

УДК 595.44(477.74:252.51)

© 2013 г. О. Ф. ДЕЛИ, Ю. Н. ОЛЕЙНИК

ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LINYPHIA TRIANGULARIS* (CLERCK, 1758) (ARANEI: LINYPHIIDAE) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ КРАЙНЕГО ЮГО-ЗАПАДА УКРАИНЫ

Дели, О. Ф. Мінливість *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei: Linyphiidae) у степовій зоні крайнього південного заходу України [Текст] / О. Ф. Делі, Ю. М. Олійник // Вісті Харк. ентомол. т-ва. — 2013. — Т. XXI, вип. 2. — С. 45–56.

Проаналізовано мінливість *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei: Linyphiidae) у степовій зоні крайнього південного заходу України. Уточнено уявлення про характер статевого диморфізму абсолютних показників та їх мінливості, щодо соматичних і 30 мерологічних показників. Самки більші за самців, але мають коротші кінцівки. Відмінності в окремих показниках, за деякими винятками, несуттєві. Сильніша дивергенція самців і самок виражена по рівню варіабельності комплексу зкорельованих показників (ICI). Розмах ICI у самців знаходиться у межах 3,5–6,4, у самок — 4,8–9,7.

Встановлено відмінності абсолютної мінливості загальногабітуальних параметрів (вага, довжина тіла) самок *L. triangularis*, що мешкають у різних локалітетах степової зони. Приблизно $\frac{2}{3}$ відмінностей у рівні мінливості павуків двох досліджуваних областей степової зони (Дунайської і Дністровської) утворюються за рахунок елементів першої та останньої кінцівок, структурних компонентів педипальп. Найменш мінливі членики 3-ї кінцівки — найменш короткої у самок *L. triangularis*. Варіабельність величини мінливості показників у травні–липні найменше виражена у південних районах степової зони (Дунайська степова зона). У Дністровській степовій області інтегральні показники індивідуальної (ICI) та популяційної (ECV) мінливості мають більш високі показники, які вказують на більш високу гетерогенність павуків цієї території. 2 табл., 4 рис., 43 назв.

Ключові слова: Aranei, Linyphiidae, *Linyphia triangularis*, павуки, степ, південний захід України, мінливість.

Дели, О. Ф. Изменчивость *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei, Linyphiidae) в степной зоне крайнего юго-запада Украины [Текст] / О. Ф. Дели, Ю. Н. Олейник // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. — 2013. — Т. XXI, вып. 2. — С. 45–56.

Проаналізована изменчивость *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei: Linyphiidae) в степной зоне крайнего юго-запада Украины. Установлен характер проявления полового диморфизма данного вида в условиях степной зоны как в отношении соматических, так и 30 мерологических показателей. Самки крупнее самцов, но имеют более короткие ноги. Различия в изменчивости отдельных признаков, за единичными исключениями, несуттєвими. Сильнее дивергенция самцов и самок выражена по уровню вариабельности комплекса скоррелированных признаков (ICI). Размах ICI у самцов находится в пределах 3,5–6,4, у самок — 4,8–9,7.

Установлены существенные различия абсолютных величин общегабитуальных параметров (веса, длины тела) самок *L. triangularis*, обитающих в разных локалітетах степной зоны. Примерно $\frac{2}{3}$ различий в уровне изменчивости у пауков двух исследуемых областей степной зоны (Дунайской и Днестровской) формируется за счёт элементов первой и последней ходильных ног, структурных компонентов педипальп. Наименее изменчивы членики 3-й ходильной ноги — самой короткой у самок *L. triangularis*. Вариабельность величины изменчивости признаков в мае–июле слабее выражена в южных районах степной зоны (Дунайская степная область). В Днестровской степной области интегральные показатели индивидуальной (ICI) и популяционной изменчивости (ECV) имеют более высокие значения, что предполагает высокую гетерогенность пауков данной территории. 2 табл., 4 рис., 43 назв.

Ключевые слова: Aranei, Linyphiidae, *Linyphia triangularis*, пауки, степ, юго-запад Украины, изменчивость.

Deli, O. F. Variability of *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei: Linyphiidae) in steppe zone of Far South-West of Ukraine [Text] / O. F. Deli, Yu. N. Oleynik // The Kharkov Entomol. Soc. Gaz. — 2013. — Vol. XXI, iss. 2. — P. 45–56.

The variability of *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) (Aranei: Linyphiidae) in steppe zone of Far South-West of Ukraine is analyzed. The character of displaying of sexual dimorphism of this species in the steppe zone is established concerning somatic and 30 merological indicators. Females are larger than males, but females have shorter legs. Differences in the variability of individual characters, with a few exceptions, are unessential. Divergence of males and females is stronger expressed by the level of variability of correlated traits complex (ICI). ICI span for males is within 3.5–6.4, for females — 4.8–9.7.

Essential different in absolute value of general habit characters (weight and body length) is established for females of *L. triangularis* lived in different localities of steppe zone. The first and last elements of walking legs, and structural components of pedipalps are formed $\frac{2}{3}$ variability differences of spiders lived in two areas of the steppe zone — the Danube and the Dniester. Segments of the 3rd walking leg, the shortest in *L. triangularis* females, are the least variable. Variability of value of characters' variability May–July weakly expressed in the southern areas of the steppe zone (Danube steppe area). Integrated indicators of individual (ICI) and population (ECV) variability have higher values in the steppe area of the Dniester, that high heterogeneity of spiders lived on this area is assumed. 2 tabs, 4 figs, 43 refs.

Keywords: Aranei, Linyphiidae, *Linyphia triangularis*, spiders, steppe, Southwestern Ukraine, variability.

Изучение пауков (Aranei) большей частью ведется в направлении решения проблем их систематики и идентификации (Mikhailov, 1997, 2000; Ковблюк, 2011; Polchaninova, Prokopenko, 2013). Многие исследования направлены на анализ данных по распространению и временной динамике фаунистического

состава аранеид разных территорий (Прокопенко, Кунах, Жуков, 2010), описание биотопического и пространственного распределения как отдельных видов, так и их сообществ (Polchaninova, Prokopenko, 2007; Сінгаєвський, 2012).

Однако распределение любого вида в пространстве крайне неравномерно и связано не только с наличием условий и территорий, способных обеспечить его существование, но также с характером как индивидуальной, так и групповой изменчивости составляющих его особей. Морфологическая изменчивость пауков исследована менее детально, чем изменчивость других групп беспозвоночных. Зачастую речь идет о различиях размеров тела и возможных причинах их вызывающих (Higgins, Buskirk, 1992; Михайлов, 1995; Framenau, 2005). Показателем изменчивости в этом случае служат лишь пределы варьирования (lim) исследуемых морфометрических параметров пауков, которые в некоторой мере зависят от числа исследованных особей (Руденко, Федоряк, Федоряк, 2012). С этих позиций величина изменчивости выступает, в основном, как видоспецифическая характеристика.

Изучение популяционной изменчивости некоторых видов пауков позволило очертить границы отдельных пространственных совокупностей (Levi, 1983; Moya-Laraño, Taylor, Fernández-Montraveta, 2003; Edwards, Yu, 2007; Thery, Casas, 2009; Bush, Douglas, Herberstein, 2008), установить сходство/различие между внутривидовыми группировками (Прокопенко, Жуков, 2008; Прокопенко, Кунах, Жуков, 2010). В практическом аспекте изменчивость может играть роль «указателя» на ситуации, которые перспективны для изучения с целью выяснения направления и давления отбора, расширяет полноту характеристики той или иной популяции, способствуя более рациональному управлению и использованию природных ресурсов человеком (Черепанов, 1986).

