

УДК 595.44(470.65)

ПАУКИ (ARANEI) ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЦЕЙСКОГО УЩЕЛЬЯ (КАВКАЗ, СЕВЕРНАЯ ОСЕТИЯ-АЛАНИЯ)

© 2023 г. А. Б. Бабенко^а, *, А. В. Пономарев^б, **

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 191071 Россия

^бФедеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

*e-mail: lsdc@mail.ru

**e-mail: ponomarev1952@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 24.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

В рамках комплексных работ по изучению первичных сукцессий членистоногих в перигляциальных ландшафтах Северного Кавказа были обследованы группировки пауков на 10 разновозрастных участках (возрастной диапазон от 1 до 170 лет) в верховьях Цейского ущелья на высотах от 2071 до 2336 м над ур. м. По мере отступления ледника, на месте оголенных приледниковых участков формируются луговые сообщества, которые на участках возрастом 10–14 лет сменяются кустарниковыми, а на 30–35-летних поверхностях – лесными сообществами. Пауки появляются практически сразу после отступления ледника и уже на участке, освободившемся от льда год назад, обнаружены отдельные представители трех семейств. Эта пионерная группировка состоит не только из представителей высокогорной фауны, но и включает виды без ярко выраженного высотного предпочтения. Первичный комплекс недолговечен и уже через 10–15 лет полностью сменяется; особенно резкие перестройки населения пауков отмечены при переходе от луговой к лесной стадии сукцессии. Через 30–35 лет после отступления ледника формируются аранеокомплексы с уровнем разнообразия, вполне сопоставимым с таковым в развитых сообществах горно-лесного пояса. Сравнение состава перигляциальных группировок пауков Кавказа с таковыми в аналогичных условиях гор юга и севера Западной Европы свидетельствует о высокой региональной специфике, причем не только на видовом уровне, но даже на уровне семейств.

Ключевые слова: Кавказ, отступление ледников, первичная сукцессия, пионерные виды

DOI: 10.31857/S0044513423030030, **EDN:** BWGSTH

В настоящее время реальность глобальных климатических изменений уже не вызывает сомнений (см. IPCC Sixth Assessment Report, [https://www/ipcc.ch/assessment-report/ar6](https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6)). Прямым следствием этого процесса считаются таяние и прогрессирующее отступление горных ледников, наблюдаемые практически во всех регионах Земного шара (Oeglelans, 2005; Jomelli et al., 2011; Malcomb, Wiles, 2013), в том числе и на Северном Кавказе (Соломина, 1999; Золотарев, 2009; Соломина и др., 2012; Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.). Потепление может приводить к фрагментации ареалов, вымиранию или смещению вверх по склону зон обитания субнивальных видов животных и растений. У отдельных видов жуков и многоножек был даже установлен уровень этого смещения на 50–350 м за столетие (Moret et al., 2016; Gildado et al., 2021; Panza, Gobbi, 2022).

В результате таяния ледников в горах появляются обширные и практически безжизненные поверх-

ности, открытые для колонизации разными группами организмов. Изучение первичных сукцессий на подобных территориях было начато ботаниками в Норвегии (Elven, Ryvarden, 1975; Elven, 1978, 1980). Имеются аналогичные работы для Австрийских Альп (Raffl, 1999; Moreau et al., 2005; Raffl et al., 2006) и Аляски (Chapin et al., 1994). Позднее эта проблема привлекла внимание и зоологов. Так, Zingerle (1999) изучал пауков и сенокосцев у подножия ледников в Доломитовых Альпах. Известна целая серия работ, которые выполнены в Австрийских Альпах (Kaufmann, 2001, 2002; Kaufmann et al., 2002; Kaufmann, Raffl, 2002) и в которых показаны очень быстрая смена группировок членистоногих на начальных этапах сукцессии и ее более чем существенное замедление на более зрелых поверхностях. Однако явный приоритет в данной области принадлежит скандинавским ученым, и основная масса работ была выполнена на ледниках Исландии, Шпицбергена и Норвегии (Hodkinson et al.,

Таблица 1. Краткое описание пробных площадок

№ пробной площадки	Год обнажения	Характеристика	Координаты	Высота, м над ур. м.
I	2020	Песчано-галечная поверхность без явных признаков растительности	42.7751°N, 43.8602°E	2336
II	2017	Песчано-галечная поверхность с одиночными цветковыми и отдельными пятнами мхов на крупных камнях	42.7753°N, 43.8609°E	2320
III	2014	Вейниковый луг с мелкими кустиками ив на каменистой гряде	42.7759°N, 43.8605°E	2318
IV	2007	Разреженная кустарниковая ассоциация: ивово-березовая поросль и отдельные молодые сосны	42.7766°N, 43.8613°E	2295
V	1987	Молодой смешанный лес с богатым разнотравьем	42.7782°N, 43.8632°E	2249
VI	1950–1960	Высокотравный березняк	42.7788°N, 43.8646°E	2244
VII	1946	Частый разнотравный березняк	42.7798°N, 43.8665°E	2233
VIII	1921–1925	Разреженный сосняк с березой и рододендром	42.7815°N, 43.8685°E	2205
IX	1911–1913	Смешанный лес с сосной, березой и ивой	42.7830°N, 43.8701°E	2193
X	Середина XIX века	Зрелый сосняк с покровом из черники, земляники и рододендрона	42.7846°N, 43.8782°E	2071
XI	?	Крупнотравный кленовый лес	42.4712°N, 43.5321°E	1984

2004; Skubala, Gulvik, 2005; Seniczak et al., 2006; Vater, 2006; Bråten, Flø, 2009; Hågvar et al., 2009; Alfredsen, 2010; Hågvar, 2010, 2012; Bråten et al., 2012; Ingimarsdottir et al., 2012, 2013), где восстановительные процессы в условиях низких летних температур, скорее всего, замедлены, а видовое разнообразие относительно невелико (Hågvar et al., 2020).

Аналогичные отечественные работы были начаты только в 2021 г. сотрудниками лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН в рамках выполнения гранта РНФ 22-24-00162 “По пятнам отступающих ледников Кавказа: первичные сукцессии сообществ членистоногих”. В ходе этих работ на территории Цейского ущелья (Северный Кавказ), помимо проведения основных сборов почвенных микроартропод, был получен ограниченный материал по другим группам беспозвоночных (Golovatch, Antipova, 2022; Makarchenko et al., 2022, 2022a), в том числе по паукам, анализу которого и посвящена настоящая работа. Ее основная цель – выявить специфику пионерных группировок пауков на молодых поверхностях, открывшихся после отступления Цейского ледника, и оценить масштаб и характер изменений комплексов на участках разного возраста в диапазоне от 1 до 150 лет.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Настоящее сообщение основано на сборах пауков, проведенных в верхней части Цейского ущелья в июле 2021 г. в рамках комплексной работы по

изучению пионерных сообществ беспозвоночных перигляциальной зоны. При выборе конкретных участков для этих работ мы ориентировались на карту, на которой отображены стадии отступления Цейского ледника, начиная с середины XIX века (рис. 1). Данная карта была составлена И.С. Бушуевой (Институт географии РАН) на базе многолетних исследований ледников Северного Кавказа (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.) и современных спутниковых снимков. Согласно этим данным, с середины XIX века Цейский ледник отступил приблизительно на 1.8 км. На этой территории возрастом от 0 до примерно 170 лет были выбраны 10 пробных участков, охватывающих основные стадии первичной сукцессии растительного покрова: от практически голого грунта у самого подножья ледника через луговую и кустарниковую стадии до смешанного, а затем зрелого соснового (*Pinus sylvestris* ssp. *hamata*) леса (табл. 1, рис. 2–4). Участки располагались в диапазоне высот от 2071 до 2336 м над ур. м.). Дополнительно был обследован кленовый лес (*Acer trautvetteri*), расположенный еще ниже по склону (1984 м над ур. м.) вне датированных участков.

