

Камчатское краевое отделение
Русского географического общества
Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН
Камчатское филиал Тихоокеанского института
географии ДВО РАН

ВОПРОСЫ ГЕОГРАФИИ КАМЧАТКИ

Выпуск четырнадцатый

Петропавловск-Камчатский
2016

УДК 913(571.66)(063)
ББК 26.890(2Рос-4Кач)я431
В74

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, А. М. Токранов, О. А. Чернягина,
Я. Д. Муравьев (ответственный редактор)

Вопросы географии Камчатки: сборник материалов
В74 XVI международной научной конференции 18–19 ноября
2015 г. Вып. 14. – Петропавловск-Камчатский, Ярославль :
Филигрань, 2016. – 300 с.

ISBN 978-5-906682-83-3

Выпуск включает отдельные доклады состоявшейся 18–19 ноября 2015 г. в Петропавловске-Камчатском XVI международной научной конференции по проблемам сохранения биологического разнообразия Камчатки и прилегающих морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Описана методика создания цифровой карты растительности Камчатского края в масштабе 1:1 000 000. Опубликовано решение конференции. Завершает сборник информация о «Научном музее вулканологии» Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН.

Печатается по решению
Редакционной коллегии Камчатского регионального отделения
Русского географического общества от 20. 11. 2016 г.
и решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

*Издание осуществлено при финансовой поддержке агентства
по внутренней политике правительства Камчатского края*

УДК 913(571.66)(063)
ББК 26.890(2Рос-4Кач)я431

ISBN 978-5-906682-83-3

© Камчатское региональное отделение Русского
географического общества, 2016
© ФГБУН Институт вулканологии и сейсмологии
ДВО РАН, 2016
© Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанский
институт географии ДВО РАН, 2016

**Опыт предварительного обзора
фауны пауков
(Arachnida: Aranei) Камчатки
с позиций биогеографии:
ареалогия
и ландшафтно-зональные
группы видов**

Е. М. Ненашева

*ФГБОУ ВПО «Камчатский государственный
технический университет»,
Петропавловск-Камчатский*

Деление видов на ландшафтно-зональные группы тесно связано с ареалогическим анализом и является важным элементом комплексного эколого-фаунистического анализа фауны пауков (Arachnida: Aranei) Камчатки. Впервые для фауны пауков Камчатки предложена классификация ареалов и выделение ландшафтно-зональных групп видов пауков. Выделенные группы ареалов и ландшафтно-зональные группировки охарактеризованы и проиллюстрированы примерами.

**The experience
of preliminary
review of Kamchatka's
spider (Arachnida: Aranei)
fauna in the biogeographical position:
areology and landscape-zonal
groups of species**

E. M. Nenasheva

*Kamchatka State technical University,
Petropavlovsk-Kamchatsky*

The division on the landscape-zonal groups is closely related with the areological analysis and is an important element of the complex ecology-faunistic analysis of Kamchatka spider (Arachnida: Aranei) fauna. Firstly for Kamchatka spider fauna the classification of areals and landscape-zonal groups of spiders is propounded. The distinguished groups of areals and landscape-zonal groups are characterized and illustrated.

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. Относительно слабая видоизмененность биоты Камчатки человеком в сравнении со многими значительно более освоенными территориями позволяет 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 её 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. Все это делает их почти идеальным объектом для зоогеографических исследований (Марусик, 2007).

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 вместе с шельфами внутренних морей, о. Врангеля, Командорами и Северными Курилами). Он 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).

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. Если судить исключительно по паукам, то Берингия является не только важным фауногенетическим центром в северной Голарктике (к северу от 55° с. ш.), но и, фактически, единственным, судя как по числу (доле) эндемиков, так и 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, Иванов, 1976; Матис, 1986; Лазуков, 1989; Стишов, 2004, Марусик, 2007). Ю. М. Марусик (2007), 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.

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 (2002) 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 окон-

чанием холодной эпохи – в конце позднего плейстоцена и голоцене (т. е. в течение последних 10–11 тыс. лет) с постепенным восстановлением лесного покрова фауна Камчатки, прежде всего, лесная, по сути, формировалась заново. Таким образом, по мнению Е. Г. Лобкова (2002) возможности изолированного автохтонного флоро- и фауногенеза на Камчатке в последние геологические эпохи, и особенно в позднечетвертичное время, были невелики.

Распространение пауков подчиняется, в основном, тем же закономерностям, которые известны для других наземных организмов и зависит от естественно-исторических причин и современных зонально-ландшафтных условий. Ведущими факторами, влияющими на распространение пауков, являются климат, рельеф, состав почвообразующих пород, растительность, а также антропогенное воздействие, при комплексном воздействии которых формируется всё разнообразие биотопов как местообитаний пауков.

Однако необходимо помнить, что многие почвенные беспозвоночные не только имеют обширный ареал, но и весьма неравномерно распределяются в его пределах, т. е. относятся к эвризональным формам. Ввиду слабой разработанности систематики и ареалогии большинства групп почвенных беспозвоночных судить о закономерностях их распространения в настоящее время следует крайне осторожно. В частности, Ю. И. Чернов (1975) отмечает, что выводы о космополитном или трансголарктическом распространении некоторых форм могут быть результатом политипической трактовки вида. Разнообразие ландшафтно-климатических условий Камчатки дает возможность для каждого вида иметь широкий набор подходящих

для обитания стадий, что, в свою очередь, позволяет достаточно точно определить оптимум их распространения.

В Голарктике насчитывается около 13 800 видов пауков, но только 395 видов являются общими для Евразии и Северной Америки (Marusik, Koronen, 2005). Из них лишь 105 видов распространены по всей Голарктике (циркумголарктические виды). Кроме того, 28 видов почти полностью имеют голарктическое распространение, встречаясь от Европы до северо-запада Северной Америки (т. н. сибирско-голарктические виды). Виды с циркумголарктическим распространением найдены в 13 семействах. Наибольшее количество циркумголарктических видов отмечено в семействах Linyphiidae (37), Theridiidae (14), Araneidae (13), Gnaphosidae (11) (Марусик, 2007).

Региональный ареал вида формируется при взаимодействии его со всем комплексом экологических условий. Однако часто важнейшими факторами, определяющими картину распространения видов, оказываются отдельные параметры среды – климатические, трофические, орографические и эдафические, либо прослеживается тесная связь пространственной структуры популяций видов на протяжении географического ареала с границами ландшафтов и даже фаций (Кожанчиков, 1961). Современная зональная структура ландшафтной оболочки – один из важнейших факторов распространения животных, однако зонально-климатическая обстановка далеко не всегда играет решающую роль в формировании ареалов. Некоторые узкоэндемичные и реликтовые, равно как и космополитные, ареалы подчас трудно связать с современной зональной системой (Чернов, 1975).

В последнее время наблюдалась тенденция сведения зоогеографического анализа к хорологическому. Так, например, С. Делчев (Deltshev, 2004) при зоогеографическом анализе фауны семейства *Linurphiidae* Болгарии выделяет хорологические комплексы и привязывает их к высотным поясам, почти не затрагивая вопросы формирования этой фауны, ограничиваясь лишь возможным происхождением эндемичных видов. Между тем, изучение ареалов видов, особенностей популяций на границах ареалов, распределение вида внутри ареала имеет важное значение для понимания структуры животного населения (Арнольди, 1957). Важность чёткого разграничения пределов распространения, обусловленных, с одной стороны, современными экологическими факторами, а с другой – региональными границами, связанными с историей формирования и путями расселения вида, подчёркивали многие зоогеографы (Дарлингтон, 1966; Чернов, 1975).

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

Наибольший вклад в разработку зоогеографии Палеарктики и, в особенности, её северо-восточной части, внесли российские орнитологи. Е. Г. Лобков (2010) обращает внимание на то, что в последние десятилетия интерес к традиционному зоогеографическому районированию угасал, и в настоящее время как метод исследования используется редко. Вместе с тем, мы

согласны с мнением Е. Г. Лобкова в том, что зоогеографическое районирование не только не утратило своего значения в качестве метода сравнительных зоогеографических исследований, но и приобретает новые аспекты, актуальные для эпохи прогрессирующих трансформаций фаун под влиянием как естественных факторов (глобальные климатические изменения), так и антропогенных воздействий.

На наш взгляд, определяющее влияние на характер распространения аранеофауны по территории Камчатки имеет фактор сильной изолированности (в настоящее время) территории от сопредельных (полуостровное положение – достаточно узкий перешеек между непосредственно полуостровом и материковой частью, причём с севера имеется ещё сложный фактор рельефа – Корякское нагорье). Вторым определяющим фактором можно считать геологическую историю формирования современных очертаний Камчатки в плейстоцене и голоцене.

Так, В. А. Мутин (2014) утверждает, что четвертичная история Камчатки связана с катастрофическими событиями для наземной биоты. Он отмечает, что в определенные периоды плейстоцена ледниковые щиты и приледниковые водоемы полностью покрывали полуостров. С другой стороны, этот же автор указывает на то, что некоторые исследователи рассматривали юг Камчатки как один из рефугиумов лесной биоты.

Ю. В. Аверин (1957) отмечал (применительно к авиафауне), что отсутствие на полуострове многих типичных таежных видов фауны Восточной Сибири придает его животному миру облик, свойственный островным фаунам. Интересно, что ранее Г. П. Дементьев (1940), анализируя орнитофауну Корякии и Кам-

чатки, пришел к выводу, что островные черты своей лесной фауны полуостров имеет не из-за присутствия к северу от него преграды в виде тундры Парапольского дола, а благодаря особенностям ландшафтов рассматриваемых территорий. Соглашаясь в целом с указанным мнением, Ю. В. Аверин (1957) считает необходимым уточнить вопрос о значении Парапольского дола как физической преграды.

Папапольский дол в своей южной части имеет вид плоской, почти идеально ровной заболоченной низменности, прорезанной широкими долинами рек. На этой поверхности разбросано множество озер. Средние высоты равны 25–30 м. Древесная растительность отсутствует даже в защищенных от ветра долинах, плоские и низкие междуречья покрыты обширными сфагновыми бугристыми болотами и кустарниково-лишайниковой тундрой. Повсеместно на водоразделах развита вечная мерзлота. Таким образом, южный отрезок Парапольского дола, называемый Рекиникский дол, вместе со Срединным Камчатским хребтом, ограничивающим его с востока и уходящим своей осью к южной Камчатке, а своими отрогами заполняющим всю восточную часть Камчатского перешейка вплоть до Карагинского залива Берингова моря, как бы закрывает доступ лесным и равнинным формам на Камчатку через Корякию. Поэтому Рекиникский дол и северная часть Срединного хребта являются реальной физической преградой (Аверин, 1957). Сходную точку зрения высказывает В. А. Мутин (2014), отмечая, что на Камчатке климат в целом мягче, чем в Северо-Восточной Азии. Описывая фауну сифрид, он отмечал, что их разнообразие на Камчатке значительно ниже, чем в Северо-Вос-

точной Азии. Причину этого он видит в ограничении возможности реколонизации Камчатки лесными видами, поскольку вероятность миграций лесных видов с юга в силу ландшафтных особенностей сведена к нулю, а для мигрантов из бореальных лесов Северо-Восточной Азии серьёзным географическим барьером является Паропольский дол (Мутин, 2014). То же самое верно и в отношении пауков (Ненашева, 2015).