Для изучения групповой (популяционной) изменчивости пауков удобным объектом является семейство Linyphiidae, многие виды которого широко распространены, имеют высокую численность и разную экологическую валентность. Так, в работах В. Gunnarson (1987) и J. M. Waldok (1997) показана зависимость проявления окрасочных форм у пауков семейства Linyphiidae в зависимости от температурного и влажностного режимов мест их обитания. Остроухов Д. С. с соавторами (Остроухов, 2002; Остроухов, Негроров, Пантелеева, 2006) установили изменчивость брюшка и некоторых структурных признаков у *Helophora insignis* (Menge, 1866) в соответствии с биотопической приуроченностью, типовые варианты окраски брюшка у *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) в Воронежской области (граница лесостепной и степной зон). Для *Linyphia hortensis* Sundevall, 1830 показан различный характер варьирования как общегабитуальных признаков, так и структурных компонентов конечностей лесостепной и лесной зон Украины (Микитюк, 1998). Характер и величина изменчивости в степной зоне Украины в разных пространственно-временных группировках до настоящего времени остаются неизученными.

Это и определило **цель работы** — изучить пространственно-временную изменчивость паука *Linyphia triangularis*, широко распространённого мезофильного вида, преобладающего в биоценозах юго-запада Украины.

Материалы и методика. Сбор материала проводили в мае–июле 2008–2009 гг. в Измаильском и Беляевском районах Одесской области. Отлов пауков проводили в одни и те же календарные даты по стандартным методикам (Тыщенко, 1971; Марусик, Ковблюк, 2011). Весь собранный материал фиксировали в 80 %-м этиловом спирте.

Всего было собрано 620 экз. половозрелых особей *L. triangularis*: из них 600 ♀♀ и 20 ♂♂. Половозрелые ♂♂ среди отловленных ♀♀, как правило, составляют очень незначительную долю, редко достигающую 3 % от числа добытых ♀♀. Это существенно сужает возможности изучения половой изменчивости из-за недостаточности материала для выполнения его корректной статистической обработки. В этой связи, исследование полового диморфизма у *L. triangularis* основано на анализе 20 ♂♂ и 20 ♀♀, собранных на одном из пяти участков (участок № 3) в июле 2009 года.

Отлов ♀♀ *L. triangularis* проводили на всех пяти участках. Два участка из пяти расположены на территории Измаильского района: в окрестностях с. Суворово (45°34'49" с. ш., 28°58'57" в. д.; участок № 1 — искусственное лесонасаждение вблизи о. Катлабух) и с. Богатое (45°24'36" с. ш., 28°56'24" в. д.; участок № 2 — искусственное лесонасаждение вблизи о. Катлабух). Остальные — на территории Беляевского района: в окрестностях с. Маяки (46°24'44" с. ш., 30°16'23" в. д.; участок № 3 — пойменный лес р. Днестр); с. Прилиманское (46°25'29" с. ш., 30°36'54" в. д.; участок № 4 — искусственное лесонасаждение) и с. Дачное (46°34'39" с. ш., 30°32'56" в. д.; участок № 5 — искусственное лесонасаждение).

Первый и второй участки расположены в 200 м от о. Катлабух и представляют собой искусственные древесные насаждения шириной 70 м с изреженным невысоким травостоем,

незначительным (фрагментарным) присутствием кустарниковой растительности. Участок № 3 расположен в пойменном лесу р. Днестр. Основные структурообразующие древесные формы представлены ивой, топодем, клёном. В нижнем ярусе характерно развитие густой кустарниковой растительности, низкого травостоя. Вдоль кромки леса со стороны р. Днестр отмечены фрагментарные участки тростника *Phragmites communis*. Участки № 4 и № 5 — искусственные лесонасаждения шириной около 100 м, сформированные белой акацией, топодем, жасмином, травянистый ярус высокий. Эти биотопы характеризуются высокой захламенностью старыми ветками деревьев и кустарников. Искусственные или естественные водоемы вблизи этих двух участков отсутствуют.

Исследуемые участки в соответствии с геоботаническим районированием, предложенным Д. В. Дубыной и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1989), принадлежат к Дунайской (участок № 1 и 2) и Днестровской (участки № 3–5) степным областям. Дунайская степная область отличается более тёплой зимой и жарким летом. Среднемесячная температура на 2–3 °С выше таковой в Днестровской степной области. Климат Днестровской степной области отличается большей сухостью и континентальностью (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989).

Все измерения проведены с помощью окуляр-микрометра на бинокляре МБС–9 и приведены в миллиметрах. Сегменты ног и пальп измерялись после отделения их от головогруды. Измерения выполнены по дорзальной стороне сегментов. Длину и ширину головогруды и брюшка измеряли после их разделения. Длину тела измеряли от переднего края наличника до конца брюшка (без паутинных бородавок). Хелицеры не отделяли и измеряли по переднему краю. При выборе параметров остановились на тех, которые отражают функциональные анатомо-морфологические особенности пауков: вес тела (W, мг), длина тела (L), длина головогруды (Дгол), ширина головогруды (Шгол), длина основного членика хелицер (Дх), расстояние между передними медиальными глазами (ГЛпо1), расстояние между задними медиальными глазами (ГЛпо2), расстояние между передним латеральным и задним медиальным глазом (ГЛпо3), длина бедра (Б), длина колена (К), длина голени (Г), длина предлапки (П), длина лапки каждой пары ног (Л). Номер конечности обозначается индексом (K1, K2); Бп, Кп, Гп, Лп — обозначены соответствующие сегменты педипальп. Взвешивание пауков проводили на торсионных весах (перед взвешиванием лишнюю влагу убирали фильтровальной бумагой).

Статистическая обработка материала включала процедуру проверки результатов измерения на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилки, как одного из наиболее мощных методов в решении этой задачи (Razali, Wah, 2011). В последующем это определяло выбор параметрических (критерий Стьюдента) или непараметрических методов (критерий Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса). При попарном сравнении исследуемых групп вычисляли критерий Стьюдента с обязательной проверкой однородности дисперсий (критерий Левена) или критерий Манна-Уитни (U). Абсолютную изменчивость оценивали по среднеквадратическому отклонению (стандартному отклонению — σ), а относительную — по коэффициенту вариации (Cv). В качестве интегральных оценок изменчивости использовали индивидуальный корреляционный показатель (Individual Correlation Index — ICI) (Емельянов, Межжерин, Михалевич, 1986) и показатель коррелятивной изменчивости (Exponent Correlation Variation — ECV) (Межжерин, Кальниш, Ищенко, 1975; Межжерин, Емельянов, Михалевич, 1991). Для проведения статистического анализа использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

Результаты и обсуждение. Дифференциация ♂♂ и ♀♀ пауков *L. triangularis* отчётливо проявляется при сравнении абсолютных величин исследуемых параметров в 80 % случаев. Это свидетельство присутствия полового диморфизма не только в отношении структурных элементов, образующих отдельные части тела, но и соматических показателей (W, L). Уровень различий, например длины тела (табл. 1), при этом сопоставим с цифрами, приведенными ранее в целом для семейства Linyphiidae К. Г. Михайловым (1995). Причины полового диморфизма общегабитуальных признаков пауков видят в образе жизни и адаптации к различным условиям среды (Elgar, 1998; Walker, Rypstra, 2001; Framenau, 2005).

