Рекомендовано Ученым и Учебно-методическим советами биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова в качестве учебно-методического пособия для студентов биологического факультета МГУ

К.Г. Михайлов. ОБЩАЯ АРАХНОЛОГИЯ. Краткий курс. Часть 2. Пауки: морфология, анатомия, биология. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 56 с.

Курс лекций «Общая арахнология» читается на кафедре энтомологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова с 2000 г., первоначально на 5-м курсе, в настоящее время на 3-м курсе.

Вторая часть краткого курса лекций посвящена морфологии, анатомии и биологии пауков — крупнейшего отряда паукообразных животных. Во введении дан общий обзор паутинной деятельности пауков. При описании анатомии особое внимание обращено на работу паутинных желез и паутинных бородавок пауков, а также на их органы чувств. Описаны питание пауков, биология их размножения, основные типы паутинных построек и их эволюция, явления колониальности у пауков. При написании всех разделов обработана самая современная зарубежная литература; многие материалы впервые приведены на русском языке. Дан обзор практического значения пауков. Вопросы фауны и систематики пауков будут рассмотрены в третьей части курса лекций.

Рецензент д.б.н., проф. К.В. Макаров (МПГУ)

© Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 2012

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2012

© Михайлов К.Г., текст, 2012

ISBN 978-5-87317-834-6

Отряд Пауки — Aranei[1]

Пауки — самый большой отряд арахнид. Их описано более 42 000 видов, причём специалисты считают, что эта цифра в дальнейшем значительно возрастёт, так как фауна пауков земного шара изучена очень неравномерно и неполно. Пауками заселена вся суша. Подобно насекомым и клещам, они живут повсеместно, кроме морских глубин и Антарктиды.

Чтобы перейти к более обстоятельному рассмотрению пауков, попробуем сразу же уяснить природу этого огромного отряда и особенности его разнообразия. Мы вкратце уже упоминали о том, что решающее значение в эволюции пауков имела паутина. Действительно, во всех главных жизненных проявлениях, поддерживающих существование вида, а именно:

– добывании пищи (у тенетных пауков),
– размножении,
– расселении и
– переживании неблагоприятных условий —

пауки пользуются паутиной. Из неё делается убежище и ловчее устройство, с её помощью происходит сложная процедура спаривания, во многих случаях из неё плетётся яйцевой кокон и зимовочный мешок, на ней молодь разносится ветром и т.д.

Паук взаимодействует с окружающим миром не столько непосредственно, как другие животные, сколько через свои паутинные приспособления, которые у каждого вида соответствуют его жизненным нуждам и той конкретной обстановке, в которой он обитает. Иначе говоря, взаимоотношения с окружающей средой

---

[1] Латинское название отряда идёт от Карла Линнея, который в 1735 г. в своей «Системе природы» объединил пауков в род *Aranea* и отнёс их вместе со всеми другими членистоногими к классу насекомых (Insecta). К. Клерк в 1757 г. уже рассматривал пауков как особую группу, отличную от насекомых, и назвал их Aranei — множественное число от *Araneus*. Приоритет латинских видовых названий Клерка перед Линнеем подтверждён, в виде исключения, Международным кодексом зоологической номенклатуры (ст. 3). В течение 20-го века латинское название отряда писалось различно — Araneina, Araneae, Araneides. На Международном зоологическом конгрессе в 1948 г. было рекомендовано восстановить приоритет Клерка и называть пауков Aranei.

осуществляются у пауков через **паутинную деятельность**, которая, как и всё поведение пауков, имеет в своей основе инстинкты. Сравнительное изучение пауков показывает, что эволюция паутинной деятельности, эволюция инстинктов есть то ведущее направление эволюционного развития пауков, на котором этот своеобразный отряд достиг небывалого расцвета.

Паутинные приспособления представляют эволюционные ряды от очень простых до чрезвычайно сложных и совершенных, будь то яйцевые коконы, логовища и гнёзда или ловчие сети. Одновременно усложняются цепи инстинктов, направленных на создание паутинных устройств. Замечательно, что общий тип строения паука при этом стойко сохраняется. Очень различны размеры пауков, окраска, внешняя форма, изменяется строение отдельных органов, но всё это бесконечное многообразие заключено в рамки некоего морфологического стереотипа. Единство выдерживается и в ряде особенностей биологии, типе питания, индивидуального развития и т.д.

Показательно сравнение с другими арахнидами. Мы видели, что в каждом отряде также имеется свой устойчивый тип организации, однако при этом видовое разнообразие большинства отрядов не идёт в сравнение с паучьим. Если же обратиться к другой группе многовидовых отрядов — клещам, то там обилие видов основано на глубоких и различных изменениях организации и развития даже внутри одного отрряда подчас настолько, что сразу и не узнáешь, клещ это или что-то другое. (Недаром известный морфолог Я.И. Старобогатов по формальным признакам выделил в 1985 г. четырёхногих клещей в отдельный класс!) иначе говоря, клещи, приспособляясь к новым условиям, сильно менялись сами, пауки же изменяли свои паутинные приспособления, сохраняя тип организации.

В чём же главные особенности организации пауков и почему паутина приобретает такое значение в их жизни и эволюции?

Паутинный аппарат образовался у пауков в удачном месте — на нижней стороне брюшка:

– в брюшке нашлось достаточно места для развития объёмистых паутинных желёз, обеспечивших обилие паутины;

– функцию выведения секрета желёз наружу взяли на себя брюшные конечности, которые превратились в паутинные боро-

давки и сохранили подвижность, что очень важно при пользовании паутиной;

– очень подвижным стало и брюшко, которое у всех пауков соединяется с головогрудью тонким стебельком — сузившимся предполовым сегментом.

Таким образом, целый отдел тела — брюшко — превратился в подвижную паутинную «фабрику».

– хорошо развитые, расчленённые и весьма подвижные конечности головогруди, свойственные паукам, как и всем арахнидам, оказались весьма подходящими для прядения самых различных паутинных приспособлений. Добавились лишь некоторые детали: гребенчатые коготки, ряды щетинок для расчёсывания паутины и т.п.

Не менее важная особенность жизненного облика паука — это **ядовитые железы**, открывающиеся на когтевидных концевых члениках хелицер. Ядовитый аппарат как средство нападения и защиты, по-видимому, возник у пауков ещё до того, как они стали устраивать ловчие приспособления, у бродячих форм, но наибольшего развития ядовитые железы достигают у тенетных пауков. Трудно представить себе более совершенный способ убивания добычи, попавшей в тенета, чем впрыскивание яда хелицерами. Ведь иначе схватки с добычей, бьющейся в тенетах, быстро приводили бы последние в негодность. Ядовитые железы отсутствуют только у единственного из 110 современных семейств пауков — Uloboridae.

Заметим, что паутиной пользуются и некоторые другие арахниды — ложноскопионы, паутинные клещи. Но у них паутинные железы расположены иначе, например в хелицерах, и по одному этому не могли получить такого развития, как у пауков. По обилию секрета с пауками могут сравниться только гусеницы бабочек с их шёлком, кстати, близким к паутине по химическому (аминокислотному) составу. Однако бабочки имеют полное превращение, шёлковые железы не переходят от гусениц к взрослым бабочкам, и применение шёлка ограничивается плетением кокона. У пауков же, развивающихся без метаморфоза, паутинные железы сохраняются на всех активных стадиях. Паутина используется на протяжении всей жизни, вплоть до размножения и заботы о потомстве.

Как возникли пауки, мы не знаем. Это очень древний отряд, известный из девонских и каменноугольных отложений, но уже в те отдалённые времена пауки были похожи на современных, правда наиболее примитивных[2]. Можно только сказать, что наиболее характерная особенность пауков — паутинный аппарат образовался у их предков в само́м процессе выхода на сушу, а быть может, ещё в воде. Доказательство этого — паутинные бородавки. Как отмечалось, у всех хелицеровых при выходе на сушу жаберные ножки либо превращаются в лёгкие и иные специальные органы, либо атрофируются. Жаберные ножки как таковые на суше немыслимы, кроме очень специализированных вариантов у мокриц и наземных крабов. Поэтому паутинные бородавки могли оформиться только у водных или амфибиотических форм. Они образовались у пауков из ножек 10-го и 11-го сегментов, а ножки 8-го и 9-го превратились в лёгкие. Всё это показывает, что пауки вышли на сушу своим путём, независимо от других арахнид. Даже наиболее близкий к паукам примитивный отряд — фрины не могут считаться их предками, хотя бы потому, что ножки, соответствующие паутинным бородавкам, у них атрофированы.

Каково первоначальное назначение паутинного аппарата? Вероятнее всего, паутина использовалась для яйцевых коконов, как у тех современных пауков, у которых в остальном паутинная деятельность ещё мало развита. В дальнейшем паутина стала всё более входить в жизнь пауков. С её помощью выработались своеобразнейшие формы размножения, стали устраиваться логовища, гнёзда, а затем и ловчие приспособления самых различных конструкций.

«Счастливая» организация пауков, раз возникнув, не претерпевала в дальнейшем значительных перестроек, но параллельно развитию паутинной деятельности совершенствовалась. Так, первоначально метамерные органы концентрируются и начинают функционировать как единые системы (**олигомеризация** гомологичных органов):

– исчезает наружная членистость брюшка, и оно становится компактным;

---

[2] В настоящее время девонского «паука» *Attercopus fimbriungis* относят к отдельному ископаемому отряду Uraraneida: доказать наличие паутинных бородавок у него так и не удалось. Впрочем, в одной из работ 2011-го года девонская находка снова была возвращена в отряд пауков.

– сильно концентрируется нервная система;

– сокращается число посегментных органов (паутинных бородавок, лёгких и др.), причём оставшиеся берут на себя целиком и усиливают соответствующие функции;

– растёт слаженность организма как целого, координация и точность движений, быстрота ответных реакций на окружающее и т.д. Наглядным свидетельством этих процессов служат высшие пауки.

Ступени совершенствования организации пауков в известной мере отражены в традиционно принятом в настоящем курсе лекций делении Aranei на три подотряда: лифистиоморфных, или членистобрюхих, пауков (Liphistiomorphae), мигаломорфных, или пауков-птицеядов в широком смысле (Mygalomorphae), и высших аранеоморфных пауков (Araneomorphae).

ЛИТЕРАТУРА

На русском языке обобщающей сводкой по морфологии, анатомии и отчасти биологии пауков является монография А.В. Иванова (1965), которая первоначально была задумана как раздел несостоявшегося тома «Руководства по зоологии». Лучшая сводка по биологии пауков — недавно вышедшее 3-е издание книги Р. Феликса (Foelix, 2011). По биологии тарантула и каракурта рекомендую для чтения также замечательную книги П.И. Мариковского (1956). По эмбриологии пауков и вообще паукообразных рекомендуется сводка О.М. Ивановой-Казас (1979). Для первых шагов по определению пауков Европейской России я рекомендую определитель В.П. Тыщенко (1971). Много полезных сведений о пауках содержится в фотоатласе пауков Средней России (Карцев, Сейфулина, 2011) и обзоре пауков Сибири и Дальнего Востока России (Марусик, Ковблюк, 2011) с ключами семейств.

Большое количество работ посвящено систематике и фаунистике пауков отдельных регионов России и прилежащих стран. Эта литература, равно как и мировые и региональные каталоги пауков, будет рассмотрена в соответствующем разделе, посвящённом систематике пауков.

МОРФОЛОГИЯ

Итак, признаки, по которым можно безошибочно отличить паука:

– резкое разделение головогруди и брюшка, стебелёк образован VII туловищным (предполовым) сегментом;

– хелицеры двучлениковые, с когтевидным концевым члеником;

– небольшие щупальцевидные педипальпы;

– паутинные бородавки на брюшке.

1. **Форма тела** большинства пауков довольно однотипна. Головогрудь, как правило, меньше брюшка, спереди сужена и притуплена, брюшко яйцевидное.

Уклонения многочисленны, встречаются в разных семействах:

а) есть пауки с сильно вытянутым телом, с длинными тонкими ногами, которые они вытягивают вдоль тела, делаясь незаметными на веточках или среди узких листьев злаков и осок, где они живут (в Средней России — *Tetragnatha*, *Tibellus*);

б) брюшко может быть расширено в дорсовентральном направлении (тропические формы, в Средней России — *Parasteatoda*);

в) у других, живущих под корой, на стволах деревьев, на цветах, тело уплощено, брюшко нередко расширено (в Средней России — *Coriarachne*, некоторые *Philodromus*);

г) у ряда тропических пауков на брюшке бывают длинные шипы, причудливые выросты (особенно в семействе Araneidae);

д) иногда изменяется форма головной части головогруди, например, возникают причудливые выросты, иногда несущие глаза (особенно в семействе Linyphiidae), или же образуется рострум — структура, немного похожая на нос (семейство Filistatidae, некоторые мигаломорфные пауки);

е) иногда бывает выражена тенденция к образованию шарообразного брюшка.

Свыше 300 видов пауков имеют муравьевидный облик и/или поведение. В большинстве случаев это проявление т.наз. Бейтсовской мимикрии: вероятность нападения хищника-генералиста на мимикрирующего паука ниже, чем на не-мимикрирующего. Но как минимум в одном случае экспериментально показано, что сходство с муравьём вовсе не уменьшает опасности нападения хищника на такого паука.

2. **Размеры** варьируют в широких пределах. В среднем длина паука составляет от 2 до 10 мм. Самые мелкие пауки имеют длину тела 0,8 мм, самые крупные тропические птицеяды бывают до 11 см в длину, а с ногами — до 20 см. Недавно из Лаоса описана *Heteropoda maxima*, ещё более длинноногий аранеоморфный паук семейства Sparassidae: при длине тела 46 мм он имеет размах ног 25–30 см; есть очень длинноногие пауки из семействе Pholcidae, но они не выпрямляют свои ноги до конца. На территории России крупные тарантулы (семейство Lycosidae) достигают 3,5 см длины, а у самок одного дальневосточного вида крестовиков брюшко бывает размером с небольшой грецкий орех.

3. **Окраска** очень разнообразна, особенно у тропических пауков. Наряду с тёмными и невзрачными формами имеется множество ярко окрашенных, одноцветных или со сложным рисунком. Нередок жёлтый цвет в комбинации с белым. Есть ярко-красные формы или чёрные с красным брюшком. Многие виды, живущие среди растений, окрашены в различные оттенки зелёного, иногда в комбинации с жёлтым, бурым и другими тонами. Есть виды с золотыми и серебряными пятнами, металлически блестящие, перламутровые.

4. **Головогрудь** (просома) пауков покрыта сверху цельным твёрдым щитом — **карапаксом**, в передней части которого расположены глаза, обычно 4 пары (у некоторых форм наблюдается частичная или, изредка, полная редукция глаз). Стерниты головогрудных конечностей слиты в большой стернальный щит (**стернум**). Стернит сегмента педипальп, как правило, обособлен и играет роль нижней губы.

Головогрудь несёт ротовое отверстие и 6 пар конечностей.