Сборы поверхностно-активных беспозвоночных, включая пауков, проводили с 18 по 29 июля по стандартной методике с помощью почвенных ловушек (пластиковые стаканы объемом 200 мл и диаметром 6.5 см). На каждом из выбранных участков было установлено по 15 ловушек без фиксатора, которые проверялись через день. Общий объем

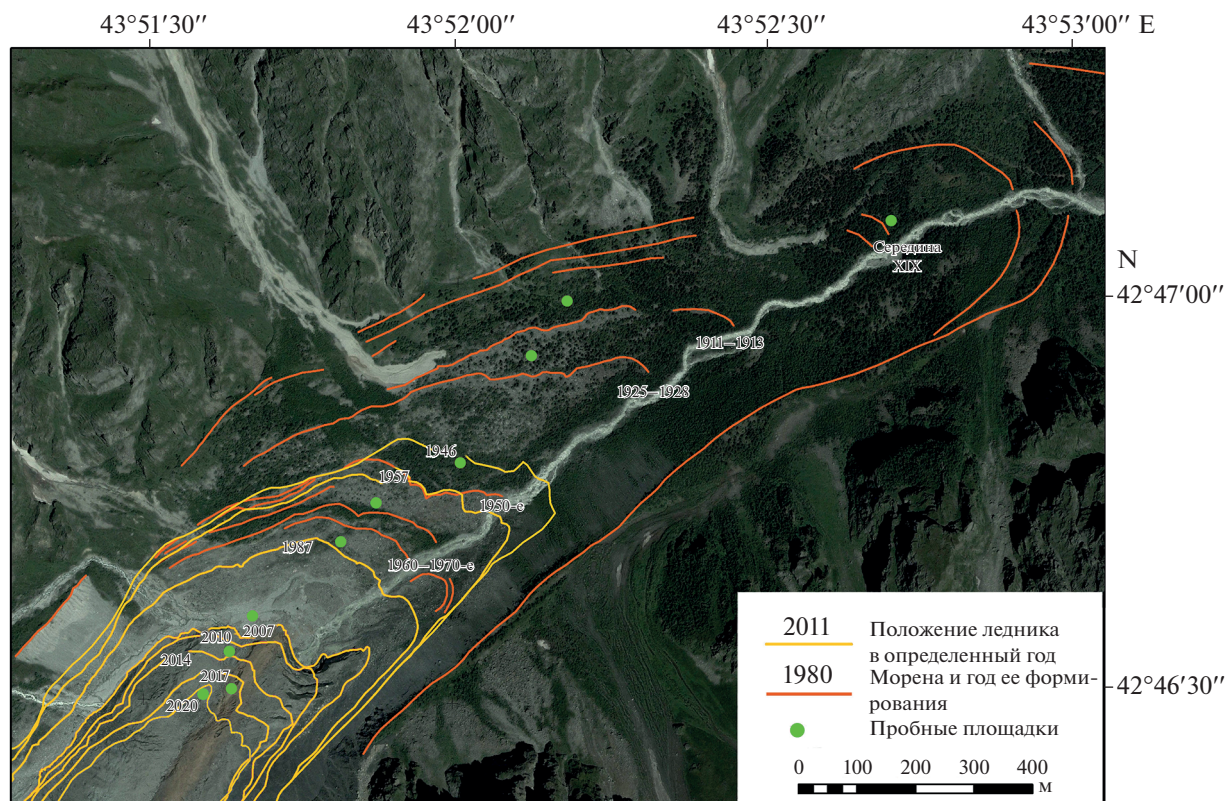


Рис. 1. Карта верховий Цейского ущелья (Северный Кавказ) с указанием на положение края ледника в разные годы (по данным дендрохронологии, аэрофотосъемки и спутниковых снимков; авт. И.С. Бушуева).

сборов составил 1470 ловушко/сут, поскольку часть ловушек на наиболее молодых участках в силу естественных (обрушение льда, затопление) или антропогенных причин (туристы и их собаки) временами не работала. Кроме того, пауков ловили вручную, а на участках со сформировавшейся подстилкой использовали сифтование (по 10–30 л подстилки на участок). Всего на пробных площадках за две недели работ разными методами было отловлено 389 пауков, в том числе 126 ювенильных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего на пробных площадках в верховьях Цейдона было обнаружено 47 видов пауков из 36 родов 11 семейств (табл. 2). Три из них, *Pardosa tatarica* (Lycosidae), *Psammitis ninnii* и *Hyesticus* aff. *desidiusus* (Thomisidae), были собраны вручную вне датированных участков и в дальнейших сравнениях не рассматриваются. Подавляющее большинство видов принадлежит к семейству Linyphiidae (25 видов), наиболее разнообразно представлены роды *Tenuiphantes* (4 вида) и *Pardosa* (3 вида). Восемь видов удалось определить только до рода, а два вида — только до семейства (подсемейства) из-за недостатка материала или ювенильного статуса особей. В

частности, род *Tegenaria* Latreille 1804 (Agelenidae) изучен в целом на Кавказе очень плохо (Пономарёв, Шматко, 2022), и определить видовую принадлежность единственной самки, имеющейся в нашем материале, оказалось невозможно. Исключительно самками и/или ювенильными особями представлены также не определенные виды родов *Drassodes* Westring 1851 (Gnaphosidae), *Neriene* Blackwall 1833, *Macrargus* Dahl 1886 и *Tenuiphantes* Saaristo et Tanasevitch 1996 (Linyphiidae), *Attulus* Simon 1889, *Heliophanus* C.L. Koch 1833 и *Pseudeuophrys* Dahl 1912 (Salticidae), а также *Robertus* O. Pickard-Cambridge 1879 (Theridiidae). При этом, например, самка рода *Attulus* из наших сборов явно отличается от всех известных видов рода и, вероятно, представляет собой новый для науки вид.

Пауки появляются на обследованном профиле практически сразу после отступления ледника. На участках, освободившихся только год назад (2020), были зарегистрированы представители сразу трех семейств — Araneidae, Tetragnathidae и Lycosidae (табл. 3), весьма различающихся образом жизни. Первые Linyphiidae были зарегистрированы лишь на 4-летнем участке (№ II, 2017 г.), физиономически не сильно отличающемся от самого молодого, но уже с отдельными цветковыми растениями.