Как видно из рис. 1, соотношение средних величин соответствующих параметров ♀♀ и ♂♂ ($\frac{\text{♀♀}}{\text{♂♂}}$) делится медианой ($Me = 0,95$) на 2 группы. Самки (интервал 0,96–2,34) характеризуются более крупными размерами тела (W, L, Дгол, Шгол) и глазных полей. Самцы, в свою очередь, в целом имеют более длинные ноги (без учёта размеров тазика и вертлуга), чем особи противоположного пола ($t = 2,2–8,5$ при $P < 0,05–0,001$). При этом последовательный ряд, отсортированный по мере уменьшения длины ног, как у ♂♂, так и у ♀♀, может быть представлен структурной формулой вида $1 > 2 > 4 > 3$. Аналогичные соотношения общей длины ног приводятся и для ♀♀ *Cupiennius salei* Keyserling, 1877 (Ctenidae) (Jumping ..., 2010). Большие размеры всех ходильных ног у ♂♂ *L. triangularis* складываются за счёт больших длин 4 из 5 сегментов, исключая колено (К).

Таблица 1. Описательные (дескриптивные) характеристики морфометрических параметров ♂♂ и ♀♀ *L. triangularis* (мм) (n = 20)

Параметр	Пол	Min–max	X ± S _x	Me	δ
W (mg)	♂	7,0–14,0	9,9 ± 0,24***	10,0	0,1
	♀	18,0–29,0	23,2 ± 0,03	23,0	0,2
L	♂	4,0–5,0	4,8 ± 0,004***	5,0	0,02***
	♀	5,0–7,0	5,6 ± 0,01	5,5	0,03
Дх	♂	2,0–3,9	2,7 ± 0,11**	2,8	0,52**
	♀	1,9–2,6	2,3 ± 0,4	2,3	0,18
ГЛпо1	♂	0,9–0,1	0,1 ± 0,004	0,1	0,02**
	♀	0,9–0,1	0,1 ± 0,004	0,1	0,02
ГЛпо2	♂	0,3–0,4	0,4 ± 0,01*	0,3	0,04
	♀	0,3–0,5	0,4 ± 0,01	0,4	0,06
ГЛпо3	♂	0,2–0,3	0,27 ± 0,01**	0,3	0,03**
	♀	0,2–0,4	0,3 ± 0,01	0,3	0,06
Шгол	♂	2,9–3,8	3,4 ± 0,06	3,4	0,28
	♀	3,1–3,9	3,5 ± 0,05	3,4	0,26
Дгол	♂	4,1–5,4	4,6 ± 0,09	4,5	0,38
	♀	4,3–5,4	4,8 ± 0,08	4,8	0,37

Примечания: достоверность различий по критерию Манна-Уитни: * — p < 0,05; ** — p < 0,01; *** — p < 0,001; условные обозначения параметров см. выше в разделе «Материалы и методика».

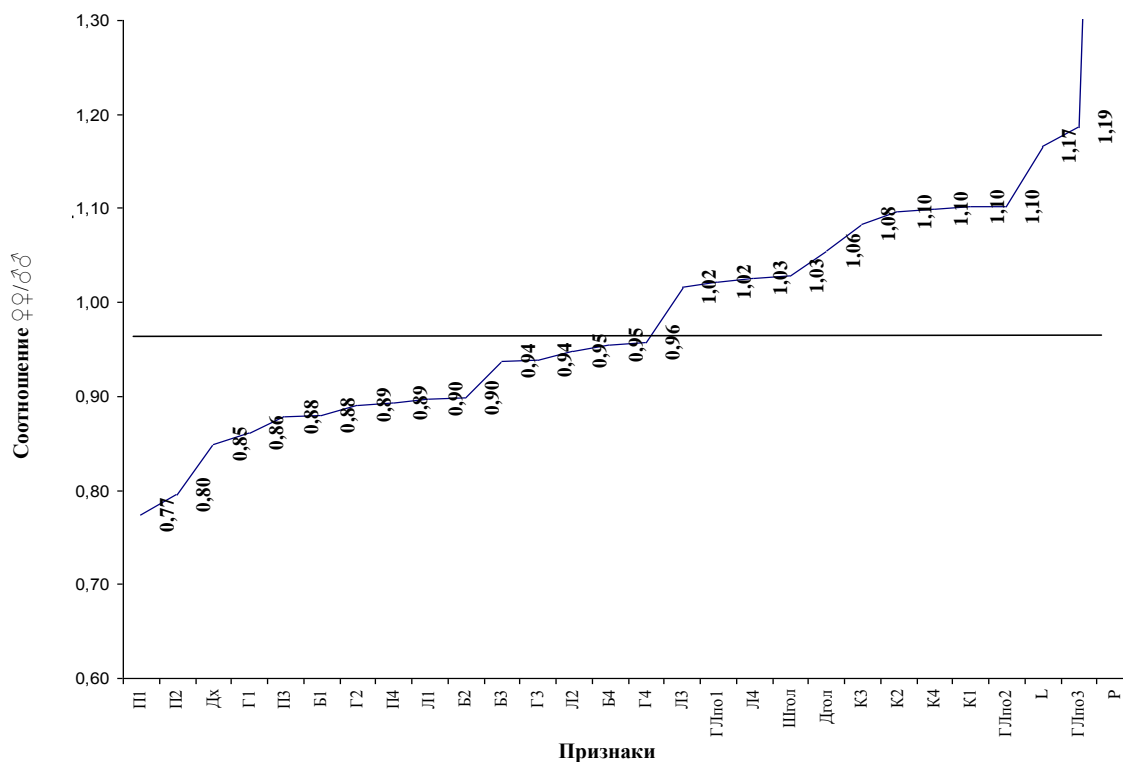


Рис. 1. Соотношение средних величин морфометрических параметров ♂♂ и ♀♀ *L. triangularis*.

Этот структурный элемент конечности у ♀♀ имеет статистически значимо большие размеры на всех ногах по сравнению с ♂♂ ($U_1 = 91$, $U_2 = 88$, $U_3 = 115$ и $U_4 = 95$ при $P = 0,02–0,004$). По мнению T. Weihmann *et al.* (2012), анатомия ног пауков может быть связана с гидродинамикой гемолимфы в конечностях. Однако оценить силу давления гемолимфы и мышц сгибателей в каждом сегменте пока не представляется возможным. Тем не менее, разная длина как отдельных сегментов, так и ног в целом у особей разных полов может накладывать отпечаток на поведение ♂♂ и ♀♀. Например, более длинные ноги ♂♂ связывают с их более активным поведением в поисках ♀♀, что увеличивает вероятность оплодотворения (Adult ..., 2002). Как важный инструмент в конкурентных отношениях с другими ♂♂ рассматривают удлинение ног у ♂♂ семейства Lycosidae (Framenau, 2005).

Анализируя результаты изучения средних значений длин исследуемых параметров и их изменчивости у ♂♂ и ♀♀, важно отметить, что в основе проявления полового диморфизма у *L. triangularis* лежат преимущественно абсолютные значения изучаемых количественных признаков. В то же время пределы изменчивости признаков (Min–Max) зачастую заметно перекрываются. Предельные границы изменчивости отдельных признаков, приведенные во многих публикациях, довольно близки. По данным X. Wiehle (1956) длина ♂♂ *L. triangularis* 5–7 мм, ♀♀ — 5–6,5 мм. Аналогичные размеры для Украины и европейской части России приводит В. П. Тыщенко (1971). В Великобритании (Roberts, 1998) и Швеции (Lang, 2001) *L. triangularis* имеет меньшие размеры головогруди и брюшка, чем в Восточной Европе. Обобщая имеющиеся у нас данные с мая по июль по всему региону, можно говорить о колебании величины длины тела ♀♀ от 4 до 7 мм. Самцы в наших сборах были немногочисленны. Размах изменчивости длины тела составлял 4,0–5,5 мм, что меньше цифр, приведенных для Украины в работе В. П. Тыщенко (1971).

