Miturgidae

Обитатели подстилки в широком спектре биотопов с умеренной и высокой влажностью. Избегают лишь сухих мест и сильно затененных участков. Самки встречаются в течение всего года. Самцы относительно редки. *Zora* spp. – активные дневные охотники, габитуально напоминающие пауков семейства Lycosidae.

На территории Нальчевского природного парка (в районе оз. Нальчева) встречается только один вид – *Zora spinimana*. Пауки этого вида предпочитают селиться в травянистом ярусе, на мелком подросте в почвенной подстилке, среди мха и детрита.

Половозрелые особи встречаются круглогодично. По некоторым литературным данным, могут быть активны зимой на снегу (Almquist, 2006).

4.12. Семейство Philodromidae

Philodromidae – относительно небольшое, практически всесветно распространенное семейство. Для территорий природных парков Камчатки зарегистрировано 7 видов, относящихся к 3 родам, причем один из них – *Thanatus nigromaculatus* – более нигде в России не отмечен (Михайлов, 1997). Однако Д. В. Логунов (Logunov, 1996) предполагает (на основании реставрации голотипа из коллекции Б. Дыбовского), что вид можно рассматривать как синоним *T. coloradensis*. Согласно последним фаунистическим сводкам (World Spider Catalog, 2018), данный вид обитает на российском Дальнем Востоке и ранее был известен как *T. alpinus*. Более полно для Камчатки представлены роды *Philodromus* и *Tibellus*.

Несмотря на это, в фаунах севера Дальнего Востока, Сахалина и Аляски (Юкон) пауки этого семейства представлены хорошо (по 12 видов – в фаунах севера Дальнего Востока и Сахалина, 14 видов – в фауне Аляски (Юкон)), они не отмечены на Командорских островах. Всего 2 вида отмечено для Северных Курил (Efimik, 1999). Тем не менее, общая доля (рис. 32) этого семейства в региональных аранеофаунах находится приблизительно на одном уровне (3,7% – для Камчатки в целом, 2,9% – для севера Дальнего Востока, 3,5% – для Сахалина, 2,9% – для Северных Курил, 4,1% – для Аляски (территория Юкон)).

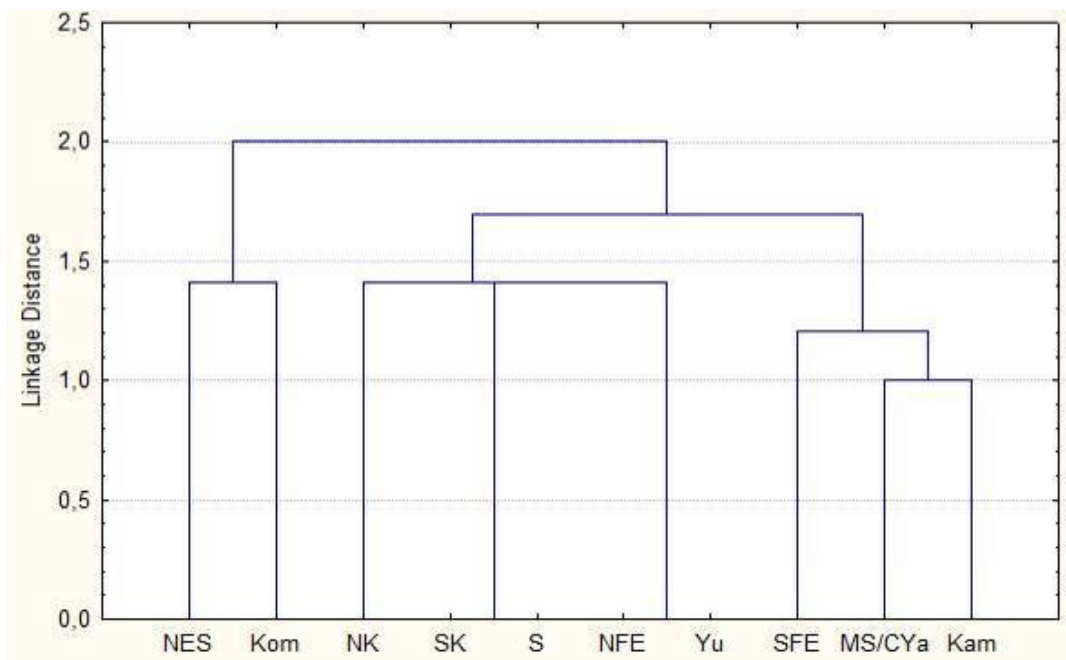


Рис. 32. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. *Philodromidae* Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон); MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия; NFE – север Дальнего Востока; SFE – юг Дальнего Востока; S – Сахалин; NK – Северные Курилы; SK – Южные Курилы; Kom – Командорские острова; NES – Северо-Восточная Сибирь; Kam – Камчатка

Большинство известных для природных парков Камчатки видов – дневные хищники, которые населяют широкий спектр биотопов во всех природных зонах, и в отличие от других бродячих видов, освоили все ярусы. Причем один и тот же вид может охотиться в совершенно разных условиях. К примеру, *Thanatus formicinus* встречается и на шлаковых осыпях, и на почве, и среди травостоя, и, кроме того, на кустах и деревьях. Однако большинство видов адаптировано к определенным условиям (табл. 10). К примеру, удлинённые *Tibellus* spp. и некоторые *Philodromus* spp. обитают только среди травостоя.

Таблица 10

**Виды пауков семейства *Philodromidae*,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Philodromus cespitum</i>	Смешанный лес, можжевельник, луговины	С конца мая до конца сентября	Налычевский, Южно-Камчатский парки
<i>Philodromus poecilus</i>	Лесные местообитания	С конца мая до августа	Все парки
<i>Philodromus aureolis</i>	Хвойные леса, заросли можжевельника	♀ – конец мая – начало сентября; ♂ – конец мая – конец июня	Южно-Камчатский парк
<i>Thanatus formicinus</i>	Сухие луга и остепненные участки; отмечен в горных тундрах и на шлаковых полях	С начала июня по сентябрь	Налычевский, Южно-Камчатский, Ключевской парки

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Tibellus oblongus</i>	Травостой на открытых пространствах; часто встречаются в зарослях по берегам водоемов	♀ – с конца мая по октябрь; ♂ – с конца мая по сентябрь	Быстринский, Налычевский, Южно-Камчатский парки
<i>Tibellus maritimus</i>	Высокотравье, прибрежные заросли, приморские луга	♀ – конец мая – середина сентября; ♂ – конец мая – середина августа	Южно-Камчатский, Налычевский парки

Самки многих *Philodromus* и *Thanatus* откладывают линзовидный кокон и прикрепляют его к субстрату (камням, сухим листьям, коре деревьев) с помощью тонкого полупрозрачного полога и охраняют его, сидя поверх полога. Кокон крупный, чуть меньше размера тела, а полог часто превышает размах ног. Самки *Tibellus*, напротив, размещают свои коконы на травинках или невысоких кустарниках и вокруг кокона сплетают плотный белый полог (рис. 33).

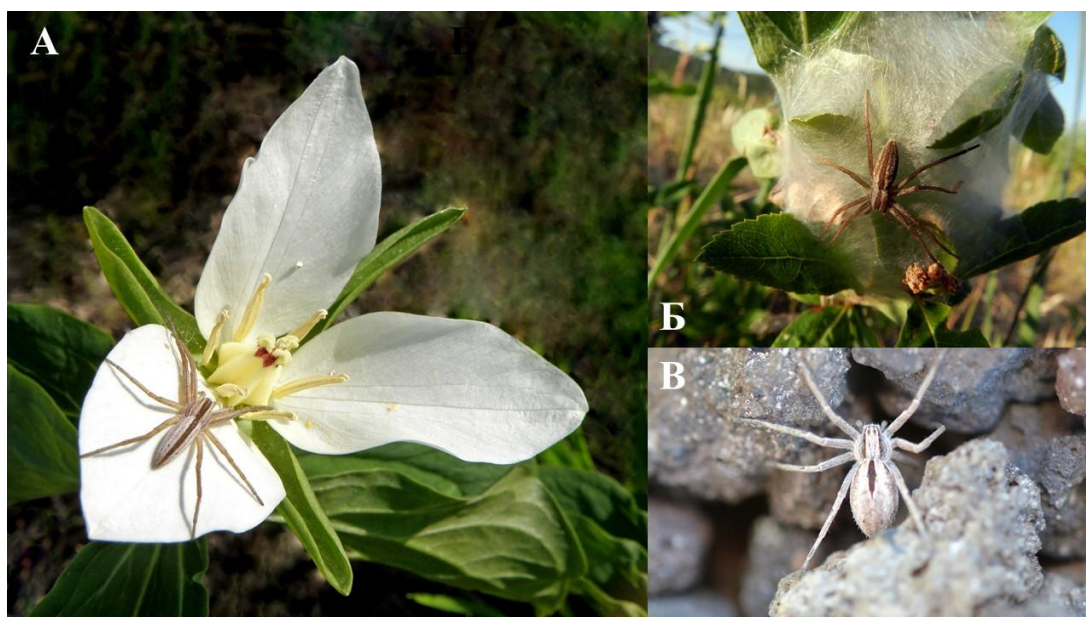


Рис. 33. А – *Tibellus* spp. на триллиуме (Налычевский парк, 13.06.2017);

Б – *Tibellus* spp. охраняет кокон (Быстринский парк, 22.07.2012);

В – *Thanatus formicinus* (Налычевский парк, Авачинский перевал, шлаковая осыпь, 14.07.2016)

Зимуют филодромиды, судя по всему, только неполовозрелыми (Марусик, 2011).

4.13. Семейство Pisauridae

На Камчатке в целом известен один вид – *Dolomedes fimbriatus* по литературным данным (Sytshevskaja, 1935), в том числе – с территорий, на которых позже были образованы Быстринский и Налычевский природные парки.

В фаунах сопредельных регионов семейство Pisauridae также представлено очень слабо: по одному виду для Севера Дальнего Востока и Аляски (Юкон), в видовых списках Сахалина, Северных Курил и Командорских островов представители данного семейства по имеющимся в настоящее время данным отсутствуют (World Spider Catalog, 2018).

4.14. Семейство Salticidae

Относительно небольшим по числу видов является семейство пауков-скакунчиков (Salticidae), доля которых в аранеофауне Камчатки составляет чуть более 3%. Для Магаданской области эта доля составляет 4,9%, для Сахалина – 6,4%, для Северных Курил – 4,3%, для Аляски (Юкон) – 5%. В аранеофауне Командорских островов это семейство, по всей видимости, отсутствует.

По одному виду аранеофауна Камчатки представлена 5 семействами: *Dendryphantes*, *Evarcha*, *Heliophanus*, *Marpissa* и *Sitticus*. Три вида, отмеченных для Камчатки (Михайлов, 1997), встречаются также на Сахалине: *Heliophanus camtschadalicus*, *Marpissa pomatia* и *Sitticus caricis*.

Salticidae в природных парках Камчатки встречаются в основном в растительных сообществах (рис. 34).

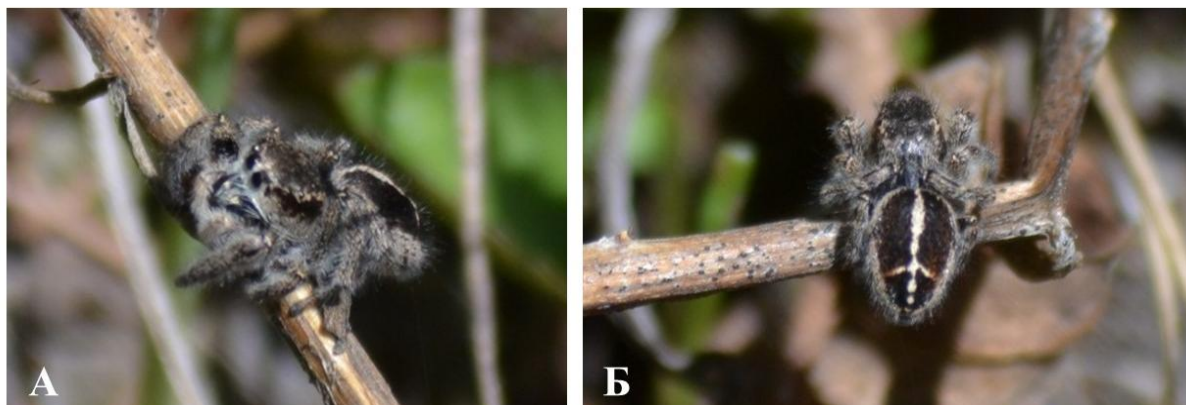


Рис. 34. *Pellenes tripunctatus* (Быстринский парк, май 2018 г.):
А – вид спереди, Б – дорсальная сторона брюшка

Большинство видов населяют травостой и кустарники, есть и подстилочные (в лесу) виды (некоторые *Euophrus* spp.), и дендробионты (некоторые *Sitticus* spp.) (табл. 11).

Таблица 11

**Виды пауков семейства *Salticidae*,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Dendryphantes rudis</i>	Сухие луга, заросли можжевельника	♀ – июнь – середина сентября; ♂ – середина июня – середина августа	Все парки
<i>Evarcha falcata</i>	Вересковые пустоши, лесные опушки, болота, приморские луга, заросли можжевельника	С конца мая до конца сентября	Южно-Камчатский, Нальчевский парки
<i>Heliophanus camtschadalicus</i>	Голубичники, шикшовники, низкотравные луга, кустарничковые и каменистые тундры, болота вдоль морских побережий	♀ – конец мая – конец августа; ♂ – конец мая – конец июня	Все парки
<i>Marpissa radiata</i>	Сырые болотистые места, по берегам водоемов в осоковых и вейниковых зарослях	С конца мая до конца сентября	Южно-Камчатский парк
<i>Pellenes tripunctatus</i>	Луговины, равнинная тундра	♀ – июнь – август; ♂ – июнь – июль	Все парки

Для всех скакунчиков характерна забота о потомстве. Многие виды откладывают небольшое количество яиц. Самка сплетает логово без какого-либо выхода, в котором откладывает один кокон.

4.15. Семейство *Tetragnathidae*

На территории природных парков Камчатки отмечено 7 видов из 2 родов – *Pachygnatha* и *Tetragnatha*. Если обращаться к литературным данным, то в целом фауна пауков севера Дальнего Востока представлена 7 видами, относящимся к 3 родам, причем 6 видов из 7 являются общими для всех региональных фаун (рис. 35).

Говоря о распространении родов, необходимо отметить, что *Tetragnatha* spp. и *Pachygnatha* spp. населяют всю азиатскую часть России.

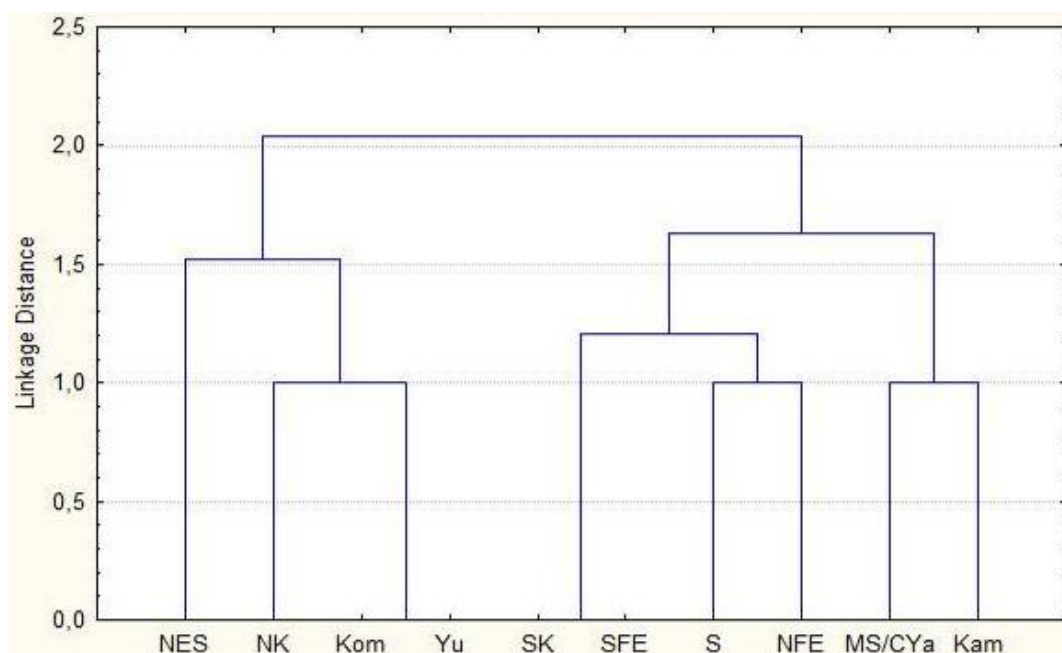


Рис. 35. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. *Tetragnathidae* Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон); MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия; NFE – север Дальнего Востока; SFE – юг Дальнего Востока; S – Сахалин; NK – Северные Курилы; SK – Южные Курилы; Kom – Командорские острова; NES – Северо-Восточная Сибирь; Kam – Камчатка

Все виды – кругопряды; исключение составляют лишь взрослые *Pachygnatha* spp., которые вторично утратили способность плести сеть (Almqvist, 2006; Марусик и др., 2011). Сети у всех видов правильные, но с более редкими и относительно нежными нитями спирали, чем у пауков-крестовиков (*Araneidae*). Центр сети чаще всего свободный (не заплетенный).

Питаются тетрагнатиды преимущественно комарами и другими амфибиотическими насекомыми. Сети большинство видов устраивает среди травостоя, кустарников и в нижних частях крон деревьев. Исключение – *Pachygnatha* spp., которые сплетают сети у поверхности почвы.

Tetragnatha spp. может быть встречена на сети в дневное время, но обычно сидит на близлежащих травинках, прижавшись к ним и вытянув ноги вдоль травинки. Заметить паука при этом очень сложно. В дневное время их легко собирать с помощью сачка, укусами. Основные сведения об экологии наиболее часто встречающихся на территории природного парка видов содержатся в табл. 12.

Таблица 12

**Виды пауков семейства *Tetragnathidae*,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Pachygnatha clercki</i>	Мох, листовая подстилка, на растениях	Круглогодично	Все парки
<i>P. degeeri</i>	Поверхность почвы, низкий травостой, луга, пустоши, равнинные тундры	Круглогодично	Все парки
<i>Tetragnatha dearmata</i>	Влажные луга, болота, приморские луга	С конца мая до середины октября	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>T. extensa</i>	Околоводная растительность по берегам ручьев, канав, термальных болот	Конец мая – начало октября	Налычевский, Быстринский парки

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>T. obtusa</i>	Деревья, сухие луга, равнинные тундры	Июнь – конец августа	Все парки
<i>T. pinicola</i>	Хвойные породы деревьев, травостой	Июнь – июль	Все парки

4.16. Семейство Theridiidae

В фауне Камчатки зарегистрировано 9 видов из 6 родов, что составляет свыше 5% от общего состава аранеофауны полуострова (Михайлов, 1997) и природных парков Камчатки. В аранеофаунах сопредельных регионов наблюдается схожее процентное соотношение – 3,7% для Магаданской области, 4,7% – для Сахалина, 5,3% – для Командорских островов, 4,3% – для Северных Курил, 5,9% – для Аляски (Юкон) (рис. 36).

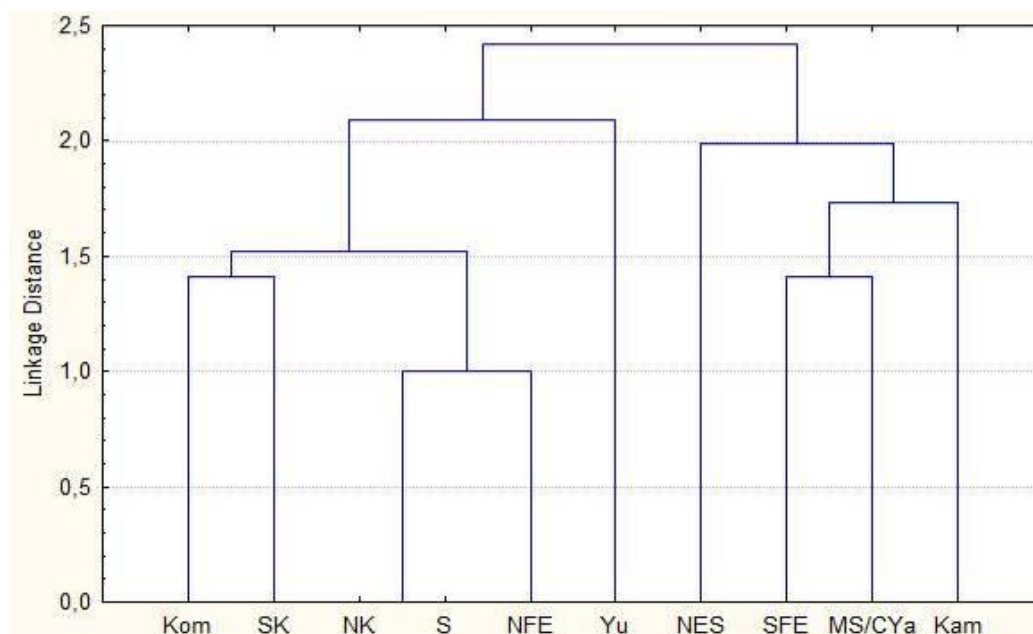


Рис. 36. Дендрограмма таксономического сходства аранеофаун сем. *Theridiidae* Камчатки и сопредельных регионов (метод невзвешенного парно-группового арифметического среднего, евклидово расстояние). Обозначения регионов: Yu – Аляска (территория Юкон); MS/CYa – Средняя Сибирь и Центральная Якутия; NFE – север Дальнего Востока; SFE – юг Дальнего Востока; S – Сахалин; NK – Северные Курилы; SK – Южные Курилы; Kom – Командорские острова; NES – Северо-Восточная Сибирь; Kam – Камчатка

Видовое разнообразие в пределах родов для Камчатки низкое (1–2 вида в пределах одного рода). По одному виду отмечено для родов *Parasteatoda*, *Enoplognatha* и *Robertus*. По двум видам – для родов *Euryopis* и *Steatoda*. По одному виду отмечено для родов *Theridion* и *Phylloneta*.

Теридииды природных парков Камчатки населяют почти все типы биотопов и все ярусы, от подстилки до крон деревьев. Некоторые виды рода *Steatoda* являются синантропными (например, *S. bipunctata*). Кроме *Steatoda* spp., в хозяйственных постройках кордонов часто отмечались *Parasteatoda* spp. В сравнении с другими семействами, среди теридиид высока доля видов, обитающих на деревьях и кустарниках. В этом плане они сравнимы только с пауками сем. *Araneidae*.

подавляющее большинство видов плетут паутину, однако у *Euryopis* spp. сеть редуцировалась до нескольких сигнальных нитей. Эти пауки охотятся исключительно на муравьев. Видимо, поэтому на севере, где муравьев мало, встречается всего один вид *Euryopis* (табл. 13).

**Виды пауков семейства Theridiidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Parasteatoda lunata</i>	Каменистые осыпи в лиственных лесах	♀ – в течение всего сезона; ♂ – первая половина лета	Южно-Камчатский, Налычевский парки
<i>Euryopus falmaculata</i>	Моховая и травянистая подстилка, луговины, тундровые кустарнички	♀ – с конца мая до начала октября; ♂ – с середины мая до конца июня	Все парки
<i>Robertus lividus</i>	В основном, лиственная подстилка и мох в лесных биотопах	Весь год	Южно-Камчатский, Налычевский, Быстринский парки
<i>Steatoda albomaculata</i>	Открытые сухие участки под камнями, среди детрита	С конца мая до середины сентября	Ключевской, Налычевский парки
<i>Steatoda bipunctata</i>	Под корой деревьев; иногда – в хозяйственных постройках	Весь год	Налычевский, Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>Phylloneta impressa</i>	На травянистых растениях, реже – на кустарниках	♀ – июнь – начало сентября; ♂ – июнь – июль	Южно-Камчатский, Ключевской парки
<i>Theridion pictum</i>	Тяготеют к увлажненным местообитаниям, растениям	♀ – июнь – август ♂ – июнь – июль	Все парки

4.17. Семейство Thomisidae

Семейство Thomisidae представлено в фауне природных парков Камчатки 7 видами, что явно меньше, чем на севере Дальнего Востока, Сахалине и Аляске (Юкон), но в целом (если смотреть на процентное соотношение в фаунах сопредельных регионов) сопоставимо с числом видов семейства в вышеназванных региональных фаунах (в целом по Камчатке известно 11 видов пауков этого семейства). Преобладают виды рода *Xysticus* и *Ozyptila*.

Пауки этого семейства по типу охоты относятся к бродячим засадникам. Населяют самые разные биотопы и стации; большинство видов предпочитают кустарники, травостой, подстилку. Многие виды охотятся, поджидая жертву на цветах (рис. 37).

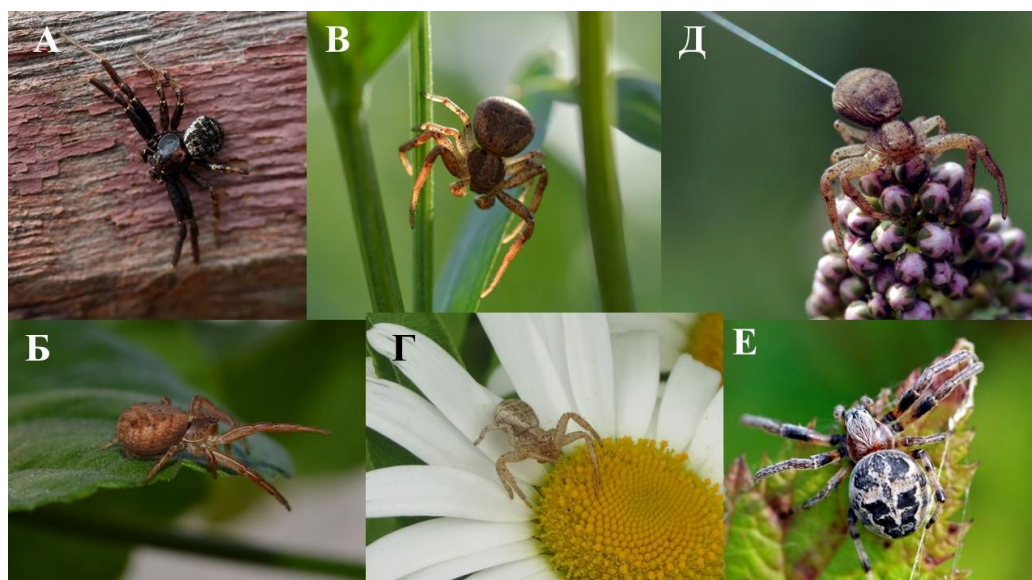


Рис. 37. *Thomisidae* spp. природных парков Камчатки. А – на крыльце кордона «Центральный» (Налычевский парк, август 2016 г.); Б, В – в травостое (Южно-Камчатский парк, 2012 г.); Г – на ромашке (Налычевский парк, 2017 г.); Д – на спирее (возле офиса КГБУ «Природный парк «Вулканы Камчатки»», август 2014 г., г. Елизово); Е – в травостое (Налычевский парк, 2015 г.)

Краткие сведения об экологии пауков данного семейства, отмеченных на территориях природных парков Камчатки, приведены в табл. 14.

**Виды пауков семейства Thomisidae,
наиболее характерные для территорий природных парков Камчатки**

Вид	Предпочитаемый биотоп	Когда встречается	Где отмечен
<i>Ozyptila orientalis</i>	Низкая растительность	Июнь – август	Южно-Камчатский парк
<i>O. rauda</i>	Болота, увлажненные участки равнинных тундр	Конец мая – начало сентября	Южно-Камчатский, Быстринский парки
<i>O. sincera</i>	Кустарник	Июль – август	Южно-Камчатский парк
<i>Xysticus emertoni</i>	Высокотравье	Июнь – первая половина сентября	Налычевский парк
<i>X. luctuosus</i>	Низкая растительность, кустарники, иногда – в лесных массивах и на берегах озер	♀ – весь год; ♂ – конец мая – начало августа	Все парки
<i>X. obscurus</i>	Болота, равнинные и горные тундры	♀ – с июня по сентябрь; ♂ – конец мая – середина июля	Все парки
<i>X. sibiricus</i>	Высокотравье, кустарники в подлеске каменноберезовых и смешанных лесов	С июня по 1-ю половину сентября	Южно-Камчатский парк

Необходимость инвентаризации фауны пауков природных парков Камчатки очевидна. Пауки представляют собой богатую, крайне интересную для изучения группу наземных беспозвоночных животных. По нашему мнению, на территории Камчатки в целом и в природных парках Камчатки в частности возможно нахождение неарктических видов пауков, которые отмечены на Аляске и на севере Канады (как территориях со сходными природными условиями). Эта позиция обосновывается в следующих главах настоящего исследования.

Глава 5. ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ПАУКОВ ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ

5.1. Предпосылки к зоогеографическому анализу фауны пауков природных парков Камчатки

Камчатка интересна с биогеографических позиций прежде всего как территория, пограничная между палеарктической и неарктической фаунами. Э. Матис (1986) включает Камчатку в состав Азиатской Берингии (часть Берингии в границах северо-востока России, включая шельфы внутренних морей с о. Врангеля, Командорами и Северными Курилами). Э. Матис утверждает, что в геологической истории биоты Азиатской Берингии имели место более или менее тесные генетические связи с Американской Берингией и Ангаридой, а через них – с более отдаленными частями Европы и Америки (Матис, 1986; Мутин, 2014; Nenasheva, 2017).

По мнению многих исследователей, Берингия не только выполняла роль моста суши, по которому осуществлялись интенсивные миграции растений и животных между Евразией и Северной Америкой, но и являлась важной областью флоро- и фауногенеза, с которой связано происхождение многих элементов, играющих в настоящее время важные роли в тундровых и таежных флорах и фаунах. К. Б. Городков указывает, что для большинства ареалов, образовавшихся в результате поздних миграций через Берингию, характерно проникновение видов к северу хотя бы до лесотундры, что объясняется суровым климатом и безлесьем моста в последний период его существования (Городков, 1984). При этом исследователь говорит о «Берингийском фильтре», позволявшем широкий обмен видами арктической и в меньшей степени высокобореальной биоты. Если судить исключительно по паукам, то Берингия являлась не только важным фауногенетическим центром в северной Голарктике (к северу от 55° с. ш.), но и фактически единственным, если судить как по числу (доле) эндемиков, так и по таксономическому разнообразию (Марусик, 2007). Более того, нередко именно с этой областью связывают и первичное становление тундровых и таежных ландшафтов (Куренцов, 1963, 1967; Кулаков, 1973; Давидович, 1976; Матис, 1986; Лазуков, 1989; Стишов, 2004; Марусик, 2007). Ю. М. Марусик, в частности, отмечает, что Берингийский сектор Субарктики – не только и не столько переходный регион между Сибирью и Неарктикой, как представлялось раньше на основе изучения распространения пауков, но и крупнейший фауногенетический центр, с беспрецедентно высоким для северных широт уровнем эндемизма и видового разнообразия (Марусик, 2007).

Между тем реконструкция древнейшей истории рельефа Камчатки свидетельствует о том, что она не могла быть регионом становления своеобразной и эндемичной флоры и фауны в ранге крупных систематических групп (Лобков, 2002). Е. Г. Лобков мотивирует это тем, что древние эндемики, если они и были на Камчатке, вряд ли могли пережить неоднократные похолодания, происходившие в плейстоцене, особенно – верхнеплейстоценовое похолодание, которое привело к радикальному изменению природной среды и ландшафтного облика полуострова. С окончанием холодной эпохи – в конце позднего плейстоцена и голоцене с постепенным восстановлением лесного покрова фауна Камчатки (прежде всего лесная), по сути, формировалась заново. Таким образом, возможности изолированного автохтонного флоро- и фауногенеза на Камчатке в последние геологические эпохи, и особенно в позднечетвертичное время, были невелики (Лобков, 2002).

Пауки – хороший модельный объект для разработки системы ареалов, поскольку они имеют достаточно высокое видовое разнообразие, представлены большим количеством жизненных форм, являются полифагами, у них отсутствует прямая связь с флорой. Все это делает их почти идеальным объектом для зоогеографических исследований (Марусик, 2007). Относительно слабая видоизмененность биоты природных парков Камчатки человеком в сравнении со многими значительно более освоенными территориями по-

зволяет рассматривать этот регион в качестве приемлемой естественной модели (эталона) для изучения общих поясных, секторных, высотно-поясных и локальных ландшафтных закономерностей организации природы на примере таких ее биологических компонентов, как пауки. Распространение многих видов, особенно на Севере, лимитируется исключительно климатическими (в основном термическими) факторами. Одновременно пауки широко распространены от тропиков до Арктики, имеют высокое видовое разнообразие, населяют практически все наземные биотопы, многие виды могут пассивно перелетать на паутине огромные расстояния. Разнообразие ландшафтно-климатических условий природных парков Камчатки дает возможность для каждого вида иметь широкий набор подходящих для обитания стадий, что, в свою очередь, позволяет достаточно точно определить оптимум их распространения.

Современное зоогеографическое районирование Камчатки – вопрос сложный и до сих пор во многих отношениях спорный. Разные исследователи придерживаются по этому поводу различных концепций (Дементьев, 1940; Аверин, 1957; Куренцов, 1963, 1966; Лобков, 2010), единого мнения по данному вопросу пока нет.

Определяющее влияние на характер распространения аранеофауны по территории Камчатки имеет фактор полуостровного положения (сильная изолированность от материка). Вторым определяющим фактором можно считать геологическую историю формирования современных очертаний Камчатки в плейстоцене и голоцене (Мелекесцев, 1974), о чем кратко упоминалось в главе 2.