Между тем, А. И. Куренцов (1966) для крайнего северо-востока Сибири предлагал выделить три зоогеографические провинции: Чукотскую, Корякско-Анадырскую и Камчатскую. Он относит эти провинции к Североберингийской подобласти. Отнесение Ю. В. Авериним почти всех зоогеографических округов Камчатки к восточносибирской фауне с точки зрения А.И. Куренцова не может быть принято. По его мнению, Ю. В. Аверин недооценивает исторических факторов, обусловивших различия между ангарской и берингийской фаунами (Куренцов, 1966). А. И. Куренцов утверждает, что если в прошлом, в плейстоценовое время, ангарская, или восточно-сибирская фауна представляла вместе с фауной Камчатки и Чукотско-Анадырского края сравнительно однотипную криоксерофильную фауну, то позднее, под влиянием морских трансгрессий, создавших Берингово и Охотское моря, фауна восточных окраин Ангариды была в значительной степени преобразована сначала под влиянием создавшейся высокой влажности, а позднее – и под влиянием ледниковых явлений. Эти факторы геологических процессов и привели к возникновению экологически своеобразной берингийской фауны, сохранившей реликты ангарской фауны и вообще генетические с ней связи (Куренцов, 1966). Ангарская же фауна, по мне-

нию А. И. Куренцова, до настоящего времени носит более древние криоксерофильные черты и в своём составе сохранила большое количество анцестральных видов и даже рода наземных животных.

Годом ранее А. И. Куренцов (1965) указывал на то, что широтное и вертикальное распространение каждой фаунистической зоны на Дальнем Востоке представляет чрезвычайно сложные взаимоотношения.

Для современных условий существования камчатской фауны А. И. Куренцов (1963) выделил следующие экологические группировки: темнохвойной тайги, долинных лиственных лесов (тополевики и ивняки), каменно-березняков и высокотравья, стланиковых лесов, высокогорий (альпийские луга, горные тундры, скалы и каменистые россыпи), низинных болот и тундр, морских побережий.

Фауна **темнохвойной тайги** на Камчатке сохранилась только в одном месте – в бассейне р. Камчатки и её притока р. Еловки. Смещение основного массива тайги к центральной камчатской депрессии, отличающейся наиболее благоприятными климатическими условиями, указывает на то, что эти леса, являющиеся на Камчатке в настоящее время рефугиумом для таежной фауны, когда-то имели широкое распространение (Куренцов, 1963). Фауна темнохвойной тайги полуострова отличается рядом присущих ей особенностей. Прежде всего, она характеризуется бедностью видового состава (Куренцов, 1963). В связи с постепенным сокращением ареала биоценозов хвойного леса в прошлом, отдельные виды ассимилировались с другими, биологически более стойкими, комплексами фауны

(из пауков можно отметить такие виды, как *Heliophanus camtschadalicus* Kulczynski, 1885; *Ozyptila sincera* Kulczynski, 1926).

Согласно данным, приводимым А. И. Куренцовым (1963) по насекомым, в центральной камчатской депрессии таежные элементы фауны сохранились компактно и биоценотически сравнительно полно. В остальной части Камчатки, по его мнению, только отдельные, менее стенотопные их виды оказались рассеянными среди других биоценозов и являются экологическими реликтами (в качестве примера можно привести паука *Diplocentria rectangulata* (Emerton, 1915).

Фауна **лиственных лесов** – тополельников и ивняков – имеет на Камчатке более широкое распространение, чем фауна темнохвойной тайги, но встречается только по долинам больших рек полуострова. Соглашаясь с мнением ботаников, А. И. Куренцов (1963) также считает, что биоценозы тополельников и ивняков на Северо-востоке Сибири и на Камчатке являются «отголосками прошлого», жалкими остатками третичных лесов, некогда имевших широкое распространение на севере Голарктики. Фаунистическим доказательством древности этих ценозов является наличие в них ряда арахнологических реликтов, доживших до нашего времени (*Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947). А. И. Куренцов (1963) полагает, что комплекс фауны этих лесов и является в основном реликтовым. На Камчатке он сохранился полнее по сравнению с другими частями северо-востока Сибири, что объясняется, возможно, более поздними его связями с южными фаунами (Куренцов, 1963).

Фауна **каменноберезняков и высокотравья** на Камчатке распространена наиболее широко. Среди всех экологических комплексов она является господствующей на полуострове (Куренцов, 1963). Следуя за своими станциями, она доходит к северу до 58° с. ш., а в горы проникает до высоты 700–800 м над у. м. Прерываясь на Парапольском доле, крайне обедненные фрагменты этой фауны отмечались А. И. Куренцовым (1963) в качестве нескольких изолированных локалитетов на южных отрогах Корякского хребта. Фауна каменноберезняков и высокотравных лугов на Камчатке отличается большим разнообразием и является доминирующей на полуострове, что можно проследить на примере хортобионтного комплекса пауков (*Allomengea dentisetis* (Grube, 1861); *Diplocentria bidentata* (Emerton, 1882); *Kaestneria pullata* (O. Pickard-Cambridge, 1863); *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836); *Araneus quadratus* Clerck, 1758; *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844); *Larinioides cornutus* Clerck, 1758).

Стланиковые леса Камчатки объединены общими экологическими условиями местообитания и образует в горах с высоты 600–700 м до 1200–1300 м хорошо выраженный пояс. На полянках стланиковых зарослей, особенно у опушек их верхней границы, в связи с развитием лужаек субальпийской растительности, начинают встречаться некоторые виды пауков, характерные для альпийских лугов и горных тундр (*Micaria rossica* Thorell, 1875; *Tibellus asiaticus* Kulczynski, 1908); *Collinsia holmgreni* (Thorell, 1872); *Dicumbium libidinosum* (Kulczynski, 1926); *Erigone arctica* (White, 1852); *Pardosa tesquorum* (Odenvall, 1901); *Hahnia glacialis* Soerensen, 1898).

По степени господства фауна стланиковых лесов на юге Камчатки занимает второе место. В северных частях полуострова, где фауна каменноберезняков начинает испытывать явную депрессию, фауна стланиковых лесов приобретает доминирующее значение и захватывает все склоны гор до уровня долин.

Севернее 58⁰ с. ш. с постепенным переходом предгорий Срединного хребта в равнину Парапольского дола, фауна стланиковых лесов получает всеобщее господство, хотя и теряет некоторые более южные виды (Куренцов, 1963).

Высокогорная фауна Камчатки. В горах полуострова хорошо выражен альпийский пояс, начиная с высоты 800–1000 м до 2000–2300 м над у. м., до нивального пояса. Зимой здесь выпадает большое количество осадков, которые по узким горным распадкам, карам и подветренным склонам образуют большие толщи снега, т. н. «перелетки». Последние, так же как и снежники, во время летнего таяния создают длительную увлажненность почвы и способствуют развитию альпийской растительности.

Однако, несмотря на эти условия, благоприятные для развития на Камчатке высокогорной фауны, последняя считается относительно бедной по видовому составу (Куренцов, 1963). По нашим данным, в высокогорьях доминирующими являются пауки семейства Lycosidae Sundevall, 1833 (*Pardosa groenlandica* (Thorell, 1872), *P. palustris* (Linnaeus, 1758), *P. riparia* (C. L. Koch, 1847), *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861), *Trochosa terricola* Thorell, 1856) (Ненашева, Зыков, 2014). Отмечая, что на Камчатке ещё много не исследованных в фауни-

стическом отношении горных районов, А. И. Куренцов подчёркивает, что геологическое прошлое полуострова с его вулканическими и сейсмическими явлениями, древнее оледенение, суровость климата и изоляция от других фаун в четвертичное время, несомненно, отрицательно сказалось на составе и истории развития камчатской фауны вообще и на высокогорной фауне в частности (Куренцов, 1963), этой же точки зрения придерживается Е. Г. Лобков (2002). К северу от Камчатки, в Корякском нагорье, покрытом лесотундрой, начиная от подножия гор большинство представителей альпийской фауны встречается уже в долинных условиях. Характерные горные тундры Корякского нагорья также значительно снижены по сравнению с этим поясом на Камчатке. Поэтому и фауна их дает часто трудноуловимые переходы к фауне кустарниковой тундры. Кроме того, фауна горных тундр Корякского нагорья значительно обогащена восточно-сибирскими, или ангарскими, видами, отсутствующими в высокогорных условиях Камчатки (Marusik, Khruluova, 2011; Marusik, Ryabukhin, Kuzminykh, 2010; Marusik, Omelko, Ryabukhin, 2013).

Фауна **интразональных станций** – низинных тундр, болот и шикшовников – не только имеет много общего, но и по составу стоит близко к фауне горных тундр. На Камчатке эта фауна в основном распространена по западному побережью, а также – на Паропольском доле, и отдельными вкраплениями встречается по широким долинам рек в разных районах полуострова (Куренцов, 1963).



Рис. 1. Крестовик – один из самых «узнаваемых» пауков Палеарктики

Анализ ареалов видов камчатской аранеофауны позволит установить, в какой степени она связана с окружающими фаунами, и определить характер её эндемиков и реликтов.

В истории развития фауны Берингии большое значение имеет её отношение к фауне древней Ангариды. А. И. Куренцов (1963) высказал предположение, что ещё в конце третичного периода берингийская фауна являлась восточным сектором ангарской. Становление берингийской фауны и сложение её основ-

ных 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 (1963) допускает, что уже в плиоцене на восточных склонах периферических хребтов этой страны могли сложиться условия, способствовавшие возникновению психрофильных ценозов. 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, 1966, 1967; Боярская, 1989).

