

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия

« _____ » _____ 2020 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Влияние потока имаго хирономид на разнообразие пауков прибрежных
местообитаний степных водоемов




тема

06.04.01 «Биология»

код и наименование направления

06.04.01.04 «Гидробиология и ихтиология»

код и наименование магистерской программы

| | | | |
|----------------------|---|-----------------------|-----------------------|
| Научный руководитель |  | <u>доцент, к.б.н.</u> | <u>Борисова Е. В.</u> |
| Выпускник |  | | <u>Дименко О. С.</u> |
| Рецензент |  | <u>с.н.с., к.б.н.</u> | <u>Толмеев А.П.</u> |

Красноярск 2020

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Влияние потока имаго хирономид на разнообразие пауков прибрежных местообитаний степных водоемов» содержит 62 страницы текстового документа, 10 иллюстраций, 5 таблиц, 4 приложения и 50 использованных источников.

Ключевые слова: хортобионтные пауки, численность пауков, биоразнообразие локальных сообществ, хирономиды, степные водоемы, озеро Шира.

Цель работы – охарактеризовать влияние объемов потока имаго хирономид на разнообразие комплекса и численность пауков прибрежных местообитаний степных водоемов Ширинского района.

Получены данные о видовом составе и численности арахнокомплекса, на основании которых проведена оценка разнообразия и выравненности сообществ хортобионтных пауков в разноудаленных от берега местообитаниях трех модельных водоемов в течение сезона.

Анализ арахнокомплекса района исследования показал сезонную динамику видового состава. Территориальные комплексы видов в период массового вылета хирономид в береговых биотопах формируют своеобразное сообщество, что может быть обусловлено преобладанием имаго гетеротопных насекомых в составе добычи. По результатам дисперсионного анализа на структуру и разнообразие сообществ хортобионтных пауков в большей степени оказывает влияние наличие пастбищной нагрузки. Влияние на показатели разнообразия обилия хирономид и типа биотопа статистически незначимо, что подтверждают результаты анализа «Rarefaction».

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 7 |
| Глава I. Обзор литературы | 9 |
| 1.1. Биологическая характеристика и фауна сибирских представителей отряда Aranei..... | 9 |
| 1.2. Особенности строения и экологии пауков травянистых сообществ. ... | 15 |
| 1.3. Специализация пауков к питанию летающими насекомыми | 16 |
| 1.4. Хирономиды как пищевой ресурс наземных пауков | 19 |
| 1.5. Растительность лесостепной природной зоны заповедника «Хакасский»..... | 24 |
| Глава II. Район и методы исследования..... | 27 |
| 2.1. Характеристика района исследования | 27 |
| 2.2 Материалы и методы исследования | 30 |
| Глава III . Результаты исследований | 35 |
| 3.1 Оценка численности пауков в разноудаленных от берега местообитаниях модельных водоемов. | 35 |
| 3.2. Динамика видового состава и разнообразия арахнокомплекса разнотипных местообитаний | 35 |
| 3.3. Дисперсионный анализ показателей разнообразия комплекса пауков. | 35 |
| ВЫВОДЫ..... | 36 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 50 |
| Приложение А. | 43 |
| Приложение Б. | 60 |
| Приложение В..... | 61 |
| Приложение Г..... | 62 |

ВВЕДЕНИЕ

Современная наука интересуется пауками по многим причинам. Гены пауков, отвечающие за производство токсинов, используются в генной инженерии [12], яды пауков применяются в медицинских целях [13], паутина используется в работе над оптическими системами связи [10]. Некоторые виды пауков имеют узкую пищевую специализацию, но большинство являются полифагами, питаются представителями почти всех отрядов насекомых, а также некоторыми видами клещей, участвуя в регуляции численности вредителей растений, переносчиков опасных заболеваний человека [21]. Пауки, используя паутину, способны уничтожить количество насекомых, в 50 раз превышающее их пищевые потребности. В прибрежных местообитаниях пауки играют значительную роль в потреблении насекомых, личинки которых развиваются в воде, особенно в период их массового вылета из водоема [1]. Произведенные во внутренних водах дополнительные источники вещества и энергии приобретают исключительное значение в наземных малопродуктивных аридных ландшафтах. Субсидии дефицитных на суше веществ, например длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот омега-3, которые синтезируются преимущественно водными продуцентами [4], могут отражаться на разнообразии и устойчивости наземных биосистем самого различного уровня [3]. Озеро Шира является объектом изучения потоков органического вещества между гидробионтами и наземной экосистемой [14, 19]. Поэтому научный интерес представляет характеристика комплекса пауков и их участия в потреблении амфибионтных насекомых как одного из наземных звеньев трофической сети экосистемы озера Шира.

Цель работы: охарактеризовать влияние объемов потока имаго хирономид на разнообразие комплекса и численность пауков прибрежных местообитаний степных водоемов Ширинского района.

Для достижения данной цели были определены задачи:

1. Выявить видовой состав комплекса пауков травостоя и оценить численность пауков в разноудаленных от берега местообитаниях на трех модельных водоемах;
2. Охарактеризовать пространственную и сезонную динамику видового состава комплекса пауков в районе исследования;
3. Оценить разнообразие комплекса пауков разнотипных местообитаний;
4. Провести дисперсионный анализ показателей разнообразия сообществ пауков, формирующихся при наличии различных факторов (особенности биотопа, обилие хирономид, выпас скота).

Глава I. Обзор литературы

1.1. Биологическая характеристика и фауна сибирских представителей отряда Aranei.

Пауки (отряд Aranei) – многочисленная и разнообразная группа хищных членистоногих, являющихся одним из наиболее обширных отрядов класса паукообразных. На данный момент насчитывается более 48,5 тыс. видов пауков, список которых ежегодно пополняется [17].

Представители класса Пауки (Aranei) имеют следующие особенности внешнего строения. У пауков тело состоит из головогруды и брюшка, они соединены между собой тонким стебельком. На головогруды расположено шесть пар конечностей: ногощупальцы и четыре пары ходильных ног. Усики отсутствуют. В брюшке паука находятся паутинные железы, их протоки открываются на верхушках трех пар паутинных бородавок. Эти особенности внешнего строения позволяют паукам заселять самые разнообразные местообитания и приспосабливаться к меняющимся условиям; использовать для питания беспозвоночных животных в широком спектре жизненных форм. В ходе эволюции семейства приобрели специализированные особенности внешнего строения [16].

Головогрудь сверху укрыта плотным щитом, на его переднем крае расположены простые глаза, чаще всего их четыре пары. У некоторых групп задние глаза сдвинуты кзади (Salticidae). У ряда групп некоторые глаза могут быть угловатыми (треугольными), например, у Gnaphosidae. У Salticidae средние глаза переднего ряда часто ярко окрашены: могут быть синими, зелёными, красными. Хелицеры заканчиваются подвижным коготком и служат для умерщвления, удержания и размельчения добычи, а также для защиты от врагов. На них могут быть дополнительные зубцы на передней или боковой поверхности базального членика (Tetragnatha). У некоторых таксонов верхняя-боковая часть хелицеры с мощным валиком (мышцелком) к которому крепятся мышцы (например, у Araneidae). У Tetragnatha основание

коготка может быть с выростами. У некоторых групп внутренний или наружный-верхний край максилл видоизменён — несёт выросты (Salticidae). У Linyphiidae верхняя часть губы несколько расширена и утолщена. Ногощупальцы густо покрыты чувствительными щетинками. Ими паук ощупывает добычу, очищает хелицеры после питания. Самки используют их для постройки кокона, а самцы переносят ими половые клетки при размножении, нередко и хелицеры участвуют в процессе размножения (Pholcidae и Tetragnathinae) [46, 28, 26, 18, 16].