Анализ ареалов видов камчатской аранеофауны позволит установить, в какой степени она связана с окружающими фаунами, и определить характер ее реликтовых форм.

В истории развития фауны Берингии большое значение имеет ее отношение к фауне древней Ангариды. А. И. Куренцов (1967) высказал предположение, что еще в конце третичного периода берингийская фауна являлась восточным сектором ангарской. Становление берингийской фауны и сложение ее основных наземных комплексов происходило в самом конце плиоцена и в плейстоцене в связи с ледниковыми явлениями и морскими трансгрессиями в северо-восточной Сибири. А. И. Куренцов также допускает, что уже в плиоцене на восточных склонах периферических хребтов этой страны могли сложиться условия, способствовавшие возникновению психрофильных ценозов (Куренцов, 1963). Образование окраинных морей Восточной Сибири, а в связи с этим и всеобщее поднятие влажности, в значительной степени преобразовали криоксерофильную фауну древней Берингии и стимулировали процессы формообразования влаголюбивых видов и развитие их биоценозов. Ледниковые явления окончательно завершили образование современных экологических группировок берингийской фауны и создали современную картину их географического распространения (Куренцов, 1963, 1967; Боярская, 1989; Верховская, 1987).

В фауне пауков долинных лиственных лесов Камчатки прежде всего выделяются виды, широко распространенные в пределах всей Палеарктики. Одни из них идут через всю Сибирь без заметных разрывов в ареале (*Phylloneta impressa*, *Larinioides patagiatus*, *Hypsosinga sanguinea*, *Araneus quadratus*, *Araneus diadematus*). Другие (их значительно меньше) обыкновенно распространены по всей Восточной Сибири, но отсутствуют в Западной Сибири, а затем, после дизъюнкции, вновь встречаются в лесной области Европы (*Araniella proxima*, *Micaria subopaca* и др.). Третью географическую группу в лиственных лесах Камчатки образуют виды, которые по общему распространению идут к западу только до Енисея. В отличие от первых двух групп, они обыкновенно не распространены далеко к югу, т. е. не проникают в пределы ареала маньчжурской или амурской фауны (например, *Dictyna schmidtii*, *Pirata praedo*). К этим видам (по аналогии с энтомофауной) вполне применимо название ангарских (Куренцов, 1963). Их нахождение на Камчатке заслуживает еще внимания в том отношении, что они на этой территории в ряде случаев оторваны от основного ареала в Восточной Сибири (например, *Euryopis flavomaculata*, отмеченный для Камчатки в каталоге К. Г. Михайлова (1997), не имеет распространения

на Курильских островах, Сахалине, севере Дальнего Востока и северо-восточной Сибири; ближайшие к Камчатке территории его распространения – юг Дальнего Востока и Центральная Сибирь). Данные виды до настоящего времени не найдены как севернее Камчатки, так и южнее, на Курильских островах и Сахалине. Уместно предположить, что эти виды могли проникнуть на Камчатку в то время, когда существовала связь последней с Восточной Сибирью через Охотское море, на месте которого в плейстоценовое время была суша (Куренцов, 1963; Кулаков, 1973).

В целом за основу берется гипотеза, что фауна камчатских тополево-ивовых лесов сложилась из древних элементов третичной фауны, которая раньше имела широкое распространение в Восточной Сибири. В настоящее время она представляет наиболее обедненную, преобразованную временем северную ветвь этой фауны (Куренцов, 1963).

Фауна пауков темнохвойной тайги на Камчатке имеет ряд особенностей. Она отличается большой бедностью по сравнению с фауной таких лесов в других частях Дальнего Востока. Необходимо подчеркнуть, что тайга на Камчатке образована не только аянской елью, но и курильской лиственницей. Поэтому тайга Камчатки скорее напоминает темнохвойные леса Аляски и Британской Колумбии, в состав которой входят и виды лиственницы (Егорова, 1982). В ней можно выделить несколько ареальных групп.

К первой группе относятся общебореальные виды, распространенные на всем пространстве таежной зоны Евразии. На Камчатке к таким видам относятся *Diplocentria rectangulata*, *Dismodicus alticeps*, *Erigone atra*, *Tunaguna debilis*, *Larinioides cornutus*, *Tibellus oblongus*, *Lepthyphantes complicatus*, *L. luteipes*, *Walckenaeria lepida*, *Araneus marmoreus* и др.

Вторая географическая группа камчатских таежных видов распространена также на Курильских островах, на Сахалине, в горах Японии и в Сихотэ-Алине (*Enoplognatha caricis*).

Третья группа видов в пределах темнохвойной тайги на Камчатке по своему распространению является голарктической (*Allomengea dentisetis*, *Bathypantes gracilis*, *Xysticus luctuosus* и др.).

Крайне бедная таежная фауна Камчатки, биоценологически сохранившаяся на полуострове только в центральной его части (в частности, на территории Быстринского природного парка), с одной стороны, имеет очень близкие генетические связи с более богатым комплексом таежной фауны Сихотэ-Алиня, Охотского побережья и прилегающих островов. С другой стороны, данная фауна имеет (хотя и более отдаленную) генетическую связь с фауной темнохвойной тайги юга Аляски и Британской Колумбии. К северу от названных мест в современную эпоху эта фауна не сохранилась ни в северо-восточной Сибири, ни в северных частях Аляски (показательным в этом отношении может считаться паук *Euryopis argentea*. На территории России места его обитания отмечены только на Камчатке и в горах Южной Сибири (Михайлов, 1997), однако он также отмечен для Аляски (Dondale, 1997) и Канады (Paquin, 2003), так что может с полным основанием быть отнесенным к реликтам берингийской фауны.

Можно в известной степени допустить, что с конца третичного периода и до голоцена включительно на пространствах, примыкающих к Тихому океану, в частности, на периферических хребтах восточной Азии и западной Америки, происходил непрерывный процесс изменений таежного фаунистического комплекса наземных беспозвоночных с перемещением во времени центров его развития. Есть много оснований предполагать, что на территории древней Берингии также существовали условия для развития таежных центров. Под влиянием ледниковых явлений, трансгрессий и регрессий моря последние в большей степени исчезли или частично сохранились в близлежащих к Берингову морю участках темнохвойной тайги – современных центрах ее развития как в Сибири, так и в северо-западной Америке (Nenasheva, 2017).

Аранеофауну каменноберезняков и высокотравных лугов условно подразделяют на несколько подгрупп по аналогии с типологизацией энтомофауны Камчатки А. И. Куренцовым (1963).

Первую подгруппу образуют виды, которые помимо Камчатки распространены еще на Сахалине, а также в горах островов Хонсю и Хоккайдо (например, *Tmeticus tolli*).

Ко второй подгруппе относятся те виды, которые в основном занимают средние и северные Курильские острова и отчасти заходят на Камчатку. К этой подгруппе, очевидно, логично отнести виды, общие для северных островов Курильской гряды, Сахалина и Камчатки (*Kaestneria pullata*, *Hypomma affine*, *Bathyphantes pogonias*). Для всех этих «островных» видов характерно то, что они неизвестны ни на материковом побережье северной Камчатки, ни севернее Алеутской гряды (как на Аляске, так и на прилегающих к ней островах). Их можно назвать южноберингийскими видами. Современная картина их распространения на Камчатке вызвана, вероятно, теми процессами трансгрессии моря, которые привели к образованию островов и морских акваторий на юге Берингии (Ненашева, 2015; Nenasheva, 2017).

В целом в распространении всех рассмотренных видов наблюдаются следующие закономерности: 1) ареалы всех подгрупп сконцентрированы в основном у берегов Охотского и отчасти Берингова и Японского морей; проникновение видов к западу не идет далее прибрежной полосы морей; 2) хотя ареалы всех подгрупп по своей конфигурации явно формируются в меридиональном направлении, что связано с некоторой общностью экологических условий, в целом, к югу от Камчатки наблюдается качественный и количественный спад фауны каменноберезняков и высокотравья.

На основании проанализированных данных (Куренцов, 1963; Кулаков, 1973; Верховская, 1987 и др.) можно высказать предположение, что формации каменноберезовых лесов и высокотравья, как и их аранеофауна, не являются производными широколиственных третичных лесов, а по своей экологии стоят ближе к темнохвойной тайге, которая, как отмечалось выше, была распространена в Берингии в плиоцене и плейстоцене. Показателем этого является нередкое совместное произрастание в горах темнохвойной тайги и каменноберезняков, а также обычное внедрение каменноберезняков в стланиковые формации у верхней границы лесной зоны.

А. И. Куренцов предположил, что все широко распространенные палеарктические и голарктические виды наземных беспозвоночных, экологически приуроченные на Камчатке к каменноберезовым лесам и высокотравью, являются, вероятно, одними из древнейших элементов фауны на полуострове (Куренцов, 1966). Их огромные ареалы доказывают их экологическую пластичность и приспособляемость к различным ландшафтно-географическим условиям. Вполне возможно, что некоторые из этих элементов фауны пауков Камчатки явились первыми основателями ее главнейших экологических группировок, в том числе – биоценозов каменноберезовых лесов и высокотравья.

Виды, относящиеся к фауне стланиковых лесов и по своему распространению тяготеющие к берегам окраинных морей азиатского материка, предположительно могли возникнуть в условиях горных хребтов Берингии (*Ivielum sibiricum*, *Xysticus sibiricus*). Палинологи утверждают, что ареалы кедрового стланика на Северо-Востоке Сибири начали расширяться после голоценового климатического оптимума (Давидович, 1976).

Зоогеографически *высокогорная фауна* Камчатки не менее разнообразна, чем фауны рассмотренных выше ландшафтных зон. Она может, как и в случае аранеофауны каменноберезняков и высокотравья, быть также разделена на несколько подгрупп. Особый интерес представляет группа, которую по аналогии с типологизацией энтомофауны региона А. И. Куренцовым можно охарактеризовать как берингийскую. Общий ареал ее видов охватывает Чукотку, Корякское нагорье, Камчатку, северные и средние острова Курильской гряды, все острова в Беринговом море и прилегающие территории северо-западной Америки.

К первой берингийской подгруппе относятся виды, которые кроме Камчатки известны еще с Чукотки (*Hilaria canaliculata*) и Аляски (*Arctosa raptor*). Виды этой подгруппы, занимающие гипсохтонные тундры вулканических высокогорий полуострова, указывают на связи камчатской фауны с более северными частями Берингии. Во времени

эти связи происходили в эпохи оледенений, когда инвазии берингийской фауны простирались далеко к югу (Куренцов, 1963).

Ко второй подгруппе (высокогорных берингийцев) относятся виды, известные кроме Камчатки также с Охотского побережья (*Bathylinyphia maior*, *Bathyphantes pogonias*, *Zygiella dispar*, *Pardosa lyrata*, *Oryphantes bipilis* и др.). Некоторые из этих видов встречаются на Камчатке и в условиях равнинных тундр и в интразональных местообитаниях.

К третьей берингийской подгруппе относятся такие виды, как *Wubanooides fissus*, *Pardosa adustella*, *Dicymbium libidinosum*, *Dictyna schmidtii* и др. По своему ареалу они в основном являются восточно-сибирскими. На Камчатке они распространены спорадично в горных тундрах, и только некоторые из них проникают и в расположенные ниже пояса – в стланиковые леса и каменноберезняки.

Экологически виды этой подгруппы являются криоксерофильными. По крайней мере, в восточной Сибири (степи Забайкалья и Якутии) большинство из них встречается в открытых ландшафтах. По мере продвижения к востоку, к Охотскому морю, они становятся обитателями горных тундр. На вопрос о том, к какому – ангарскому или берингийскому – фаунистическому центру надо отнести виды этой группы, имеется следующее предположение.

Вместе с такими видами позвоночных, как, например, камчатский черношапочный сурик, виды рассматриваемой подгруппы образуют единый эколого-географический компонент древней Берингии, который получил широкое распространение на плейстоценовых равнинах, занимавших тогда широкие межгорные депрессии на месте акваторий современных Охотского и Берингова морей. Виды этого фаунистического комплекса в настоящее время в условиях территориально распавшейся Берингии сохранились как реликты преимущественно в горных районах от Чукотки до Курильских островов. На Камчатке представители наземных беспозвоночных этого комплекса фауны сохранились лучше, чем в других притихоокеанских частях северо-восточной Сибири (Куренцов, 1963). Западнее Охотского побережья комплекс криоксерофильных видов постепенно возрастает, а в Якутии и Забайкалье он обогащается многими типично степными видами. В свете рассмотренных здесь зоогеографических представлений можно говорить, что на формировании ангарской криоксерофильной фауны Восточной Сибири в какой-то степени сказалось и берингийское влияние.

В высокогорной аранеофауне Камчатки в целом и природных парках Камчатки в частности значительно представлен арктический элемент, который пользуется широким распространением в области Берингии. По особенностям распространения виды этого элемента могут быть подразделены на две основные группы.

К первой группе относятся циркумполярные виды, идущие зоной тундры и лесотундры через всю Евразию и Северную Америку. На востоке Сибири эти виды проникли по гольцовому поясу гор далеко к югу и населяют горные и низинные тундры Камчатки (*Dictyna major*, *Oreonetides vaginatus*, *Hilaria herniosa* и др.).

Вторую группу арктического элемента образуют виды, распространенные по северу Евразии до Восточной Сибири. На крайнем северо-востоке многие из них отсутствуют, но в большом своем числе они заселяют горы восточносибирских хребтов и встречаются в горных тундрах Камчатки (*Steatoda albomaculata*, *Phlattothrata parva* и др.).

Арктические виды, имеющие широкий ареал, являются, очевидно, древними. По своему происхождению одни из них могут считаться автохтонами Восточной Сибири, и позднее они расселялись к западу. Другие, возможно, являются более молодыми пришельцами с запада (Куренцов, 1963). На Камчатке эти полярные виды появились, вероятно, в периоды оледенений северо-восточной Сибири. Некоторые из них, возможно, могли проникнуть и южнее Камчатки – в горы Японии, воспользовавшись существовавшей в то время еще не опустившейся в океан цепью Курильских островов (Куренцов, 1963).

5.2. Хорологические группы фауны пауков природных парков Камчатки

Ареалогические группы выделяются по современному положению ареалов видов или таксонов более высокого ранга (родов, семейств) в системе географических регионов без учета их генетических и ландшафтно-зональных связей. Ареалогический анализ, хотя и не дает сам прямых ответов, касающихся истории становления и развития отдельных таксонов и региональных биот, является обязательным начальным этапом биогеографического анализа, направленного на выявление происхождения и источников формирования флор и фаун. Подобный анализ в комплексе с другими сравнительными методами лежит в основе биогеографического метода реконструкции истории развития фаун, незаменимого в тех случаях, когда речь идет о группах, по которым скудны или отсутствуют палеонтологические данные (Стишов, 2004; Сергеев, 2010).

В многообразии конкретных ареалов обнаруживаются схожие черты, что позволяет выделять их в группы и классифицировать. Современные исследователи данного вопроса подчеркивают, что расселение таксонов из фауногенетических центров идет преимущественно в «коридорах» условий окружающей среды, близких к условиям в местах возникновения таксона, т. е. в пределах определенных природных зон. Преобладание меридиональной направленности природных зон задает меридиональный вектор ареалов, а именно – их важнейшую характеристику: протяженность с запада на восток, отражающую главным образом историю развития таксона (Чернов, 2002; Есюнин, 2011). При этом важно отметить, что в природе долготное распространение определяется произвольно ориентированными факторами, в частности, К. Б. Городков отмечает существенную изоляцию морем островов Тихого океана и Камчатки (Городков, 1984). Этот же автор выделяет у любого ареала три обязательных элемента: широтный, долготный и вертикальный (высотный).

Анализ особенностей распространения известных на настоящее время таксонов пауков, представленных в фауне природных парков Камчатки (для сравнения – Камчатки в целом), показал, что все их разнообразие можно объединить в 10 долготных групп ареалов (табл. 15). Это объединение достаточно условно, поскольку согласно упомянутому выше К. Б. Городкову (1984) совокупность ареалов какой-либо фауны составляет нечеткое множество. В известной степени представляют исключение островные и аналогичные им фауны, и именно такой характер носит фауна камчатских наземных беспозвоночных в целом и пауков в частности.

В работе использована терминология, предложенная в современных трудах по данному вопросу (Городков, 1984; Марусик, 1992; Стишов, 2004; Марусик, 2009; Есюнин, 2011 и др.). При отнесении принадлежности вида к определенному типу ареала использованы данные, приведенные в фаунистических работах последних лет (Михайлов, 1997; Dondale, 1997; Marusik, 2005; World Spider Catalog, 2018 и др.).

Виды с *циркумголарктическим* ареалом распространены по всей Голарктике (ареалы видов образуют замкнутое меридиональное кольцо). Иногда наблюдаются значительные разрывы ареалов в пределах материков при циркумглобальном распространении (Городков, 1984). В качестве примера можно привести такие распространенные на территории природных парков виды пауков, как *Araneus diadematus*, *Araniella proxima*, *Estrandia grandaeva*, *Trochosa terricola*, *Tibellus oblongus*.

Виды с *космополитным* ареалом распространены на территории более чем одного царства. На территории природных парков Камчатки (и полуострова в целом) единственным видом пауков с таким типом ареала является *Tegenaria domestica*.

Транспалеарктическим называется вид, который занимает все сектора Палеарктики, в некоторых случаях – с небольшими дизъюнкциями ареала. На территориях природных парков Камчатки это пауки *Aculepeira ceropegia*, *Cheiracanthium erraticum*, *Erigone arctica*, *Xerolycosa nemoralis*, *Pellenes tripunctatus* и ряд других видов.

Хорологическая структура аранеофауны природного парка «Вулканы Камчатки»

Долготные группы ареалов*	Широтные (ландшафтно-зональные) группы ареалов**												
	ГА	ГАМ	ГАБ	ГАН	АА	АБМ	АБ	Б	БМ	БН	Н	ПЗ	Всего
К	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1 (1)	1 (1)
ТП	–	–	– (1)	–	1 (1)	–	1 (2)	6 (8)	8 (8)	7 (13)	13 (18)	28 (38)	64 (89)
ЦГ	–	–	1 (1)	–	2 (2)	–	3 (5)	6 (9)	3 (4)	14 (20)	8 (10)	17 (24)	54 (75)
СНА	1 (1)	–	– (2)	–	2 (3)	–	1 (2)	8 (14)	–	1 (2)	1 (9)	4 (8)	18 (41)
СМ	–	–	–	–	–	–	1 (1)	–	–	1 (1)	– (1)	–	2 (3)
С	–	–	–	1 (1)	1 (3)	–	1 (1)	7 (22)	1 (2)	– (1)	– (9)	1 (1)	12 (40)
ТПА	– (1)	–	1 (1)	–	–	–	– (2)	– (1)	– (1)	– (1)	–	4 (5)	6 (12)
ЗБ	– (1)	1 (2)	– (1)	–	2 (4)	– (1)	–	–	1 (1)	–	1 (5)	1 (5)	6 (20)
Н	–	–	–	–	1 (1)	–	–	–	1 (1)	–	– (2)	–	2 (4)
ВС-Н	–	–	–	–	–	–	1 (1)	–	1 (1)	–	– (1)	– (2)	2 (5)
Всего	1 (3)	1 (2)	2 (6)	1 (1)	9 (14)	0 (1)	8 (14)	27 (54)	15 (18)	23 (38)	24 (55)	56 (85)	167 (290)

* **К** – космополитный; **ТП** – транспалеарктический; **ЦГ** – циркумголарктический; **СНА** – сибирско-неарктический; **СМ** – сибирско-маньчжурский; **С** – сибирский; **ТПА** – транспалеарктическо-аляскинский; **ЗБ** – западноберингийский; **Н** – неарктический; **ВС-Н** – восточносибирско-неарктический.

** **ГА** – гипоарктический; **ГАМ** – гипоарктномонтанный; **ГАБ** – гипоарктобореальный; **ГАН** – гипоарктонеморальный; **АА** – аркто-альпийский; **АБМ** – аркто-бореомонтанный; **АБ** – аркто-бореальный; **Б** – бореальный; **БМ** – бореально-монтанный; **БН** – бореально-неморальный; **Н** – неморальный; **ПЗ** – полizonальный.

В скобках приводится количество видов в аранеофауне Камчатки.

В случае, если в Сибири вид встречается только к востоку от Енисея, он относится к **сибирскому** типу ареала. Представители этой ареальной группы пауков на территориях природных парков Камчатки – *Dictyna schmidtii*, *Agyneta similis*, *Dicymbium libidinosum*, *Pardosa lyrata*, *Ozyptila orientalis*, *Xysticus sibiricus* и др.

Сибирско-неарктический ареал охватывает всю сибирскую провинцию и имеет ограниченное распространение в Неарктике. Для природных парков Камчатки отмечены такие виды пауков, как *Hahnha glacialis*, *Baryphma trifrons*, *Diplocephalus subrostratus*, *Scotinotylus alienus*, *Pardosa tesquorum*, *Pirata praedo*, *Tibellus asiaticus*, *Xysticus emertoni*.

Восточносибирско-неарктический ареал отличается от предыдущего тем, что не включает в себя зону Западной Сибири. Для Камчатки в целом и природных парков Камчатки в частности видом пауков с таким типом ареала является *Platthrata parva*.

Западноберингийский – вид, встречающийся на Охотском побережье, Камчатке, Курильских островах, Командорах и Сахалине, но не заходящий в своем распространении на запад дальше хребта Черского (север) и Джунгарского хребта (Охотоморье). Для природных парков Камчатки характерными примерами могут служить *Zygiella dispar*, *Bathypantes pogonias*.

Что касается последних двух типов ареалов, необходимо отметить, что в работе К. Б. Городкова (1984) они рассматриваются как варианты сибиро-американских.

Сибирско-маньчжурский ареал начинается в пределах маньчжурской зоогеографической провинции, иногда с участками на юге Восточной Сибири. В природных парках Камчатки встречается только 2 вида, относящиеся к данной ареалогической группе – *Clubiona propinqua* и *Anguliphantes karpinskii*.

К **транспалеарктическо-аляскинскому** ареалу относятся виды, встречающиеся практически по всей Голарктике (имеются разрывы в пределах одной из физико-географических стран; например, без находок на крайнем востоке Неарктики), такие как *Clubiona latericia*, *Gnathonarium suppositum*.

Виды **неарктического** ареала имеют распространение в Северной Америке, на Алеутских островах, а также на Ньюфаундленде и в Гренландии, например, *Arctosa raptor*, *Euryopis argentea*.

Отношение известных на сегодня видов с территорий природных парков Камчатки к ареальным группам приводится в систематическом списке (Приложение 1). Соотношение видов по ареальным группам на Камчатке и на территориях природных парков Камчатки в целом графически отображено на рис. 38.

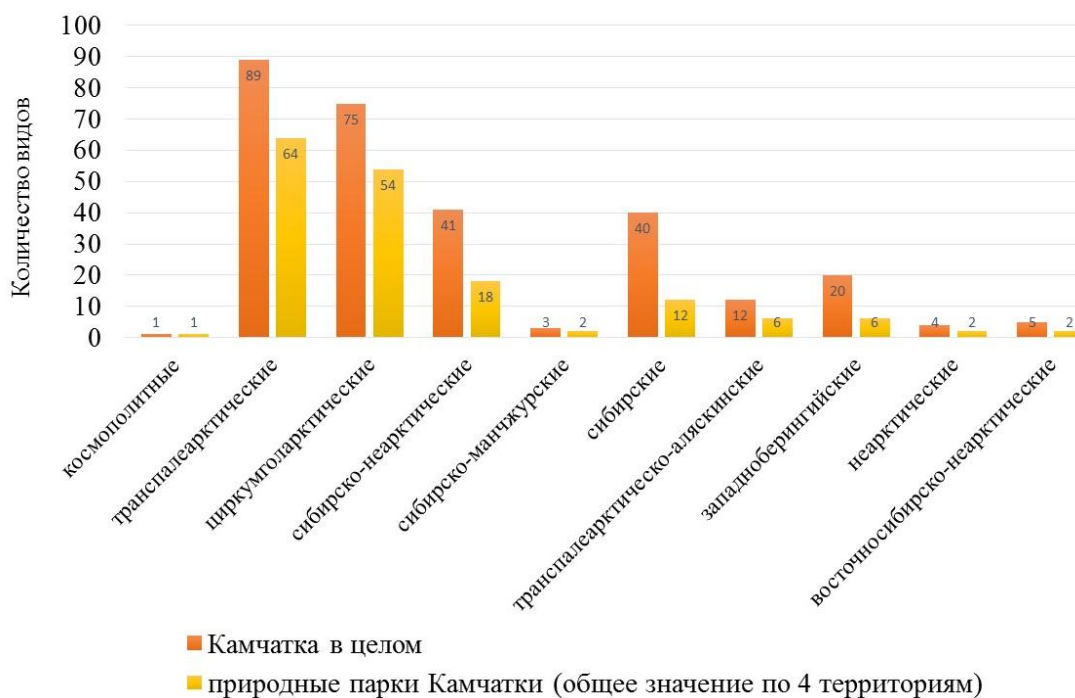


Рис. 38. Соотношение долготных ареалов групп видов в структуре аранеофаун Камчатки и природных парков Камчатки

Ареалогический анализ фауны пауков природных парков Камчатки показывает, что чуть больше половины составляют широко распространенные транспалеарктические (31%) и циркумголарктические (26%) виды. Остальная фауна демонстрирует довольно интересную выборку: 14% приходится на долю сибирских видов, 15% – на долю сибирско-неарктических видов, остальная доля складывается из неарктических, восточносибирско-неарктических, западноберингийских, транспалеарктическо-аляскинских и сибирско-маньчжурских видов, что придает аранеофауне региона в целом черты уникальности.

Подробный анализ соотношения представителей различных зоогеографических групп в отдельных биотопах отражен в главе 6.

5.3. Ландшафтно-зональные особенности аранеофауны природных парков Камчатки

Зональная (широтная) составляющая ареала позволяет в первую очередь оценить экологические свойства таксона – его пластичность по отношению к среде обитания. Высотная поясность, являющаяся аналогом природной зональности в горных системах, также может быть использована в качестве дополнительной характеристики (Куренцов, 1967; Север..., 1970; Чернов, 1975; Городков, 1984; Стишов, 2004; Есюнин, 2011) и подробно рассматривается в главе 6.

Проблема выделения ландшафтно-зональных групп видов пауков в современной арахнологии начала разрабатываться сравнительно недавно (Есюнин, 2010; Марусик, 2007, 2009; Marusik, 2005). Необходимо отметить, что четких критериев по разграничению таких групп нет, поэтому отнесение вида к той или иной группе носит вероятностный характер и в ходе дальнейших исследований может уточняться и изменяться.

Широтно-ландшафтными или зональными группами видов согласно Ю. И. Чернову, К. Б. Городкову и М. С. Стишову называются группы видов со сходным положением оптимумов ареалов в системе природных зон. При этом под оптимумом ареала понимается та область, в которой вид проявляет наиболее тесную связь с зональными и интразональными, т. е. наиболее специфичными для данного зонального подразделения местообитаниями (Чернов, 1975). Подобный оптимум М. С. Стишов называет зонально-климатическим, отличая его от оптимума ареала, часто выделяемого по максимальному обилию вида и не всегда совпадающего с первым. В областях своих зонально-климатических оптимумов виды имеют, как правило, наиболее широкие топические диапазоны (Стишов, 2004). При этом необходимо учитывать, что принадлежность вида к той или иной широтно-ландшафтной группе – не формальный признак, а достаточно определенная характеристика его связей с зональными типами среды, отражающая как предпочитаемые зональные (ландшафтные и гидроклиматические) условия, так и силу связей с конкретной зональной обстановкой, а, соответственно, относительную значимость для вида зональных и азональных факторов среды (значимость первых тем ниже, а вторых – тем выше, чем ближе распространение вида к полизональному).

Видовое отнесение к конкретной ландшафтно-зональной группе полностью приводится в Приложениях 1 и 2, в данном разделе – только наиболее характерные примеры. Соотношение ландшафтно-зональных групп показано на рис. 39.



Рис. 39. Соотношение ландшафтно-зональных групп видов в аранеофаунах Камчатки и природных парков Камчатки

Ареалы **гипоарктических** видов охватывают т. н. южные тундры и лесотундру, а также иногда северные редколесья и северотаежные районы (Стишов, 2004). На территориях природных парков Камчатки к таким видам можно отнести *Pardosa algens*.

Бореально-гипоарктические виды, обладая оптимумом ареала в указанном диапазоне, могут распространяться до крайнего юга таежной зоны, иногда проникая и в лесостепные районы: *Hilaria gibbosa*, *Maso sundevalli*, *Savignya birostrum*, *Pardosa adustella*, *Gnaphosa nigerrima*, *Ceratinella brevis*, *Eskovia exarmata* и другие.

Аркто-альпийские виды одинаково характерны для тундровой зоны и альпийского пояса высокогорий, по которому, в отличие от аркто-гольцовых, они могут распространяться до самых низких широт (Стишов, 2004). К. Б. Городков (1984) указывает также, что, помимо гольцов, они заселяют также альпийские луга, а часто и другие высокогорные пояса. На территориях природных парков Камчатки к таким видам можно отнести *Steatoda albomaculata*, *Micaria rossica*, *Tibellus asiaticus* и другие.

Оптимум **гипоаркто-монтанных** видов помимо зонального диапазона, свойственного гипоарктам, распространяется и на субальпийский пояс вулканических высокогорий, т. е. эта группа как бы параллельна аркто-альпийцам. Наиболее яркие представители аранеофауны данной группы на территориях природных парков Камчатки – *Bathylinyphia maior*, *Bathyphantes pogonias*, *Ceraticelus orientalis* и другие.

Гипоаркто-неморальные виды обладают оптимумом ареалов в указанном диапазоне, однако могут распространяться до зоны широколиственных лесов, при этом представители этой группы характеризуются достаточно четкой экологической определенностью, отдавая предпочтение хорошо увлажненным местообитаниям (*Bathyphantes humilis*, *Tmeticus tolli*, *Aculepeira ceropegia*, *Aculepeira packardi*, *Dictyna uncinata* и другие).

Полизональные виды одинаково характерны для многих природных зон, являясь наиболее эврибионтными. На Камчатке к ним относятся такие типичные представители фауны пауков, как *Euryopis flavomaculata*, *Robertus lividus*, *Bathyphantes gracilis*, *Dactylopisthes video* и другие.

Аркто-бореальные виды одинаково характерны для тундровой зоны и бореальных широт (на территориях природных парков Камчатки – *Agyneta allosubtilis*, *A. similis*, *Oreonetides vaginatus*, *Gnathonarium suppositum*, *Minica exarmata*, *Walckenaeria karpinskii*, *Dictyna major* и другие).

Бореальные виды свойственны таежной зоне (*Diplocentria rectangulata*, *Dismodicus alticeps*, *Erigone atra*, *Tunagyna debilis*, *Larinoidies cornutus*, *Tibellus oblongus*, *Lepthyphantes complicatus*, *Heliophanus camtschadalicus* и другие).

Бореально-монтанные виды при общем распространении в бореальной зоне могут заходить в горы. Их распространение обусловлено климатическим сходством и историческими связями между равнинной таежной зоной и хвойными лесами пояса среднегорья (Городков, 1984). На территориях природных парков Камчатки к ним относятся *Enoplognatha tecta*, *Euryopis argentea*, *Collinsia submissa*, *Erigone simillima*, *Improphantes complicates*, *Lepthyphantes flexilis*, *Lepthyphantes taczanowskii*, *Maro sibiricus* и другие.

Неморальные виды – комплекс видов, генетически связанных с широколиственными лесами: *Araneus marmoreus*, *Drapetisca socialis*, *Nerienne clathrata*, *Acantholycosa lignaria*, *Xerolycosa nemoralis* и другие.

Бореально-неморальные виды обладают оптимумом ареалов как в бореальной, так и в неморальной зонах: *Allomengea dentisetis*, *Bathyphantes gracilis*, *Diplocentria bidentata*, *Helophora insignis*, *Kaestneria pullata* и другие.

Соотношения ландшафтно-зональных групп видов в фаунах Камчатки и природных парков Камчатки с привязкой к биотопам подробно рассматриваются в главе 6.

По данным проведенной предварительной инвентаризации аранеофауны природных парков, около $\frac{1}{4}$ всей фауны пауков исследованной территории имеет неарктический характер, т. е. фауна более близка к арктической и субарктической фауне пауков Северной Америки, нежели к евразийской (Ненашева, 2017). Это подтверждается наличием общих видов, обнаруженных при работе с коллекцией североамериканских и гренландских арктических пауков, хранящейся в музее естественной истории университета Осло (Норвегия). Таким образом, в арахнологическом отношении Камчатка рассматривается как территория, пограничная между палеарктической и неарктической фаунами, что представляет значительный научный интерес в плане реконструкции фауногенеза данной группы животных.

Глава 6. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ ПАУКОВ ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ

6.1. Биотопическая приуроченность видов

Анализ распределения вариантов населения пауков в системе биотопов является одним из основных аспектов исследования их пространственной структуры. Традиционно используется подход, основанный на простом (описательном) сравнении обилия различных компонентов населения, при этом основной вклад в разграничение травостойных комплексов приписывается группам с высокой относительной численностью и значительной биологической дискретностью (Беклемишев, 1986; Чашина, 2008).