В фауне долинных лиственных лесов Камчатки прежде всего выделяются виды пауков, широко распространенные в пределах всей Палеарктики (рис. 1). Одни из них идут через всю Сибирь без сколько-нибудь заметных разрывов в ареале (*Theridion impressum* L. Koch, 1881, *Larinoidies patagiatus* (Clerck, 1758), *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844), *Araneus quadratus* Clerck, 1758, *Araneus diadematus* Clerck, 1758). Другие (их значительно меньше) обыкновенно распространены по всей Восточной Сибири, но отсутствуют в Западной, а затем, после такой дизъюнкции, вновь и довольно часто встречаются в лесной области Европы (*Araniella proxima* (Kulczynski, 1885), *Micaria subopaca* Westring, 1861). Третью географиче-

скую группу в лиственных лесах Камчатки образуют виды, которые по общему распространению идут к западу только до Енисея. В отличие от первых двух они обыкновенно не распространены далеко к югу, т. е. не проникают в пределы ареала маньчжурской или амурской фауны (например, *Dictyna schmidtii* Kulczynski, 1926, *Pirata praedo* Kulczynski, 1885). К этим видам вполне применимо название ангарских (Куренцов, 1963). Их нахождение на Камчатке заслуживает ещё внимания в том отношении, что они на полуострове в ряде случаев оторваны от основного ареала в Восточной Сибири (например, *Europis flavomaculata* (C. L. Koch, 1836)), 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). Они до настоящего времени не найдены как севернее Камчатки, так и южнее, на Курильских островах и Сахалине. А. И. Куренцов (1963) высказывает предположение, что такие 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 можно сказать, 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 темнохвойной тайги на Камчатке имеет свои особенности. 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 (Куренцов, 1963). В ней можно выделить несколько ареальных групп. К первой группе относятся общбореальные виды, распространенные на всем пространстве зоны тайги Евразии. На Камчатке к таким видам в фауне пауков относятся *Diplocentria rectangularata* (Emerton, 1915); *Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947; *Erigone atra* Blackwall, 1833; *Leptuphantes luteipes* (L. Koch, 1879); *Tunagyna debilis* (Banks, 1892); *Larinoidies cornitus* Clerck, 1758; *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802); *Lepthyphantes complicatus* (Emerton, 1882); *Lepthyphantes luteipes* (L. Koch, 1879); *Tmeticus affinis* (Blackwall, 1855); *Walckenaeria lepida* (Kulczynski, 1885); *Araneus marmoreus* Clerck, 1758; *Clubiona kulczynskii* Lessert, 1905 и др. Вторая географическая группа таежных камчатских видов распространена также на Курильских островах, на Сахалине, в горах Японии и в Сихотэ-Алине (*Enoplognatha tecta* (Keyserling, 1884)). Третья группа видов в пределах темнохвойной тайги на Камчатке по своему распространению является голарктической (*Allomengea dentisetis* (Grube, 1861); *Bathypantes gracilis* (Blackwall, 1841); *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836) и др.

Крайне бедная таежная фауна Камчатки, биоценологически сохранившаяся на полуострове только в центральной его части, испытала большие изменения

в прошлом (Куренцов, 1963). С одной стороны, она имеет очень близкие генетические связи с более богатым комплексом таежной фауны Сихотэ-Алиня, Охотского побережья и прилегающих островов. С другой стороны, камчатская фауна тайги имеет, хотя и более отдаленную, генетическую связь 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* Emerton, 1882. На территории России его находки отмечены только на Камчатке и в горах Южной Сибири (Михайлов, 1997), однако он также отмечен для Аляски (Donalde et al., 1997), так что может с полным основанием быть отнесенным к реликтам берингской фауны).

Переходя к зоогеографическому описанию аранеофауны *каменноберезняков и высокотравных лугов*, А. И. Куренцов (1963) отмечает, что для фауны этих биотопов на Камчатке характерен большой процент подвидового эндемизма. Согласно данным его исследований, многие хорошо распространенные, преимущественно палеарктические виды хорошо изученных групп животных на Камчатке чаще всего представлены своими эндемичными подвидами (Куренцов, 1963).

Одну из подгрупп этой фауны образуют виды, которые, помимо Камчатки, распространены ещё на Сахалине, а также в горах островов Хонсю и Хоккайдо (в качестве примера можно привести паука *Tmeticus tolli* Kulczynski, 1908).

Ко второй подгруппе можно отнести те виды, которые в основном занимают средние и северные Куриль-

ские острова и отчасти заходят на Камчатку (например, *Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947). Виды, которые до настоящего времени известны только с Курильских островов и характерные для высокогорий о. Хоккайдо, вполне возможно, будут найдены и на Камчатке при дальнейших исследованиях аранеофауны полуострова. К этой подгруппе, очевидно, следует отнести также виды пауков, общие для северных островов Курильской гряды, Сахалина и Камчатки (*Kaestneria pullata* (O. Pickard-Cambridge, 1863)), *Hypomma affine* Schenkel, 1930, *Bathypantes pogonias* Kulczynski, 1885). Для всех этих островных видов характерно то, что они не известны 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 (Куренцов, 1963). Современная картина их распространения, по мнению А. И. Куренцова, вызвана, вероятно, теми процессами трансгрессии моря, которые привели к образованию островов и морских акваторий на юге Берингии.

Итак, фауна каменноберезников и высокотравья развивалась в условиях Берингии, южная граница которой проходила от южной Аляски к юго-западу через срединную часть Курильской гряды и южный Сахалин к материковому побережью. Всё пространство, занятое современными акваториями Охотского и Берингова морей, начиная с третичного периода и в продолжение первой половины плейстоцена, представляло сушу, покрытую богатой растительностью и имевшую разнообразный животный мир (Кулаков, 1973; Верховская, Кундышев, 1987). А. И. Куренцов (1963) высказал мнение, что формации каменнобе-

резовых лесов и высокотравья, как и их фауна, 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 обитание в горах ещё и теперь темнохвойной тайги и каменноберезняков, а также обычное внедрение каменноберезняков в ельники у верхней границы тайги. А. И. Куренцов также предполагал, что каменноберезовые леса и высокотравные луга как самостоятельные формации вместе с населяющей их фауной существовали уже в плейстоцене (Куренцов, 1963).

Если, забегая вперед, рассматривать элементы аранеофауны каменноберезовых лесов и высокотравья под несколько другим углом, то из них по численности на первом месте стоят транспалеарктические и циркумголарктические виды. Их ареал простирается от Европы через всю Сибирь до Камчатки включительно (*Allomengea scorpigera* (Grube, 1859), *Centromerus sylvaticus* (Blackwall, 1841), *Ceratinella brevis* (Wider, 1834), *Erigonidium graminicola* (Sundevall, 1830) и др.).

К следующей группе относятся восточнопалеарктические виды. Они распространены в Восточной Сибири, но, за небольшими исключениями, не заходят севернее Камчатки. Таким образом, их местонахождения на полуострове являются оторванными от их основного ареала (*Euryopis argentea* Emerton, 1882, *Silometopoides sphagnicolus* Eskov et Marusik, 1992).

К третьей группе широко распространенных видов относятся голаркты. Большое их число распространено через всю Евразию до Камчатки, низовьев р. Пенжины и верховьев Анадыря, т. е. до начала зоны лесотундры,

а затем через некоторый перерыв вновь встречаются на территории южной Аляски и далее к востоку (*Collinsia holmgreni* (Thorell, 1872), *Dactylopiastes video* (Chamberlin et Ivie, 1947), *Erigone atra* Blackwall, 1833, *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758), *Tibellus maritimus* (Menge, 1875) и др.).

А. И. Куренцов (1963) утверждает, что все широко распространенные палеарктические и голарктические виды, экологически приуроченные на Камчатке к каменноберезовым лесам и высокотравью, являются, вероятно, одними из древнейших элементов фауны на полуострове. Их огромные ареалы доказывают их экологическую пластичность и приспособляемость к различным ландшафтно-географическим условиям. Вполне возможно, что некоторые из этих элементов фауны Камчатки явились первыми основателями её главнейших экологических группировок, в том числе – биоценозов каменноберезовых лесов и высокотравья. Это в равной мере относится не только к видам наземных беспозвоночных, но и к другим группам животных (Куренцов, 1963).

Виды пауков, относящиеся к фауне стланиковых лесов и по своему распространению тяготеющие к берегам окраинных морей азиатского материка, вполне могли возникнуть в условиях горных хребтов Берингии (*Ceraticelus orientalis* Eskov, 1987, *Ivielum sibiricum* Eskov, 1988, *Хysticus sibiricus* Kulczynski, 1908). Палинологи утверждают, что ареалы кедрового стланика на Северо-Востоке Сибири начали расширяться после голоценового климатического оптимума (Давидович, Иванов, 1976).

Зоогеографически *высокогорная фауна* Камчатки не менее разнообразна, чем фауны рассмотренных

выше ландшафтных зон. Они могут быть также разделены на несколько подгрупп. Особый интерес представляет группа, которую А. И. Куренцов (1963) называет берингийской. Общий ареал её видов охватывает Чукотку, Корякское нагорье, Камчатку, северные и средние острова Курильской гряды, все острова в Беринговом море и прилегающие территории северо-западной Америки. На западном побережье Охотского моря берингийские элементы фауны ещё распространены в горах выше верхней границы леса. Проникли они и ещё южнее, встречаясь в альпийском поясе гор о. Хонсю и Хоккайдо, Сихотэ-Алиня, о. Сахалин. В Америке к югу от Аляски они встречаются на вершинах Скалистых гор, отдельные виды доходят до Гудзонова залива. Однако на этом довольно обширном ареале альпийских и аркто-альпийских берингийцев выделяется несколько подгрупп видов, которые локализованы на сравнительно небольших участках территории.

Первую подгруппу образуют эндемики высокогорной фауны Камчатки (например, *Tarentula dybowskii* (Kulczynski, 1885)).

К следующей подгруппе относятся виды, которые, кроме Камчатки, известны ещё с Чукотки (*Hilaria caniculata* (Emerton, 1915)) и Аляски (*Arctosa raptor* (Kulczynski, 1885)). Виды этой подгруппы, занимающие гипсохтонные тундры высоких гор полуострова, указывают на связи камчатской фауны с более северными частями Берингии и её островами. Во времени эти связи происходили в эпохи оледенений, когда инвазии берингийской фауны простирались далеко к югу (Куренцов, 1963).

К третьей подгруппе высокогорных берингийцев можно отнести виды пауков, известные, кроме Камчатки, ещё с Охотского побережья (*Bathylinyphia maior* (Kulczynski, 1885); *Bathyphantes pogonias* Kulczynski, 1885, *Zygiella dispar* (Kulczynski, 1885), *Pardosa lyrata* (Odenvall, 1901), *Oryphantes bipilis* (Kulczynski, 1885). Некоторые из этих видов встречаются на Камчатке и в условиях низинных тундр (в интразональных местообитаниях).

К видам четвертой подгруппы относятся такие виды, как *Wubanoides fissus* (Kulczynski, 1926), *Pardosa adustella* Roewer, 1951, *Dictumbium libidinosum* (Kulczynski, 1926), *Dictyna schmidti* Kulczynski, 1926, *Erigone simillima* Keyserling, 1886 и др. По своему ареалу они в основном являются восточносибирскими. На Камчатке они распространены спорадично в горных тундрах, и только некоторые из них проникают и в ниже расположенные 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, А. И. Куренцов (1963) высказывает нижеследующее предположение.

Вместе с такими видами позвоночных, как, например, камчатский черношапочный сурок (*Marmota camtschatica* Pall.), виды рассматриваемой подгруппы образуют единый эколого-географический компонент древней Берингии, который получил широкое распро-

странение 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.

Говоря о берингийском элементе высокогорной фауны в целом, А. И. Куренцов (1963) отмечал, что большой процент его видов не доходит до Камчатки. Поэтому основным центром развития берингийской фауны тундр следует считать более северные области (Куренцов, 1963).

В высокогорной фауне Камчатки значительно представлен и арктический элемент, который пользуется вообще широким распространением в области Берингии. По особенностям распространения виды этого элемента могут быть подразделены (по Куренцову) на 2 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 поя-

су гор далеко к югу и населяют горные и низинные тундры Камчатки (*Dictyna major* Menge, 1869, *Oreonetides vaginatus* (Thorell, 1872), *Hilaria herniosa* (Thorell, 1875) 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 своём числе они заселяют горы восточносибирских хребтов и встречаются в горных тундрах Камчатки (*Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778), *Phlattothrata parva* (Kulczynski, 1926), *Lepthyphantes flexilis* Tanasevitch, 1986 и др.). Арктические виды, имеющие широкий ареал, являются, очевидно, древними. По своему происхождению одни из них могут считаться автохтонами Восточной Сибири и позднее 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 ещё не опустившейся в океан цепью Курильских островов (Куренцов, 1963).