Брюшко — задний отдел тела, все сегменты которого срастаются между собой. На нижней стороне брюшка находятся отверстия органов дыхания: легочные мешки и трахеи. Непарное дыхальце у подавляющего большинства видов расположено чуть спереди от паутинных бородавок. В некоторых случаях (Argyronetidae, Anyphaenidae, Hahniidae) дыхальце сдвинуто вперёд и располагается примерно посередине между эпигастральной щелью и паутинными бородавками. Там же находится половое отверстие самок — эпигина. Эпигина отсутствует у Tetragnathinae (Tetragnathidae) и у гаплогинных пауков (искл. Pholcidae). На верхушке брюшка — три пары паутинных бородавок [46, 28, 26, 18, 16].

Строящие ловчую сеть пауки, имеют на лапках ходильных ног особые мощные изогнутые коготки. Коготки используются для строительства ловчей сети и передвижения по ней. На верхних члениках ног расположены волоски, с которыми связаны железы, выделяющие клейкое вещество. Оно служит для прикрепления к различным поверхностям. В некоторых группах (Oonopidae) коготки сидят на выросте лапки, называемом онихумом. Лапки IV у Theridiidae и Nesticidae с вентральным рядом пильчатых щетинок. У кривеллятных пауков на предлапке IV всегда есть каламиструм. У бродячих пауков-засадников (Thomisidae) две задние пары существенно короче передних двух пар. У пауков-волков (Lycosidae) ноги примерно одинаковой длины, но четвёртая пара самая длинная. Передняя пара у самцов некоторых

видов (Salticidae) может быть утолщена, иметь особую окраску, нести многочисленные железы, видоизмененные волоски [46, 28, 26, 18, 16].

Пауки - очень агрессивные хищники. Они пожирают не только насекомых, но и других пауков. Нередко самец становится жертвой самки. Паук убивает свою жертву с помощью яда, выделяемого ядовитой железой, протоки которой открываются на концах хелицер (челюстей). Этот яд очень сильно действует на насекомых, но у большинства пауков он не опасен для крупных животных [45].

Гнездо паука соединено с центром ловчей сети сигнальной нитью. Движения жертвы, попавшей в ловчую сеть, вызывают колебания паутины, которые передаются к гнезду паука. Они являются для паука сигналом: «добыча в сети». Паук ловит жертву, затем вонзает хелицеры, вводит яд и пищеварительные соки. Затем он опутывает добычу клейкой паутиной и оставляет ее. Пауки питаются только жидкой пищей, поэтому он выжидает в укрытии, пока внутренности жертвы переварятся. Примерно через час паук возвращается и высасывает жидкое содержимое жертвы. От жертвы остается только хитиновый покров [45].

Ловчие сети разных семейств пауков бывают различной формы: в виде колеса, гамака, воронки или сложного переплетения нитей. Паутина употребляется пауками не только для плетения сетей. Есть виды, не плетущие ловчих сетей, они подкарауливают добычу и нападают (пауки-охотники). Некоторые из них устраивают свои гнезда в почве, они роют норы, стенки которых выстилаются паутиной. Из паутины изготавливается изготовления яйцевой кокон, в который самка откладывает яйца, а затем нередко охраняет его, сидя поблизости, или носит с собой, прикрепив к брюшку [45].

Отдельные виды пауков приурочены к определенным местообитаниям. Одни встречаются в лесах, устраивая гнезда на деревьях и кустарниках, или в лесной подстилке; другие виды селятся на открытых местах среди

травянистой растительности. Есть виды, живущие только вблизи водоемов. Есть и такие пауки, которые живут рядом с человеком и встречаются преимущественно в домах. Состав фауны пауков является характерным для различных географических областей и может служить объектом для зоогеографического анализа [18, 33]. Повсеместная распространенность и высокая численность пауков-тенетников позволяет использовать их в качестве индикаторных форм при оценке состояния природных экосистем [40].

Фауна пауков степной и лесостепной зон обильна и разнообразна. Из 507 видов здесь преобладают широко распространенные формы: в основном - европейско-сибирские (212 видов), а также свойственные всей Голарктике (42 вида) и даже космополитические (8 видов). Но наиболее специфическую часть степной фауны (43%) составляет комплекс южных форм - средиземноморские (75 видов), южноевропейские (51 вид) и эндемики (62 вида, или около 12% всей аранеофауны). Немало видов пустынной зоны (около 34%) [46].

В открытых степных пространствах с однообразной растительностью характерны многочисленные пауки-бокоходы - *Xysticus striatipes*, *Philodromus histrio*, *Thomisus dibits*, *Misumenops tricuspidata* - и др., для типчаково-ковыльной степи - особенно *Heriaeus oblongus*. В открытых степях встречаются также *Araneus adiantus*, *A. viclorius*, *Argiope lobata* и *A. bruennichi*. также для этой зоны характерны каракут - *Latrodectus tredecimguttatus*, и *Theridium impressum*, делающий гнезда-колпачки на высоких растениях. Обычны *Theridula ovsjanmkovi*, *Pisaura mirabilis* и различные виды *Chiracanthium*, *Linyphia*, *Dictyna*, *Oxyopes*, *Heliophanus*. На лугах и в разнотравных ковыльных степях наряду со многими из этих форм обитают мезофильные *Tibellus oblongus*, *T. maritimus*, *Xysticus cristatus*, *Misumena vatia*, *Araneus quadratus*, *A. proximus*, *Singa hamata*, виды *Sitticus* и др. [28].

В прибрежных зарослях около водоемов обычны *Larinioides folium*, *Singa nitidula*, *Tetragnathidae* (в том числе *Eucta lutescens*), *Thomisidae*, *Clubionidae* и др. У воды встречаются *Pirata*, *Dolomedes fimbriatus* [28].

Состав фауны пауков является характерным для различных географических областей и может служить материалом для зоогеографического анализа. Во многих экосистемах пауки представлены типичными видовыми комплексами и составляют большую часть фауны наземных членистоногих. Высокая численность и повсеместная распространенность позволяет использовать их в качестве удобных индикаторных форм при характеристике сообществ в широком спектре прикладных задач [47].

Несмотря на многолетнюю историю исследований и большую работу, выполненную отечественными учеными, степень изученности фауны пауков территории России в настоящее время, в том числе и Алтае-Саянского экорегиона гораздо ниже, чем во многих странах Западной Европы. Следует отметить, что в последнее время отмечается повышение интереса к этой группе членистоногих, что выражается в увеличении количества научных работ, посвященных изучению систематики и экологии отряда *Aranei* [35].

Исследование фауны пауков Северного Алтая показало, что там обитает не менее 229 видов пауков из 22 семейств, из которых 33 новые для территории Алтая. Наиболее богато видами представлены семейства: *Linyphiidae* – 48 видов, *Gnaphosidae* – 29, *Lycosidae* – 27, *Thomisidae* – 20. Представители этих семейств являются основой аранеофауны пауков низкогорья и среднегорья Северного Алтая. Такая таксономическая структура фауны пауков характерна для всей лесной зоны северных и умеренных широт Палеарктики [21].

