

Е. В. Прокопенко¹, А. В. Жуков², Е. Ю. Савченко³
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКОВ (ARANEAE)
ЗАПОВЕДНИКА "КАМЕННЫЕ МОГИЛЫ":
ЦЕНОМОРФЫ, СЕЗОННЫЕ И ЦИРКАДНЫЕ ГРУППЫ

^{1,3} *Донецкий национальный университет; 83050, г. Донецк, ул. Щорса, 46*
e-mail: procor@dongu.donetsk.ua

² *Днепропетровский государственный аграрный университет;*
49600, Днепропетровск, ул. Ворошилова, 25; e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

Прокопенко Е. В., Жуков А. В., Савченко Е. В. Экологическая структура населения пауков (Araneae) заповедника "Каменные Могилы": ценоморфы, сезонные и циркадные группы. – Исследована динамика населения пауков разнотравно-типчаково-ковыльных и петрофитных степных участков заповедника "Каменные Могилы" (Донецкая и Запорожская области) в сезонном, суточном, биотопическом аспектах. Выделены группы видов, различающихся биотопическими, циркадными, сезонными преферендами.

Ключевые слова: пауки, заповедник "Каменные Могилы", ценоморфы, сезонные группы, циркадные группы.

Введение

Этап инвентаризации аранеофауны заповедника "Каменные Могилы" можно считать пройденным, известно 223 вида [5-9, 12], что составляет более 45% регионального списка. В настоящей работе продолжено изучение экологической структуры населения пауков в герпетобии: суточной и сезонной динамики, биотопического распределения пауков, а также их термопреферендумов. Причем вопросы циркадных ритмов и температурных предпочтений пауков степных ценозов Левобережной Украины освещаются впервые.

В динамике численности и видового разнообразия животного населения можно выделить следующие составляющие: суточную, сезонную динамики и динамику, связанную с особенностями местообитания. Суточная и сезонная компоненты напрямую зависят от климатических условий (температура воздуха и почвы, влажность, освещенность и т. д.). Биотопические особенности трансформируют указанные климатические факторы. При этом важную роль играют рельеф, свойства почв и архитектура растительности. Упомянутые факторы выполняют структурирующую роль в отношении животного населения, вследствие чего выделяются группировки, формирующие в пространственно-временном континууме целостные общности (экоморфы, функциональные группы, гильдии и т. д.).

Экологические факторы взаимосвязаны между собой, однако в пределах некоторого масштаба можно выделить ведущий фактор, который в данных условиях максимально выполняет структурирующую функцию. Поэтому в суточной динамике выделяются некие группы видов, активные в определенном временном интервале (циркадные группы). Аналогично выделяют сезонные группы и биотопически приуроченные группы (ценоморфы – по терминологии А. Л. Бельгарда [1]).

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили сборы, проведенные в отделении Украинского природного степного заповедника "Каменные Могилы" (Володарский р-н Донецкой обл. и Куйбышевский р-н Запорожской обл.). Заповедник расположен в юго-восточной части Приазовской возвышенности (площадь 389,2 га) и выступает в качестве уникального резервата аборигенной флоры и фауны целинных разнотравно-типчаково-ковыльных степей данного региона. Почти половину общей площади заповедника (около 200 га) занимают выходы гранитов, относящихся к юго-восточной части Азово-Подольского кристаллического массива. Растительность отличается значительной комплексностью и мозаичностью [3, 4]. В разнотравно-типчаково-ковыльной степи хорошо развита подстилка из растительного опада, сомкнутость травостоя полная. Преобладают корневищно-злаковые фитоценозы с доминированием видов рода *Elytrigia* Desv., произрастающие на комплексах черноземов обыкновенных среднетощих и малогумусных на лессовидных суглинках.

Петрофитная степь характеризуется низким проективным покрытием и ксерофильными условиями. Для этих участков характерны граниты в комплексе с черноземами безкарбонатными маломощными и недоразвитыми слабогумусными на элювии гранита и растительные группировки с преобладанием в их составе *Festuca valesiaca* Gaud. [10].

Пауки были собраны с помощью почвенных ловушек Барбера в апреле, августе и сентябре 2006 г. на участках абсолютно заповедных разнотравно-типчаково-ковыльных и петрофитных степей. Ловушки (пластиковые стаканы с диаметром отверстия 7,8 см) выставлялись в количестве 20 штук в каждом биотопе с семидневной экспозицией. В течение суток проводилась четырехкратная выборка материала (весной и летом – в 01, 07, 13 и 19 час., осенью – в 00, 06, 12 и 18 час.) и измерение температуры поверхности почвы в местах постановки ловушек. Всего отработано 840 ловушко-суток, собрано 1032 экз. пауков.

В методическом плане задачу классификации объектов выполняет кластерный анализ. Это формальная процедура, которая, исходя из информации о статистических свойствах изучаемых объектов, осуществляет разбиение целого на части (кластеры). Поэтому, если предполагается разбиение целого на части с определенными свойствами, то исходный массив данных для кластерного анализа должен содержать максимальное количество информации об интересующем свойстве и минимальное количество информации о других структурирующих свойствах целого. Иначе говоря, перед процедурой кластерного анализа информационный массив должен быть подвергнут процедуре фильтрации с целью выделения интересующей нас компоненты.

Весь массив информации о распределении пауков в пространстве (разнотравно-типчаково-ковыльная и петрофитная степь) и во времени (суточная и сезонная динамика) был размещен в таблице (матрице) исходных данных. В её столбцах приведены данные по численности каждого вида, а в строках – информация о каждой точке сбора в пространстве и во времени. Группировка видов со сходной динамикой была осуществлена с помощью анализа соответствий. В результате в пределах одного пространства измерений (измерение – латентная переменная, которая выделяется в результате анализа соответствий, аналогична фактору или главной компоненте в факторном анализе и анализе главных компонент) могут быть размещены как изучаемые виды (столбцы), так и свойства среды (строки), т.е. таким способом установлено соответствие между ними.