4.1. **Хелицеры** короткие, 2-члениковые. Их когтевидный или серповидный концевой членик, подгибаясь, в большинстве случаев входит в бороздку на основном членике подобно лезвию складного ножа. На его конце или рядом с вершиной открывается проток ядовитой железы[3]. У лифистио- и мигаломорфных пауков хелицеры расположены горизонтально, а концевые членики отгибаются книзу (параксиальные), у высших, аранеоморфных пау-

---

[3] У лифистиоморфных пауков отверстие имеет очень маленький диаметр и открывается основательно отступя от вершины членика; сама железа невелика, и её наличие окончательно подтверждено лишь недавно.

ков основные членики в типе (есть исключения) направлены вниз, а концевые внутрь, навстречу друг другу (диаксиальные). Пара диаксиальных хелицер захватывает при укусе такую же часть жертвы, как и одна параксиальная хелицера. При одинаково мощной мускулатуре действие диаксиальной хелицеры гораздо эффективнее, т.к. давление, возникающее на вершине её короткого «ядовитого» членика, значительно больше, чем на вершине длинного членика параксиальной хелицеры. Предполагается, что эти два типа хелицер возникли независимо друг от друга.

У лифистио- и мигаломорфных пауков ядовитые железы целиком располагаются в хелицерах, у аранеоморфных — часть железы проникает в головогрудь, иногда занимая там значительное место.

Хелицерами паук схватывает и убивает добычу, разминает и разрывает её, защищается от врагов, разрезает нити паутины, перетаскивает яйцевые коконы, в ряде случаев самец удерживает самку при спаривании, норные виды копают хелицерами землю и т.д. У многих роющих норки мигаломорфных пауков передняя (дистальная) поверхность основных члеников хелицер вооружена серией больших, крепких зубцов, образующих своеобразные «грабли», облегчающие копание почвы.

Исключительно длинные хелицеры свойственны самцам некоторых пауков, в том числе пауков-скакунчиков рода *Myrmarachne*. Самцы мирмарахн «выясняют отношения» при помощи хелицер: раздвигают основные членики, показывая коготь, и сильно толкают друг друга. Но при такой длине хелицер возникают проблемы с питанием. Яд у самцов мирмарахн не выделяется. Самец нанизывает добычу на коготь так, что она оказывается около его рта. Пищеварительные соки вводятся в жертву там, где коготь выходит из неё наружу. Самец менее удачлив в охоте и жизнеспособен, чем самка. Есть и некоторые другие пауки с исключительно длинными хелицерами, например, тропическое семейство Archaeidae, но у них коготь хелицер значительно короче основного членика.

4.2. **Педипальпы** похожи на ноги, но короче и с одним коготком, а иногда и вовсе без коготка. Их тазики обычно снабжены лопастями, которые ограничивают предротовую полость и покрыты волосками, служащими для процеживания жидкой пищи (кроме Liphistiomorphae и бóльшей части Mygalomorphae). Щупальца

педипальп служат органами осязания, а в передвижении, как правило, не участвуют. У некоторых птицеядов педипальпы при движении регистрируют расстояние от нижней поверхности тела до субстрата. У половозрелых самцов всех пауков педипальпы видоизменены в связи с их совокупительной функцией, их концевые членики превратились в копулятивные органы, обычно очень сложно устроенные.

Видоизменение педипальп самцов — один из ключевых уникальных признаков (**синапоморфий**, наряду с ядовитыми и паутинными железами) отряда пауков.

4.3. **Ноги** 7-члениковые, их тазики прикрепляются вокруг цельного грудного щитка. Жевательные лопасти на тазиках отсутствуют. На лапках имеются два серповидных, обычно гребенчатых коготка. Между ними расположен непарный придаток (эмподий), также когтевидный или в виде липкой подушечки. Пауки, делающие тенета, имеют ещё добавочные «коготки», образуемые щетинками, нередко зазубренными. Ноги покрыты волосками, частью простыми, прилегающими, частью торчащими, различными по форме и размерам. Относительные размеры ног сильно варьируют в зависимости от образа жизни. Иногда отдельные пары ног отличаются от остальных, например, хватательные передние ноги некоторых пауков-скакунчиков.

Функции ног разнообразны: помимо передвижения, они могут служить для выкапывания норок, удержания добычи, яйцевого кокона и т.п., даже для обороны (тарантулы Lycosidae). С помощью ног плетутся различные паутинные устройства. Ногами паук натягивает и разрывает паутинные нити, отмеривает расстояние между радиусами и оборотами спирали тенет, расчёсывает паутину и т.д. Ноги богато оснащены органами чувств, осязательными, обонятельными и механорецепторами.

Локомоция пауков хорошо изучена, но в данном курсе лекций не рассматривается. Напомню (см. первую часть лекций), что в ногах пауков нет мышц-разгибателей, поэтому для передвижения паука очень важна роль гемолимфы и внутренней мускулатуры тела.

Стебелёк чаще незаметен сверху, т.к. со спинной стороны прикрыт основанием брюшка.

5. **Брюшко** (опистосома) состоит из 11 сегментов, у подавляющего большинства пауков нечленистое, его сегменты слиты.

Покровы брюшка эластичные, густо опушённые волосками. Лишь в редких случаях на брюшке образуются вторичные склериты. У примитивных лифистиоморфных пауков, в отличие от всех остальных, наружное расчленение брюшка хорошо выражено, все его сегменты имеют тергиты, а на вентральной стороне разделены поперечными бороздками. Следы сегментации брюшка сохраняются у высших пауков в строении мускулатуры, иногда в рисунке брюшка. Сегменты хорошо выражены у зародыша, у молодых паучков желточная масса, заполняющая кишечник, также сегментирована. Судя по этим данным, в составе брюшка пауков объединено 11 сегментов, причём тергальные участки развиты полнее, чем стернальные, а несколько задних сегментов в той или иной степени атрофированы. На брюшке открывается половое отверстие, расположены органы дыхания — лёгкие и трахеи — и паутинные бородавки.

Как уже было сказано, 2–3-членистые **паутинные бородавки** — это видоизменённые брюшные ножки. Они расположены на брюшке снизу перед бугорком с анальным отверстием. На концах бородавок имеются многочисленные паутинные трубочки (видоизменённые волоски), которыми открываются протоки паутинных желёз. Каждая трубочка связана с одной паутинной железой.

У лифистиоморфных пауков паутинных бородавок четыре пары: две пары наружных, развивающихся из зачатков конечностей, и две пары внутренних, образующихся как выросты стенки тела. Бородавки здесь многочлениковые, чем напоминают настоящие ножки. У большинства пауков сохраняются три пары бородавок: две пары наружных, обычно 2-члениковых, и пара задних срединных, нечленистых. В ряде семейств и родов пауков наблюдается дальнейшее сокращение числа бородавок до двух или даже одной пары, но пауки, вовсе лишённые бородавок, неизвестны. У некоторых пауков отдельные пары бородавок удлинены, иногда бывают даже длиннее тела (напр., в семействе Hersiliidae).

Передняя срединная пара бородавок редуцирована либо превращена в маленький бугорок — **колюлус**, или же (у пауков, которых раньше относили к группе Cribellatae) в так называемый **крибеллюм** — небольшую пластинку, пронизанную порами или коротенькими трубочками, через которую выделяется вещество особых паутинных желёз (их количество велико — до 600, 9600 и даже 40000!).

АНАТОМИЯ

1. **Паутинные железы** помещаются в полости брюшка вентрально, в большинстве случаев хорошо развиты и многочисленны. Проток каждой железы открывается на вершине паутинной трубочки. Наряду с обычными трубочками имеется небольшое число так называемых паутинных конусов, на которых открываются протоки более крупных желёз. Конусы отличаются массивностью и хитинизацией базальной части. У самки паука-крестовика на паутинных бородавках представлено 480–560 трубочек и около 20 конусов.

Относительно примитивные формы паутинных желёз свойственны лифистио- и мигаломорфным паукам, у которых имеются пучки мелких овальных желёзок, но уже здесь число их может достигать нескольких сотен. Аранеоморфные пауки обладают паутинными железами нескольких типов, производящими паутину разных сортов.

Наиболее сложен паутинный аппарат у пауков-крестовиков (рода *Araneus* и другие, семейство Araneidae), у которых различают 7 (у самок) и 6 (у самцов) типов паутинных желёз. Из 7 типов 2 представлены многими десятками пар (они связаны с трубочками), а 5 — 1–3 парами (связаны с конусами):

– большие ампуловидные — 1 пара;

– малые ампуловидные — 1 пара;

– трубчатые — 3 пары (только у самок);

– древовидные (aggregatae) — 2 пары;

– жгутовидные, или венечные (flagelliform, coronatae) — 1 пара;

– грушевидные (pyriform) – около 150 пар (всегда открываются на передних бородавках);

– дольковидные, или гроздевидные (aciniform) — около 50 пар.

Паутина, выделяемая железами разных типов, используется для различных целей. Так, крестовик для построения ловчей сети употребляет секрет всех своих желёз, кроме трубковидных, паутина которых идёт на яйцевые коконы.

Каркасная нить у крестовика изготовляется из толстых сухих нитей ампуловидных желёз[4], причём в зависимости от количества работающих желёз (2 или 4) толщина нити меняется.

---

[4] Большие и малые ампуловидные железы выделяют у других пауков следовую нить.

Клейкая нить выпускается задними паутинными бородавками, причём работает функциональная единица из 4 древовидных и 2 жгутовидных желёз, так называемая **триада**. Липкий слизистый секрет выделяется древовидными железами. Слой слизистого вещества фрагментируется вследствие поверхностного натяжения, образуя маленькие сферические капельки, унизывающие клейкую нить на всём её протяжении. Эти два типа желёз свойственны только паукам надсемейства Araneoidea (13 семейств, включая Araneidae).

Грушевидные железы выделяют пучки тонких волокон, которыми концы основных нитей прикрепляются к окружающим предметам. Нити дольковидных желёз используются для заворачивания добычи. Из дольковидных и ампуловидных желёз формируются нити для полёта паучков на паутине.

У пауков-плевак семейства Scytodidae остаётся лишь два типа паутинных желёз. Их суммарный объём составляет лишь 1/20 от объёма вторичных паутинных желёз, которые у пауков-плевак образуются на месте ядовитых.

Особенно долго сохраняют клейкость тенета пауков группы Cribellatae. На ситовидной крибеллярной пластинке (**крибеллюме**) открываются протоки множества (см. выше) особых паутинных желёзок. Выделяемая паутина энергично расчёсывается задними ногами, на предпоследнем членике которых у крибеллятных пауков имеются ряды крепких щетинок (так называемый **каламиструм**). Получается особого рода «пряжа»; осевые нити окружаются муфтой, внутри которой имеется нить, изогнутая многочисленными петлями. Возникает структура, похожая на рыболовную сеть-путанку. Из такой паутины крибеллятные пауки строят ловчие сети различной формы, очень липкие и долго сохраняющиеся. Показано, что увеличение числа паутинных трубочек на крибеллюме коррелирует с увеличением «липкости» паутины. Чем больше мелких волокон находится в поперечных утолщениях-муфтах, тем больше вероятность попадания туда добычи.

2. **Паутина** по химическому (аминокислотному) составу близка к шёлку гусениц бабочек-шелкопрядов[5], от которого отличается малым содержанием склеивающего вещества — серицина, ра-

---

[5] Новейшими исследованиями показано, что аминокислотный состав разных типов паутины различается довольно сильно.

створимого в воде. Основу паутинного шёлка составляет белок фиброин (иногда его называют спидроином, от английского spider — паук), образованный сложным комплексом альбуминов, α-аланина и глутаминовой кислоты. Это самоорганизующаяся молекула очень сложной β-структуры. По физическим свойствам паутина также близка к гусеничному шёлку, но гораздо эластичнее и прочнее.

Паутина устойчива к температуре до +200°С и к воздействию многих веществ и растворителей. Нагрузка разрыва для паутины составляет от 40 до 261 кг на 1 мм^2 сечения нити (у некоторых крестовиков), в то время как для гусеничного шелка — только 33–43 кг на 1 мм^2. Растяжимость сырой радиальной нити кругопряда — до 300%. (Интересно, что в одной паутинной сети могут одновременно находиться менее эластичные сухие нелипучие нити основы и более эластичные сырые ловчие липкие нити.) Колебания сети быстро прекращаются после попадания туда добычи, т.е. происходит гашение колебаний.

По одной из теорий, паутинная нить имеет трубчатую форму. По крайней мере, у основной нити кругопрядов сама трубка состоит из закрученных микроволокон, а внутри неё находится сердцевина из менее электронно-плотного материала. Диаметр паутинной нити составляет обычно несколько микрометров, но встречается и более толстая паутина, например, рама-основа сети кругопрядов.

Паутина выделяется в жидком виде, после необратимой полимеризации её молекулярный вес увеличивается в 10 раз и составляет 200000–320000 Да (дальтон). Предполагается, что различные типы клеток работают в разных местах железы и таким образом последовательно формируют волокно.

Наполнение паутинных желёз требует времени, и в эксперименте диаметр сети уменьшается, если паук строит её непрерывно. Постройка одной сети занимает у паука-крестовика около 4 часов.

3. **Пищеварительная система**. Ротовое отверстие лежит на вентральной стороне сегмента педипальп, в глубине так называемой **предротовой полости**, ограниченной спереди хелицерами, с боков челюстными лопастями тазиков педипальп (коксэндитами), а сзади нижней губой. На дне предротовой полости лежит также верхняя губа. Наиболее замкнута предротовая полость у аранеоморфных пауков, так как хорошо ограничена коксэндитами.

В предротовой полости и глотке находится часть фильтрующего аппарата, который начинается ещё с щетинок на внутренней стороне хелицер и тазиков педипальп.

Как и у всех членистоногих, кишечник представлен 3 отделами: передней, средней и задней кишкой, у пауков очень короткой. Передняя и задняя кишка эктодермального происхождения, выстланы хитиновой кутикулой. В средней кишке, энтодермального происхождения, непроницаемая выстилка отсутствует; только там возможно пищеварение и всасывание.

Передняя кишка состоит из глотки, пищевода и сосательного «желудка», в котором не выделяется никаких пищеварительных соков. Последняя структура фактически представляет собой насос для закачивания в кишечник полупереваренной пищи, к которому подходит мощная мускулатура. В глотке имеются два потока жидкости, текущие в противоположных направлениях по двум различным руслам.

Средняя кишка включает настоящий желудок (с выростами, часто проходящими даже в тазики ног), расположенный в просоме, кишку, идущую из просомы в опистосому, **печень** (с придатками), расположенную в опистосоме, и клоаку, куда открываются мальпигиевы сосуды. Эпителий печени состоит из ферментных и резорбирующих, или питательных клеток. Также в печени расположены гуаноциты — особые резорбирующие клетки с гуанином, которые запасают питательные вещества (метаболиты) и обеспечивают белый цвет рисунка брюшка пауков.

По способу питания пауки в наиболее законченной форме представляют **арахнидный тип**. Фильтрующий аппарат предротовой полости и глотки, узкий пищевод, мощный сосательный желудок — всё это приспособления для приёма жидкой пищей. Обычно сосущий добычу паук одновременно разминает, а иногда и разрывает её хелицерами, изливая при этом пищеварительный сок, растворяющий внутренние ткани. Выступающая жидкость всасывается. Выделение сока и всасывание капель пищи чередуются, паук поворачивает жертву, обрабатывая её с разных сторон, пока не останется сморщенная шкурка. Если паук питается насекомыми с очень твёрдыми покровами, или же хелицеры паука более слабые, хелицеры работают меньше. Подчас паук высасывает крупную добычу через 1–2 ранки.