Фауна пауков Камчатки в системе ареалов

Ареалогические группы выделяются по современному положению ареалов видов или таксонов более высокого ранга (родов, семейств) в системе географических регионов (рис. 2) без учета их генетических и ландшафтно-зональных связей. Ареалогический анализ, хотя и не даёт 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).

В многообразии конкретных ареалов обнаруживаются схожие ареалы, что позволяет выделять их в группы и классифицировать. С. Л. Есюнин и Ю. М. Марусик (2011) подчеркивают, что расселение таксонов из фауногенетических центров идёт 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 (Есюнин, Марусик, 2011).

Анализ особенностей распространения более 200 видов пауков, представленных в фауне Камчатки, показал, что всё их разнообразие можно объединить в 10 групп ареалов (рис. 3).

В работе мы также использовали терминологию, предложенную Ю. М. Марусиком и К. Ю. Еськовым в работе «Пауки (Arachnida: Aranei) тундровой зоны России» (Марусик, Еськов, 2009), С. Л. Есюниным и Ю. М. Марусиком в работе «Опыт ареалогии пауков Урала и Приуралья» (Есюнин, Марусик, 2011), а также М. С. Стишовым (2004).

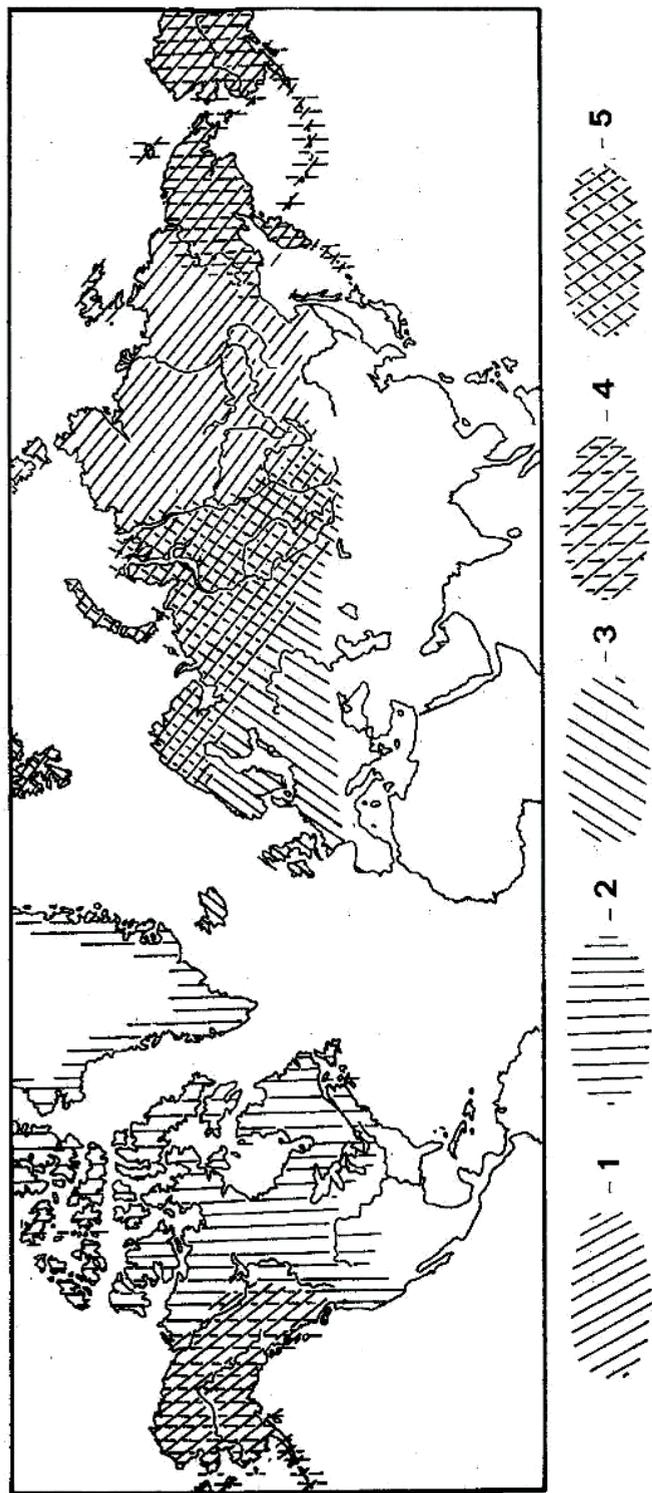


Рис. 2. Араеографическое районирование Северной Голарктики (по Magusik, Koronen, 2005).

Условные обозначения: 1-3 – основные области, 4-5 – переходные области (1 – Ангарская, 2 – Канадская, 3 – Европейская, 4 – Берингийская, 5 – Западносибирско-Лапландская)

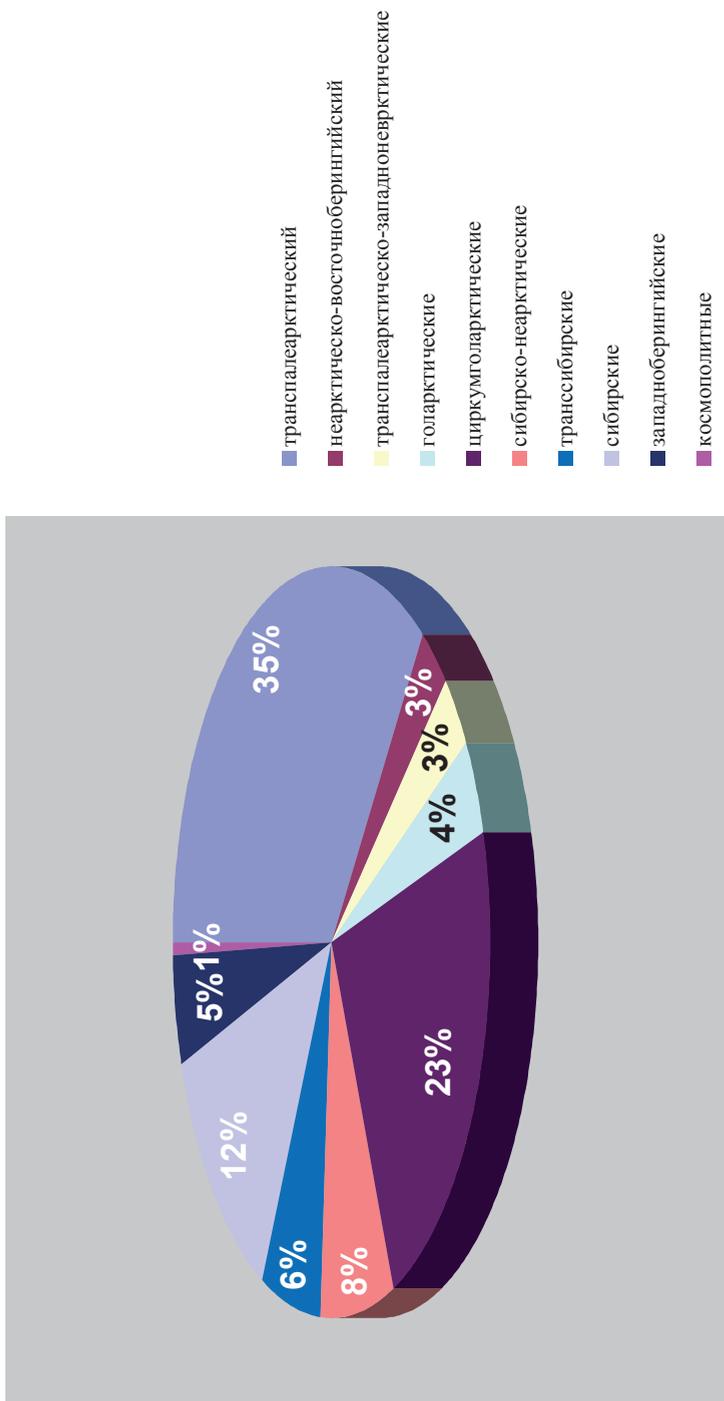


Рис. 3. Соотношение ареалов групп видов в структуре арaneiофауны Камчаткi

При отнесении принадлежности вида к определенному типу ареала мы использовали данные, приведенные в работах К. Г. Михайлова (1997), Ю. М. Марусика и К. Г. Еськова (2009), Dondale C. D., Render J. H., Marusik Yu. M. (1997), Marusik Yu. M., Koronen S. (2005), а также опираясь на последние фаунистические сводки.

Циркумголарктический – вид, распространенный по всей Голарктике (ареалы видов образуют замкнутое меридиональное кольцо), **субциркумголарктический** – вид, встречающийся практически по всей Голарктике (имеются разрывы в пределах одной из физико-географических стран; например, без находок на крайнем востоке Неарктики).

Виды с **космополитным** ареалом распространены на территории более чем одного царства.

Транспалеарктическим мы называем вид, который занимает все сектора Палеарктики, возможно – с небольшими дизъюнкциями ареала.

Транссибирским мы называем вид, известный от южных тундр Русской равнины, Полярного Урала или Южного Ямала до Чукотки. В том случае, если в Сибири вид встречается только к востоку от Енисея, мы называем его **сибирским**. **Европейским** мы называем вид, встречающийся вплоть до Урала, **западнопалеарктическим** – вид, встречающийся в Европе западнее Енисея. **Сибирско-неарктический** ареал охватывает всю Сибирскую провинцию и имеет ограниченное распространение в Неарктике. **Западноберингийский (восточно-сибирский)** – 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).