Что касается всей совокупности рассмотренных нами признаков, то неоднородность распределения значений δ ($P < 0,01$) в разных половых группах установлена в единичных случаях, касаясь важных в функциональном отношении признаков (длины тела и хелицер, глазных полей) (табл. 1). По мнению И. Г. Емельянова с соавт. (1986), степень дивергенции не всегда можно выявить путём анализа отдельных признаков, тогда как изучение комплекса признаков как единой системы позволяет увеличить вероятность обнаружения различий любых совокупностей (популяционных, половых и т. д.). Как видно из рис. 2, анализ зависимости индивидуального корреляционного показателя (ICI) комплекса из 27 признаков от среднеарифметического безразмерных значений данных параметров позволяет сделать обоснованный вывод о разной вариабельности ♂♂ и ♀♀. Размах ICI у ♂♂ (с учётом нормированного отклонения) находится в пределах 3,5–6,4, у ♀♀ — 4,8–9,7.

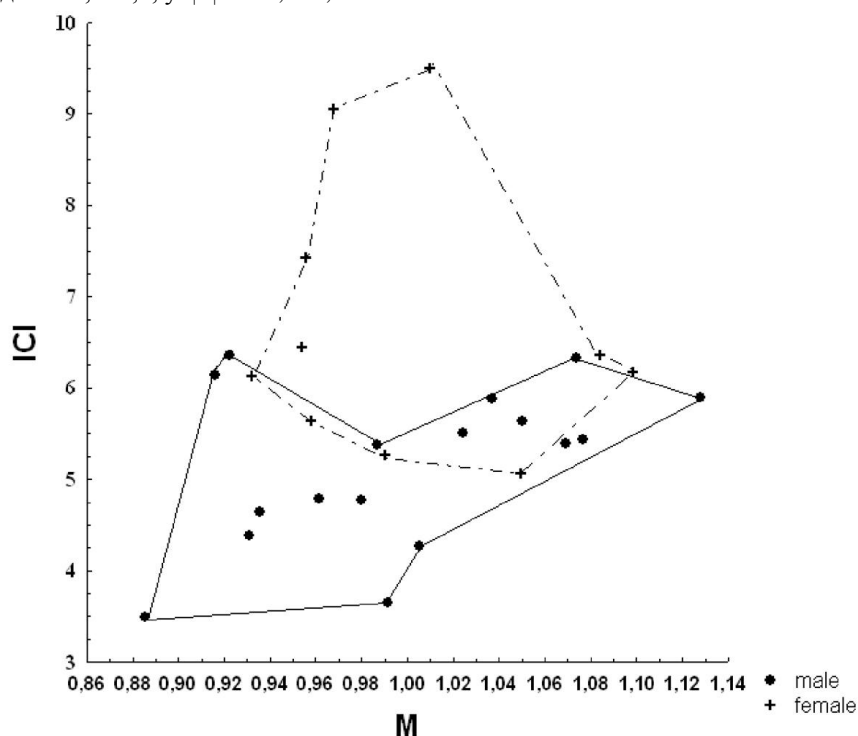


Рис. 2. Размещение ♂♂ и ♀♀ *L. triangularis* в поле значений М–ICI, где М — среднее арифметическое безразмерных значений признаков, ICI — индивидуальный корреляционный показатель.

Сравнением по комплексу скоррелированных признаков представителей разных полов *L. triangularis* установлена достоверно бóльшая величина структурной средней (медиана) индивидуального корреляционного показателя (Me_{ICI}) у ♀♀ по сравнению с ♂♂ ($U = 62$, при $P < 0,001$). При этом у ♂♂ показатель групповой изменчивости (ECV) (Межжерин, Кальниш, Ищенко, 1975), отражающий вариабельность групп организмов по комплексу признаков, оказывается ниже: 17,0 против 22,3 у ♀♀. Это может свидетельствовать о том, что в разных половых группах действие отбора имеет разное направление. Несмотря на некоторые исключения, у ♂♂ преимущественно встречаются особи с

сильно выраженными корреляционными связями, о чём говорят низкие значения ICI, у ♀♀, наоборот, коррелятивные связи ослаблены. Такой характер направления отбора может быть, в частности, объяснён нестабильностью среды обитания (например, кормовых ресурсов, колебаний температуры). При ухудшении/улучшении условий жизни ♀♀, у которых коррелятивные связи ослаблены, способны быстрее осуществить перестройку организма под новые требования среды (что необходимо для реализации функции воспроизводства) (Jocque, 1983). Самцы пауков, которые достигают половозрелости раньше ♀♀ (Robinson, Robinson, 1978; Lang, 2001), или претерпевают меньшее число линек (Bonnet, 1930), обладают менее широкими возможностями трансформации комплекса коррелятивных связей в организме. Исходя из этого, уместно рассмотреть изменчивость морфологических признаков ♀♀ *L. triangularis* в разных пространственно-временных условиях существования.

Анализ результатов, полученных с использованием метода Краскела-Уоллиса, указывает на существенное влияние (при $P < 0,01-0,001$) переменной «местообитания» на величины морфометрических параметров ♀♀ *L. triangularis*. Наиболее зависимы (обнаружена статистическая значимость различий в уровне выраженности признака) от условий обитания среди общегабитуальных параметров P ($\chi^2 = 46,0-70,8$ при $P < 0,001$), L ($\chi^2 = 33,7-63,4$ при $P < 0,001$), Dx ($\chi^2 = 10,3-29,1$ при $P < 0,05-0,01$), $\Gamma_{\text{лп}03}$ ($\chi^2 = 13,3-31,6$ при $P < 0,01$). Среди элементов конечностей это прежде всего длина колена ($K2-K4$, $\chi^2_{2-4} = 9,0-38,3$ при $P < 0,01-0,001$). На участках Дунайской степной области (участки № 1 и 2) статистические различия в уровне выраженности изучаемых признаков единичны (июнь — W, B1, Л1; июль — Л4, Лп, $\Gamma_{\text{лп}03}$; $N = 535-596$ при $P < 0,05$), при этом в мае существенных различий морфометрических параметров на этих участках не обнаружено.

Участки Днестровской степной области характеризуются наибольшими различиями в уровне выраженности признаков. Сопоставление изменчивости морфометрических параметров пауков на участках 4 и 5, 3 и 5 в мае показало, что существенные различия характерны для 97–100 % сравниваемых признаков (в июле — 44–88 %). Наименьшее число значимых различий между признаками в июне. В этот период установлено, что доля признаков, в отношении которых обнаружены существенные различия, составила не более 31 % от общего числа исследованных параметров. Устойчивые различия признаков во всех сопоставляемых парах участков Днестровской области в этот период характерны для веса и длины тела, несколько реже ♀♀ различаются по длине колена ($K2$), ширине и длине головогруды (Шгол–Дгол). Условия существования, складывающиеся в разных локалитетах в июне, по-видимому, наиболее оптимальны, что приводит к уменьшению уровня различий морфометрических параметров пауков на разных участках.

Абсолютная изменчивость признаков *L. triangularis* имеет одинаковый тренд независимо от особенностей условий обитания: она повышается с увеличением средней величины исследуемых признаков (рис. 3). Характер и величина варьирования линейных признаков пауков на участках № 1 и 2 (Дунайская степная область) существенно не различается. Изменчивость признаков на участках Днестровской степной области выражена сильнее. Особенно это становится заметно в июне–июле, когда увеличивается число статистически значимых различий σ морфометрических параметров ♀♀ *L. triangularis* из разных местообитаний. Причина подобной гетероморфности кроется, скорее всего, в особенностях формирования населения пауков, отдельные представители которого прошли свое развитие в разное время и завершили его на разных этапах, пройдя разное число линек. Ранее G. H. P. Lang (2001) показал, что на каждом этапе развития между линьками формируется свой определённый уровень изменчивости. С другой стороны количество линек зависит от внешних факторов среды (Elgar, Graffar, Read, 1990; Framenau, Elgar, 2005).