Анализ может проводиться как с переменными, которые указывают на свойства среды, так и без них. Введение в анализ переменных-сигнификаторов свойств среды позволяет содержательно интерпретировать природу группировок видов, которые выделяются в ходе анализа. Группировки видов могут возникать как вследствие воздействия окружающей среды, так и вследствие внутривидовых взаимодействий. Включение в анализ переменных-сигнификаторов факторов среды можно рассматривать как запрос на выделение тех группировок, которые с этими факторами связаны. В качестве переменной-сигнификатора свойства среды либо переменной, указывающей на время отбора пробы, выступает дополнительный вектор-столбец матрицы исходных данных (либо просто столбец в таблице), который содержит 1, если свойство или время имеет место, или 0 – если нет.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 представлены результаты анализа соответствий населения пауков, где в качестве переменных-сигнификаторов применены индикаторы времени суток. Очевидно, что для классификации видов, с целью выделения циркадных групп в ходе кластерного анализа, необходимо использовать только измерения 1-3, так как именно в них переменные-сигнификаторы имеют наибольшие по модулю координаты. В измерениях 4 и прочих (в таблице не показаны) координаты переменных-сигнификаторов малы. Это значит, что измерения с 4 и далее описывают изменчивость населения пауков, которая не связана с суточной динамикой. Измерения 1-3 были применены для проведения кластерного анализа (эвклидово расстояние, метод Ворда) (рис. 1). В результате выделили 3 кластера (см. табл. 1), соответствующие группам видов с преимущественно дневной, ночной и утренней

активностью. Природу кластеров можно установить на основании информации о распределении численности видов, входящих в них, в различные периоды времени (табл. 2). Очевидно, что максимальная численность кластера 1 наблюдается в 1 час ночи и 7 часов утра. Поэтому его следует идентифицировать как группу ночных видов. Аналогично, представителя кластера 2 встречаются практически исключительно в сборах в 7 утра, поэтому это – утренние виды. Кластер 3 следует определить как группу дневных видов. Таким образом, выделенные кластеры довольно хорошо отражают суточную составляющую в структурировании населения пауков.

Таблица 1

**Результаты выделения циркадных групп с помощью анализа соответствий
(координаты переменных в пространстве измерений)**

№	Переменная	Измерение 1	Измерение 2	Измерение 3	Измерение 4	Кластер	Циркадная группа
	01	0,32	-0,26	-1,60	0,11	1,00	
	07	1,48	0,24	0,89	0,02	2,00	
	13	-1,02	1,43	0,19	0,02	3,00	
	19	-0,86	-1,40	0,68	0,00	3,00	
1	<i>Aelurillus laniger</i> Logunov et Marusik, 2000	-0,80	0,82	0,00	0,37	3,00	Дневные
2	<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873	1,10	0,42	0,79	-0,03	2,00	Утренние
4	<i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)	-0,55	-0,19	0,06	0,19	1,00	Ночные
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)	-0,40	-0,36	0,00	0,52	1,00	Ночные
6	<i>Alopecosa shmidtii</i> (Hahn, 1835)	0,90	-0,02	-0,41	0,44	1,00	Ночные
7	<i>Alopecosa solitaria</i> O. Herman, 1879	0,80	-0,06	-0,62	0,43	1,00	Ночные
...
86	<i>Zora pardalis</i> Simon, 1878	0,51	0,29	-0,18	-1,27	1,00	Ночные

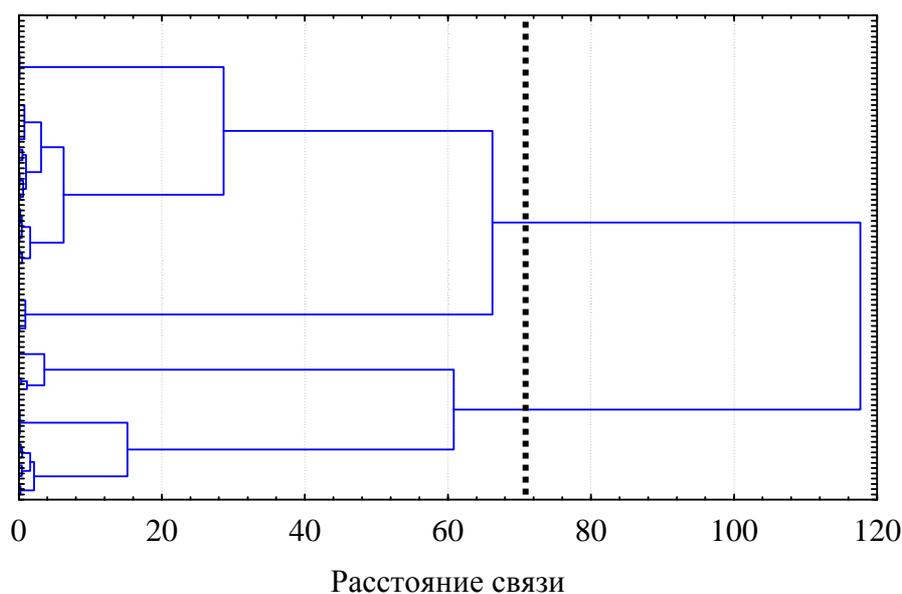


Рис. 1. Результаты кластерного анализа населения пауков для выделения циркадных групп (пунктиром показан уровень выделения групп)

Численность (экз.) циркадных групп в различные периоды времени

Время сбора (часы)	Ночные (кластер 1)	Утренние (кластер 2)	Дневные (кластер 3)
1	314	1	95
7	134	29	30
13	48	3	126
19	34	-	218
Общий итог	530	33	469

С целью выделения сезонных групп в анализ были введены переменные-сигнификаторы сезона отбора проб (табл. 3). Первые два измерения, полученные в результате анализа соответствий, тесно с ними связаны. Именно их следует применять для выделения сезонных групп пауков с помощью кластерного анализа.