Виды с **транспалеарктическим** ареалом. *Achaeranea lunata* (Clerck, 1785); *Euryopis flavomaculata* (C. L. Koch, 1836); *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758); *Theridion pictum* (Walckenaer, 1802); *Agnyphantes expunctus* (O. Pickard-Cambridge, 1875); *Bolyphantes alticeps* (Sundevall, 1832); *Ceratinella brevis* (Wider, 1834); *Collinsia submissa* (L. Koch, 1879); *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1832); *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834); *Kikimora palustris* Eskov, 1988; *Lasiargus hirsutus* (Menge, 1869); *Lepthyphantes abiskoensis* Holm, 1945; *Lepthyphantes alacris* (Blackwall, 1835); *Lepthyphantes expunctus* (O. Pickard-Cambridge, 1875); *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1867); *Lepthyphantes mengei* Kulczynski, 1887; *Lepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830); *Lepthyphantes nigriventris* (L. Koch, 1879); *Lepthyphantes pseudoobscurus* Marusik, Hippa et Koponen, 1996; *Lepthyphantes suffusus* Strand, 1901; *Lepthyphantes taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Nerienne clathrata* (Sundevall, 1830); *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834); *Semljicola angulatus* (Holm, 1963); *Sisicus apertus* (Holm, 1939); *Tenuiphantes alacris* (Blackwall, 1853); *Tenuiphantes nigriventris* (L. Koch, 1879); *Thyreosthenius parasiticus* (Westring, 1851); *Tmeticus affinis* (Blackwall, 1855); *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823; *Pachygnatha degeeri* Sundevall, 1830; *Tetragnatha obtusa* C. L. Koch, 1837; *Tetragnatha pinicola* L. Koch, 1870; *Aculepeira ceropegia* (Walckenaer, 1802); *Araneus alsine* (Walckenaer, 1802); *Araneus diadematus* Clerck, 1758; *Araneus quadratus* Clerck, 1758; *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844); *Acantholycosa lignaria* (Clerck, 1758); *Pardosa atrata* (Thorell, 1873); *Pardosa groenlandica* (Thorell, 1872); *Pardosa riparia* (C. L. Koch, 1847); *Pardosa schenkeli* Lessert, 1904; *Tarentula aculeata* (Clerck, 1758); *Tarentula cuneata* (Clerck, 1758); *Tarentula pulverulenta*

(Clerck, 1758); *Trochosa terricola* Thorell, 1856; *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861); *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1758); *Dictyna pusilla* Thorell, 1856; *Dictyna uncinata* Thorell, 1856; *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802); *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802); *Gnaphosa nigerrima* (L. Koch, 1878); *Micaria subopaca* Westring, 1861; *Zelotes subterraneus* (C. L. Koch, 1833); *Zora spinimana* (Sundevall, 1832); *Philodromus aureolus* (Clerck, 1758); *Philodromus poecilus* (Thorell, 1872); *Ozyptila orientalis* Kulczynski, 1926; *Ozyptila rauda* Simon, 1875; *Dendryphantes rudis* (Sundevall, 1832); *Evarcha falcata* (Clerck, 1758); *Marpissa pomatia* (Walckenaer, 1802); *Marpissa radiata* (Grube, 1859); *Sitticus caricis* (Westring, 1861).

Виды с **сибирско-неарктическим** (сибирско-восточноберингийским) ареалом. *Agyneta allosubtilis* Loksa, 1965; *Dactylopiastes video* (Chamberlin et Ivie, 1947); *Hilaria gibbosa* Tanasevitch, 1982; *Ivielum sibiricum* Eskov, 1988; *Enoplognatha tecta* (Keyserling, 1884); *Euryopsis argentea* Emerton, 1881; *Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947; *Mecunargus tungusicus* (Eskov, 1981); *Porrhomma boreale* (Banks, 1899); *Savignya birostra* (Chamberlin et Ivie, 1947); *Scotinotylus alienus* (Kulczynski, 1885); *Scotinotylus sacer* (Crosby, 1929); *Tunaguna debilis* (Banks, 1892); *Arctosa raptor* (Kulczynski, 1885); *Pardosa algens* (Kulczynski, 1908); *Pardosa tesquorum* (Odenvall, 1901); *Hahnia glacialis* Soerensen, 1898; *Clubiona latericia* Kulczynski, 1926; *Clubiona riparia* L. Koch, 1866.

Виды с **сибирским** (восточнопалеарктическим) ареалом. *Allomengea dentisetis* (Grube, 1861); *Bathylinyphia maior*

(Kulczynski, 1885); *Dicumbium libidinosum* (Kulczynski, 1926); *Diplocephalus sphagnicolus* Eskov, 1988; *Erigone simillima* Keyserling, 1866; *Gnathonarium suppositum* (Kulczynski, 1885); *Lepthyphantes flexilis* Tanasevitch, 1986; *Lepthyphantes karpinskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Lepthyphantes luteipes* (L. Koch, 1879); *Maro sibiricus* Eskov, 1980; *Minica exarmata* Eskov, 1989; *Mughiphantes (Whymperiphantes) taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge); *Parawubanoides unicornis* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Stemonyphantes sibiricus* (Grube, 1861); *Tmeticus tolli* Kulczynski, 1908; *Wubanoides fissus* (Kulczynski, 1926); *Pardosa adustella* Roewer, 1951; *Pardosa lyrata* (Odenvall, 1901); *Pirata praedo* Kulczynski, 1885; *Dictyna schmidti* Kulczynski, 1926; *Heliophanus camtschadalicus* Kulczynski, 1885; *Clubiona propinqua* L. Koch, 1879; *Xysticus sibiricus* Kulczynski, 1908.

Виды с **транспалеарктическо-аляскинским** ареалом. *Robertus lividus* (Blackwall, 1836); *Allomengea scorpigera* (Grube, 1859); *Erigone arctica* (White, 1852); *Poeciloneta variegata* (Blackwall, 1841); *Tibioplus diversus* (L. Koch, 1879); *Pardosa palustris* (Linnaeus, 1758).

Виды с **транссибирским** ареалом. *Agyneta pseudosaxatilis* Tanasevitch, 1984; *Agyneta similis* (Kulczynski, 1962); *Bathyphantes humilis* (L. Koch, 1879); *Diplocephalus subrostratus* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Gnathonarium taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Islandiana cristata* Eskov, 1987; *Monocerellus montanus* Tanasevitch, 1983; *Semljicola thaleri* (Eskov, 1981); *Silometopoides sphagnicolus* Eskov et Marusik, 1992; *Tarentula hirtipes* Kulczynski, 1908.

Виды с **голарктическим** ареалом. *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778); *Diplocentria rectangulata* (Emerton, 1915); *Kaestneria anceps* Kulczynski; *Lepthyphantes complicatus* (Emerton, 1882); *Walckenaeria lepida* (Kulczynski, 1885); *Araniella proxima* (Kulczynski, 1885); *Larinioides cornutus* Clerck, 1758; *Micaria rossica* Thorell, 1875; *Tibellus maritimus* (Menge, 1875).

Виды с **циркумголарктическим** ареалом. *Theridion impressum* L. Koch, 1881; *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841); *Centromerus sylvaticus* (Blackwall, 1841); *Collinsia holmgreni* (Thorell, 1872); *Diplocentria bidentata* (Emerton, 1882); *Erigone atra* Blackwall, 1833; *Erigonidium graminicola* (Sundevall, 1830); *Estrandia grandaeva* (Keyserling, 1886); *Helophora insignis* (Blackwall, 1841); *Hilaria frigida* (Thorell, 1872); *Hilaria herniosa* (Thorell, 1875); *Horcotes strandi* (Sytshevskaja, 1935); *Improphantes complicates* (Emerton, 1882); *Kaestneria pullata* (O. Pickard-Cambridge, 1863); *Macarargus multesimus* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Maso sundevalli* (Westring, 1851); *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830); *Microneta viaria* (Blackwall, 1841); *Minyrioloides trifrons* (O. Pickard-Cambridge, 1863); *Oreonetides vaginatus* (Thorell, 1872); *Tiso aestivus* (L. Koch, 1872); *Walckenaeria cuspidata* Blackwall, 1833; *Walckenaeria karpinskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Tetragnatha dearmata* Thorell, 1873; *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758); *Aculepeira packardi* (Thorell, 1875); *Araneus marmoreus* Clerck, 1758; *Cercidia prominens* (Westring, 1851); *Larinioides patagiatus* (Clerck, 1758); *Pardosa lapponica* (Thorell, 1872); *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758); *Dictyna major* Menge, 1869; *Clubiona kulczynskii* Lessert, 1905; *Gnaphosa muscorum* (L. Koch, 1866); *Micaria pulicaria* (Sundevall, 1831); *Philo-*

dromus cespitum (Walckenaer, 1802); *Tibellus asiaticus* Kulczynski, 1908; *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802); *Ozyptila sincera* Kulczynski, 1926; *Xysticus emertoni* Keyserling, 1880; *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836); *Xysticus obscurus* Collett, 1877.

Виды с **западноберингийским** ареалом. *Bathyphantes pogonias* Kulczynski, 1885; *Ceraticelus orientalis* Eskov, 1987; *Hilaria caniculata* (Emerton, 1915); *Hypomma affine* Schenkel, 1930; *Leptyphantes bipilis* Kulczynski, 1885; *Oryphantes bipilis* (Kulczynski, 1885); *Phlattothrata parva* (Kulczynski, 1926); *Zygiella dispar* (Kulczynski, 1885); *Eskovia exarmata* (Eskov, 1989); *Islandiana alata* (Emerton, 1919).

Виды с **космополитным** ареалом. *Tegenaria domestica* (Clerck, 1758).

При этом необходимо учитывать, что 7 видов (по результатам предварительной инвентаризации аранеофауны региона) вероятно относятся к эндемикам Камчатки (Михайлов, 1997; Ненашева, Зыков, 2014):

- *Thanatus nigromaculatus* Kulczynski, 1885 – Philodromidae,
- *Haplodrassus simplex* (Kulczynski, 1926) – Gnaphosidae,
- *Gnaphosa borealis* Thorell, 1875,
- *Incestophantes camtschadalicus* (Tanasevitch, 1988) – Linyphiidae,
- *Perro camtschadalis* (Kulczynski, 1885) – Linyphiidae,
- *Tarentula dybowskii* (Kulczynski, 1885) – Lycosidae,

– *Cheiracanthium orientale* Kulczynski, 1885 – Cheiracanthiidae.

То, что они пока не обнаружены за пределами Камчатки в сопредельных более северных регионах (Чукотка, Магаданская область) допускает возможность существования изолированных камчатских популяций этих видов в позднем плейстоцене.

4 вида относятся к эндемикам Северо-Востока Азии (Марусик, Еськов, 2009):

- *Flagelliphantes flagellifer* (Tanasevitch, 1987) – Linyphiidae,
- *Hilaria caniculata* (Emerton, 1915) – Linyphiidae,
- *Lepthyphantes bipilis* Kulczynski, 1885 – Linyphiidae,
- *Oryphantes bipilis* (Kulczynski, 1885) – Linyphiidae.

Если возвращаться к концепции А. И. Куренцова (1963) о реликтовых видах в фауне Камчатки, то на основании анализа ареалов распространения пауков мы выделили 2 группы реликтовых видов: реликты ангарской фауны и реликты берингийской фауны (Ненашева, 2015).

К реликтам **ангарской** фауны можно отнести следующие виды:

- *Ozyptila rauda* Simon, 1875 – Thomisidae,
- *Micaria subopaca* Westring, 1861 – Gnaphosidae,
- *Zora spinimana* (Sundevall, 1832) – Zoridae,
- *Dendryphantes rudis* (Sundevall, 1832) – Salticidae,
- *Achaeranea lunata* (Clerck, 1875) – Theridiidae,
- *Euryopis flavomaculata* (C. L. Koch, 1836) – Theridiidae,

- *Bolyphantes alticeps* (Sundevall, 1832) – Linyphiidae,
- *Diplocephalus subrostratus* (O. Pickard-Cambridge, 1873) – Linyphiidae,
- *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1832) – Linyphiidae,
- *Diplocentria rectangulata* (Emerton, 1915) – Linyphiidae,
- *Hilaria frigida* (Thorell, 1872) – Linyphiidae,
- *Nerienne clathrata* (Sundevall, 1830) – Linyphiidae,
- *Tetragnatha obtusa* C. L. Koch, 1837 – Tetragnathidae,
- *Pirata praedo* Kulczynski, 1885 – Lycosidae,
- *Emblyna brevidens* (Kulczynski, 1897) – Dictynidae.

