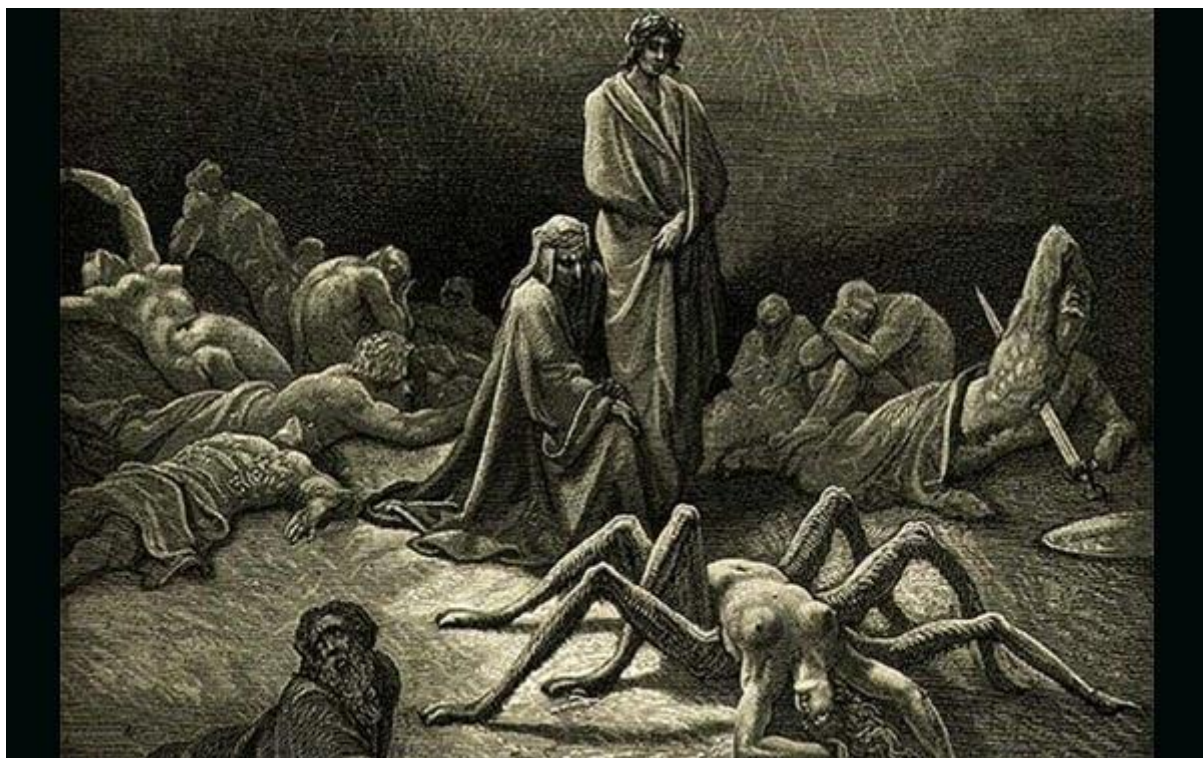


Сіренко А. Г.

# АРАХНОЛОГІЯ



Івано-Франківськ  
2024

ББК 28.8  
С40

УДК 595.44

***Сіренко А. Г. Арахнологія.*** – Івано-Франківськ, 2024. – 540 с.

Книга являє собою курс лекцій з арахнології для природничих спеціальностей університетів. Розглядаються питання морфології, анатомії, класифікації, систематики, екології, біології розмноження та розвитку, поведінки павукоподібних (*Arachnida*). Для науковців, викладачів, аспірантів, студентів, а також усіх тих, хто цікавиться арахнологією.