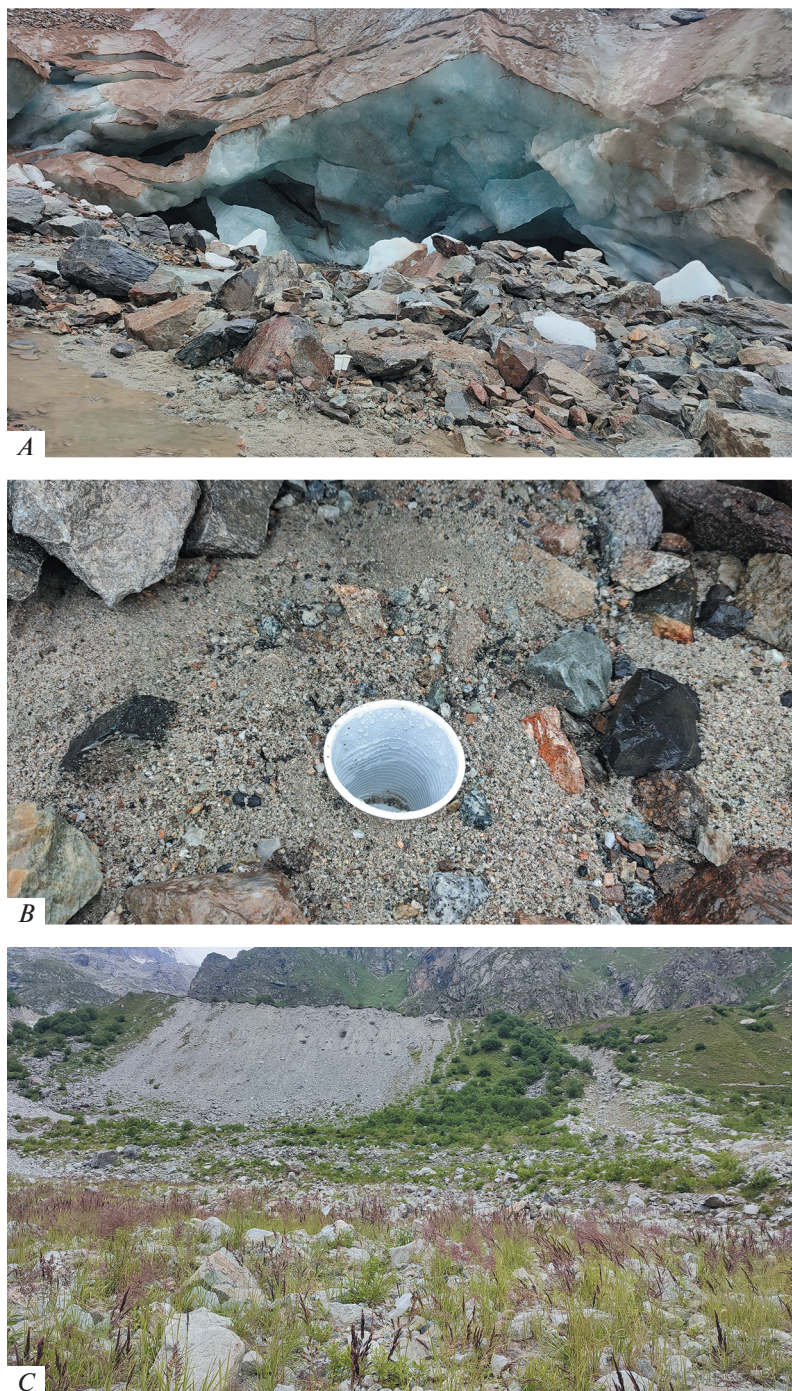


Рис. 2. Пробные площади (Цейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* и *B* – участок I (голый грунт у края ледника), *C* – участок III (луговая стадия).

Из пионерных видов только *Pardosa* sp. aff. *ibex* является представителем характерной высокогорной фауны (Баканов, Пономарев, 2016, 2020), остальные пять видов (*Araneus diadematus*, *Metellina segmentata*, *Erigone dentipalpis*, *Oedothorax meridionalis* и *Araeoncus caucasicus*), зарегистрированные на начальных стадиях постгляциальной сукцессии (до 4 лет), рас-

пространены на Кавказе достаточно широко, населяя разнообразные биотопы в разных высотных поясах.

В обследованных биотопах, возраст которых варьирует от 1 до примерно 170 лет, регистрируется от 3 до 12 видов, как правило, относящихся к разным родам. Высокого разнообразия (11 видов на

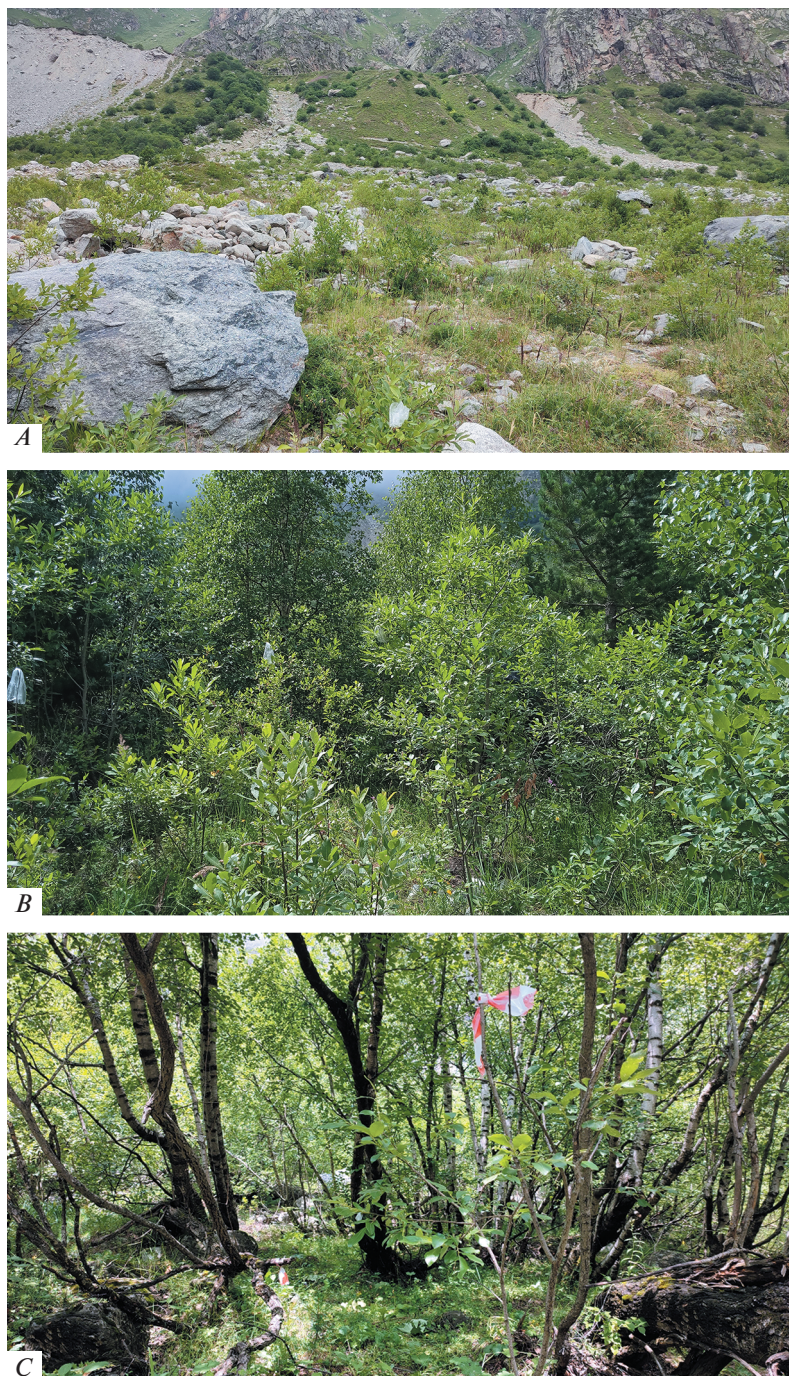


Рис. 3. Пробные площади (Цейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* – участок IV (молодая кустарниковая ассоциация), *B* – участок V (молодой смешанный лес), *C* – участок VII (разнотравный березняк).

биотоп) фауна достигает уже на 35-летнем участке (№ V, свободен ото льда с 1987), занятом молодым смешанным лесом с богатым разнотравьем, и сохраняется примерно на этом уровне в пределах всех более зрелых участков горно-лесного пояса. Наибольшая общая уловистость (= число пауков, отловленных ловушками), в основном за счет высокой активности такого кавказского вида как

Pardosa caucasica, была характерна для участков 60–70-летнего возраста, занятых березняками. В поясе более старых сосновых лесов с развитым моховым покровом уловистость резко снижалась (табл. 3).