К реликтам **берингийской** фауны можно отнести следующие виды:

- *Euryopis argentea* Emerton, 1882 – Theridiidae,
- *Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947 – Linyphiidae,
- *Arctosa raptor* (Kulczynski, 1885) – Lycosidae,
- *Hahnia glacialis* Soerensen, 1898 – Hahniidae.

Ландшафтно-зональные группы видов

Проблема выделения ландшафтно-зональных групп видов пауков (Arachnida: Aranei) в современной арахнологии разработана достаточно слабо. Попытка их классификации только в последнее время начала разрабатываться российскими арахнологами (Есюнин, Марусик, Танасевич, 2010; Марусик, 2007; Марусик, Еськов, 2009; Marusik, Koronen, 2005).

Между тем, 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; Стишов, 2004; Есюнин, Марусик, 2011).

Таблица 1

Ареалогическая структура аранеокомплексов Камчатки

	<i>АА</i>	<i>Г</i>	<i>ГАМ</i>	<i>ГАН</i>	<i>ГАБ</i>	<i>АБ</i>	<i>Б</i>	<i>БМ</i>	<i>БН</i>	<i>П</i>	<i>Т</i>
Циркумголарктические	3	-	-	1	5	3	6	3	5	10	7
Субциркумголарктические	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Космополитные	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Транспалеарктические	1	-	-	2	4	-	1	9	1	24	20
Транссибирские	2	-	-	1	1	2	-	2	1	1	-
Сибирские	3	-	1	1	5	2	4	4	1	1	-
Сибирско-неарктические	6	1	-	-	6	-	4	1	-	1	-
Голарктические	3	-	-	-	-	-	5	-	-	4	1
Западноберингийские	6	-	2	-	1	-	1	-	-	0	-

АА – арктоальпийские, *Г* – гипоарктические, *ГАМ* – гипоарктомонтанные, *ГАН* – гипоарктонеморальные, *ГАБ* – гипоарктобореальные, *АБ* – аркто-бореальные, *Б* – бореальные, *БМ* – бореально-монтанные, *БН* – бореально-неморальные, *П* – полизональные, *Т* – температурные

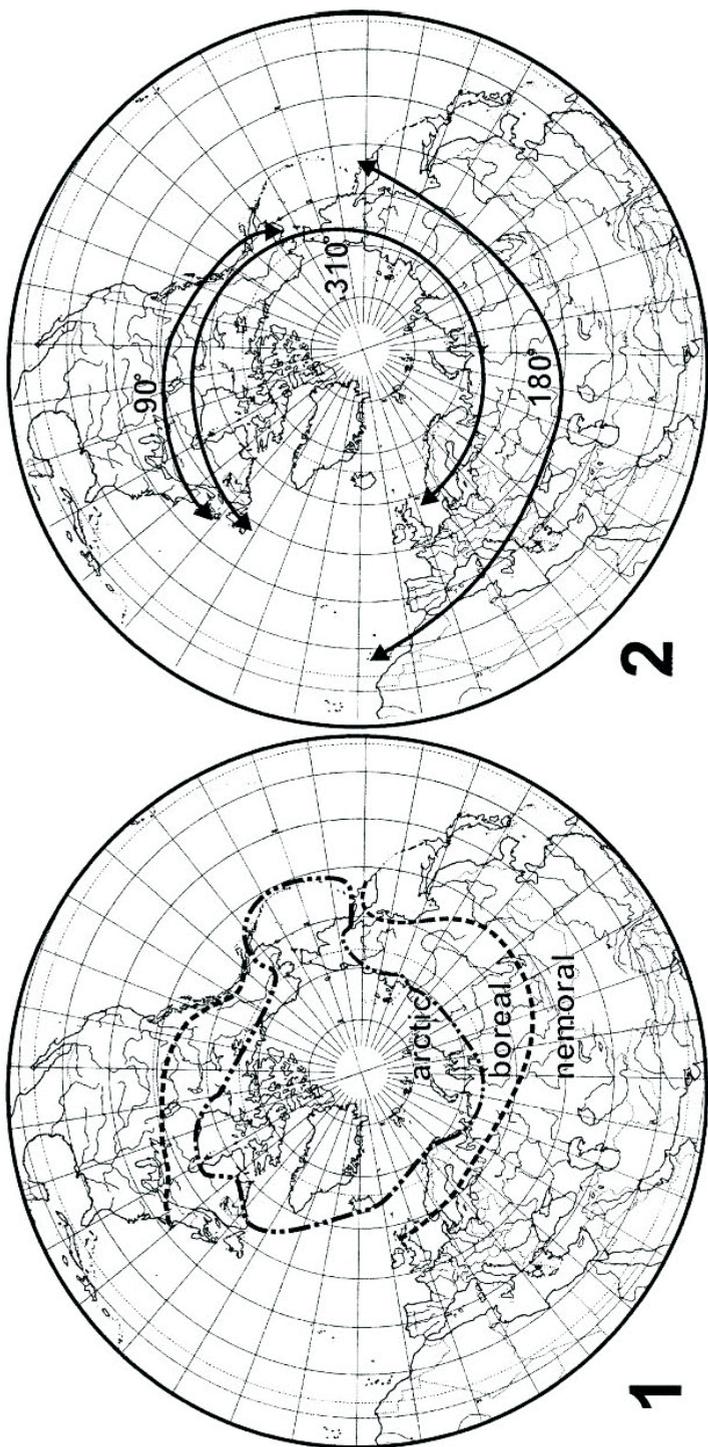


Рис. 4. Зональное положение оптимумов ареалов широтно-ландшафтных групп арктической области:

1 – зоны распространения ареаенофауны в пределах Голарктики,

2 – протяжённость неморальной и бореально-гипоарктической зон в пределах Голарктики

(по Marusik, Koronen, 2005)

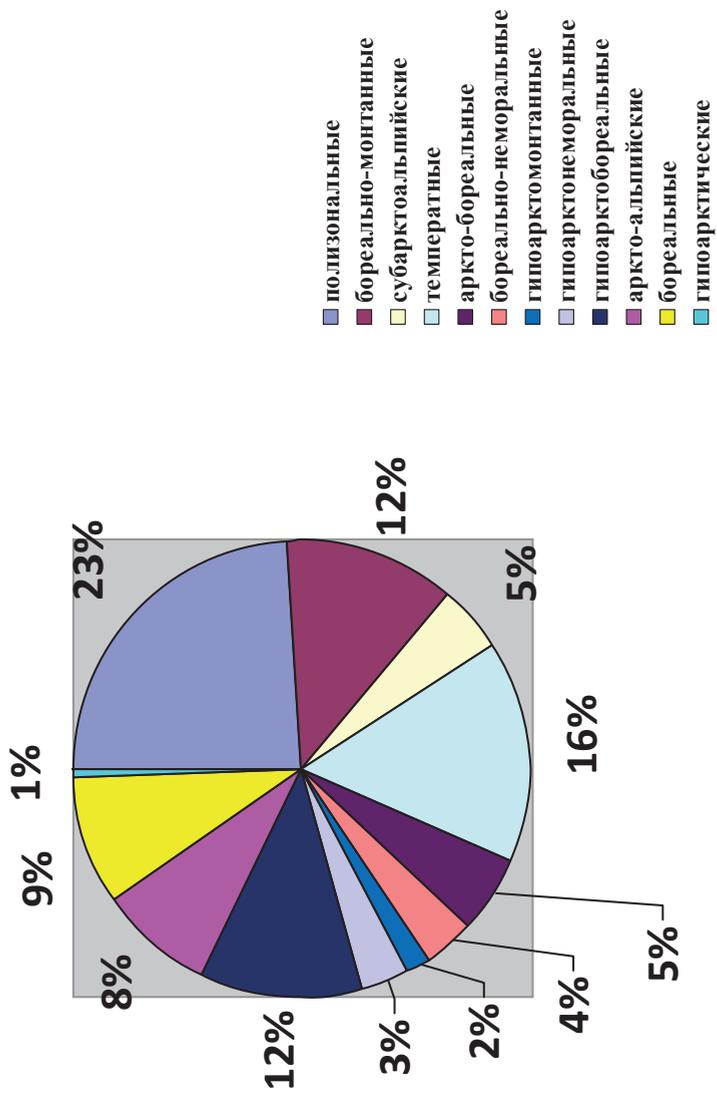


Рис. 5. Соотношение ландшафтно-зональных групп видов в аранеофауне Камчатки

Преимущественно зональный характер распределения пауков в пределах изучаемого региона обусловил возможность выделения ландшафтно-зональных видовых групп и комплексов. При их наполнении принимались во внимание не только границы, но и топография ареалов, типичность видов для ландшафта, оцениваемая по количественным показателям обилия и встречаемости в сообществах, их приуроченность к зональным или азональным (интразональным и экстразональным) сообществам. Таким образом, выявлялась зона «экологического оптимума» видов, на основе которой определялась их принадлежность к той или иной ландшафтно-зональной группе. Также учитывалось, что в горах картину ландшафтно-зонального распределения достаточно сильно искажает высотная поясность, способствующая проникновению пауков в несвойственные для них на равнине местообитания и ландшафты.

Широтно-ландшафтными или зональными группами видов мы, следуя, в основном, Ю. И. Чернову (1975) и М. С. Стишову (2004), называем группы видов со сходным положением оптимумов ареалов в системе природных зон (рис. 4). При этом под оптимумом ареала понимается та область, в которой вид проявляет наиболее тесную связь с зональными и интрастенозональными, т. е. наиболее специфичными для данного зонального подразделения местообитаниями. Подобный оптимум М. С. Стишов (2004) 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, и 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).

Анализ особенностей распространения свыше 200 известных на сегодняшний момент видов пауков, представленных в фауне Камчатки, показал, что всё их разнообразие можно условно объединить в 12 ландшафтно-зональных групп (рис. 5).

Ареалы *гипоарктических* видов охватывают т. н. южные тундры и лесотундру, а также иногда северные редколесья и северотаежные районы (Стишов, 2004). Их нельзя рассматривать ни как бореальные формы, заходящие в Арктику, ни как арктические, заходящие в лесную полосу, поскольку для них характерно наибольшее развитие в сопредельных частях арктической и бореальной зон. К таким видам на Камчатке можно отнести паука *Pardosa algens* (Kulczynski, 1908).

Гипоарктобореальные виды, обладая оптимумом ареала в указанном диапазоне, могут распространяться до крайнего юга таежной зоны, иногда проникая и в лесостепные районы (для камчатских пауков к качеству примера можно привести *Hilaria gibbosa* Tanasevitch, 1982;

Maso sundevalli (Westring, 1851); *Savignya birostrum* (Chamberlin et Ivie, 1947); *Pardosa adustella* Roewer, 1951; *Gnaphosa nigerrima* (L. Koch, 1878) и др.