В последнем случае питание чаще начинается с головы жертвы, при этом наружный скелет остаётся нетронутым. Паук вводит пищеварительные соки, а затем с помощью глоточной мускулатуры и сосательного желудка начинает всасывать образовавшуюся смесь. Процесс питания состоит из чередования двух фаз — сосания и расслабления. Первая приводит к снижению воздушного давления внутри скелета жертвы; при расслаблении происходит обратное движение пищевой смеси в добычу. Количество движущейся смеси всё время возрастает, и охватываются всё более отдалённые участки внутренностей жертвы. Но в конце концов пауку всё же приходится перемещать место сосания с головы добычи на брюшко: количество смеси становится слишком большим, чтобы им можно было управлять.

Глотать паукам трудно. Через тонкий стебелёк проходит и кровеносный сосуд, и кишечник, и нервный ствол, и трахеи. Раздувается одно — сразу зажимается другое. При глотании пищи кровеносный сосуд может просто закупориться! Поэтому у некоторых форм работа сердца чётко синхронизирована с работой сосательного желудка: проход пищи и крови через стебелёк чередуются. У одного из пауков-птицеядов нормальный ритм сердца (34 удара в минуту) возрастает в период поглощения пищи до 52 ударов в минуту, что почти совпадает с ритмом работы сосущего «желудка». С другой стороны, сердце — не единственный движитель гемолимфы в теле паука (см. ниже); проблема синхронизации исследована недостаточно.

В пищеварении и экскреции у пауков существенна роль крупной печени, в клетках которой происходит внутриклеточное переваривание пищи и всасывание. Часть клеток печени, перегруженных экскретом, выходит в просвет кишечника и смешивается в клоаке с белыми выделениями мальпигиевых сосудов. Экскременты выбрасываются мелкими каплями перед новым приёмом пищи, а также при опасности или испуге.

4. **Дыхательный аппарат** пауков интересен тем, что в этом отряде происходит замена лёгких трахеями. Примитивные пауки имеют две пары лёгких, подобно жгутохвостым, или телифонам (Uropygi) и жгутоногим, или фринам (Amblypygi). Таковы лифистио- и мигаломорфные пауки и небольшое семейство Hypochilidae из аранеоморфных пауков. У подавляющего большинства

последних на месте задней пары лёгких развиваются трахеи, а у нескольких семейств (Oonopidae, Tetrablemmidae, Caponiidae и др.) трахеи образуются и на месте передней пары лёгких. Таким образом, среди пауков имеются четырёхлёгочные, дышащие только лёгкими, двулёгочные, дышащие лёгкими и трахеями, и безлёгочные, дышащие только трахеями. Лёгкие пауков по строению сходны с лёгкими других арахнид. Обновление воздуха в лёгких происходит благодаря вентиляции.

В целом, лёгочную и трахейную системы пауков можно считать взаимно дополнительными.

Трахеи отличаются разнообразием строения и у большинства пауков развиты относительно слабо. Различают трахеи местного и общего значения:

– первые представлены пучками коротких, обычно неветвящихся трубочек, не выходящих за пределы брюшка;

– вторые более длинные, иногда анастомозирующие и ветвящиеся, проникают через стебелёк брюшка в головогрудь и её конечности. У большинства двулёгочных пауков имеются четыре неветвящихся трахейных ствола, из которых боковые соответствуют второй, исчезнувшей паре лёгких.

Дальнейшее усложнение трахей проявляется в образовании на их концах многочисленных тонких трубочек, причём стволы средней пары проникают в головогрудь и даже в конечности, например у пауков-скакунчиков, бокоходов, трубкопрядов Dysderidae.

Наиболее дифференцированы трахеи у крупных безлёгочных пауков. От передних стигм отходят пучки коротких тонких трахей, которые омываются кровью особого трахеального синуса, т.е. функционируют как своеобразные вторичные лёгкие. От задних стигм в головогрудь и брюшко отходят толстые стволы, которые ветвятся и доставляют кислород ближе к органам и тканям, т.е. функционируют, как и положено трахеям.

Кутикулярные стенки трахей имеют опорные палочковидные утолщения, очень похожие на палочковый аппарат лёгочных карманов, препятствующий их спадению. Реже трахеи имеют специальные утолщения, которые так характерны для трахей насекомых, а среди арахнид — сольпуг и сенокосцев. Стенки трахей очень тонкие, толщиной всего 0,1–0,3 мкм, и кислород свободно диффундирует сквозь них на всём протяжении длины трахеи.

Дыхальца трахей открываются у пауков на вентральной стороне брюшка, как правило (у двулёгочных форм), ближе к его вершине.

Интересно, что, в отличие от насекомых, трахеи пауков не контактируют непосредственно с тканями органами, а открываются в гемолимфу. Таким образом, гемолифма пауков играет в передаче кислорода бóльшую роль, чем у насекомых. Однако в целом трахейная система пауков функционирует менее эффективно, чем у насекомых.

Дыхательные движения, необходимые для вентиляции трахей, у пауков не описаны.

О пауках в целом можно сказать, что они не слишком «спешили» сменить лёгкие трахеями и донесли до нас все стадии этого процесса. В этом усматривается проявление паутинной деятельности пауков, благодаря которой они всюду создают для себя убежища с подходящим микроклиматом.

5. У большинства пауков хорошо развита **кровеносная система**. Трубчатое сердце расположено дорсально в передней части брюшка, обычно сильно изогнуто. Имеется 2–5 пар остий (щелевидных отверстий, по форме похожих на петлю для пуговицы), через которые гемолимфа поступает из перикардия в сердце. В момент сжатия сердца (систола — происходит за счёт мускулатуры самой сердечной трубки) остии автоматически закрываются, и гемолимфа поступает в крупную переднюю аорту и далее в головогрудь, а также в несколько брюшных артерий. Основная часть артериальной гемолимфы поступает к центральной нервной системе паука и его скелетным мышцам. Во время диастолы (за счёт сокращения лигаментов, расположенных между сердечной трубкой и наружным скелетом) остии открываются, и обогащённая кислородом гемолимфа за счёт возникновения в сердце отрицательного давления поступает туда от лёгких.

Венозная гемолимфа собирается в лакуны на вентральной стороне тела и затем поступает в лёгкие, где обогащается кислородом.

Помимо пульсации сердца, движению гемолимфы, по-видимому, способствуют дорсовентральные сокращения брюшка, сокращение мускулатуры артерий и, возможно, работа мускулатуры, связанной с головогрудным элементом внутреннего скелета — так называемым эндостернитом (мезодермального происхождения).

Помимо участия в передвижении паука и транспорта кислорода, ещё одна роль гемолимфы — перенос питательных веществ к органам и тканям.

6. К **органам выделения** относятся **коксальные железы** (III и V сегменты тела) и **мальпигиевы сосуды** (подробнее см. Часть 1 данного курса лекций). А в клоаке выделения, идущие из кишечника, смешиваются с выделениями мальпигиевых сосудов. Тарантул может выбрасывать из ануса жидкие выделения тонкой струйкой на расстояние до 1 метра.

У аранеоморфных пауков наблюдается редукция числа коксальных желёз, обычно остаётся только передняя их пара.

7. Центральная **нервная система** пауков сильно концентрирована и представляет собой практически слившиеся надглоточный и подглоточный ганглии. Последний является результатом слияния ганглиев сегментов пяти пар конечностей, т.е. педипальп и ходных ног. Брюшные ганглии также присоединены к подглоточному. Отсюда же отходит нервный тяж, который иннервирует всё брюшко паука.

8. **Органы чувств**.

8.1. Преобладающее значение, особенно у тенетных форм, имеет **осязание**. Туловище и придатки паука покрыты многочисленными (их буквально тысячи!) осязательными шипами, щетинками, чешуйками и волосками разного сорта. К каждому из них подходят нервные окончания. Большинство этих щетинок и волосков являются **механорецепторами**, которые воспринимают прикосновение, вибрации субстрата, колебания воздуха, а также сообщают о положении частей тела и члеников конечностей относительно друг друга (такие структуры называют еще **проприоцепторами**). Помимо этого, особого строения нитевидные волоски, **трихоботрии**[6], расположены на конечностях пауков: на педипальпах и ногах. () На конечностях одного паука бывает от нескольких десятков до тысячи трихоботрий. С помощью всех этих щетинок и волосков паук ощущает самые незначительные дуновения воздуха, например от пролетевшей мухи. Механорецепторы также способны воспринимать звук, но не напрямую, а через вибрацию паутинных нитей, т.е. как осязательные ощущения.

---

[6] Строение трихоботрий насекомых, сходных с трихоботриями пауков, рассматривается на других курсах, которые читаются на кафедре энтомологии.

Пауки ощущают также и колебания почвы — тарантул чувствует даже лёгкие шаги человека на расстоянии 10–15 м.

Другая разновидность осязательного чувства — восприятие степени натяжения паутинных нитей. При изменении их натяжения в опыте паук разыскивает своё убежище, двигаясь всегда вдоль наиболее натянутых нитей. Крестовик гораздо проворнее бежит к тяжёлому предмету, попавшему в сеть, чем к лёгкому.

Органы равновесия и слуха плохо изучены у пауков (отчасти, это щелевидные сенсиллы, см. ниже), но они обладают этими чувствами. Овладев добычей, крестовик возвращается в центр сети. Если поместить муху в тенета над центром, паук направляется к ней вверх. Поворотом сети на 90 или 180 градусов можно дезориентировать паука. Покончив с мухой, он начинает спускаться по сети как бы к её центру, и оказывается у края сети. В этом случае чувство тяжести и равновесия преобладает над изменившимися осязательными ощущениями.

С другой стороны, показано, что в сети паук ориентируется при помощи следовой (контрольной) нити, которая выделяется практически постоянно при движении паука по любому субстрату, как у бродячих, так и у тенетных форм.

Лировидные органы — многочисленные очень маленькие сильно вытянутые ромбовидные ямки на хитине, т.е. совокупность параллельных чувствительных щелей, или **щелевидных сенсилл**. Такие сенсиллы размещены на всём теле и конечностях паука и поодиночке, при этом их количество составляет иногда до трех тысяч! Основная задача щелевидных сенсилл — восприятие натяжения наружного скелета (проприоцепция), но они выполняют и множество других функций: воспринимают силу тяжести, вибрации, звук и т.п.

Паук *Dolomedes* реагирует на волны, расходящиеся на поверхности воды. При продолжительных циклах (свыше 20 ударов) паук определяет не только направление, но даже расстояние до источника волны. Предполагают, что паук «щупает» концентрические волны своими ногами: он измеряет амплитуду волны и таким образом определяет расстояние до её источника. Как именно работают ноги, остаётся пока неясным; скорее всего, и здесь работают щелевидные сенсиллы.

Ранее считалось, что **органами обоняния** служат тарзальные органы. Пауки различают запахи летучих веществ, но реагируют

на близком расстоянии от источника запаха. **Тарзальные органы** — ямки (дырочки, реже бугорки) на лапках ног и педипальп с подходящими к ним сквозь кутикулу нервными окончаниями (по одному на конечность). Современными исследованиями показано, что тарзальные органы являются в первую очередь гигрорецепторами. С помощью тарзальных органов паук различает чистую воду и растворы различных веществ. А за обоняние отвечают многочисленные (до тысячи) хемосенсорные волоски, покрывающие вершины ног и педипальп паука. Отличительный признак такого волоска — отверстие (пора) на его вершине.

У пауков известно несколько типов **феромонов** — контактные (покровные и связанные с паутиной) и летучие. Самцы по запаху различают тенета половозрелой самки от тенет неполовозрелой. Самки паука-скакунчика *Portia* различают по запаху свои и чужие следовые нити. Примеры этого рода многочисленны.

Некоторые пауки издают **звуки**, причём в большинстве случаев доказана их роль в привлечении полов. Звуки извлекаются при помощи постукивания педипальпами, ногами и брюшком по субстрату. Специализированные звуковые органы представляют собой **стридуляторы**, т.е. трущиеся друг о друга поверхности с рёбрышками или рядами щетинок. Они возникают в разных местах тела: на хелицерах и педипальпах или только на хелицерах, на соприкасающихся частях головогруди и брюшка и т.п. Звуковой аппарат имеют либо оба пола, либо только самцы, а иногда и неполовозрелые особи. У части мигаломорфных пауков, у которых на хелицерах и педипальпах (а иногда и на I–II парах ног) имеются ряды особых щетинок (гребешок и лира). Паук быстро трёт ими друг о друга. Звуки, издаваемые мелкими пауками (Theridiidae, Linyphiidae), очень слабы и регистрируются только специальными приборами. Их частота — 325–425 колебаний в секунду. Некоторые мигаломорфные пауки издают звуки, слышимые человеком — свист, треск, жужжание, шипение. В ряде случаев звук сочетается с позой угрозы и имеет, по-видимому, предостерегающее значение.

8.2. **Зрение** пауков (за исключением скакунчиков) несовершенно, особенно у тенетных форм. Лучше видят бродячие пауки, особенно пауки-волки и скакунчики, в меньшей степени бокоходы, активные днём. Глаз обычно четыре пары. Передние срединные глаза, традиционно называемые главными, тёмные — в некото-

рых группах пауков они эволюционировали настолько, что способны различать форму и цвет окружающих предметов; остальные, побочные глаза обычно блестящие благодаря отражающей свет внутренней оболочке (зеркальцу). Размеры и взаимное положение глаз различны в различных систематических группах пауков, иногда даже в пределах одного рода и вида. В простейшем случае они образуют два поперечных ряда, но бывают расположены и иначе. Иногда отдельные пары глаз увеличены, например четыре передних глаза у пауков-скакунчиков или задние срединные глаза у пауков семейства Deinopidae (по-английски это последнее семейство называют ogre-faced spiders, т.е. пауки с лицом чудовища-великана). В ряде случаев число глаз сокращается до 6, 4 или 2. Среди пещерных пауков есть слепые.

Глаза тенетных пауков расположены так, что охватывают большое поле зрения, но различают они в основном силу и направление света, улавливая движение крупных объектов. Многие сидящие на тенетах пауки замечают приближающегося человека и падают на паутинной нити.

В целом, бродячим паукам (бокоходам, волкам, скакунчикам и др.) зрение нужнее, чем тенетникам. И не только для добывания пищи, но и для распознавания полового партнера.

Пауки-бокоходы (семейство Thomisidae), подстерегающие добычу на цветах, замечают бабочку-капустницу на расстоянии 20 см, а муху только на расстоянии 3 см.

Пауки-волки (семейство Lycosidae) имеют обширное поле зрения и видят движущееся небольшое насекомое на расстоянии 20–30 см, но не различают его форму. Североамериканские пауки-волки рода *Rabidosa* неспособны распознавать форму, они ориентируются только на движение. Но зрительная система обеспечивает более точный прямой сбор информации и на бóльшем расстоянии, чем это делает механорецепция.