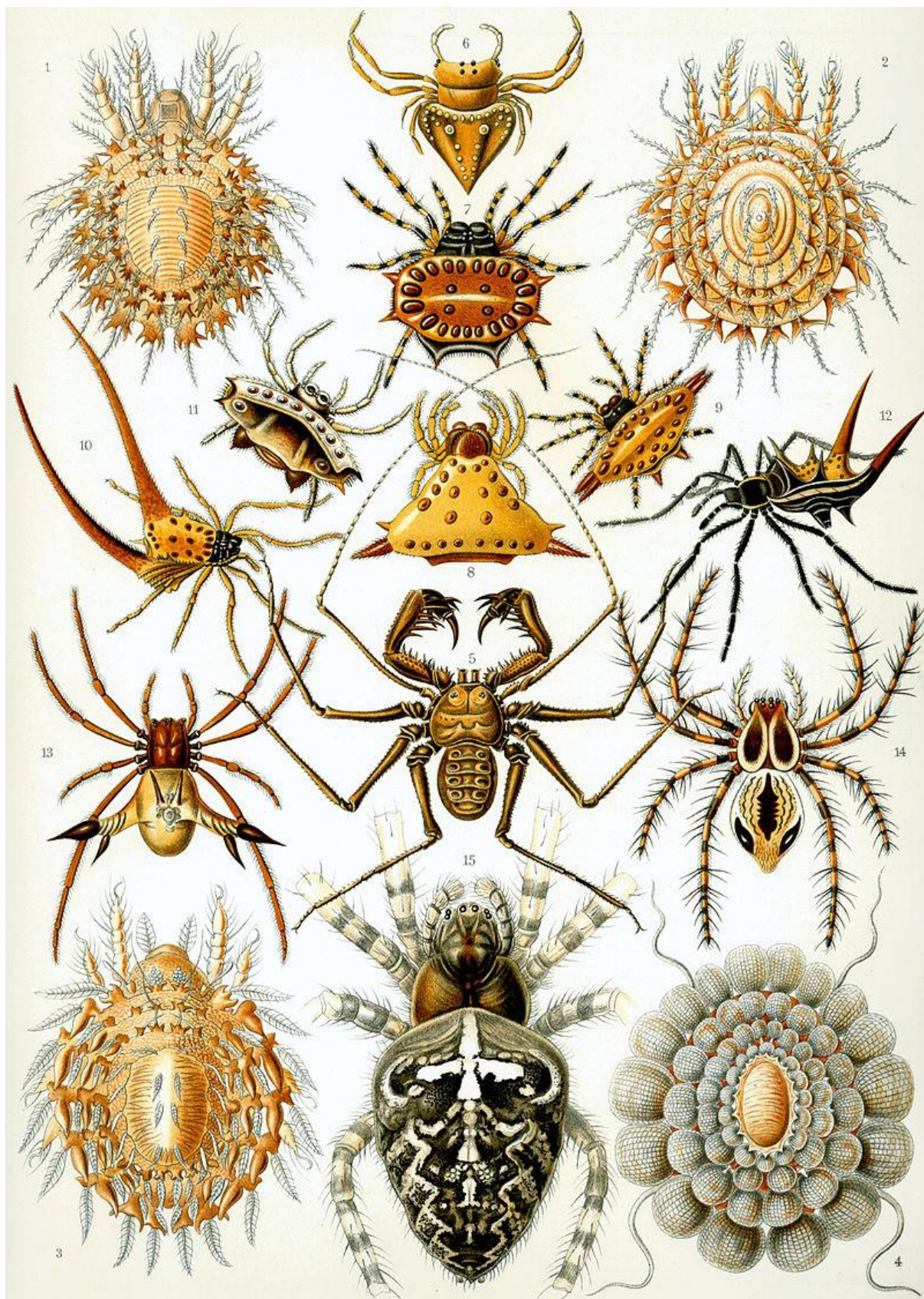
Рецензент:

доктор біологічних наук, професор Сімчук А. П.

© Сіренко А. Г.



*«Павуки люблять музику так само, як і більшість наших композиторів...»  
(Ерік Саті)*





## Вступ

Арахнологія – наука про павукоподібних. Ця наука народилася, як не дивно, дещо пізніше від інших галузей і напрямків зоології. Хоча павукоподібні споконвіку оточували людей, викликали неабиякий інтерес, але тривалий час в минулому було мало дослідників, які присвятили б свою наукову діяльність саме павукоподібним. Більше того, хоча дослідження павукоподібних проводились, арахнологію не виділяли як окрему науку, вважали, що дослідження павуків належить до царини ентомології, хоча всім було зрозуміло, що це абсолютно інакша група членистоногих. Тільки в другій половині ХІХ століття арахнологія стала нарешті окремою наукою, а Міжнародне наукове арахнологічне товариство взагалі було створено тільки в 1998 році. Арахнологія довгий час відставала від інших зоологічних наук, багато груп павукоподібних і досі мало досліджені, є вкрай мало спеціалістів, що займаються деякими групами павукоподібних, наприклад, недостатньо дослідженими лишаються багато груп кліщів (Acari), хоча вони відіграють величезну роль в біосфері. Однією з причин такої порожнечі в знаннях людства є арахнофобія – невмотивований страх перед павукоподібними, одна з найпоширеніших фобій серед людей. Це якийсь споконвічний страх, закладений десь в глибинах людського ества. Воно й не дивно: прабатьківщина людей – тропічна Африка, де поширені багато отруйних і паразитичних видів павукоподібних. Виживав серед предків людей той, хто остерігався їх. Нині арахнологія переживає злет свого розвитку – все більше і більше дослідників присвячують себе цій актуальній галузі зоології. Цій науці судилось, безсумнівно, блискуче майбутнє, що буде ознаменоване новими дивовижними відкриттями.

## ПРЕДМЕТ АРАХНОЛОГІЇ

### Місце арахнології серед природничих наук

**Арахнологія** – сучасна біологічна наука, розділ зоології, що всебічно, на різних рівнях організації живого вивчає павукоподібних (Arachnida) – клас типу членистоногих (Arthropoda), підтипу хеліцерових (Chelicerata). Сама назва цієї науки походить від давньогрецьких слів ἀράχνη – «павук» та λόγος – «слово». Ця наука вивчає морфологію, анатомію, фізіологію, біохімію, генетику павукоподібних, їх еволюцію, класифікацію, систематику, біологію розмноження та індивідуального розвитку, поведінку павукоподібних, їх екологію, розподіл в середовищах існування, медичне значення павукоподібних, вплив павукоподібних на сільське і лісове господарство, можливість використання павукоподібних у боротьбі з шкідливими видами тварин.

### Напрямки і галузі сучасної арахнології

У сучасній арахнології можна виділити такі галузі та напрямки:

- Морфологія павукоподібних
- Анатомія павукоподібних
- Фізіологія павукоподібних
- Біохімія павукоподібних
- Біологія розмноження павукоподібних
- Біологія індивідуального розвитку павукоподібних
- Етологія павукоподібних
- Генетика павукоподібних
- Палеоарахнологія
- Популяційна біологія павукоподібних
- Молекулярна біологія павукоподібних
- Філогенія павукоподібних
- Медична арахнологія
- Сільськогосподарська арахнологія
- Лісова арахнологія
- Ветеринарна арахнологія
- Токсикологія павукоподібних

Крім цього розрізняють галузі, що вивчають окремі групи павукоподібних:

- Аранеологія – наука про павуків
- Акарологія – наука про кліщів



- Скорпіонологія – наука про скорпіонів
- Опіліонологія – наука про косариків (Opiliones)
- Кененіологія – наука про щупальцехідних (Palpigradi)

### Актуальність арахнології

Актуальність арахнології полягає в тому, що серед павукоподібних є величезна кількість видів небезпечних для людини отруйних видів, у тому числі смертельно отруйних видів та видів, що є небезпечними паразитами людини.