На примере 13 групп биотопов, наиболее характерных для природных парков Камчатки, проанализированы основные параметры сообществ пауков: общая численность, видовое разнообразие, состав доминантных комплексов. Биотопические предпочтения наиболее часто встречающихся видов были частично рассмотрены в главах 4 и 5. Однако необходимо отметить, что жесткая биотопическая приуроченность многим видам пауков не свойственна, поэтому в некоторых случаях целесообразно проследить изменение фаунистического состава аранеокомплексов в последовательно сменяющихся друг друга рядах модельных биотопов (Ненашева, 2017, 2018). Такие смены наиболее явно выражены в термальных местообитаниях и в районах вулканических высокогорий как наиболее специфичных территориях природных парков Камчатки, поэтому они будут рассмотрены отдельно в соответствующих разделах ниже.

Проведенный анализ показал, что ландшафтные (биотопические) комплексы пауков имеют значительные различия по уровню видового богатства (рис. 40). Максимальное таксономическое разнообразие представлено на луговинах, равнинных тундрах и в лесных биотопах, характеризующихся относительно мягким мезоклиматом, преобладанием аккумулятивных геохимических процессов, выраженным рельефом, разнообразием уровней увлажнения, а также богатством растительности, преимущественно остепненно-неморального облика. Структуру и динамику сообществ, пространственное размещение пауков в лесных системах в значительной степени определяет вертикальная структура растительности. Наиболее высокая плотность населения пауков, максимальное число видов и экологических групп в лесных экосистемах свойственны ярусам растительности с высокими значениями проектного покрытия.

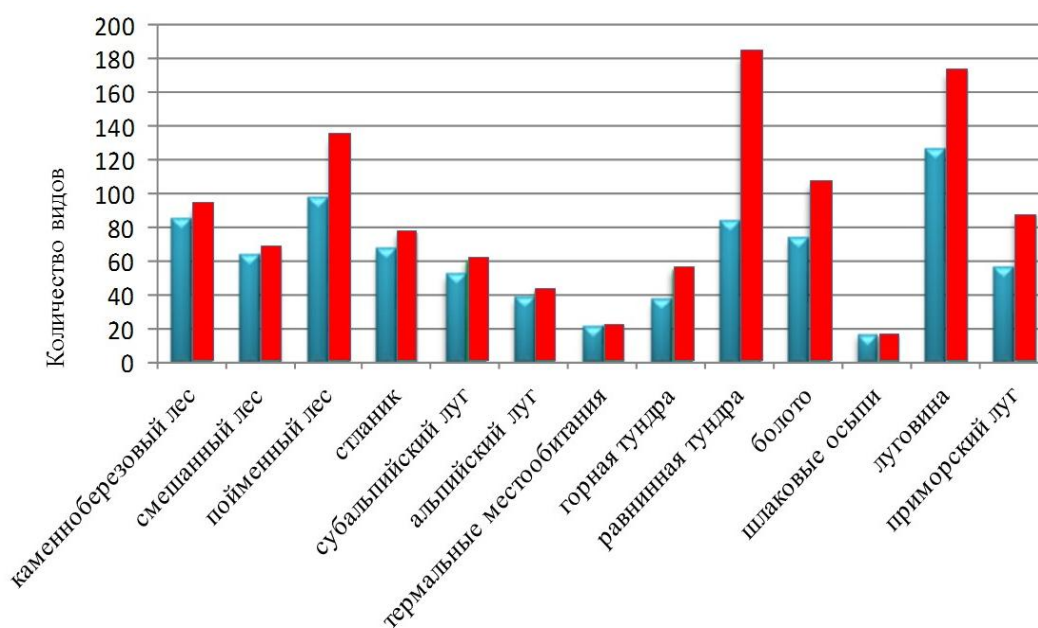


Рис. 40. Видовое богатство фаун пауков различных биотопов природных парков Камчатки (синий маркер) и Камчатки (красный маркер)

На пространственную динамику населения пауков в течение сезона влияют морфо-экологические характеристики и фенологические циклы доминантных видов растений. Наиболее богатыми в видовом отношении являются фауны равнинных тундр (83 вида, 49,7% от общего состава аранеофауны для природных парков; 182 вида, 62,8% от общего состава аранеофауны для Камчатки), луговин (126 видов, 75,4% от общего состава аранеофауны для природных парков; 172 вида, 59,3% для Камчатки), пойменных лесов (97 видов, 58% для природных парков; 133 вида, 79,6% для Камчатки). Средний уровень видового богатства демонстрируют фауны каменноберезняков (85 видов, 50,9% от общего состава аранеофауны природных парков; 92 вида, 31,7% для Камчатки), приморских колосняковых лугов (56 видов, 33,5% от общего состава аранеофауны природных парков; 87 видов, 30% для Камчатки), болот (73 вида, 25,2% для природных парков; 106 видов, 36,5 % для Камчатки), смешанных лесов (63 вида, 37,7% для природных парков; 68 видов, 23,5% для Камчатки), стланиковых зарослей (67 видов, 40,1% для природных парков; 77 видов, 26,6% для Камчатки), субальпийских лугов (52 вида, 31,1% для природных парков; 60 видов, 20,7% для Камчатки), альпийских лугов (38 видов, 22,8% для природных парков; 43 вида, 14,8% для Камчатки), горных тундр (37 видов, 22,2% для природных парков; 55 видов, 19% для Камчатки). Минимальный уровень таксономического разнообразия пауков отмечается в элементах ландшафта, созданных вулканогенно-измененными породами (шлаковые осыпи вулканических высокогорий: 16 видов, 9,6% для природных парков и 5,5% – для Камчатки, и термальные площадки: 21 вид, 12,57% для природных парков; 22 вида, 7,6% для Камчатки), характеризующимися чрезвычайной специфичностью абиотических условий. Выше, в главе 5, рассматривались исторически сложившиеся сообщества, в данной главе исследуется современная биотопическая приуроченность видов (рис. 41). Детализированная информация приведена в Приложении 2. Таким образом, можно достаточно четко проследить последовательную смену таксоценозов пауков, приуроченную к последовательной смене биотопов и растительных сообществ на территориях природных парков.

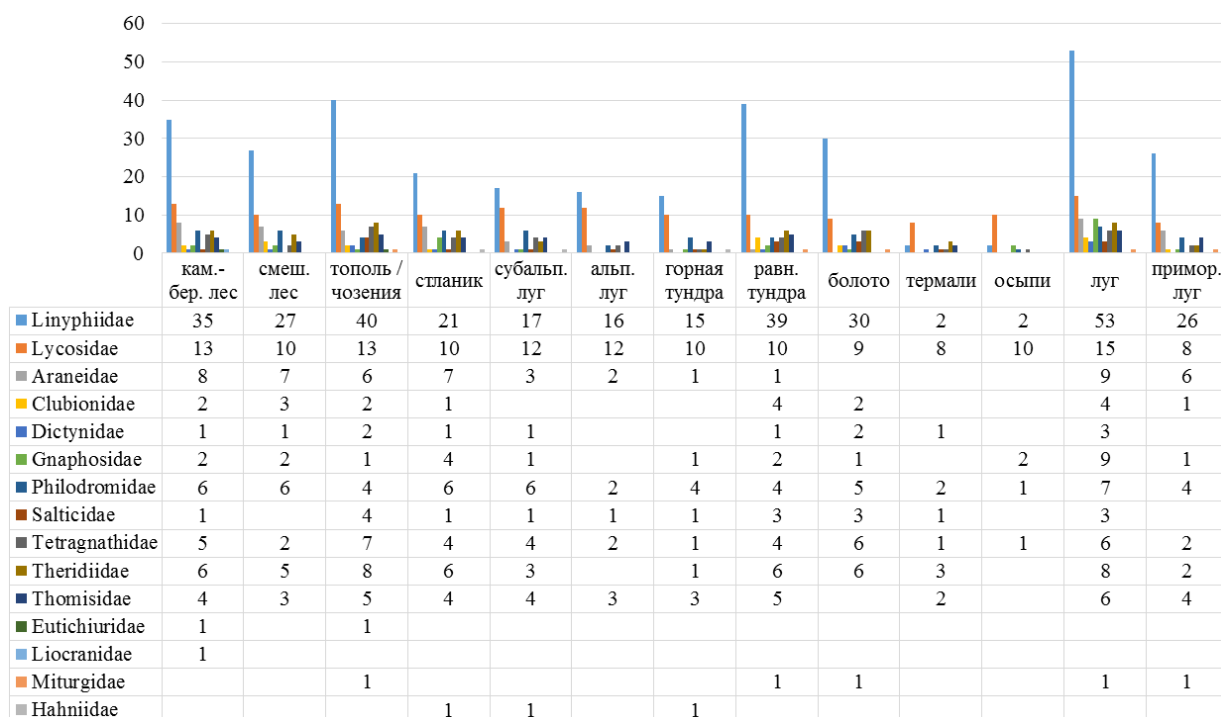


Рис. 41. Общее количество видов пауков (по семействам) в пределах различных биотопов природных парков Камчатки

Связи между ландшафтными комплексами пауков показаны на дендрограмме кластеризации (рис. 42).

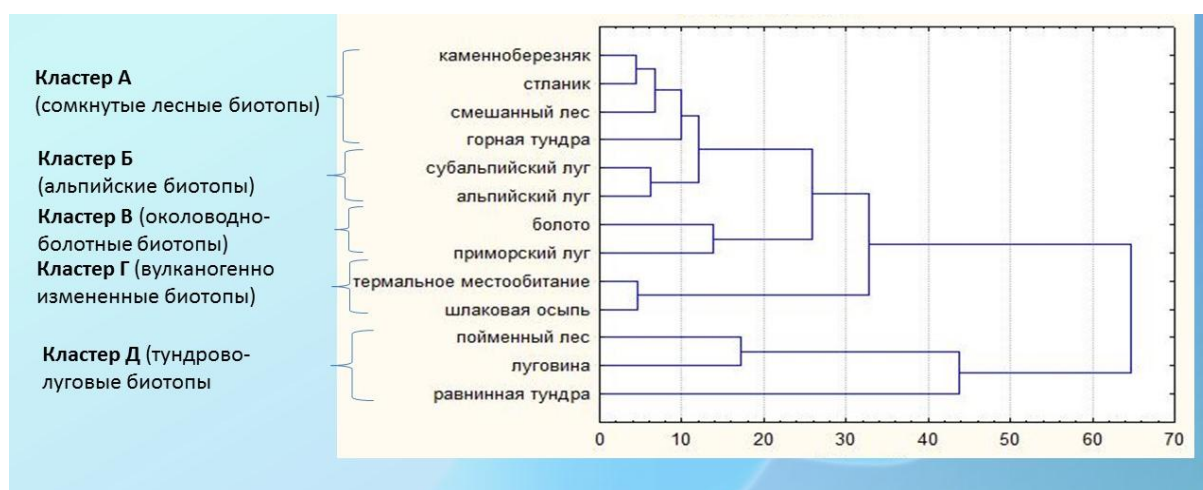


Рис. 42. Дендрограмма сходства видового состава пауков, населяющих различные биотопы (метод кластеризации – невзвешенное парно-групповое арифметическое среднее, евклидово расстояние)

На основе данных по ландшафтно-зональной приуроченности видов, которые были изложены в главе 5, проведен анализ биотопической приуроченности указанных групп, результаты отражены в табл. 16.

Таблица 16

Соотношение ландшафтно-зональных групп видов в модельных биотопах

Группа*	Общ. в группе	Доля в фауне биотопа**, %												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
ПЗ	56	40,0	41,3	36,0	34,3	32,7	28,9	42,9	29,7	31,3	30,1	25,0	34,9	37,5
БМ	15	5,9	1,6	6,1	10,4	9,6	7,9	0,0	5,4	4,8	6,9	6,25	7,9	1,8
Н	24	14,1	11,1	16,5	16,4	15,4	21,0	23,8	10,8	16,9	12,3	18,8	17,5	23,2
АБ	8	3,5	3,2	2,0	5,9	7,7	5,3	4,8	8,1	7,2	1,4	18,8	3,2	1,8
БН	23	12,9	17,5	13,4	10,4	11,5	5,3	9,5	8,1	14,5	19,1	6,25	15,0	12,5
ГАМ	1	0,0	0,0	1,0	1,5	0,0	2,6	0,0	2,7	1,2	1,4	0,0	0,8	1,8
ГАН	1	1,2	1,6	1,0	1,5	1,9	2,6	0,0	2,7	1,2	1,4	0,0	0,8	1,8
ГАБ	2	1,2	1,6	1,0	1,5	1,9	2,6	0,0	0,0	2,4	2,7	0,0	1,59	0,0
АА	9	4,7	3,2	4,1	6,0	9,6	10,5	0,0	16,2	6,0	4,1	6,25	3,2	5,4
Б	27	16,5	19,0	18,5	11,9	7,7	10,5	19,0	13,5	14,5	19,1	12,5	15,0	14,3
ГА	1	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	2,6	0,0	2,7	0,0	1,4	6,25	0,0	0,0
АБМ	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Суммарное число видов в биотопе		85	63	97	67	52	38	21	37	83	73	16	126	56

* ГА – гипоарктический; ГАМ – гипоарктномонтанный; ГАБ – гипоарктобореальный; ГАН – гипоарктонеморальный; АА – аркто-альпийский; АБМ – аркто-борео-монтанный; АБ – аркто-бореальный; Б – бореальный; БМ – бореально-монтанный; БН – бореально-неморальный; Н – неморальный; ПЗ – полизональный.

** 1 – каменноберезняки; 2 – смешанный лес; 3 – тополевики и тополево-чозениевые пойменные леса; 4 – стланиковые заросли (*Pinus ритiа* и ольховый); 5 – субальпийские луга; 6 – альпийские луга; 7 – термальные местообитания; 8 – горные тундры; 9 – равнинные тундры; 10 – болота; 11 – шлаковые и каменные осыпи; 12 – луговины; 13 – приморские луга.

Значительную долю во всех обследованных биотопах составляют полизональные виды, количество которых в локальных фаунах колеблется от 25 до 43%. Наибольшее количество полизональных видов отмечено в термальных местообитаниях, смешанных и каменноберезовых лесах (40–43% от общей доли в аранеонаселении); минимальная доля полизональных видов (25%) отмечена для шлаковых осыпей вулканических высокогорий.

Практически во всем спектре рассматриваемых биотопов широко представлена группа «лесных» видов (бореальных, бореально-неморальных, неморальных). Их суммарная доля сопоставима с долей полизональных видов, а в некоторых случаях даже

превосходит их, что подтверждает предположение, высказанное в главе 5, что аранеофауна Камчатки в целом исторически формировалась в условиях лесных сообществ.

Группа адаптированных к жестким экологическим условиям тундровых ценозов тундрово-арктических видов (арктоальпийских, арктобореальных и различных вариантов гипоарктических) считается самой молодой в аранеофауне региона, появившейся здесь во время последнего голоценового оптимума. Не случайно самый большой процент арктобореальных видов приурочен к шлаковым осыпям (19%), горным тундрам (8%), субальпийским лугам (8%), равнинным тундрам (7%).

Характерно, что часть видов, имеющих узкую экологическую специализацию, отсутствует в ряде биотопов. Так, в пределах термальных местообитаний отсутствуют бореально-монтанные, аркто-альпийские и весь спектр гипоарктических видов. При этом для последней группы вообще характерна биотопическая избирательность (табл. 17). К примеру, отсутствие гипоарктомонтанных видов отмечено в каменноберезовых и смешанных лесах, на субальпийских лугах и шлаковых осыпях (в последнем случае наблюдается также отсутствие гипоарктобореальных и гипоарктонеморальных видов, несмотря на присутствие гипоарктических видов (6,25%), полностью отсутствующих в лесных ценозах, в стланиковых зарослях, на равнинных тундрах и приморских лугах).

При этом, характеризуя биотопическую приуроченность видов в соответствии с их разделением на ландшафтно-зональные группы, необходимо принять во внимание, что однотипные биотопы, преобладающие в исследуемой зоне, не заполняют ее полностью. На любой модельной территории приходится сталкиваться с «островами» биотопов других типов – реликтовыми либо связанными со специфическими зональными условиями среды.

При рассмотрении распределения ареальных групп видов в аспекте их биотопической приуроченности во всех случаях отмечается доминирующее положение широко распространенных транспалеарктических и циркумголарктических видов (табл. 17; рис. 43), о чем говорилось в главе 5.

Таблица 17

Соотношение ареальных групп видов в модельных биотопах природных парков

Группа*	Общ. в группе	Доля в фауне биотопа**, %												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
К	1	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0
ТП	64	41,2	36,5	40,2	40,2	36,5	39,4	47,6	37,8	37,3	34,2	50,0	37,3	32,1
ЦГ	54	34,1	41,2	34,0	40,2	40,3	34,2	33,3	32,4	31,3	31,5	31,25	35,7	42,9
СНА	18	9,4	7,94	8,25	7,5	9,6	10,5	14,3	13,5	10,9	12,3	12,5	8,7	10,7
СМ	2	1,18	1,59	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	1,6	0,0
С	12	7,0	6,35	6,2	4,5	5,8	7,9	0,0	5,4	7,2	9,6	0,0	6,3	7,0
ТПА	6	3,5	4,8	4,12	3,0	3,9	2,6	4,8	5,4	6,0	5,5	6,25	4,8	3,6
ЗБ	6	1,18	1,6	3,0	3,0	1,9	5,3	0,0	2,7	4,8	5,5	0,0	4,0	3,6
НА	2	1,18	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,8	0,0
ВСНА	2	1,18	0,0	1,0	1,5	1,9	0,0	0,0	2,7	0,0	1,4	0,0	0,8	0,0
Суммарное число видов в биотопе		85	63	97	67	52	38	21	37	83	73	16	126	56

* К – космополитный; ТП – транспалеарктический; ЦГ – циркумголарктический; СНА – сибирско-неарктический; СМ – сибирско-маньчжурский; С – сибирский; ТПА – транспалеарктическо-аляскинский; ЗБ – западноберингийский; НА – неарктический; ВСНА – восточносибирско-неарктический.

** 1 – каменноберезняки; 2 – смешанный лес; 3 – тополевики и тополево-чозениевые пойменные леса; 4 – стланиковые заросли (*Pinus pumila* и ольховый); 5 – субальпийские луга; 6 – альпийские луга; 7 – термальные местообитания; 8 – горные тундры; 9 – равнинные тундры; 10 – болота; 11 – шлаковые и каменные осыпи; 12 – луговины; 13 – приморские луга.

В данном случае необходимо заострить внимание на том, что доля вышеуказанных видов в различных типах биотопов распределяется неравномерно (как и в случае

с ландшафтно-зональной дифференциацией). Так, по ареалогическому показателю почти идентичны биотопы кластера В (рис. 43), в которых представлены пауки только 4 ареальных групп: транспалеарктической и циркумголарктической (суммарно – 81%), сибирско-неарктической (13% для шлаковой осыпи и 14% для термальных местообитаний) и транспалеарктическо-аляскинской.

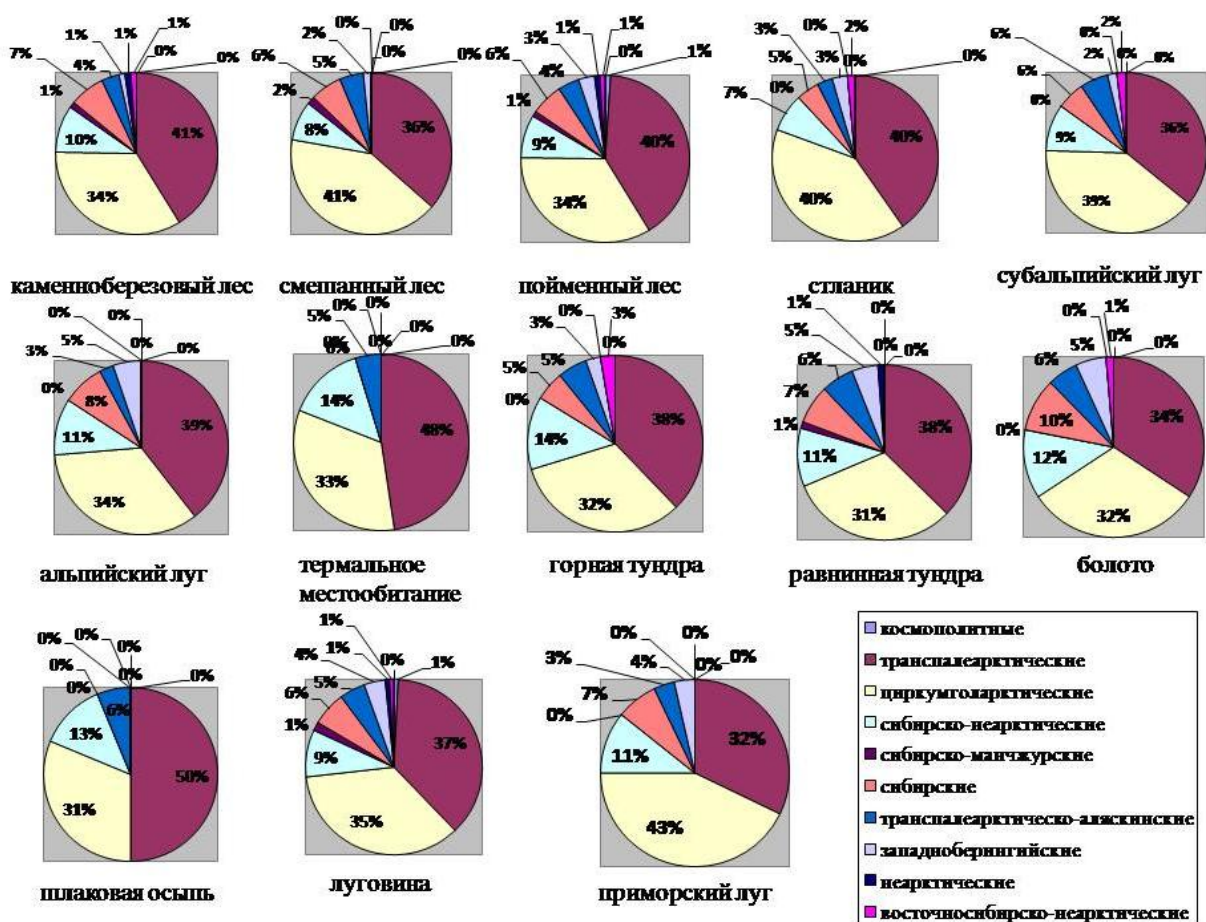


Рис. 43. Соотношение ареальных групп в биотопах природных парков Камчатки

При этом необходимо особо отметить, что доля сибирско-неарктической группы во всех рассматриваемых биотопах уверенно занимает третью позицию после широко распространенных, ее наибольшая доля приходится на термальные местообитания и комплекс горно-тундровых ценозов. Сибирские виды умеренно присутствуют во всех биотопических группировках, кроме относящихся к кластеру В, их доля колеблется от 6% (луговины, пойменные тополево-чозениевые леса) до 10% (болота, за исключением термальных).

6.2. Пространственная структура и сезонная динамика населения пауков герпетобия и хортобия природных парков

На примере тринадцати перечисленных выше биотопов проанализированы основные параметры сообществ пауков: общая численность, видовое разнообразие, состав доминантных комплексов. Различия между биотопическими вариантами населения травостоя заключаются в уровнях обилия основных обитателей яруса, отличающихся не только в фаунистическом, но и в экологическом плане, для которых предпочтение отдельных местообитаний объясняется целым комплексом причин.

Влияние растительного покрова на население пауков в лесных и тундрово-луговых экосистемах имеет сложный и многогранный характер. Растительность в целом является важнейшим фактором, определяющим микроклиматические условия в биотопе, прежде

всего, температурный режим, а также режимы влажности и освещенности. Надземные органы растений всех ярусов становятся разнородным по своим свойствам субстратом для обитания самых разных экологических групп пауков – от относительно крупных тенетников до различных бродячих форм. Фенологические циклы растений-эдификаторов, в первую очередь, травянистых и листопадных, во многом определяют пространственное размещение пауков и сезонную динамику их сообществ. Для засадных охотников (например, Thomisidae) большое значение имеют опыляемые насекомыми виды растений, особенно те из них, которые являются главными компонентами в верхних ярусах растительности. Л. А. Трилиускаускас при описании фауны и экологии пауков верховий Буреи отмечал в частности, что нередко можно видеть примеры приуроченности отдельных видов пауков к определенным видам растений или явного предпочтения одного из видов растений в конкретном местообитании (Трилиускаускас, 2005).

Для пауков характерен весьма широкий спектр экологических группировок. При рассмотрении сообществ по отдельным ярусам выделяют *дендробионты* (Araneidae, Linyphiidae, Theridiidae, Thomisidae, Salticidae, Clubionidae, Dictynidae, Philodromidae, Tetragnathidae); *тамнобионты* (Clubionidae, Linyphiidae, Theridiidae, Agelenidae, Salticidae, Tetragnathidae, Araneidae, Philodromidae, Eutichiuridae, Dictynidae, Thomisidae); *хортобионты* (Clubionidae, Linyphiidae, Theridiidae, Agelenidae, Salticidae, Tetragnathidae, Philodromidae, Eutichiuridae, Dictynidae, Thomisidae) и *герпетобионты* (Lycosidae, Gnaphosidae, Miturgidae, Hahniidae, Linyphiidae, Philodromidae, Pisauridae, Salticidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae).

Структура аранеокомплексов была рассмотрена отдельно по ярусам – почвенному, травяному, кустарниковому и древесному; по сезонам года – весеннему, летнему и осеннему. В вертикальном распределении четко прослеживается тяготение большей части видов к определенным ярусам. Пауки обитают во всех ярусах различных биотопов, но их насыщенность видами различна (табл. 18).

Таблица 18

Ярусное распределение пауков в пределах модельных биотопов

Семейство	Герпетобий	Хортобий	Тамнобий	Дендробий
Agelenidae	1	1	0	0
Araneidae	1	9	11	11
Clubionidae	4	4	4	4
Dictynidae	3	5	5	2
Eutichiuridae	0	1	1	1
Gnaphosidae	9	9	3	0
Hahniidae	2	1	1	0
Linyphiidae	75	78	61	42
Lycosidae	18	11	0	0
Miturgidae	0	1	0	0
Philodromidae	1	7	7	6
Pisauridae	1	1	0	0
Salticidae	6	6	2	0
Tetragnathidae	0	7	7	3
Theridiidae	0	8	9	1
Thomisidae	0	7	7	2
ВСЕГО видов	121	156	118	72

Герпетобионтный комплекс. Наиболее богатое население почвенного яруса отмечено в зональных открытых сообществах (126 видов – луговины, 83 вида – равнинные тундры, 73 вида – болота). Бесспорными лидерами населения герпетобия являются пауки семейства Lycosidae, проявляющие высокую численность и высокое разнообразие во всех биотопах в течение всего вегетационного периода, что характерно как для региона, так и для северной Голарктики в целом. Ядро населения дополняют Gnaphosidae, Linyphiidae, Philodromidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae. Видовое разнообразие

сообществ велико в летний период и постепенно снижается к осени. Летнее население характеризуется большим набором доминантных видов и невысокой степенью доминирования каждого из них, причем состав доминантного комплекса относительно постоянен в ряде последовательных учетов разных лет.

Хортобионтный комплекс открытых биотопов (альпийские, субальпийские и приморские луга, равнинные тундры) практически сходен по видовому богатству и представлен самым большим количеством видов. Спектр фоновых семейств и их сезонная динамика во всех биотопах хортобия имеют много общего. Особенно многочисленны и разнообразны в населении этого яруса пауки семейств Clubionidae, Linyphiidae, Theridiidae, Salticidae, Tetragnathidae, Philodromidae, Miturgidae, Dictynidae, Thomisidae. Видовое разнообразие сообществ травостоя максимально в летний период и резко снижается ко второй декаде сентября. Сезонная смена фоновых видов выражена достаточно четко. Весенний и в особенности летний состав доминантного комплекса травостоя биотопов непостоянен и может довольно сильно варьироваться в разные годы. Осенние аранеокомплексы всех биотопов хортобия схожи между собой. Их основу формируют Theridiidae, Salticidae, Tetragnathidae, Philodromidae и Thomisidae.

Тамнобионтный комплекс выделен в лесных биотопах и стланиковых формациях. Он представлен пауками семейств Clubionidae, Linyphiidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Araneidae, Philodromidae, Eutichiuridae, Dictynidae, Thomisidae. По видовому составу и сезонной динамике численности он сходен с **дендробионтным комплексом**, представленным пауками семейств Araneidae, Linyphiidae, Theridiidae, Thomisidae, Salticidae, Clubionidae, Dictynidae, Tetragnathidae.

Сезонная динамика населения пауков рассматривалась на примере 6 наиболее характерных биотопов Нальчевского природного парка, указанных в главе 3 настоящего исследования (рис. 13), причем 3 из них (термальные площадки, горная тундра и шлаковые поля и осыпи) представляют собой «чистый» герпетобионтный ярус, приморский луг – «чистый» хортобий, стланиковые формации – тамнобий, а парковый каменноберезовый лес в той или иной мере сочетает в себе все ярусы – от герпетобия до дендробия. При анализе использовались усредненные данные полевых сезонов 2012–2016 гг. Необходимо отметить, что критерием успешного существования и размножения популяции в каждом конкретном биоценозе в случае с пауками служит не численность, а закономерная смена репродуктивных состояний (*ювенильные* → *имматурные* → *генеративные* → *постгенеративные* для «осенних» группировок; *имматурные* → *генеративные* → *постгенеративные* → *ювенильные* → *имматурные* для «весенних» группировок) в сочетании с выраженным подъемом уловистости в ключевые моменты жизненного цикла. При этом, характеризуя фауну пауков герпетобия, важно учитывать, что значительная часть видов представлена подвижными (бродячими) формами, лишь в незначительной степени связанными с конкретным местообитанием.

Распространение наземных пауков определяется условиями микроклимата, способом лова добычи, особенностями растительного покрова и рядом других факторов, однако количество взрослых особей в любом биотопе в разные периоды теплого времени года не одинаково. Для района исследований установлено, что наибольшая численность пауков, собранных почвенными ловушками, отмечается в третьей декаде мая и первой декаде июня, что, по всей вероятности, связано с выходом из зимовки видов, проходящих ее в имагинальном состоянии, а также завершением развития зимовавших на ювенильной стадии (рис. 44).

Начиная со второй декады июня, количество пауков довольно резко снижается, что объясняется снижением численности самцов в результате гибели после спаривания. Дальнейшее снижение численности пауков в выборках связано с процессами откладки яиц самками, что вызывает снижение их динамической активности. К концу третьей декады июля количество взрослых пауков снижается, но с переходом в генеративный возраст видов, зимующих во взрослом состоянии, начинает увеличиваться, и к концу пер-

вой декады августа образует второй пик активности. Затем количество экземпляров в выборках снова уменьшается и с приближением заморозков практически во всех семействах, за исключением Linyphiidae, Lycosidae и незначительного количества видов Gnaphosidae, принимает нулевое значение.

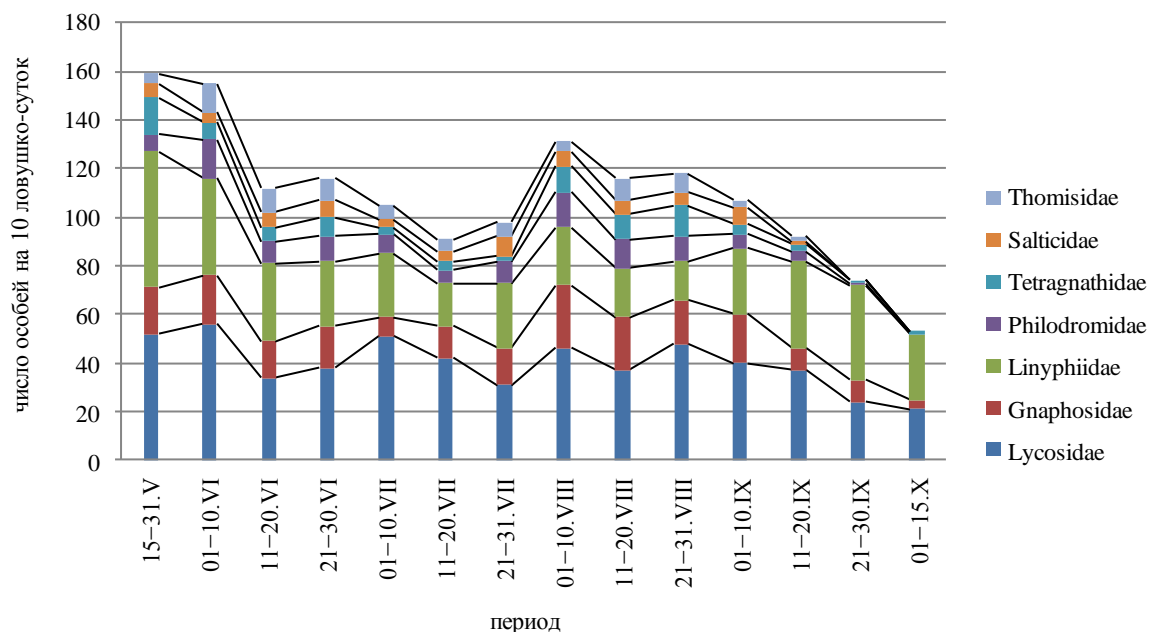


Рис. 44. Сезонная динамика численности пауков почвенного яруса

Динамика численности пауков хортобия отличается от таковой для почвенного яруса (рис. 45). Количество пауков травяного яруса, вышедших из зимней спячки, резко возрастает в первой декаде июня, что, с одной стороны, связано с резкой активизацией вегетации растений, с другой это можно объяснить тем, что большинство пауков, обитающих в этом ярусе, зимуют в имагинальном состоянии и при выходе из спячки проявляют высокую активность. Начиная с третьей декады июня, количество пауков резко снижается, однако со второй декады июля происходит постепенный рост численности, достигающий пика к третьей декаде августа. С сентябрьским похолоданием пауки начинают впадать в состояние диапаузы, и их численность неуклонно сокращается на протяжении всего сентября, достигая минимума к середине октября.