На участках Днестровской степной области существенные различия по величине абсолютной изменчивости установлены практически для всех морфометрических параметров, за исключением длины тела и длины лапки педипальпы. Чаще всего значимость статистических различий отмечена в отношении таких параметров, как расстояние между передним латеральным и задним медиальным глазом, длины хелицер, элементы педипальпы (бедро, колена) и последней ноги (бедро, голень, предлапка).

Межгрупповые различия абсолютной изменчивости Дунайской и Днестровской степных областей в наибольшей степени проявляются между пауками участков № 1 и 5 (рис. 3). Прежде всего, это относится к дистальным элементам педипальпы ($Kп$, $Gп$, $Lп$) ($P < 0,05$) и лапок ходильных ног ($L1$, $L3$, $L4$). У ♀♀ *L. triangularis* в районе с. Дачное (уч. № 5) варьирование элементов первой ноги пауков, за исключением колена ($K1$), существенно отличается от изменчивости аналогичных элементов у пауков южных районов (уч. № 1 и № 2). Устойчивые различия стандартного отклонения в разные месяцы демонстрирует $K2$ ($t = 2,84-4,1$ при $P < 0,01$). Если суммировать различия в изменчивости параметров *L. triangularis* между отдельными участками сравниваемых областей (уч. №№ 1–3, 1–4, и т. д.), то в совокупности объём установленных различий между областями сопоставим (особенно в июне) с таковым между отдельными

локалитетами Днестровской степной области (табл. 2). Примерно $\frac{2}{3}$ этих различий формируется за счёт элементов первой и последней ходильных ног, структурных компонентов педипальп. Наименее изменчивы членики 3-й ходильной ноги — самой короткой у ♀♀ *L. triangularis*. Разная изменчивость линейных показателей может быть связана с их вкладом в обеспечение движения паука, механизмом разгибания ноги. Так у *Cupiennius salei* последовательность участия ног определяется в основном схемой 4-2-3-1, но в некоторых случаях изменяется на 4-1-3-2 или 4-3-1-2 (Weihmann, Gunther, Blickhan, 2010).

Флуктуации изменчивости отдельных признаков, основанные на способности к авторегуляции (Шмальгаузен, 1964), связаны с перестройкой морфофункциональной структуры фенотипа при воздействии внешних и внутренних факторов (например, структуры популяции). Эти перестройки затрагивают одновременно множество признаков. Происходит преобразование системы корреляций признаков как отдельных организмов, так и уровня коррелятивной изменчивости популяции в целом. Анализ зависимости индивидуального корреляционного показателя (ICI) комплекса из 31 линейного признака от среднеарифметического безразмерных значений данных параметров (рис. 4) позволяет сделать вывод о значительном сходстве вариабельности ♀♀ *L. triangularis* на разных участках в мае месяце. В последующие месяцы происходит увеличение размаха изменчивости на участках Днестровской степной области (особенно на участке № 5). Однако эти различия проявляются только на уровне тенденции. Так, средние значения ICI в разные годы на участках Дунайской степной области (уч. № 1 и № 2) колеблются в пределах 5,8–6,1 (май) и 5,8–6,5 (июнь–июль), в Днестровской степной области этот показатель несколько выше. В мае M_{ICI} (среднее значение) в разных локалитетах данной области составляет от 5,6 до 6,7, а июне–июле — 5,8–7,6. Подобный характер имеет и динамика популяционного показателя коррелятивной изменчивости, который выше в более северных районах (22,0–41,2 против 25,0–31,3 на участках № 1 и № 2).

Таблица 2. Уровень различий абсолютной изменчивости морфометрических признаков ♀♀ *L. triangularis* на участках Дунайской и Днестровской степных областей

Признаки	Дунайская степная область			Днестровская степная область									Сравнение Дунайской и Днестровской степных областей			
	Сравниваемые участки															
	1-2		3-4	3-5	4-5	3-4	3-5	4-5	3-4	3-5	4-5	1-(3, 4, 5)				
	май	июнь	июль	май			июнь			июль			май	июнь	июль	
L																
Б1																
К1																
Г1																
П1																
Л1																
Б2																
К2																
Г2																
П2																
Л2																
Б3																
К3																
Г3																
П3																
Л3																
Б4																
К4																
Г4																
П4																
Л4																
Бп																
Кп																
Гп																
Лп																
Дх																
ГЛпо1																
ГЛпо2																
ГЛпо3																
Шгол																
Дгол																

Примечание. Уровни значимости различий: серый фон — $P < 0,05$; чёрный фон — $P < 0,01$; светлый фон — $P > 0,05$.