Таблица 3

Результаты выделения сезонных групп с помощью анализа соответствий (координаты переменных в пространстве измерений)

№	Переменная	Измерение 1	Измерение 2	Измерение 3	Измерение 4	Кластер	Сезонная группа
	Весна	1,17	-0,44	0,01	-0,11	1,00	
	Лето	-0,32	1,44	0,13	0,00	2,00	
	Осень	-1,22	-0,97	0,02	0,00	3,00	
1	<i>Aelurillus laniger</i> Logunov et Marusik, 2000	0,99	-0,20	0,08	0,79	4,00	Весенний
2	<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873	-0,27	-0,25	0,09	-0,22	2,00	Летний
4	<i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)	1,18	-0,44	0,04	-1,29	1,00	Весенне-летний
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)	1,14	-0,42	-0,09	2,19	4,00	Весенний
6	<i>Alopecosa shmidti</i> (Hahn, 1835)	-1,21	-0,96	0,20	0,01	3,00	Осенний
7	<i>Alopecosa solitaria</i> O. Herman, 1879	0,40	-0,18	0,17	-0,83	1,00	Весенне-летний
...
86	<i>Zora pardalis</i> Simon, 1878	0,27	0,67	-1,23	0,01	2,00	Летний

Координаты сигнификаторов в пространстве измерений позволяют описать характер сезонной динамики населения (рис. 2). Так, измерение 1 четко разделяет весенние, с одной стороны, летние и осенние периоды сбора, – с другой. Измерение 2 отличает летний период сбора от остальных. Результаты кластерного анализа представлены на рис. 2. Было выделено 4 кластера. Распределение числа собранных пауков из различных сезонных групп в зависимости от времени сбора показано в табл. 4.

Кластеры 1 и 4 имеют максимум численности в весенний период. Однако летом численность видов, входящих в кластер 1 плавно снижается, а входящих в кластер 4 – резко падает. Поэтому кластер 1 можно идентифицировать как весенне-летнюю, а кластер 4 – как весеннюю группу видов. Соответственно, кластер 2 можно определить как группу летних видов, а кластер 3 – осенних.

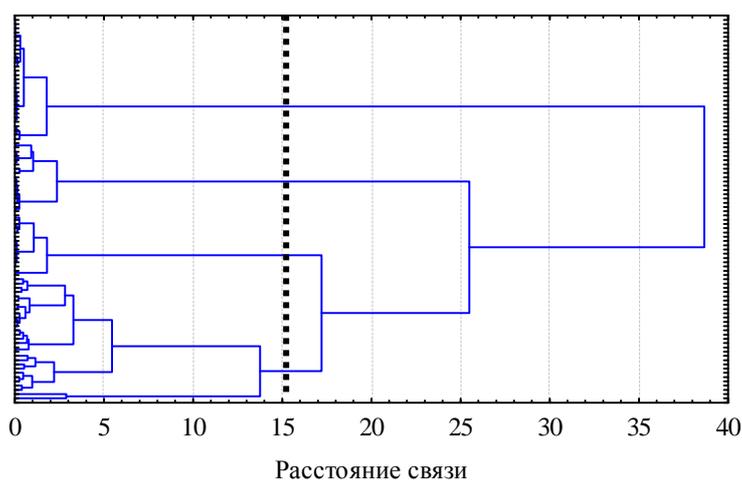


Рис. 2. Результаты кластерного анализа населения пауков для выделения сезонных групп (пунктиром показан уровень выделения групп)

Таблица 4

Численность (экз.) сезонных групп в различные сроки сбора

Месяц	Весенняя (кластер 4)	Весенне-летняя (кластер 1)	Летняя (кластер 2)	Осенняя (кластер 3)
Май	370	102	60	1
Август	4	55	310	4
Сентябрь	3	12	75	36
Общий итог	377	169	445	41

Для выделения биотопически приуроченных групп видов в качестве переменных-сигнификаторов введены переменные, которые указывают на место отбора проб – петрофитная степь (ПФС) и разнотравно-типчаково-ковыльная степь (РТК). Только измерение 1 (табл. 5) имеет значение для дифференциации населения пауков на биотопические группировки.

Таблица 5

**Результаты выделения биотопических групп с помощью анализа соответствий
(координаты переменных в пространстве измерений)**

№	Переменная	Измере- ние 1	Измере- ние 2	Измере- ние 3	Измере- ние 4	Кластер	Ценоморфа
	ПФС	-1,08	0,01	-0,01	0,01	1,00	
	РТК	0,93	0,05	-0,09	0,01	2,00	
1	<i>Aelurillus laniger</i> Logunov et Marusik, 2000	0,43	0,59	0,97	0,49	2,00	St 1
2	<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873	0,78	0,16	-0,77	-0,40	4,00	St 2
4	<i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)	-1,09	0,05	-0,03	1,22	3,00	St _{unv}
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)	0,84	0,87	2,20	0,01	5,00	St 1
6	<i>Alopecosa shmidtii</i> (Hahn, 1835)	-1,08	0,05	-0,08	-0,42	1,00	St _{unv}
7	<i>Alopecosa solitaria</i> O. Herman, 1879	-0,68	0,06	-0,25	-1,73	2,00	St P
...
86	<i>Zora pardalis</i> Simon, 1878	0,91	-1,16	0,14	-0,28	0,91	St 2

Можно предположить, что население пауков заповедника, с точки зрения биотопической приуроченности (ценоморфическая структура), разделяется на две группы – степантов (St), которые связаны с разнотравно-типчаково-ковыльной степью и петрофильных степантов (St_p), связанных с гранитными обнажениями (в данном случае мы сознательно идем на некоторое упрощение трактовки биотопических предпочтений видов, поскольку не учитываются данные об их распределении, как в регионе, так и в более широких географических пределах). Однако результаты кластерного анализа (рис. 3) свидетельствуют о том, что ценоморфическая структура имеет более сложный характер. Правильнее выделить не две, а четыре группы видов. Представители кластера 3 встречаются в обоих исследованных биотопах, поэтому их следует отнести к универсальным степантам – St_{unv} . Виды этой группы не отдают предпочтения какому-либо из степных биоценозов. Представители кластера 4 заселяют преимущественно петрофитные степи, поэтому их можно охарактеризовать как петрофильных степантов – St_p . Таким образом, с точки зрения ценоморфической структуры, население пауков распадается на два комплекса: степантов и петрофильных степантов.