Состав группировок пауков существенно меняется со временем. При сравнении списков видов на обследованном профиле четко выделяются



Рис. 4. Пробные площади (Шейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* – участок IX (зрелый смешанный лес с сосной, березой и ивой), *B* – участок X (зрелый сосняк), *C* – участок XI (крупнотравный кленовый лес).

два кластера (рис. 5A), уровень сходства между которыми минимален. Первый (пионерный) объединяет группировки трех наиболее молодых сообществ (участки I, II и III), освободившихся ото льда соответственно один, четыре и семь лет назад. Растительность на самом старом из них достигает луговой стадии (вейниковый луг с мелкими кусти-

ками ив). Во втором кластере объединяются все лесные участки (V–XI) разного возраста и состава. Промежуточное положение занимает участок IV возрастом 14 лет, представляющий собой разнотравно-кустарниковую ассоциацию с молодыми ивами, березами и соснами. Однако фаунистическое сходство группировки пауков этого участка

Таблица 2. Список пауков, собранных разными методами в верховьях Цейского ущелья, Северный Кавказ (июль 2021)

Семейство, вид	Ловушки	Сифтер	Вручную
Agelenidae			
<i>Pireneitega spasskyi</i> (Charitonov 1946)	7 m, 2 f		1 m, 1 f
<i>Tegenaria</i> sp.	1 f		
Araneidae			
<i>Araneus diadematus</i> Clerck 1758	1 f		1 f
<i>Gibbaranea omoeda</i> (Thorell 1870)	1 m		
Clubionidae			
<i>Clubiona frisia</i> Wunderlich et Schuett 1995	1 m	1 f, 9 j	
Gnaphosidae			
<i>Drassodes</i> sp.	1 j		
<i>Micaria pulicaria</i> (Sundevall 1831)	1 m, 9 f		
<i>Zelotes subterraneus</i> (C.L. Koch 1833)	5 m, 4 f, 5 j		
Linyphiidae			
<i>Agyneta conigera</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	1 f	1 f	
<i>A. rurestris</i> (C.L. Koch 1836)	1 m		
<i>A. subtilis</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	12 f	5 f	
<i>Araeoncus caucasicus</i> Tanasevitch 1987	1 m, 1 f		1 m
<i>Bolyphantes alticeps</i> (Sundevall 1832)		1 f	
<i>Centromerus sylvaticus</i> (Blackwall 1841)	1 f	1 f	
<i>Diplocephalus latifrons</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	2 m, 7 f	9 f	
<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider 1834)	1 m, 1 f		
Erigoninae gen. sp.	1 m, 1 f		
<i>Gongylidiellum latebricola</i> (O. Pickard-Cambridge 1871)	1 m	3 m, 1 f	
<i>Macrargus</i> sp.		3 f, 1 j	
<i>Microneta viaria</i> (Blackwall 1841)		1 f	
<i>Nerienne</i> sp.	1 j		
<i>Oedothorax meridionalis</i> Tanasevitch 1987	7 f		1 m, 1 f
<i>Oreoneta</i> sp. aff. <i>tatrica</i> (Kulczyński 1915)		1 f	
<i>Peponocranium orbiculatum</i> (O. Pickard-Cambridge 1882)	1 m, 1 f		
<i>Pocadicnemis pumila</i> (Blackwall 1841)		1 f	
<i>Porrhomma campbelli</i> F.O. Pickard-Cambridge 1894		1 f	
<i>P. convexum</i> (Westring 1851)	1 f		
<i>Russocampus polchaninovae</i> Tanasevitch 2004	1 f		
<i>Tenuiphantes contortus</i> (Tanasevitch 1986)	1 m, 1 f	1 m, 2 f	
<i>T. flavipes</i> (Blackwall 1854)	2 m		
<i>T. perseus</i> (Helsdingen 1977)	1 m, 3 f	1 m	
<i>Tenuiphantes</i> sp.	1 f	1 f	1 j
<i>Walckenaeria corniculans</i> (O. Pickard-Cambridge 1875)		1 f	
Lycosidae			
<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck 1758)	26 f, 2 j		
<i>Pardosa caucasica</i> Ovtsharenko 1979	14 m, 96 f, 13 j	1 f, 16 j	
<i>Pardosa</i> sp. aff. <i>ibex</i> Buchar et Thaler 1998	2 f, 4 j		4 j
<i>P. tatarica</i> (Thorell 1875)			1 m, 1 f, 1 j
Phrurolithidae			
<i>Phrurolithus festivus</i> (C.L. Koch 1835)	6 f		

Таблица 2. Окончание

Семейство, вид	Ловушки	Сифтер	Вручную
Salticidae			
<i>Attulus</i> sp.	1 f		
<i>Heliophanus</i> sp.		3 j	
<i>Pseudeuophrys</i> sp.		3 j	
Tetragnathidae			
<i>Metellina segmentata</i> (Clerck 1758)	1 f, 1 j	2 j	
Theridiidae			
<i>Robertus</i> sp.		1 j	
Theridiidae gen. sp.	1 j		
Thomisidae			
<i>Psammitis ninnii</i> (Thorell 1872)			1 f
<i>Xysticus</i> sp. aff. <i>desidiosus</i> Simon 1875			1 f
<i>X. cor</i> Canestrini 1873	2 f	2 j	
Всего видов*	34 (17)	22 (10)	9 (3)

* В скобках указано число видов, собранных исключительно данным методом; f – самки, m – самцы, j – ювенильные особи.

с таковыми на первых этапах сукцессии почти не прослеживается и по составу это уже вполне лесное сообщество (табл. 3).

При анализе структуры группировок на обследованном хронологическом ряду с учетом числа отловленных особей каждого вида (рис. 5B), помимо пионерного и лесного кластеров, обособляется также участок XI (крупнотравный кленовый лес), расположенный ниже датированного про-

филя и по составу растительности сильно отличающийся от вышележащих лесных участков (сосняков и березняков). Фаунистически этот биотоп не был обособлен столь сильно (рис. 5A).

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом арахнофауна Северной и Южной Осетий изучена совсем неплохо (Пономарев, Кома-