Таблица 1. Разнообразие семейств пауков в фауне России, ее Азиатской части, Северного Алтая и Алтае-Саянского региона (по Марусик, 2011, Волковский, 2006, Сейфулина, 2011).

| Семейства | Вся Россия | Азиатская часть России | Северный Алтай | Алтае-Саянский регион (гигрофитные биотопы лесостепной зоны, хортобионты) |
|-------------------|------------|---------------------------|----------------|---|
| Agelenidae | 26 | 17 | 2 | 1 |
| Amaurobiidae | 6 | 3 | 3 | 0 |
| Araneidae | 105 | 90 | 23 | 10 |
| Clubionidae | 74 | 70 | 7 | 6 |
| Dictynidae | 50 | 39 | 3 | 1 |
| Eresidae | 3 | 3 | 1 | 0 |
| Gnaphosidae | ~200 | 156 | 29 | 1 |
| Hahniidae | 24 | 12 | 3 | 0 |
| Linyphiidae | ~800 | ~700 | 48 | 4 |
| Liocranidae | 11 | 9 | 4 | 0 |
| Lycosidae | ~220 | 205 | 27 | 6 |
| Mimetidae | 7 | 4 | 1 | 0 |
| Oxyopidae | 4 | 3 | 3 | 1 |
| Philodromidae | ~65 | 58 | 9 | 3 |
| Pisauridae | 9 | 9 | 2 | 2 |
| Salticidae | ~180 | 140 | 15 | 4 |
| Sparassidae | 2 | 2 | 1 | 1 |
| Tetragnathidae | 40 | 38 | 7 | 4 |
| Theridiidae | 115 | 93 | 16 | 3 |
| Thomisidae | 115 | 101 | 20 | 2 |
| Zoridae | 7 | 3 | 4 | 0 |
| Общее число видов | 1755 | 2063 | 228 | 49 |

Проанализировав литературные источники, мы выяснили, что в исследуемом регионе богатое видовое разнообразие, которое представлено 15 семействами, насчитывающими 49 видов пауков, лесостепь Алтае-Саянского региона обеднена, не выявлены 6 семейств. Разнообразие Linyphiidae связано с разнообразием растительности. Семейства Nahnidae, Eresidae и Liocranidae обитают на почве. Немногочисленные семейства Amaurobiidae, Zoridae и Mimetidae редко или совсем не встречаются в исследуемом регионе (таблица 1) [21].

1.2. Особенности строения и экологии пауков травянистых сообществ.

Степи, поляны и луга, заросшие травянистой растительностью и богатые различными мелкими беспозвоночными, даже весьма влажный мох, имеют свою изобильную фауну пауков. В этих местах обитают чаще мелкие, реже средней величины пауки, преимущественно из семейств Theridiidae, Thomisidae, Clubionidae, Salticidae и Lycosidae [41].

Множество различных пауков обитает в листве растений. В траве, большей частью на злаках, встречаются разные Clubionidae, например Chiracanthium или Anyphaea. Самки Clubiona устраивают свой кокон, сворачивая листья или сближают несколько травинок. Многие из живущих здесь форм обладают покровительственной окраской [41].

У основания стволов деревьев, во мху и в траве обитают многие виды (Harpactocrates, различные Linyphia, Tegenaria и др.) [41].

Как и многие насекомыми пауки предпочитают определенные виды растений. На хвойных деревьях обитает своя фауна пауков, тогда как у дуба своя специфическая фауна и т. д. [41].

Также есть пауки, обитающие на цветах или около них. Такими являются некоторые виды Theridium и Dictyna, которые нередко устраивают

на цветущих побегах небольшие ловчие сети. Но особенно характерными обитателями цветов являются многие Thomisidae — пауки-бокоходы (Thomisus, Xysticus, Misumena и др.). Покровительственная окраска совпадает с окраской цветов. Это позволяет им сливаться с цветком и делать их незаметными для врагов, привлекаемые цветами насекомые не замечают паука и он может поймать добычу. Эти пауки способны передвигаться боком, что является приспособлением к жизни на цветах. Малое пространство и необходимость быстро передвигаться в любых направлениях, например при ловле добычи, привели к выработке этой адаптации. На цветах встречаются иногда Gnaphosidae (Aphantaulax и Psecilochroa), большинство которых — бродячие формы [41].

1.3. Специализация пауков к питанию летающими насекомыми

Все пауки - хищники, питающиеся только живой добычей, в основном это взрослые насекомые, редко личинки, также среди пауков очень распространен каннибализм. Выбор добычи зависит от способа лова. Специализация на каком-либо определённом виде пищи встречается крайне редко и бывает у пауков, питающихся муравьями или другими пауками. Так же довольно обычное явление у пауков – олигофагия [47].

Паутинные железы выделяют жидкий секрет через трубочки, расположенные на вершине паутинной бородавки или на крибеллюме. Разные типы желёз имеют протоки на разных паутинных бородавках. Некоторые из типов желёз характерны только для определённых таксонов [35, 45].

Паутинные нити служат для разных целей. Это и строительство ловчей сети, состоящей из разного типа нитей, и плетение кокона (тут тоже используются разные нити), и сигнальная нить, и путеводная нить, которую

паук тянет за собой, и нити, которыми укутывается жертва. Кроме того, паутина используется для плетения логовищ и для полёта [35, 45].

У низших пауков простая сеть (*Phylloneta sisypbia*), у высших сложное строение сети: радиальные жесткие нити и более мягкие спиралевидные, покрытые мелкими каплями клейкой жидкости. Построив сеть, паук прячется рядом либо на самой сети, держась за сигнальную нить и улавливая вибрации от бьющейся приклеившейся жертвы [35, 45].

Большая часть пауков проявляет высокую степень агрессии к своему виду, и не пускает других пауков на свою сеть, защищая ее как свою территорию, но у социальных пауков встречаются общие сети, достигающие площади нескольких десятков квадратных метров [35, 45].

Некоторые аранеоморфные пауки (*Uloboridae*) вплетают в свои ловчие сети, хорошо видимые волокна, формирующие рисунок в форме зигзагов, спиралей или крестов. Установлено, что добыча в такие сети попадетса чаще. Узоры на паутине привлекают и хищников, то есть кроме пользы для паука узоры несут и повышенную опасность [35, 45].

Паутина, используемая для ловли добычи, бывает двух типов, крибеллятной и некрибеллятной. В первом случае жертва ловится («приклеивается») благодаря тонкой воздушной паутине, намотанной на осевое волокно. Жертва, задевая волосками и другими выростами на теле эту воздушную паутину, зацепляется за нити. Пауки-кругопряды или некрибеллятные пауки ловят жертву за счёт капелек клея, равномерно распределённых по паутине. Многие из некрибеллятных пауков не используют клей для ловли жертв [35, 45].

Крибеллятные сети служат долго, а сети, где используется клей, приходится переплетать ежедневно, из-за того, что клейкое вещество подсыхает и покрывается пылью [35, 45].

Тарантулы используют паутину для снижения силы трения по поверхности (клейкий материал выделяют прядильные трубки на лапках

пауков). Иногда паутина служит только «сигнальной плоскостью». Когда жертва ступает на сеть, паук набрасывается на неё. Нередко для повышения уловистости над плоской ловчей сетью плетётся рыхлый «купол» (род *Linyphia*). Летающие насекомые, ударяясь о нити купола, несколько оглушённые, падают на ловчую сеть, где их подбирает паук [35, 45].

Далеко не все группы пауков используют ловчие сети. Те же, кто ловит добычу с помощью сетей, используют различные конструкции. Нередко тип сети является характерным для отдельных родов, а иногда и видов. Ловчие сети разных семейств имеют различную форму: в виде колеса (паук-крестовик), гамака (домовый паук), гнезда (паук-серебрянка) воронки (воронковый паук) или просто сложного переплетения нитей. В ряде случаев у сетеплетущих пауков ловчие тенета значительно редуцируются и низводятся до нескольких или даже до одной сигнальной нити. Многие тенетники сначала забрасывают добычу пучками паутиных волокон, а потом вводят яд или оставляют кокон прозапас. Охотников и тенетников в природе примерно поровну [35, 45].

У пауков-кругопрядов очень тонкая и практически невидимая ловчая сеть. Клейкие нити ловчей зоны прочно удерживают крылья попавших в сеть двукрылых, перепончатокрылых, саранчовых и стрекоз, однако такая сеть менее пригодна для ловли бабочек и ручейников, крылья которых покрыты волосками и чешуйками. Радиальная конструкция ловчей сети создаёт возможность распространения всех возникающих в ней вибраций по направлению к центральной сеточке, где обычно сидит паук во время охоты. По вибрации нитей паук определяет местонахождение добычи. Сеть крестовика располагается вертикально. Размер сети некоторых видов крестовиков варьирует от 2.5–10 см до 1.5 м. [26, 33].

1.4. Хирономиды как пищевой ресурс наземных пауков

Водные объекты и прилегающие к ним прибрежные зоны тесно связаны взаимными потоками вылетающих беспозвоночных животных. Профессор экологии Colden V. Baxter в своей статье рассматривал характеристики этих потоков и их сильное прямое и косвенное влияние на потребителей (рисунок 1).