Своего рода исключение представляют пауки-скакунчики (семейство Salticidae). Их длиннофокусные главные глаза дают на сетчатке крупное изображение при малом поле зрения (как в фотокамере с телеобъективом). В отличие от других глаз, зрительные элементы (клетки) сетчатки здесь густо расположены, благодаря чему зрение предметное: на расстоянии до 30 см паук видит муху в деталях. Малое поле зрения этих глаз компенсируется замечательной особенностью: они могут двигаться при помощи

специальных мышц. Паук следит глазами за добычей, перемещая глазной конус, а не саму головогрудь — пример среди наземных членистоногих редкостный. Бинокулярное зрение обеспечивает эффективность во время охотничьего прыжка на добычу. Побочные глаза не различают форму предметов, но зато расположены так, что паук замечает всякое движение впереди, позади себя и над собой. Передние боковые глаза имеют общее бинокулярное поле зрения около 40°, благодаря чему паук воспринимает объёмность предметов и расстояние до них.

Глаза скакунчиков действуют как единый зрительный аппарат. Крупный объект паук способен увидеть (но не распознать) на расстоянии до 3 м. Если муха приближается к пауку сзади, он замечает её движение задними глазами на расстоянии до 30 см и поворачивается к ней так, что она попадает в поле зрения передних глаз. Теперь она воспринимается отчётливее и в пространстве. Затем, начиная примерно с 20 см, паук ловит её главными глазами, воспринимает крупным планом и начинает следить за ней глазами. На расстоянии 8–10 см объект узнаётся как добыча, с 3–4 см паук начинает подкрадываться и с 1,5 см молниеносно прыгает на муху с такой точностью, что редко промахивается. Хорошее зрение скакунчиков помогает им передвигаться в траве, ловко прыгая с листочка на листочек. Интересно, что в темноте большинство скакунчиков просто не способны охотиться.

С помощью глаз самец обнаруживает самку. Посаженный перед зеркалом, самец скакунчика реагирует на своё изображение как на соперника, принимает позу угрозы или бросается на него. Интересно, что самки скакунчиков иногда предпочитают искусственное изображение реальному самцу, если оно быстрее движется. Пауки других семейств, даже пауки-волки не реагируют на своё изображение в зеркале. Но и скакунчики, и волки способны реагировать на видеоизображения других пауков.

Экспериментально показано, что скакунчики и некоторые другие пауки различают **цвет** предметов.

Детальное описание анатомии глаз пауков и их нейрофизиологии не входит в задачи настоящего курса лекций.

БИОЛОГИЯ

Активность пауков зависит от **температуры** и **влажности** (про гигрорецепторы см. выше) воздуха, большинство их тепло- и влаголюбиво, но есть немало видов, активных при сравнительно низкой температуре. В зимние оттепели, при +6, +7°С, некоторые мелкие пауки иногда в массе появляются на снегу. Есть даже виды, активные под снегом в течение всей зимы. Многие пауки выработали адаптации, позволяющие выдерживать высокие температуры пустыни. В пустыне Намиб (юго-западная Африка) паук *Seothyra* выдерживает и даже охотится при температуре до +50 – +65°С, регулярно прячась в более прохладные норки. При этом в течение суток он выдерживает колебания от +33 до +73°С. В пустыне Негев (Израиль) ядовитый паук *Latrodectus revivens* размещает свои паутинные постройки на кустарниках, подальше от раскалённого песка и камня; тогда как другие представители этого рода (в том числе и обитающий на юге России каракурт) и даже вида при более прохладных условиях строят свои сети непосредственно на земле.

Пауки, в особенности тенетные, подобно многим насекомым, чутко реагируют и на изменения **барометрического давления**, благодаря чему известны как «предсказатели погоды». Действительно, они усиленно строят тенета в хорошую погоду, а перед ненастьем прячутся в свои убежища и нередко даже перестают реагировать на добычу, попавшую в тенета.

Как **спят** пауки? Часто в убежище, но не только: многие пауки-скакунчики предпочитают подвешиваться на короткой паутинной нити, прижимая при этом все ноги к телу. Показано, что даже сильные сотрясения не выводят скакунчика из сонного оцепенения. Спят эти пауки только ночью, а в лабораторных условиях — при выключенном свете. Другие скакунчики способны закапываться на ночь в субстрат — землю или песок.

ПИТАНИЕ. Пауки — очень прожорливые хищники (хотя и способные подолгу голодать), питаются главным образом насекомыми, которых они высасывают. По способу питания пауки в наиболее законченной форме представляют арахнидный тип. Способы ловли добычи разнообразны. Бродячие пауки подкарауливают добычу, крадутся к ней и настигают одним или несколькими

прыжками. При этом уже у бродячих форм добыча нередко опутывается паутинными нитями. Пауки, ведущие оседлую жизнь, почти всегда делают те или иные ловчие устройства из паутины, от простых сигнальных нитей, протянутых от устья логовища, в котором сидит паук, до очень сложных ловчих нитей (см. ниже раздел о паутинных постройках).

Убивается добыча, как правило, ядом. Часто яд парализует добычу. Ядовитые железы очень характерны для пауков (отсутствуют только у Uloboridae). На небольших насекомых яд действует почти мгновенно, но более крупная добыча некоторое время продолжает биться в сетях. Яды пауков можно подразделить на два класса — нервно-паралитические (действуют быстрее) и гемолитические.

Одних насекомых, попавших в сеть, схватывают немедленно; некоторые остаются в сети, пока паук не займётся ремонтными работами; иные способны и успевают освободиться. У кругопрядов паук сначала выдвигается из убежища (если оно есть) в центр сети, а затем уже к добыче. Иногда паук сидит прямо в центре сети. Добыча опутывается паутиной, и только после этого производится укус (у многих исследованных представителей семейства Araneidae, но не у *Nephila*); но, если добыча крупна и паук не может с ней справиться, он сам освобождает добычу. Нередко из тенет выбрасываются и насекомые с резким запахом, например, клопы.

В зависимости от типа добычи, один и тот же паук может использовать разное количество яда.

Пауки-улобориды, лишённые яда, заматывают добычу в паутину столь плотно, повреждая склериты, что дыхательные движения становятся невозможными, и насекомое-жертва буквально «задыхается».

Объекты питания очень разнообразны. Обычно это самые различные насекомые, подходящие по размеру. В сеть тенетных пауков попадают главным образом летающие формы, чаще других — двукрылые. Видовой состав потребляемых насекомых зависит от местообитания и времени года. Приведём некоторые примеры:

– многие пауки, живущие близ почвы или в норках, питаются в основном жуками и прямокрылыми;

– некоторые пауки наряду с насекомыми затаскивают в норку и поедают дождевых червей и улиток;

– есть пауки, специализировавшиеся в выборе добычи, охотящиеся только на муравьёв: многие представители семейства Zodariidae, *Callilepis* из семейства Gnaphosidae, некоторые скакунчики рода *Aelurillus*. Зодарииды часто охотятся около гнёзд муравьёв, и муравьи их не трогают, даже не помогая своему сородичу, схваченному пауком; возможно, зодарииды выделяют феромон, похожий на какие-то феромоны муравьёв. Пауки семейства Mimetidae и некоторые другие охотятся только на пауков других видов (о миметидах подробнее см. ниже); некоторые пауки-скакунчики способны добывать пауков-кругопрядов, запрыгивая на них прямо в середину их сети;

– водяной паук-серебрянка *Argyroneta aquatica* охотится за личинками водных насекомых, рачками, мальками рыб;

– громадные тропические пауки-птицеяды при случае убивают и съедают небольших птиц, хотя в основном питаются насекомыми. В неволе птицеяды охотно поедают небольших ящериц, лягушек, мышей. Бразильский птицеяд *Grammostola* питается молодыми змеями;

– амфибиотические пауки, бегающие по поверхности воды (*Dolomedes* и др.), вылавливают небольших рыбок, головастиков, личинок насекомых и даже взрослых водомерок;

– пауки способны к **клептопаразитизму**, т.е. к присвоению чужой пищи (род *Argyrodes* и др.). В одной сети хозяина можно встретиться одновременно до 45 аргиродесов. Иногда пауки-клептопаразиты поедают и паутину паука-хозяина, и даже самого хозяина;

– паук-линифиида *Drapetisca socialis* охотится на коллембол на стволах деревьев. Этот паук строит небольшую вертикальную паутину, которая редко используется по назначению. Чаще паук охотится вне сети: он просто охватывает свою жертву сверху, используя при этом ловушку из щетинок на своих хелицерах и педипальпах. Паутинные железы, производящие липкий компонент паутины, у драпетиски отсутствуют, и паутина реально используется только для заботы о потомстве;

– **агрессивная поведенческая мимикрия** проявляется у пауков-скакунчиков рода *Portia*, которые охотятся на пауков семейства Pholcidae. Фольциды при угрозе способны проявлять защит-

ную реакцию: фиксируя ноги на паутине, они быстро вращают своим телом в течение 5–30 секунд. Чтобы избежать такой реакции, *Portia*, пробираясь в сеть фольциды, издаёт вибрационные сигналы, успокаивающие хозяина. Это приводит к успеху при непосредственном нападении на добычу. Сами пауки-фольциды используют агрессивную мимикрию при охоте на кругопрядов и некоторых других пауков, продуцируя сигналы, которые издаёт жертва. Паук-миметида *Ero* охотится на кругопрядов и теридиид, обрывая следовую нить самца тенетника и притаскивая её в паутину самки, тем самым передавая самке жертвы сигнал о прибытии полового партнёра; самка выбирается из центра паутины на её периферию и там подвергается нападению. Охотничье поведение других миметид также связано с утаскиванием следовой нити самцов пауков-жертв.

Подобно сольпугам, пауки способны к «избыточному убийству», хотя в природных условиях изобилие пищи встречается крайне редко.

Пауки способны жить при различных **режимах питания**. Когда паук ест много, время его развития от яйца до взрослого состояния сокращается. При ослабленном питании паук развивается дольше. Более того, у самок происходят дополнительные линьки, образующие сверхнормативные личиночные стадии. Интересно, что самки фолькусов, претерпевших эти дополнительные линьки, крупнее обычных и, по-видимому, более конкурентоспособны. Самцы пауков, напротив мельчают.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ пауков по сложности и своеобразию наблюдаемых явлений превосходит всё, что свойственно другим арахнидам, и это связано опять-таки с использованием паутины.

Половозрелые самцы пауков по образу жизни и внешности, как правило, отличаются от самок, хотя в ряде случаев самцы и самки бывают сходны. Обычно самец меньше самки, с относительно более длинными ногами, а иногда самцы карликовые, по длине в 10 раз (по весу и объёму — в 1000–1500 раз) меньше самок. Помимо размеров, **половой диморфизм** часто проявляется в тех или иных вторичнополовых признаках: в ярком рисунке самцов, в особой форме отдельных пар ног и т.п. Самцы, как правило, попадаются реже самок, а у некоторых видов вообще не най-

дены. В то же время **партеногенез** у пауков, по-видимому, представляет редкое исключение.

У тенетных пауков половозрелые самцы не строят ловчих сетей, или же строят, но гораздо худшего качества, чем у самок; они бродят в поисках самок и спариваются на тенетах самки (или на специальной нити) в короткий период спаривания.

Каков биологический смысл миниатюризации самцов (по F. Vollrath, В. Фольрату)?

1. Самцы пауков, как и большинства животных, активно разыскивают самок. Малый размер способствует их расселению по воздуху.

2. Мелкие самцы быстрее развиваются и достигают половой зрелости, поэтому их смертность ниже, чем у крупных пауков.

3. Кратковременность жизни самцов предотвращает возможность их спаривания с собственным потомством и вторичное осеменение той же самки, что невыгодно с генетической точки зрения.

4. Самец из-за повреждённых копулятивных органов может быть не способен к вторичному осеменению и становится помехой для других самцов.

5. Карликовые самцы, видимо, могут играть роль клептопаразитов в сети самок, обеспечивая себе питание, не составляя самкам конкуренцию.

6. Чем бóльшего размера самка, тем больше яиц она производит, и происходит увеличение размеров самки по сравнению с самцом; речь идёт не о карликовости самцов, а о гигантизме самок.

Некоторые из приведенных выше объяснений В. Фольрата не очень удачны. Для объяснения причин миниатюризации самцов выдвинут ряд гипотез. Рассмотрим две из них.

1. Теория каннибализма со стороны самок: самки ведут отбор на уменьшение размеров тела самцов. Эта гипотеза сомнительна: например, у крупного кругопряда *Nephila clavipes* известно три размерных класса самцов, а самки нефил питаются в основном мелкой добычей.

2. Теория внутриполовой конкуренции: карликовость самцов — прямой результат дифференциального вымирания половозрелых самцов, ведущего к нарушению соотношения полов у пауков. Повышенная смертность самцов связана с их факультативно-бро-

дячим (до обнаружения самки) образом жизни. Следовательно, происходит дестабилизация «популяции» самцов, размер тела становится не так важен, и возможно сокращение числа линек, ведущее к уменьшению размера тела. Но, в принципе, и увеличение числа линек столь же возможно. Поэтому и теория внутриполовой конкуренции выглядит не очень убедительно.

В последнее время стали чаще говорить о гигантизме самок, а не о миниатюризации самцов.

Внутренние органы **половой системы** пауков имеют в общем довольно обычное строение. Семенники парные, извитые семяпроводы соединяются близ полового отверстия, обычно имеющего у самца вид небольшой щели. Яичники парные, в некоторых случаях срастаются в непарный орган — матку, открывающуюся яйцевыводным отверстием. Последнее у большинства пауков прикрывается сильно хитинизированным, иногда складчатым возвышением — **эпигиной**. Имеются семяприемники – мешочки, от которых отходят канальцы к выводной части половых путей и к эпигине, где они открываются обычно (у бóльшей части аранеоморфных пауков) независимо от яйцевыводного отверстия. Семяприемники и их каналы хитинизированы.

Совокупительные органы образуются на педипальпах самца только при последней линьке. Перед спариванием самец выделяет из полового отверстия каплю спермы на специально сплетённую паутинную сеточку, наполняет спермой копулятивные органы педипальп и при спаривании с их помощью вводит сперму в семяприемники самки. Интересно, что сперматозоиды находятся в капсулах (хвостовая нить обёрнута вокруг головки плюс оболочка). Видимо, это связано с их попаданием на воздух при заправке педипальпы. Самка выделяет жидкость, которая, возможно, размачивает капсулы, и сперматозоиды снова начинают двигаться.

В простейшем случае на лапке педипальпы имеется грушевидный (точнее, в виде луковицы) придаток — **бульбус** со спиральным (или извитым) сперматическим каналом изнутри. Придаток в большинстве случаев вытянут в тонкий носик — эмболюс, на конце которого открывается канал. При спаривании эмболюс вводится в каналец семяприемника самки. Бульбус крепится в **цимбиуме** — видоизменённой в виде лодочки основной части лапки педипальпы.