Серед цих паразитів є види, які переносять вкрай небезпечні вірусні, бактеріальні та гельмінтні захворювання людини. До вкрай небезпечних паразитів людини належить коростяний свербун (*Sarcoptes scabiei* De Geer, 1778) з родини Sarcoptidae підкласу кліщі (Acarina). Це шкірний паразит, що спричинює в людини захворювання коросту. Живе в шкірі та під шкірою людини, просвердлюючи ходи, живиться кров'ю. В результаті пошкодження шкіри цими кліщами виникають бактеріальні захворювання шкіри, дерматити, фурункули, екземи.

У волосяних фолікулах людини, в сальних залозах та поблизу них на шкірі паразитують види кліщів з роду демодекс (Demodex). Відомо 26 видів кліщів з роду демодекс, найпоширенішими з яких є види *Demodex folliculorum* (Simon, 1842) та *Demodex brevis* Akbulatova, 1963. Ці кліщі, паразитуючи на шкірі, а деякі види, паразитуючи у вухах людини, викликають захворювання демодекоз шкіри та очей.

На хребетних тваринах, в тому числі на людині, паразитують личинки кліщів з родини Trombiculidae, живлячись тканинною рідиною. У людини личинки цих кліщів викликають сильний дерматит. Крім того, ці личинки переносять рикетсій, зокрема, збудників хвороби цуцугамуші, переносять лихоманку Ку, щурячий висипний тиф, вірусний нефрозонефрит, токсоплазм.

Кліщі з надродини гамазових (Gamasoidea), зокрема, такі види як *Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913), *Liponyssoides sanguineus* (*Allodermanyssus sanguineus*) (Hirst, 1914) паразитують одночасно і на гризунах, і на людині, можуть викликати щурячий кліщовий дерматит та мишачий кліщовий дерматит. Ці кліщі можуть переносити рикетсій, лихоманку Ку, туляремію.

Небезпечними ектопаразитами-гематофагами людини є іксодові кліщі (Ixodoidea) – високоспеціалізовані гематофаги, що паразитують протягом всіх фаз розвитку. Кількість видів іксодових кліщів, що можуть вражати людину, величезна. Іксодові кліщі можуть переносити кліщовий висипний тиф, рикетсії, збудників марсельської лихоманки, лихоманку Ку, різні геморагічні лихоманки, пневморикетсіоз, різноманітні віруси, що викликають енцефаліти. Основними переносниками енцефалітів є кліщі *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) та *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930).

Аргасові кліщі (Argasidae) викликають у людини після укусів нестерпний свербіж, що може тривати місяці і спричинити виразки чи важкі дерматити, нервові захворювання. У тварин ці кліщі можуть викликати параліч. Крім цього аргасові кліщі можуть переносити різні вірусні захворювання – енцефаліт, енцефаломієліт, ящур, можуть переносити рикетсій – збудників лихоманки Скелястих гір, лихоманки Ку, бактеріальні захворювання – чуму, туляремію, сибірську виразку, кліщові спірохетози.

Серед павукоподібних багато отруйних видів, укус або вжалення яких може мати летальні наслідки для людини. Зокрема, всі види скорпіонів (Scorpiones) отруйні, вбивають свою жертву жалом, куди виводяться два отвори отруйної залози. 25 видів скорпіонів смертельно отруйні для людини. Серед найбільш отруйних видів – Скорпіон арізонський (*Centruroides sculpturatus* (Wood, 1863)). Смертельно отруйними для людини є види скорпіонів з родини Buthidae – з родів *Leiurus*, *Hottentotta*, *Centruroides*, *Androctonus*.

Майже всі види павуків ряду Araneae виділяють сильну отруту, необхідну їм для вбивства жертви, але лише невелика кількість видів павуків здатна прокусити шкіру людини і ввести отруту в кров. Проте серед павуків (в тому числі і нашої фауни) є види небезпечні для людини, в тому числі, смертельно небезпечні для людини. Отруйними для людини є види роду Тарантул

(*Lycosa*) з родини павуків-вовків (*Lycosidae*). Рід на сьогодні нараховує 223 види і всі вони небезпечні для людини. В Україні зустрічаються 2 види роду тарантул - *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) та *Lycosa praegrans* C. L. Koch, 1836. Симптоми отруєння після укусів тарантулів включають локалізований біль і набряк, виснаження, м'язові судоми від помірних до сильних, утруднене дихання та лихоманку, іноді через кілька днів після першого укусу.

Найбільш небезпечними для людини є павуки з родів *Phoneutria*, *Atrax*, *Latrodectus*, *Loxosceles*, *Sicarius*, *Hexophthalma*, *Nadronyche* та *Missulena*.