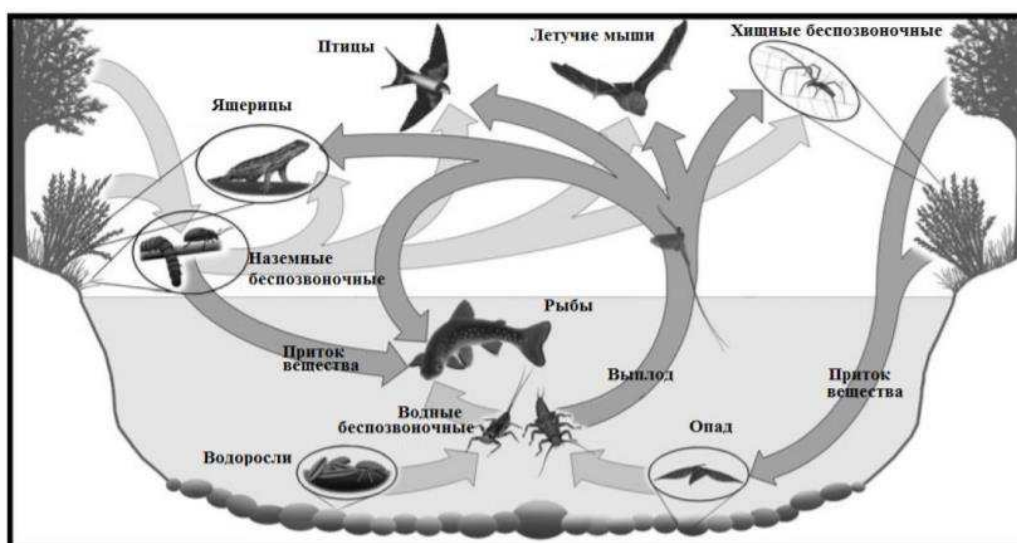


Рисунок 1 – Схема трофических связей наземных и водных экосистем (по Baxter et al. 2005).

Амфибиотические насекомые, являются важным элементом межэкосистемного обмена веществом и энергией. В водоемах эти насекомые на стадии личинки утилизируют органическое вещество, активно участвуют в процессах биологического самоочищения водоемов, а в период массового вылета имаго переносят накопленное вещество и энергию в наземные экосистемы [1, 23].

Вылет амфибионтных насекомых может представлять собой значительный экспорт бентосной продукции прибрежным потребителям, таким как птицы, летучие мыши, ящерицы и пауки, и вносит 25-100% энергии или углерода в такие виды. Появление обычно достигает пика в начале лета в умеренной зоне. Этот поток зависит от производительности

водоема и экспоненциально уменьшается с удалением от его края. Основную часть биомассы амфибиотических насекомых (60-99%), как правило, составляют имаго двукрылых, также многочисленны поденки, веснянки, ручейники и стрекозы [8, 29]. Некоторые хищники скапливаются вблизи водоемов и кормятся на них в периоды массового вылета. Несколько полевых экспериментов показали, что вылет повлиял на краткосрочное поведение, рост и обилие наземных потребителей [7].

Вылет насекомых оказывает важное влияние на прибрежные пищевые сети. Массовый вылет увеличивает плотность субсидируемых хищников, тем самым увеличивая хищничество на месте добычи и вызывая отрицательный косвенный эффект через явную конкуренцию [1, 6, 7, 23].

Водорастворимые ЖК-ПНЖК играют важную роль в наземных малопродуктивных аридных ландшафтах. Они являются физиологически необходимыми веществами, в наземных условиях обитания и могут усиливать иммунную функцию. По результатам исследования показано, что пауки получающие водорастворимые ЖК-ПНЖК с добычей имеют повышенную иммунную функцию [3].

Комары-звонцы, или комары-дергуны, или хирономиды (лат. Chironomidae) – семейство из отряда двукрылых. Семейство насчитывает 7046 видов. Личинки комаров-звонцов («мотыль») – живут в придонном иле и способны жить на глубине до 300 метров.

Мелкие и средней величины комары (до 10 мм) с зеленым, серым, желтым или черным телом. Личинки составляют важнейший компонент водных экосистем. Хирономиды в основном населяют пресные водоемы, также встречаются и в соленых водах (озерах, прудах, лужах, каналах, бассейнах, бочках, опресненных заливах морей и т.д.). Популяции хирономид довольно обширны, их численность доходит до многих тысяч экземпляров на квадратный метр дна. Личинки питаются как фильтраторы детритом, иловыми частицами, водорослями; некоторые минируют высшие

водные растения. Личинки играют важную роль в водоемах: они перерабатывают органическое вещество в минеральное, тем самым способствуя самоочищению водоемов, также служат основной пищей рыб, используются, как индикаторы для оценки трофности озер и чистоты воды. В России известно не менее 600 видов [38].

Хирономиды развиваются с полным метаморфозом, как и все двукрылые насекомые, последовательно проходя стадию яйца, личинки, куколки и взрослого насекомого (имаго). Самая длительная стадия – личиночная.

Температура воды или грунта влияет на жизненные процессы хирономид. Их существование возможно при относительно широком диапазоне температур. Адаптированные к холоду и зимующие в водоемах при температуре воды, близкой к нулю личинки менее чувствительны к низкой температуре. Такие личинки легко переносят даже замораживание. Летом личинки могут выдерживать прогрев воды до 35°C и более. При наличии градиента температур личинки избирают зону с 17-18°C, т.е. температуру, при которой в естественной обстановке происходит их массовое окукливание, вылет и откладывание яиц. Температура сильно влияет на число генераций хирономид в течение года. В небольших, хорошо прогреваемых водоемах жизненный цикл хирономид укорачивается, а число генераций увеличивается, и до наступления осеннего похолодания они дают 2-3 и даже 4-5 генераций. В глубоких озерах, с более низкой и стабильной температурой, у хирономид в течение года бывает всего одна-две генерации [44].

Самцы хирономид (имаго) крупнее самок и имеют длинные пушистые усики. Как правило, в популяции самцов на 10-15% больше, чем самок. Появляясь из куколки, самки способны откладывать яйца уже через 20-30 часов. Откладке яиц предшествует оплодотворение, совершающееся при роении комаров. Рой образуется утром и в сумерках на высоте 2-3 м и

состоит в основном из самцов и небольшого количества самок, которые влетают в него с прибрежных кустов. Роение комаров осуществляется при теплой безветренной погоде; роение прекращается при наступлении осенних холодов или плохой погоде [44].

Самки *Chironomus thummi* откладывают сразу около 900 яиц, а *Chironomus plumosus* – до 1200-1500 яиц. Общий срок развития хирономид от выхода личинки из яйца, до вылета взрослого насекомого в зависимости от условий среды продолжается от трех недель до нескольких месяцев.

Массовый вылет хирономид начинается со второй половины мая по июнь включительно. Наиболее благоприятные условия для вылета – ранняя весна (сразу же после схода льда) до вылета первой генерации. Второй период с середины августа, вплоть до зимы. Лёт насекомых начинается при температуре не менее 15°C [44].

По некоторым глобальным оценкам, основная часть общего потока органического вещества, производимого во внутренних водных экосистемах и попадающего в наземные трофические сети, обеспечивается именно вылетом имаго бентосных насекомых. Вылетающие хирономиды нередко составляют значительную долю рациона наземных консументов, кормящихся в прибрежной полосе, таких как членистоногие, летучие мыши, ящерицы, насекомоядные птицы, а также являются для них источником некоторых необходимых элементов и незаменимых биохимических веществ [14].