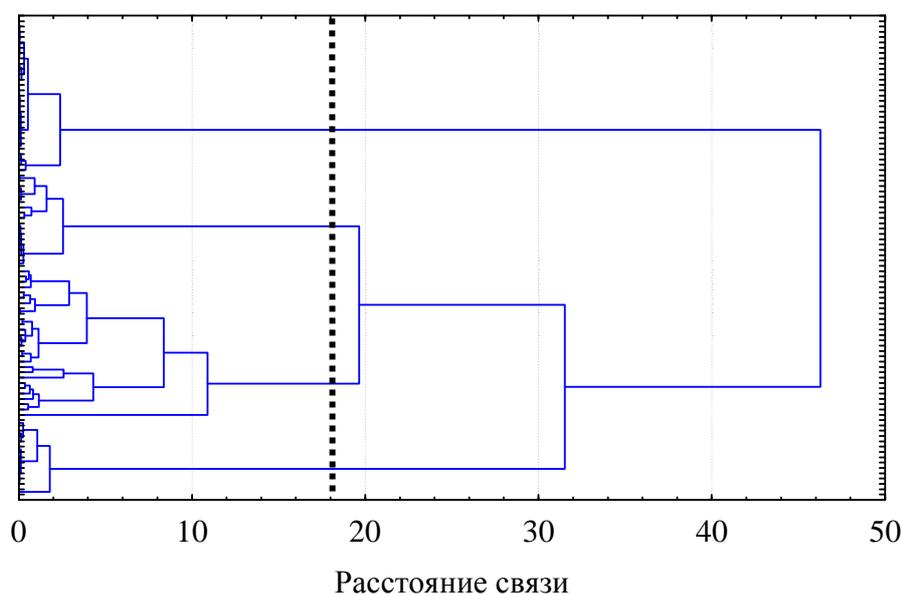


Рис. 3. Результаты кластерного анализа населения пауков для выделения биотопических групп (пунктиром показан уровень выделения кластеров)

Очевидно, что биотопические предпочтения пауков исследованных биотопов разительно не сходны: доли отдельных ценоморф разнятся в 2,4-32,6 раза (табл. 6). Процентные соотношения численности сезонных групп также значительно отличаются в соответствии с особенностями микроклимата пробных площадок: доля летних видов на мезофитных участках разнотравной степи почти вдвое превышает таковую на гранитных обнажениях, где летом поверхность нагревается до $43,7^{\circ}C$. Осенние виды, напротив, имеют более высокую относительную численность на петрофитных участках. Активность пауков широко варьирует в градиенте температурных условий. Изменчивость этого параметра описывается колоколообразной кривой. В зоне оптимума двигательная активность достигает наибольших значений. При значительном отклонении показателей температуры от оптимальных наблюдается минимальная активность этих животных. В диапазоне температур от минимальных до оптимальных отмечена положительная связь между температурой и активностью. В этом случае увеличение температуры приводит к усилению двигательной активности (и прочих видов активности также: уровня обмена веществ [14], дыхания [2], интенсивности потребления пищи [14] и т. д.). При значительном превышении оптимальной температуры наблюдается негативная связь между температурой и активностью. В зоне оптимума температурные колебания не приводят к существенным изменениям этого параметра, в этом случае температура не является лимитирующим фактором.

Таблица 6

Численность (экз.) различных ценоморф и сезонных групп

Ценоморфа	Сезонная группа	Петрофитная степь	Разнотравно-типчаково-ковыльняная степь
St ₁ (кластер 1)	Весенняя	20	353
	Весенне-летняя	8	14
	Летняя	4	9
	Осенняя	-	-
St ₁ Итого		32 (12,7%)	376 (48,1%)
St ₂ (кластер 2)	Весенняя	-	-
	Весенне-летняя	-	3
	Летняя	31	331
	Осенняя	-	14
St ₂ Итого		31 (12,3%)	348 (44,6%)
St _{unv} (кластер 3)	Весенняя	-	-
	Весенне-летняя	1	1
	Летняя	27	35
	Осенняя	5	6
St _{unv} Итого		33 (13,1%)	42 (5,4%)
St _p (кластер 4)	Весенняя	4	-
	Весенне-летняя	128	14
	Летняя	7	1
	Осенняя	16	-
St _p Итого		155 (61,9%)	15 (1,9%)
Всего весенних		24 (9,6%)	353 (45,2%)
Всего весенне-летних		137 (54,6%)	32 (4,1%)
Всего летних		69 (27,5%)	376 (48,1%)
Всего осенних		21 (8,4%)	20 (2,6%)
Всего		251	781

Виды пауков отличаются между собой значениями зоны оптимальных температур и диапазоном оптимальности. По этому признаку их можно разделить на следующие группы: гипотермные – предпочитают относительно низкие температуры, которые находятся ниже температурного оптимума по группе пауков в целом; мезотермные – температурный оптимум находится в пределах оптимума группы; гипертермные – теплолюбивые виды, предпочитают температуры, превышающие температурный оптимум группы.

Температурные предпочтения животных графически можно представить в виде гистограммы значений численности в зависимости от температурных интервалов (рис. 4). Очевидно, что температурным оптимумом вида будет средняя взвешенная температур, при которых наблюдается активность животного:

$$T_{opt} = \frac{\sum_{i=1}^M (t_i * n_i)}{N}, \quad (1)$$

где T_{opt} – оптимальная температура, M – число замеров температуры, при которых встречен данный вид, t_i – температура, при которой в ловушку попало n_i экземпляров животного, N – общее число отловленных животных.

На динамику пауков оказывает влияние не только средняя температура за период отбора проб, но и её изменение (дельта температур) $\Delta t = t_2 - t_1$, где t_2 и t_1 – конечная и начальная температура за период. Оптимальная дельта температур может быть найдена по формуле:

$$\Delta T_{opt} = \frac{\sum_{i=1}^M (\Delta t_i * n_i)}{N}, \quad (2)$$

Отрицательная оптимальная дельта температур указывает на то, что для животного является предпочтительной динамика снижения температуры (охлаждение), положительная дельта указывает на предпочтение прогрева среды, нулевая дельта указывает на узость температурного оптимума и на stenothermность животного. Перепады температур связаны с другими климатическими факторами, такими как влажность и росообразование.