Одним із найнебезпечніших для людини павуків є Бразильський мандрівний павук (*Phoneutria nigriventer* (Keyserling, 1891)) з родини *Stenidae*. По токсичності з ним може змагатися Сіднейський воронкоподібний павук (*Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877) з родини *Atracidae*. Його отрута містить сполуку, відому як δ-атракотоксин, яка дуже токсична для людини. Приблизно 10 % укусів призводять до серйозних наслідків і загалом за статистикою з 3-4 важкими отруєннями на рік. Споріднений рід *Nadronyche* з родини *Atracidae* представлений приблизно 40 іншими небезпечними видами павуків у східній Австралії, включаючи Квінсленд і Тасманію. Самці цих видів мають дещо сильнішу отруту, ніж самки, і вони також блукають у пошуках здобичі. Відомі випадки, коли ці павуки прокушували навіть взуття і вприскували смертельну отруту в п'ятку людини. Ще один рід родини *Hexathelidae* викликає серйозні отруєння в людей – це рід *Macrothele* з острова Тайвань.

У нашій фауні зустрічаються смертельно небезпечні павуки з роду Чорна вдова або Каракурт (*Latrodectus*) з родини павуків-тенетників (*Theridiidae*). Відомо 32 види павуків цього роду, що поширені на різних континентах. Ці павуки виділяють нейротоксичну отруту. Самиці отруйніші за самців. Отрута жовтого кольору, масляниста, містить альфа-латротоксин, що викликає вивільнення з пресинаптичних закінчень ацетилхоліну, норадреналіну та інших медіаторів з подальшим виснаженням їх запасів. Через 30-60 хвилин після укусу павука з'являються болючі м'язові спазми, які поширюються від місця укусу на великі м'язи кінцівок і тулуба. Потім — виражене напруження м'язів передньої черевної стінки і біль, проте пальпація живота безболісна. Також можливі слинотеча, проливний піт, блювота, артеріальна гіпертонія, тахікардія, тривожність, головний біль, слабкість, посмикування м'язів, парестезії, гіперрефлексія, нетримання сечі. Зрідка бувають рабдоміоліз і ниркова недостатність. Біль починає знижуватися протягом перших 12 годин, але може знову посилитися в наступні дні і тижні. Отрута небезпечна для людей, може бути смертельною для дітей, людей похилого віку та осіб з ослабленим імунітетом. Найотруйнішими є види *Latrodectus tredecimguttatus* Rossi, 1790, що зустрічається в тому числі в степовій Україні та *Latrodectus mactans* (Fabricius, 1775) з Північної Америки.

Родина павуків *Sicariidae* включає три роди, які небезпечні для людини. Це рід Павуків-відлюдників (*Loxosceles*), роди *Sicarius* і *Hexophthalma*, що зустрічаються лише в південній півкулі, включають небезпечні для людини види *Hexophthalma hahni* (Karsch, 1878) і *Sicarius ornatus* Magalhaes, Brescovit et Santos, 2013. Павуки-відлюдники або як їх ще називають Павуки-скрипки чи Павуки-скрипалі (*Loxosceles*) мають темну мітку на головогрудях, що нагадує зображення скрипки. Вони поширені в Північній Америці, часто можуть заповзати в житло людини і в одяг людини. Укуси цих павуків можуть викликати серйозні дермонекротичні процеси, серйозну системну реакцію організму, включно з гемолітичною анемією та вісцеральний локсоцелізм, оскільки отрута поширюється по всьому тілу. Помірні симптоми включають нудоту, блювоту, лихоманку, висип, біль у м'язах і суглобах. Рідко виникають більш серйозні симптоми, включаючи гемоліз, тромбоцитопенію та дисеміноване внутрішньосудинне згортання крові. Відомі летальні наслідки укусів цих павуків. Вид Чилійський відлюдник (*Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) з Південної Америки викликає смерть людей в 4 % випадків укусів цього павука.

Шестиокі піщані павуки південної Африки з роду *Hexophthalma* та павуки з роду *Sicarius* (обидва роди з родини *Sicariidae*) з Південної Америки вприскують цитотоксичну отруту, яка містить сфінгомеліназу D, для якої наразі не існує протиготрути. На щастя, ці види рідко стикаються з людьми та рідко кусаються. Павуки з роду *Hexophthalma* зариваються в



пісок, щоб підстерігати здобич, яка блукає поблизу. Частинки піску прилипають до кутикули на черевці, виконуючи функцію природного камуфляжу. Відомо 8 видів павуків роду *Nehorhthalma* і 21 вид павуків з роду *Sicarius*.

Небезпечними для людини є так звані павуки-миші (рід *Missulena*) з родини *Actinopodidae*. Це примітивні риучі павуки, поширені в Австралії та Південній Америці. Кілька видів цього роду мають отруту, яка містить сполуки, подібні до  $\delta$ -атракотоксину, що може бути смертельною отрутою для людини. Однак більшість постраждалих від укусів відчувають лише місцевий біль і кровотечу, у деяких інших спостерігаються обмежені нейротоксичні симптоми (поколювання, прискорене серцебиття, більш поширений біль), і було зареєстровано кілька укусів цього павука, які викликали серйозні симптоми, що вимагали лікування. Смертельних випадків людей через укуси мишачого павука не зареєстровано.

Крім цього актуальність арахнології полягає в тому, що павукоподібні відіграють важливу роль в наземних екосистемах, в тому числі як хижаки, що контролюють чисельність шкідливих для діяльності людини видів комах.