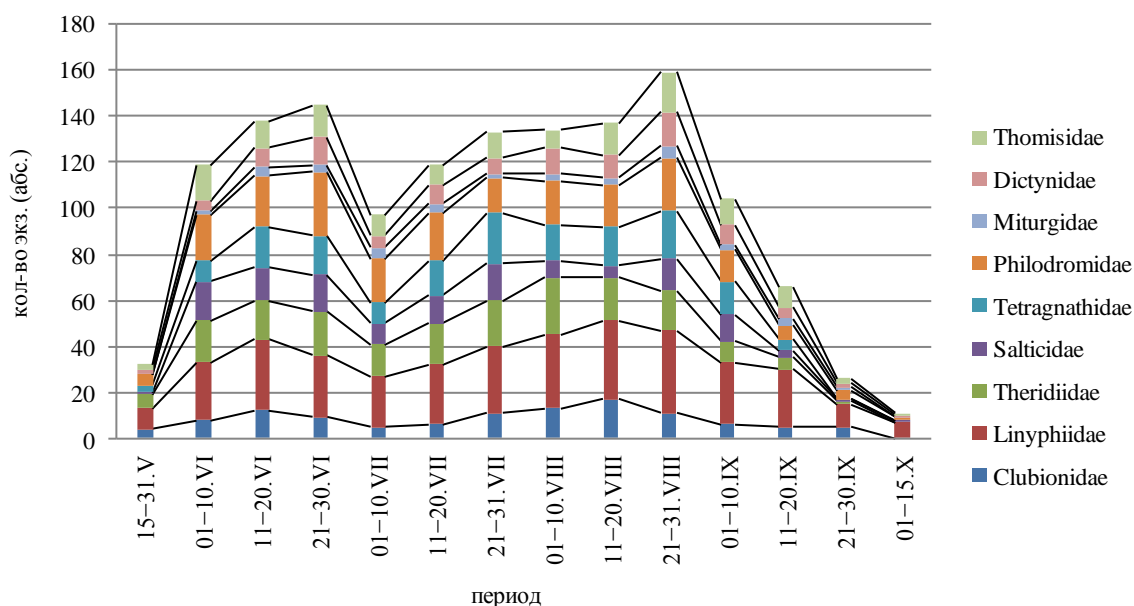


Рис. 45. Сезонная динамика численности пауков травяного яруса

Сходная, но не идентичная картина наблюдается в тамнобионтном ярусе (рис. 46), в котором присутствуют по большей части те же виды, которые наблюдаются в хортобии.

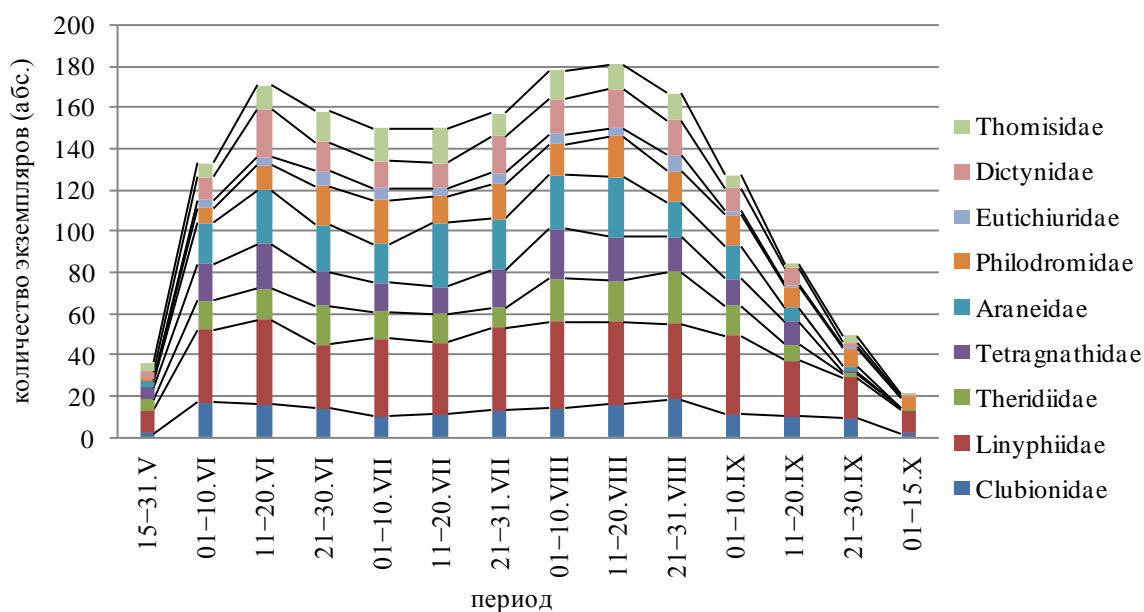


Рис. 46. Сезонная динамика численности пауков кустарникового яруса

При рассмотрении динамики численности хортобии и тамнобии учитывался тот факт, что эти данные несравнимы с данными по герпетобию в силу того, что в ходе полевых исследований были использованы разные способы сбора материала (в случае с герпетобием – почвенные ловушки, в остальных случаях – укусы энтомологическим сачком), вследствие чего интерпретация данных проводилась по каждому ярусу отдельно.

На модельных территориях Нальчевского природного парка четко прослеживаются 3 сезонных аспекта в населении пауков исследованных биотопов: поздневесенний, раннелетний и позднелетний.

Главными особенностями **поздневесеннего аспекта** населения пауков всех экосистем (за исключением термальных местообитаний) являются высокая плотность и разнообразие в напочвенном ярусе пауков семейства Linyphiidae, а также присутствие в герпетобии только взрослых самцов ювенильных стадий Alopescosa spp. и Pardosa spp.

В **летнем аспекте** наблюдается максимум таксономического разнообразия и плотности населения пауков, уменьшается доля ювенильных стадий в сообществах хортобионтного и тамнобионтного комплексов, а также в герпетобии. Важно отметить, что, напротив, среди пауков – обитателей лесной подстилки (в основном представленных семейством Linyphiidae) в летнем аспекте увеличивается количество неполовозрелых особей.

Для **осеннего аспекта** характерно почти полное исчезновение из герпетобии бродячих форм представленных в летней фауне семейств и миграция в подстилку зимующих стадий видов, населяющих верхние ярусы растительности. Сообщества верхних ярусов растительности осенью состоят преимущественно из молоди текущего года и взрослых самок на завершающих стадиях жизненного цикла.

Вопрос об участии бродячих форм пауков в формировании конкретных таксоценозов остается открытым. Во-первых, относительно высокая численность и видовое разнообразие бродячих форм отмечены в биотопах, малоприспособленных для жизни. Например, на травянистых площадках и подвижных шлаковых осыпях специфические условия позволяют существовать очень небольшому набору высокоспециализированных видов. При этом уловистость бродячих форм пауков семейства Lycosidae оказывается здесь не ниже, чем в зональных сообществах. Во-вторых, опыт многолетних исследований показывает, что даже при относительно малой плотности популяций в пригодных

для размножения биотопах пауки демонстрируют все признаки прохождения репродуктивного цикла с выраженными сезонными максимумами активности. Следовательно, единичные находки каких-либо видов следует расценивать не как свидетельство их редкости или малой плотности популяции, а как результат случайных перемещений.

Выше уже отмечалось, что ни один биотоп не встречается на территориях природных парков обособленно, поэтому уместно рассматривать динамику смены сообществ в пределах последовательно сменяющихся друг друга биотопических последовательностей. Такая смена отчетливо прослеживается при смене высотных поясов в горно-вулканических районах и в районах термальных местообитаний, представляющих собой самые специфические природные комплексы региона, о чем подробно рассказано в следующем разделе исследования.

6.3. Экологические особенности фауны пауков термальных местообитаний Налычевского природного парка

Биогеоценозы термальных полей и термальных источников являются самыми своеобразными и специфическими экосистемами Камчатки (Лобкова, 2003). Их особенность прежде всего заключается в энергетической составляющей, поскольку они существуют благодаря непрерывному потоку тепла и химических соединений из глубинных пластов Земли. Мощность теплового потока, физические и химические особенности разгрузки глубинных флюидов определяют особенности абиотического и биологического компонентов экосистем, включая видовой состав обитающих здесь микроорганизмов, растений и животных, характер их ассоциаций, пространственное размещение сообществ и важнейшие трофические (энергетические и вещественные) связи. Каждый из термальных биогеоценозов уникален по облику, структуре и приоритетным механизмам организации и функционирования.

Термальные биогеоценозы Камчатки являются первичными очагами адаптации и закрепления теплолюбивых видов, тем или иным образом попавших на Камчатку, в том числе и интродуцентов, такие биогеоценозы – своеобразные «местообитания-ловушки» для мигрирующих термо-мезофильных видов (Лобкова, 2003). Также считается, что термальные биогеоценозы являются ареной становления эндемичных форм. Термальные биогеоценозы, вероятно, могут также служить рефугиумами сохранения исчезающих, прежде всего древних теплолюбивых представителей флоры и фауны. В условиях динамичности пространственных границ, мощности и характера термопроявлений роль рефугиумов, видимо, могли выполнять только крупные и геологически долго живущие термальные биогеоценозы. Л. Е. Лобкова подчеркивает, что в условиях северных широт это кажется вполне возможным не только в границах одного конкретного термопроявления, но больше – в границах региона, где одни термалы стареют и исчезают, но другие возникают вновь (Лобкова, 2003).

Аранеофауна термальных площадок Налычевского природного парка изучалась в 2012–2016 гг. (Ненашева, 2016, 2018). Важнейшие физические и химические факторы, определяющие условия обитания пауков на термальных полях и вдоль термальных источников (температурный режим, химический состав грунтов и вод), необычайно мозаичны в пространстве и изменчивы во времени. Особый микроклимат позволяет рассматривать крупные геотермальные источники и их ближайшие окрестности в качестве своеобразных «гидротермальных оазисов», в которых сезонные ритмы развития растений и животных заметно отличаются от тех, что свойственны им в окружающих зональных ландшафтах (Лобкова, 2003).

Таким образом, под термином «термальное местообитание» подразумевается местообитание, сформировавшееся вокруг горячих и теплых минерализованных источников на гидротермально измененных породах и отличающееся от окружающих их зональных местообитаний по микроклимату, газовому составу приземного слоя воздуха, геохимическому и температурному режиму почв (Пийп, 1937; Черныгина, 2000).

Распределение пауков по местам обитания на термальных полях зависит от того, насколько толерантны те или иные виды к необычному, часто экстремальному для них сочетанию температуры, влажности, химических показателей среды и, кроме того, обусловлено наличием кормовых видов живых организмов. Распределение аранеофауны по термальным биотопам рассматривается на примере гидротермальных источников центральной части долины реки Налычевой (рис. 47).



Рис. 47. Основные биотопы исследованной территории, в которых осуществлялся сбор биологического материала:

А – термальное болото; Б – ручей Термальный, окруженный парковым каменноберезовым лесом; В – источник «Котел»; Г – островки растительности на гидротермально измененных породах

Налычевские термы – одни из самых крупных и наиболее хорошо изученных на Камчатке горячих источников. Они находятся в центральной части долины р. Налычевой. Область разгрузки их гидротерм занимает площадь около 2 км². Выходы высокоминерализованных вод сосредоточены у подножия горы Круглой («Большой Котел») на левобережной пойме р. Горячей (Горячереченские источники) и на пойме р. Желтой (Желтореченские источники).

В районе расположения термальной площадки «Котел» (рис. 47, В) минеральные отложения источников образовали мощный травертиновый щит. На северной и северо-западной периферии щита из травертинов и в пределах термальных болот выходит несколько десятков небольших терм, дающих начало ручью Термальному (рис. 47, Б). С запада и юго-запада площадка окружена теплыми болотами термального происхождения. Большая часть термальной воды разгружается в образованные ранее отложения гидротермально измененных пород и в виде мощного нагретого потока стекает в сторону реки Горячей (Новограбленов, 1931; Вакин, 1998).

Обильное отложение травертинов разного геохимического состава – отличительная особенность термальных источников Большого Котла. Они содержат большое количество железа и мышьяка, которые отлагаются по большей части вблизи выходов вод, и слоистые и натечные карбонатные отложения на периферии щита. В результате спектрального анализа в железистых осадках обнаружены Sb, Ge, Yb, Sr; в карбонатных осадках – Ni, Mo, Sb, Ba, Sr, V (Вакин, 1998).

В пределах обследованных термальных местообитаний выделены следующие экотопы (табл. 19): 1 – травертиновые отложения термоминеральных источников;

2 – травяные куртины вдоль травертиновых отложений; 3 – термальные болота; 4 – парковый каменноберезовый лес на границе травертиновых площадок.

Таблица 19

**Список видов пауков-герпетобионтов,
встречающихся в термальных местообитаниях Налычевской долины**

Вид	Эколог*			
	1	2	3	4
Сем. Clubionidae				
<i>Clubiona riparia</i>	–	+	+	–
Сем. Dictynidae				
<i>Dictyna pusilla</i>	+	+	–	–
Сем. Gnaphosidae				
<i>Micaria pulicaria</i>	–	+	+	–
Сем. Linyphiidae				
<i>Allomengea scopigera</i>	–	+	+	+
<i>Bathyphantes gracilis</i>	–	+	+	–
<i>B. pogonias</i>	–	+	+	+
<i>Dicumbium libidinosum</i>	–	+	–	+
<i>Entelecaria erythropus</i>	–	+	+	+
<i>Erigone arctica</i>	–	–	+	–
<i>E. atra</i>	–	+	+	+
<i>Helophora insignis</i>	–	+	+	+
<i>Oreoneta frigida</i>	–	+	+	+
<i>Hypomma bituberculatum</i>	–	+	+	+
<i>Kaestneria pullata</i>	–	+	+	+
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	–	+	+	–
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>	–	–	+	+
<i>T. tenebricola</i>	+	+	+	–
<i>Maso sundevalli</i>	–	+	+	+
<i>Microlinyphia pusilla</i>	–	+	+	+
<i>Oreonetides vaginatus</i>	+	+	+	+
<i>Phlattothrata parva</i>	–	–	+	–
<i>Tiso aestivus</i>	–	–	+	+
<i>Tmeticus tolli</i>	–	+	+	+
Сем. Lycosidae				
<i>Pardosa atrata</i>	+	+	+	+
<i>P. palustris</i>	+	+	+	+
<i>P. riparia</i>	+	+	+	+
<i>P. schenkeli</i>	+	+	+	+
<i>P. tesquorum</i>	+	+	+	+
<i>Pirata praedo</i>	+	+	+	–
<i>Trochosa terricola</i>	–	+	+	+
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	+	+	–	+
Сем. Philodromidae				
<i>Philodromus aureolus</i>	+	+	+	+
<i>P. poecilus</i>	+	+	+	+
<i>Tibellus oblongus</i>	–	+	+	–
Сем. Salticidae				
<i>Dendryphantes rudis</i>	+	–	+	–
Сем. Thomisidae				
<i>Xysticus emertoni</i>	+	+	+	+
<i>X. obscurus</i>	+	+	+	–
Суммарное количество видов в экотопе	15	32	34	25

* Вид присутствует (+) / отсутствует (–).

Фауна пауков-герпетобионтов термальных местообитаний центральной части Налычевской долины насчитывает 37 видов из 27 родов и 8 семейств, что составляет 23,56% от общего состава аранеофауны природных парков Камчатки (Ненашева, 2018).

Основу фауны исследованных термальных местообитаний составляют широко распространенные циркумголарктические (37,8%) и транспалеарктические виды (34,2%), остальная доля представлена западноберингийскими, сибирскими, восточнопалеарктическо-неарктическими, сибирско-неарктическими и транспалеарктическо-алюскинскими видами.

Вышеперечисленные виды есть наглядное свидетельство того, что термальные местообитания восточной Камчатки, и в частности Налычевской долины, являются рефугиумами, в которых до сих пор сохранились реликты берингийской плейстоценовой фауны пауков.

Как видно из приведенной выше таблицы, наиболее богатые видовые ассамблеи пауков биотопически приурочены к термальным болотам, что, вероятно, связано с большим видовым и численным обилием организмов, составляющих кормовую базу пауков-герпетобионтов: монопопуляции цикадок на травяных бордюрах вдоль термальных полей (рис. 47, Г); личинки мух-береговушек, часто встречающиеся на ручьях, вытекающих из гидротермальных источников (рис. 47, Б), и в приповерхностном слое – цианобактериальных матов, являющихся сообществами многих микроорганизмов (рис. 47, А); ногохвостки, практически повсеместно встречающиеся вдоль берегов термальных ручьев на оголенных теплых влажных грунтах (рис. 47, Б, В).

Практически аналогичный теплым термальным болотам видовой состав пауков-герпетобионтов демонстрирует нижняя часть травяного яруса вдоль травертиновых полей, являющаяся своего рода «буферным» биотопом между травертиновыми площадками (более бедными видами) и парковым каменноберезовым лесом. Более слабая видовая насыщенность локальных группировок двух последних местообитаний объясняется следующими причинами. Каменноберезовый лес, в отличие от островков травы и термальных болот, представлен более широким диапазоном ярусности, соответственно, видовое разнообразие в нем выше за счет хортобия и тамнобия. Травертиновые площадки как таковые представляют собой «охотничьи уголья» и являются своего рода «транзитными зонами» между всеми остальными анализируемыми биотопами.

Несмотря на то что по количеству видов, встречающихся в термальных местообитаниях, наибольшее видовое разнообразие демонстрируют пауки семейства *Linyphiidae*, доминантный комплекс по частоте встречаемости суммарному количеству особей в выборках из почвенных ловушек составляют обладающие высокой экологической пластичностью пауки-волки семейства *Lycosidae* (табл. 19). Они за редким исключением отмечены во всех исследованных экотопах местообитаний данного типа.

Способность пауков рода *Pirata* вести полуводный образ жизни обеспечивает им своего рода персональную экологическую нишу в термальных биотопах, которая позволяет им за счет относительной стабильности температурно-влажностного режима в течение всего года приспособлять жизненный цикл к специфическим условиям термальных местообитаний, хотя пауки данного вида встречаются на Камчатке также по берегам рек и озер, но реже, чем в указанных биотопах (Ненашева, 2018). Отмечено, что неполовозрелые *Pirata* spp. встречаются на некоторых участках термальных луж (со средней температурой воды +35...+45°C) в течение всего года даже при отрицательных температурах воздуха и высоком снежном покрове.

Суммируя вышесказанное, можно сделать вывод, что термальные местообитания представляют собой важный компонент биологического разнообразия региона и нуждаются в усиленном режиме охраны и тщательном и всестороннем научном изучении, поскольку не исключено нахождение новых для науки видов – локальных эндемиков термальных местообитаний Камчатки.

6.4. Высотно-поясное распределение видов в горно-вулканических экосистемах природных парков Камчатки

Высотная поясность, являющаяся аналогом природной зональности в горных системах, также может быть использована в качестве дополнительной характеристики, позволяющей оценить экологические свойства таксонов (Городков, 1984; Есюнин, 2011).

Каменные осыпи и шлаковые россыпи чрезвычайно широко распространены в вулканических районах природных парков. Они являются результатом выветривания (преимущественно криогенного) андезитовых и базальтовых комплексов, а также – результатом изначальной неустойчивости вулканических шлаков и пеплов, образующихся в результате эруптивных и эксплозивных извержений.

Население пауков шлаковых осыпей уникально тем, что в одном биотопе сожительствуют виды с взаимно исключаящими предпочтениями. Например, поверхность камней заселяют ксеротермофильные виды, обычно связанные со степными сообществами. С другой стороны, здесь обитают психрофильные арктические виды. В осыпях они связаны с нижними горизонтами, где температура не поднимается выше +7°C. А между крайними горизонтами, в средней части осыпи часто обитают троглобионтные виды. Еще одна интересная особенность этого биотопа – наличие льдистой мерзлоты (вернее, ледяных линз), которая может сохраняться круглый год. При этом необходимо помнить, что мерзлота имеется не во всех осыпях, а только в крупногабаритных. Наличие осыпей на северо-востоке Азии показало, что они чрезвычайно богаты видами; среди них встречается 17% видов всей фауны, и пауки, населяющие осыпи, характеризуются чрезвычайно высоким уровнем эндемизма (Марусик, 2007). По имеющимся в литературе данным, среди факультативных обитателей осыпей (петрофилов) доля эндемиков достигает 24%, а среди облигатных (литобионтов) – 46%. Эндемичные виды при этом бывают как узколокальными, так и широко распространенными по всему региону (Марусик, 2007).

В горах севера Дальнего Востока в целом животный мир разнообразнее, чем на равнинах, поскольку в сложении горных фаун принимают участие помимо зональных форм также виды, свойственные разным высотным поясам или внепоясным элементам горного ландшафта (Север..., 1970; Никольская, 1973). На Камчатке субальпийский пояс образован зарослями кедрового и ольхового стлаников и занимает громадные площади. Его фауна сходна с субальпийской фауной колымских гор, но на Камчатке отсутствуют некоторые сибирские формы, зато обитают более южные виды, не достигающие северо-охотских горных массивов. Альпийский пояс отличается особо суровыми условиями жизни, близкими к условиям арктических тундр, и полным отсутствием древесной и кустарниковой растительности: здесь господствуют горные тундры и каменные россыпи. Их населяет совершенно особая фауна, имеющая мало общего с фауной тайги и субальпийского пояса. Она связана по происхождению с высокогорьями Центральной Азии (в меньшей степени – с Арктикой) и настолько самобытна, что есть основания выделить верхний пояс гор в самостоятельный крупный зоогеографический регион (Север..., 1970).

На Камчатке альпийский пояс расположен в верхних частях горных хребтов, на горных плато и конусах вулканов, находясь над поясом древесно-кустарниковой растительности. Высотные пределы альпийского пояса лежат в среднем между 900 и 1500 м над у. м. Этот пояс занимает вершины всех основных горных систем полуострова: Срединного и Восточного хребтов и вулканической области, которая начинается на юге полуострова у мыса Лопатка и заканчивается на севере вулканом Шивелуч. В этой области находятся все действующие и большинство потухших вулканов Камчатки (Федотов, 1991). А. И. Куренцов отмечал, что на Камчатке, как и в других частях Дальнего Востока, интересно сходство фаун высокогорий и низинных тундр. Вероятно, причины генетической близости фауны этих двух ландшафтов надо искать в ледниковых явлениях, которые могли привести к тесным биоценотическим отношениям между ними (Куренцов, 1966).

Бродячие пауки-герпетобионты представляют удобную экологическую группировку при изучении высотной поясности. В первую очередь это связано с их высокой численностью и сравнительной простотой сбора (основные методы – использование почвенных ловушек и ручной сбор). Тем не менее, к настоящему времени опубликовано сравнительно небольшое число работ, посвященных исследованиям высокогорной фауны пауков. В данном разделе исследования приводятся результаты анализа высотно-поясного и биотопического распространения бродячих пауков-герпетобионтов природных парков Камчатки на примере ряда модельных площадок.

Значение вулканизма в формировании среды обитания живых организмов трудно переоценить. Современная вулканическая деятельность является мощным экологическим фактором: сильные извержения приводят к резким, часто катастрофическим изменениям в экосистемах. В региональном аспекте это проявляется во влиянии физических факторов и биологически активных соединений на среду обитания (Лобков, 1988).

Вопросы взаимодействия между вулканическими процессами и живыми организмами, характер реакции живых существ и их сообществ на извержения вулканов, экологические последствия извержений, смены биологических сообществ на территориях, подвергшихся воздействию вулканогенных факторов (вулканические газы, пирокластические потоки, пеплопады, сейсмические дрожания и др.), имеют важное научное и практическое значение. Использование в таких условиях пауков-герпетобионтов в качестве индикаторной группы на протяжении уже нескольких десятков лет с успехом применяется в Новой Зеландии (Vink, 2002). По всей видимости, структура группировок пауков почвенного яруса определяется в значительной степени внешними факторами – соотношением тепла и влаги, микроклиматом, ландшафтным положением местообитаний, составом грунта и мозаикой растительного покрова (Ненашева, 2016). Необходимо отметить, что фауна пауков вулканических высокогорий Камчатки в настоящее время находится в стадии изучения, поэтому данные, представленные в настоящей работе, носят характер пионерного исследования данного вопроса.

Исследования проводились автором в зонах вулканических высокогорий восточной и южной частей полуострова Камчатка. Вулканами Авачинской группы на юго-востоке полуострова Камчатка начинается Восточный вулканический пояс, они входят в Налычевский природный парк. Авачинский (2741 м) и Корякский (3500 м) вулканы являются фрагментами обширного вулканического ареала, включающего помимо стратовулканов многочисленные мелкие вулканические образования. Структурная позиция Авачинской группы вулканов определяется общим строением Налычевского вулканического центра. Наиболее существенные его особенности отражаются в поверхности мел-палеогенового складчатого фундамента (Масуренков, 1991). Многочисленные потоки пирокластических и взрывных образований слагают нижние склоны и подножие Авачинского вулкана в юго-западном и северном секторах. Ими в значительной степени образованы шлаковые и туфовые равнины.

Вулкан Корякский входит в состав Авачинской группы, располагается в 25 км к северу от г. Петропавловска-Камчатского. На его склонах и у подножия хорошо просматриваются многочисленные шлаковые и лавовые конусы, сформированные побочными извержениями. В результате голоценовой активности у юго-западного подножия вулкана сформировались обширные лавовые поля.

Вулкан Горелый расположен на территории Южной Камчатки в 75 км к юго-западу от г. Петропавловска-Камчатского, на территории, трансграничной с Южно-Камчатским природным парком. Район представляет собой слегка приподнятое и наклоненное на запад и юго-запад плато нижнечетвертичных базальтов и андезито-базальтов с высотными отметками 800–1000 м над у. м. (Кирсанов, 1991). Вулкан Мутновский располагается в 70 км от Петропавловска-Камчатского в Южно-Камчатском вулканическом поясе, относится к сложным вулканическим постройкам. Весь вулканический массив образован четырьмя конусами стратовулканов (Овсянников, 1991).

На перечисленных выше модельных территориях исследований в качестве покрытия выступает типичная для Камчатки мозаичная растительность горно-тундрового типа. Растительный покров на склонах практически всех действующих вулканов Камчатки сильно преобразован под действием многочисленных извержений в течение исторического периода. Можно говорить о том, что здесь пришлось столкнуться с различными промежуточными вариантами сукцессий растительных сообществ (Ненашева, 2016).

Модельные площадки исследования: склоны юго-восточной, южной и юго-западной экспозиций вулкана Корякский, склоны южной и юго-западной экспозиций вулкана

Авачинский, склоны северо-восточной, серной экспозиции вулкана Горелый, склоны юго-западной, западной, северо-западной экспозиций вулкана Мутновский. Для каждой из обследованных вулканических территорий можно выделить 4 основных типа биотопов: шлаковые и каменные осыпи, частично задернованные склоны, покрытые лишайником лавы старых извержений, горные тундры (рис. 48 (коды площадок приведены в пояснении к рисунку)).

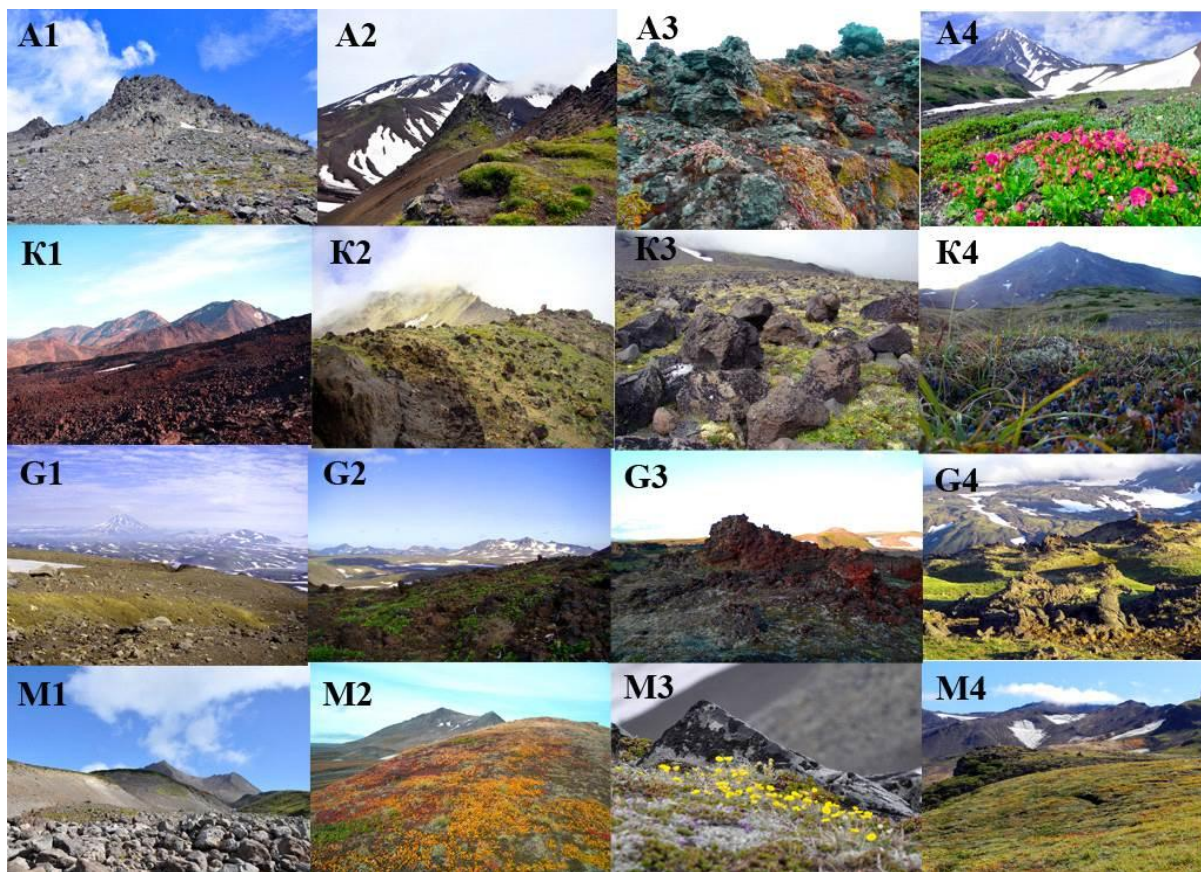


Рис. 48. Модельные биотопы в границах исследованных территорий:
 Авачинский вулкан (A1 – шлаковые и каменные осыпи, A2 – частично задернованные склоны, A3 – частично покрытые лишайником лавы, A4 – горные тундры);
 Корякский вулкан (K1 – шлаковые и каменные осыпи, K2 – частично задернованные склоны, K3 – частично покрытые лишайником лавы, K4 – горные тундры);
 Горелый вулкан (G1 – шлаковые и каменные осыпи, G2 – частично задернованные склоны, G3 – частично покрытые лишайником лавы, G4 – горные тундры);
 Мутновский вулкан (M1 – шлаковые и каменные осыпи, M2 – частично задернованные склоны, M3 – частично покрытые лишайником лавы, M4 – горные тундры)

Сборы на лавовых и шлаковых полях осуществлялись в бесснежный период (с июля по август) в 2012–2017 гг. В указанный период было собрано около 800 половозрелых особей пауков. Состав фауны пауков в границах модельных площадок приведен в табл. 20 (коды площадок имеют те же обозначения, что и на рис. 48).

Таблица 20

Распределение видов пауков по обследованным модельным биотопам

	Биотопы															
	A1	A2	A3	A4	K1	K2	K3	K4	G1	G2	G3	G4	M1	M2	M3	M4
Сем. Clubionidae																
<i>Clubiona riparia</i>	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Сем. Dictynidae																
<i>Dictyna major</i>	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–

	Биотопы															
	A1	A2	A3	A4	K1	K2	K3	K4	G1	G2	G3	G4	M1	M2	M3	M4
Сем. Gnaphosidae																
<i>Gnaphosa muscorum</i>	-	+	-	+	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>G. nigerrima</i>	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. sticta</i>	-	+	+	+	-	+	+	++	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Micaria subopaca</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Сем. Hahniidae																
<i>Hahnia glacialis</i>	-	+	+	+	-	+	+	++	-	-	-	+	-	-	-	+
Сем. Linyphiidae																
<i>Allomengea dentisetis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bathylinyphia maior</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bathyphantes gracilis</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>B. pogonias</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Bolyphantes alticeps</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centromerus sylvaticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Collinsia holmgreni</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. submissa</i>	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Diplocephalus subrostratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Entelecara erythropus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erigone arctica</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>E. atra</i>	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>Gnathonarium taczanowskii</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Hilaria canaliculata</i>	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Oreoneta frigida</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Hypomma affinis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepthyphantes alacris</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Scotinotylus alienus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tiso aestivus</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tmeticus tolli</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+
Сем. Lycosidae																
<i>Pardosa algens</i>	+	++	+	++	-	-	++	+	-	-	++	++	-	-	++	+
<i>P. atrata</i>	-	++	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+
<i>P. groenlandica</i>	+	+	+	++	+	+	++	++	+	+	+	+	+	+	++	+
<i>P. lapponica</i>	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+
<i>P. palustris</i>	+	++	++	++	-	+	++	++	+	++	++	++	-	+	++	++
<i>P. schenkeli</i>	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+
<i>P. tesquorum</i>	-	++	+	+	+	+	++	++	-	+	+	++	+	+	++	++
<i>Trochosa terricola</i>	-	++	++	++	+	++	+	++	-	+	++	+	-	+	++	++
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	-	++	++	++	-	++	++	++	-	+	++	+	-	++	+	++

	Биотопы															
	A1	A2	A3	A4	K1	K2	K3	K4	G1	G2	G3	G4	M1	M2	M3	M4
Сем. Philodromidae																
<i>Thanatus formicinus</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tibellus oblongus</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
Сем. Tetragnathidae																
<i>Tetragnatha extensa</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Zygiella dispar</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Theridiidae																
<i>Parasteatoda lunata</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Phylloneta impressa</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Thomisidae																
<i>Ozyptila rauda</i>	-	-	+	+	-	++	-	+	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Xysticus emertoni</i>	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Xysticus obscurus</i>	-	-	+	++	-	+	-	++	-	-	+	+	-	+	+	++
Сем. Salticidae																
<i>Marpissa pomatia</i>	-	+	+	++	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	++

++ Вид обилен; + разовые находки; - вид отсутствует.