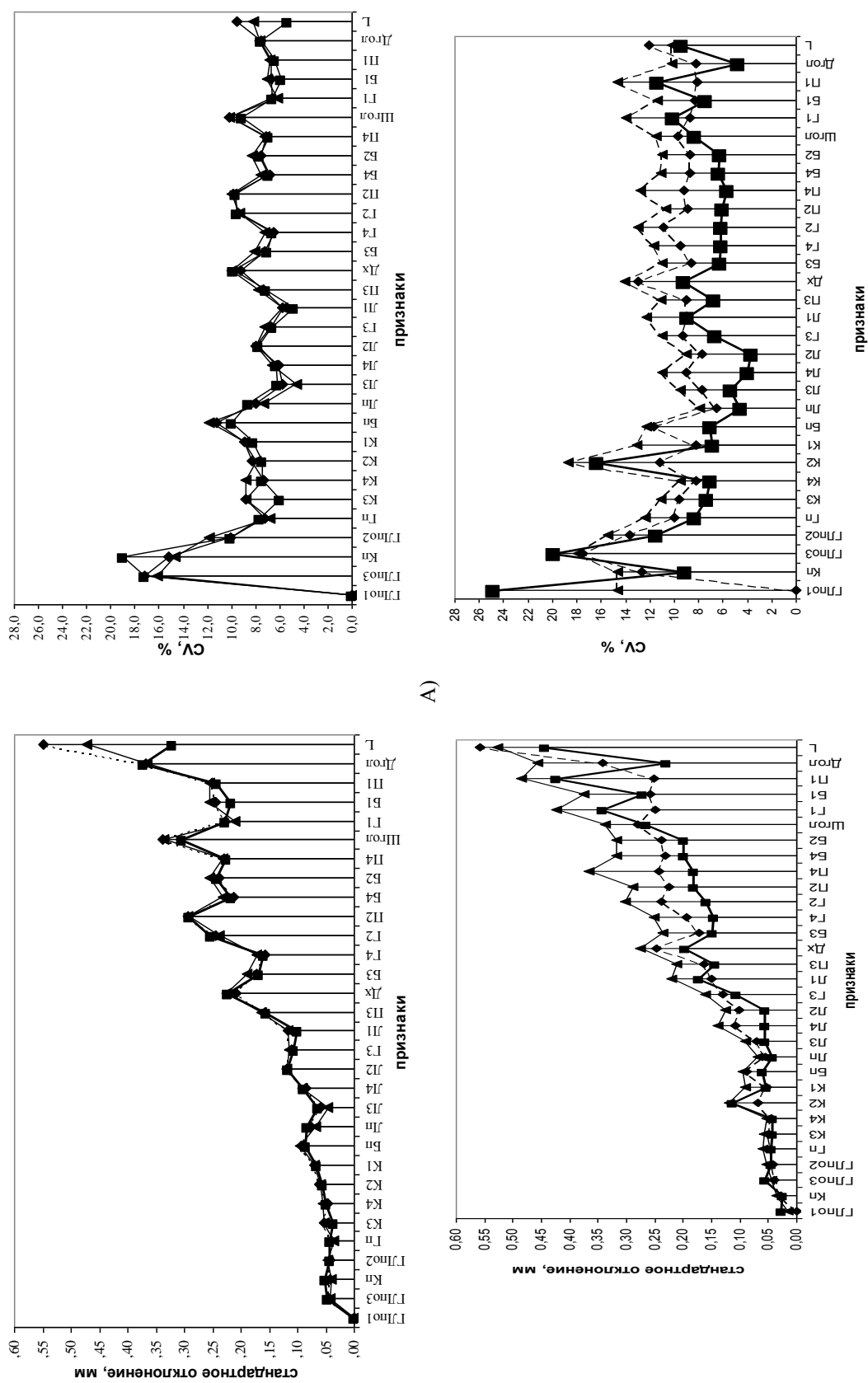


Рис. 3. Абсолютная и относительная изменчивость морфометрических параметров ♀♀ *L. triangularis* в различных районах Одесской области: А) Дунайская степная область (с. Суворово — участок 1); Б) Днестровская степная область (с. Дачное — участок 5);
 ◆ — май, ■ — июнь, ▲ — июль.

Таким образом, можно предположить, что комплексные показатели интеграции одной и той же совокупности признаков у ♀♀ *L. triangularis* характеризуются высокой стабильностью. Варьирование системы коррелятивных связей одного и того множества параметров, как на уровне отдельных индивидуумов (ICI), так и уровне различных пространственно обособленных группировок *L. triangularis* (ECV), в целом характеризуется схожими величинами, не выходящими, по-видимому, за пределы свойственные популяциям (популяции) степной зоны. В то же время неоднородность условий обитания пауков в пределах Одесской области обуславливает разную степень проявления изменчивости их признаков.

Территория междуречья Дуная и Днестра (Дунайская степная область) отличается более тёплой зимой и жарким летом. Среднемесячная температура здесь на 2–3 °С выше, чем в Днестровской степной области. Климат Днестровской степной области отличается большей сухостью и континентальностью (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Для климата этой области характерны значительные не только годовые, но и суточные колебания температур (от +10–15 °С в мае (средняя суточная 18 °С) и до +20 °С в июле месяце при средней +26,4 °С). Полученные результаты дают основание высказать предположение, что именно в таких более контрастных условиях наиболее приспособленными оказываются пауки с более ослабленными коррелятивными связями, о чём свидетельствуют высокие значения ICI. Такие животные могут быстрее подстраиваться под меняющиеся требования среды. В Днестровской степной области интегральный показатель популяционной изменчивости (ECV) также имеет более высокие значения. Это предполагает высокую гетерогенность пауков данной территории, что может быть обусловлено присутствием разных по своим характеристикам особей (прошедших разное число линек, принадлежащих к разным поколениям, обладающих разной скоростью роста и т. п.) и определяет широкие возможности отбора фенотипических вариантов наиболее соответствующих складывающемуся здесь комплексу условий обитания. Наоборот, в южных районах, где показатель коррелятивной изменчивости относительно низок, т. е. совокупность пауков генетически более гомогенна, процессы жизнедеятельности (рост, развитие) более выровнены и отбор в целом направлен на поддержание, оптимизацию и стабилизацию признаков в популяции. В этой ситуации следует ожидать исчезновения организмов с сильно уклоняющимися от средних значений величинами признаков, сужением границ изменчивости и увеличением уровня коррелятивных связей. Более низкие величины ICI у ♀♀ *L. triangularis* на исследуемых участках южных районов являются подтверждением этому предположению.

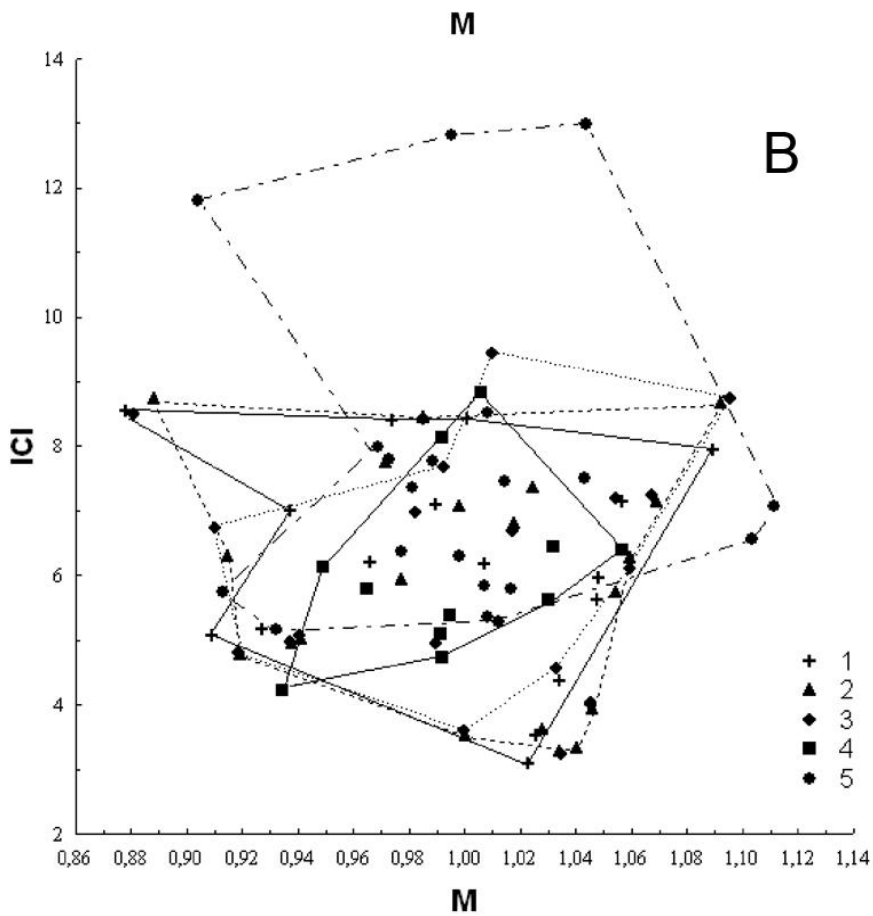
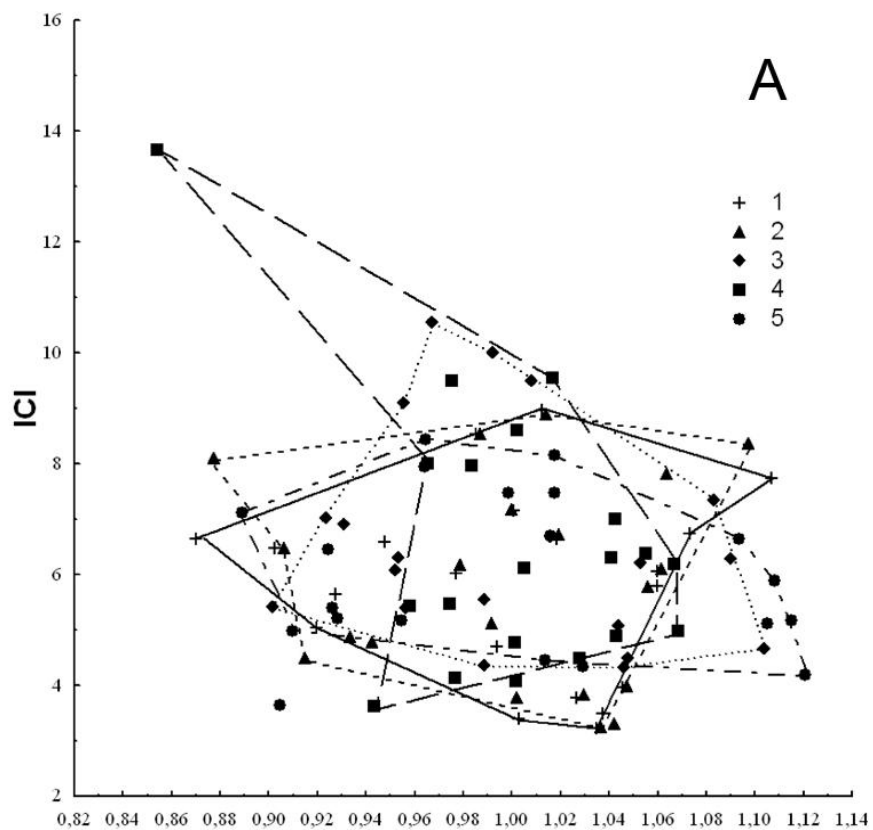
Заключение. Проведенный анализ комплекса морфологических признаков *L. triangularis* показал наличие полового диморфизма в отношении большинства изученных параметров в условиях степной зоны юго-запада Украины. Самки крупнее самцов и имеют более короткие ноги. При этом различия в изменчивости отдельных признаков, за единичными исключениями, несущественны. Дивергенция ♂♂ и ♀♀ оказалась сильнее выражена с точки зрения оценки их фенотипических особенностей. Самки, непосредственно связанные с заботой о потомстве, обладают более слабой скоррелированностью признаков, чем ♂♂.