В большинстве случаев копулятивные органы устроены сложнее, причём пути их усложнения прослеживаются в пределах отряда и несколько различны у различных групп пауков. Обычно лапки педипальп увеличены. Сочленовная перепонка бульбуса (гематодоха) превращается в кровеприемник, который в момент спаривания пузыревидно вздувается под давлением гемолимфы. Собственно бульбус состоит из 3, реже 4 склеритов, также соединённых между собой гематодохами. Сперматический канал образует сложные петли и открывается на конце длинного или короткого эмболюса, жгутовидного или иной формы. Эмболярный (эмболюсный) отдел представляет собой последний, вершинный склерит бульбуса. Нередко имеются дополнительные придатки на лапке, колене, голени педипальпы или на хелицерах, служащие для прикрепления при спаривании. Строение копулятивных органов очень разнообразно в деталях, характерно для отдельных групп и видов и широко используется в систематике пауков. Однако далеко не у всех видов половые органы самцов и самок по своему строению подходят друг к другу по принципу «ключа и замка», по крайней мере чисто механически.

Самец наполняет семенем бульбусы педипальп вскоре после последней линьки. **Сперматическая сеточка** обычно невелика (довольно крупная у птицеядов), имеет треугольную или четырёхугольную форму и размещается горизонтально, или даже представляет собой нить. В каплю спермы, выделяемую на неё, самец, часто подвешиваясь снизу, погружает концы педипальп. Ранее считалось, что сперма проникает через узкий канал эмболюса в силу капиллярности и заполняет копулятивный резервуар или систему резервуаров. Однако теперь установлено, что, по крайней мере, у форм со сложными копулятивными органами имеется специальный семязасасывающий каналец. Самцы некоторых пауков не делают сеточку, а натягивают одну или несколько паутинок между ногами 3-й пары, выпускают на паутинку каплю спермы и подводят её к концам педипальп (род *Scytodes*). Скорее всего, засасывание спермы осуществляется за счёт действия капиллярных сил. Есть и такие виды, самцы которых забирают сперму прямо из своего полового отверстия.

Заправка бульбуса самца — длительный процесс, занимающий иногда не менее часа. Самец с заполненными спермой копулятивными органами отправляется на поиски самки, преодолевая иногда

значительные расстояния. При этом он руководствуется главным образом обонянием (хеморецепцией) и различает феромонный след половозрелой самки на субстрате и её паутину. Зрение в большинстве случаев на этом этапе не играет существенной роли: самцы с замазанными глазами легко находят самок.

У мелкого паука-теридииды *Tidarren cuneolatum* описан случай частичной **самокастрации**: паучок обрывает одну из своих педипальп ещё перед финальной линькой. Некоторые другие представители этого семейства (Theridiidae) столь малы, что их взрослые самцы тоже имеют одну педипальпу. Единственная остающаяся педипальпа с бульбусом столь велика, что для второй просто не остаётся места.

Обнаружив самку, самец начинает «**ухаживание**». Почти всегда возбуждение самца проявляется в тех или иных характерных движениях. В первую очередь, используются вибрационные, а не визуальные сигналы. У тенетных форм самец подёргивает коготками нити сети самки. Самка замечает эти сигналы и нередко бросается на самца как на добычу, обращая его в бегство. Настойчивые «ухаживания», продолжающиеся иногда очень долго, делают самку менее агрессивной и более склонной к спариванию. Самцы некоторых видов плетут по соседству с тенетами самки маленькие «брачные сети», на которые заманивают самку ритмическими движениями ног.

Самцы бродячих пауков-волков *Hygrolycosa rubrofasciata* барабанят брюшком по сухим листьям. Самки предпочитают самцов, которые барабанят активнее. Интересно, что звук дроби различим даже для человеческого уха на расстоянии до 10 м.

Южноамериканские бродячие пауки-ктениды рода *Cupiennius* тесно связаны с бромелиевыми растениями. Ухаживая за самкой, самец ритмически двигает брюшком и педипальпами. Эти движения (вибрации) передаются через растение самке, которая отвечает на них своими вибрациями. Экспериментально показано, что самка «настроена» на приём естественных вибраций самцов в довольно узком диапазоне частот.

У некоторых видов наблюдается **повторное спаривание** самки с несколькими самцами и соперничество самцов, которые собираются в тенетах самки и, пытаясь приблизиться к ней, дерутся друг с другом. Наиболее активный отгоняет соперников и спаривается с самкой, а через некоторое время его место занимает дру-

гой самец, и т.д. Биологический смысл **полиандрии** активно обсуждается в литературе. У одного из видов линифиид рода *Neriene* сеть самки выделяет феромон, который привлекает самцов; перед началом ухаживания и спаривания самец обычно разрушает эту сеть, чтобы она не привлекала конкурентов (такое же поведение самца описано у *Linyphia triangularis*). Но, тем не менее, 80–90% самок нериэн спариваются более одного раза, и обязательно с другим самцом.

Замечательные **брачные танцы** самцов бродячих пауков семейств Lycosidae, Oxyopidae и особенно Salticidae. Здесь в первую очередь используются визуальные, а не вибрационные сигналы. Самцы последних нередко ярко окрашены и имеют особые «украшения», пучки ярких волосков вокруг глаз, волосистые бахромки на ногах и педипальпах и др. Приближаясь к самке, самец производит перед ней характерные движения ногами и педипальпами, принимает своеобразные позы.

У каждого вида пауков имеется своя характерная форма «ухаживания», или «танцы» самцов. Репертуар одного вида может включать до 30 отдельных демонстраций. Иногда самцы имеют несколько репертуаров (от простого «изнасилования» до сложных танцев) и используют их в зависимости от состояния самки. Некоторые скакунчики могут передавать и вибросигналы через паутину гнезда самки.

Более крупная хищная самка паука весьма агрессивна по отношению к самцу, который приближается к ней с большой осторожностью. Считают, что сложные формы поведения самца направлены на преодоление хищнических инстинктов самки: самец по поведению резко отличается от обычной добычи. В тех случаях, где отношения полов более мирные, обычно нет и предупреждающих движений самца.

Самка, приведенная самцом в состояние готовности к спариванию, обычно направляется навстречу ему, производя удары передними ногами и иные движения или повисает на паутине в характерной позе. Нередко самец окутывает самку паутиной, например некоторые пауки-бокоходы рода *Xysticus*. В ряде случаев самка впадает в каталептическое состояние разной длительности. Позы копулирующих пауков различны и характерны для определённых таксономических групп, так же как и способы наполнения спермой копулятивных органов самцов. При спаривании са-

мец вводит эмболюсы педипальп в каналы семяприемников самки обычно поочерёдно, причём сперма впрыскивается давлением гемолимфы. Если эмболюс короткий, он просто прикладывется к отверстию эпигины. У так называемых гаплогинных пауков (группа Haplogynae: семейства Dysderidae, Pholcidae и др.) эпигина как таковая отсутствует, и самец вводит бульбус непосредственно в половые пути самки.

Иногда (например, у *Linyphia*, многих кругопрядов, пауков-скакунчиков рода *Heliophanus*) самец спаривается с только что перелинявшей самкой, когда её покровы ещё не затвердели и она беспомощна и безопасна, либо в тот момент, когда она поедает добычу. Только что перелинявшая самка *Nephila clavata* выделяет особый феромон, вызывающий поведение ухаживания самцов.

По-видимому, степень выраженности полового диморфизма зависит от типа спаривания. Так, некоторые кругопряды спариваются на особых паутинных нитях вне (подсемейства Araneinae, Gasteracanthinae, семейство Tetragnathidae) или внутри (часть подсемейства Argiopinae) сети; а у Nephilinae и другой части Argiopinae спаривание происходит в центре сети. В первом случае большое значение имеют размеры ног самца: чем они длиннее, тем легче манипулировать самкой, привести её в «положение спаривания», а также предотвратить нападение самки.

У многих крупных линифиид самцы больше самок. Наличие крупных самцов можно объяснить конкуренцией между ними за охрану ещё не перелинявшей самки. Помимо этого, агрессивность самок по отношению к большим самцам понижена. Впрочем, самцы некоторых пауков-теридиид рода *Latrodectus* также дерутся за ещё не перелинявшую самку.

Самец паука *Pisaura mirabilis* (семейство Pisauridae) приближается к самке, держа в хелицерах своеобразный «**свадебный подарок**» — пойманную им муху, тщательно окутанную паутиной. Самка, обычно бросающаяся только на подвижное насекомое, на сей раз принимает муху. Пока самка высасывает её, происходит спаривание. Сложность и целесообразность цепи инстинктов в данном случае превосходит всё, что известно в области сексуальной биологии пауков. Интересно, что в опытах самец, за неимением мухи, обёртывает паутиной и неживые объекты, например, щепочку, предлагая затем такой свёрток самке. Обычно самец успевает спариваться и в этом случае.

Из старой литературы известны и противоположные примеры. У паука-спарассиды *Micrommata virescens* самец втрое меньше самки. Выследив самку, он бросается на неё и кусает хелицерами в брюшко, так что из раны показывается гемолимфа. Самка спасается бегством, а самец подкарауливает её как добычу. Впиваясь в брюшко самки, самец висит на ней, пока самка не успокоится. Тогда он подвигается вперёд и спаривается. Иногда самец производит несколько укусов, прежде чем самка прекратит движения.

Наконец, у паука-дисдериды *Harpactea sadistica* описана **травматическая копуляция**: самец кусает самку в брюшко и затем через образовавшуюся ранку вводит нитевидный эмболюс поблизости от яичников. Очевидно, именно туда и выделяется сперма.

Впрочем, копуляция может быть травматической и для самца: эмболюс (или его часть) может отрываться от бульбуса и оставаться в эпигине самки; такие случаи описаны у каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (семейство Theridiidae). С другой стороны, такие «затычки» повышают вероятность того, что самка будет оплодотворена спермой именно данного самца. У мелкого паучка-теридииды *Tidarren argo* самка обрывает его единственную педипальпу во время копуляции; педипальпа остается в эпигине самки несколько часов (очевидно, какое-то время она может работать автономно), в то время как самка поедает или, по крайней мере, убивает лишённого педипальп самца.

Поведение партнёров **после спаривания** различно. У ряда видов самец всегда становится добычей прожорливой самки, а если самка спаривается с несколькими самцами, она съедает их одного за другим. В ряде случаев самец спасается бегством. Крошечный самец одного тропического кругопряда после спаривания взбирается на спину самки, откуда она не может его достать. У некоторых видов партнеры расходятся мирно, а иногда самец и самка живут совместно в одном гнезде и даже делятся добычей (семейство Pholcidae). Самцы пауков-тетрагнат имеют специальные выросты на хелицерах, фиксирующие хелицеры самки, что не даёт ей возможности кусать самца.

У пауков описаны также случаи так называемого **посткопуляторного самоубийства** самцов. Так, самец *Latrodectus hasselti* (Австралия) во время спаривания сначала становится «на голову» (самка при этом лежит навзничь на спине), а затем делает пры-

жок через «голову», оказываясь прямо в хелицерах самки. Аналогичные случаи описаны и у других пауков.

Биологический смысл поедания самцов самками рассмотрен выше при обсуждении миниатюризации самцов. Можно лишь добавить, что половой каннибализм — это вклад самца (своим белком) в развитие будущего потомства. Хотя недавно на примере пауков-доломедесов показано, что питание самцами не повышает плодовитости самок.

Яйца пауки откладывают через несколько дней или недель после спаривания. Оплодотворение происходит в матке, с которой сообщаются семяприемники.

Как и у большинства животных, объём кладки и размер яиц пауков зависят в первую очередь от размера тела самки и способа заботы о потомстве. Кладка размещается в кокон, сделанный из паутины. Иногда самка превращает своё логовище в гнездо, в котором откладываются яйца и плетётся кокон. Кокон бродячих пауков состоит из двух паутинных пластинок, скреплённых краями. Сначала самка плетёт основную пластинку, на которую кладёт яйца, а затем заплетает их кроющей пластинкой. Такие чечевицеобразные коконы прикрепляются к субстрату или к стенке гнезда. Стенки кокона иногда пропитаны секретом, выделяемым через рот, импрегнируются частичками почвы, растительными остатками. У большинства тенетных пауков кокон шаровидный или каплевидный, его ткань рыхлая и пушистая, напоминает нежную вату. Иногда поверх рыхлого материала накладывается плотная наружная оболочка. Самка *Pisaura* плетёт шаровидный кокон целиком, оставляя сверху небольшое отверстие, через которое откладывает яйца. Поскольку пауки-тенетники обычно сидят на тенетах брюшной стороной вверх, они откладывают яйца и плетут кокон в этом положении, подвешивая кокон на стебельке или нити. Плотные коконы, надёжно защищающие кладку, характерны в тех случаях, когда они помещаются вне гнезда, или же гнездо непрочно либо плохо замаскировано. У кругопрядов паутина кокона (нить выделяется трубчатыми паутинными железами, которые есть только у самок) — одна из самых прочных по сравнению с другими сортами паутины; разрывание кокона крупных дальневосточных крестовиков (*Araneus macacus* и др.) требует от человека больших усилий. Если защита не столь нужна, стенки кокона очень

тонки, а иногда имеются лишь рыхло лежащие нити паутины, удерживающие яйца на стенке гнезда. Тонкостенный кокон делается и в тех случаях, когда самка охраняет его или носит с собой, как это делают пауки-волки или представители семейства Pholcidae.

Число коконов, приготовленных одной самкой, различно, часто кокон один, иногда их несколько, но редко больше десятка. Число яиц бывает от 5–10 до нескольких сотен, реже до 1000 (у некоторых Araneidae, откладываются буквально в течение 10 минут) или даже 1500–2500 (*Cupiennius* из семейства Ctenidae). Размеры кокона обычно от нескольких миллиметров до 1–2 см. Крошечный паучок из пиренейских пещер *Telema tenella* делает коконы размером 2 мм, помещая в них по одному яйцу. У других мелких пауков известны коконы с 1–2 яйцами. Коконы крупных пауков-птицеядов бывают размером с небольшой мандарин. Цвет кокона, если он не замаскирован частицами почвы, чаще белый, но бывают коконы коричневато-зеленоватые (у многих пауков-волков рода *Pardosa*), розовые, золотисто-жёлтые, зелёные, полосатые. Форма кокона бывает и нестандартной, например, с правильными или неправильными выростами.

Самки некоторых пауков делают более сложные гнёзда-коконы. Так, у *Agroeca brunnea* (семейство Liocranidae) гнездо имеет вид закрытого бокала и прикрепляется ножкой к стеблю растения. Оно разделено на две камеры, в верхней находятся яйца (яйцевая камера), в нижней некоторое время пребывают вылупившиеся паучки (линочная камера). Своеобразное коллективное гнездо строят самки обитающего в Венесуэле крестовика *Araneus bandelieri*, помещая в нём свои многочисленные коконы.

Вопросы эмбриологии пауков в данном курсе лекций не рассматриваются.

Забота о потомстве очень распространена у пауков и чаще всего выражается в охране кокона и ухаживании за ним. Самки охраняют свои коконы в тенетах, в убежищах рядом с тенетами, в норе или гнезде. У многих бродячих пауков и некоторых тенетных самки носят кокон с собой, прикрепив его к паутинным бородавкам или держа в хелицерах. Самка тарантула прогревает кокон, поворачивая его под солнечными лучами, проникающими в норку.