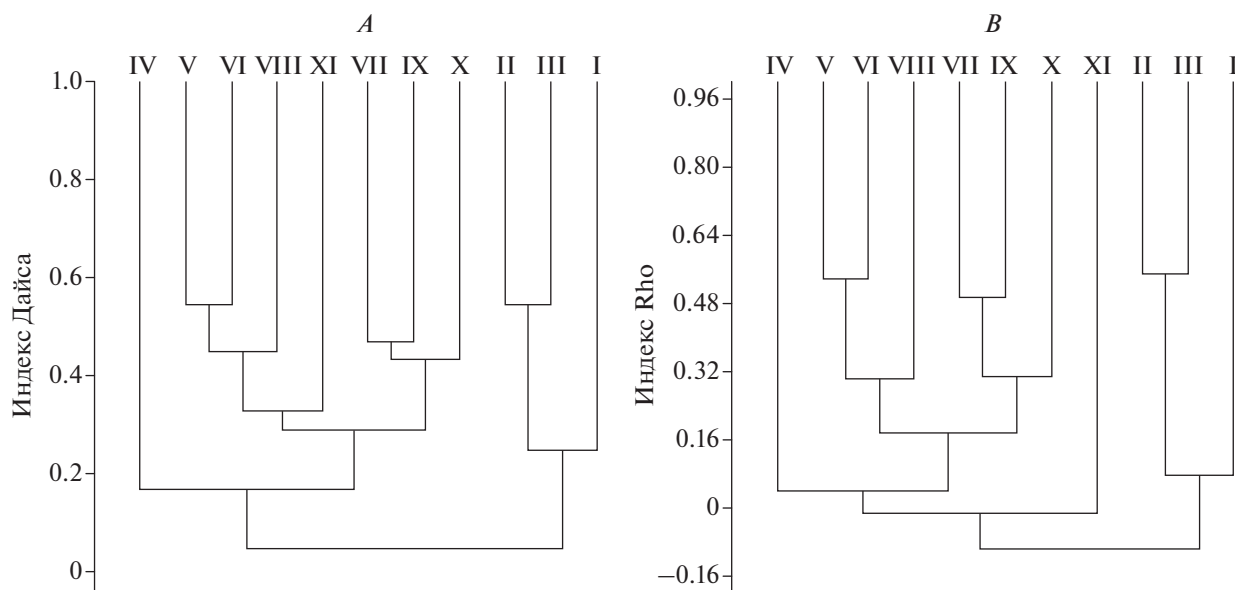


Рис. 5. Кластерный анализ фаунистического (A) и ценологического (B) сходства группировок пауков обследованных участков (Цейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021). Обозначение пробных площадей см. табл. 1. Программа PAST, индексы сходства Dice и Rho.

Таблица 3. Состав группировок пауков на разных этапах постгляциальной сукцессии (Цейское ущелье, Северный Кавказ, июль 2021)

Таксон, показатель	№ пробной площадки (год обследования)										
	I (2020)	II (2017)	III (2014)	IV (2007)	V (1987)	VI (1950–1960)	VII (1946)	VIII (1921–1925)	IX (1911–1913)	X (~1850)	XI (?)
<i>Aranus diadematus</i>	1 f	1 f					1 j		1 j		1 j
<i>Metellina segmentata</i>	1 f										
<i>Pardosa</i> sp. aff. <i>ibex</i>	1 f, 3 j	1 f, 4 j	1 j				1 j				
<i>Erigone dentipalpis</i>		1 f	1 m								
<i>Oedothorax meridionalis</i>		1 m, 2 f	5 f								1 f
<i>Araeoncus caucasicus</i>		2 m	1 f								
<i>Attulus</i> sp.			1 f								
<i>Clubiona frisia</i>			1 j		1 f, 1 m, 4 j	1 j	3 j				
<i>Zelotes subterraneus</i>			1 m, 1 f	2 m, 2 f, 4 j		1 m	2 m	2 m, 1 f, 1 j	1 m, 1 f	3 m	
<i>Pireneitega spasskyi</i>				1 f							
<i>Drassodes</i> sp.				1 j							
<i>Agyneta rurestris</i>				1 m							
<i>Micaria pulicaria</i>				2 f	2 f, 2 j	3 f	1 f	1 m, 1 f			
<i>Tenuiphantes flavipes</i>				2 m							
Erigoninae gen. sp.				1 m							
<i>Diplocephalus latifrons</i>						1 f		1 f			2 f
<i>Oreoneta</i> sp. aff. <i>tatrica</i>						2 m, 10 f					
<i>Pocadicnemis pumila</i>					1 f						
<i>Porrhonna campbelli</i>					1 f						
<i>Heliophanus</i> sp.					1 j			2 j			
<i>Gongylidiellum latebricola</i>					1 m	3 m		1 f			
<i>Peponocranium orbiculatum</i>					1 m, 1 f						
<i>Pardosa caucasica</i>					2 m, 2 f, 5 j	5 m, 47 f, 10 j	4 m, 38 f, 7 j	2 f, 2 j	2 m, 7 f, 1 j	1 m, 1 f, 3 j	1 j
<i>Agyneta subtilis</i>					5 f	12 f					
<i>Microneta viaria</i>						1 f					

Таблица 3. Продолжение

Таксон, показатель	№ пробной площадки (год обозначения)											
	I (2020)	II (2017)	III (2014)	IV (2007)	V (1987)	VI (1950–1960)	VII (1946)	VIII (1921–1925)	IX (1911–1913)	X (~1850)	XI (?)	
<i>Porrihotta convexum</i>						1 f						2 m, 2 f
<i>Tenuiphantes perseus</i>						1 f						
<i>Alopecosa pulverulenta</i>						1 f	16 f, 2 j	9 f	1 f			
<i>Agyneta conigera</i>							1 f					1 f
<i>Walckenaeria corniculans</i>							1 f					
<i>Xysticus cor</i>							2 f					2 j
<i>Macrargus</i> sp.							3 f, 1 j					
<i>Pseudeuophrys</i> sp.								1 j				2 j
<i>Phrurolithus festivus</i>								6 f				
<i>Tegenaria</i> sp.									1 f			
<i>Tenuiphantes</i> sp.									1 j			1 f
<i>Robertus</i> sp.												
<i>Gibbaranea omoeda</i>												1 m
<i>Tenuiphantes contortus</i>												1 m, 1 f
<i>Bolyphantes alticeps</i>												1 f
<i>Russocampus polchaniinove</i>												1 f
<i>Neriene</i> sp.												1 f
<i>Centromerus sybaticus</i>												1 j
Theridiidae gen. sp.												2 f
Araneidae												1 j
Gnaphosidae						1 j						
Linyphiidae		1 j		1 j	7 j							4 j
Lycosidae		4 j		1 j					2 j			
Число экземпляров (все сборы)	6	17	12	18	39	115	82	30	19	28	23	
Число видов	3	5	7	7	11	11	10	8	7	10	12	

ров, 2013, 2015; Триликаускас, Комаров, 2014; Пономарев, Шматко, 2019, 2020; Баканов, Пономарев, 2016, 2020; Пономарев и др., 2021), и всего в этом районе Большого Кавказа отмечено более 540 видов. Тем не менее, наши небольшие материалы (47 видов, меньше 400 особей) добавили к этому списку еще 5 видов: *Agyneta subtilis*, *Erigone dentipalpis*, *Psammithis ninnii*, *Xysticus cor* и *Xysticus* sp. aff. *desidiosus*, которые ранее не отмечались ни в Северной, ни в Южной Осетии. Несмотря на весьма обширные ареалы, свойственные многим видам пауков Палеарктики, три из обнаруженных нами видов, а именно *Tenuiphantes contortus* (Linyphiidae), *Pardosa caucasica* и *Pardosa* sp. aff. *ibex*¹ (Lycosidae) на настоящий момент считаются эндемиками Кавказа, что составляет около 6.4% от общего списка зарегистрированных нами видов. Учитывая весьма небольшой объем собранных нами материалов, судить о значимости этой величины явно преждевременно.