Для выявления сходства (различия) структуры локальных биотопически приуроченных группировок пауков на исследуемых модельных площадках использовался кластерный анализ (рис. 49).

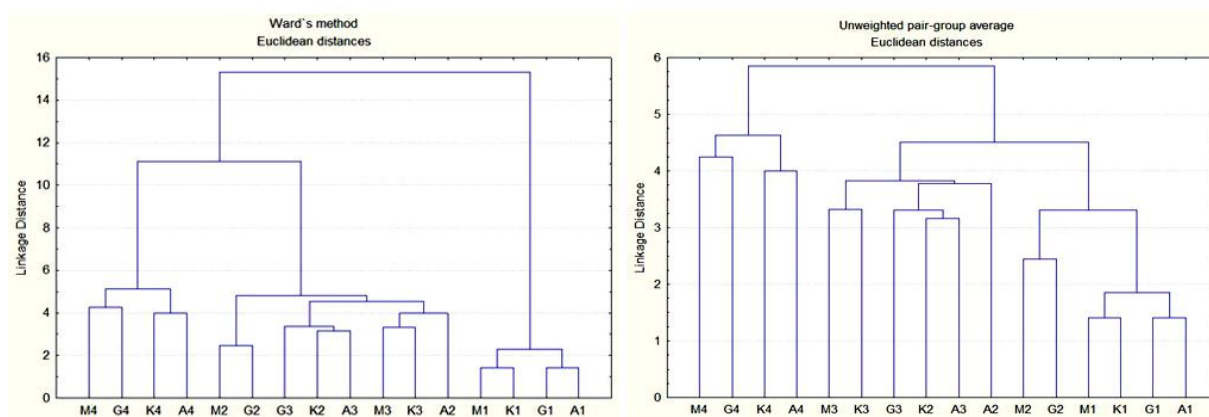


Рис. 49. Кластеризация сходства локальных фаун пауков по методу Варда и по методу невзвешенного парно-группового арифметического среднего (коды площадок приведены в описании рис. 48)

Наиболее богатые видовые ассамблеи на всех четырех модельных площадках наблюдается в зоне горных тундр, причем наибольшее сходство отчетливо прослеживается между наиболее близко расположенными площадками, между которыми по данному типу биотопа проходит общая граница (Авачинский и Корякский вулканы в восточной части Камчатки (Налычевский парк); Мутновский и Горелый вулканы в южной части (Южно-Камчатский парк)).

Более обедненные в видовом отношении варианты горных тундр наблюдаются на частично задернованных склонах и древних лавовых потоках, покрытых лишайниками. Между последними типами биотопов отсутствуют существенные различия в фаунистическом составе населения пауков.

В кластерах шлаковых полей и каменных осыпей наибольшее сходство наблюдается между вулканами, относящимся к разным группам (Авачинский и Горелый вулканы,

Корякский и Мутновский вулканы), что, вероятнее всего, обусловлено типами сейсмической активности, продуктами вулканических извержений, и, следовательно, почвообразующего субстрата.

В целом можно отметить, что фауны пауков вулканических высокогорий Камчатки небогаты видами. На обследованных территориях выявлено 47 видов пауков, что суммарно представляет собой 1/6 часть всей известной на сегодняшний момент фауны пауков региона.

Высотно-поясная структура аранеонаселения рассматривалась на примере модельной площадки «Авачинский перевал» (Налычевский природный парк, рис. 50). В основу работы положен материал, собранный автором в 2012–2016 гг. в районе модельной площадки «Авачинский перевал» в высотном градиенте 500–1400 м над у. м. (южный и юго-западный макросклоны вулкана Авачинская сопка; южный и юго-восточный макросклоны вулкана Корякская сопка; экстрезия «Верблюд»).

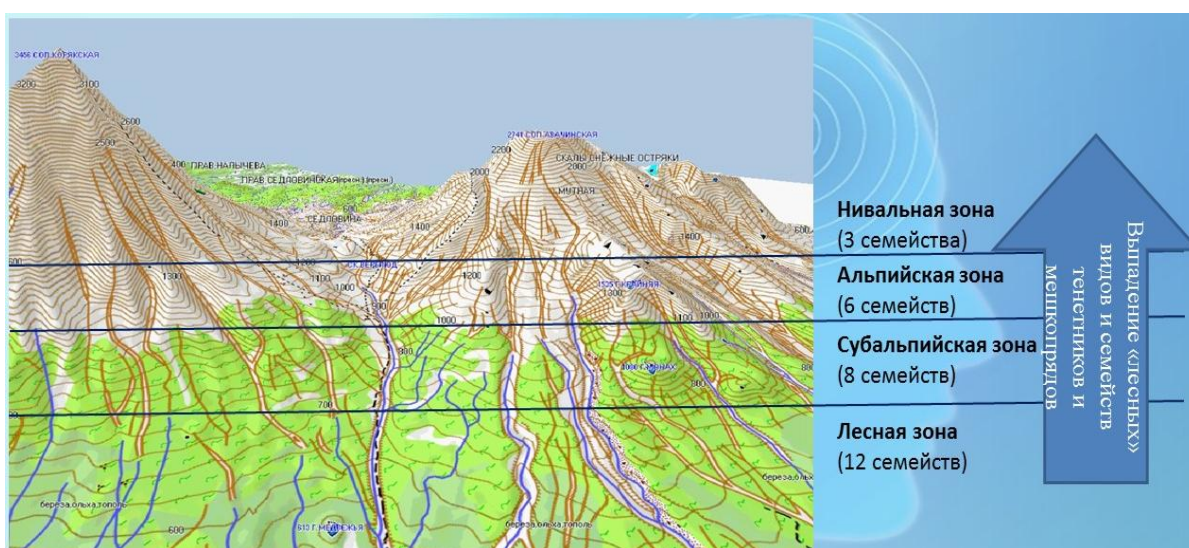


Рис. 50. Схема выделенных высотных поясов модельной площадки «Авачинский перевал»

Вдоль гипсометрического профиля обследованной модельной территории выделены следующие высотные пояса: лесной пояс, субальпийский пояс, альпийский пояс, пояс шлаковых осыпей и каменных россыпей (нивальный пояс).

В общей сложности на данной площадке было собрано и обработано порядка 1000 половозрелых экземпляров пауков. Фауна пауков обследованной модельной площадки насчитывает 50 видов, относящихся к 11 семействам (табл. 21).

Таблица 21

Распределение пауков по высотным поясам в районе модельной площадки «Авачинский перевал»

Семейство / вид	Пояс*			
	Н	А	СА	Л
Сем. Araneidae				
<i>Araneus diadematus</i>	–	–	+	+
<i>A. marmoreus</i>	–	–	+	+
<i>A.s quadratus</i>	–	–	+	+
<i>Larinioides cornutus</i>	–	–	+	+
Сем. Clubionidae				
<i>Clubiona riparia</i>	–	–	–	+
Сем. Dictynidae				
<i>Dictyna major</i>	–	–	–	+
Сем. Gnaphosidae				
<i>Gnaphosa nigerrima</i>	–	+	+	+
<i>G. sticta</i>	–	+	+	+
<i>Micaria subopaca</i>	–	+	+	+

Семейство / вид	Пояс*			
	Н	А	СА	Л
Сем. Hahniidae				
<i>Hahnia glacialis</i>	–	–	–	+
Сем. Linyphiidae				
<i>Allomengea dentisetis</i>	–	+	+	+
<i>Bathylinyphia maior</i>	–	–	–	+
<i>Bathyphantes gracilis</i>	–	–	–	+
<i>B. pogonias</i>	–	+	+	+
<i>Bolyphantes alticeps</i>	–	–	+	+
<i>Centromerus sylvaticus</i>	–	–	–	+
<i>Collinsia holmgreni</i>	–	+	+	–
<i>C. submissa</i>	+	+	+	+
<i>Diplocephalus subrostratus</i>	–	–	–	+
<i>Entelecara erythropus</i>	–	–	–	+
<i>Erigone arctica</i>	–	+	+	+
<i>E. atra</i>	–	–	+	+
<i>Gnathonarium taczanowskii</i>	–	–	–	+
<i>Hilaria canaliculata</i>	–	+	+	–
<i>H. frigida</i>	–	+	+	+
<i>Hypomma affinis</i>	–	+	+	+
<i>Lepthyphantes alacris</i>	–	–	–	+
<i>Scotinotylus alienus</i>	–	+	+	+
<i>Tiso aestivus</i>	–	–	–	+
<i>Tmeticus tolli</i>	–	+	+	+
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	–	–	–	+
Сем. Lycosidae				
<i>Pardosa algens</i>	–	+	+	+
<i>Pardosa atrata</i>	–	+	+	+
<i>Pardosa groenlandica</i>	+	+	+	–
<i>P. lapponica</i>	+	+	+	+
<i>P. palustris</i>	+	+	+	+
<i>P. schenkeli</i>	–	+	+	+
<i>P. tesquorum</i>	+	+	+	+
<i>Trochosa terricola</i>	–	–	+	+
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	+	+	+	+
Сем. Philodromidae				
<i>Thanatus formicinus</i>	+	+	+	+
<i>Tibellus oblongus</i>	–	–	–	+
Сем. Tetragnathidae				
<i>Tetragnatha extensa</i>	–	–	+	+
<i>Zygiella dispar</i>	–	+	+	+
Сем. Theridiidae				
<i>Achaearanea lunata</i>	–	–	–	+
<i>Phylloneta impressa</i>	–	–	–	+
Сем. Thomisidae				
<i>Ozyptila rauda</i>	–	+	+	+
<i>Xysticus emertoni</i>	–	–	+	+
<i>X. obscurus</i>	–	–	+	+
Сем. Salticidae				
<i>Marpissa potatia</i>	–	–	+	+

* Знаком +/- отмечено наличие/отсутствие вида в указанном биотопе: Л – лесной пояс; СА – субальпийский пояс; А – альпийский пояс; Н – нивальный пояс (шлаковые осыпи и каменные россыпи).

Доминирующими семействами в лесном поясе являются Linyphiidae, Araneidae и Lycosidae; в альпийском и субальпийском поясах – Lycosidae, Gnaphosidae и Thomisidae;

на шлаковых полях и каменных россыпях – Lycosidae. Формирование столь крупной видовой группировки пауков-волков связано с наличием значительного количества открытых биотопов с хорошей инсоляцией.

Наиболее богатые видовые ассамблеи приурочены к лесной зоне (47 видов из 51), минимальное количество видов отмечено на шлаковых осыпях и каменных россыпях (7 из 51).

При переходе от лесной зоны к субальпике наблюдается «выпадение» ряда неморальных, бореально-неморальных и бореальных видов, а также семейств Clubionidae, Dictynidae, Hahniidae и Theridiidae. В альпийской зоне общее количество семейств остается таким же, как и в субальпийской, но количество видов сокращается в сравнении с предыдущей зоной еще на 9 позиций. Наконец, при переходе к нивальной зоне (шлаковые осыпи и каменные россыпи) остаются только представители семейства Lycosidae.

В среднем при подъеме на каждые 100 м над у. м. из состава фауны выпадает в среднем 6,66 видов, что составляет около 13% от общего количества известных для модельной площадки видов, причем самая активная «зона выпадения» расположена при переходе от альпийской зоны к нивальной (8,5 видов на 100 м), что связано, вероятно, с неустойчивостью проектного покрытия и малым количеством объектов питания.

Доминирующим семейством пауков в наземных сообществах горных тундр и каменных осыпей в пределах обследованных модельных площадок являются пауки сем. Lycosidae, на чью долю приходится 68% от общего количества пауков, собранных в рамках данного исследования. Далее по убыванию следуют семейства Linyphiidae (14%), Araneidae (7%), Thomisidae (5%), Gnaphosidae (4%) и Philodromidae (2%). Интересно отметить, что, как правило, в северных экосистемах доминирующим семейством пауков традиционно считается сем. Linyphiidae (Марусик, 2011). Предположительно, доминирование в рассматриваемых экосистемах пауков-волков может быть связано с их наиболее ярко выраженными адаптационными характеристиками по отношению к экстремальным условиям среды выбранных модельных площадок (Ненашева, 2016).

Считается, что паукам как группе в целом свойственна достаточно слабая широтно-ландшафтная дифференциация и практически повсеместное преобладание полизональных видов. Это прямо связано с невысоким филогенетическим уровнем данной группы, что обуславливает преобладание пассивных путей адаптаций к экстремальным условиям, за счет чего ими достигается относительная независимость от ландшафтно-климатических условий (Стишов, 2004).

Значительную долю пауков – обитателей вулканических высокогорий – на сегодняшний день составляют полизональные и бореально-неморальные группы видов, что свидетельствует в пользу того факта, что после извержений вулканические высокогорья в ряде случаев заново заселяются видами, характерными для ниже расположенной лесной зоны (Ненашева, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Учитывая важную роль пауков в наземных экосистемах территорий природных парков Камчатки, можно сделать вывод – дальнейшие исследования в области их экологии и распространения актуальны и необходимы, поскольку фауна пауков не только природных парков, но и региона в целом нуждается в дальнейшей ревизии. Данное исследование показало, что количество видов, зарегистрированных для природных парков Камчатки, существенно ниже, чем для полуострова в целом, что подтверждает недостаточную изученность аранеофауны этих территорий.

Присутствие в фауне пауков редких и реликтовых видов (таких как *Arctosa raptor* (Kulczyński, 1885)) позволяет сделать вывод о потенциальной возможности нахождения на территории не только аналогичных групп видов, но и новых видов для фауны региона.

Данное исследование может также послужить одной из основ для последующего долговременного экологического мониторинга состояния природных комплексов природных парков Камчатки.

Подводя итог данному исследованию, можно заключить, что его результаты впервые за историю исследований животного мира Камчатки позволили составить представление о фаунистическом составе, зоогеографическом распространении и экологии пауков, населяющих природные парки Камчатки, и сформулировать следующие выводы:

1. Фауна пауков природных парков Камчатки насчитывает 167 видов из 76 родов и 17 семейств, что составляет 54,3% от известных на Камчатке видов.

2. В биоценозах, представляющих основные ландшафты природных парков Камчатки, наибольшее разнообразие отмечено на луговинах, равнинных тундрах и в пойменных лесах. В большинстве аранеокомплексов основу населения составляют пауки семейства *Linyphiidae* (по видовому составу) и *Lycosidae* (по численному обилию). Наиболее сложную таксономическую структуру имеют сообщества лесных биотопов, что обусловлено их развитой ярусной структурой.

3. Аранеофауна природных парков Камчатки представляет собой достаточно сложный комплекс из 10 ареалогических и 12 ландшафтно-зональных групп видов. В ландшафтно-зональном отношении фауна пауков природных парков представлена 3 комплексами видов: «лесными» (неморальные, бореальные, бореально-неморальные), суммарно составляющими 62%, различными вариантами арктических и гипоарктических видов (20%), на долю полизональных видов остается всего 18%.

4. На территориях природных парков Камчатки наиболее широко представлены виды пауков с транспалеарктическим типом ареала (31% от общего числа видов), около ¼ видов (23%) имеют циркумголарктический ареал распространения, 14% приходится на долю сибирских видов, 15% – сибирско-неарктических. Остальную долю составляют сибирско-маньчжурские, транспалеарктическо-аляскинские, западноберингийские, неарктические и восточносибирско-неарктические виды, что придает аранеофауне исследованной территории черты уникальности. Проведенный анализ биотопической приуроченности пауков на модельных участках показал, что аранеофауна природных парков в целом отличается большой экологической пластичностью. Жесткая биотопическая приуроченность, как правило, отсутствует, что связано с возможностью занимать самые разнообразные экологические ниши с оптимальными для успешного существования микроусловиями (*Linyphiidae*), с миграционной активностью (*Lycosidae*, *Gnaphosidae*, *Salticidae*), благодаря которой пауки могут менять свои местообитания в зависимости от воздействия различных факторов (сезонных, погодных, микро- и макроклиматических, разрушительных).

5. В условиях вулканических высокогорий наиболее богатые видовые ассамблеи формируются в зонах, пограничных между каменноберезовыми лесами и горными тундрами. Фауна безлесных вулканических высокогорий очень специфична. Она представляет собой смесь экологически пластичных вариантов арктических и бореально-монтанных видов.

6. Аранеофауна термальных местообитаний, значительно уступая в фаунистическом разнообразии аранеофауне других обследованных биотопов, имеет определенные специфические черты, выраженные не столько в видовом составе, сколько в наличии определенных поведенческих адаптаций к существованию в экстремальных условиях современного активного вулканизма.

7. В течение теплого периода года в лесных биотопах отмечается 3 пика численности и видового разнообразия пауков: в III декаде мая, I декаде июня и I–II декадах августа. Структуру и динамику сообществ, пространственное размещение пауков в лесных экосистемах в значительной степени определяет вертикальная структура растительности. Наиболее высокая плотность населения пауков, максимальное количество видов и экологических групп в лесных экосистемах свойственны ярусам растительности с высокими значениями проективного покрытия.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аверин, Ю. В.* Зоогеографический очерк Камчатки / Ю. В. Аверин // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – М. : изд-во Моск. ун-та, 1957. – Т. LXII, вып. 5. – С. 29–38.
2. *Ажеганова, Н. С.* Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зоны СССР / Н. С. Ажеганова. – АН СССР, 1968. – 149 с.
3. *Ажеганова, Н. С.* К фауне пауков Троицкого лесостепного заповедника / Н. С. Ажеганова // Известия Естественно-научного института при Молотовском государственном ун-те им. М. Горького. – 1951. – Вып. 13. – С. 137–156.
4. *Бахвалов, В. Ф.* Новые виды пауков-кругопрядов (Aranei, Araneidae) из Сибири и с советского Дальнего Востока / В. Ф. Бахвалов // Энтомологические исследования в Киргизии. – 1981. – Вып. 14. – С. 142–150.
5. *Беклемишев, В. Н.* О классификации биоценологических (синфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1986. – Т. 65, вып. 2. – С. 3–30.
6. *Бельтюкова, К. Н.* Наблюдения над пауками *Araneus folium* (Schr.) и *Araneus ocellatus* Cl. (Сем. Argiopidae) / К. Н. Бельтюкова // Ученые записки Молотовского университета. – 1949. – Т. 5, вып. 1. – С. 83–98.
7. *Безр, С. А.* Биоценометрический метод учета наземных пауков // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 3. – С. 439–440.
8. *Боярская, Т. Д.* Об особенностях палеоклиматических изменений плейстоцена в некоторых районах на территории СССР / Т. Д. Боярская // Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. – М. : Наука, 1989. – С. 33–38.
9. *Вакин, Е. А.* Геологическое строение, вулканизм и гидротермы Налычевского природного парка / Е. А. Вакин // Информационная записка по гранту WWF RU0070. – 1988. – 47 с.
10. *Вержбицкий, Э.* О пауках Кавказского края / Э. Вержбицкий // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1902. – Вып. 17. – С. 461–504.
11. *Верховская, Н. Б.* Четвертичные отложения западного побережья Берингова пролива / Н. Б. Верховская, А. С. Кундышев. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1987. – 116 с.
12. *Городков, К. Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. – Л. : Наука, 1984. – Вып. 5 (Карты 179–221). – С. 3–21.
13. *Грезе, Н. С.* Пауки, собранные на снегу / Н. С. Грезе // Изв. Московского энтомологического общества. – 1915. – Т. 1. – С. 116–123.
14. *Давидович, Т. Д.* Климат прибрежных районов восточной Чукотки в позднем плейстоцене и голоцене / Т. Д. Давидович, В. Ф. Иванов // Геокриологические условия формирования верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений на северо-востоке СССР. – Магадан : СВКНИИ АН СССР, 1976. – С. 22–33.
15. *Данилов, С. Н.* Фаунистический обзор пауков-скакунок (Aranei Salticidae) Забайкалья / С. Н. Данилов, Д. В. Логунов // Arthropoda Selecta. – 1994. – Вып. 2 (4). – С. 25–39.
16. *Дедюхин, С. В.* Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых / С. В. Дедюхин. – Ижевск : изд-во Удмуртского университета, 2011. – 93 с.
17. *Дементьев, Г. П.* Материалы к авиафауне Коряцкой земли / Г. П. Дементьев // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые МОИП. Отд. зоол. – М., 1940. – Вып. 2 (XVII). – 83 с.
18. Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2017 году. – Петропавловск-Камчатский : Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края, 2018. – 377 с.
19. *Дунаев, Е. А.* Методы эколого-энтомологических исследований / Е. А. Дунаев. – М. : МосгорСЮН, 1997. – 44 с.
20. *Дунин, П. М.* Материалы к изучению фауны пауков Дальнего Востока (Arachnida, Aranei). Семейство Salticidae / П. М. Дунин // Фауна и экология насекомых юга Дальнего Востока. – Владивосток : ДВЦ АН СССР, 1984. – С. 128–140.

21. Егорова, И. А. История развития растительности Камчатки в голоцене / И. А. Егорова // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М. : Наука, 1982. – С. 220–223.
22. Еськов, К. Ю. 3 новых вида пауков семейства Linyphiidae из Сибири (Aranei) / К. Ю. Еськов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1979. – Вып. 85. – С. 65–72.
23. Еськов, К. Ю. Пауки неарктических родов Ceraticelus и Islandiana (Aranei, Linyphiidae) в фауне Сибири и Дальнего Востока / К. Ю. Еськов // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66, вып. 11. – С. 1748–1752.
24. Еськов, К. Ю. Фауна пауков (Aranei) гипоарктического пояса Сибири / К. Ю. Еськов // Южные тундры Таймыра. – Л. : Наука, 1986. – С. 174–191.
25. Еськов, К. Ю. Новые и малоизвестные роды и виды пауков (Aranei, Linyphiidae) с Дальнего Востока / К. Ю. Еськов // Зоологический журнал. – 1984. – Вып. 63. – С. 1337–1344.
26. Еськов, К. Ю. Пауки родов Eboria, Latithorax, Rhaebothorax и Typhochrestus (Aranei, Linyphiidae) в фауне Сибири / К. Ю. Еськов // Зоологический журнал. – 1981. – Вып. 60. – С. 496–505.
27. Еськов, К. Ю. Пауки тундровой зоны СССР / К. Ю. Еськов // Труды зоологического Института АН СССР. – 1985. – Вып. 139. – С. 121–128.
28. Еськов, К. Ю. Пауки (Aranei) Средней Сибири / К. Ю. Еськов // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районах Монголии. – М. : ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. – С. 101–155.
29. Есюнин, С. Л. Географическое варьирование населения пауков (Arachnida: Aranei) степных и степоидных биоценозов Урала / С. Л. Есюнин // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва – София : Товарищество научных изданий КМК – Pensoft Pbl, 2009. – С. 394–411.
30. Есюнин, С. Л. Тезисы к разработке современных принципов ареалогии / С. Л. Есюнин, Ю. М. Марусик, А. В. Танасевич // Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск. – 2010. – С. 81–82.
31. Есюнин, С. Л. Опыт ареалогии Урала и Приуралья / С. Л. Есюнин, Ю. М. Марусик // Вестник Пермского ун-та. Биология. – 2011. – Вып. 1. – С. 32–36.
32. Есюнин, С. Л. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Урала / С. Л. Есюнин, В. Е. Ефимик. – М. : КМК Scientific Press, 1996. – 228 с.
33. Завадский, А. М. Материалы к фауне и биологии пауков (Araneina) Закавказья / А. М. Завадский // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, состоящего при Императорском Московском Обществе. – 1902. – Вып. 98. – С. 1–5.
34. Замараев, В. Н. Техника изготовления ловчей сети пауком-крестовиком / В. Н. Замараев // Науч. тр. Калининского отд. Моск. общ-ва испыт. природы. – М., 1960. – Вып. 2. – С. 53–62.
35. Зюзин, А. А. Новый вид рода *Pardosa* С. L. Koch (Araneae, Lycosidae) из Магаданской области / А. А. Зюзин, Ю. М. Марусик // Энтомологическое обозрение. – Вып. 68. – 1989. – С. 432–434.
36. Зюзин, А. А. Фенология пауков рода *Pardosa* С. L. Koch (Aranei, Lycosidae) на севере и юге европейской части СССР / А. А. Зюзин, В. П. Тыщенко // Энтомологическое обозрение. – Вып. 57, № 2. – 1978. – С. 423–430.
37. Карташев, А. Г. Структура ловчих сетей пауков-кругопрядов / А. Г. Карташев, А. А. Карташева. – Томск : Томский гос. университет управления и радиоэлектроники, 2009. – 120 с.
38. Кирсанов, И. Т. Вулкан Горелый / И. Т. Кирсанов, И. В. Мелекесцев // Действующие вулканы Камчатки: в 2 т. – Т. 2. – М. : Наука, 1991. – С. 294–317.

39. *Ковблюк, Н. М.* Краткий атлас пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника / Н. М. Ковблюк, О. В. Кукушкина, В. А. Гнелица, А. А. Надольный. – Симферополь : Орианда, 2008. – 102 с.
40. *Кондратюк, В. И.* Климат Камчатки / В. И. Кондратюк. – М. : Московское отделение гидрометеозиздата, 1974. – 204 с.
41. *Крашенинников, С. П.* Описание земли Камчатки / С. П. Крашенинников. – СПб. : Императорская академия наук, 1755. – 438 с.
42. *Кулаков, А. П.* Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей / А. П. Кулаков. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд., 1973. – 187 с.
43. *Куренцов, А. И.* Зоогеография Камчатки / А. И. Куренцов // Фауна Камчатской области. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1963. – С. 4–64.
44. *Куренцов, А. И.* О зоогеографических особенностях фауны Камчатской области / А. И. Куренцов // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. – М. – Л. : Наука, 1966. – С. 63–76.
45. *Куренцов, А. И.* О необходимости охраны редких и реликтовых видов энтомофауны Дальнего Востока / А. И. Куренцов // Об охране насекомых. – Ереван, 1973. – С. 52–60.
46. *Куренцов, А. И.* Энтомофауна горных областей Дальнего Востока СССР (эколого-географический очерк) / А. И. Куренцов. – М. : Наука, 1967. – 94 с.
47. *Лазуков, Г. И.* Плейстоцен территории СССР / Г. И. Лазуков. – М. : Высшая школа, 1989. – 319 с.
48. *Лобашев, М. Е.* Физиология суточного ритма животных / М. Е. Лобашев, В. Б. Савватеев. – М. – Л. : изд-во АН СССР, 1959. – 259 с.
49. *Лобков, Е. Г.* Вулканы и живые организмы (Экологические проблемы в биовулканологии) / Е. Г. Лобков. – М. : Знание, 1988. – 64 с.
50. *Лобков, Е. Г.* Камчатка – локальный центр современного биологического формообразования: история становления и возможные тенденции динамики / Е. Г. Лобков // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы III научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : изд-во КамчатНИРО, 2002. – С. 122–131.
51. *Лобков, Е. Г.* Орнитологическое районирование и оптимизация сети ООПТ в бассейне реки Пенжины (северо-западная Камчатка) / Е. Г. Лобков // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : доклады X международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2010. – С. 61–79.
52. *Лобкова, Л. Е.* Влияние вулканизма на формирование энтомофауны Камчатки / Л. Е. Лобкова // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере : тезисы докладов II Международной конференции (Сыктывкар, республика Коми, Россия, 17–22 марта 2003 г.). – Сыктывкар, 2003. – С. 45–62.
53. *Лобкова, Л. Е.* Роль биологических компонентов в экосистемах термальных полей кальдеры вулкана Узон и Долины гейзеров и некоторые вопросы охраны термальных биогеоценозов / Л. Е. Лобкова, Е. Г. Лобков // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы III научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : изд-во КамчатНИРО, 2003. – С. 258–262.
54. *Логунов, Д. В.* К фауне пауков Большехецирского государственного заповедника (Хабаровский край). I. Семейства Araneidae, Lycosidae, Philodromidae, Tetragnathidae and Thomisidae. Сибирский биологический журнал. – 1992. – № 4. – С. 56–68.
55. *Любечанский, И. И.* Экологическая структура сообществ пауков (Arachnida: Aranei) в лесостепи юга Западной Сибири и ее сравнение со структурой населения жу-желиц (Coleoptera, Carabidae) / И. И. Любечанский, Г. Н. Азаркина // Сибирский экологический журнал. – 2017. – № 2. – С. 193–209.
56. *Макаров, К. В.* Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) / К. В. Макаров, А. В. Маталин //

Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва – София : Товарищество научных изданий КМК – Pensoft Pbl, 2009. – С. 353–374.

57. *Малков, П. Ю.* Количественный анализ биологических данных / П. Ю. Малков. – Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2009. – 71 с.

58. *Мандель, И. Д.* Кластерный анализ / И. Д. Мандель. – М. : Финансы и статистика, 1988. – 176 с.

59. *Мантейфель, Б. П.* Экологические и эволюционные аспекты поведения животных / Б. П. Мантейфель. – М. : Наука, 1987. – 270 с.

60. *Мариковский, П. И.* Тарантул и каракурт: морфология, биология, ядовитость / П. И. Мариковский. – Фрунзе : АН Киргизской ССР, 1956. – 282 с.

61. *Мартыненко, А. Б.* Особенности высотной поясности фауны некоторых групп насекомых и паукообразных в условиях бореально-тундрового экотона на российском Дальнем Востоке / А. Б. Мартыненко, М. М. Омелько, К. А. Остапенко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. – 2007. – Т. 112, вып. 3. – С. 38–41.

62. *Марусик, Ю. М.* Енисейская зоогеографическая граница и распространение пауков в северной Азии / Ю. М. Марусик // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2009. – Т. 2, № 1. – С. 49–52.

63. *Марусик, Ю. М.* Зоогеографические особенности верхнеколымской аранеофауны / Ю. М. Марусик // Фауна и экология пауков, скорпионов и ложноскорпионов СССР : труды ЗИН АН СССР. – Л., 1992. – Вып. 226. – С. 125–127.

64. *Марусик, Ю. М.* Новые данные о фауне и синонимии пауков СССР / Ю. М. Марусик // Фауна и экология пауков и скорпионов. Арахнологический сборник. – 1989. – С. 39–52.

65. *Марусик, Ю. М.* Новые виды пауков верховий Колымы / Ю. М. Марусик // Зоологический журнал. – Т. 67, вып. 10. – 1988. – С. 1469–1482.

66. *Марусик, Ю. М.* Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография (автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук) / Ю. М. Марусик. – СПб. – 2007. – 36 с.

67. *Марусик, Ю. М.* Пауки (Arachnida: Aranei) Сибири и Дальнего Востока / Ю. М. Марусик, Н. М. Ковблук. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 344 с.

68. *Марусик, Ю. М.* Пауки (Arachnida: Aranei) тундровой зоны России / Ю. М. Марусик, К. Ю. Еськов // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва – София : Товарищество научных изданий КМК – Pensoft Pbl, 2009. – С. 92–123.

69. *Марусик, Ю. М.* Систематический список пауков (Aranei) верховьев Колымы / Ю. М. Марусик // Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт». – Владивосток : Дальнаука, 1994. – С. 208–225.

70. *Марусик, Ю. М.* Пауки надсемейства Amaurobioidea (Aranei) с Сахалина и Курильских островов / Ю. М. Марусик, Д. В. Логунов // Зоологический журнал. – 1991. – Вып. 70. – С. 87–94.

71. *Марусик, Ю. М.* Список пауков (Aranei) Якутии, Сибирь / Ю. М. Марусик, К. Ю. Еськов, С. Копонен, Н. Н. Винокуров // Arthropoda Selecta. – 1993. – № 2. – С. 63–79.

72. *Масуренков, Ю. П.* Вулкан Авачинский / Ю. П. Масуренков, И. А. Егорова, М. Ю. Пузанков, С. Т. Балеста, М. И. Зубин // Действующие вулканы Камчатки : в 2-х т. – М. : Наука, 1991. – Т. 2. – С. 246–275.

73. *Масуренков, Ю. П.* Вулкан Корякский / Ю. П. Масуренков, М. Ю. Пузанков, И. А. Егорова // Действующие вулканы Камчатки : в 2-х т. – М. : Наука, 1991. – Т. 2. – С. 230–245.

74. *Матис, Э. Г.* Насекомые Азиатской Берингии (принципы и опыт эколого-геосистемного изучения) / Э. Г. Матис. – М. : Наука, 1986. – 311 с.

75. *Мелекесцев, И. В.* Камчатка, Курилы и Командорские острова: история развития рельефа Сибири и Дальнего Востока / И. В. Мелекесцев, О. А. Брайцева, Э. Н. Эрлих. – М. : Наука, 1974. – 438 с.