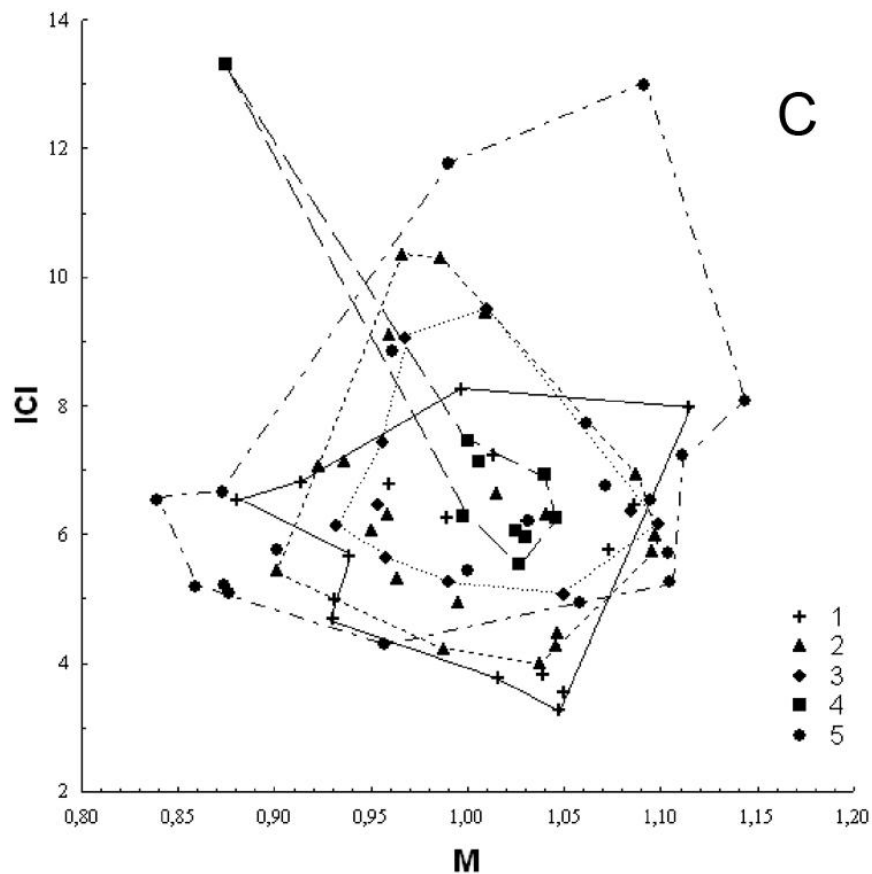
Своеобразие условий обитания становится причиной не только изменения линейных характеристик ♀♀ *L. triangularis* (значимое уменьшение при продвижении с юго-запада на северо-запад), но и большей изменчивости признаков в Днестровской степной области по сравнению с Дунайской. В более контрастных климатических условиях Днестровской степной области отбор направлен на поддержание населения пауков с более ослабленными коррелятивными связями, как на уровне индивидуумов (ICI), так и на уровне совокупностей индивидуумов (ECV).

Благодарности. Авторы искренне благодарны за рекомендации и обсуждение статьи М. М. Федоряк (Черновицкий национальный университет им. Ю. Федьковича), В. А. Трачу и Д. А. Кивганову (Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дубына, Д. В. Плавни Причерноморья [Текст] / Д. В. Дубына, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К. : Наук. думка, 1989. — 269 с.
- Емельянов, И. Г. Количественные методы в зооэкологии [Текст] / И. Г. Емельянов, В. А. Межжерин, О. А. Михалевич // Вестн. зоологии. — 1986. — С. 46–57.
- Ковблюк, Н. М. Каталог пауков Крыма (Arachnida: Aranei) [Электронный ресурс] / Н. М. Ковблюк. — Посл. обновл. 11.11.2011. — Версия 1.0. — Режим доступа : URL : http://arachnology.kz/Crimea/main_Crimea.htm. — Заголовок с экрана.
- Марусик, Ю. М. Пауки Сибири и Дальнего Востока России [Текст] / Ю. М. Марусик, Н. М. Ковблюк. — М. : KMK Sci. Press. — 2011. — 352 с.
- Межжерин, В. А. Комплексные подходы в изучении популяций [Текст] / В. А. Межжерин, И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич. — К. : Наук. думка, 1991. — 204 с.





Р и с . 4. Размещение ♀♀ *L. triangularis*, собранных на разных участках в мае–июле 2008 г., в поле значений М–ICI, где: М — среднее арифметическое безразмерных значений признаков, ICI — индивидуальный корреляционный показатель; А — май, В — июнь, С — июль; 1–5 — номера исследуемых участков.