Иную категорию составляют широтно-ландшафтные группы, объединяющие виды, свойственные тундровым ландшафтам, а также климатически сходным с ним поясам гор более южных зональных подразделений, по которым они распространяются далеко на юг. Разнообразие подобного типа распространения достаточно велико, которые можно условно разделить на аркто-гольцовые и арктоальпийские (М. С. Стишов, 2004 выделяет в этой категории также метаарктические виды, но для нашего региона они не характерны).

Оптимумы ареалов **аркто-гольцовых** видов, помимо тундровых территорий, охватывают также гольцовый пояс лесотундровой и таежной зон.

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). Мы посчитали целесообразным объединить их в одну группу с **субарктоальпийскими** видами. *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778); *Micaria rossica* Thorell, 1875; *Tibellus asiaticus* Kulczynski, 1908); *Collinsia holmgreni* (Thorell, 1872); *Dicumbium libidinosum* (Kulczynski, 1926); *Diplocephalus sphagnicolus* Eskov, 1988; *Erigone arctica* (White, 1852); *Hilaria caniculata* (Emerton, 1915); *Hilaria frigida* (Thorell, 1872); *Hypomma affine* Schenkel, 1930; *Islandiana*

alata (Emerton, 1919); *Islandiana cristata* Eskov, 1987; *Ivielum sibiricum* Eskov, 1988; *Kaestneria anceps* Kulczynski; *Lepthyphantes bipilis* Kulczynski, 1885; *Mecunargus tungusicus* (Eskov, 1981); *Monocerellus montanus* Tanasevitch, 1983; *Oryphantes bipilis* (Kulczynski, 1885); *Phlattothrata parva* (Kulczynski, 1926); *Scotinotylus alienus* (Kulczynski, 1885); *Arctosa raptor* (Kulczynski, 1885); *Pardosa groenlandica* (Thorell, 1872); *Pardosa tesquorum* (Odenvall, 1901); *Hahnia glacialis* Soerensen, 1898; *Dictyna schmidti* Kulczynski, 1926; *Tibellus asiaticus* Kulczynski, 1908.

Оптимум **гипоаркто-монтанных** видов, помимо зонального диапазона, свойственного гипоарктам, распространяется и на субальпийский пояс гор, т. е. эта группа как бы параллельна аркто-альпийцам. *Bathylinyphia maior* (Kulczynski, 1885); *Bathyphantes pogonias* Kulczynski, 1885; *Ceraticelus orientalis* Eskov, 1987.

Гипоаркто-неморальные виды. *Bathyphantes humilis* (L. Koch, 1879); *Maso sundevalli* (Westring, 1851); *Tmeticus tolli* Kulczynski, 1908; *Aculepeira ceropegia* (Walckenaer, 1802); *Aculepeira packardi* (Thorell, 1875); *Dictyna uncinata* Thorell, 1856.

Гипоаркто-бореальные виды. *Ceratinella brevis* (Wider, 1834); *Eskovia exarmata* (Eskov, 1989); *Estrandia grandaeva* (Keyserling, 1886); *Gnathonarium taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Hilaria gibbosa* Tanasevitch, 1982; *Hilaria herniosa* (Thorell, 1875); *Horcotes strandi* (Sytshenskaja, 1935); *Kikimora palustris* Eskov, 1988; *Macarargus multesimus* (O. Pickard-Cambridge, 1873);

Mughiphantes (*Whymperiphantes*) *taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge); *Parawubanooides unicornis* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Porrhomma boreale* (Banks, 1899); *Savignya birostra* (Chamberlin et Ivie, 1947); *Scotinotylus sacer* (Crosby, 1929); *Stemonyphantes sibiricus* (Grube, 1861); *Tenuiphantes nigriventris* (L. Koch, 1879); *Tibioplus diversus* (L. Koch, 1879); *Tiso aestivus* (L. Koch, 1872); *Wubanooides fissus* (Kulczynski, 1926); *Pardosa adustella* Roewer, 1951; *Clubiona latericia* Kulczynski, 1926; *Gnaphosa nigerrima* (L. Koch, 1878).

Полизоональные виды одинаково характерны для многих природных зон. Для Камчатки можно назвать таких типичных представителей фауны пауков, как *Achaeranea lunata* (Clerck, 1785); *Euryopis flavomaculata* (C. L. Koch, 1836); *Robertus lividus* (Blackwall, 1836); *Theridion impressum* L. Koch, 1881; *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841); *Dactylopiastes video* (Chamberlin et Ivie, 1947); *Diplocephalus subrostratus* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830); *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758); *Aculepeira packardi* (Thorell, 1875); *Lasiargus hirsutus* (Menge, 1869); *Lepthyphantes abiskoensis* Holm, 1945; *Lepthyphantes alacris* (Blackwall, 1835); *Lepthyphantes karpinskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Lepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830); *Lepthyphantes nigriventris* (L. Koch, 1879); *Lepthyphantes pseudoobscurus* Marusik, Hippa et Koponen, 1996; *Lepthyphantes suffusus* Strand, 1901; *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830); *Microneta viaria* (Blackwall, 1841); *Minyrioloides trifrons* (O. Pickard-Cambridge, 1863); *Poecilometes variegata* (Blackwall, 1841); *Semljicola angulatus* (Holm, 1963); *Sisicus apertus* (Holm, 1939); *Thyreosthenius*

parasiticus (Westring, 1851); *Walckenaeria cuspidata* Blackwall, 1833; *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823; *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758); *Tetragnatha obtusa* C. L. Koch, 1837; *Araneus quadratus* Clerck, 1758; *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844); *Larinioides cornutus* Clerck, 1758; *Larinioides patagiatus* (Clerck, 1758); *Pardosa atrata* (Thorell, 1873); *Tarentula aculeata* (Clerck, 1758); *Tarentula cuneata* (Clerck, 1758); *Tarentula pulverulenta* (Clerck, 1758); *Trochosa terricola* Thorell, 1856; *Tegenaria domestica* (Clerck, 1758); *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758); *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802); *Micaria rossica* Thorell, 1875; *Zelotes subterraneus* (C. L. Koch, 1833); *Philodromus aureolus* (Clerck, 1758); *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802); *Philodromus poecilus* (Thorell, 1872); *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802); *Evarcha falcata* (Clerck, 1758); *Marpissa pomatia* (Walckenaer, 1802).

Аркто-бореальные виды одинаково характерны для тундровой зоны и бореальных широт. *Agyneta allosubtilis* Loksa, 1965; *Agyneta pseudosaxatilis* Tanasevitch, 1984; *Agyneta similis* (Kulczynski, 1962); *Oreonetides vaginatus* (Thorell, 1872); *Gnathonarium suppositum* (Kulczynski, 1885); *Minica exarmata* Eskov, 1989; *Oreonetides vaginatus* (Thorell, 1872); *Walckenaeria karpinskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Dictyna major* Menge, 1869; *Clubiona propinqua* L. Koch, 1879.

Бореальные виды свойственны таежной зоне. *Diplocentria rectangulata* (Emerton, 1915); *Dismodicus alticeps* Chamberlin et Ivie, 1947; *Erigone atra* Blackwall, 1833; *Leptuphantes luteipes* (L. Koch, 1879); *Tunagyna debilis* (Banks, 1892); *Larinioides cornutus* Clerck, 1758;

Tibellus oblongus (Walckenaer, 1802); *Lepthyphantes complicatus* (Emerton, 1882); *Lepthyphantes luteipes* (L. Koch, 1879); *Tmeticus affinis* (Blackwall, 1855); *Walckenaeria lepida* (Kulczynski, 1885); *Araneus marmoreus* Clerck, 1758; *Araniella proxima* (Kulczynski, 1885); *Clubiona kulczynskii* Lessert, 1905; *Clubiona riparia* L. Koch, 1866; *Micaria pulicaria* (Sundevall, 1831); *Tibellus maritimus* (Menge, 1875); *Ozyptila sincera* Kulczynski, 1926; *Xysticus emertoni* Keyserling, 1880; *Heliophanus camtschadalicus* Kulczynski, 1885.

Бореально-монтанные виды. *Enoplognatha tecta* (Keyserling, 1884); *Euryopis argentea* Emerton, 1881; *Collinsia submissa* (L. Koch, 1879); *Erigone simillima* Keyserling, 1866; *Impropantes complicates* (Emerton, 1882); *Lepthyphantes flexilis* Tanasevitch, 1986; *Lepthyphantes taczanowskii* (O. Pickard-Cambridge, 1873); *Maro sibiricus* Eskov, 1980; *Semljicola thaleri* (Eskov, 1981); *Zygiella dispar* (Kulczynski, 1885); *Pardosa lapponica* (Thorell, 1872); *Pardosa lyrata* (Odenvall, 1901); *Pirata praedo* Kulczynski, 1885; *Tarentula hirtipes* Kulczynski, 1908; *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802); *Gnaphosa muscorum* (L. Koch, 1866); *Micaria subopaca* Westring, 1861; *Ozyptila orientalis* Kulczynski, 1926; *Ozyptila rauda* Simon, 1875; *Xysticus obscurus* Collett, 1877; *Xysticus sibiricus* Kulczynski, 1908; *Dendryphantes rudis* (Sundevall, 1832); *Marpissa radiata* (Grube, 1859); *Sitticus caricis* (Westring, 1861).

Бореально-неморальные виды. *Allomengea dentisetis* (Grube, 1861); *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841); *Diplocentria bidentata* (Emerton, 1882); *Helophora insignis* (Blackwall, 1841); *Kaestneria pullata* (O. Pickard-Cambridge,

1863); *Silometopoides sphagnicolus* Eskov et Marusik, 1992; *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836).

Температные виды характерны для всех умеренных широт. *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758); *Theridion pictum* (Walckenaer, 1802); *Agyphantes expunctus* (O. Pickard-Cambridge, 1875); *Allomengea scorpigera* (Grube, 1859); *Bolyphantes alticeps* (Sundevall, 1832); *Centromerus sylvaticus* (Blackwall, 1841); *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1832); *Erigonidium graminicola* (Sundevall, 1830); *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834); *Lepthyphantes expunctus* (O. Pickard-Cambridge, 1875); *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1867); *Lepthyphantes mengei* Kulczynski, 1887; *Neriere clathrata* (Sundevall, 1830); *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834); *Tenuiphantes alacris* (Blackwall, 1853); *Pachygnatha degeeri* Sundevall, 1830; *Tetragnatha dearmata* Thorell, 1873; *Tetragnatha pinicola* L. Koch, 1870; *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836); *Zora spinimana* (Sundevall, 1832); *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861); *Araneus alsine* (Walckenaer, 1802); *Araneus diadematus* Clerck, 1758; *Cercidia prominens* (Westring, 1851); *Acantholycosa lignaria* (Clerck, 1758); *Pardosa palustris* (Linnaeus, 1758); *Pardosa riparia* (C. L. Koch, 1847); *Pardosa schenkeli* Lessert, 1904; *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861); *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1758); *Dictyna pusilla* Thorell, 1856; *Zora spinimana* (Sundevall, 1832).

Считается, что паукам как группе в целом свойственна достаточно слабая широтно-ландшафтная дифференциация и практически повсеместное преобладание полизональных и температурных видов. Это прямо связано с низким филогенетическим уровнем и от-

носительной примитивностью данной группы, что обуславливает преобладание пассивных путей адаптаций к экстремальным условиям, за счет чего ими достигается относительная «независимость» от ландшафтно-климатических условий (Стишов, 2004).