### **Різноманітність павукоподібних**

Клас Павукоподібних об'єднує більше 114 000 відомих видів, згрупованих у 17 нині існуючих рядів і 4 вимерлих рядів, найчисленніші з яких ряд Павуки (понад 50 тисяч видів) і 4 ряди підкласу кліщів (разом понад 45 тисяч видів). Скорпіони (понад 1000 видів) — найдавніший ряд серед наземних членистоногих, що зберіг безліч примітивних рис, властивих водним предкам. Середню чисельність понад 1000 видів мають також ряди сольпуги, косарики, псевдоскорпіони. Більш дрібні ряди Шизоміди, *Amblyurugi*, *Ugorugi*, Кененії, Рицинулеї та *Opilioascariformes* налічують не більше 210 видів кожний. Деякі групи павукоподібних, зокрема, кліщі вкрай погано вивчені і очікується відкриття багатьох нових видів. Прогнозується, що тільки кліщів на планеті Земля більше 100 тисяч видів. Більшість видів павукоподібних досі не описані і чекають на своїх дослідників. Загальна прогнозована оцінка кількості видів павукоподібних, що живуть на планеті Земля, оцінюється в 200 тисяч видів.

У фауні України на сьогодні відомо 1008 видів павукоподібних.

### **Історія арахнології**

Хоча арахнологія як окрема зоологічна наука оформилась тільки в другій половині XIX століття, інтерес до павукоподібних у людини був завжди – з того часу як людина виникла як мислячий біологічний вид. Павукоподібні споконвіку оточували людину, окремі види становили небезпеку для людини, багато видів павукоподібних поселялись в житлі людини і ставали синантропними видами. Людина здавна цікавилась павукоподібними, вела спостереження за ними, павукоподібні входили в культуру, фольклор, мистецтво багатьох народів Землі. Зображення павуків ми знаходимо на кераміці різних культур, починаючи з доби неоліту, знаходимо у вигляді петрогліфів на скелях, у вигляді гігантських зображень – геогліфів на плато Наска в Перу. Павуки з давніх давен входили в людські міфи, легенди, казки, поезію. Сама назва арахнології і латинська назва павукоподібних походить від давньогрецького міфу про Арахну – дівчину з Лідії, дочку фарбувальника тканин, що славилась як майстерна ткаля. Вона заявила, що в майстерності своїй перевищила майстерність Афіни – покровительки ткацтва. У пориві гордині вона викликала Афіну на змагання. Афіна перетворилась в стару жебрачку і пробувала відмовити Арахну від цього змагання, але та наполягала на своєму. Під час змагання Афіна виткала на полотні сцену своєї перемоги над Посейдоном, Арахна виткала на полотні сцени із життя Зевса. Боги визнали, що Арахна перемогла. Афіна прогнівалась на Арахну і проголосила: «Живи, непокірна, вічно, але ти будеш вічно ткати і буде це покарання і в потомстві твоєму». І перетворила Арахну на павука.

Згадки, описи, малюнки павукоподібних знаходимо в давньоєгипетських папірусах, шумерських клинописах, давньокитайських текстах. Але ці повідомлення носять більше міфологічний характер. У Давньому Єгипті павуків пов'язували з богинею Нейт, а шумери з

богинєю Інанною, вавилоняни з богинєю Іштар відповідно. Серед індіанців Північної Америки є міф про жінку-павука.

Перші наукові дослідження павуків знаходимо в працях Аристотеля. Аристотель зібрав досить багато інформації про павукоподібних, але відносив їх до комах.



Рис. 1. Зображення павука серед геогліфів плато Наска (Перу).

В епоху середньовіччя ми не знаходимо досліджень павукоподібних, науковці тої доби тільки повторювали думки Аристотеля – часто помилкові.

Справжнім «батьком» арахнології вважають відомого шведського зоолога Карла Александра Клерка (Carl Alexander Clerck) (1709 — 1765). Він походив з дрібної шведської шляхти, освіту отримав в університеті Уппсали, де почав вчитися в 1726 році. Фінансові проблеми змусили його залишити університет і поступити на державну службу в Стокгольмі. Інтерес до павуків виник у нього під впливом Карла Ліннея, лекцію якого він відвідав в 1739 році в Стокгольмі. У наступні роки він зібрав та опрацював величезну колекцію павуків і опублікував книгу «*Aranei Suecici*» («Павуки Швеції») у 1757 році. Карл Лінней високо оцінив роботу Клерка, назви павуків описаних Клерком лишив практично незмінними, включивши їх в біномінальну номенклатуру видів. Ці види були першими видами тварин, яким Лінней дав наукову назву, що збереглась і до сьогодні. Згодом Клерк завдяки протекції Ліннея був обраний в Королівське наукове товариство Швеції в Уппсали та став академіком Королівської академії Швеції в 1764 році. Колекція Клерка збереглась і знаходиться в Швецькому музеї природничої історії.

Видатним арахнологом був шведський вчений Торд Тамерлан Теодор Торелль (Tord Tamerlan Teodor Thorell) (1830 – 1901). У 1848 – 1855 роках він навчався в Уппсальському

університеті, отримав наукову ступінь доктора філософії. У 1859 році отримав посаду ад'юнкт-професора, а в 1864 році – посаду професора зоології. Деякий час працював в Італії в Музеї природничої історії Генуї. Він був автором праць «Павуки Європи» (1869) та «Синоніми назв європейських павуків» (1873). Він відкрив і описав 1884 види павуків. На його честь названо величезну кількість видів павуків.



Торд Тамерлан Теодор Торелль  
(Tord Tamerlan Teodor Thorell)  
(1830 – 1901)

Великий внесок в дослідження морфології здійснив німецький арахнолог Філіп Берткау (Philip Bertkau) (1849 – 1894).



Філіп Берткау (Philip Bertkau)  
(1849 – 1894).