Влияние поступления дополнительных субсидий органических веществ на прибрежные сообщества довольно хорошо освещено в литературе. Незначительное поступление органики вызывает положительные изменения в разнообразии и обилии беспозвоночных - обитателей травянистых сообществ [27, 37, 39, 49]. Значительная эвтрофикация местообитаний по-разному отражается на численности отдельных видов, что приводит к изменениям структуры доминирования, перераспределению ресурсов и снижению видового богатства [27, 37, 40]. Известны исследования,

связанные с влиянием пастбищной дигрессии на структуру населения хищников травянистого покрова. По некоторым данным с увеличением интенсивности выпаса у жесткокрылых (в том числе хищных) снижается видовое разнообразие, динамическая плотность, меняется соотношение экологических комплексов, тогда как численность паукообразных растёт [27, 5, 15].

Данных о реакции прибрежных сообществ пауков на привнос биомассы вылетающих из водоема насекомых немного. Есть сведения об увеличении разнообразия беспозвоночных-хортобионтов и увеличении биотического потенциала отдельных видов. Так, пауки семейства Lycosidae, живущие в прибрежной зоне водоема с обильным вылетом хирономид, в экспериментах демонстрировали более эффективный иммунный ответ на стрессовые воздействия [3].

В 2016-2019 гг. на озере Шира проводились исследования, связанные с определением роли амфибионтных насекомых в переносе незаменимых биохимических веществ, таких как полиненасыщенные жирные кислоты, из воды на сушу в аридных ландшафтах [14, 19, 20, 36]. Современными доминантами бентосной фауны оз. Шира являются хирономиды *Glyptotendipes barbipes*, *Chironomus nigrifrons*, *Chironomus halophilus* [14]. Массовый вылет хирономид приходится на вторую половину июня [14, 19, 20]. Оценены средняя масса особей имаго массовых видов хирономид [36]. Большая часть популяции имаго *Glyptotendipes* концентрируется в прибрежной зоне шириной 25 м [20]. Общая биомасса вылетающих имаго здесь составляет в среднем 1,5 г/кв.м прибрежной территории [20]. Данные о численности пауков и объемах потребления ими хирономид в этих местообитаниях позволят оценить эффективность арахнокомплекса в накоплении веществ и энергии, выносимой с имаго хирономид из водоема.

1.5. Растительность лесостепной природной зоны заповедника «Хакасский».

Флора и фауна участка богата редкими видами. На озере Шира отмечено более 473 видов высших сосудистых растений. На участке обитают 2 вида земноводных, 13 видов млекопитающих, 3 вида пресмыкающихся, 133 вида птиц, среди которых 88 видов насекомоядные птицы, в рацион которых входят пауки [48].

Растительность участка включает степи, пойменные луга, болота и древесно-кустарниковые насаждения, характерные для лесостепной природной зоны [48].

Вокруг минерализованных озер, на засоленных почвах, распространены пикульниковые и чиевые степи. Обычно по береговой полосе соленых озер вначале располагается солончаковая растительность, состоящая из солероса (*Salicornia europaea*), сведы (*Suaeda*), солянок (*Salsola*), горькуши солончаковой (*Saussurea salsa*), кермека Гмелина (*Limonium gmelinii*), селитрянки сибирской (*Nitraria sibirica*). По мере удаления от озера растительность сменяется различными ассоциациями солончаковых, затем остепненных солончаковых лугов (обычно с зарослями ириса двучешуйного — *Iris biglumis*), за которым располагаются вострецовые или пикульниковые солонцеватые степи. Между луговой и степной растительностью встречаются небольшие полосы чиевой солонцеватой степи, образованные дерновинным злаком – чиём блестящим (*Achnatherum splendens*) [32].

Пойменные и долинные луга имеют большое распространение на участке. Встречаются преимущественно полевицевые, пикульниковые, бекманниевые и осоковые солонцеватые луга, где основу травостоя образуют бекманния восточная (*Beckmannia syzigachne*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), овсяница красная (*Festuca rubra*), лисохвост луговой (*Alopecurus*

pratensis), ячмень короткоостистый (*Hordeum brevisubulatum*), а из разнотравья хвощ полевой (*Equisetum arvense*), герань луговая (*Geranium pratense*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), девясил британский (*Inula britannica*) и другие [32].

Незначительные площади занимают гликофитные пойменные и долинные луга. Наибольшее распространение имеют мятликовые, злаковые полидоминантные, а также осочково-злаковые и осоковые заболоченные луга. На более сухих участках встречаются разнотравные и злаково-разнотравные луга. По видовому составу растений эти луга более насыщены видами. К разнотравью здесь добавляются клевера луговой и ползучий (*Trifolium pratense* и *Amoria repens*), щавель пирамидальный (*Rumex thyrsiflorus*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*), купальница азиатская (*Trollius asiaticus*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), бузульник сибирский (*Ligularia sibirica*), примула кортузовидная (*Primula cortusoides*), красоднев малый (*Heimerocallis minor*). В травянистом покрове по мере развития и зацветания увеличивается плотность и высота растений. Встречаются на лугах заросли ивняков: ивы Коха (*Salix kochiana*), ива тарайкинская (*Salix taraikensis*), ива розмаринолистная (*Salix rosmarinifolia*), реже береза повислая (*Betula pendula*) [32].

Болота встречаются преимущественно в долине р. Сон и по берегам озера Шира. На сильно переувлажненных участках с окнами воды развиваются тростниковые и клубнекамышовые болота, где наряду с клубнекамышом морским (*Bolboschoenus maritimus*), плоскостебельным (*Bolboschoenus planiculmis*) и тростником обыкновенным (*Phragmites australis*) встречаются, камыш Табернемонтана (*Scirpus tabernaemontani*), рогоз Лаксмана (*Typha laxmannii*), хвощи (*Equisetum*), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*). Камыши и рогоз появляются в конце мая и растут до середины лета.

Значительные площади занимают осоковые низинные болота. Основу травостоя образуют осока дернистая (*Carex caespitosa*), осока изящная (*Carex delicata*), джунгарская (*Carex songorica*), вейник незамеченный (*Calamagrostis neglecta*), вяз мелколистный (*Ulmus pumila*) [32].

Древесно-кустарниковая растительность здесь встречается на северных склонах в виде перелесков и небольших колков, южный берег имеет небольшие лесные массивы. Естественный древостой сложен березой повислой (*Betula pendula*) и лиственницей сибирской (*Larix sibirica*), реже встречается осина (*Populus tremula*). Типичные сообщества: березовый лес с разнотравно-овсцовым покровом, березово-лиственничный и лиственнично-березовый леса с осоково-разнотравным покровом, осиново-березовый лес с осоково-разнотравным покровом [32].

По логам и склонам широко распространены заросли степных кустарников, состоящие из таволги средней (*Spiraea media*), кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus*), желтой акации (*Caragana arborescens*), шиповника иглистого (*Rosa acicularis*), реже встречаются черемуха (*Rodus avium*), боярышник кровавокрасный (*Crataegus sanguinea*), барбарис сибирский (*Berberis sibirica*), жимолость татарская (*Lonicera altaica*), курчавка кустарниковая (*Atraphaxis frutescens*) [32].

С западной, северной и восточной стороны прибрежную полосу шириной 200 м занимают садово-парковые насаждения деревьев (яблоня ягодная (*Malus baccata*)) и кустарников (облепиха крушиновая (*Hipporhae rhamnoides*), вяз мелколистный (*Ulmus pumila*) [32].

Глава II. Район и методы исследования

2.1. Характеристика района исследования

Республика Хакасия расположена в Южной Сибири в левобережной части бассейна Енисея, на территориях Саяно-Алтайского нагорья и Хакасско-Минусинской котловины. Преобладающий рельеф местности – степи, горы и тайга. Климат республики резко континентальный, с холодной зимой и жарким летом (высокая инсоляция, низкая влажность). Степь занимает около 20 % территории Хакасии [43].

Растительный покров Северо-Минусинской котловины характеризуется сочетанием на водоразделах березовых лесов и остепненных лугов. Лишь на южных склонах холмов встречаются луговые и каменистые степи.