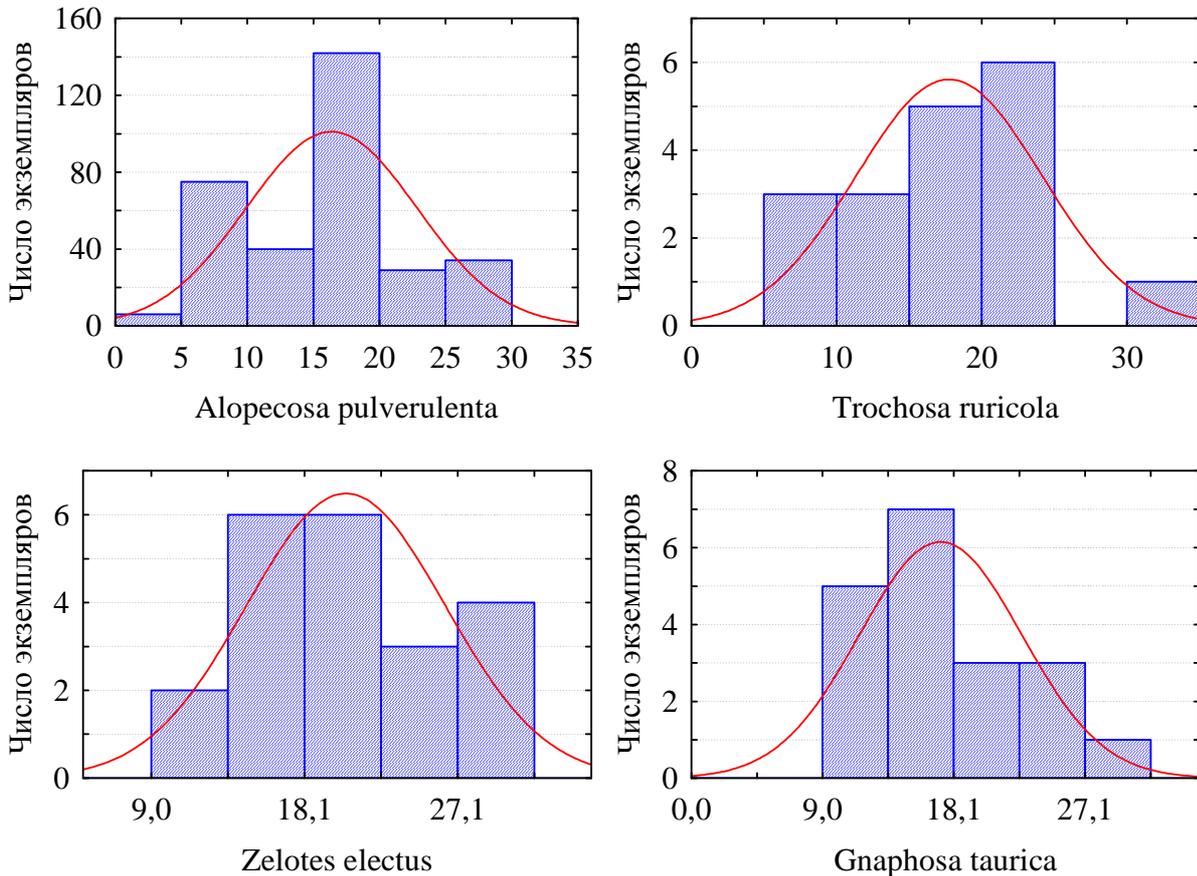


Рис. 4. Температурные предпочтения некоторых видов пауков

Данные о температурных предпочтениях (табл. 7) можно использовать для разбиения видов на группы (термоморфы). Процедура классификации может быть проведена средствами кластерного анализа (рис. 5). В результате выделено четыре кластера, характеризующиеся определенными значениями предпочитаемых температур. Кластеры 1 и 3 можно отнести к группе гипертермофилов. Виды, которые входят в эти кластеры, предпочитают относительно более высокие температуры (средняя оптимальная температура 22,6°C, 95%-й доверительный интервал 21,4-23,8°C). Различия между кластерами 1 и 3 состоят в значениях дельты температур. Для кластера 1 этот показатель составляет -7,9°C, а для кластера 3 – +6,6°C.

В табл. 8 показано распределение числа видов по кластерам термопреферендумов и циркадным группам. Очевидно, что различия кластеров 1 и 3 обусловлены принадлежностью их к дневной группе (кластер 1) и ночной группе (кластер 3). Таким образом, термоморфа гипертермофилов представлена двумя циркадными группами: дневной и ночной. Различия дневных и ночных термофилов заключаются в характере реакции на изменение температуры. Дневные термофилы предпочитают тенденцию похолодания, а ночные – нагрева окружающей среды. Кластер 2 характеризуется средней оптимальной температурой +14,8°C

(95%-й доверительный интервал 13,9-15,7°C). Дельта температур, характерная для этого кластера, умеренно положительная (+5,1°C, 95%-й доверительный интервал 3,9-6,3°C). Этот кластер можно охарактеризовать как группу мезотермофилов. Кластер 4 идентифицируется как группа гипотермофилов, так как оптимальная температура для них составляет всего +7,7°C (95%-й доверительный интервал 5,7-9,7°C). Дельта температур наибольшая среди всех кластеров – +15,9°C (95%-й доверительный интервал 13,0-18,9°C).

Необходимо отметить, что, поскольку данные об экологических предпочтениях видов, приведенные в табл. 7, основаны на результатах обработки материалов, полученных с помощью почвенных ловушек, они подвержены влиянию особенностей этого метода (сбор пауков, активно передвигающихся в герпетобии) и не могут считаться полностью объективными. Так, например, характеристика *Eresus cinnaberinus* (Olivier, 1787) (группа осенних видов) составлена на основании поведенческих особенностей самцов, которые только и попадают в почвенные ловушки, передвигаясь по поверхности почвы в поисках самок. Последние ведут оседлый образ жизни в норах и такой методикой не учитываются. Половозрелые самки отмечены в регионе с конца июня. *Trichopterna cito* (O. Pickard-Cambridge, 1872), по результатам разбора почвенных проб (степень активности вида не отражается на его представленности в пробе), – полисезонный (весна-осень) термофильный вид [11]. Наши данные позволяют отнести его к весенне-летним мезотермным, что может служить отражением его повышенной двигательной активности именно в эти периоды.