Освіту він отримав в Боннському університеті. У 1873 – 1874 роках працював асистентом на кафедрі ботаніки в Мюнхені, потім отримав посаду приват-доцента зоології в Бонні, а в 1883 році – посаду екстраординарного професора. Найважливішою його працею вважають «Jahresberichte über die wissenschaftlichen Leistungen in der Entomologie» («Річні звіти про наукові досягнення в ентомології») – тоді вивчення павуків відносили до ентомології. Дисертацію він захистив на тему: «Über die Respirationsorgane der Araneen» (1872) («Про органи дихання павуків Araneae»). Також важливими його працями були: «Arachniden» (1880) («Про павукоподібних»), «Ueber das Cribellum und Calamistrum. Ein Beitrag zur Histologie, Biologie und Systematik der Spinnen» (1882) («Про крибеллум і каламіструм. Гістологія, біологія та систематика павуків»), «Various pamphlets on arachnida» («Різні памфлети про павукоподібних»), 1889 - 1890 (англійською мовою).



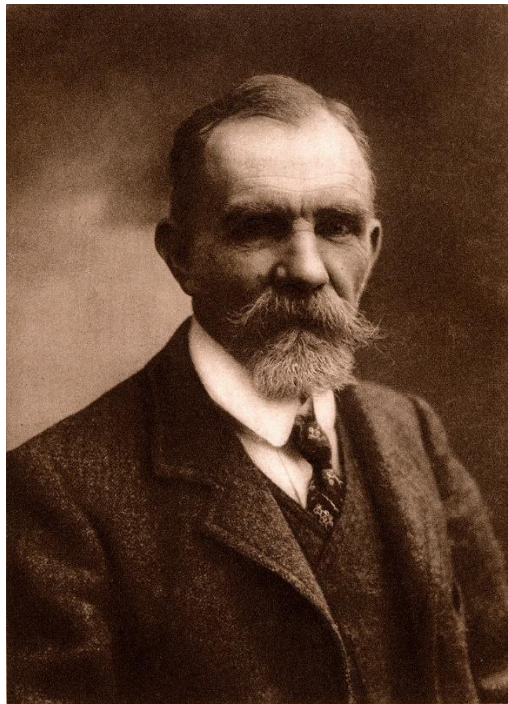
Йорг Вундерліх (Jörg Wunderlich) (нар. 1939)

Величезний внесок в арахнологію здійснив німецький вчений Йорг Вундерліх (Jörg Wunderlich) (нар. 1939). Він відкрив і описав більше 1200 видів павукоподібних, 300 нових родів і 24 нових родини павукоподібних. Він народився в 1939 році в Берліні, мати працювала модельєром, батько – суддею. Освіту отримав у Вільному університеті Берліна. Першу наукову ступінь отримав з математики, але потім зайнявся біологією і захистив дисертацію по павуках. Був активістом Партії зелених («Спілка 90»). Визнаний одним з найбільших в Європі фахівців з павуків, автор більше ніж 180 наукових праць. Займався палеоарахнологією, описав величезну кількість викопних видів павукоподібних. До найважливіших праць належать роботи: «Spinnenfauna gestern und heute» (1986) («Фауна павуків вчора і сьогодні»), «Die fossilen Spinnen im dominikanischen Bernstein» (1988) («Викопні павуки в домініканському бурштині»), «Die Spinnen-Fauna der Makaronesischen Inseln» (1991) («Фауна павуків островів Макаронезії»).

Французький вчений Ежен Сімон (Eugène Simon) (1848 – 1924) описав 3906 нових для науки видів павуків – більше ніж будь-хто з арахнологів. Отримав домашню освіту. Здійснив велику кількість наукових експедицій по Європі, в Африку, Південну Америку, на острів Цейлон. Неодноразово обирався президентом Ентомологічного товариства Франції та Зоологічного товариства Франції.

Американський арахнолог Норман Айра Платнік (Norman Ira Platnick) (1951 – 2020) описав більше 1800 нових для науки видів павуків. Його батьки були родом з Литви та Польщі. Наукову ступінь доктора наук здобув в Гарвардському університеті в 1973 році. Отримав посаду охоронця відділу зоології безхребетних Американського музею природничої історії.

Створив каталог світової фауни павуків. Автор 330 наукових публікацій. Викладав в Колумбійському університеті.



Ежен Сімон (Eugène Simon) (1848 – 1924)



Норман Айра Платнік (Norman Ira Platnick) (1951 – 2020)

Американський арахнолог Вілліс Джон Герч (Willis John Gertsch) (1906 — 1998) описав більше 1000 нових для науки видів павукоподібних. Він народився в 1906 році в стейті Айдахо. Батьки його були швейцарського походження. Освіту отримав в університеті стейту Юта, де отримав ступінь бакалавра (1928) та магістра (1930). У 1935 році він отримав науковий ступінь доктора філософії за роботу по павуках-крабах (Thomisidae). Став куратором досліджень павукоподібних в Американському музеї природничої історії, здійснював наукові дослідження павуків в стейті Арізона. Став одним із засновників Американського арахнологічного товариства.