Другие типы материнской заботы:

– запасание пищи матерью;

– поедание матери вылупившимися паучками (матрифагия; у колониальных форм наблюдается также геронтофагия — поедание старших пауков-нянек);

– отрыгивание матерью переваренной пищи личинкам, которые самостоятельно её подбирают;

– кормление «изо рта в рот» (редко; отмечено у представителей только двух семейств — Eresidae и Theridiidae).

Когда вылупляются паучата, мать помогает им выбраться, раскрывая шов кокона. В период охраны потомства самка обычно ничего не ест, сильно худеет, брюшко её сморщивается. У некоторых видов самка погибает ещё до выхода молоди, и близ кокона находят её сморщенный труп. Обычно после выхода молоди из кокона самка более не заботится о ней, но у некоторых пауков молодь взбирается на тело матери и держится на ней, пока не перелиняет (пауки-волки и др.), или живёт под её охраной в гнезде.

У паука *Coelotes terrestris* (семейство Agelenidae — строит воронковидные гнёзда-ловушки под камнями и в подстилке) молодь остаётся в гнезде более месяца и за это время трижды линяет. Мать защищает молодь от врагов, она узнаёт своих паучат, ощупывает их педипальпами. Пауки других видов того же размера убиваются или изгоняются. Мать кормит своё потомство убитой добычей, обработанной пищеварительными соками, причём паучки выпрашивают пищу, касаясь паучихи передними ногами и педипальпами, пока она не положит добычу перед ними. Всё же самка почти никогда не кормит своё потомство «изо рта в рот». Скорее всего, она продуцирует дополнительные яйца меньшего размера, которые затем и поедаются.

Вылупление молоди из яиц одной кладки происходит более или менее одновременно. Перед вылуплением зародыш покрывается тонкой кутикулой, в основании педипальп образуются шипики — «яйцевые зубы», с помощью которых разрываются яйцевые оболочки. Вылупившийся паучок (личинка 1-го возраста) имеет тонкие покровы, нерасчленённые придатки, неподвижен и не может активно питаться. Он живёт за счёт желтка, остающегося в кишечнике. В этот различный по длительности желточный период развития молодь остаётся в коконе и линяет (у разных видов от 1 до 3 раз). У большинства пауков первая линька происходит ещё в яйце, так что линочная шкурка сбрасывается вместе с яйцевыми оболочками при вылуплении.

Делаясь более активными, паучки выходят из кокона, но обычно ещё некоторое время держатся вместе. Если прикоснуться к такому скоплению, в котором иногда бывает несколько сотен паучат, они рассыпаются по паутине гнезда, но затем вновь собираются вместе.

Вскоре паучки расходятся и начинают жить самостоятельно. Именно в это время у ряда видов происходит **расселение** молоди на паутинках **по воздуху**[7]. Молодые паучки (в первую очередь, из семейств Linyphidae, Lycosidae, Thomisidae, Araneidae и Tetragnathidae) забираются на возвышающиеся предметы и, подняв конец брюшка, выпускают паутинную нить. При достаточной длине нити, увлекаемый токами воздуха, паучок оставляет субстрат и уносится на ней. Расселение молоди происходит обычно в конце лета и осенью, но у некоторых видов весной. Это явление бросается в глаза в погожие осенние дни «бабьего лета». Особенно эффектны массовые осенние полёты пауков в южнорусских степях, где иной раз можно видеть «ковры-самолёты» по несколько метров длиной, состоящие из множества перепутанных паутинок. У некоторых видов, особенно мелких, на паутине расселяются и взрослые формы (например, Linyphiidae). Пауки могут подниматься токами воздуха на значительные высоты (до 4,3 км) и переноситься на большие расстояния (до 322 км). Известны случаи массового появления мелких пауков, залетавших на суда в сотнях километров от берега — такое явления наблюдал ещё Чарльз Дарвин во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль». Находили залетевших паучков и на снеговом покрове в Антактиде.

Экспериментами в аэродинамической трубе показано, что и паутина, и тело самого паука обеспечивают необходимую подъёмную силу. Паук контролирует полёт длиной паутинной нити и позой тела. Обычно паучки, поднявшиеся днём, на ночь опускаются.

Расселившиеся маленькие паучки по строению и образу жизни более или менее похожи на взрослых. Неполовозрелых пауков принято называть **личинками**, хотя мне это представляется это не очень корректным[8]. Чтобы избежать ненужных параллелей с насекомыми, лучше всех неполовозрелых пауков называть

---

[7] «Население» воздуха называют **аэропланктоном**.

[8] Иногда выделяют ещё стадию неподвижной предличинки и нимфы с развитыми, но не работающими копулятивными органами.

ювенильными особыми. Они поселяются в характерных для каждого вида местах обитания и, как правило, с самого начала устраивают логова или плетут ловчие сети, по конструкции типичные для вида, только увеличивая их по мере роста. Иногда образ жизни меняется с возрастом. Например, молодые тарантулы ведут бродячий дневной образ жизни, а подрастая, устраивают норку и становятся активны ночью. Молодые доломедесы расселяются далеко от воды, и лишь почти взрослые или взрослые особи возвращаются к водоёмам, приступая к охоте на поверхности воды и постройке больших шарообразных гнёзд для размножения на околоводной растительности.

Количество линек в течение жизни варьирует в зависимости от конечных размеров тела. Мелкие виды (5–6 мм) проделывают 4–5 линек, средние (8–11 мм) — 7–8 линек, крупные (15–30 мм) — 10–13 линек. Самцы, которые меньше самок, имеют и меньше линек. У крупных пауков-птицеядов, особенно у самок, живущих несколько лет, линьки происходят во взрослом состоянии 1–2 раза в год после каждого периода размножения.

Интересно, что после очередной линьки размеры брюшка паука немного уменьшаются, а потом слегка увеличиваются, очевидно за счёт растяжения покровов, гораздо более мягких на брюшке, чем на головогруди.

Общая **продолжительность жизни** пауков очень различна. Большинство видов умеренной зоны Северного полушария заканчивает жизненный цикл в течение года. Обычно зимуют яйца в коконе или молодь, у семейства Linyphiidae — самки. Половозрелость достигается в начале (большинство пауков) либо в конце лета (крестовики и некоторые другие), и после откладки яиц взрослые пауки гибнут, как правило, от наступающих холодов. Самки живут дольше, чем самцы. При позднелетнем размножении нередко наблюдается осенне-зимняя диапауза, развитие яиц осенью приостанавливается, несмотря на то, что в природе ещё достаточно тепло, и возобновляется только следующей весной после длительного зимнего охлаждения яиц. Есть в средней полосе пауки с двух- и даже трёхлетним (южнорусский тарантул) жизненным циклом.

Среди пауков южных, особенно тропических районов есть немало таких, которые могут размножаться периодически в течение года. В умеренном поясе такие пауки встречаются лишь изредка. Сходный образ жизни наблюдается у синантропных пау-

ков, например у *Tegenaria domestica*. В зависимости от длительности жизни взрослых особей поколения либо следуют непрерывно друг за другом, либо накладываются во времени. Наиболее долговечны крупные пауки-птицеяды, которые живут 7–8, а иногда и до 20 лет.

Очень многие пауки живёт оседло в своих постройках — логовищах и тенетах, но немало и бродячих, не имеющих постоянных убежищ. Эволюция паутинной деятельности пауков наглядно проявляется в конструкциях их характерных построек.

Паутинные постройки устойчивы не только в воздушной, но и в водной (например, сеть паука-серебрянки *Argyroneta aquatica*) среде.

Помимо основных типов построек, можно выделить ещё дополнительные результаты паутинной деятельности. Это яйцевой кокон (он особенно важен), следовые нити пауков и сперматические сеточки самцов. Про сперматические сеточки см. выше. Следовые нити пауков нужны им для индивидуальной и взаимной ориентации: эти нити, как правило, снабжены соответствующими феромонами, и самец, например, может найти самку своего вида. С другой стороны, нити страхуют пауков-скакунчиков при их прыжках.

Основные **типы построек** — логовища, гнёзда и ловчие сети.

1. **Логовища** делят на несколько типов: норки, трубки, покрышки, колпачки, сети и мешки.

1.1. **Норки** выкапываются в почве и служат постоянным жильём или только убежищем, в котором паук проводит день, выходя ночью на охоту. Известны все переходы от простых углублений в почве до сложно устроенных норок, что хорошо прослеживается у мигаломорфных пауков, пауков-волков и многих других:

– одни виды делают небольшие углубления или норки, несовершенные ещё по отделке;

– другие устраивают правильные вертикальные глубокие норки, выстланные паутиной;

– третьи строят у входа в норку различные дополнительные приспособления из паутины и почвы. Последние совершенствуются в двух направлениях:

– у одних форм норка удлиняется над входом за счёт паутинной надстройки;

– другие делают подвижную дверцу-крышечку, закрывающую вход.

Паутинные надстройки бывают в форме небольшой закраины, вертикальной трубочки, либо паутинная выстилка норки продолжается в длинную надземную трубку.

Мигаломорфные пауки-землекопы рода *Atypus* (самки) строят замкнутые трубки, которые продолжают выстилку норки, используя их как ловушки для насекомых. Такие постройки по форме напоминают вершину чулка или длинного носка. Паук сидит изнутри надземной части трубки, и когда насекомое наступает на паутину, паук бросается и делает укус. После этого паук разрывает трубку и утаскивает насекомое в норку, а трубку ремонтирует.

Крышечки бывают с шарниром и без него. Нередко свободный край паутинной крышечки утяжеляется частичками почвы, так что она сама захлопывается. У некоторых мигаломорфных пауков крышечка утолщена и затыкает норку наподобие пробки. Обычно паук днём сидит в норке, удерживая крышечку хелицерами, а ночью либо выходит наружу, либо подстерегает добычу, высунувшись из норки. Снаружи крышечка бывает замаскирована частицами почвы, растительными остатками и неотличима от окружающего фона.

Норки некоторых мигаломорфных пауков и пауков-волков устроены более сложно: имеются ответвления, запасной выход с крышечкой и др. Паук *Rhytidicolus structor*, живущий в Венесуэле, устраивает сложную норку из трёх переходящих друг в друга камер с тремя шарнирными крышечками. Защищаясь от врагов, паук удерживает хелицерами наружную дверцу, но, если это не удаётся, переходит в другую камеру, запираясь следующей дверцей. Замечательны защитные приспособления некоторых пауков семейства Ctenizidae: у них брюшко сзади как бы обрублено и образует твёрдый диск такого же диаметра, как вход в норку. Последняя имеет расширения. Паук сидит вниз головой, закрывая вход в норку диском брюшка, а будучи потревожен, уходит вглубь и закрывает диском следующий узкий отрезок норки.

Морфологические приспособления для рытья и жизни в норках выражены у пауков в разной степени, нередко жизнь в норке почти не сказывается на строении паука. Норки роются хелицерами, которые у пауков хорошо развиты и легко приспосабливаются к этой новой функции; при отделке норок паук пользуется

паутиной. Наиболее отчётливы приспособления к жизни в норках у мигаломорфных пауков. Их тело компактное, ноги мощные, на хелицерах имеются зубцы для рытья — так называемые «грабли». У некоторых форм пара передних глаз расположена так, что их оси совпадают с осью норки. Самцы некоторых южноафриканских пауков-волков имеют специальные выросты на цимбиуме, которые используют для рытья.

1.2. **Паутинные трубки** располагаются на почве, среди камней, на коре деревьев, под корой и т.п. Трубка по существу есть паутинная выстилка норки, только вынесенная из неё. Мигаломорфный паук *Stothis astuta* в зависимости от твёрдости грунта то роет U-образную норку с двумя крышечками, то строит трубку, покрытую частичками почвы. Типичные жилые трубки встречаются в семействах Agelenidae, Dysderidae, Clubionidae и др., а также у многих мигаломорфных пауков. Нередко трубка продолжается в ловчую сеть, имеющую вид воронки или полога. Недаром пауков-агеленид называют ещё воронковыми пауками.

1.3. Логовища-**покрышки** делаются в виде полотнища или полога, обычно из густой паутинной ткани, на нижней поверхности камней, на земле, под корой, на листьях растений. Особенно распространены они в семействе Gnaphosidae.

1.4. Тенетные пауки семейства Araneidae, помимо ловчей сети, нередко плетут небольшое логовище в виде **колпачка** (конуса) в центре сети или чаще за её пределами. Паук *Spilasma artifex* устраивает в центре сети колпачок, закрываясь паутинным придатком, имеющимся у его устья. Некоторые виды *Nemoscolus* делают на тенетах спирально закрученное логовище, похожее на раковину улитки. Сетевидные логовища, состоящие из неправильного скопления нитей, свойственны многим паукам, особенно семействам Theridiidae и Pholcidae. Между ними и настоящими ловчими сетями нет чёткой границы. Наконец, есть и колпаковидные сети кругопрядов, происходящие от колесовидных, например у *Cyrtophora*.

1.5. **Мешковидные** логовища представляют особый тип и встречаются у самок разных пауков наряду с предыдущими типами. Обычно это замкнутый мешок из паутины, в котором паук укрывается в период его линьки и зимовки.

2. В период размножения логовище превращается в **гнездо**, в нём самка помещает яйцевые коконы. Бывают гнёзда-норки, гнёз-

да-трубки, гнёзда-покрышки, гнёзда-колпачки, гнёзда-сети и гнёзда-мешки. Обычно логовище при этом не перестраивается, но иногда самка плетёт дополнительные устройства. Например, самка *Clubiona*, живущая в трубке с двумя отверстиями, делает внутри неё мешок для яиц, по конструкции такой же, какой сплетается для линьки.

Самки бродячих пауков, например, скакунчиков, сплетают гнездо, не связанное с логовищем — специально для кокона и молодых паучков.

3. **Ловчие приспособления** пауков очень разнообразны. Бродячие пауки подкарауливают добычу, завладевая ею одним или несколькими прыжками (пауки-волки. скакунчики и др.). При этом уже у бродячих форм нередко добыча опутывается паутинными нитями. Крупные пауки-птицеяды, высоко подняв добычу в хелицерах, плетут паутинную подстилку, к которой её прикрепляют.

Норные пауки (*Liphistius*, *Filistata*, *Segestria* и многие другие) узнают о приближении добычи по касанию к сигнальным нитям, протянутым от устья норки, и выскакивая, хватают её. Паук *Cyrtocarenum* (семейство Ctenizidae) ночью выходит из норки и плетёт рядом небольшие тенета.

Uroctea durandi (семейство Oecobiidae) ловит добычу близ своего логовища, забрасывая её пучками паутинных нитей.

Маленький паучок *Lasaeola tristis* (семейство Theridiidae) подкарауливает муравьёв: повисая на нити над почвой, поднимает пойманного муравья на ветку растения и здесь высасывает.

Совершенно необычные ловчие приспособления имеют пауки-плеваки рода *Scytodes*. Их громадные ядовитые железы имеют два отдела: передний выделяет яд, а задний — застывающий на воздухе секрет, подобный паутине. Паук опрыскивает добычу из хелицер секретом, который застывает в виде зигзагообразной нити, приклеиваясь к субстрату. Затем паук приближается, убивает добычу и высасывает её. Наряду с хелицеральными у этих пауков имеются и обычные паутинные железы, но их паутина для охоты не используется.