Для мермекофильных пауков рода *Zodarion* известны виды как с дневной (*Z. germanicum* (C.L. Koch, 1837)), так и с ночной (*Z. rubidum* Simon, 1914) активностью [13]. *Z. cyprion*, по нашим данным, также ночной вид (см. табл. 7). Выглядит довольно парадоксальным, что пик передвижений хищника не совпадает с таковым жертвы. Но в рассматриваемом случае характеристика "ночной" основана на двигательной активности самцов, единственная самка попала в ловушку в 7 утра. Возможно, передвижения более мобильных самцов непосредственно не связаны с поиском жертв.

Таблица 7

Экологическая характеристика пауков исследованных биотопов

Вид	Цено-морфа	Сезонная группа	Циркадная группа	Термоморфа	Термо-преферендум	
					$T_{opt}, ^\circ\text{C}$	$\Delta T_{opt}, ^\circ\text{C}$
<i>Eresus cinnaberinus</i> (Olivier, 1787)	St ₂	Осенний	Ночной	Гипертермный	18,1	-7,9
<i>Euryopis quinqueguttata</i> Thorell, 1875	St ₁	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	23,5	-8,3
<i>Theridion innocuum</i> Thorell, 1875	St ₂	Летний	Ночной	Гипертермный	25,7	-17,5
<i>Ipa quadrimaculatus</i> Kulczynski, 1898	St ₂	Летний	Ночной	Гипертермный	22,4	9,05
<i>Stemonyphantes lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	St ₁	Весенний	Ночной	Гипотермный	7,5	11,4
<i>Styloctetor romanus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1872)	St _{unv}	Весенне-летний	Дневной	Гипертермный	26,1	-17,4
<i>Tenuiphantes tenuis</i> (Blackwall, 1852)	St _{unv}	Осенний	Ночной	Мезотермный	17,1	0,5
<i>Trichoncus auritus</i> (L. Koch, 1869)	St _p	Весенне-летний	Утренний	Гипотермный	9,7	14,6
<i>Trichopterna cito</i> (O. Pickard-Cambridge, 1872)	St _p	Весенне-летний	Дневной	Мезотермный	14,9	1,1
<i>Alopecosa cursor</i> (Hahn, 1831)	St _{unv}	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	18,9	-4,9

Вид	Цено-морфа	Сезонная группа	Циркадная группа	Термоморфа	Термо-преферендум	
					$T_{opt}, ^\circ\text{C}$	$\Delta T_{opt}, ^\circ\text{C}$
<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1758)	St ₁	Весенний	Ночной	Гипертермный	16,3	-3,3
<i>Alopecosa shmidti</i> (Hahn, 1835)	St _{unv}	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	16,2	6,9
<i>Alopecosa solitaria</i> O. Herman, 1879	St _p	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	15,5	9,3
<i>Alopecosa taeniopus</i> Kulczynski, 1895	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	11,2	6,0
<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer, 1778)	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	17,7	2,8
<i>Trochosa terricola</i> (Thorell, 1856)	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	13,5	1,0
<i>Tegenaria agrestis</i> (Walckenaer, 1802)	St _{unv}	Осенний	Ночной	Мезотермный	12,8	10,0
<i>Tegenaria lapicidarum</i> Spassky, 1934	St _{unv}	Осенний	Утренний	Гипертермный	21,6	7,6
<i>Dictyna</i> sp.	St _p	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	11,3	5,1
<i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841)	St ₁	Весенний	Дневной	Гипертермный	18,4	-2,8
<i>Agroeca cuprea</i> Menge, 1873	St ₂	Летний	Утренний	Мезотермный	15,6	7,1
<i>Cheiracanthium erraticum</i> (Walckenaer, 1802)	St _{unv}	Летний	Ночной	Мезотермный	14,8	7,3
<i>Zodarion cyprium</i> Kulczyn'ski, 1908	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	14,7	6,3
<i>Drassodes lapidosus</i> (Walckenaer, 1802)	St _p	Летний	Ночной	Гипертермный	24,2	6,9
<i>Drassodes pubescens</i> (Thorell, 1856)	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	12,9	9,4
<i>Drassylus pusillus</i> (C.L. Koch, 1833)	St ₁	Весенний	Ночной	Гипертермный	19,4	-12,9
<i>Gnaphosa taurica</i> Thorell, 1875	St _p	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	17,1	4,3
<i>Haplodrassus kulczynskii</i> Lohmander, 1942	St ₁	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	12,4	3,5
<i>Haplodrassus signifer</i> (C.L. Koch, 1839)	St ₁	Весенне-летний	Ночной	Мезотермный	14,4	11,6
<i>Micaria formicaria</i> (Sundevall, 1831)	St ₂	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	32,6	-9,7
<i>Nomisia ausereri</i> (L. Koch, 1872)	St _p	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	26,4	1,6
<i>Zelotes caucasicus</i> (L. Koch, 1866)	St _p	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	27,1	7,9
<i>Zelotes electus</i> (C.L. Koch, 1839)	St ₁	Весенний	Ночной	Гипертермный	20,4	-10,4
<i>Zelotes longipes</i> (L. Koch, 1866)	St _{unv}	Летний	Ночной	Гипертермный	27,2	-7,5