Необходимо отметить, что в горах севера Дальнего Востока животный мир разнообразнее, чем на равнинах, поскольку в комплексе горных фаун принимают участие, помимо зональных форм, также виды, свойственные разным высотным поясам или внепоясным элементам горного ландшафта (Куренцов, 1963; Север..., 1970; Стишов, 2004). На Камчатке субальпийский пояс образован зарослями кедрового и ольхового стлаников и занимают значительные площади. Его фауна сходна с субальпийской фауной колымских гор, но на Камчатке отсутствуют некоторые сибирские формы, зато обитают более южные виды, не достигающие североохотских горных массивов.

Альпийский пояс отличается особо суровыми условиями жизни, близкими к условиям арктических тундр, и полным отсутствием древесной и крупноросистой растительности. 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 выделять верхний пояс гор в самостоятельный крупный зоогеографический регион (Север..., 1970).

Уместно также напомнить, что в зональной хронологии таксона очень большую роль играют конкретная среда обитания и образ жизни. Даже наиболее эвритопные виды не могут в равной степени осваивать

зональные сообщества нескольких зон. Строго зональный тип распределения, подразумевающий жесткую приуроченность к зональным почвенно-растительным группировкам, является чертой узкой специализации.

Выводы

1. Предварительный ареалогический анализ фауны пауков Камчатки показывает, что около трети (35 %) составляют широко распространенные транспалеарктические виды. Около 23 % составляют циркумголарктические виды. 12 % приходится на долю сибирских видов, 8 % – на долю сибирско-неарктических видов, 6 % – на долю транссибирских видов, 5 % – западноберингийские виды, 4 % – голарктические виды, по 3 % – неарктическо-восточноберингийские виды и транспалеарктическо-западноеарктические виды.

2. Ядро аранеокомплексов Камчатки составляют полизональные, температурные, гипоарктобореальные и бореально-монтанные виды. Это связано, на наш взгляд, с исторически сложившимися условиями формирования ландшафтов полуострова, о чем подробно говорилось выше.

3. На основании проведенного анализа ареалов и вероятных истоках эндемизма пауков региона можно сделать вывод, что аранеофауна Камчатки представляет собой конгломерат видов – как реликтов местной фауны различного происхождения, так и выходцев из различных фауногенетических центров.

Список литературы

Аверин Ю. В. 1957. Зоогеографический очерк Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. – Т. LXII. – Вып. 5. – С. 29–38.

Арнольди К.В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. журн. – Т. 36. – № 11. – С. 1609–1629.

Боярская Т. Д. 1989. Об особенностях палеоклиматических изменений плейстоцена в некоторых районах на территории СССР // Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. – М.: Наука. – С. 33–38.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В. 1984. Четвертичные оледенения Камчатки и Курильских островов // Плейстоценовые оледенения востока Азии. – Магадан: ДВНЦ СВКНИИ АН СССР. – С. 90–102.

Верховская Н. Б., Кундышев А. С. 1987. Четвертичные отложения западного побережья Берингова пролива. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 116 с.

Давидович Т. Д., Иванов В. Ф. 1976. Климат прибрежных районов восточной Чукотки в позднем плейстоцене и голоцене // Геокриологические условия формирования верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений на северо-востоке СССР. – Магадан: СВКНИИ АН СССР. – С. 22–33.

Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография: географическое распространение животных. – М.: Прогресс. – 520 с.

Дедюхин С. В. 2011. Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых: учеб-

но-методическое пособие. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет». – 93 с.

Дементьев Г. П. 1940. Материалы к авиафауне Коряцкой земли // Матер. к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые МОИП. Отд. зоол. – Вып. 2 (XVII). – М. – 83 с.

Еськов К. Ю. 1985. Пауки тундровой зоны СССР // Фауна и экология пауков СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – Т. 139. – С. 121–128.

Есюнин С. Л. 1999. Структура и разнообразие населения пауков зональных и горных тундр Урала // Зоол. журн. – Т. 78. – Вып. 6. – С. 654–671.

Есюнин С. Л., Марусик Ю. М., Танасевич А. В. 2010. Тезисы к разработке современных принципов ареалогии // Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск. – С. 81–82.

Есюнин С. Л., Марусик Ю. М. 2011. Опыт ареалогии пауков Урала и Приуралья // Вестн. Пермского у-та. Биол. – Вып. 1. – С. 32–36.

Кожанчиков И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. – М.: Высшая школа. – 286 с.

Колосов А. М. 1980. Зоогеография Дальнего Востока. – М.: Мысль. – 254 с.

Кулаков А. П. 1973. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. – Новосибирск: Наука. Сибирское отд. – 187 с.

Куренцов А. И. 1963. Зоогеография Камчатки // Фауна Камчатской области. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – С. 4–64.

Куренцов А. И. 1965. Решение некоторых вопросов зоогеографии Дальнего Востока // Записки Приморского филиала Географ. общ-ва Союза ССР. – № 1 (XXIV). – Владивосток: ДВ книжн. изд-во. – С. 7–16.

Куренцов А. И. 1966. О зоогеографических особенностях фауны Камчатской области // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. – М.-Л.: Наука. – С. 63–76.

Куренцов А. И. 1967. Энтомофауна горных областей Дальнего Востока СССР (эколого-географический очерк). – М.: Наука. – 94 с.

Лазуков Г. И. 1989. Плейстоцен территории СССР: Учебное пособие для студентов географических специальностей ВУЗов. – М.: Высшая школа. – 319 с.

Лобков Е. Г. 2002. Камчатка – локальный центр современного биологического формообразования: история становления и возможные тенденции динамики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. III науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. – С. 122–131.

Лобков Е. Г. 2010. Орнитологическое районирование и оптимизация сети особо охраняемых природных территорий в бассейне реки Пенжины (Северо-Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. X межд. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения Г. В. Стеллера. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 61–79.

Мартыненко А. Б. 2007. Провизорное районирование Дальневосточного федерального округа Российской

Федерации для зоогеографических целей // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Вып. XVIII. – Владивосток. – С. 29–47.

Марусик Ю. М. 2005. Пауки и сенокосцы побережья Тауйской губы и прилежащих участков северного Охотоморья // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. – Владивосток: Дальнаука. – С. 262–289.

Марусик Ю. М. 2007. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография // Автореф. ... докт. биол. наук. – СПб.: СПбГУ. – 36 с.

Марусик Ю. М. 2009. Енисейская зоогеографическая граница и распространение пауков в северной Азии // Изв. Иркутского гос. у-та. Сер. «Биология. Экология». – Т. 2. – № 1. – С. 49–52.

Марусик Ю. М., Еськов К. Ю. 2009. Пауки (Arachnida: Aranei) тундровой зоны России // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва-София: Товарищ. науч. изд. КМК – Pensoft Pbl. – С. 92–123.

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

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

Михайлов К. Г. 1997. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. – М.: Зоол. музей МГУ. – 416 с.

Мутин В. А. 2014. Скандинавия и Камчатка: ключи к познанию фауногенеза в Палеарктике // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Вып. XXV. – Владивосток. – С. 13–24.

Ненашева Е. М., Зыков В. В. 2014. Обзор фауны и биологии пауков (Arachnida: Araneae) Камчатки на примере экосистем природного парка «Вулканы Камчатки» // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. XIV межд. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. В. Я. Леванидова. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 79–95.

Ненашева Е. М. 2015. Обзор фауны пауков Камчатки в биогеографическом аспекте // Матер. XXXII Крашенинниковских чтений. – Петропавловск-Камчатский: Информационно-изд. центр Камч. краевой науч. библиотеки им. С. П. Крашенинникова. – С. 245–248.

Никольская В. В. 1973. О специфике и практическом значении высотной поясности ландшафта молодых вулканических областей Дальнего Востока // Природа и человек. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – С. 69–74.

Питеркина Т. В. 2009. Пауки (Arachnida, Aranei) Джаныбекского стационара (Западный Казахстан): конкретная фауна в биогеографическом аспекте // Виды и сообщества в экстремальных условиях. – Москва-София: Товарищ. науч. изд. КМК – Pensoft Pbl. – С. 335–352.

Пузанов И. И. 1938. Зоогеография. – М.: Учпедгиз. – 358 с.

Север Дальнего Востока. 1970. – М.: Наука. – 488 с.

Стишов М. С. 2004. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. – Йошкар-Ола: Изд-во Марийского полиграфкомбината. – 596 с.

Чернов Ю. И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль. – 222 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биол. – Т. 122. – Вып. 1. – С. 26–45.

Danks H. V. 1981. Arctic Arthropods. – Ottawa: Tyrell Press Ltd. – 698 p.

Deltshev C. 2004. A review of the family Linyphiidae (Araneae) in Bulgaria, faunistic and zoogeographical analyses // European Arachnology 2003 (Proceedings of the 21st European Colloquium of Arachnology, St.-Petersbourg, 4–9 August 2003). – Moscow: KMK Scientific Press Ltd. – P. 53–66.

Dondale C. D., Render J. H., Marusik Yu. M. 1997. Spiders (Araneae) of the Yukon // in H. V. Danks and J. A. Downes (Eds.), Insects of Yukon. Biological survey of Canada (Terrestrial arthropods). – Ottawa. – P. 73–113.

Kulczynski W. 1885. Araneae in Camtschadalia a Dre B. Dybowski collectae // Pam. Wydz. matem.-przyr. Akad. Umiej. Krakow. – Т. 11. – P. 1–60.

Kulczynski W. 1926. Arachnoidea camtschadalia // Annu. Zool. Muz. AN USSR. – Т. 27. – No. 1. – P. 29–72.

Marusik Yu.M., Koponen S. 2005. A survey of spiders (Araneae) with Holarctic distribution // The Journal of Arachnology. – Vol. 33. – P. 300–305.

Marusik Yu. M., Khruluova O. A. 2011. First data on spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei, Opiliones) from Karaginski Island, Eastern Koryakia, Kamchatka Peninsula // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 20. – No. 4. – P. 232–329.

Marusik Yu. M., Omelko M. M., Ryabukhin A. S. 2013. New data on spiders (Aranei) from Eastern Koryakia, Kamchatka Peninsula // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 22. No. 4. – P. 363–377.

Marusik Yu. M., Ryabukhin A. S., Kuzminykh G. V. 2010. New data on spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei & Opiliones) from Western Koryakia, Kamchatka Peninsula // *Arthropoda Selecta*. – Vol. 19. No. 4. – P. 227–236.

Mikhailov K. G. 2012. The spider fauna of Russia and adjacent regions: a 2009 update // *Russian Entomological Journal*. – Vol. 21. No. 2. – P. 165–168.

Schenkel E. 1930. Die Araneiden der schwedischen Kamtchatka Expedition 1920–1922 // *Ark. Zool*. – Bd. 21 A. H. 15. – S. 1–33.

Sytshevskaja V. I. 1935. Etude sur les Araignees de la Kamtchatka // *Folia zool. hydrobiol*. – Vol. 8. – No. 1. – P. 80–103.