76. *Микитюк, В. Ф.* Анализ пространственного распространения хищных членистоногих в лесной подстилке / В. Ф. Микитюк // Проблемы почвенной зоологии. – Минск : Наука и техника, 1978. – С. 152–153.
77. *Михайлов, К. Г.* Арахнология в России и СССР / К. Г. Михайлов // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова. – 2016. – Т. 54. – С. 655–691.
78. *Михайлов, К. Г.* Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза / К. Г. Михайлов. – М. : Зоологический музей МГУ, 1997. – 416 с.
79. *Михайлов, К. Г.* Новые виды пауков семейств Clubionidae и Liocranidae из Средней Азии и с Кавказа / К. Г. Михайлов // Зоологический журнал. – 1986. – Вып. 65. – С. 798–802.
80. *Михайлов, К. Г.* Пауки северо-востока СССР. Семейства Clubionidae, Zoridae, Liocranidae и Gnaphosidae (род Micaria) / К. Г. Михайлов, Ю. М. Марусик // Энтомологические исследования на Северо-Востоке СССР. – Владивосток, 1995. – С. 90–113.
81. *Михайлова, Е. А.* Методы арахнологических исследований / Е. А. Михайлова. – М. : Экспресс, 2012. – 66 с.
82. *Мутин, В. А.* Скандинавия и Камчатка: ключи к познанию фауногенеза в Палеарктике / В. А. Мутин // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Владивосток, 2014. – Вып. XXV. – С. 13–24.
83. *Мэггаран, А.* Экологическое разнообразие и его измерение / А. Мэггаран. – М. : Мир, 1992. – 184 с.
84. *Ненашева, Е. М.* Ландшафтно-зональные группы пауков (Arachnida: Aranei) Камчатки: опыт предварительного обзора / Е. М. Ненашева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тезисы докладов XVI международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2015. – С. 78–84.
85. *Ненашева, Е. М.* Локальные фауны пауков-герпетобий (Arachnida: Aranei) термопроявлений Налычевской долины (природный парк «Вулканы Камчатки») / Е. М. Ненашева // Естественные и технические науки. – 2018. – № 2 (116). – С. 63–68.
86. *Ненашева, Е. М.* Некоторые особенности пищевого поведения пауков-кругопрядов (Aranei: Araneidae) в субальпийском поясе вулканических высокогорий природного парка «Вулканы Камчатки» на примере модельной площадки «Авачинский перевал» / Е. М. Ненашева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тезисы докладов XV международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2014. – С. 359–363.
87. *Ненашева, Е. М.* Обзор фауны и биологии пауков (Arachnida: Aranei) Камчатки на примере экосистем природного парка «Вулканы Камчатки» / Е. М. Ненашева, В. В. Зыков // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : доклады XIV международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2014. – С. 79–95.
88. *Ненашева, Е. М.* Пауки (Arachnida: Aranei) вулканических высокогорий Камчатки: механизмы адаптации к обитанию в условиях активного вулканизма / Е. М. Ненашева // Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды : материалы VI международной научно-практической конференции. – Челябинск, 2016. – С. 71–81.
89. *Ненашева, Е. М.* Пауки-кругопряды (Aranei: Araneidae) как удобная индикаторная группа живых организмов при определении экологических параметров окружающей среды / Е. М. Ненашева // Особо охраняемые территории Камчатского края: опыт работы, проблемы управления, перспективы развития : доклады II региональной научно-практической конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. – С. 139–143.
90. *Ненашева, Е. М.* Фауна пауков (Arachnida: Aranei) шлаковых и лавовых полей Авачинско-Корякской группы вулканов (Восточная Камчатка) / Е. М. Ненашева // Международный научно-исследовательский журнал. – 2017. — № 8 (62), ч. 2. – С. 21–26.

91. *Ненилин, А. Б.* Проблемы инвентаризации фауны пауков (Arachnida, Aranei) и ее изученность в заповедниках СССР / А. Б. Ненилин // Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках. – М. : Наука, 1988. – С. 364–368.
92. *Нешатаева, В. Ю.* Растительный покров лавовых потоков в горно-тундровом поясе Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) / В. Ю. Нешатаева, Л. Б. Головнева, М. П. Вяткина, Д. Е. Гимельбрандт, И. С. Степанчикова, А. П. Кораблев // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы IX международной научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. – С. 89–94.
93. *Никольская, В. В.* О специфике и практическом значении высотной поясности ландшафта молодых вулканических областей Дальнего Востока / В. В. Никольская // Природа и человек. – Владивосток, 1973. – С. 69–74.
94. *Новограбленов, П. Т.* Горячие ключи Камчатки / П. Т. Новограбленов // Известия государственного географического общества. – 1931. – Т. 61, вып. 5–6. – С. 500–505.
95. *Овсянников, А. А.* Вулкан Мутновский / А. А. Овсянников, М. И. Зубин // Действующие вулканы Камчатки : в 2-х т. – М. : Наука, 1991. – Т. 2. – С. 318–339.
96. *Овчаренко, В. И.* Пауки семейства Gnaphosidae (Aranei) Северо-Востока СССР (Магаданская область) / В. И. Овчаренко, Ю. М. Марусик // Энтомологическое обозрение. – 1988. – Вып. 67. – С. 204–217.
97. *Олигер, Т. И.* К фауне пауков (Araneae) Лазовского государственного заповедника / Т. И. Олигер // Пауки и насекомые советского Дальнего Востока. – Владивосток, 1981. – С. 3–10.
98. *Олигер, Т. И.* Новые виды и новый род пауков-пигмеев *Micryphantidae* (Aranei) из Приморья / Т. И. Олигер // Энтомологическое обозрение. – 1985. – Вып. 64. – С. 645–648.
99. *Омелько, М. М.* Высотно-поясное распределение бродячих пауков-герпетобионтов (Arachnida: Aranei) на горе Облачная, Южное Приморье / М. М. Омелько // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Владивосток : Дальнаука, 2009. – Вып. 2. – С. 138–146.
100. *Омелько, М. М.* Сезонные явления в жизни пауков-волков (Aranei: Lycosidae) юга Приморского края / М. М. Омелько // Проблемы и перспективы общей энтомологии : тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. – Краснодар. – 2007. – С. 269–270.
101. *Омелько, М. М.* Экология и распространение бродячих пауков-герпетобионтов (Arachnida: Aranei) на юге Приморского края : автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук) / М. М. Омелько. – Владивосток : ДВГУ, 2009. – 23 с.
102. Особо охраняемые природные территории Камчатского края / сост. Н. И. Каразия. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2012. – 152 с.
103. *Пахоруков, Н. М.* К изучению фауны семейства Linyphiidae лесной зоны СССР / Н. М. Пахоруков // Фауна и экология насекомых. – Пермь : Пермский университет, 1981. – С. 71–85.
104. *Песенко, Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 288 с.
105. *Пийп, Б. П.* Термальные ключи Камчатки / Б. П. Пийп // М.– Л.: изд-во АН СССР. – 1937. – 268 с.
106. *Питеркина, Т. В.* Пауки (Arachnida: Aranei) Джаныбекского стационара (Западный Казахстан): конкретная фауна в биогеографическом аспекте / Т. В. Питеркина // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва – София : Товарищество научных изданий КМК – Pensoft Pbl, 2009. – С. 335–352.
107. *Питеркина, Т. В.* Фауна и экология пауков глинистой полупустыни Северного Прикаспия : автореф. на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Т. В. Питеркина. – М. : 2008. – 24 с.

108. *Покровский, С. В.* Пауки, собранные Канинской экспедицией / С. В. Покровский // Записки Императорского Русского географического общества по общей географии. – 1904. – Вып. 41. – С. 295–310.
109. *Рейнгард, В.* Материалы для фауны паукообразных, водящихся в Харьковской губернии и прилегающих местах / В. Рейнгард // Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском Обществе. – 1874. – Вып. 8. – С. 149–254.
110. *Россолимо, Т. Е.* Холодоустойчивость некоторых видов пауков Магаданской области / Т. Е. Россолимо, Ю. М. Марусик // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68, вып. 3. – С. 136–139.
111. Север Дальнего Востока. – М. : Наука, 1970. – 488 с.
112. *Сейфулина, Р. Р.* Пауки средней полосы России. Атлас-определитель / Р. Р. Сейфулина, В. М. Карцев. – М. : ЗАО «Фитон+», 2017. – 608 с., ил.
113. *Сергеев, М. Г.* Зональная схема местообитаний и концепция трехмерной организации ареалов вида / М. Г. Сергеев // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 2. – С. 150–168.
114. *Скиба, Л. А.* История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое / Л. А. Скиба. – М. : Наука, 1975. – 71 с.
115. *Соколов, И. А.* Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки) / И. А. Соколов. – М. : Наука, 1973. – 223 с.
116. *Спасский, С. А.* Определитель пауков Донской области / С. А. Спасский. – Новочеркасск : Знание пресс, 1925. – 62 с.
117. *Спасский, С. А.* Пауки Донской области / С. А. Спасский // Известия Алексеевского Донского политехнического института. – 1914. – Вып. 3. – С. 85–97.
118. *Стебницкий, С. Н.* Очерки этнографии коряков / С. Н. Стебницкий. – СПб. : Наука, 2000. – 326 с.
119. *Стишов, М. С.* Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия / М. С. Стишов. – Йошкар-Ола : изд-во Марийского полиграфкомбината, 2004. – 596 с.
120. *Танасевич, А. В.* Новые виды и рода пауков семейства Linyphiidae Полярного Урала / А. В. Танасевич // Зоологический журнал. – 1983. – Вып. 62. – С. 215–221.
121. *Танасевич, А. В.* Пауки рода *Lepthyphantes* (Aranei, Linyphiidae) в фауне Сибири и Дальнего Востока / А. В. Танасевич, К. Ю. Еськов // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66, вып. 2. – С. 185–187.
122. *Танасевич, А. В.* Новые род и виды пауков семейства Linyphiidae (Aranei) из Большеземельской тундры / А. В. Танасевич // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, вып. 10. – С. 1501–1508.
123. *Танасевич, А. В.* К изучению пауков (Aranei) Полярного Урала / А. В. Танасевич // Фауна и экология пауков СССР. Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1985. – Т. 139. – С. 52–62.
124. *Толмачев, А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие «флора» в сравнительной флористике / А. И. Толмачев // Журнал Русского ботанического общества. – 1931. – Т. 16, вып. 1. – С. 111–124.
125. *Триликаускас, Л. А.* Население пауков четырех лесных экосистем Буреинского нагорья (российский Дальний Восток) / Л. А. Триликаускас, С. В. Осипов // Сибирский экологический журнал. – 2005. – Вып. 3. – С. 374–384.
126. *Триликаускас, Л. А.* О возможности применения корреляционного анализа для изучения зависимости суточной активности пауков-волков рода *Pardosa* (Aranei, Lycosidae) от абиотических факторов / Л. А. Триликаускас // Труды ГПЗ «Буреинский». – Хабаровск : изд-во ИВЭП ДВО РАН, 2003. – Вып. 2. – С. 44–48.
127. *Тыщенко, В. П.* Количественный анализ ловчих сетей пауков-кругопрядов / В. П. Тыщенко // Фауна и экология пауков СССР : тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1985. – Т. 139. – С. 17–26.
128. *Тыщенко, В. П.* Ловчие сети пауков-кругопрядов: обоснование метода эталонных сетей на примере двух видов рода *Araneus* / В. П. Тыщенко // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63, № 6. – С. 839–847.

129. Тыщенко, В. П. Новое подтверждение конвергентного происхождения круговых ловчих сетей у кривеллятных и некривеллятных пауков / В. П. Тыщенко // Доклады АН СССР. – 1986. – Т. 287. – С. 1270–1273.
130. Тыщенко, В. П. Определитель пауков европейской части СССР / В. П. Тыщенко. – Л. : Наука, 1971. – 281 с.
131. Уточкин, А. С. Пауки рода *Xysticus* фауны СССР (определитель) / А. С. Уточкин. – Пермь : изд-во Пермского университета, 1968. – 73 с.
132. Уточкин, А. С. Материалы к фауне пауков заповедника / А. С. Уточкин, Н. М. Пахоруков // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. – 1976. – Т. 13. — С. 78–88.
133. Уточкин, А. С. К систематике пауков рода *Tibellus* фауны СССР / А. С. Уточкин // Фауна и экология насекомых. – Пермь: Пермский ун-т, 1981. – С. 8–20.
134. Фасулати, К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. – М. : Высшая школа, 1971. – 424 с.
135. Федотов, С. А. О четвертичном и современном вулканизме Камчатки / С. А. Федотов, Ю. П. Масуренков, А. Е. Святловский // Действующие вулканы Камчатки. – М. : Наука, 1991. – Т. 1. – С. 5–7.
136. Федотов, Д. М. К фауне пауков Мурмана и Новой Земли / Д. М. Федотов // Ежегодник Зоологического Музея Императорской Академии Наук. – Санкт-Петербург, 1912. – Вып. 16. – С. 449–474.
137. Феоктистов, В. Ф. Эффективность ловушек Барбера разного типа / В. Ф. Феоктистов // Зоологический журнал. – 1980. – Т. 59. – С. 1554–1558.
138. Харитонов, Д. Е. Каталог русских пауков / Д. Е. Харитонов. – Л. : изд-во АН СССР, 1932. – 207 с.
139. Харитонов, Д. Е. Материалы к фауне пауков Верхотурского Урала / Д. Е. Харитонов // Известия биологического научно-исследовательского института при Пермском ун-те. – 1926. – Вып. 5. – С. 49–60.
140. Хоментовский, П. А. Биогеоценотические исследования горных тундр и субальпийских тундролесий Центральной Камчатки / П. А. Хоментовский, М. П. Вяткина, Н. В. Казаков, В. П. Ветрова // Труды Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. 1. – Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. – С. 183–197.
141. Хрулева, О. А. Группировки членистоногих острова Врангеля в контексте особенностей современных и плейстоценовых тундростепных энтомофаун северо-востока Азии / О. А. Хрулева // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва – София : Товарищество научных изданий КМК – Pensoft Pbl, 2009. – С. 124–167.
142. Чащина, О. Е. Пространственно-временная организация населения беспозвоночных животных травостоя (на примере сообществ Ильменского заповедника) : автореферат дис. ... канд. биол. наук / О. Е. Чащина. – Миасс – 2008. – 24 с.
143. Чернов, Ю. И. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения / Ю. И. Чернов, Л. В. Руденская // Зоологический журнал. – 1975. – Вып. 54, № 6. – С. 884–894.
144. Чернов, Ю. И. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, вып. 1. – С. 26–45.
145. Чернов, Ю. И. Об использовании энтомологического кошения как метода количественного учета беспозвоночных – обитателей травяного покрова / Ю. А. Чернов, Л. В. Руденская // Зоологический журнал. – 1970. – Вып. 49, № 1. – С. 137–144.
146. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М. : Мысль, 1975. – 222 с.
147. Черныгина, О. А. Растительность природного парка «Налычево» / О. А. Черныгина, В. В. Якубов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : ма-

- териалы II научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камшат, 2001. – С. 103–105.
148. Чернягина, О. А. Флора термальных местообитаний Камчатки / О. А. Чернягина // Труды Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. 1. – Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. – С. 198–227.
149. Якубов, В. В. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения) / В. В. Якубов, О. А. Чернягина. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2004. – 165 с.
150. Якубов, В. В. Флора природного парка «Ключевской» / В. В. Якубов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы II научной конференции. – Петропавловск-Камчатский : Камшат, 2001. – С. 115–116.
151. Якубов, В. В. Растения Камчатки: Полевой атлас / В. В. Якубов. – М. : изд-во «Путь, Истина и Жизнь», 2007. – 264 с.
152. Adis, J. Problems of interpretation of arthropod sampling with pitfall traps / J. Adis // Zoologischer Anzeiger. – 1979. – Vol. 202. – P. 177–184.
153. Almquist, S. Swedish Araneae, part 1, families Atypidae to Hahniidae / S. Almquist // Insect Systematics and Evolution. – 2005. – Suppl. 62. – P. 1–284.
154. Almquist, S. Swedish Araneae, part 2, families Dictynidae to Salticidae / S. Almquist // Insect Systematics and Evolution. – 2006. – Suppl. 63. – P. 285–603.
155. Ausserer, A. Neue Radspinnen / A. Ausserer // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. – 1871. – Vol. 21. – P. 815–832.
156. Banks, N. A classification of North American spiders / N. Banks // The Canadian Entomologist. – Vol. 24. – 1892. – P. 88–97.
157. Banks, N. Arachnida / N. Banks // Reports upon the insects, mites and myriapods collected by Dr. L. Stejneger and Mr. G.E.H. Barrett-Hamilton on the Commander Islands. Report of Fur-Seal Investigations, 1896–97. – 1899. – P. 328–351.
158. Banks, N. Arachnida of the Expedition / N. Banks // Papers from the Harriman Alaska Expedition. XI. Entomological Results: 5 Arachnida. Proceedings of the Washington Academy of Sciences. – 1900. – Vol. 2. – P. 477–486.
159. Banks, N. Catalogue of Nearctic spiders / N. Banks // Bulletin, United States National Museum. – Vol. 72. – 1910. – P. 1–80.
160. Banks, N. Descriptions of new spiders / N. Banks // The Canadian Entomologist. – 1897. – Vol. 29. – P. 193–197.
161. Banks, N. Notes on spiders / N. Banks // Journal of The New York Entomological Society. – 1893. – Vol. 1. – P. 123–134.
162. Barrows, W. M. New spiders from the Great Smoky Mountain National Park / W. M. Barrows // Annals of the Entomological Society of America. – 1945. – Vol. 38. – P. 70–76.
163. Bishop, S. C. Spiders of the Nueltin Lake Expedition, Keewatin, 1947 / S. C. Bishop // The Canadian Entomologist. – 1949. – Vol. 81. – P. 101–104.
164. Blackwall, J. Characters of some undescribed genera and species of Araneidae / J. Blackwall // London and Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science (3). – 1833. – Vol. 3. – P. 436–443.
165. Blackwall, J. The difference in the number of eyes with which spiders are provided proposed as the basis of their distribution into tribes; with descriptions of newly discovered species and the characters of a new family and three new genera of spiders / J. Blackwall // Transactions of the Linnean Society of London. – 1841. – Vol. 18. – P. 601–670.
166. Breuss, W. A collection of spiders and harvestmen from two caves in Ontario and Newfoundland, Canada (Araneae, Opiliones) / W. Breuss // Contributions to Natural History. – 2009. – Vol. 12. – P. 297–313.
167. Bryant, E. B. Notes on the spider fauna of New England / E. B. Bryant // Psyche. – 1941. – Vol. 48. – P. 129–146.
168. Chamberlin, R. V. Linyphiidae of St. Paul Island, Alaska / R. V. Chamberlin // Journal of The New York Entomological Society. – 1921. – Vol. 29. – P. 35–43.

169. Chamberlin, R. V. The spiders of Alaska / R. V. Chamberlin, W. Ivie // Bulletin of the University of Utah. – 1947. – Vol. 37 (10). – P. 1–103.
170. Chyzer, C. Araneae Hungariae. Tomus II / C. Chyzer, W. Kulczyński // Budapest : Academia Scientiarum Hungaricae, 1894. – P. 1–151.
171. Clerck, C. Svenska spindlar, uti sina hufvud-slågter indelte samt under några och sextio särskildte arter beskrefne och med illuminerade figurer uplyste / C. Clerck. – Stockholmiae, 1757. – 154 p.
172. Crosby, C. R. A catalogue of the Erigoneae of North America, with notes and descriptions of new species / C. R. Crosby // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. – 1905. – Vol. 57. – P. 301–343.
173. Danilov, S. N. The spider family Liocranidae in Siberia and Far East (Aranei) / S. N. Danilov // Arthropoda Selecta, 1999. – Vol. 7. – P. 313–317.
174. Dondale, C. D. Spiders (Araneae) of the Yukon / C. D. Dondale, J. N Redner, Yu. M. Marusik // Insects of the Yukon. Biological survey of Canada (Terrestrial arthropods). – Ottawa, 1997. – P. 73–113.
175. Dondale, C. D. The insects and arachnids of Canada, Part 5. The crab spiders of Canada and Alaska, Araneae: Philodromidae and Thomisidae / C. D. Dondale, J. N. Redner // Research Branch Agriculture Canada Publication. – 1978. – Vol. 1663. – P. 1–255.
176. Dondale, C. D. The insects and arachnids of Canada. Part 17. The wolf spiders, nurserweb spiders, and lynx spiders of Canada and Alaska (Araneae: Lycosidae, Pisauridae and Oxyopidae) / C. D. Dondale, J. N Redner // Research Branch, Agriculture Canada. Publ. – 1990. – № 1856. – 383 p.
177. Dondale, C. D. A new species of *Xysticus* (Araneae, Thomisidae) from Alberta, Canada / C. D. Dondale // Journal of Arachnology. – 2008. – Vol. 36. – P. 601–603.
178. Dondale, C. D. Definition of the genus *Grammonota* (Araneae: Erigonidae), with descriptions of seven new species / C. D. Dondale // The Canadian Entomologist. – 1995. – Vol. 91. – P. 232–242.
179. Dondale, C. D. The insects and arachnids of Canada, Part 9. The sac spiders of Canada and Alaska, Araneae: Clubionidae and Anyphaenidae / C. D. Dondale, J. H. Redner // Research Branch Agriculture Canada Publication. – 1982. – Vol. 1724. – P. 1–194.
180. Dondale, C. D. The insects and arachnids of Canada. Part 23. The orb-weaving spiders of Canada and Alaska (Araneae: Uloboridae, Tetragnathidae, Araneidae, Theridiosomatidae) / C. D. Dondale, J. H. Redner, P. Paquin, H. W. Levi. – Ottawa : NRC Research Press, 2003. – 371 p.
181. Dupérré, N. Description of five new spiders from Canada (Araneae: Linyphiidae) / N. Dupérré, P. Paquin // Zootaxa. – 2007. – Vol. 1632. – P. 1–20.
182. Edwards, R. J. The spider subfamily Clubioninae of the United States, Canada and Alaska (Araneae: Clubionidae) / R. J. Edwards // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. – 1958. – Vol. 118. – P. 365–436.
183. Efimik, V. E. A review of the spider genus *Tibellus* Simon, 1875 of the East Palearctic (Aranei, Philodromidae) / V. E. Efimik // Arthropoda Selecta.– 1999. – Vol. 8, № 2. – P. 103–124.
184. Eichwald, E. Faunae Caspio-Caucasiae, illustrationes universae / E. Eichwald // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale de Naturalistes de Moscou. – 1841. – Vol. 7. – P. 1–290.
185. Eichwald, E. Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in universitate Caesarea Vilnensi habendarum edidit / E. Eichwald // Vilna. – 1830. – P. 63–73.
186. Emerton, J. H. Supplement to the New England Spiders / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1909. – Vol. 14. – P. 171–236.
187. Emerton, J. H. Canadian spiders / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1894. – Vol. 9. – P. 400–429.

188. *Emerton, J. H.* Canadian spiders, II / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1915. – Vol. 20. – P. 145–160.
189. *Emerton, J. H.* Catalogue of the spiders of Canada known to the year 1919 / J. H. Emerton // Transactions of the Royal Canadian Institute. – Toronto, 1920. – Vol. 12. – P. 309–338.
190. *Emerton, J. H.* New England Lycosidae / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1885. – Vol. 6. – P. 481–505.
191. *Emerton, J. H.* New England spiders of the family Epeiridae / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – Vol. 6. – 1884. – P. 295–342.
192. *Emerton, J. H.* New England spiders of the family Theridiidae / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1882. – Vol. 6. – P. 1–86.
193. *Emerton, J. H.* New England spiders of the family Thomisidae / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1892. – Vol. 8. – P. 359–381.
194. *Emerton, J. H.* New spiders from Canada and the adjoining states / J. H. Emerton // The Canadian Entomologist. – 1917. – Vol. 49. – P. 261–272.
195. *Emerton, J. H.* New spiders from Canada and the adjoining states / J. H. Emerton // The Canadian Entomologist. – 1926. – Vol. 58. – P. 115–119.
196. *Emerton, J. H.* New spiders from New England / J. H. Emerton // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1911. – Vol. 16. – P. 383–407.
197. *Emerton, J. H.* The spiders collected by the Canadian Arctic Expedition 1913–18 / J. H. Emerton // Report of the Canadian Arctic Expedition. 3(H). – 1919. – P. 1–8.
198. *Ermolajev, W. N.* Eine neue *Aranea*-Art vom Altai / W. N. Ermolajev // Zoologischer Anzeiger. – 1928a. – Vol. 77. – P. 209–213.
199. *Ermolajev, W. N.* Materialien zur Spinnenfauna Westsibiriens / W. N. Ermolajev. – Archiv für Naturgeschichte, 1928b. – Vol. 92 (A7). – P. 97–111.
200. *Ermolajev, W. N.* Materialien zur Spinnenfauna Westsibiriens. III. Die Spinnen der Stadt Tomsk / W. N. Ermolajev // Folia Zoologica et Hydrobiologica. – Rigā, 1934. – Vol. 7. – P. 130–148.
201. *Eskov, K. Y.* New data on the linyphiid spider fauna of south Siberia (Aranei Linyphiidae) / K. Y. Eskov // Arthropoda Selecta. – 1992. – Vol. 1(2). – P. 73–82.
202. *Eskov, K. Yu.* A restudy of the generic composition of the linyphiid spider fauna of the Far East (Araneida: Linyphiidae) / K. Yu. Eskov // Ent. Scand. – 1992. – Vol. 23. – P. 153–168.
203. *Eskov, K. Yu.* The spider genus *Centromerus* (Aranei, Linyphiidae) in the fauna of Siberia and the Russian Far East, with an analysis of its distribution / K. Yu. Eskov, Yu. M. Marusik // Arthropoda Selecta. – 1992. – Vol. 1, № 2. – P. 33–46.
204. *Eskov, K. Y.* On *Veles* Pakhorukov, 1981 and *Wubanoidea* n. gen., two Siberian linyphiid genera (Arachnida: Araneae: Linyphiidae) / K. Y. Eskov // Senckenbergiana Biologica. – 1986. – Vol. 67. – P. 173–182.
205. *Eskov, K. Yu.* Several new linyphiid spider genera (Aranei, Linyphiidae) from the Russia Far East / K. Yu. Eskov // Arthropoda Selecta. – 1993. – Vol. 2, No. 3. – P. 43–60.
206. *Esyunin, S. L.* Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals / S. L. Esyunin, V. E. Efimik. – Moscow : KMK Scientific Press Ltd, 1996. – 229 p.
207. *Esyunin, S. L.* More on the spider fauna (Arachnida, Aranei) of the lower reaches of Ob River and South Yamal, Russia / S. L. Esyunin, A. M. Laetin // Arthropoda Selecta. – 2009. – Vol. 18. – P. 87–94.
208. *Gertsch, W. J.* Notes on American Lycosidae / W. J. Gertsch // American Museum Novitates – 1934. – Vol. 693. – P. 1–25.
209. *Grube, A. E.* Verzeichniss der Arachnoiden Liv-, Kur und Ehstlands A. E. Grube // Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands. – 1859. – Vol. 1. – P. 415–486.

210. *Grube, A. E.* Beschreibungen neuer, von den Herren L. v. Schrenk, Maack, C. v. Ditmar u. a. im Amurlande und Ostsibirien gesammelter Araneiden / E. Grube // Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. – Ser. 3. – 1861. – T. 4, № 3. – P. 161–180.
211. *Helsdingen, P. J.* Some synonymies in Old World spiders / P. J. Helsdingen // Zoologische Mededelingen. – 1978. – Vol. 53. – P. 185–197.
212. *Herberstein, M. E.* Asymmetry in spider orb-webs : a result of physical constraints? / M. E. Herberstein, A. M. Heiling // Animal Behaviour. – 1999. – Vol. 58, No 6. – P. 1241–1246.
213. *Hentz, N. M.* Descriptions and figures of the araneides of the United States / N. M. Hentz // Boston Journal of Natural History. – 1847. – Vol. 5. – P. 443–478.
214. *Hentz, N. M.* On North American spiders / N. M. Hentz // Silliman's Journal of Science and Arts. – 1832. – Vol. 21. – P. 99–122.
215. *Holm, Å.* On a collection of spiders from Alaska / Å. Holm // Zoologiska Bidrag från Uppsala. – 1960. – Vol. 33. – P. 109–134.
216. *Holm, Å.* On the spiders collected during the Swedish expeditions to Novaya Zemlya and Yenisey in 1875 and 1876 / Å. Holm // Zoologica Scripta. – 1973. – Vol. 2. – P. 71–110.
217. *Kaston, B. J.* Notes on little known New England spiders / B. J. Kaston // The Canadian Entomologist. – 1938. – Vol. 70. – P. 12–17.
218. *Keyserling, E.* Spinnen aus Uruguay und einigen anderen Gegenden Amerikas / E. Keyserling // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. – 1878. – Vol. 27. – P. 571–624.
219. *Keyserling, E.* Die Spinnen Amerikas II. Theridiidae / E. Keyserling. – Nürnberg, 1884. – P. 1–222.
220. *Kim, J. R.* Preliminary Spiders Species List of Khabarovsk Territory Southern Part / J. R. Kim, D. K. Kurenschikov // Korean Arachnol. – 1995. – Vol. 11, № 1. – P. 55–72.
221. *Kishida, K.* A list of spiders from north Sakhalin and a new species of the genus *Dolomedes* from Okinawa / K. Kishida // Zoological Magazine Tokyo. – 1924. – Vol. 36. – P. 518–520.
222. *Koch, C. L.* Die Arachniden / C. L. Koch. – Nürnberg : Dritter Band, 1837. – 108 p.
223. *Koch, C. L.* Übersicht des Arachnidensystems / C. L. Koch. – Nürnberg, 1850. – 77 p.
224. *Koch, C. L.* Arachniden aus Sibirien und Novaja Semlja, eingesammelt von der schwedischen Expedition im Jahre 1875 / C. L. Koch // Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. – 1879. – Vol. 16 (5). – P. 1–136.
225. *Korczynski, I.* The influence of the manner of pitfall traps setting in forest habitat on their catchability / I. Korczynski, P. Sienkiewicz // Baltic Journal of Coleopterology. – 2006. – Vol. 6. – P. 137–141.
226. *Krynicky, J.* Arachnographiae Rossicae. Decas prima / J. Krynicky // Bulletin de la Société Imperiale des Naturalists de Moscou. – 1837. – Vol. 10. – P. 73–88.
227. *Kulczyński, W.* Arachnoidea Camtschadalia / W. Kulczyński // Lejiegod Zoologicheskii Instituta Muzeya Akademii Nauk SSSR St. Petersburg. – 1926. – Vol. 27. – P. 29–72.
228. *Kulczyński, W.* Arachnoidea / W. Kulczyński // G. Horvath (Hrsg.) Zoologische Ergebnisse der dritten asiatischen Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy. – Budapest, Leipzig. – 1901. – Bd. 2. – S. 311–369.
229. *Kulczyński, W.* Araneae a Dre G. Horvath in Bessarabia, Chersoneso Taurico, Transcaucasia et Armenia Russica collectae / W. Kulczyński // Természtrajzi Füzetek. – 1895a. – Vol. 18. – P. 3–38.
230. *Kulczyński, W.* Araneae et Oribatidae. Expeditionum rossicarum in insulas Novosibiricas annis 1885–1886 et 1900–1903 susceptarum / W. Kulczyński // Zapiski Imperatorskoi Akademii Nauk St. Petersburg. – 1908. – Vol. 18 (7). – P. 1–97.
231. *Kulczyński, W.* Araneae in Camtschadalia a Dre B. Dybowski collectae / W. Kulczyński // Pam. Wydz. matem.-przycz. Akad. Umiej. Krakow. – 1885. – T. 11. – P. 1–60.
232. *Kulczyński, W.* Araneae Sibiriae occidentalis arcticae / W. Kulczyński // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Petrograd. – 1916. – Vol. 28 (11). – P. 1–44.