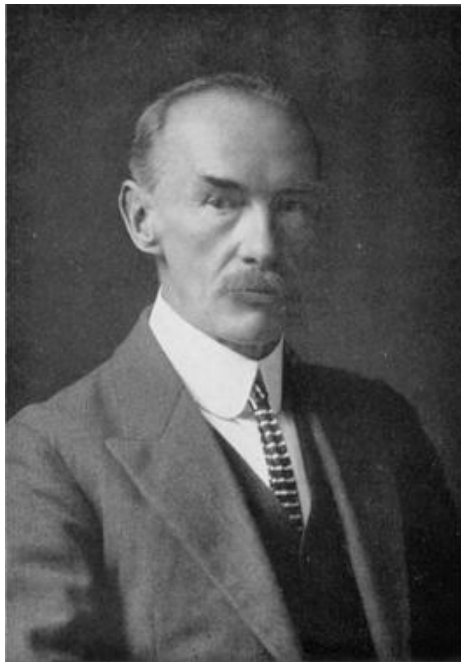


Американський арахнолог Ральф Чемберлін (Ralph Vary Chamberlin) (1879 – 1967) описав 1007 нових для науки видів павуків. Він викладав більше 25 років в університеті стейту Юта, заснував в цьому університеті медичну школу, очолив кафедру зоології. Працював в університеті Бріама Янга, в Пенсільванському університеті, в Музеї порівняльної зоології Гарвардського університету. Став автором більше 400 наукових праць. Його предки переселилися з Англії в Америку ще в 1638 році.



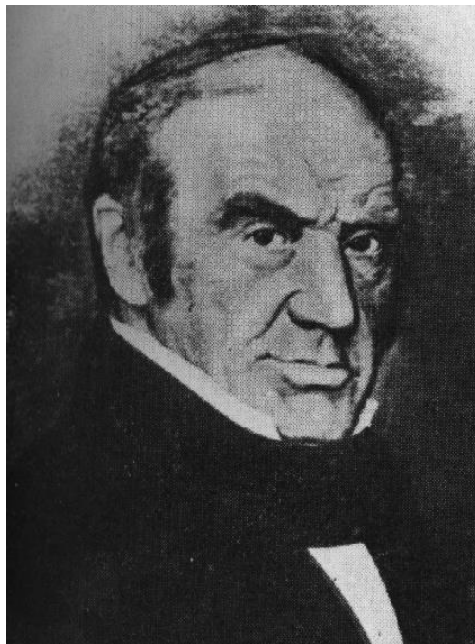
Ральф Вері Чемберлін (Ralph Vary Chamberlin) (1879 – 1967)

Значний внесок в арахнологію зробив британський зоолог Реджинальд Іннес Покок (Reginald Innes Pocock) (4 березня 1863 — 9 серпня 1947). Він народився в Кліфтоні, Брістоль, був четвертим сином преподобного Ніколаса Покока та його дружини Едіт Прічард. Реджинальд Іннес Покок почав проявляти інтерес до природничої історії в школі Святого Едварда в Оксфорді. Він відвідував лекції з зоології сера Едварда Поултона, і йому було дозволено досліджувати порівняльну анатомію тварин в Оксфордському музеї. Вивчав біологію та геологію в університетському коледжі Брістоля під керівництвом Конві Ллойда Моргана та Вільяма Джонсона Солласа. У 1885 році став асистентом Природничого музею і протягом року працював у відділі ентомології. Отримав посаду відповідального за колекції павукоподібних і багатоніжок. Йому також було доручено упорядкувати британські колекції птахів, під час цієї роботи він зацікавився орнітологією. Більше 200 статей опублікував за 18 років роботи в музеї, ці статті незабаром принесли йому визнання як експерта з павукоподібних і багатоніжок; описав більше 400 нових для науки видів лише багатоніжок, описав рід скорпіонів *Brachistosternus* і низку нових видів скорпіонів. У 1929 році виділив і описав родину *Nandiniidae*, єдиним родом якої є рід *Nandinia*. Він стверджував, що вона відрізняється від *Aeluroidea* будовою і формою слухового проходу і соскоподібного відділу скроневої кістки. У 1904 році звільнився з цієї роботи, щоб стати суперінтендантом Лондонського зоопарку, і залишався ним до свого виходу на пенсію в 1923 році. Потім він працював як волонтерський дослідник у Британському музеї, у відділі ссавців. Його прадідом був мариніст капітан Ніколас Покок.



Реджинальд Іннес Покок (Reginald Innes Pocock)  
(1863 — 1947)

Видатним арахнологом був німецький дослідник Карл Людвіг Кох (Carl Ludwig Koch) (21 вересня 1778 — 23 серпня 1857).



Карл Людвіг Кох (Carl Ludwig Koch)  
(1778 — 1857)

Він описав, класифікував велику кількість павукоподібних, у тому числі бразильського білого тарантула. Карл Людвіг Кох народився в Кузелі, Німеччина, а помер у Нюрнберзі, Німеччина. Довгий час працював інспектором води та лісів. Свою основну працю «Die Arachniden» («Павукоподібні») (1831 – 1848) (16 томів) розпочав разом з Карлом Вільгельмом Ганом (1786 – 1836). Кох написав останні 12 томів цієї фундаментальної праці. Він також закінчив розділ про павуків у багатотомній праці «Faunae insectorum germanicae initia oder

Deutschlands Insecten» («Елементи фауни комах Німеччини») праці Георга Вольфганга Франца Панцера (1755 – 1829). Також написав у співавторстві з Георгом Карлом Берендтом важливу монографію «Die im Bernstein befindlichen Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt» (1854) про павукоподібних, багатоніжок, молюсків і безкрилих комах у бурштині, засновану на матеріалах колекції Берендта, яка зараз зберігається в Природничому музеї («Museum für Naturkunde»), Берлін.