Пауки (за исключением представителей отдельных семейств) по праву считаются очень мобильной группой организмов и практически мгновенное их появление в верховьях Цейского ущелья на территориях, освобождающихся от ледникового покрова, не вызывает особого удивления. Их постоянное присутствие в составе пионерных перигляциальных комплексов, появляющихся еще до формирования заметного растительного покрова, хорошо документировано как для самых северных (Vater, 2006; Bråten et al., 2012; Ingimarsdóttir et al., 2012; Franzén, Dieker, 2014; Sint et al., 2019; Hågvar et al., 2020), так и для южных горных районов (Janetschek, 1949; Kaufmann, 2001; Gobbi et al., 2006, 2006a, 2017; Tampucci et al., 2015; Vernasconi et al., 2019; Hågvar et al., 2020). Явление “перевернутой трофической пирамиды”, характерное для первых этапов постгляциальных сукцессий (появление хищников раньше продуцентов и фитофагов) (Hodkinson et al., 2001), получило название “predator first paradox” и весьма активно обсуждалось на протяжении последнего десятилетия (Sint et al., 2019; Hågvar et al., 2020). Пауки, как группа, действительно обладают всеми необходимыми предпосылками для преодоления экологических фильтров при освоении новых территорий (Hodkinson et al., 2001; Hågvar et al., 2020): высокой способностью к расселению, толерантностью к условиям среды, значительным репродуктивным потенциалом и слабой пищевой специализацией. Основной вопрос, который возникает при обсуждении этого парадокса, это природа пище-

вых ресурсов, которые используются хищниками на этих территориях – являются ли они локальными, т.е. формируются *in situ*, или пассивно переносятся с окружающих территорий (Hågvar et al., 2020). Судя по нашим данным, пионерные комплексы самых начальных этапов перигляциальных сукцессий, по крайней мере, на Кавказе весьма разнообразны и включают, помимо пауков, целый ряд почвенных микроартропод (коллембол и клещей), трипсов, щитовок, тлей, личинок двукрылых и жуков, которыми вполне могут питаться пауки.

Согласно имеющимся опубликованным данным, в состав перигляциальных комплексов пауков Северной Европы чаще всего входят виды двух семейств – Lycosidae и Linyphiidae (Hodkinson et al., 2004; Vater, 2006; Ingimarsdóttir et al., 2012), реже и для более зрелых участков упоминаются представители семейства Gnaphosidae (Franzén, Dieker, 2014). Аналогичные группировки в Альпах на территории Австрии и Италии немного богаче и, помимо трех указанных выше семейств, включают отдельные виды Theridiidae, Agelenidae и Thomisidae (Kaufmann, 2001; Gobbi et al., 2006, 2006a; Hågvar et al., 2020). При этом как в северных, так и в южных горах на наиболее молодых участках по численности обычно доминируют представители линифид и пауков-волков, что характерно и для высокоширотных арахнофаун (Еськов, 1985; Есюнин, 1999; Марусик, 2007; Марусик, Еськов, 2009; Marusik et al., 2016; Нехаева, 2018 и др.).

По сравнению с данными по высокогорьям Альп пионерные группировки пауков сравнительно возраста в Цейском ущелье заметно разнообразнее как по числу видов, так и по набору семейств. Так, уже на поверхностях моложе семи лет здесь были отмечены представители семи семейств – Araneidae, Clubionidae, Tetragnathidae и Salticidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, из которых только три последних характерны для аналогичных группировок Альп и Северной Европы. Совсем немного и пересечений нашего видового списка с таковыми других исследователей, изучавших постгляциальные сукцессии. Так, только два вида (из 44), обнаруженных нами в обследованных перигляциальных ландшафтах Кавказа (*Agyneta rurestris* и *Erigone dentipalpis*), отмечались в аналогичных группировках Итальянских Альп (Gobbi et al., 2006, 2017; Tampucci et al., 2015; Vernasconi et al., 2019), и только один (*Zelotes subterraneus*) – в северной Европе (Vater, 2006). Таким образом, можно утверждать, что перигляциальные комплексы пауков на территории Европы и Кавказа характеризуются весьма высокой региональной спецификой.

Несмотря на достаточно высотное расположение наиболее молодых участков, изученных нами

¹ По строению эпигины самки из нашей коллекции очень схожи с *P. ibex*, который был изначально описан из Дагестана (Buchar, Thaler, 1998), однако имеются некоторые различия, которые не позволяют с полной уверенностью диагностировать этот вид как *P. ibex*.

на Кавказе (выше 2300 м над ур. м.), на первых этапах сукцессии в составе пионерных группировок были зарегистрированы не только такие специфические высокогорные виды как *Pardosa* sp. aff. *ibex*, но и виды, встречающиеся в широком высотном диапазоне, что подтверждает высокий потенциал группы к освоению территорий, недавно освобождающихся ото льда. При этом пионерный комплекс пауков оказался не слишком долговечным — на 14-летнем участке (кустарниковая стадия) он сменился практически полностью, и уже через 30–35 лет после отступления ледника (молодой смешанный лес) аранеокомплексы достигли уровня разнообразия, вполне сопоставимого с таковыми в развитых сообществах горно-лесного пояса (табл. 3). При этом как состав, так и структура разновозрастных лесных группировок пауков существенно варьировали. Особенно заметно своеобразие структуры доминирования в населении участка XI (крупнотравный кленовый лес). Это обстоятельство, а также “нарушенный” порядок кластеризации лесных группировок пауков (рис. 5), вероятно, указывают на то, что существенную роль в формировании населения пауков играют особенности растительного покрова конкретных участков, а не только их возраст.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.С. Бушуевой (Институт географии РАН, Москва), создавшей подробную карту верховий р. Цейдон, на которой показаны перигляциальные зоны Цейского ледника разного возраста, а также руководству Северо-Осетинского государственного заповедника, О.И. Дзалаеву и К.П. Попову, и его егерям за неоценимую помощь в организации полевых работ. Мы также высоко ценим помощь наших коллег, М.Д. Антиповой, Н.А. Воронцовой, О.Л. Макаровой и Д.М. Палатова, в сборе полевых материалов.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-24-00162.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов М.Ю., Пономарев А.В., 2016. Высотно-поясное распределение околотовных пауков рода *Pardosa* (Aranei: Lycosidae) на территории республики Северная Осетия-Алания // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Материалы VI Всерос. симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым, посвященного памяти Л.А. Жильцовой. Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет им. К.Л. Хетагурова. С. 13–18.
- Баканов М.Ю., Пономарев А.В., 2020. Высотно-поясное распределение околотовных пауков-волков (Aranei: Lycosidae) на территории республики Северная Осетия-Алания // Наука юга России. Т. 16. № 3. С. 69–75. <https://doi.org/10.7868/S25000640200308>
- Бушуева И.С., 2013. Колебания ледников на Центральном и Западном Кавказе по картографическим, историческим и биоиндикационным данным за последние 200 лет. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Москва: Институт географии РАН. 24 с.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., 2012. Колебания ледника Кашкаташ за последние четыре столетия по картографическим, дендрохронологическим и лихенометрическим данным // Лед и снег. № 2 (118). С. 121–130.
- Еськов К.Ю., 1985. Пауки тундровой зоны СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 139. С. 121–128.
- Есюнин С.Л., 1999. Структура и разнообразие населения пауков зональных и горных тундр Урала // Зоологический журнал. Т. 78. № 6. С. 654–671.
- Золотарев Е.А., 2009. Эволюция оледенения Эльбруса. Москва: Научный мир. 238 с.
- Марусик Ю.М., 2007. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 43 с.
- Марусик Ю.М., Еськов К.Ю., 2009. Пауки тундровой зоны России // Бабенко А.Б., Матвеева Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. (ред.). Виды и сообщества в экстремальных условиях. Москва–София: Товарищество научных изданий КМК и PenSoft Pbl. С. 92–123.
- Нехаева А.А., 2018. Фауна и сезонная активность пауков (Arachnida, Aranei) Кольского полуострова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 23 с.
- Пономарев А.В., Комаров Ю.Е., 2013. Предварительное обобщение материалов по фауне пауков (Aranei) Республики Северная Осетия-Алания // Труды Северо-Осетинского государственного заповедника. № 2. С. 76–111.
- Пономарев А.В., Комаров Ю.Е., 2015. Пауки (Aranei) Республики Южная Осетия // Юг России: экология, развитие. Т. 10. № 11. С. 116–147.
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2019. Обзор пауков рода *Zelotes* Gistel, 1848 группы *subterraneus* (Aranei: Gnaphosidae) Кавказа и Предкавказья // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 15. № 1. С. 3–22.
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2020. Обзор пауков родов *Trachyzelotes* Lohmander, 1944 и *Marinarozelotes* Ponomarev, gen. n. (Aranei: Gnaphosidae) юго-востока Русской равнины и Кавказа // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 16. № 1. С. 125–139. <https://doi.org/10.23885/181433262020161-125139>
- Пономарев А.В., Алексеев С.К., Комаров Ю.Е., Шматко В.Ю., 2021. Пауки (Aranei) долины Терека в Моздокском районе Республики Северная Осетия–Алания, Россия // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 17. № 2. С. 351–374. <https://doi.org/10.23885/181433262021172-351374>
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2022. Обзор пауков рода *Teegenaria* Latreille, 1804 (Aranei: Agelenidae) российского Кавказа и Предкавказья. I. Виды, близкие к *Teegenaria abchasica* Charitonov, 1941 // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 18. № 2. С. 211–221. <https://doi.org/10.23885/181433262022182-211221>