233. *Kulczyński, W.* Attidae musei zoologici Varsoviensis in Siberia orientali collecti / W. Kulczyński // Rozprawy i Sprawozdania z Posiedzen Wydziału Matematyczno Przyrodniczego Akademji Umiejetnosci, Krakow. – 1895. – Vol. 32. – P. 45–98.
234. *Kulczyński, W.* Fragmenta arachnologica. VIII, IX / W. Kulczyński // Bulletin International de l'Academie des Sciences de Cracovie. – 1907. – P. 570–596.
235. *Kulczyński, W.* Zoologische Ergebnisse der russischen Expeditionen nach Spitzbergen. Araneae et Oribatidae / W. Kulczyński // Lejiegod Zoologicheskii Instituta Muzeya Akademii Nauk SSSR St. Petersburg. – 1902. – Vol. 7. – P. 335–354.
236. *Kupryjanowicz, J.* Spiders of the Biebrza National Park - species new and rare to Poland / J. Kupryjanowicz // Proceedings of the 16th European Colloquium of Arachnology. – 1997. – P. 183–194.
237. *Kurata, T. B.* A list of the spiders of York County, Ontario, Canada / T. B. Kurata // The Canadian Field-Naturalist. – Vol. 53. – 1939. – P. 80–83.
238. *Leech, R. E.* Notes on Canadian arctic spiders (Araneida), mainly from Devon island, N.W.T. / R. E. Leech, J. K. Ryan // The Canadian Entomologist. – 1972. – Vol. 104. – P. 1787–1791.
239. *Leech, R. E.* The spiders (Araneida) of Hazen Camp 81°49'N, 71°18'W / R. E. Leech // Quaestiones entomologicae. – 1966. – Vol. 2. – P. 153–212.
240. *Leech, R. E.* *Xysticus archaeopalpus* (Arachnida: Thomisidae), a new species of crab spider from Pliocene sediments in western Alaska / R. E. Leech, Jr. J. V. Matthews // The Canadian Entomologist. – Vol. 103. – 1971. – P. 1337–1340.
241. *Lehtinen, P. T.* Classification of the cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha / P. T. Lehtinen // Annales Zoologici Fennici. – 1967. – Vol. 4. – P. 199–468.
242. *Lepechin, I.* Tagebuch der Reise der verschiedene Provinzen des russischen Reiches / I. Lepechin. – Altenburg, 1774. – P. 245, 257, 316.
243. *Levi, L. R.* Spiders and harvestmen from Waterton and Glacier National Parks / L. R. Levi, H. W. Levi // The Canadian Field-Naturalist. – 1955. – Vol. 69. – P. 32–40.
244. *Linnaeus, C.* Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata / C. Linnaeus. – Holmiae, 1758. – 821 p.
245. *Logunov, D. V.* A critical review of the spider genera *Apollophantes* O. Pickard–Cambridge, 1898 and *Thanatus* C. L. Koch, 1837 in North Asia (Araneae, Philodromidae) / D. V. Logunov // Revue Arachnologique. – 1996. – Vol. 11, № 3. – P. 133–202.
246. *Luff, M. L.* Some features influencing the efficiency of pitfall traps / M. L. Luff // Oecologia. – 1975. – Vol. 19. – P. 345–357.
247. *Marusik, Y. M.* A check list of Spiders (Aranei) of Northeast Asia / Y. M. Marusik, K. Yu. Eskov, J. R. Kim // Korean Arachnology. – 1992. – Vol. 8, № 1–2. P. 129–158.
248. *Marusik, Y. M.* A check-list of spiders (Arachnida Aranei) from Sakhalin and Kurile Islands / Y. M. Marusik, K. Y. Eskov, D. V. Logunov, A. M. Basarukin // Arthropoda Selecta. – 1993. – Vol. 1 (4). – P. 73–85.
249. *Marusik, Y. M.* A check-list of the spiders (Araneae) of the Bolshekhkhtsyrski Nature Reserve, Khabarovsk Province, the Russian Far East / Y. M. Marusik, A. V. Tanasevitch, D. K. Kurenshchikov, D. V. Logunov // Acta Arachnologica Sinica. – 2007. – Vol. 16. – P. 37–64.
250. *Marusik, Y. M.* New data on spiders (Aranei) from eastern Koryakia, Kamchatka Peninsula / Y. M. Marusik, M. M. Omelko, A. S. Ryabukhin // Arthropoda Selecta. – 2013. – Vol. 22. – P. 363–377.
251. *Marusik, Yu. M.* A survey of spiders (Araneae) with Holarctic distribution / Yu. M. Marusik, S. Koponen // The Journal of Arachnology. – 2005. – Vol. 33. – P. 300–305.
252. *Marusik, Yu. M.* First data on spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei, Opiliones) from Karaginski Island, Eastern Koryakia, Kamchatka Peninsula / Yu. M. Marusik, O. A. Khruluova // Arthropoda Selecta. – 2011. – Vol. 20, № 4. – P. 232–329.

253. *Marusik, Yu. M.* New data on spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei, Opiliones) from Western Koryakia, Kamchatka Peninsula / Yu. M. Marusik, A. S. Ryabukhin, G. V. Kuzminykh // *Arthropoda Selecta*. – 2010. – Vol. 19, № 4. – P. 227–236.
254. *Marx, G.* A contribution to the knowledge of North American spiders / G. Marx // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. – 1891. – Vol. 2. – P. 28–37.
255. *Marx, G.* A contribution to the study of the spider fauna of the Arctic regions / G. Marx // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. – 1892. – Vol. 2. – P. 186–200.
256. *Marx, G.* A contribution to the study of the spider fauna of the Arctic regions / G. Marx // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. – 1892. – Vol. 2. – P. 186–200.
257. *McCook, H. C.* Necessity for revising the nomenclature of American spiders / H. C. McCook // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1888. – P. 74–79.
258. *McCook, H. C.* American spiders and their spinningwork / H. C. McCook. – Philadelphia, 1894. – P. 1–285.
259. *Mikhailov, K. G.* The spider fauna of Russia and adjacent regions: a 2009 update / K. G. Mikhailov // *Russian Entomological Journal*. – 2012. – Vol. 21, 2. – P. 165–168.
260. *Mikhailov, K. G.* The spider genus *Clubiona* Latreille 1804 in the Soviet Far East, 1 (Arachnida, Aranei, Clubionidae) / K. G. Mikhailov // *Korean Arachnology*. – 1990. – Vol. 5. – P. 139–175.
261. *Mikhailov, K. G.* Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei) / K. G. Mikhailov. – Moscow: Zoological Museum of the Moscow State University. – 1997. – 416 p.
262. *Millidge, A. F.* The conformation of the male palp organs of Linyphiid spiders and its application to the taxonomic and phylogenetic analyses of the family (Araneae: Linyphiidae) / A. F. Millidge // *Bull. Brit. Arachnol. Soc.* – Vol. 4, pt 1. – 1977. – P. 1–60.
263. *Montgomery, T. H.* Supplementary notes on spiders of the genera *Lycosa*, *Pardosa*, *Pirata*, and *Dolomedes* from the northeastern United States / T. H. Montgomery // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. – 1903. – Vol. 55. – P. 645–655.
264. *Nenasheva, E. M.* Comparative analysis of the local faunas of the spiders (Arachnida: Aranei) of the lava and slag fields of the Avacha-Koryak and Mutnovsky-Gorely groups of volcanoes (Kamchatka) // E. M. Nenasheva // *Norwegian Journal of development of International Science*. – 2017. – Vol. 9, part 1. – P. 22–27.
265. *Nenasheva, E. M.* Kamchatka as an important part of the Berengian zoogeographic boundary between the Palearctic and Nearctic spider fauna (Arachnida: Aranei) / E. M. Nenasheva // *Proceedings of the 1st International Conference “Science and Society”*. – Canada : Hamilton, 2017. – P. 3–7.
266. *Nenasheva, E. M.* The first studies of the structure and typology of networks of orb-weaver spiders (Aranei: Araneidae) of Kamchatka / E. M. Nenasheva // *Austrian Journal of Technical and Natural Sciences*. – 2016. – № 9–10. – P. 9–12.
267. *Odenwall, E.* Araneae nonnullae Sibiriae transbaicalensis / E. Odenwall // *Öfversigt af Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar*. – 1901. – Vol. 43. – P. 255–273.
268. *Ono, H.* Spiders of the family Thomisidae from Sakhalin and the Kurile Islands / H. Ono, Y. M. Marusik, D. V. Logunov // *Acta Arachnologica*. – 1990. – Vol. 39. – P. 7–19.
269. *Opell, B. D.* The Nearctic Hahniidae (Arachnida, Araneae) / B. D. Opell, J. A. Beatty // *Bull. Mus. Comp. Zool.* – 1976. – Vol. 147, № 9. – P. 393–433.
270. *Ovtcharenko, V. I.* A review of the North Asian ground spiders of the genus *Gnaphosa* (Araneae, Gnaphosidae) / V. I. Ovtcharenko, N. I. Platnick, D. X. Song // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* – 1992. – № 212. – P. 1–88.
271. *Pallas, P. S.* Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reiches / P. S. Pallas. – St. Petersburg, 1771. – 384 p.

272. *Paquin, P.* Guide d'identification des araignées de Québec / P. Paquin, N. Dupérré, // Supplement. – 2003. – Vol. 11. – P. 1–251.
273. *Paquin, P.* Introduced spiders (Arachnida: Araneae) in an artificial ecosystem in eastern Canada / P. Paquin, N. Dupérré, S. Labelle // Entomological News. – 2008. – Vol. 119. – P. 217–226.
274. *Peele, M. L.* Spiders from the southern Kurile Islands. I. Araneida from Iturup / M. L. Peele, S. Saitō // J. Fac. Sci. Hokkaido. Ser. 6, Zool. – 1932. – Vol. 2, № 2. – P. 83–96.
275. *Penev, L.* Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? // Global Ecology and Biogeography Letters. – 1997. – Vol. 6. – P. 91–96.
276. *Petrunkévitch, A.* A synonymic index-catalogue of spiders of North, Central and South America with all adjacent islands, Greenland, Bermuda, West Indies, Terra del Fuego, Galapagos, etc. / A. Petrunkevitch // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 1911. – Vol. 29. – P. 1–791.
277. *Pickard-Cambridge, O.* Arachnida / O. Pickard-Cambridge // Zool. Rec. – 1871. – Vol. 7. – P. 207–224.
278. *Pickard-Cambridge, O.* On some new species of Araneida, chiefly from Oriental Siberia / O. Pickard-Cambridge // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1873. – P. 435–452.
279. *Platnick, N. I.* The insects and arachnids of Canada, Part 19. The ground spiders of Canada and Alaska (Araneae: Gnaphosidae) / N. I. Platnick, C. D. Dondale // Research Branch Agriculture Canada Publication. – 1992. – Vol. 1875. – P. 1–297.
280. *Prószyński, J.* Redescriptions of the A. E. Grube's East Siberian species of Salticidae (Aranei) in the collection of the Wrocław Zoological Museum / J. Prószyński // Annales Zoologici. – 1971. – Vol. 28. – P. 205–226.
281. *Prószyński, J.* Systematic studies on East Palearctic Salticidae III. Remarks on Salticidae of the USSR / J. Prószyński // Annales Zoologici. – 1979. – Vol. 34. – P. 299–369.
282. *Richman, D. B.* Jumping spiders of the United States and Canada: Changes in the key and list / D. B. Richman // Peckhamia. – 1979. – Vol. 1. – P. 125.
283. *Roberts, M. J.* Collins Field Guide: Spiders of Britain and Northern Europe / M. J. Roberts. – London : HarperCollins, 1995. – 383 p.
284. *Saaristo, M. I.* A review of northern Canadian spiders of the genus *Agynera* (Araneae, Linyphiidae), with descriptions of two new species / M. I. Saaristo, S. Koponen // Canadian Journal of Zoology. – 1998. – Vol. 76. – P. 566–583.
285. *Saitō, S.* A supplementary note on spiders from southern Saghalin, with descriptions of three new species / S. Saitō // Transactions of the Sapporo Natural History Society. – 1934. – Vol. 13. – P. 326–340.
286. *Saitō, S.* Araneida from the Northern Kurile Islands, with description of two new species / S. Saitō // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. – 1933. – Vol. 4, № 2. – P. 122–131.
287. *Sauer, R. J.* The crab spider genus *Ebo* (Araneida: Thomisidae) in the United States and Canada / R. J. Sauer, N. I. Platnick // The Canadian Entomologist. – Vol. 104. – 1972. – P. 35–60.
288. *Schenkel, E.* Die Araneiden der schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920–1922 / E. Schenkel // Arkiv för Zoologi. – 1930. – Vol. 21 (A15). – P. 1–33.
289. *Siemaschko, J. M.* Verzeichnis der in der Umgegend von St. Petersburg vorkommenden Arachniden / J. M. Siemaschko // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. – 1861. – Vol. 1. – P. 117–137.
290. *Simon, E.* Histoire naturelle des araignées (aranéides) / E. Simon. – Paris, 1864. – 540 p.
291. *Simon, E.* Liste des arachnides recueillis en 1881, 1884 et 1885 par M. M. J. de Guerne et C. Rabot, en Laponie (Norvège, Finlande et Russie) / E. Simon // Bulletin de la Société Zoologique de France. – 1887. – Vol. 12. – P. 456–465.

292. *Strand, E.* Theridiiden und Argiopiden, gesammelt von Mr. H. Seebohm in Krasnojarsk (Sibirien), 1878 / *E. Strand* // *Bergens Museums Aarbok*. – 1903. – Vol. 10. – P. 1–8.
293. *Sundevall, C. J.* Conspectus Arachnidum / *C. J. Sundevall*. – Londini Gothorum, 1833. – 39 p.
294. *Sundevall, C. J.* Svenska spindlarnes beskrifning. Fortsättning / *C. J. Sundevall* // *Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*. – 1832. – P. 108–148.
295. *Sytshevskaja, V. J.* Étude sur les araignées de la Kamtchatka / *V. I. Sytshevskaja* // *Folia Zoologica et Hydrobiologica, Rigā*. – 1935. – Vol. 8. – P. 80–103.
296. *Taczanowski, L.* Dodatek do spisu pajaków zebranych w okolicach Warszawy / *L. Taczanowski* // *Wykaz Szkoły Głównej Warszawskiego*. – 1867. – Vol. 6. – P. 18–21.
297. *Tanasevitch, A. V.* New species of *Lepthyphantes* Menge, 1866 from the Soviet Far East, with notes on the Siberian fauna of this genus (Aranei, Linyphiidae) / *A. V. Tanasevitch* // *Spixiana*. – 1988. – Vol. 10. – P. 335–343.
298. *Tanasevitch, A. V.* On a small linyphiid spider collection from Simushir Island, Kurile Islands, Russia, with notes on *Stemonyphantes sibiricus* Grube (Aranei: Linyphiidae) / *A. V. Tanasevitch* // *Arthropoda Selecta*. – 2007. – Vol. 15, № 3. – P. 255–258.
299. *Tanasevitch, A. V.* Check-list of the linyphiid spiders of the Bureinsky State Nature Reserve and adjacent territories, Russian Far East (Aranei: Linyphiidae) / *A. V. Tanasevitch, L. A. Trilikauskas* // *Arthropoda Selecta*. – 2004. – Vol. 13. – P. 77–86.
300. *Thorell, T.* Notice of some spiders from Labrador / *T. Thorell* // *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. – 1875. – Vol. 17. – P. 490–504.
301. *Thorell, T.* On European Spiders / *T. Thorell* // *Nova Acta reg. Soc. Sci. Upsaliae*. – 1870. – T. 7, № 3. – P. 109–242.
302. *Thorell, T.* On European spiders. Part I. Review of the European genera of spiders, preceded by some observations on zoological nomenclature / *T. Thorell* // *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*. – 1869. – Vol. 7. – P. 1–108.
303. *Turnbull, A. L.* The spider genus *Xysticus* C. L. Koch (Araneae: Thomisidae) in Canada / *A. L. Turnbull, C. D. Dondale, J. H. Redner* // *The Canadian Entomologist*. – 1965. – Vol. 97. – P. 1233–1280.
304. *Ubick, D.* Spiders of North America: an identification manual / *D. Ubick, P. Paquin, P. E. Cushing, V. Roth* // *American Arachnological Society*, 2005. – 377 p.
305. *Vink C. J.* Lycosidae (Arachnida: Araneae) / *C. J. Vink* // *Fauna of New Zealand*. – 2002. – Vol. 44. – P. 1–94.
306. *Wagner, W. A.* Copulationsorgane des Männchens als Criterium für die Systematik der Spinnen / *W. A. Wagner* // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. – 1887. – Vol. 22. – P. 3–132.
307. *Walckenaer, C. A.* Tableau des aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre Aranea de Linné, avec la désignation des espèces comprises dans chacune de ces divisions / *C. A. Walckenaer*. – Paris, 1805. – 88 p.
308. *Wesolowska, W.* Notes on *Heliophanus camtschadalicus* Kulczynski, 1885 (Aranei, Salticidae) and the related species / *W. Wesolowska, Yu. M. Marusik* // *Korean Arachnol.* – Vol. 6, № 1. – 1990. – P. 91–100.
309. *Wesolowska, W.* Redescriptions of the A. Grube's East Siberian species of spiders (Aranei) in the collection of the Natural History Museum at Wroclaw / *W. Wesolowska* // *Annales Zoologici*. – 1988. – Vol. 41. – P. 403–413.
310. *Westring, N.* Araneae svecicae / *N. Westring* // *Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitterhets Samhälles Handlingar*. – 1861. – Vol. 7. – P. 1–615.
311. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern. – URL: <http://wsc.nmbe.ch/>. – Version 19.0. – 2018.
312. *Yaginuma, T.* A list of Japanese spiders (revised in 1977) / *T. Yaginuma* // *Acta Arachnologica*. – 1977. – Vol. 27 (Spec. No.). – P. 367–406.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ПАУКОВ ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ

Семейство AGELENIDAE C. L. Koch, 1837

***Tegenaria* Latreille, 1804**

Tegenaria domestica (Clerck, 1758)

= *T. derhamii* (Scopoli, 1763)

= *T. civilis* (Walckenaer, 1802)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: космополитный, синантропный

Семейство ARANEIDAE Simon, 1895

***Aculepeira* Chamberlin et Ivie, 1942**

Aculepeira ceropegia (Walckenaer, 1802)

= *Epeira ceropegia* Kulczyński, 1901

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический гипоаркто-неморальный

Aculepeira packardi (Thorell, 1875)

= *Araneus septentrionalis* Kulczyński, 1908

Исторические находки на территории Камчатки: [Schenkel, 1930]

Распространение: циркумголарктический бореально-монтанный

***Araneus* Clerck, 1758**

Araneus alsine (Walckenaer, 1802)

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010].

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный.

Araneus diadematus Clerck, 1757

+ *A. d.* var. *stellatus* C. L. Koch, 1836

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический неморальный

Araneus marmoreus Clerck, 1757

= *A. rayi* (Scopoli, 1736)

= *Epeira scalaris* (Panzer, 1793)

+ *Araneus marmoreus* var. *pyramidatus* Clerck, 1758

+ *A. rayi betulae* (Sulzer, 1776)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Камаки [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский; бух. Ахотен (Русская) [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Araneus quadratus Clerck, 1757

= *A. reaumurii* (Scopoli, 1763)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; оз. Нерпичье [Kulczyński, 1926]; Ключи; Усть-Камчатск; оз. Нерпичье; в массе в горах Центральной Камчатки [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Araniella Chamberlin et Ivie, 1942

Araniella proxima (Kulczyński, 1885)

= *Epeira proxima* Kulczyński, 1885

= *Araneus proximus* Schenkel, 1930

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Cercidia Thorell, 1869

Cercidia prominens (Westring, 1851)

= *Epeira ochracea* Grube, 1861

= *Singa prominens*, Westring, 1861

= *Araneus prominens* Simon, 1929

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Hypsosinga Ausseraer, 1871

Hypsosinga sanguinea (C. L. Koch, 1844)

= *Singa atra* Kulczyński, 1885

= *Epeira sanguinea* O. Pickard-Cambridge, 1873

= *Singa sanguinea* Bösenberg, 1901

= *Araneus sanguineus* Simon, 1929

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский; Ушки [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Larinioides Caporiacco, 1934

Larinioides cornutus (Clerck, 1757)

Araneus cornutus

= *Aranea leuwenhoekii* Scopoli, 1763

= *Epeira lyrata* Fisher-Waldheim, 1830, **syn. n.**

= *E. tricolor* Fisher-Waldheim, 1830, **syn. n.**

= *E. vicaria* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; оз. Нерпичье; альпийские луга горы Кургурт [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский; Ключи; Паратунка [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Larinioides patagiatus (Clerck, 1757)

Araneus patagiatus

= *A. ocellatus* Clerck, 1785

= *A. dumetorum* Fourcrou, 1785

= *A. patanini* Simon, 1895

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Zygiella F. O. Pickard-Cambridge, 1902

- Zygiella dispar* (Kulczyński, 1885)
= *Zilla dispar* Kulczyński, 1885
= *Aranea dispar* Bösenberg et Strand, 1906
= *Zilla montana* Comstock, 1940
= *Zygiella montana* Levi et Field, 1954
= *Parazygiella dispar* Wunderlich, 2004

Исторические находки на территории Камчатки: Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: западноберингийский гипоарктический

Семейство CLUBIONIDAE Wagner, 1887

***Clubiona* Latreille, 1804**

- Clubiona kulszynskii* Lessert, 1905
= *C. borealis* auct. non Thorell, 1871, n. nov. pro *C. trivialis* Westring, 1861
= *C. uralensis* Charitonov, 1926
= *C. intermontana* Gertsch, 1933

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск; р. Белая; Кресты [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: циркумголарктический бореально-монтанный

- Clubiona latericia* Kulczyński, 1926
= *C. levii* Holm, 1960

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Sytshevskaja, 1935].

Распространение: восточнопалеарктическо-аляскинский

- Clubiona propinqua* L. Koch, 1879
= *C. subinterjecta* Strand, 1907
= *C. strandiana* Sytshevskaja, 1935

Исторические находки на территории Камчатки: повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирско-маньчжурский полизональный

- Clubiona riparia* L. Koch, 1866
= *C. picta* Kulczyński, 1885
= *C. ornata* Emerton, 1890
= *C. americana* Banks, 1892
= *C. badia* Peelle et S. Saito, 1932
= *C. yagata* Yaginuma, 1972

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое; оз. Нерпичье; Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский; Ключи [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: восточнопалеарктическо-неарктический

Семейство DICTYNIDAE O. Pickard-Cambridge, 1871

***Dictyna* Sundevall, 1833**

- Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758)
= *Theridion benignum* Walckenaer, 1805

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Ключевское [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]
Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Dictyna major Menge, 1869

= *D. hamifera* Thorell, 1872

= *D. sibirica* Kulczyński, 1908

= *D. sibirica* var. *simulans* Kulczyński, 1916

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Dictyna pusilla Thorell, 1856

Исторические находки на территории Камчатки: горячие источники [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Dictyna schmidti Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Ключевское [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирский бореальный

Dictyna uncinata Thorell, 1856

Исторические находки на территории Камчатки: [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

***Emblyna* Chamberlin, 1948**

Emblyna brevidens (Kulczyński, 1897)

= *Dictyna brevidens* Schenkel, 1930

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Семейство EUTICHIURIDAE Lehtinen, 1967

***Cheiracanthium* C. L., Koch, 1839**

Cheiracanthium erraticum (Walckenaer, 1802)

= *Ch. carnifex* (Fabricius, 1775), sensu C. L. Koch

= *Ch. erroneum* O. Pickard-Cambridge, 1873

= *Ch. orientale* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Семейство GNAPHOSIDAE Pocock, 1898

***Drassodes* Westring, 1851**

Drassodes lapidosus (Walckenaer, 1802)

= *Drassus lapidicola* C. L. Koch, 1837

+ *D. l. cupreus* Blackwall, 1834

+ *D. l.* var. *macer* (Thorell, 1875)

+ *D. l. Bidens* Simon, 1878

Исторические находки на территории Камчатки: горы Центральной Камчатки [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический бореальный

Drassodes simplex Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: Камчатка

Gnaphosa Latreille, 1804

Gnaphosa leporina (L. Koch, 1866)

= *Drassus anglicus* O. Pickard-Cambridge, 1871

= *Gnaphosa borealis* Thorell, 1875

= *G. anglica aculeata* Strand, 1900

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический бореальный

Gnaphosa muscorum (L. Koch, 1866)

= *G. conspresa* Thorell, 1877

= *G. similis* Kulczyński, 1926

= *G. gigantea* Comstock, 1912

= *G. punctata* Tullgren, 1942

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: циркумголарктический бореально-монтанный

Gnaphosa nigerrima L. Koch, 1877

= *G. nigra* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический бореально-монтанный

Gnaphosa sticta Kulczyński, 1908

= *G. intermedia* Holm, 1939

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический бореально-монтанный

Micaria Westring, 1851

Micaria pulicaria (Sundevall, 1831)

= *M. formosa* Ohlert, 1867

= *M. similis* Bösenberg, 1902

= *M. gentilis* Emerton, 1909

= *M. montana* Kaston, 1948

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Micaria rossica Thorell, 1875

= *M. modesta* Kroneberg, 1875.

= *M. scenica* Simon, 1878

= *M. centrocnemis* Kulczyński, 1885

= *M. quinquenotata* Simon, 1895

= *M. hissarica* Charitonov, 1951

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Micaria subopaca Westring, 1861

= *M. albostriata* L. Koch, 1878

= *M. humilis* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

Zelotes Gistel, 1848

Zelotes subterraneus (C. L. Koch, 1833)

= *Prothesima subterranean* Simon, 1878

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Семейство HAHNIIDAE Bertkau, 1878

Hahnia C. L. Koch, 1841

Hahnia glacialis Sørensen, 1898

= *H. rectispina* Kulczyński, 1926

= *H. monticola* Bryant, 1941

= *Neoanstinea glacialis* Lehtinen, 1967

Исторические находки на территории Камчатки: горы центральной Камчатки [Kulczyński, 1926]

Распространение: восточносибирско-неарктический аркто-бореальный

Семейство LINYPHIIDAE Blackwall, 1859

Agyneta Hull, 1911

Agyneta similis, (Kulczyński, 1926)

Micryphantes similis Kulczynski, 1926

= *Meioneta similis* Wunderlich, 1973

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирский аркто-бореальный

Allomengea Strand, 1912

Allomengea dentisetis (Grube, 1861)

= *Linyphia pigra* L. Koch, 1879

= *L. ontariensis* Emerton, 1925

= *Allomengea pinnata* Holm, 1960

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

Распространение: восточнопалеарктическо-неарктический бореально-монтанный

Allomengea scopigera (Grube, 1859)

= *Linyphia scopigera* Grube, 1859

= *Mengea scopigera* (O. Pickard-Cambridge, 1903)

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; бух. Ахотен (Русская) [Schenkel, 1930]; Кресты [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Angyphantes Hull, 1932

Angyphantes expunctus (O. Pickard-Cambridge, 1875)

= *Lepthyphantes expunctus* Simon, 1884

= *L. lepidus* Chyser et Kulczyński, 1894

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Baryphma* Simon, 1884**

Baryphma trifrons (O. Pickard-Cambridge, 1863)

= *Entelecara trifrons* Simon, 1884

= *Minyrioloides affinis* Schenkel, 1930

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: сибирско-неарктический полизональный

***Bathylinyphia* Eskov, 1992**

Bathylinyphia maior (Kulczyński, 1885)

Bathyphantes maior Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Красный Яр [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирско-неарктический полизональный

***Bathyphantes* Menge, 1866**

Bathyphantes gracilis (Blackwall, 1841)

= *Linyphia terricola* C. L. Koch, 1845

= *L. gracilis* Blackwall, 1864

= *Bathyphantes vilis* Simon, 1884

= *B. puiso* Kulczyński, 1926

= *B. orientis* Hu, 1984

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Bathyphantes humilis (L. Koch, 1879)

= *B. biscapus* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

Bathyphantes pogonias Kulczyński, 1885

= *B. castor* Chamberlin, 1925

= *B. insulanus* Holm, 1960

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; в. Шивелуч [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский; Ключи; бух. Ахонтен (Русская) [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: западноберингийский гипоаркто-монтанный

***Bolyphantes* C. L. Koch, 1873**

Bolyphantes alticeps (Sundevall, 1832)

= *Linyphia alticeps* Westring, 1861

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

***Centromerus* F. Dahl, 1886**

Centromerus sylvaticus (Blackwall, 1841)

= *Erigone sylvatica* Thorell, 1871

= *Nerienne sylvatica* O. Pickard-Cambridge, 1873

= *Tmeticus silvaticus* Simon, 1884

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; р. Белая [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

***Ceratinella* Emerton, 1882**

Ceratinella brevis (Wider, 1834)

= *Walckenaeria depressa* Blackwall, 1836

= *W. brevis* O. Pickard-Cambridge, 1879

= *Erigone brevis* Dahl, 1883

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

***Dactylopiastes* Simon, 1884**

Dactylopiastes video (Chamberlin et Ivie, 1947)

= *Scytiella komi* Tanasevitch, 1984

= *S. video* Eskov, 1988

Исторические находки на территории Камчатки: о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: сибирско-северо-западно-неарктический полизональный

***Dicymbium* Menge, 1868**

Dicymbium libidinosum (Kulczyński, 1926)

Lopphomma libidinosum Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: сибирский бореальный

***Diplocentria* Hull, 1911**

Diplocentria rectangulata (Emerton, 1915)

= *Microcentria pusilla* Schenkel, 1925

= *M. rectangulata* Holm, 1945

= *Praerigone rectangulatus* Crosby, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: [Schenkel, 1930]

Распространение: циркумголарктический бореальный

***Diplocephalus* Bertkau in Furster et Bertkau, 1883**

Diplocephalus subrostratus (O. Pickard-Cambridge, 1873)

= *D. maculifrons* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирско-неарктический бореальный

***Dismodicus* Simon, 1884**

Dismodicus elevatus (C. L. Koch, 1938)

= *Lopphomma bicuspidatum* Bertkau, 1880

= *Erigone elevata* Dahl, 1883

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Drapetisca Menge, 1866

Drapetisca socialis (Sundevall, 1832)

= *Linyphia socialis* Westring, 1861

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Entelecara Simon, 1884

Entelecara erythropus (Westring, 1851)

= *Walckenaeria erythropus* O. Pickard-Cambridge, 1863

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

Erigone Savigny et Audouin, 1826

Erigone arctica (White, 1852)

+ *E. a. maritima* Kulczyński, 1902

+ *E. a. sibirica* Kulczyński, 1908

+ *E. a. palaeartica* Braendegaard, 1934

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Курсин [Kulczyński, 1926]; Усть-Камчатск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктическо-аляскинский полизональный

Erigone atra Blackwall, 1833.

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Erigone psychrophila Thorell, 1872

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая; Ключи; Кресты [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Hylyphantes Simon, 1884

Hylyphantes graminicola (Sundevall, 1830)

= *Erigone graminicola* Westring, 1851

= *Erigonidium graminicolum*, Smith, 1904

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Estrandia, Blauvett, 1936

Estrandia grandaeva (Keyserling, 1886)

= *Linyphia tridens* Schenkel, 1930

= *Linyphia grandaeva* Roewer, 1942

= *Estrandia nearctica* Kaston, 1948

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]; Козыревск [Sytshevskaja, 1930]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический бореальный

Gnathonarium Karsch, 1881

Gnathonarium dentatum (Wider, 1834)

= *Erigone dentata* Westring, 1861

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский; бух. Ахомтен (Русская) [Schenkel, 1930]; Каменка; Усть-Камчатск [Sytshevskaja, 1935]
Распространение: транспалеарктический неморальный

Gnathonarium suppositum (Kulczyński, 1885)

Gongylidium suppositum Kulczyński, 1885

= *Erigone sibiriana* Keyserling, 1886

= *Gnathonarium famelicum* Bishop et Crosby, 1935

Исторические находки на территории Камчатки: Kulczyński, 1885

Распространение: восточносибирско-западноеарктический полизональный

Gnathonarium taczanowskii (O. Pickard-Cambridge, 1873)

= *Erigone taczanowskii* L. Koch, 1979

Исторические находки на территории Камчатки: Камаки; Усть-Камчатск [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: восточнопалеарктическо-северо-западно-неарктический полизональный

***Helophora* Menge, 1866**

Helophora insignis (Blackwall, 1841)

= *Linyphia pallescens* Westring, 1851

= *L. sagittata* Grube, 1861

= *Helophora pallescens* Menge, 1866

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

***Horcotes* Crosby et Bishop, 1933**

Horcotes strandi (Sytshevskaja, 1935)

Scotinotylus strandi

= *Horcotes holmi* Hackman, 1952

= *Saloca strandi* Kleemova, 1961

Исторические находки на территории Камчатки: Центральная Камчатка [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический полизональный

***Hylyphantes* Simon, 1884**

Hylyphantes graminicola (Sundevall, 1830)

= *Tmeticus graminicola* Bösenberg, 1902

= *Erigone graminicola* Westring, 1851

= *Nerienne graminicola* Blackwall, 1864

= *Erigonidium graminicola* Locket et Millidge, 1853

= *T. tolli* Kulczyński, 1908

= *Gongylidium vile* Kulczyński, 1885

= *T. difficilis* Kulczyński, 1926

= *T. dubius* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; оз. Куражечное [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Hypomma* F. Dahl, 1886**

Hypomma affinie Schenkel, 1930

= *Hypomma affins* Saito, 1982

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский; Ключи [Schenkel, 1930]

Распространение: западноберингийский арктоальпийский

Hypomma bituberculatum (Wider, 1834).

= *Erigone bituberculata* Westring, 1861.

= *Gonatium bituberculatum* Simon, 1884.

= *Enidia bituberculata* Smith, 1904.

Исторические находки на территории Камчатки: повсеместно [Sytshevskaja, 1935].