Проведение полевых работ осуществлялось на базе научно-исследовательского стационара Института Биофизики СО РАН на озере Шира, расположенного на территории Ширинского района Республики Хакасия. Исследование проводилось в окрестностях п. Жемчужный [50].

Сбор пауков осуществлялся вблизи трёх водоемов, в пределах каждого водоема выбраны участки с характерными растительными сообществами, имеющие разную степень выноса водных субсидий: прибрежные (Б) участки, которые получают максимальный объем выносимой водной продукции, в пределах 25 метров от водоема, не включая заливные участки, а также контрольные (К) степные участки, расположенные на возвышенности и удаленные не менее чем на 100 метров от береговой полосы.

Озеро Шира – крупный водоем (площадь водного зеркала 36 км², максимальная глубина 24 м), расположенный в неглубокой межгорной впадине в Северо-Минусинской (Чулымо-Енисейской) котловине. Озеро меромиктическое, слабосоленое, минерализация колеблется в пределах 14-18 г/л, состав воды: сульфатно-хлоридно-натриево-магниевый. Вокруг озера Шира находятся несколько пресноводных водоемов [11].

Учет осуществлялся на 6 пробных площадях 3 участков (Рисунок 3):

1К – степь, ковыльно-полынная ассоциация, из растений доминируют ковыль (*Stipa* sp.) – 40%, полынь Гмелина (*Artemisia gmelinii*) – 20%, полынь шелковистая (*Artemisia sericea*) – 15%, земляника (*Fragaria* sp.) – 10% (Приложение А);

1Б – береговой фрагмент низинного луга, который представляет собой полынно-ирисовую ассоциацию, доминируют полынь шелковистая (*Artemisia sericea*) – 30%, ирис пикулька (*Iris lactea*) – 30%, ковыль (*Stipa* sp.) – 20%, мятлик (*Poa* sp.) – 15%, карагана древовидная (*Caragana arborescens*) – 5% отмечены и другие представители в травостое;

2К – степь, ковыльно-ирисовая ассоциация, доминируют ковыль (*Stipa* sp.) – 45%, ирис пикулька (*Iris lactea*) – 40%, ветреница лесная (*Anemone sylvestris*) – 10%, лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*) – 5%. Для участка характерно наличие пастбищной нагрузки;

2Б – низинный луг, злаково-ирисовая ассоциация, доминируют ирис пикулька (*Iris lactea*) – 40%, сем. Бобовые (*Poaceae*) – 40%, полынь (*Artemisia* sp.) – 10%, лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*) – 5%, лапчатка вильчатая (*Potentilla bifurca*) – 5%. Для участка характерно наличие высокой биомассы хирономид;

3К – степь, полынно-ковыльная ассоциация, доминируют ковыль (*Stipa* sp.) – 25%, полынь Гмелина (*Artemisia gmelinii*) – 20%, подмаренник настоящий (*Galium verum*) – 20%, ирисы (*Iris* sp.) – 15%, полынь шелковистая (*Artemisia sericea*) – 15%, термопсис (*Thermopsis* sp.) – 5%;

3Б – низинный луг, полынно-злаково-ирисовая ассоциация, доминируют полынь Гмелина (*Artemisia gmelinii*) – 15%, полынь шелковистая (*Artemisia sericea*) – 15%, сем. Бобовые (*Poaceae*) – 30%, ирис пикулька (*Iris lactea*) – 20%, термопсис (*Thermopsis* sp.) – 10%, подмаренник настоящий (*Galium verum*) – 10%. Для участка характерно наличие высокой биомассы хирономид.



Рисунок 3 – Расположение пробных площадок сбора хортобионтных насекомых в окрестностях оз. Шира (1-5 номер участка, К - контроль, Б - берег) (<https://www.google.ru/maps>).

Пруд на ручье, вытекающем из озера в п. Жемчужном - маленький (площадь $\approx 0,039$ км²), эвтрофный, пресный, искусственный. Для него характерна большая неустойчивость температурного, кислородного режима и других факторов среды. В летний период пруд интенсивно прогревается и освещается, что обуславливает хороший кислородный режим, развитие фитопланктона и высшей водной растительности, разнообразие и высокую численность водных животных (в том числе амфибионтных насекомых). Участок подвержен сильной биогенной нагрузке (близкое нахождение свалки тяжёлых бытовых отходов, выгул скота).

Учёт осуществлялся на 2 площадках (Рисунок 3):

4К – степь, термопсисно-житняковая ассоциация, доминируют житняк гребенчатый (*Agropyron rectinatum*) – 35%, термопсис (*Thermopsis* sp.) – 35%, мятлик (*Poa* sp.) – 10%, полынь (*Artemisia* sp.) – 10%, карагана древовидная (*Caragana arborescens*) – 10%;

4Б – низинный луг, житняковая ассоциация, выпасной биотоп, доминируют житняк гребенчатый (*Agropyron pectinatu*) – 60%, термопсис (*Thermopsis* sp.) – 20%, ковыль (*Stipa* sp.) – 10%, карагана древовидная (*Caragana arborescens*) – 5%, чабрец (*Thymus*) – 5%.

Озеро в п. Жемчужном – небольшое (площадь $\approx 0,089$ км²), мезотрофное, слабосоленоватое, естественное, pH-9,1. По анионному составу это гидрокарбонатные воды, по катионному составу озеро магниевонариевое Водоём в посёлке Жемчужный [22].

Учёт осуществлялся на одной площадке (Рисунок 3): 5Б – низинный луг, злаково-ирисовая ассоциация, выпасной биотоп, доминируют ирис пикулька (*Iris lacteal*) – 40%, сем. Бобовые (*Poaceae*) – 40%, полынь Гмелина (*Artemisia gmelinii*) – 10%, полынь шелковистая (*Artemisia sericea*) – 10%. Контрольной площадки в этом участке нет, так как озеро близко расположено к постройкам. В качестве контроля использовали площадку 4К, потому что для нее характерны схожие растительные сообщества.

Таким образом, было выделено девять пробных площадей в разнотипных местообитаниях: степные (1К, 2К, 3К, 4К) и береговые (1Б, 2Б, 3Б, 4Б, 5Б), подверженные пастбищной нагрузке (2Б, 2К, 4Б, 4К, 5Б) и без выпаса - ненарушенные (1Б, 1К, 3Б, 3К), с низким обилием хирономид в травостое (1К, 4Б, 4К), средним (1Б, 2К, 3К, 5Б) и высоким (2Б, 3Б).

2.2 Материалы и методы исследования

Стандартные методы сбора наземных беспозвоночных применимы и для коллектирования пауков [35]. Для характеристики населения хортобионтных пауков используются количественные укусы энтомологическим сачком. Использован универсальный сачок диаметром 40 см, с жестким ободом и тяжелой ручкой длиной 1 м, сборный мешок выполнен из специальной ткани с ячейкой 1 мм.

Учеты населения пауков проводили в 1-2 и 3 декады июня, 1 и 3 декады июля 2018 и 2019 г. В пределах 9 пробных площадей в каждую дату проведено по три повторности укуса. При каждом укусе делалось по 30 взмахов сачком на 30 шагов. Попавшие в сачок особи насекомых составляли одну пробу, представляющую население травостоя модельного участка площадью 45 м². Отловленные пауки фиксировались в 70% растворе этилового спирта и этикетировались с целью сохранения для последующих учетов и идентификации.

Определение пауков до семейства и рода производится по внешним признакам. До вида в большинстве случаев по строению их половых органов (гениталий) - эпигин самок и пальпусов самцов. У собранных особей определяли стадию развития (молодая личинка, старшая личинка, взрослая особь). Определение проводилось по нескольким определителям: Сейфулиной Р.Р. и Карцева В.М. Пауки средней полосы России. Атлас – определитель с обзором биологии пауков [45]; Тыщенко В.П. Определитель пауков европейской части СССР [47]; Ажеганова Н.С. Краткий определитель пауков лесной и лесостепной зоны СССР [18]; Ковблюк Н. М., Краткий атлас пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника [28]. Все таксономические названия соответствуют каталогу пауков мировой фауны [17].