Вид	Цено-морфа	Сезонная группа	Циркадная группа	Термоморфа	Термо-преферендум	
					$T_{opt}, ^\circ\text{C}$	$\Delta T_{opt}, ^\circ\text{C}$
<i>Zora pardalis</i> Simon, 1878	St ₂	Летний	Ночной	Мезотермный	17,4	3,1
<i>Thanatus arenarius</i> Thorell, 1872	St ₁	Весенний	Ночной	Гипертермный	29,1	-8,6
<i>Thanatus pictus</i> L. Koch, 1881	St _{unv}	Осенний	Ночной	Мезотермный	10,0	6,9
<i>Ozyptila scabricula</i> (Westring, 1851)	St ₁	Весенне-летний	Дневной	Мезотермный	17,1	-7,8
<i>Xysticus acerbus</i> Thorell, 1872	St _{unv}	Весенне-летний	Ночной	Гипертермный	21,7	-4,7
<i>Xysticus kochi</i> Thorell, 1872	St _p	Весенне-летний	Утренний	Гипотермный	11,0	16,8
<i>Xysticus marmoratus</i> Thorell, 1875	St _{unv}	Осенний	Ночной	Гипертермный	19,8	-7,8
<i>Aelurillus laniger</i> Logunov et Marusik, 2000	St ₁	Весенний	Дневной	Гипертермный	21,0	-13,1
<i>Marpissa muscosa</i> (Clerck, 1758)	St _{unv}	Осенний	Утренний	Гипотермный	8,5	20,7
<i>Phlegra fasciata</i> (Hahn, 1826)	St _p	Летний	Дневной	Гипертермный	21,0	-2,2
<i>Phlegra bicognata</i> Azarkina, 2004	St _{unv}	Весенне-летний	Дневной	Гипертермный	29,3	5,0
<i>Sibianor aurocinctus</i> (Ohlert, 1865)	St ₂	Летний	Дневной	Гипертермный	21,1	-4,1
<i>Synageles subcingulatus</i> (Simon, 1878)	St ₂	Весенне-летний	Дневной	Гипертермный	33,7	-10,4
<i>Talavera aequipes</i> (O. P.-Cambridge, 1871)	St _{unv}	Летний	Утренний	Гипертермный	22,4	15,7
<i>Talavera petrensis</i> (C. L. Koch, 1837)	St ₁	Весенний	Дневной	Гипертермный	18,8	-2,7

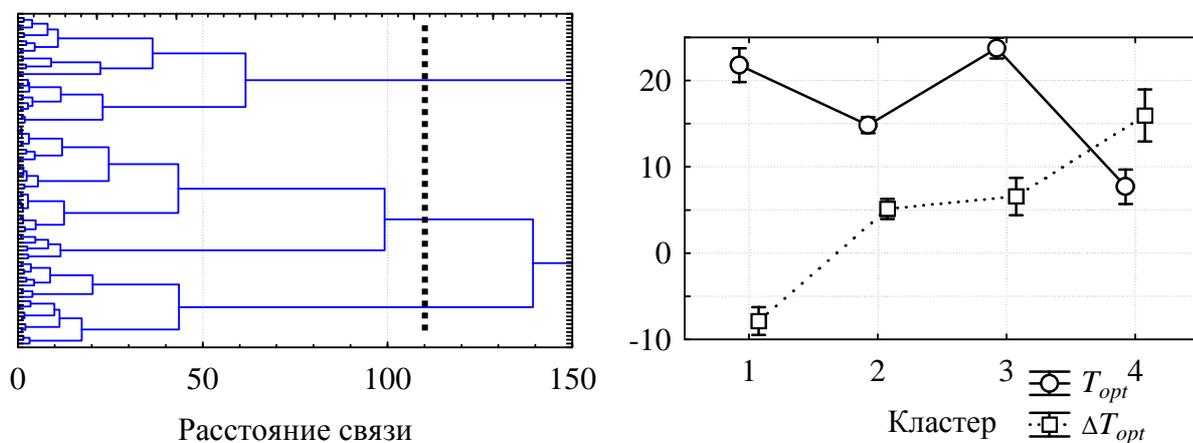


Рис. 5. Результаты кластерного анализа термопреферендумов пауков (слева, пунктиром показан уровень выделения групп) и значения T_{opt} и ΔT_{opt} для четырех выделенных кластеров

С точки зрения структуры термоморф наиболее разнообразными среди циркадных групп являются ночные виды. В их состав входят гипер-, мезо- и гипотермные виды (табл. 8). Дневные и утренние виды преимущественно являются гипертермными.

Таблица 8

Распределение числа видов по кластерам термопреферендумов и циркадным группам

Циркадная группа	Кластер			
	1	2	3	4
Дневные	18	1	-	-
Ночные	2	27	20	7
Утренние	8	1	1	-
Всего	28	29	21	7

Выделенные экологические группы (ценоморфы, сезонные и циркадные группы, термоморфы) не являются независимыми друг от друга. Каждая ценоморфа имеет отличительную структуру сезонных и циркадных групп. Виды, которые она включает, отличаются особым спектром термопреферендума. Установить соответствие между экологическими группами – это значит дать интерпретацию одной группы в терминах прочих. Анализ соответствий (рис. 6) позволяет установить связь между элементами экологического разбиения населения пауков.

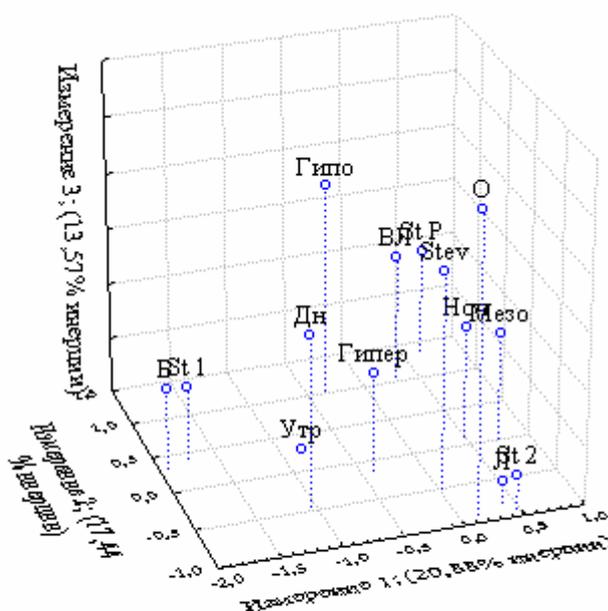


Рис. 6. Размещение экологических групп в пространстве первых трех измерений (анализ соответствий): ценоморфы (St₁, St₂ – степанты, St_{unv} – универсальные степанты, St_p – петрофильные степанты); сезонные группы (В – весенние, ВЛ – весенне-летние, Л – летние, О – осенние); циркадные группы (Дн – дневные, Утр – утренние, Ноч – ночные); термоморфы (Гипер – гипертермные, Мезо – мезотермные, Гипо – гипотермные)

Группа St₁ представлена весенними видами, а группа St₂ – летними. Таким образом, дифференциация ценоморфы степантов на две группы происходит в плоскости сезонной динамики. Как представлено на рис. 7, к двум этим группам – весенним и летним степантам – близка категория утренней циркадной группы. Таким образом, для степных видов в весенний и летний период характерным является утренний тип суточной активности.