Трудный вопрос о **филогенетическом развитии** ловчих сетей был разработан в первую очередь английским арахнологом В. Бристоу (W. Bristowe) и позднее его американским коллегой В. Шером (W. Shear). По мнению Бристоу, эволюция тенет шла двумя независимыми путями. В одном случае ловчие сети воз-

никли из паутинной выстилки логовищ-норок или трубок. Сначала от входа протягивались сигнальные нити, предупреждающие паука о приближении добычи или врага. (У лифистиоморфного паука *Heptathela* в качестве сигнальной нити используется травинка.) Затем возникло воронковидное расширение у входа, которое постепенно превратилось в ловчую сеть типа тента или полотнища. Сидя в паутинной трубке, паук подстерегает добычу, заползающую на сеть, — способ ловли, распространённый в семействе Agelenidae и др. Характерно, что при этом яйцевой кокон всегда бывает спрятан в трубке.

Другое, более разнообразное по результатам направление развития тенет наблюдается у пауков, заселивших растительность. Свой кокон они подвешивали к ветвям и листьям и первоначально охраняли его, повисая рядом на паутинной нити. Растянутые от кокона нити служили сигнальными. Первоначальные этапы этой эволюционной линии у современных пауков неизвестны. Прибавлением новых нитей вокруг кокона создавалась неправильная сеть, примером которой служат тенета пауков семейства Theridiidae. Нередко такие сети достигают уже значительного совершенства, как у *Steatoda*: сильно натянутые вертикальные нити (причём клейкая часть расположена только внизу, у почвы или другого субстрата), идущие от верхнего полога, образуют ловушку, непроходимую для ползущего насекомого. Насекомое, обрывающее такую вертикальную нить, подбрасывается на ней вверх, к пологу, становясь совершенно беспомощным. Паук может набросить дополнительную паутинную нить и сделать ядовитый укус. Следующую ступень представляют крышеобразные сети пауков семейств Linyphiidae, Pholcidae и др. Горизонтальный полог или купол из густой паутины поддерживается сверху и снизу вертикальными нитями, натыкаясь на которые, добыча падает на полог. Паук сидит под пологом, где прикрепляется и кокон. Наконец, иногда сбоку устраивается логовище, в котором прячется паук и помещается кокон.

В. Шер предложил нелинейную схему эволюции тенет. По мнению американского исследователя, некоторые типы сетей могли произойти конвергентно. Выделены основные и дополнительные пути эволюции. Горизонтальная сеть-полотнище могла появиться как от паутинной выстилки норы (и последующей воронки), так и путём создания паутинных надстроек тех же нор и растягивания их в полотнище. Колесовидная сеть кругопрядов могла

образоваться от куполообразных сетей-тентов и от горизонтальных колесовидных сетей крибеллятных пауков. Главное отличие схемы В. Шера от схемы В. Бристоу — это то, что горизонтальные сети произошли, по В. Шеру, не от паутинного сплетения с коконом в центре, а от воронковидных сетей, похожих на сети Agelenidae.

Так или иначе, колесовидные сети пауков семейств Araneidae, Tetragnathidae и Uloboridae — самый совершенный тип тенет. Такие сети состоят из нелипкой опорной рамы, натянутой между ветвями или иными предметами, нелипких радиусов, соединяющих раму с центральным сплетением, и наложенной на радиусы липкой ловчей спирали. У некоторых аранеид (*Nephila*, *Cyrtophora*) липкая ловчая спираль отсутствует, зато есть дополнительные нити-растяжки, идущие вбок от паутины (или вверх-вниз от горизонтальной сети), которые первоначально оглушают насекомое.

Начиная строить сеть, паук выпускает длинную нить, которая относится течением воздуха и зацепляется за какой-нибудь предмет. Паук ползёт по ней, укрепляет зацепившийся конец, затем опускается и протягивает вторую нить. Поднимаясь по ней и переползая по первой нити, он протягивает третью нить, образующую с остальными двумя треугольную раму. Рама бывает нередко и четырёхугольная. Затем натягивается несколько нитей, пересекающиеся в центре рамы, и делаются остальные радиусы, обычно до 30, уже от центра кнаружи. При этом в центре образуется прикрепительная зона, которая по-английски именуется hub и расположена немного выше геометрического центра сети. Двигаясь от этой зоны кнаружи, паук прокладывает так называемую спиральную нить, которая служит опорой при прокладке окончательной ловчей спирали. Последняя прокладывается от периферии к центру, имеет больше витков и, в отличие от всех предыдущих нитей, покрывается липким паутинным секретом. По мере прокладки ловчей спирали вспомогательная нить обычно обкусывается и выбрасывается. Липкая спираль не является нитью, идущей в постоянном направлении, она может поворачивать назад и занимать сначала части определённых секторов паутины. Постройка сети «с нуля» у обычного крестовика занимает примерно 1–4 часа, общая длина нити составляет около 20 м. *Nephila* и *Cyrtophora* ежедневно чинят свои сети (у них нет липкой спирали, которая больше всего портится), а представители рода *Araneus* (в

широком смысле) — строит новые (иногда сохраняя лишь основу и несколько радиусов), причём старая сеть скатывается в комок и поедается. Судя по всему, собственная паутина, иногда с налипшей на неё пыльцой достаточно питательна для паука.

Интересно, что при постройке сети паук-кругопряд используются только осязательные стимулы, без всякого участия зрения. В эксперименте с замазывание глаз непрозрачной краской крестовик строил совершенно нормальную сеть. И даже в условиях невесомости *Araneus diadematus* плетёт почти вертикальную колесовидную сеть…

Самцы кругопрядов строят только редуцированные сети или не стоят их вовсе, а комплекс паутинных желёз, ответственных за производство липкой паутины (триада), исчезает у них после финальной линьки.

У пауков группы Cribellatae ловчая спираль может делаться из крибеллятной паутины, построенной по принципу рыболовной сети-путанки, а иногда из неё построена и вся ловчая сеть. Если логово располагается за пределами сети, от её центра к пауку тянется сигнальная нить.

Чаще колесовидные сети располагаются вертикально, но бывают и горизонтальные, с дополнительными вертикальными опорными нитями (Uloboridae, Tetragnathidae).

Колесовидные сети видоспецифичны по количеству радиусов, спиралей и т.д. Варианты колесовидных сетей очень разнообразны. Укажем лишь небольшую часть из них. В некоторых случаях сети бывают снабжены паутинными лентами, иногда пушистыми, расположенными радиально (в лесостепной зоне России и южнее это пауки рода *Argiope*), спирально или по кругу, так называемые **стабилименты**. Это характерно для дневных пауков, проводящих время в центре сети, преимущественно в тропиках. К лентам иногда подвешиваются и коконы.

Функция стабилимента неясна. Существует нефункциональное объяснение (проф. Г. Петерс, H.M. Peters): стабилименты — это излишек деятельности паутинных желёз, которые, как известно, функционируют почти постоянно. Однако, другие арахнологи попытались выдвинуть другие, функциональные объяснения, как физические, так и биологические:

– стабилизация натяжения сети (но почему преиумущественно у дневных форм — неясно);

– защита от солнца (объяснение пригодно не для всех типов стабилиментов);

– отпугивание нехищных животных (но часто сеть расположена в траве или в высоком кустарнике, где вообще плохо видно);

– отпугивание хищников (нет прямых доказательств, см. также возражения по предыдущему пункту);

– привлечение добычи (происходит отражение ультрафиолетовых лучей). Но тогда голодные пауки должны строить больше стабилиментов, а они не делают этого, а просто строят более крупные сети.

Следовательно, либо действителен комплекс слабо доказанных функциональных объяснений, либо нефункциональное объяснение Петерса.

В ряде случаев колесовидная сеть приспосабливается для активного лова добычи. Мелкий паучок *Theridiosoma* (из семейства Theridiosomatidae) плетёт круговую сеть, но, обкусив несколько радиусов у центра, соединяет их с сигнальной нитью. Последнюю паук подтягивает передними ногами так сильно, что позади него образуются свободные петли и сеть принимает форму купола. Как только насекомое коснётся сети, паук внезапно отпускает нить, сеть расправляется и добыча прилипает.

Редкий паук из того же семейства *Wendilgarda* строит сеть над водой. Паутина (вариант колесовидной) состоит из горизонтальных опорных и вертикальных липких нитей. Горизонтальные нити, слегка наклонные, присоединены к прибрежным камням и растительности. А вертикальные нити расположены между опорными нитями и водой. В месте соприкосновения с водой из петель паутины образуется нечто вроде поплавков.

Другой интересный пример представляют так называемые пауки-болеадоры (род *Mastophora* и некоторые другие кругопряды). Вся «сеть» (тоже производное колесовидной!) состоит из нескольких нитей, рядом с которыми на ветке сидит паук. Для ловли добычи он выпускает длинную нить с клейким комком на вершине, и, держа её в вытянутой передней ноге, размахивает ею, пока к комку не прилипнет насекомое. Причём для привлечения добычи пауки-болеадоры выделяют феромоны, свойственные самкам довольно крупных ночных бабочек из рода *Spodoptera* и ряда других. Самцы бабочек прилетают на этот запах и становятся жертвой паука. В качестве исключения встречаются виды пауков-кру-

гопрядов без сети: они тоже привлекают насекомых (мух, бабочек) феромонами, которые выделяют ноги паука.

Интересно, что активная ловля добычи сходными способами наблюдается и у крибеллятных пауков. Так, *Hyptiotes* (семейство Uloboridae) делает треугольную сеть, представляющую четырёхлучевой сектор круговой сети. Один угол оттягивается сигнальной нитью, свободный конец которой держит паук, будучи сам прикреплён другой нитью, тянущейся из его паутинных бородавок. Достаточно насекомому коснуться сети, как паук начинает то опускать, то подбирать сигнальную нить, пока добыча не запутается. Подбираясь к добыче, паук удлиняет нить, идущую от бородавок, а сигнальную скатывает. После поимки насекомого сеть не подлежит восстановлению и строится заново.

Замечательный пример активной ловли с помощью изменённой колесовидной сети дают представители семейства Deinopidae. Они строят сеть между ветвями деревьев. В середине сети устроена небольшая четырёхугольная рамочка, на которую натянуты липкие крибеллятные нити. Паук держится на сети двумя задними парами ног, а передними двумя держит рамочку. Как только приближается насекомое, паук растягивает за уголки эластичный четырёхугольник и окутывает им добычу.

Колониальность. Большинство пауков ведёт одиночную жизнь и нетерпимо к особям своего вида. Но известен ряд случаев совместного обитания пауков одного вида.

Существует две гипотезы возникновения колониальности (т.е. постоянной социальности) у пауков: гипотезы парасоциального и субсоциального пути. В первом случае по каким-то причинам для совместной жизни объединяется несколько взрослых пауков (объединения вокруг «природной цели»: убежища, массового скопления добычи). Во втором случае колония образуется из потомства одной семьи, как у *Coelotes*. У целотесов молодь пауков расселяется тем раньше, чем меньше пищи ей доступно.

Во избежание инбридинга, у колониальных пауков чаще число самок больше, чем число самцов. Колониальность присуща в основном тенетным паукам, хотя в последнее время она описана и у нескольких бродячих форм. По-настоящему колониальными можно считать около 20 видов пауков.

Вторым путём возникли колонии паука-плеваки *Scytodes fusca* (Австралия). Они представляют собой сетевые комплексы, состоящие из отдельных сетей, соединённых промежуточными нитями. В таком комплексе живёт до 50 пауков, и каждая сеть занята одиночной самкой или самкой с потомством. Самцы «выселены» и обитают на промежуточных нитях. Молодые паучки вначале живут мирно, но перед линькой начинают выталкивать «чужаков» из своих сетей. Взрослые самки атакуют пришельца, преследуют и «заплёвывают» его. У другого вида (*Scytodes intricata*) колонии включают родителей и потомков.

В середине громадной сети южноамериканского паука *Uloborus republicanus* (семейство Uloboridae) живут в своих тенетах многие особи. Здесь же обитают самцы и прикрепляются коконы.

Тысячи особей *Anelosimus eximius* (семейство Theridiidae, Южная Америка) плетут громадную сеть, которая может закрывать целое кофейное дерево. Анелозимусы способны к совместной охоте. Отдельные пауки поедают крупную добычу гораздо медленнее, чем она портится. В случае группового питания добыча сохраняет свои питательные качества до конца её поглощения. В связи с этим выдвинута гипотеза эффективного ресурса, на мой взгляд несколько надуманная: отбор благоприятствует групповому поиску пищи и групповому питанию, когда пища (добыча) существует недостаточно долго для того, чтобы одно животное (хищник) успело целиком её поглотить. Эта гипотеза соответствует первому пути возникновения социальности. На самом деле, колонию анелозимусов основывает самка-основательница, что подтверждает второй путь. Немного иная ситуация наблюдается у африканского паука *Agelena consociata* (семейство Agelenidae): если добыча малого размера, паук утаскивает её в сторону от общественной сети и питается индивидуально; если добыча крупная, пауки атакуют её совместно, но затем убитую добычу поедает один паук. В течение охоты агрессивные взаимодействия между пауками не наблюдаются. Показано, что пауки из одной колонии опознают сородичей с помощью вибросигналов и контактных феромонов.

Южноафриканские пауки *Stegodyphus mimosarum* (семейство Eresidae) живут в общем мешковидном гнезде, охотясь на его поверхности. Считают, что эти явления ведут начало от совместной жизни молоди.

Беспорядочная сеть пауков рода *Tapinillus* (семейство Oxyopidae, Южная Америка) обволакивает верхушку одной или нескольких ветвей кустарника, включая листья. Пауки вместе охотятся (из засады) и вместе поедают добычу. Они проявляют терпимость не только к жителям своего гнезда, но и из других гнёзд. Самцов в данном случае не меньше, чем самок. Возможно, самцы мигрируют между колониями.

Многие пауки собираются в подобие колоний при избытке пищи. Такие случаи отмечены для некоторых крестовиков на побережьях озёр Средней Азии, Каспийского и Азовского морей, и даже в окрестностях Магадана. Недавно группы молодых паучков, проявляющие подобие социальности, обнаружены и в семействе Linyphiidae.

Взаимоотношения пауков **с другими животными** многообразны. Будучи хищниками, нередко массовыми, они, несомненно, играют роль регуляторов численности, в первую очередь насекомых, в природных биоценозах.

В то же время пауки сами служат пищей разнообразным животным. Пауками питаются мелкие млекопитающие, птицы, ящерицы, лягушки. Например, в Средней Азии тарантулов в массе поедает грызун селевиния, или боялычная соня (по крайней мере, в условиях неволи), а дрофа истребляет каракуртов в таком количестве, что желудки этих птиц бывают набиты ими. Из насекомых пауками могут питаться осы семейства Vespidae, медведки, богомолы, некоторые хищные жуки и мухи. Но главные враги пауков — осы семейств Pompilidae и Sphecidae. Они проникают в норки пауков, разыскивают их в тенетах или нападают на бродячие формы. Уколом жала в нервные центры оса парализует паука, не убивая его, а затем перетаскивает в свою норку или, реже, оставляет в другом месте. На тело добычи откладывается яйцо, выходящая личинка питается пауком как «живыми консервами». Южноамериканские стрекозы *Megaloprepus caerulatus* способны выхватывать пауков-кругопрядов из центра их сетей. Некоторые пауки способны охотиться на других пауков (см. выше). В теле паука могут паразитировать личинки мух семейства Acroceridae, паразитические круглые черви, в коконах пауков — личинки многих наездников семейства Ichneumonidae и др.