На основе собранного материала проведены расчеты показателей относительного обилия (разработанные В. Ф. Палием в 1961-1965 гг. [42]), лежащие в основе выделения доминантов и субдоминантов (17—100% от объема всей коллекции), многочисленных (6 — 16%), обычных (2—5%) и редких (0—1%) по численности видов.

Для оценки потребления хирономид пауками-тенетниками было проведено обследование добычи пауков в сетях на прибрежной растительности в период массового вылета хирономид. Обнаруженные сети фотографировали на фоне листа белого пластика формата А4 для

масштабирования площади сети. Обработано около 100 фотографий сетей. По фотографиям проводили учет встречаемости пойманных в сети хируномид доминирующих видов с учетом площади сети в расчете на одну особь паука.

Для характеристики структуры сообществ обследованных биотопов был использован ряд коэффициентов [31].

Для оценки количественного сходства фаунистического состава сообществ использовали индекс Жаккара.

$$K_j = C / (A + B - C),$$

где C – число общих видов растительных сообществ; A – число видов в первой группировке; B – число видов во второй группировке.

Индекс Жаккара может иметь значение от 1 до 100% (или от 0 до 1). Значения коэффициента Жаккара при разных степенях общности приведены в таблице 2.

Таблица 2. Показатели коэффициентов Жаккара для разных степеней общности. [42]

| Степень общности | Коэффициент Жаккара |
|----------------------|---------------------|
| Нет соответствия | Меньше |
| Малое соответствие | 0,2 |
| Большое соответствие | 0,2 – 0,65 |
| Полное соответствие | 0,65 |

Разнообразие сообществ оценивали по двум индексам:

1. Индекс видового богатства Маргалефа:

Один из главных компонентов биоразнообразия – видовое богатство или плотность видов, или же это просто общее число видов, которое в сравнительных целях иногда выражается как отношение числа видов к площади или числа видов к числу особей

$$D_{Mg} = (S - 1) / \ln N,$$

где S – число таксономических групп; N – число особей.

Чем выше значение индекса, тем богаче сообщество [42].

2. Индекс разнообразия Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i$$

где $p_i = n_i/N$, n_i – численность i -того вида, N – общая численность особей всех видов.

Максимальное значение H соответствует ситуации, когда $k=N$, а $n_i = 1$, минимальное – при $N=n_i$, а $k=1$. Значение индекса обычно меняется в пределах от 1,5 до 3,5 [42].

Для выявления влияния факторов определяющих особенности изученных местообитаний на разнообразие сообществ хортобионтных пауков проводился однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), в качестве данных использовали показатели разнообразия Маргалефа и выравненности Шеннона [31], рассчитанных по сборной пробе пауков за 2 года.

Суть дисперсионного анализа (ANOVA, ANalysis Of VAriance) заключается в разделении общей дисперсии изучаемого признака на отдельные компоненты, обусловленные влиянием конкретных факторов, и проверке гипотез о значимости влияния этих факторов на исследуемый признак. Сравнивая компоненты дисперсии друг с другом посредством F — критерия Фишера, можно определить, какая доля общей вариативности результативного признака обусловлена действием регулируемых факторов [2]. Однофакторный дисперсионный анализ проводился в Past 2.17c (2001).

Для подтверждения достоверности различий в показателях разнообразия обобщенных фаунистических комплексов разнотипных местообитаний применили «Rarefaction» анализ.

«Rarefaction» используется для сравнения разнообразия обобщенных фаунистических комплексов на основании разнородных, многочисленных

данных [2]. Для этого использовали данные о численности отдельных видов пауков в разнотипных местообитаниях в течение сезона 2018 и 2019 в трех повторностях. Анализ проведен в программе R version 4.0.2

Результаты включают кривую рассеяния - графическое представление накопленного количества видов в зависимости от количества особей для обобщенных фаунистических комплексов с указанием доверительных интервалов, а также ожидаемое видовое богатство, индекс Шеннона и индекс Симпсона.

Глава III . Результаты исследований

3.1 Оценка численности пауков в разноудаленных от берега местообитаниях модельных водоемов.

3.2. Динамика видового состава и разнообразия арахнокомплекса разнотипных местообитаний

3.3. Дисперсионный анализ показателей разнообразия комплекса пауков.

ВЫВОДЫ

1. В районе исследования в хортобионтном комплексе выявлен 31 вид пауков из 13 семейств. Общая численность пауков в среднем по данным 2018-2019 гг составляет 1,80 экз/м². наибольшая плотность зарегистрирована на ненарушенном участке 3 озера Шира (2,14-2,5 экз./м² в степи и на берегу соответственно), наименьшая в прибрежном выпасном биотопе поселка Жемчужный (1,4 экз./м²). В составе сообществ абсолютно доминируют *Neoscona adianta*, субдоминантами в различных биотопах являются: *Xysticus cristatus*, *Tetragnatha extensa*, *Larinioides folium*, *Tetragnatha obtusa*, *Thanatus bungei* и *Heliophanus flavipes*.

2. Арахнокомплекс района исследования имеет сезонную динамику видового состава, территориальные комплексы видов в период массового вылета хирономид в береговых биотопах формируют своеобразное сообщество, что может быть обусловлено преобладанием имаго гетеротопных насекомых в составе добычи.

3. В целом степные биотопы характеризуются наиболее разнообразным сообществом пауков ($Dmg=4,08-4,37$, $H=3,51-3,64$) относительно прибрежных ($Dmg=2,83-3,76$, $H=3,08-3,53$). Пастбищная нагрузка приводит к снижению разнообразия во всех типах биотопов.

4. По результатам дисперсионного анализа на структуру и разнообразие сообществ хортобионтных пауков в большей степени оказывает влияние наличие пастбищной нагрузки. Влияние на показатели разнообразия обилия хирономид и типа биотопа статистически незначимо, что подтверждают результаты анализа «Rarefaction».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baxter C.V. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones / Colden V. Baxter, Kurt D. Fausch and W. // *Freshwater Biology* 2005: 50(2). – P. 201 – 220.
2. *Biological diversity : frontiers in measurement and assessment* / edited by Anne E. Magurran and Brian J. McGill. Oxford: University Press, 2011.
3. Fritz K. A. Subsidies of essential nutrients from aquatic environments correlate with immune function in terrestrial consumers / Kelley A. Fritz, Lucas J. Kirschman, Shelby D. McCay, Jesse T. Trushenski, Robin W. Warne, and Matt R. Whiles // *Freshwater Science* 36, no. 4 (December 2017): P. 893-900.
4. Gladyshev M. I. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land/ M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova// *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*, 2013. - №107. - P. 117-126.
5. Haddad N.M. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. / Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K., Haarstad J., Knops J.M., Tilman D. // *Ecology Letters*. 2009; 12: P. 1029–1039. Oliver I, Garden D, Greenslade PJ, Haller B, Rodgers D, Seeman O, et al. Effects of fertiliser and grazing on the arthropod communities of a native grassland in south-eastern Australia. *Agriculture, ecosystems & environment*. 2005;109: P. 323–334.
6. Henschel J.R., Mahsberg D. , Stumpf H. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs // *Oikos*. 2001. V. 93. - P. 429-438.
7. Hoekman D., Bartrons M., Gratton C. Ecosystem linkages revealed by experimental lakederived isotope signal in heathland food webs. // *Oecologia*. 2012. V. 71. - P.832-845.
8. MacKenzie R.A. , Jerry L. K. Temporal and spatial patterns of insect emergence from a lake Michigan coastal wetland // *The Society of Wetland Scientists*. Vol. 24, No. 3, September 2004. - P. 688–700.

9. Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic foodwebs // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2001. V. 98. - P. 166-170.

10. N-slit interferometer for secure free-space optical communications: 527 m intra interferometric path length [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://iopscience.iop.org>

11. Parnachev V.P., Degermendzhy A.G. Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia // Aquat. Ecol. 2002. V. 36. - P. 107–122.