Для петрофильных и универсальных степантов в большей степени характерен весенне-летний и осенний тип активности, представители этих ценофитических группировок являются ночными мезотермными видами. Гипертермные виды закономерно тяготеют к весеннему и летнему периодам, а гипотермные – к весеннему и осеннему.

Выводы

Население пауков заповедника "Каменные Могилы" с точки зрения биотопической приуроченности (ценоморфическая структура) разделяется на две группы – степантов, которые связаны с разнотравно-типчаково-ковыльной степью и петрофильных степантов, приуроченных к гранитным обнажениям. На основании информации о распределении численности видов пауков в различные периоды отбора проб нами выделены группы видов с преимущественно дневной, ночной и утренней активностью. Распределение видов по сезонным группам показало, что две из выделенных групп имеют максимум численности в весенний период. Однако летом численность видов, входящих в первую группу, плавно снижается (весенне-летние виды), а входящих во вторую – резко падает (весенние виды). Кроме того, дифференцирована группа летних и осенних видов. Выделенные экологические группы (ценоморфы, сезонные и циркадные группы, термоморфы) не являются независимыми друг от друга. Каждая ценоморфа имеет характерную структуру сезонных и циркадных групп. Виды, которые она включает, отличаются особым спектром термопреферендумов.

Список литературы

1. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
2. *Зотин А. А., Алексеева Т. А., Зотин А. И.* Стандартный обмен паукообразных // Известия АН. Сер. биол. – 1998. – № 6. – С. 686-693.
3. *Панова Л. С.* Рослинний покрив заповідника Кам'яні могили // Укр. бот. журнал. – 1972. – Т. 29, № 4. – С. 468-475.
4. *Панова Л. С.* Динаміка рослинного покриву заповідника Кам'яні могили // Укр. бот. журнал. – 1975. – Т. 32, № 4. – С. 466-470.
5. *Полчанинова Н.Ю.* Эколого-фаунистический обзор пауков (Araneae) заповедника "Каменные Могилы" // Матер. Міжн. наук. конф., присвяченої 100-річчю заповідання асканійського степу "Актуальні питання збереження та відновлення степових екосистем". – Асканія-Нова, 1998 а. – С. 299-300.
6. *Полчанинова Н. Ю.* К изучению фауны пауков (Aranei) заповедника "Каменные Могилы" // Тр. филиала Украинского степного природного заповедника "Каменные Могилы" (Юбилейный сборник). – К.: Фитосоцицентр, 1998 б. – Вып. 1. – С. 114-118.
7. *Полчанинова Н. Ю.* Материали к инвентаризации фауны пауков (Araneae) заповедника "Хомутовская степь" (Донецкая обл.) // Вісн. Харк. нац. ун-ту ім. Каразіна. Сер. біол. – 2006. – С. 1-9.
8. *Полчанинова Н. Ю., Прокопенко Е. В.* Пауки меловых и гранитных обнажений юго-востока Украины // Матер. III Междунар. научн. конф. "Чтения памяти А. А. Браунера". – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 58-60.
9. *Прокопенко Е. В.* Структура комплексов пауков биотопов поймы реки Берда, перспективных для заповедания // Тез. докл. науч. конф. "Биол. исслед. на природоохранных территориях и биол. стационарах" (с. Гайдары, 16-19 сентября 1999 г.). – Харьков, 1999. – С. 106-107.
10. *Ткаченко В. С., Дідух Я. П., Генев А. П. та ін.* Український природний степовий заповідник. Рослинний світ. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 280 с.
11. *Esjunin S. L., Penev L. D., Golovatch S. I.* Distribution and assemblage classification of spiders of the East European oak forests (Arachnida, Aranei) // Arthropoda Selecta. – 1994. – 3 (3-4). – P. 67-98.

12. *Ovtsharenco V. I., Platnick N. I., Song D. X.* A review of the North Asian ground spiders of the genus *Gnaphosa* (Araneae, Gnaphosidae) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. – 1992. – № 212. – 88 p.

13. *Pekar S., Kral J.* A comparative study of the biology and karyotypes of two Central European Zodariid spiders (Araneae, Zodariidae) // Journ. of Arachnology. – 2001. – V. 29, iss. 3. – P. 345-353.

14. *Workman C.* Individual energy budget of *Trochosa terricola* Thorell (Araneae: Lycosidae) under constant and fluctuating temperature conditions // Symp. Zool. Soc. Lond. – 1978. – 42. – P. 223-233.

Прокопенко О. В., Жуков О. В., Савченко О. В. Екологічна структура населення павуків (Araneae) заповідника "Кам'яні Могили": ценоморфи, сезонні та циркадні групи. – Досліджено динаміку населення павуків різнотравно-типчачково-ковилових і петрофітних степових ділянок заповідника "Кам'яні Могили" (Донецька та Запорізька області) у сезонному, добовому, біотопічному аспектах. Виділено групи видів, що різняться біотопічними, циркадними, сезонними перевагами.

Ключові слова: павуки, заповідник "Кам'яні Могили", ценоморфи, сезонні групи, циркадні групи.

Prokopenko E. V., Zhukov A. V., Savchenko E. V. The ecological structure of the spider population (Araneae) of the nature reserve "Kamennye Mogily": coenomorphs, seasonal and circadian groups. – An explored track record of the spider population motley grass and petrophyt steppe area nature reserve "Kamennye Mogily" (Donetsk and Zaporozhye area) in seasonal, daily, biotopic aspect. They were chosen groups type, which distinguish by the biotope, circadian, seasonal preferences.

Key words: spiders, nature reserve "Kamennye Mogily", coenomorphs, seasonal groups, circadian groups.