- Соломина О.Н., 1999. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. Москва: Научный мир. 263 с.
- Соломина О.Н., Бушуева И.С., Кудерина Т.М., Мацковский В.В., Кудиков А.В., 2012. К голоценовой истории ледника Уллукам // Лед и снег. № 1 (117). С. 85–94.
- Триликаускас Л.А., Комаров Ю.Е., 2014. К фауне пауков (Arachnida: Aranei) Северной и Южной Осетии // Человек и природа – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 25-летию создания Шорского национального парка. Горно-Алтайск. С. 149–162.
- Alfredsen A.N., 2010. Primary succession, habitat preferences and species assemblages of carabid beetles in front of the retreating glacier Midtdalsbreen, Finse, southern Norway. Master thesis, University of Bergen. 83 p.
- Bernasconi M.G., Borgatti M.S., Tognetti M., Valle B., Caccianiga M., Casarotto C., Ballarin F., Gobbi M., 2019. Checklist Ragionata Della Flora e Degli Artropodi (Coleoptera: Carabidae e Arachnida: Araneae) dei Ghiacciai Centrale e Occidentale del Sorapiss (Dolomiti d'Ampezzo) // Frammenti Conoscere e Tutelare la Natura Bellunese. № 9. P. 49–65.
- Bråten A.T., Flø D., 2009. Primary succession of arthropods (Coleoptera and Araneae) on a newly exposed glacier foreland at Finse, southern Norway. Master thesis, Norwegian University of Life Sciences. 85 p.
- Bråten A.T., Flø D., Hågvar S., Hanssen O., Mong C.E., Aakra K., 2012. Primary succession of surface active beetles and spiders in an alpine glacier foreland, central south Norway // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 44. № 1. P. 2–15. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-44.1.2>
- Buchar J., Thaler K., 1998. Lycosidae from the high alpine zone of the Caucasus range, with comparative remarks on the fauna of the Alps (Arachnida: Araneae) // Linzer Biologische Beiträge. Vol. 30. № 2. P. 705–717.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L., Sharman L.C., 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // Ecological Monographs. Vol. 64. № 2. P. 149–175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Elven R., 1978. Association analysis of moraine vegetation at the glacier Hardangerjøkulen, Finse, South Norway // Norwegian Journal of Botany. Vol. 25. № 3. P. 171–191.
- Elven R., 1980. The Omnsbreen glacier nunataks – A case study of plant immigration // Norwegian Journal of Botany. Vol. 27. № 1. P. 1–16.
- Elven R., Ryvarden L., 1975. Dispersal and primary establishment of vegetation // Wielgolaski F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems. Ecological Studies. Vol. 16. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 81–85. https://doi.org/10.1007/978-3-642-80937-8_8
- Franzén M., Dieker P., 2014. The influence of terrain age and altitude on the arthropod communities found on recently deglaciated terrain // Current Zoology. Vol. 60. № 2. P. 203–220. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.2.203>
- Gildado J.D., Rusterholz H., Baur B., 2021. Millipedes step up: species extend their upper elevational limit in the Alps in response to climate warming // Insect Conservation and Diversity. Vol. 15. № 1. P. 61–72. <https://doi.org/10.1111/icad.12535>
- Gobbi M., De Bernardi F., Pelfini M., Rossaro B., Brandmayr P., 2006. Epigeal arthropod succession along a 154-year glacier foreland chronosequence in the Forni Valley (Central Italian Alps) // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 38. № 3. P. 357–362. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[357:EAS-AAY\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[357:EAS-AAY]2.0.CO;2)
- Gobbi M., Fontaneto D., De Bernardi F., 2006a. Influence of climate changes on animal communities in space and time: The case of spider assemblages along an alpine glacier foreland // Global Change Biology. Vol. 12. № 10. P. 1985–1992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01236.x>
- Gobbi M., Ballarin F., Brambilla M., Compostella C., Isaia M., Losapio G., Maffioletti C., Seppi R., Tampucci D., Caccianiga M., 2017. Life in harsh environments: Carabid and spider trait types and functional diversity on a debris-covered glacier and along its foreland // Ecological Entomology. Vol. 42. P. 838–848. <https://doi.org/10.1111/een.12456>
- Golovatch S.I., Antipova M.D., 2022. The millipedes (Diplopoda) of the Republic of North Ossetia–Alania, northern Caucasus, Russia, with special reference to the fauna of the North Ossetian Nature Reserve // Arthropoda Selecta. Vol. 31. № 2. P. 133–142. <https://doi.org/10.15298/arthsel.31.2.01>
- Hågvar S., 2010. Primary succession of springtails (Collembola) in a Norwegian glacier foreland // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 42. № 4. P. 422–429. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.4.422>
- Hågvar S., 2012. Primary succession in glacier forelands: How small animals conquer new land around melting glaciers // Young S.S., Silvern S.E. (Eds). International Perspectives on Global Environmental Change. London: Intech Open Access Publisher. P. 151–172. Available from www.intechopen.com (accessed on 15 October 2022). <https://doi.org/10.5772/26536>
- Hågvar S., Solhøy T., Mong C., 2009. Primary succession of soil mites (Acari) in a Norwegian glacier foreland, with emphasis on Oribatid species // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 41. № 2. P. 219–227. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-41.2.219>
- Hågvar S., Gobbi M., Kaufmann R., Ingimarsdóttir M., Caccianiga M., Valle B., Pantini P., Fanciulli P.P., Vater A., 2020. Ecosystem Birth near Melting Glaciers: A Review on the Pioneer Role of Ground-Dwelling Arthropods // Insects. Vol. 11. № 9. P. 644. <https://doi.org/10.3390/insects11090644>
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Harrison J., Webb N.R., 2001. What a wonderful web they weave: Spiders, nutrient capture and early ecosystem development in the high Arctic—Some counter-intuitive ideas on community assembly // Oikos. Vol. 95. № 2. P. 349–352. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950217.x>
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Webb N.R., 2004. Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic // Journal of Animal Ecology. Vol. 73. № 3. P. 556–568.
- Ingimarsdóttir M., Caruso T., Ripa J., Magnúsdóttir O.B., Migliorini M., Hedlund K., 2012. Primary assembly of soil communities: Disentangling the effect of dispersal and lo-