12. Spider Venom Could Yield Eco-Friendly Insecticides [Электронный ресурс] – Режим доступа: https://www.nsf.gov/discoveries/disc_summ.jsp?cntn_id=100676&org=NSF

13. Spider venom helps hearts keep their rhythm [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11175840?dopt=Abstract>

14. Tolomeev A. P. Taxonomic Composition and Biomass of Zoobenthos in Saline Lake Shira: Shifts That Happened in 65 Years/ A. P. Tolomeev, S. P. Shulepina, O. N. Makhutova, A. V. Ageev, A. V. Drobotov, N. N. Sushchik// Journal of Siberian Federal University. Biology. -2018. – 11 (4). - P. 367-383.

15. Torma et al., 2019 A. Torma, P. Császár, M. Bozsó, B. Deák, O. Valkó, O. Kiss, R. Gallé Species and functional diversity of arthropod assemblages (Araneae, Carabidae, Heteroptera and Orthoptera) in grazed and mown salt grasslands // Agric. Ecosys. Environ., 273 (2019), P. 70-79.

16. Ubick D. Spiders of North America: an identification manual. / D. Ubick, P. Paquin, P.E. Cushing, V. Roth - American Arachnological Society, 2005. - 377 p.

17. World Spider Catalog (2020). World Spider Catalog. Version 21.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on

{date of access}. doi: 10.24436/2. [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://wsc.nmbe.ch/>.

18. Ажеганова Н.С. Краткий определитель пауков лесной и лесостепной зоны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые зоологическим институтом академии наук СССР, № 98 - Ленинград: Наука, 1968. - 150 с.

19. Борисова Е. В. Вылет хирономид (Chironomidae, Diptera) из соленого озера как источник органического углерода и незаменимых биохимических веществ для аридных экосистем юга Сибири / Е. В. Борисова, А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, Н. Н. Сущик // Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология, 2019, 12 (2). - С. 207-226.

20. Витковская И.А. Распределение комаров-звонцов (Chironomidae, Diptera) на суше при вылете имаго из соленого озера Шира / И.А. Витковская, Е.В. Борисова, Н.Н. Сущик // Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология, 2019, 12 (2). - С. 196-206.

21. Волковский Е. В. Фауна и экология пауков (Arachnida, Aranei) Северного Алтая: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук: 03.00.08 – зоология / Волковский Е.В. – Томск, 2006. - 164 с.

22. Гусева Н.В. Химический состав соленых озер североминусинской котловины, Хакасия / Н.В. Гусева, Ю.Г. Копылова, А.А. Хващевская, И.В. Сметанина // Известия Томского политехнического университета. – Томск, 2012.- Т.321, №1.– С. 164-166.

23. Демина И.В., Ермохин М.В., Полуконова Н.В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу «вода - воздух» пойменных озер р. Волга. // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13. № 3. - С. 85-94.

24. Дунаев Е. А., 1997. Методы эколого-энтмологических исследований. – М.: МосгорСЮН. - 44 с.

25. Зинченко Т. Д. Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид- Diptera, Chironomidae)// Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. - 2005. - №3. - С. 338-359.

26. Иванов А.В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека - Ленинград: Издательство Ленинградского университета, 1965 – 304 с.

27. Клемина И. Е. Влияние антропогенных факторов на комплексы полужесткокрылых (Hemiptera, Heteroptera) степных экосистем Южного Урала // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: теория, методы, практика: материалы II Междунар. конф. Нижневартовск, 2003. - С. 43-48.

28. Ковблюк Н. М. Краткий атлас пауков (Arachnida, Aranei) Карадагского природного заповедника. / Ковблюк Н. М., Кукушкин О. В., Гнелица В. А., Надольный А. А.– Симферополь, 2008. – 120 с.

29. Кривошеина М.Г. Роль водной среды в становлении отряда двукрылых (Insecta: Diptera) // Русский энтомологический журнал. 2005. Т. 14. № 1. С. 29-40.

30. Лебедева Н. В. Биологическое разнообразие. Учебное пособие для вузов/ Н. В. Лебедева, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволицкий/ Москва: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. - 432 с.

31. Лебедева Н.В., Пономарев А.В., Савицкий Р.М., Арзанов Ю.Г., Ильина Л.И. Наземная фауна как показатель пастбищной нагрузки // Вестник Южного научного центра РАН. 2010. Т. 6. № 4. С. 84-85.

32. Лиховид Н.И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Новосибирск: НИИ АПХ СО РАСХН, 1994. Ч. 1. - 348 с.; Ч. 2. - 332 с.

33. Логунов Д.В., Казенас В.Л., Пауки (тип Членистоногие, класс Паукообразные). Серия «Животные Казахстана в фотографиях». - Алматы, 2015. - 114 с.

34. Малков П Ю Количественный анализ биологических данных Учебное пособие. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2009. - 71с
35. Марусик Ю.М., Ковблюк Н.М. Пауки (Arachnida, Aranei) Сибири и Дальнего Востока России - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. - 344 с.
36. Махутова О.Н. Состав и содержание жирных кислот доминирующих видов хирономид соленого сибирского озера на разных стадиях развития / Махутова О.Н., Борисова Е.В., Шулепина С.П., Колмакова А.А., Сущик Н.Н. // Сибирский экологический журнал. – 2017. - №3, С. 264-275.
37. Мордкович, В. Г. Степные экосистемы / под ред. И.Э. Смелянский. — Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2014. — С. 170.
38. Нарчук Э. П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны). Зоологический институт РАН, 2003, СПб.- 250 с.
39. Олигер Т. И. Пауки юго-восточного Приладожья / Т.И. Олигер. – СПб: Издво С.-Петербург. гос. ун-та, 2010. – 339 с.
40. Пантелеева Н.Ю. Возможности использования пауков-тенетников в качестве индикаторов состояния природных экосистем / Н.Ю. Пантелеева, А. Плещеев // Проблемы энтомологии европейской части России и сопредельных территорий. 1998. - 152 с.
41. Пауки [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://pauku.ru>
42. Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. - Москва: «Наука», 1982. – С. 135.
43. Прокофьев С.М. Природа Хакасии: Пособие/ С. М. Прокофьев. – Абакан: Хакасское кн. Изд-во, 1993. – 205 с.
44. Садчиков А.П. Культивирование водных и наземных беспозвоночных (принципы и методы). – М.: Издательство МАКС Пресс, 2009. - 272 с.

45. Сейфулина Р.Р., Карцев В.М. Пауки средней полосы России. Атлас – определитель с обзором биологии пауков. - М.: Издательство “ФИТОН+”, 2011. - 608 с.
46. Спасский С.А. Пауки // Природа Ростовской области. Ростов-на-Дону: Ростиздат, 1940. - С. 193-202.
47. Тыщенко В.П. Определитель пауков европейской части СССР / В.П. Тыщенко // Тр. Зоолог, ин-та. АН СССР. Л.: Наука, 1971. - 281с.
48. Участок «ОЗЕРО ШИРА» / Заповедник «ХАКАССКИЙ» [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://zapovednik-khakassky.ru>
49. Федоров И.В., Триликаускас Л.А. 2013. Население пауков осушной зоны соленого озера в Кулундинской степи (Новосибирская область) // Евразийский энтомологический журнал. 12(3). С. 233-242.
50. Шира (озеро) [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://ru.wikipedia.org>

Приложение А.

Приложение Б.

Приложение В.

Приложение Г.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия

«_____» _____ 2020 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Влияние потока имаго хирономид на разнообразие пауков прибрежных
местообитаний степных водоемов

тема

06.04.01 «Биология»

код и наименование направления

06.04.01.04 «Гидробиология и ихтиология»

код и наименование магистерской программы

Научный руководитель

доцент, к.б.н.

Борисова Е. В.

Выпускник

Дименко О. С.

Рецензент

с.н.с., к.б.н.

Толмеев А.П.

Красноярск 2020