Наблюдаются удивительные случаи коэволюции пауков и паразитов: паук-кругопряд *Metepeira* и муха-саркофагида. Муха откладывает яйца на яйцевые коконы пауков, а самка паука охраняет свои яйца. Паук опознаёт различные типы жертвы по специфическому жужжанию. Муха-паразит научилась издавать звуки попавшей в паутины добычи. В этом случае, каким-то образом распознав паразита, паук чаще всего обрывает сигнальную нить, избегая «неприятной» информации.

Скорпионовы мухи (*Panorpa*, отряд Mecoptera) освобождают добычу из паутины, растворяя её. Некоторые мухи (Chloropidae и др.) поедают добычу одновременно с пауками или подъедают остатки после них.

Защитные приспособления пауков различны и нередко весьма совершенны. Помимо ядовитого аппарата, быстрого бега, скрытого образа жизни, многие пауки обладают покровительственной окраской и мимикрией, а также рефлекторными защитными реакциями. Будучи потревожен, паук падает на землю на паутинной нити, связывающей его с тенетами, или же, оставаясь в сети, производят столь быстрые колебательные движения, что контуры тела становятся неразличимы (например, Pholcidae). Для многих бродячих форм характерна поза угрозы — головогрудь и оттопыренные ноги поднимаются навстречу врагу.

Паукам свойственна **автотомия** — способность к самообрыванию ноги, в определённом месте, между тазиком и вертлугом, реже между коленом и голенью или в других местах. Для обрыва конечности, по крайней мере, между тазиком и вертлугом, не требуется больших усилий, но лишь резкое движение пауком ногой в определённом направлении. Ранка затягивается с помощью склеритов сочленовной мембраны. Отбрасывание ноги, буквально в течение нескольких секунд, происходит в основном при нападении на паука хищника или самки своего вида. Если автотомия произошла у неполовозрелого паука, при последующих линьках утерянная нога может частично или полностью восстановиться.

Покровительственная окраска свойственна многим паукам. Формы, живущие на листве и в траве, нередко окрашены в зелёный цвет, а обитающие среди растений в условиях чередующихся света и тени — пятнистые; обитающие на стволах деревьев пауки часто по цвету и рисунку неотличимы от коры и т.п. Окрас-

ка некоторых пауков меняется в зависимости от цвета фона. Примеры такого рода хорошо известны у пауков-бокоходов, живущих на цветах и меняющих окраску в зависимости от цвета венчика: от белой до жёлтой и зеленоватой и обратно, что происходит обычно в течение нескольких дней. Опыты с ослеплёнными пауками показали, что зрение не играет роли в изменении окраски. Более того, недавно показано, что «правильная» окраска паука не увеличивает количество его добычи. С другой стороны, наличие отличающегося по цвету паука на цветке повышает его привлекательность для опылителей…

Нередко пауки бывают похожи на окружающие предметы и по форме. Некоторые сильно удлинённые пауки, сидящие на своей сети неподвижно с вытянутыми ногами, очень похожи на веточку, попавшую в сеть. Охотящиеся на траве и в кустарниках пауки-тетрагнаты (*Tetragnatha*) также похожи на веточки. Замечательны бокоходы рода *Phrynarachne*. Они плетут на поверхности листьев паутинный покров, в середине которого помещаются сами, создавая полное впечатление экскрементов птицы. Предполагают, что криптизм в данном случае имеет значение не столько для защиты, сколько для привлечения добычи, так как паук издаёт даже запах птичьих экскрементов, привлекающий некоторых мух. Один вид, *P. decipiens*, ложится при этом на спину, удерживаясь за паутинный покров передними ногами, а остальные поджав к груди в позе, очень удобной для схватывания подлетающей мухи.

Известны случаи мимикрии, т.е. внешнего сходства с другими, хорошо защищёнными животными. Некоторые пауки похожи на несъедобных божьих коровок или больно жалящих ос-немок. Особенно интересна весьма совершенная имитация пауками муравьев, причём сходство проявляется не только в форме и окраске, но и в движениях паука. Сами муравьи опознают сородичей в первую очередь по обонятельным и осязательным стимулам, поэтому для охоты на них такая мимикрия паукам бесполезна. По-видимому, такое сходство защищает паука от нападения ос-помпилов и других хищников.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПАУКОВ

В первую очередь, некоторые пауки вредны своими ядовитыми укусами. Многие пауки, несомненно, полезны как истребители вредных насекомых, но эта их роль пока точно не оценена.

Есть и некоторые перспективы технического использования пауков.

Биологическое значение яда пауков сводится главным образом к умерщвлению добычи, поэтому яд обычно токсичен для насекомых. Видов пауков, яд которых сильно действует на теплокровных животных, немного, но среди них есть крайне опасные для человека и домашних животных. По характеру вызываемого отравления ядовитые пауки различны. Яд одних вызывает главным образом местные некротические реакции, т.е. омертвение и разрушение кожи и глубже лежащих тканей в области укуса. Яд других оказывает сильное действие на весь организм, в частности на нервную систему.

Не раз отмечалась гибель людей и домашних животных, укушенных некоторыми крупными тропическими птицеядами, но ядовитость большинства этих пауков точно не выяснена. Среди них у *Phormictopus* в ядовитых железах содержится яд, по количеству достаточный для умерщвления 20 мышей. Известно, что бушмены в Южной Африке употребляли яд пауков из этого рода, смешанный с соком луковиц амариллиса, для отравления стрел.

Сильным некротическим действием обладает яд паука *Mastophora gasteracanthoides* (семейство Araneidae), встречающегося в Перу. Укушенный чувствует резкую боль, затем появляется резкий отёк и в дальнейшем в поражённой области происходит разрушение ткани, так что могут обнажаться внутренние органы. Сходную картину вызывает укус бразильского бродячего паука *Lycosa raptoria* (семейство Lycosidae).

Общее действие на организм характерно для яда бразильского *Ctenus nigriventris* (семейство Ctenidae), укусы которого опасны. Ещё опаснее небольшой (4–5 мм) паук-скакунчик *Dendryphantes noxiosus*, встречающийся в Боливии. Его укус вызывает воспаление и сильнейшую боль, как от раскалённого железа; смерть наступает через несколько дней.

Очень сильным общим действием обладает яд пауков рода *Latrodectus* (семейство Theridiidae), к которым относится каракурт (*L. tredecimguttatus*), встречающийся в пустынной и на юге степной зоны Евразии (в России — Северный Кавказ, Ростовская область, Калмыкия и Нижнее Поволжье), и несколько других видов, распространённых на территории стран СНГ (бывшего СССР). В Америке обитает не менее ядовитый *L. mactans*, полу-

чивший там название «black widow» («чёрная вдова»). Другие виды встречаются в тропических странах и в Южном полушарии.

Каракурт — паук средней величины (длина тела самки 10–20 мм, самца — 4–7 мм), чёрный с красными точками на брюшке[9]. На брюшке вентрально в передней части есть характерный рисунок в форме песочных часов. Излюбленные места обитания каракурта — полынная целина, пустоши, берега арыков, склоны оврагов и т.п. Самка делает логовище в углублениях почвы, часто в норках грызунов, растягивая у входа ловчие тенета из неправильно переплетённых нитей. Зимуют яйца в коконах, которые по 2–4 подвешиваются в логовище. Молодь выходит в апреле и разносится на паутине ветром. К июню пауки становятся половозрелыми. С наступлением жары самки и самцы мигрируют, разыскивая защищённые места, где устраиваются временные сети для спаривания. После этого самки снова бродят в поисках мест для устройства постоянного логовища, где помещают коконы. Число укусов каракуртом людей и животных повышается как раз в периоды миграций самок (июнь и июль). Каракурт очень плодовит, и периодически (раз в 10–12 или 25 лет) наблюдаются вспышки его массового размножения.

Наиболее ядовиты половозрелые самки. Яд каракурта в 15 раз сильнее яда гремучей змеи. На месте укуса первоначально возникает маленькое красное пятнышко, быстро исчезающее. Через 10–15 минут резкая боль распространяется в область живота, поясницы и груди, немеют ноги. Наступает сильное психическое возбуждение, замедление и аритмия пульса, появление белка в крови и моче. Затем больной становится вялым, но ведёт себя неспокойно, сильные боли лишают его сна. Через 3–5 дней на коже появляется характерная сыпь и состояние улучшается. Выздоровление наступает через 2–3 недели, но слабость обычно остаётся ещё более месяца. В тяжёлых случаях, при отсутствии медицинской помощи, через 1–2 дня после укуса наступает смерть.

Наиболее эффективное средство лечения — противокаракуртовая сыворотка, которую раньше изготовляли в Ташкенте. Её надо вводить внутримышечно. Рекомендуется также внутривенное вливание 2–3-процентного раствора перманганата калия. П.И. Мари-

---

[9] У взрослых самок каракурта красные точки на брюшке темнеют и становятся плохо заметными, сливаясь с общим чёрным фоном.

ковский предложил прижигание укушенного места воспламеняющейся головкой спички, но обязательно не позднее двух минут после укуса. От нагревания ещё не успевший всосаться яд разрушается. Для ограждения спящего на земле человека от заползания каракурта применяют полог, хорошо натянутый и подвёрнутый краями под постель.

От укусов каракурта сильно страдает скот, особенно чувствительны верблюды и лошади, которые обычно погибают. В годы массового размножения этого паука не раз происходил значительный падёж скота, приходилось применять ядохимикаты.

Из других пауков, обитающих в России, лишь немногие способны прокусить кожу человека. Среди них ядовит южнорусский тарантул (*Allohogna singoriensis*), распространённый в лесостепной, степной зоне и южнее. Обычно отмечают местные болезненные явления, сходные с ужалением крупными осами, но теперь установлено, что яд тарантула может оказывать и общее воздействие на организм человека. Болезненны укусы крупного паука *Eresus cinnaberinus* (семейство Eresidae), обитающего в степной зоне, *Cheiracanthium punctorium* (семейство Clubionidae) и некоторых других.

Попытки **изготовления ткани из паутины** делались с давних времён. Исключительная по прочности, лёгкости и красоте ткань из паутины была известна в Китае под названием «ткани восточного моря». Полинезийцы употребляли паутину крупных тенетных пауков в качестве ниток для шитья и плетения рыболовных снастей. В начале XVIII века во Франции из паутины крестовиков были изготовлены перчатки и чулки, представленные в Парижскую Академию наук и вызвавшие всеобщее восхищение. Известно, что нить можно выматывать на катушку прямо из паутинных бородавок крестовика, причём от одного паука получается сразу до 500 м нити. В 1899 г. из паутины крупного мадагаскарского паука *Nephila* пытались получить ткань для покрытия дирижабля и удалось изготовить образец длиной 5 м. Однако попытки акклиматизировать этих пауков во Франции окончились неудачей.

Паутина находит применение в оптике для изготовления визиров (перекрещивающихся нитей) в окулярах различных приборов. В настоящее время композиты с участием паутины используют в военных целях для производства бронежилетов, а также в медицинских целях.

Производство паутинного шёлка ранее сталкивалось с трудностью массового разведения пауков, прежде всего их кормления. Лишь недавно, с развитием генной инженерии, удалось получить паутину искусственным путём, сначала в военных, а потом и в мирных целях. В настоящее время ряд зарубежных фирм производит композитные вещества с присутствием там паутинного шёлка.

Послесловие

Основное чувство энтомолога — восхищение окружающим его многообразием, тогда как зоолог беспозвоночных в первую очередь ищет закономерности. Дело в том, что биологическое разнообразие, которое изучает энтомолог, гораздо шире, чем многообразие объектов зоолога беспозвоночных, а биологическое разнообразие зоолога беспозвоночных глубже. Первая задача энтомолога — описывать и классифицировать, как говорил великий Кювье. Мне как энтомологу, выпускнику кафедры энтомологии МГУ не удалось избежать этого восхищения при написании очерков о пауках. Биология пауков столь удивительна и многообразна, что очень трудно разложить все явления «по полочкам» и ввести жёсткую рубрикацию текста. Хочется привести как можно больше фактов, результатов современных исследований. Тем более что до сих пор многие материалы разбросаны по иностранным публикациям и не были изложены на русском языке. (К сожалению, нежелание студентов и даже некоторых преподавателей учить иностранные языки — распространённое явление.) После некоторых размышлений я решил — для сохранения естественности изложения — оставить лекции такими, какими они были задуманы первоначально, 11 лет тому назад. Главные смысловые части текста разделены лишь пробелами.

Благодарности

Я благодарен своим коллегам Д.В. Логунову (Манчестер, Великобритания), Р. Ягеру (P. Jaeger, Франкфурт, Германия), Ф. Вольрату (F. Vollrath, Оксфорд, Великобритания) за ценные советы и консультации. Ю.М. Марусик (Магадан) и Д.В. Логунов нашли время внимательно прочесть первоначальную рукопись и сделать многочисленные замечания, за которые я особенно признателен.

Литература

Иванов А.В. 1965. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: изд-во ЛГУ. 304 с.

Иванова-Казас О.М. 1979. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие (онихофоры, тихоходки, пентастомиды, пантоподы, трилобиты, хелицеровые и ракообразные). М.: Наука. 224 с.

Мариковский П.И. 1956. Тарантул и каракурт. Фрунзе: изд-во АН КиргССР. 281 с. [карты распространения тарантула и каракурта перепутаны местами]

Марусик Ю.М., Ковблюк Н.М. 2011. Пауки Сибири и Дальнего Востока России. М.: Т-во научн. изданий КМК. 344 с.

Михайлов К.Г. 2011. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 1. Введение. Малые отряды. М.: Т-во научн. изданий КМК. 65 с.

Россиков К.Н. 1904. Ядовитый паук кара-курт (сельскохозяйственная монография) // Труды бюро по энтомологии. СПб. Т.5. Вып.2. С.1–232, цв. табл. I–IV.

Сейфулина Р.Р., Карцев В.М. 2011. Пауки средней полосы России: атлас-определитель с обзором биологии пауков. М.: Фитон+. 608 с.

Тыщенко В.П. 1971. Определитель пауков Европейской части СССР // Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд. Вып. 105. 281 с.

Foelix R. 2011. Biology of spiders. 3rd Edition. Oxford etc.: Oxford University Press. 419 p.

Михайлов Кирилл Глебович
ОБЩАЯ АРАХНОЛОГИЯ. Краткий курс. Часть 2.
Пауки: морфология, анатомия, биология.
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 56 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Верстка: К.Г. Михайлов

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
http://avtor-kmk.ru

Подписано в печать 28.04.2012. Тираж 400 экз.
Формат 60×90/16. Объём 3,5 п.л. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Отпечатано в ООО «Галлея-Принт», Москва, 5-я Кабельная ул., 5б