- Межжерин, В. А. Единство фенотипических проявлений в генетически различных группах живых организмов [Текст] / В. А. Межжерин, В. В. Кальниш, А. И. Ищенко // Доклады АН УССР. — 1975. — Т. 225, № 1. — С. 205–206.
- Михайлов, К. Г. Размерный половой диморфизм («карликовость самцов») у пауков: обзор проблемы [Текст] / К. Г. Михайлов // Arthropoda Selecta. — 1995. — Iss. 4. — С. 51–60.
- Микитюк, В. Ф. Морфометрическая изменчивость пауков Степи Украины [Текст] / В. Ф. Микитюк // Науч. тр. Зоол. музея ОНУ им. И. И. Мечникова. — Одесса, 1998. — Вып. 3. — С. 56–59.
- Остроухов, Д. С. Пауки семейства Linyphiidae Воронежской области: некоторые вопросы внутривидовой изменчивости их морфологических признаков [Текст] / Д. С. Остроухов // Тр. мол. учёных Воронеж. ун-та. Биология, химия. — Воронеж, 2002. — Вып. 2. — С. 75–78.
- Остроухов, Д. С. К изучению внутривидовой изменчивости окраски *Linyphia triangularis* (Aranei, Linyphiidae) [Текст] / Д. С. Остроухов, О. П. Негрбов, Н. Ю. Пантелева // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармакология. — 2006. — Вып. 2. — С. 155–158.
- Прокопенко, Е. В. Морфометрическая изменчивость и морфологическое разнообразие популяций *Pardosa lugubris* (Araneae, Lycosidae) в градиенте условий урбанизации [Текст] / Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Вестн. Донецкого ун-та. Сер.: Естеств. науки. — 2008. — № 1. — С. 311–319.
- Прокопенко, Е. В. Биоразнообразие Украины. Днепропетровская область. Пауки (Aranei) [Текст] / Е. В. Прокопенко, О. М. Кунах, А. В. Жуков. — Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского нац. ун-та, 2010. — 340 с.
- Руденко, С. С. З'ясування доцільності використання флюктууючої асиметрії *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Araneae: Pholcidae) у системі біомоніторингу урбанізованих територій [Текст] / С. С. Руденко, М. М. Федоряк, Д. В. Федоряк // Вісн. Прикарпатського ун-ту. Сер.: Біологія. — Івано-Франківськ, 2012. — Ч. XVI. — С. 178–182.
- Сінгасвський, Є. Структура населення герпетобіонтних павуків (Aranei) Національного природного парку Голосіївський [Текст] / Є. Сінгасвський // Вісн. Львівського ун-ту. Сер. біологічна. — 2012. — Вип. 159. — С. 161–166.
- Тыщенко, В. П. Определитель пауков европейской части СССР [Текст] / В. П. Тыщенко. — Л.: Наука, 1971. — 283 с. — (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, вып. 105).
- Черепанов, В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных [Текст] / В. В. Черепанов. — Новосибирск: Наука, 1986. — 239 с.
- Шмальгаузен, И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии [Текст] / И. И. Шмальгаузен. — М.: Наука, 1964. — 136 с.

- Adult size of eight hunting spider species in central Amazonia: temporal variations and sexual dimorphism** [Text] / T. R. Gasnier [et al.] // J. Arachnol. — 2002. — Vol. 30. — P. 146–154.
- Bonnet, P.** La mue, l'autotomie et la regeneration chez les Araignees, avec une etude des *Dolomedes* d'Europe [Text] / P. Bonnet // Bull. soc. hist. nat. Toulouse. — 1930. — T. 59. — P. 237–700.
- Bush, A. A.** Function of bright coloration in the wasp spider *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae) [Text] / A. A. Bush, W. Yu. Douglas, M. E. Herberstein // Proc. R. Soc. B. — 2008. — № 275. — P. 1337–1342.
- Edwards, D. P.** The roles of sensory traps in the origin, maintenance, and breakdown of mutualism [Text] / D. P. Edwards, D. W. Yu // Behav. Ecol. Sociobiol. — 2007. — Vol. 61. — P. 1321–1327.
- Elgar, M. A.** Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids [Text] / M. A. Elgar. — New York : Acad. Press, 1998. — P. 307–337.
- Elgar, M. A.** Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism [Text] / M. A. Elgar, N. Ghaffar, A. F. Read // J. Zool., London. — 1990. — № 222. — P. 455–470.
- Framenau, V. W.** Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spider (Araneae, Lycosidae) [Text] / V. W. Framenau // J. Zool., London. — 2005. — № 33. — P. 334–346.
- Framenau, V. W.** Cohort dependent life history traits in a wolf spider (Araneae, Lycosidae) with bimodal life cycle [Text] / V. W. Framenau, M. A. Elgar // J. Zool., London. — 2005. — № 265. — P. 179–188.
- Gunnarsson, B.** Melanism in the spider *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. Koch): the genetics and the occurrence of different color phenotypes in a natural population [Text] / B. Gunnarsson // Heredity, London. — 1987. — № 59. — P. 55–61.
- Higgins, L. E.** A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behavior [Text] / L. E. Higgins, R. Buskirk // Anim. Behav. — 1992. — Vol. 44. — P. 485–499.
- Jumping kinematics in the wandering spider *Cupiennius salei*** [Text] / T. Weihmann [et al.] // J. Comp. Physiol. — 2010. — Vol. 196. — P. 421–438.
- Jocgue, R.** A mechanism explaining sexual size dimorphism in spiders [Text] / R. Jocgue // Biol. Jahrb. Dodonaea. — 1983. — Vol. 51. — P. 104–115.
- Lang, G. H. P.** Sexual size dimorphism and juvenile growth rate in *Linyphia triangularis* (Linyphiidae, Araneae) [Text] / G. H. P. Lang // J. Arachnol. — 2001. — Vol. 29. — P. 64–71.
- Levi, H. W.** The orb-weaver Genera *Argiope*, *Gea* and *Neogea* from the western Pacific region (Araneae: Araneidae, Argiopinae) [Text] / H. W. Levi // Bull. Mus. Comp. Zool. — 1983. — Vol. 150. — P. 247–338.
- Mikhailov, K. G.** Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei) [Text] / K. G. Mikhailov. — Moscow : Zool. Muz. of the Moscow State Univ., 1997. — 416 pp.
- Mikhailov, K. G.** Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union. Suppl. 3. [Text] / K. G. Mikhailov. — Moscow : Zool. Muz. of the Moscow State Univ., 2000. — 33 pp.
- Moya-Larano, J.** Body patters as potential amplifiers of size and condition in a territorial spider [Text] / J. Moya-Larano, Ph. W. Taylor, C. Fernandez-Montraveta // Biol. J. Linn. Soc. — 2003. — Vol. 78. — P. 355–364.
- Polchaninova, N. Yu.** A checklist of the spider fauna (Araneae) of the «Svyati Gory» National Nature Park (Ukraine, Donetsk region) [Text] / N. Yu. Polchaninova, E. V. Prokopenko // Arthropoda Selecta. — 2007. — Vol. 16, № 3. — P. 177–189.
- Polchaninova, N. Yu.** Catalogue of the spiders (Arachnida:Aranei) of Left-Bank Ukraine [Text] / N. Yu. Polchaninova, E. V. Prokopenko // Arthropoda Selecta. — Moscow : KMK Sci. Press, 2013. — Suppl. № 2. — 268 pp.
- Razali, N. M.** Power comparisons of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling tests [Text] / N. M. Razali, Y. B. Wah // J. Statistical Modeling and Analytics. — 2011. — Vol. 2, № 1. — P. 21–33.
- Roberts, M. J.** Spinnengids [Text] / M. J. Roberts. — Baarn : Tirion Natuur, 1998. — 397 pp.
- Robinson, M. H.** Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer) [Text] / M. H. Robinson, B. Robinson // Symp. zool. Soc. Lond. — 1978. — Vol. 42. — P. 31–40.
- Thery, M.** The multiple disguises of spiders: web colour and decorations, body colour and movement [Text] / M. Thery, J. Casas // Proc. Roy. Soc. B. — 2009. — Vol. 364. — P. 471–480.
- Waldock, J. M.** The colour-forms of the Christmas spider *Gasteracanthi minaxin* South-Western Australia [Text] / J. M. Waldock // West Austral. Natur. — 1991. — Vol. 18, № 8— P. 207–215.
- Walker, S. E.** Sexual dimorphism in functional response and troph morphology in *Rabidosa rabida* (Araneae: Lycosidae) [Text] / S. E. Walker, A. L. Rypstra // Amer. Midland Naturalist. — 2001. — Vol. 146. — P. 161–170.
- Weihmann, T.** Hydraulic leg extension is not necessarily the main drive in large spiders [Text] / T. Weihmann, M. Gunther, R. Blickhan // J. Experimental Biol. — 2012. — Vol. 215. — P. 578–583.
- Wiehle, H.** Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). Familie Linyphiidae — Baldachinspinnen [Text] / H. Wiehle. — Jena, 1956. — Teil. 44. — 337 s.