- cal environment // *Oecologia*. Vol. 170. P. 745–754.
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2334-8>
- Ingimarsdóttir M., Ripa J., Hedlund K.*, 2013. Corridor or drift fence? The role of medial moraines for fly dispersal over glacier // *Polar Biology*. Vol. 36. P. 925–932.
<https://doi.org/10.1007/s00300-013-1316-6>
- Janetschek H.*, 1949. Tierische Successionen auf Hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch- und Gepatschferner in den Ötztaler Alpen // *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck*. Vol. 48/49. 215 p. Available online: https://www.zobodat.at/pdf/BERI_48_49_0001-0215.pdf (accessed on 15 October 2022).
- Jomelli V., Khodri M., Favier V., Brunstein D., Ledru M.-P., Wagnon P., Blard P.-H., Sicar J.-E., Braucher R., Grancher D. et al.*, 2011. Irregular tropical glacier retreat over the Holocene epoch driven by progressive warming // *Nature*. Vol. 474 (7350). P. 196–199.
<https://doi.org/10.1038/nature10150>
- Kaufmann R.*, 2001. Invertebrate succession on an Alpine glacier foreland // *Ecology*. Vol. 82. № 8. P. 2261–2278.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2261:ISOAAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2261:ISOAAG]2.0.CO;2)
- Kaufmann R.*, 2002. Glacier foreland colonisation: distinguishing between short-term and long-term effects of climate change // *Oecologia*. Vol. 130. № 3. P. 470–475.
<https://doi.org/10.1007/s00442-001-0815-2>
- Kaufmann R., Fuchs M., Gosterxeier N.*, 2002. The soil fauna of an alpine glacier foreland: Colonization and succession // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Vol. 34. № 3. P. 242–250.
<https://doi.org/10.1080/15230430.2002.12003491>
- Kaufmann R., Raffl C.*, 2002. Diversity in primary succession: The chronosequence of a glacier foreland // *Körner C., Spehn E.M.* (Eds). *Global Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. London: Parthenon. P. 177–190.
- Makarchenko E.A., Semenchenko A.A., Palatov D.M.*, 2022. Chironomids are commensals of the larvae and pupae of Blephariceridae and Simuliidae from the North Caucasus (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) // *Zootaxa*. Vol. 5141. № 4. P. 373–384.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5141.4.5>
- Makarchenko E.A., Semenchenko A.A., Palatov D.M.*, 2022a. Redescription of the caucasian endemic *Diamesa caucasica* Kownacki et Kownacka (Diptera: Chironomidae: Diamesinae) // *Zootaxa*. Vol. 5159. № 3. P. 445–450.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5159.3.9>
- Malcomb N.L., Wiles G.C.*, 2013. Tree-ring-based reconstructions of North American glacier mass balance through the Little Ice Age – Contemporary warming transition // *Quaternary Research*. Vol. 79. № 2. P. 123–137.
<https://doi.org/10.1016/j.yqres.2012.11.005>
- Marusik Y.M., Koponen S., Makarova O.L.*, 2016. A Survey of Spiders (Araneae) Collected on the Arctic Island of Dolgiy (69°12' N), Barents Sea // *Arachnology*. Vol. 17. № 1. P. 10–24.
<https://doi.org/10.13156/arac.2006.17.1.10>
- Moreau M., Laffly D., Joly D., Brossard T.*, 2005. Analysis of plant colonization on an arctic moraine since the end of the Little Ice Age using remotely sensed data and a Bayesian approach // *Remote Sensing of Environment*. Vol. 99. № 3. P. 244–253.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.03.017>
- Moret P., De Los Angeles Arauz M., Gobbi M., Barragan A.*, 2016. Climate warming effects in the tropical Andes first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador // *Insect Conservation and Diversity* Vol. 9. № 4. P. 342–350.
<https://doi.org/10.1111/icad.12173>
- Oerlemans J.*, 2005. Extracting a climate signal from 169 glacier records // *Science*. Vol. 308(5722). P. 675–677.
<https://doi.org/10.1126/science.1107046>
- Panza R., Gobbi M.*, 2022. Areal contraction, upward shift and habitat fragmentation in the cold-adapted ground beetle *Nebria germarii* Heer, 1837 in the Brenta Dolomites, Italy // *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*. Vol. 33. P. 923–931.
<https://doi.org/10.1007/s12210-022-01112-6>
- Raffl C.*, 1999. Vegetationsgradienten und Sukzessionsmuster in einem Gletschervorfeld in den Zentralalpen (Ötztaler Alpen, Tirol). Diploma Thesis, University of Innsbruck. 102 p.
- Raffl C., Mallaun M., Mayer R., Erschbamer B.*, 2006. Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, central Alps, Austria // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Vol. 38. № 3. P. 421–428.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[421:VSP-ADC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[421:VSP-ADC]2.0.CO;2)
- Seniczak A., Solhøy T., Seniczak S.*, 2006. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the glacier foreland at Hardangerjøkulen (Norway) // *Biological Letters*. Vol. 43. № 2. P. 231–235.
- Skubala P., Gulvik M.*, 2005. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // *Polish Journal of Ecology*. Vol. 53. № 3. P. 395–407.
- Sint D., Kaufmann R., Mayer R., Traugott M.*, 2019. Resolving the predator first paradox: Arthropod predator food webs in pioneer sites of glacier forelands // *Molecular Ecology*. Vol. 28. № 2. P. 336–347.
<https://doi.org/10.1111/mec.14839>
- Tampucci D., Gobbi M., Boracchi P., Cabrini E., Compostella C., Mangili F., Marano G., Pantini P., Caccianiga M.*, 2015. Plant and arthropod colonisation of a glacier foreland in a peripheral mountain range // *Biodiversity*. Vol. 16. № 4. P. 213–223.
<https://doi.org/10.1080/14888386.2015.1117990>
- Vater A.E.*, 2006. Invertebrate and arachnid succession on selected glacier forelands in southern Norway. Ph. D. Thesis. Swansea, UK: University of Wales. 372 p.
- Zingerle V.*, 1999. Spider and harvestman communities along a glaciation transect in the Italian Dolomites // *Journal of Arachnology*. Vol. 27. № 1. P. 222–228.

SPIDERS (ARANEI) OF THE PERIGLACIAL LANDSCAPES OF THE TSEI GORGE, NORTH OSSETIA-ALANIA, CAUCASUS, RUSSIA**A. B. Babenko^{1, *}, A. V. Ponomarev^{2, **}**¹*The Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*²*Federal Research Center of the Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia***e-mail: lsd@mail.ru****e-mail: ponomarev1952@mail.ru*

In the framework of a comprehensive study of arthropods taking part in the primary successions of the periglacial landscapes in the North Caucasus, spiders were collected from 10 sites of different ages (ranging from 1 to 170 years) in the upper reaches of the Tsei Gorge at altitudes of 2071 to 2336 m a.s.l. As the glacier retreats, meadow communities are formed at the site of bare near-glacial areas, these being first replaced by shrubs in areas aged 10–14 years, and then by forest communities on 30–35-year old surfaces. Spiders appear almost immediately after the retreat of the glacier, and representatives of at least three families are found already in the area that was freed from ice just a year ago. This pioneer complex consists not only of representatives of the alpine fauna, but it also includes species without pronounced altitudinal preferences. However, the primary assemblage is short-lived, being completely replaced in 10–15 years, especially sharp rearrangements of the spider populations being noted during the transition from meadow to the forest stage of succession. In 30–35 years following the retreat of the glacier, the spider complexes reach a level of diversity that is quite comparable with that in developed communities of the mountain forest belt. A comparison of the periglacial assemblages of Caucasian spiders with those formed under similar conditions in the southern and northern mountains of Western Europe indicates a profound regional specificity not only at the level of species, but even at the level of families.

Keywords: Caucasus, glacier retreat, primary succession, pioneer species