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Incestophantes* Tanasevitch, 1992**

Incestophantes camtchadalicus (Tanasevitch, 1988)

Lepthyphantes camtchadalicus

Исторические находки на территории Камчатки: Кроноцкий заповедник [Tanasevitch, 1987]

Распространение: Камчатка

***Kaestneria* Wiehle, 1956**

Kaestneria pullata (O. Pickard-Cambridge, 1863)

Bathyphantes pullatus

Stylophora pullata

= *Bathyphantes anceps* Kulczyński, 1885

= *B. colletti* (Strand, 1899)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Тиличики, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

***Lepthyphantes* Menge, 1866**

Lepthyphantes exrinctus (O. Pickard-Cambridge, 1875)

= *L. lepidus* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Lepthyphantes leprosus (Ohlert, 1867)

= *Bathyphantes leprosus* Forster et Vertkau, 1883

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

***Maso* Simon, 1884**

Maso sundevalli (Westring, 1851)

= *Microneta sundevalli* Menge, 1869

= *Maso westringi* Simon, 1884

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Ачайваям, вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

***Megalephyphantes* Wunderlich, 1994**

Megalephyphantes nebulosus (Sundevall, 1830)

= *Linyphia furcula* C. L. Koch, 1845

= *Bathyphantes nebulosus* Emerton, 1882

= *Lepthyphantes nebulosus* Simon, 1884

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Microlinyphia* Gerhardt, 1928**

Microlinyphia pusilla (Sundevall, 1830)

+ *Linyphia pusilla* var. *quadripunctata* Strand, 1901

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Козыревск [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Mughiphantes taczanowskii (O. Pickard-Cambridge, 1873)

= *Linyphia trucidans* L. Koch, 1879

= *Lepthyphantes taczanowskii* Reimoser, 1919

= *L. torvus* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Тиличики, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: транспалеарктический бореально-монтанный

***Nerienne* Blackwall, 1833**

Nerienne clathrata (Sundevall, 1830)

= *Linyphia clathrata*

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический неморальный

***Orenoeta* Kulczyński, 1894**

Oreoneta frigida (Thorell, 1872)

+ *H. f. intercepta* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

+ *H. f. montigena* (L. Koch, 1872)

= *H. montigena* (L. Koch, 1972)

+ *H. montigena arctica* Holm, 1960

Исторические находки на территории Камчатки: горы Центральной Камчатки [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический аркто-альпийский

***Oreonetides* Strand, 1901**

Oreonetides vaginatus (Thorell, 1872)

= *O. adipatus* (L. Koch, 1872)

= *O. ululabilis* (Keyserling, 1886)

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск; влк. Шивелуч [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический неморальный

***Oryphantes* Hull, 1932**

Oryphantes bipilis (Kulczyński, 1885)

= *Lepthyphantes bipilis* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Тиличики, Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: восточносибирский неморальный

***Parawubanoides*, Eskov et Marusik, 1992**

Parawubanoides unicornis (O. Pickard-Cambridge, 1873)

= *Lepthyphantes unicornis* Simon, 1884

= *Bathyphantes fucatus* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: сибирский бореальный

***Perro* Tanasevitch, 1992**

Perro camtschadalica (Kulczyński, 1885)

= *Erigone camtschadalica* Kulczyński, 1885

= *Macrargus camtschadalicus* Kulczyński, 1826

Исторические находки на территории Камчатки: Kulczyński, 1885

Распространение: Камчатка

***Phlattothrata* Crosby et Bishop, 1933**

Phlattothrata parva (Kulczyński, 1926)

= *Typhochrestus parvus* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Тиличики, Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: восточносибирско-западноеарктический неморальный

***Porrhomma* Simon, 1884**

Porrhomma pygmaeum (Blackwall, 1834)

= *Neriere pygmaea* Blackwall, 1834

= *Erigone pygmaea* Thorell, 1873

= *Bathyphantes strandi* Charitonov, 1928

Исторические находки на территории Камчатки: повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

***Scotinotylus* Simon, 1884**

Scotinotylus alienus (Kulczyński, 1885)

= *Erigone aliena* Kulczyński, 1885

= *Caledonia aliena* Hull, 1911

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]

Распространение: сибирско-неарктический арктоальпийский

***Tenuiphantes* Saaristo et Tanasevitch, 1997**

Tenuiphantes alacris (Blackwall, 1853)

= *Lepthyphantes alacris* Simon, 1884

Исторические находки на территории Камчатки: влк. Шивелуч [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

Tenuiphantes mengei (Kulczyński, 1887)

= *Lepthyphantes mengei* Kulczyński, 1887

Исторические находки на территории Камчатки: Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Tenuiphantes nigriventris (L. Koch, 1879)

= *Lepthyphantes camtschaticus* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; бух. Ахотен (Русская) [Schenkel, 1930]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: транспалеарктический бореальный

Tenuiphantes tenebricola (Wider, 1834)

= *Lepthyphantes tenebricola* Kulczyński, 1887.

Исторические находки на территории Камчатки: горячие источники [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Tiso Simon, 1884

Tiso aestivus (L. Koch, 1872)

= *Erigone carpatica* Kulczyński, 1882

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический гипоаркто-бореальный

Walckenaeria Blackwall, 1833

Walckenaeria cuspidata Blackwall, 1833

Cornicularia cuspidata

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Walckenaeria lepida (Kulczynski, 1885)

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczynski, 1885]

Распространение: циркумголарктический бореальный

Wubanoides Eskov, 1986

Wubanoides fissus (Kulczyński, 1926)

= *Lepthyphantes fissus* Sytshevskaja, 1935

Исторические находки на территории Камчатки: о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]; СЫЧЕВСКАЯ

Распространение: восточносибирский полизональный

Семейство LIOCRANIDAE Simon, 1897

Agroeca Westring, 1861

Agroeca brunnea (Blackwall, 1822)

= *A. haglundii* Thorell, 1871

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Ушки [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Семейство LYCOSIDAE Sundevall, 1833

Acantholycosa F. Dahl, 1908

Acantholycosa lignaria (Clerck, 1758)

= *Lycosa lignaria* Sundevall, 1833

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Alopecosa Simon, 1885

Alopecosa aculeata (Clerck, 1758)

= *Lycosa nivalis* Sundevall, 1833

= *Tarentula aculeata* Dahl, 1883

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое; Ключи [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; Козыревск [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Alopecosa cuneata (Clerck, 1758)

= *Tarentula cuneata* C. L. Koch, 1850

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Alopecosa hirtipes (Kulczyński, 1907)

= *Tarentula hirta* sensu Kulczyński, 1916

Исторические находки на территории Камчатки: альпийские луга на склонах Ключевского влк. [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирский бореально-монтанный

Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758)

= *Tarentula pulverulenta* Zimmerman, 1871

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926; Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Arctosa C. L. Koch, 1847

Arctosa raptor (Kulczyński, 1885)

= *Lycosa quinaria* Emerton, 1894

= *Pirata raptor* Schenkel, 1930

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926; Schenkel, 1930; Sytshevskaja, 1935]

Распространение: неарктический арктоальпийский

Pardosa C. L. Koch, 1847

Pardosa adustella Roewer, 1951

= *P. adusta* (Odenvall, 1901), praеосс

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирский бореальный

Pardosa algens (Kulczyński, 1908)

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирско-неарктический гипоарктический

Pardosa atrata, (Thorell, 1873)

= *Lycosa camtschadalica* (Kulczyński, 1885)

= *L. atrata* Schenkel, 1928

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: транспалеарктический бореальный

Pardosa indecora L. Koch, 1879

= *Lycosa latisepta* Kulczyński, 1885

= *L. indecora* Kulczyński, 1916

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск; Кресты [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный.

Pardosa lapponica (Thorell, 1872)

Исторические находки на территории Камчатки: Авачинский вулкан [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический арктобореальный

Pardosa lyrata (Odenvall, 1901)

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск [Sytshevskaja, 1930]

Распространение: сибирский бореальный

Pardosa palustris (Linnaeus, 1758)

= *Lycosa tarsalis* Thorell, 1856

= *Pardosa herbigrada* (Blackwall, 1857)

= *P. andersoni* Gertsch, 1934

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Усть-Камчатск; альпийские луга на склонах влк. Шивелуч [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: транспалеарктическо-западноарктический полизональный

Pardosa riparia (C. L. Koch, 1833)

= *Lycosa cursoria* C. L. Koch, 1847

= *L. riparia* Menge, 1879

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Schenkel, 1930]; Петропавловск-Камчатский; Харчинская сопка [Сычевская, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Pardosa schenkeli Lessert, 1904

= *Lycosa calida* Dahl, 1908

= *L. schenkeli* Charitonov, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический бореальный

Pardosa tesquorum (Odenvall, 1901)

= *Lycosa tesquorum* Kulczyński, 1908

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: сибирско-неарктический аркто-бореальный

Pirata Sundevall, 1832

Pirata praedo Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Начики; горячие ключи в Явино; горячие ключи в Апаче [Kulczyński, 1926]; Паратунка [Schenkel, 1930]; оз. Куражечное; оз. Холмовое [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирско-неарктический бореальный

Trochosa C. L. Koch, 1847

Trochosa terricola Thorell, 1856

= *Tarentula dybowskii* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]; Петропавловск-Камчатский [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический неморальный

Xerolycosa F. Dahl, 1908

Xerolycosa nemoralis (Westring, 1861)

= *Tarentula nivalis* Ohlert, 1867

= *Lycosa nemoralis* Becker, 1882

= *Tarentula nemoralis* Chyzer et Kulczyński, 1891

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Семейство MITURGIDAE Simon, 1886

Zora C. L. Koch, 1847

Zora spinimana (Sundevall, 1832)

= *Hecarge maculata* Blackwall, 1833

= *Dolomedes spinimanus* C. L. Koch, 1835

= *Psilothra spinimana* Gistel, 1848

= *Z. maculata* Menge, 1875

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Нерпичье [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Семейство PHILODROMIDAE Thorell, 1870

Philodromus Walckenaer, 1826

Philodromus aureolus (Clerck, 1758)

+ *Ph. a. marmoratus* Kulczyński in Chyzer et Kulczyński, 1891

+ *Ph. a. tauricus* Charitonov, 1937

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1930]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Philodromus cespitum (Walckenaer, 1802)

+ *Ph. c. pallens* Kulczyński in Chyzer et Kulczyński, 1891

+ *Ph. c. rufolimbatus* Kulczyński in Chyzer et Kulczyński, 1891

+ *Ph. c. similis* Kulczyński in Chyzer et Kulczyński, 1891

= *Ph. aureolis cespiticolis* Walckenaer, 1837

= *Ph. longipalpis* Simon, 1870

= *Ph. reussi* Bosenberg, 1902
= *Ph. albicans* Bosenberg, 1903, praecox
= *Ph. aureolis* var. *sibirica* Kulczyński, 1908
= *Ph. bosenbergi* Mello-Leitao, 1929 (n. nov. pro *Ph. albicans* Bos.)

Исторические находки на территории Камчатки: [Mikhailov, 1997]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Philodromus poecilus (Thorell, 1872)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Паратунка [Schenkel, 1930]; р. Белая [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Thanatus* C. L. Koch, 1837**

Thanatus formicinus (Clerck, 1758)

= *Philodromus formicinus* Sundevall, 1833

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Thanatus nigromaculatus Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1885]

Распространение: Камчатка

***Tibellus* Simon, 1875**

Tibellus asiaticus, Kulczyński, 1908

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирско-неарктический неморальный

Tibellus maritimus (Menge, 1875)

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Тиличики, Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabykhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Tibellus oblongus (Walckenaer, 1802)

= *Thomisus oblongus* Hahn, 1831

= *Philodromus oblongus* Walckenaer, 1837)

= *Thanatus parallelus* C. L. Koch, 1837

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский [Schenkel, 1930; Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Семейство PISAURIDAE Simon, 1890

***Dolomedes* Latreille, 1804**

Dolomedes fimbriatus (Clerck, 1758)

= *Aranea fimbriata* Linnaeus, 1758

= *Dolomedes marginatus* Walckenaer, 1805

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Семейство SALTICIDAE Blackwall, 1841

***Dendryphantes* C. L. Koch, 1837**

Dendryphantes rudis (Sundevall, 1832)

= *Attus ravidus* Simon, 1868

Исторические находки на территории Камчатки: Паратунка [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический бореальный

***Evarcha* Simon, 1902**

Evarcha falcata (Clerck, 1758)

= *Aranea falcata* Olivier, 1879

= *Attus falcatus*, Sundevall, 1833

= *Europhrus falcata* C. L. Koch, 1837

= *Evarcha blancardi* Smith, 1908

Исторические находки на территории Камчатки: Ушки [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический неморальный

***Heliophanus* C. L. Koch, 1833**

Heliophanus camtschadalicus Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: транспалеарктический бореальный

***Marpissa* C. L. Koch, 1846**

Marpissa pomatia (Walckenaer, 1802)

Исторические находки на территории Камчатки: альпийские луга на склонах Ключевского вулкана [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Marpissa radiata (Grube, 1859)

= *Attus radiatus* Grube, 1859

= *Euophrys radiatus* Ohlert, 1865

= *Dendryphantes pratensis* Taczanowski, 1867

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1930]

Распространение: транспалеарктический бореально-монтанный

***Pellenes* Simon, 1876**

Pellenes tripunctatus (Walckenaer, 1802)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926; Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Семейство TETRAGNATHIDAE Menge, 1866

***Pachygnatha* Sundevall, 1823**

Pachygnatha clercki Sundevall, 1823

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Камаки; оз. Куражечное [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Pachygnatha degeeri Sundevall, 1830

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Куражечное; оз. Холмовое [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: транспалеарктический полизональный

***Tetragnatha* Latreille, 1804**

Tetragnatha dearmata Thorell, 1873

= *T. punctipes* Westring, 1874

= *T. borealis* L. Koch, 1879

Исторические находки на территории Камчатки: Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: транспалеарктический бореально-неморальный

Tetragnatha extensa (Linnaeus, 1758)

+ *T. e. maracandica* Charitonov, 1951

= *T. nowickii* L. Koch, 1870

= *T. groenlandica* Thorell, 1872

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Камчаки; оз. Кроноцкое [Kulczyński, 1926]; Петропавловск-Камчатский; Ключи; Паратунка [Schenkel, 1930]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; о. Карагинский, Вост. КАО [Marusik, Khrulova, 2011]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Tetragnatha obtusa C. L. Koch, 1837

T. o. f. intermedia Kulczyński, 1901

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Schenkel, 1930]

Распространение: транспалеарктический полизональный

Tetragnatha pinicola L. Koch, 1870

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический неморальный

Семейство THERIDIIDAE Sundevall, 1833

***Enoplognatha* Pavesi, 1880**

Enoplognatha caricis (Fickert, 1876)

= *E. camtschadalis* Kulczyński, 1885

= *E. tecta* Keyserling, 1884

Исторические находки на территории Камчатки: [Kulczyński, 1926]; Ключи [Schenkel, 1930]; р. Белая; оз. Нерпичье [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: циркумголарктический неморальный

***Euryopsis* Menge, 1868**

Euryopsis argentea Emerton, 1882

= *E. strandi* Sytshevskaja, 1935

Исторические находки на территории Камчатки: р. Белая [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: неарктический бореально-монтанный

***Robertus* O. Pickard-Cambridge, 1879**

Robertus lividus (Blackwall, 1836)

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Козыревск; оз. Нерпичье [Sytshevskaja, 1935]; Тигиль, Зап. КАО [Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010]

Распространение: транспалеарктическо-аляскинский полизональный

Steatoda Sundevall, 1833

Steatoda albomaculata (De Geer, 1778)

Lithyphantes albomaculatus = *L. corollatus* act. non (Linnaeus, 1758)

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Нерпичье [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Steatoda bipunctata (Linnaeus, 1758)

= *Theridion 4-punctatum* Walckenaer, 1805

= *Steatoda quadripunctatum* Sundevall, 1833

= *Eucharia bipunctata* C. L. Koch, 1836

= *Epeira ancora* Krynicky, 1837

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926; Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический неморальный

Phylloneta Archer, 1950

Phylloneta impressa (L. Koch, 1871)

+ *Th. i. var. intermedium* Kulczyński, 1885

= *Theridion impressum* L. Koch, 1881

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926]; Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический полизональный

Theridion Walckenaer, 1805

Theridion pictum (Walckenaer, 1802)

= *Steatoda picta* C. L. Koch, 1837

= *Theridion zelotypum* Emerton, 1882

= *T. ornatum* Hahn, 1831

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи; Камаки [Kulczyński, 1926]; повсеместно [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Семейство THOMISIDAE Sundevall, 1833

Ozyptila Simon, 1864

Ozyptila orientalis Kulczyński, 1926

= *O. balkarica* Ovtsharenko, 1979

+ *O. b. basegica* Esyunin, 1992

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]; Ачайваям, Вост. КАО [Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013]

Распространение: сибирский бореальный

Ozyptila rauda Simon, 1875

= *O. septentrionalium* L. Koch, 1879

= *O. terrea* Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск [Kulczyński, 1926]

Распространение: транспалеарктический бореально-монтанный

Ozyptila sincera Kulczyński, 1926

Исторические находки на территории Камчатки: Ключи [Kulczyński, 1926; Schenkel, 1930]

Распространение: сибирский бореальный

***Xysticus* C. L. Koch, 1835**

Xysticus emertoni Keyserling, 1880

= *X. excellens* Kulczyński, 1885

Исторические находки на территории Камчатки: Петропавловск-Камчатский; Паратунка [Schenkel, 1930]; Ключи; Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: сибирско-неарктический бореально-неморальный

Xysticus luctuosus Blackwall, 1836

= *X. convexus* Thorell, 1856

Исторические находки на территории Камчатки: Козыревск [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический бореально-неморальный

Xysticus obscurus Collett, 1877

= *X. austerus* L. Koch, 1879

Исторические находки на территории Камчатки: оз. Нерпичье [Sytshevskaja, 1935]

Распространение: циркумголарктический неморальный

Xysticus sibiricus Kulczyński, 1908

Исторические находки на территории Камчатки: Усть-Камчатск; оз. Кроноцкое; склоны влк. Ключевской [Kulczyński, 1926]

Распространение: сибирский бореальный

**БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАУКОВ
В ПРИРОДНЫХ ПАРКАХ КАМЧАТКИ**

Семейство, вид	Тип ареала*	Биотоп**												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Agelenidae														
<i>Tegenaria domestica</i>	К, ПЗ			+										+
Araneidae														
<i>Aculepeira ceropegia</i>	ТП, ПЗ			+										+
<i>A. packardi</i>	ЦГ, Б-Н	+	+											
<i>Araneus alsine</i>	ТП, Б-М				+	+								
<i>A. diadematus</i>	ЦГ, Н	+	+	+	+		+						+	+
<i>A. marmoreus</i>	ЦГ, Н	+	+	+	+		+						+	+
<i>A. quadratus</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+	+					+		+	+
<i>Araniella proxima</i>	ЦГ, Б			+	+								+	+
<i>Cercidia prominens</i>	ЦГ, Б-Н	+	+										+	
<i>Hypsosinga sanguinea</i>	ТП, ПЗ	+	+										+	
<i>Larinioides cornutus</i>	ЦГ, ПЗ	+	+		+					+			+	+
<i>L. patagiatus</i>	ЦГ, ПЗ	+		+	+	+							+	+
<i>Zygiella dispar</i>	ВСН, ПЗ	+		+	+	+								
Eutichiuridae														
<i>Cheiracanthium erraticum</i>	ТП, ПЗ	+		+									+	
Clubionidae														
<i>Clubiona kulszynskii</i>	ЦГ, Б-М	+	+	+	+						+		+	
<i>C. latericia</i>	ТП-А, ГАБ		+								+	+	+	
<i>C. propinqua</i>	СМ, АБ	+	+	+							+		+	
<i>C. riparia</i>	С-Н, Б										+	+	+	+
Dictynidae														
<i>Dictyna arundinacea</i>	ЦГ, Б-Н			+							+	+		+
<i>D. major</i>	ЦГ, АБ	+			+	+								
<i>D. pusilla</i>	ТП, ПЗ								+					
<i>D. schmidtii</i>	С, Б			+								+		+
<i>D. uncinata</i>	ТП, Б-Н		+											
<i>Emblyna brevidens</i>	ТП, Н												+	
Gnaphosidae														
<i>Drassodes lapidosus</i>	ТП, Б-М	+			+	+				+				
<i>D. simplex</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+									
<i>Gnaphosa leporina</i>	ТП, Б		+		+								+	
<i>G. muscorum</i>	ЦГ, Б-М											+	+	
<i>G. nigerrima</i>	ТП, АБ										+		+	
<i>G. sticta</i>	ТП, Б-М				+								+	
<i>Micaria pulicaria</i>	ЦГ, Б-Н										+	+	+	+
<i>Micaria rossica</i>	ЦГ, Б-Н												+	
<i>M. subopaca</i>	ТП, Б-М												+	
<i>Zelotes subterraneus</i>	ТП, ПЗ												+	
Hahniidae														
<i>Hahnina glacialis</i>	ВСН, АБ				+	+				+				
Linyphiidae														
<i>Agyneta allosubtilis</i>	С-Н, Б		+											
<i>A. similis</i>	С, АБ										+			
<i>Allomengea dentisetis</i>	ВСН, Б-М	+												
<i>A. scopigera</i>	ЦГ, Б-Н	+	+	+							+	+	+	+
<i>Anguliphantes karpinskii</i>	СМ, Б-Н												+	
<i>Bathylinyphia maior</i>	ТП, ПЗ		+	+										
<i>Bathyphantes gracilis</i>	ЦГ, ПЗ			+							+	+	+	+

Семейство, вид	Тип ареала*	Биотоп**													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
<i>B. humilis</i>	ТП, Б-Н		+		+									+	+
<i>B. pogonias</i>	ЗБ, ГАМ			+	+		+		+	+	+			+	+
<i>Bolyphantes alticeps</i>	ТП, Б-Н		+	+							+			+	+
<i>Centromerus sylvaticus</i>	ЦГ, Б-Н			+						+				+	
<i>Ceratinella brevis</i>	ТП, Б-Н		+											+	
<i>Collinsia holmgreni</i>	ЦГ, АА				+				+						
<i>C. inerrans</i>	ТП, Б-М				+										
<i>Dactylopiastes video</i>	С-Н, ПЗ			+			+			+				+	
<i>Dicymbium libidinosum</i>	С, Б	+	+	+		+								+	+
<i>Diplocentria rectangulata</i>	ЦГ, Б		+												
<i>Diplocephalus sphagnicola</i>	С, АА										+			+	+
<i>D. subrostratus</i>	С-Н, Б	+			+										
<i>Dismodicus elevatus</i>	ЦГ, ПЗ			+											
<i>Drapetisca socialis</i>	ТП, Н	+												+	+
<i>Entelecara erythropus</i>	ТП, Б-Н	+		+						+	+			+	
<i>Erigone arctica</i>	ТП-А, ПЗ			+						+	+			+	
<i>E. atra</i>	ЦГ, ПЗ	+		+						+	+			+	+
<i>E. psychrophila</i>	ЦГ, ПЗ		+	+	+									+	
<i>Hylyphantes graminicola</i>	ЦГ, ПЗ		+							+					
<i>Eskovia exarmata</i>	ЗБ, ГАБ								+					+	
<i>Estrandia grandaeva</i>	ЦГ, Б	+	+	+	+	+	+		+	+				+	+
<i>Gnathonarium dentatum</i>	ТП, Н			+						+				+	+
<i>G. suppositum</i>	С-Н, ПЗ													+	
<i>G. taczanowskii</i>	С-Н, ПЗ									+	+			+	+
<i>Helophora insignis</i>	ЦГ, Б-Н	+		+							+			+	
<i>Oreoneta frigida</i>	ЦГ, АА	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+	+
<i>Hilaria herniosa</i>	ЦГ, АБ									+				+	
<i>Horcotes strandi</i>	ЦГ, ПЗ			+						+	+			+	+
<i>Hypomma affine</i>	ЗБ, АА	+		+	+					+	+			+	+
<i>H. bituberculatum</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+	+
<i>Incestophantes camtschadalicus</i>	С-Н, ПЗ	+													
<i>Islandiana falcifica</i>	ЗБ, АА					+	+		+	+					
<i>Kaestmeria pullata</i>	ЦГ, Б-Н	+	+							+	+			+	+
<i>Lasiargus hirsutus</i>	ТП, Н			+										+	
<i>Lepthyphantes abiskoensis</i>	ТП, ПЗ	+		+	+		+			+				+	+
<i>Improphantes complicatus</i>	ЦГ, Б		+	+										+	
<i>Angyphantes expunctus</i>	ТП, ПЗ	+		+		+				+	+			+	+
<i>A. karpinskii</i>	С, ПЗ		+							+					
<i>Lepthyphantes leprosus</i>	ТП, ПЗ		+							+	+			+	
<i>Megalephyphantes nebulosus</i>	ТП, ПЗ	+												+	
<i>Mugiphantes suffuses</i>	ТП, ПЗ	+	+	+						+				+	
<i>M. taczanowskii</i>	ТП, Б-М	+		+	+	+	+		+	+	+			+	
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	ЦГ, ПЗ							+							
<i>Maso sundevalli</i>	ЦГ, Б-Н	+		+	+	+				+	+			+	
<i>Microlinyphia pusilla</i>	ЦГ, ПЗ	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+	+
<i>Baryphma trifrons</i>	С-Н, Б	+		+						+	+			+	
<i>Monocerellus montanus</i>	С, АА					+									
<i>Neriere clathrata</i>	ЦГ, Н			+											
<i>Oreonetides vaginatus</i>	ЦГ, ПЗ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oryphantes bipilis</i>	С, Н			+					+	+	+			+	+
<i>Parawubanoides unicornis</i>	С, Б	+		+						+	+			+	+
<i>Perro camtschadalica</i>	ЗБ, ПЗ		+											+	
<i>Phlattothrata parva</i>	С-Н, ПЗ			+		+			+	+	+			+	+
<i>Porrhomma boreale</i>	С-Н, АА	+	+			+	+		+						

Семейство, вид	Тип ареала*	Биотоп**												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>P. pygmaeum</i>	ТП, Н	+		+	+	+				+	+		+	+
<i>Scotinotylus alienus</i>	С-Н, АА			+	+	+			+	+				
<i>Tenuiphantes alacris</i>	ТП, Б-Н			+					+	+	+			
<i>T. menzei</i>	ТП, Н			+					+	+	+			
<i>Thyreosthenius parasiticus</i>	ТПН, ПЗ												+	
<i>Tiso aestivus</i>	ЦГ, ГАБ	+		+	+	+	+			+	+		+	
<i>Tmeticus tolli</i>	С, ГАН	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
<i>Tunaguna debilis</i>	С-Н, Б			+						+	+			
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	ЦГ, Б-Н			+	+	+				+	+		+	+
<i>W. lepida</i>	ЦГ, Б	+	+	+									+	
Liocranidae														
<i>Agroeca brunnea</i>	ТП, Н	+											+	
Lycosidae														
<i>Acantholycosa lignaria</i>	ТП, Н	+	+	+	+	+	+			+	+		+	+
<i>Alopecosa aculeata</i>	ЦГ, Б-Н	+	+	+	+	+	+			+	+		+	+
<i>A. cuneata</i>	ТП, ПЗ	+												
<i>A. hirtipes</i>	ЦГ, БМ					+	+							
<i>A. pulverulenta</i>	ТП, ПЗ	+											+	
<i>Arctosa raptor</i>	Н, АА	+		+						+			+	
<i>Pardosa adustella</i>	С, Б			+									+	
<i>P. algens</i>	С-Н, ГА					+	+		+		+	+		
<i>P. atrata</i>	ТП, Б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. indecora</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+									
<i>P. groenlandica</i>	ТП, АА					+	+		+			+		
<i>P. lapponica</i>	ЦГ, АБ				+	+	+		+	+		+		
<i>P. lyrata</i>	С, Б	+	+	+							+		+	
<i>P. palustris</i>	ТП-Н, ПЗ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. riparia</i>	ТП, Н	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. schenkeli</i>	ТП, Б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>P. tesquorum</i>	С-Н, АБ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pirata praedo</i>	С-Н, Б			+				+					+	+
<i>Trochosa terricola</i>	ЦГ, Н	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	ТП, Н	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Philodromidae														
<i>Philodromus aureolus</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>P. cespitum</i>	ЦГ, ПЗ	+	+		+					+			+	
<i>P. poecilus</i>	ТП, ПЗ	+		+	+	+		+	+	+	+		+	
<i>Thanatus formicinus</i>	ЦГ, Б-Н				+	+	+		+			+	+	+
<i>Tibellus asiaticus</i>	С-Н, Б	+		+							+		+	
<i>T. maritimus</i>	ЦГ, ПЗ	+	+	+	+	+			+	+	+		+	+
<i>T. oblongus</i>	ЦГ, ПЗ	+			+	+					+		+	+
Pisauridae														
<i>Dolomedes fimbriatus</i>	ТП, ПЗ			+				+			+			+
Salticidae														
<i>Dendryphantus rudis</i>	ТП, Б			+				+		+				
<i>Evarcha falcata</i>	ТП, Н	+		+	+					+			+	
<i>Heliophanus camtschadalicus</i>	ТП, Б									+	+			
<i>Marpissa pomatia</i>	ТП, Н					+	+		+					
<i>M. radiata</i>	ТП, Б-М			+						+	+		+	
<i>Pellens tripunctatus</i>	ТП, ПЗ			+									+	
Tetragnathidae														
<i>Pachygnatha clercki</i>	ЦГ, ПЗ	+	+	+	+	+	+				+		+	+
<i>P. degeeri</i>	ТП, ПЗ			+							+		+	
<i>Tetragnatha dearmata</i>	ТП, Б-Н	+		+						+				

Семейство, вид	Тип ареала*	Биотоп**												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>T. extensa</i>	ТП, ПЗ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. obtuse</i>	ТП, ПЗ	+		+	+	+				+	+		+	
<i>T. pinicola</i>	ТП, Н	+		+	+	+				+	+		+	
Theridiidae														
<i>Enoplognatha caricis</i>	ЦГ, Н			+	+					+	+		+	
<i>Euryopis argentea</i>	Н, Б-М			+						+	+		+	
<i>E. flavomaculata</i>	ТП, Н			+	+					+			+	
<i>Robertus lividus</i>	ТП-А, ПЗ	+		+	+	+			+	+			+	+
<i>Steatoda albomaculata</i>	ЦГ, Н							+			+		+	+
<i>S. bipunctata</i>	ТП-Н, Н	+	+	+						+	+		+	
<i>Phylloneta impressa</i>)	ЦГ, ПЗ	+	+	+	+	+		+		+	+		+	
<i>Theridion pictum</i>	ЦГ, Б-Н	+	+	+	+	+		+		+	+		+	
Thomisidae														
<i>Ozyptila orientalis</i>	С, Б									+	+		+	+
<i>O. rauda</i>	ТП, Б-М			+						+	+		+	+
<i>O. sincera</i>	С, Б	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	
<i>Xysticus emertoni</i>	С-Н, Б-Н	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>X. luctuosus</i>	ЦГ, Б-Н	+	+	+	+	+					+		+	
<i>X. obscurus</i>	ЦГ, Н			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>X. sibiricus</i>	С, Б													
Miturgidae														
<i>Zora spinimana</i>	ТП, Н			+							+	+		+

Биотопы: 1 – каменноберезняки, 2 – смешанный лес, 3 – тополевики и тополево-чозениевые пойменные леса, 4 – стланиковые заросли (*Pinus рumila* и ольховый), 5 – субальпийские луга, 6 – альпийские луга, 7 – термальные местообитания, 8 – горные тундры, 9 – равнинные тундры, 10 – болота, 11 – шлаковые и каменные осыпи, 12 – луговины, 13 – приморские луга.

Долготные группы ареалов: К – космополитный; ЦГ – циркумголарктический, Г – голарктический; ТП – транспалеарктический; ТПН – транспалеарктическо-неарктический; ТП-А – транспалеарктическо-аляскинский; П – палеарктический; Н – неарктический; ВСН – восточносибирско-неарктический; ВП-А – восточнопалеарктическо-аляскинский; СМ – сибирско-маньчжурский; ВП-Н – восточнопалеарктическо-неарктический; С – сибирский, ВП-ТНА – восточнопалеарктическо-транснеарктический; ЗБ – западноберингийский; С-Н – ?

Широтные группы ареалов: ГА – гипоарктический; ГАМ – гипоарктномонтанный; ГАБ – гипоарктобореальный; ГАН – гипоарктонеморальный; АА – аркто-альпийский; АБМ – аркто-борео-монтанный; АБ – аркто-бореальный; Б – бореальный; Б-М – бореально-монтанный; Б-Н – бореально-неморальный; Н – неморальный; ПЗ – полизональный.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность к.б.н. К. Г. Михайлову (Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова) за поддержку и неоценимые консультации на всех подготовительных этапах исследования; к.б.н. В. И. Гусарову (куратору энтомологической коллекции музея естественной истории университета г. Осло (Норвегия) за предоставленную возможность работы с коллекцией арктических видов пауков; д.б.н. профессору Е. Г. Лобкову (КамчатГТУ). Автор также выражает глубокую признательность В. В. Комарову, В. В. Зыкову, Г. В. Тютюнникову, Е. А. Карпову за неоценимую помощь при организации и проведении полевых работ на территории природных парков Камчатки; н.с. КФ ТИГ ДВО РАН В. Е. Кириченко за помощь в подготовке картографических материалов; с.н.с. КФ ТИГ ДВО РАН О. А. Чернягиной за поддержку на всех этапах работы; д.б.н. А. М. Токранову (КФ ТИГ ДВО РАН) за ценные критические комментарии к рукописи; с.н.с. ИВиС ДВО РАН к.г.-м.н. О. А. Гириной за помощь в организации полевых исследований на территории Ключевской группы вулканов; волонтеру Фонда им. М. Херзмана В. И. Лобановой за активную помощь в сборе полевого материала на территории Быстринского природного парка. Особая благодарность – фотографам-натуралистам Н. Коллеговой и А. Гриньковой за предоставление отдельных уникальных фотоматериалов по образу жизни пауков (рис. 18, Б, В, Д; 19, Б; 26, А–Е; 34, А–Б).

Монография

Ненашева Елена Михайловна

**ПАУКИ (ARACHNIDA: ARANEI) ПРИРОДНЫХ ПАРКОВ КАМЧАТКИ:
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, ЗООГЕОГРАФИЯ**

Редактор Е. Г. Стреляева
Набор текста Е. М. Ненашева
Верстка, оригинал-макет Е. Е. Бабух

Подписано в печать 29.05.2020 г.
Формат 60*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 13,4. Уч.-изд. л. 13,83. Усл. печ. л. 16,74
Тираж 500 экз. Заказ № 6

Издательство
Камчатского государственного технического университета

Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35