П'єр Андре Латрейль (Pierre André Latreille)  
(1762 – 1833)

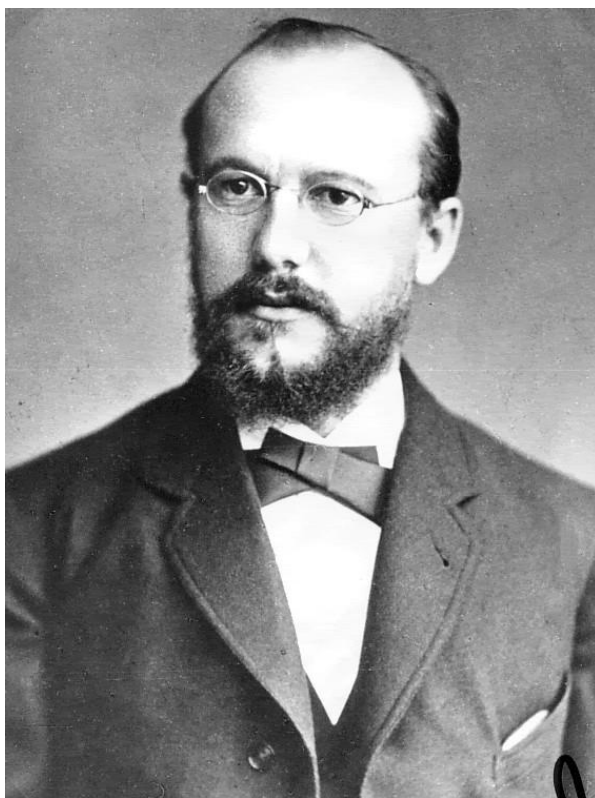
Великий внесок в арахнологію здійснив П'єр Андре Латрейль (Pierre André Latreille) (29 листопада 1762 – 6 лютого 1833) – французький зоолог, що спеціалізувався на членистоногих. Вчився на римо-католицького священика ще до Французької революції. Під час революції Латрейль був репресований та ув'язнений як «ворожий елемент» і очікував на страту на гільйотині. У тюремній камері він відкрив і описав (як він вважав) новий вид жуків, що нині називається *Necrobia ruficollis* (Fabricius, 1775). За це наглядачі і трибунал його звільнили, щоб зберегти для світу видатного вченого. Він опублікував свою першу важливу роботу «Précis des caractères génériques des insectes» («Короткий опис загальних ознак комах») у 1796 році, і зрештою був прийнятий на роботу в Національний музей природної історії Франції. Його далекоглядна робота з систематики та таксономії членистоногих принесла йому повагу та визнання, зокрема, його попросили написати том про комах для монументальної праці Жоржа Кюв'є «Царство тварин» – єдиної частини, написаної не самим Кюв'є. Латрейля вважали провідним ентомологом та арахнологом свого часу, і один із його учнів описав його як «принца ентомологів». Він зіграв важливу роль у заснуванні Ентомологічного товариства Франції та був його почесним президентом. Після смерті ентомолога Гійома-Антуана Олів'є в 1814 році Латрейль змінив його на посаді титульного члена Академії наук Інституту Франції. У 1819 році Латрейль був обраний членом Американського філософського товариства у Філадельфії. Коли Ламарк осліп, Латрейль взяв на себе велику частку його викладацької та дослідницької роботи. У 1821 році Латрейль отримав звання лицаря Почесного легіону. У 1829 році він змінив

Ламарка на посаді професора ентомології. Латрейль здійснив значну наукову роботу, яка охоплює кілька галузей і напрямків зоології, в тому числі арахнології. Йоган Крістіан Фабріціус описав його як «*entomologorum nostri aevi princeps*» («найвидатніший ентомолог нашого часу»), а Жан Віктуар Одуен як «*Entomologiae Princeps*» («князь ентомології»). Латрейль ввійшов в історію зоології як перша людина, яка спробувала створити природну класифікацію членистоногих, в тому числі павукоподібних. Його «еклектичний метод» систематики включав докази щодо усіх доступних ознак, не припускаючи заздалегідь визначеної мети. Латрейль неодноразово відкидав антропоцентризм в зоології. Крім багатьох видів і незліченних родів, назви багатьох вищих таксонів також створив Латрейль, включаючи такі назви таксонів як *Thysanura*, *Siphonaptera*, *Ostracoda*, *Stomatopoda*, *Xiphosura* та *Myriapoda*. Незважаючи на те, що Латрейль відкрив і описав багато видів, його головним інтересом був опис родів. Він ввів поняття «типовий вид», вид, до якого міцно прикріплена назва роду. Подібним чином він віддавав перевагу методу найменування родин за одним із родів, а не за якоюсь визначальною ознакою групи, неявно позначаючи типовий рід для родини.

Великий внесок в арахнологію здійснив шотландський вчений Малкольм Лорі (Malcolm Lohrey) (27 лютого 1866 – 6 липня 1932) – видатний шотландський зоолог і палеонтолог. Він народився 27 лютого 1866 року в Брунстейн-хаусі на південь від Портобелло, Единбург, у сім'ї Кетрін Енн Гіббурд та її чоловіка Саймона Сомервіля Лорі. Він здобув освіту в Единбурзькій академії, де вчився з 1876 до 1880 року. Він вивчав науку, спочатку в Единбурзькому університеті, потім у Кембриджському університеті, де отримав ступінь бакалавра в 1889 році. Повернувся до Единбурга для навчання в аспірантурі та отримав ступінь доктора наук у 1894 році. Маючи докторський ступінь, він відразу отримав посаду професора зоології в коледжі Святого Мунго в Глазго. У 1918 році він повернувся до Единбурга, щоб читати лекції із зоології в Королівському коледжі лікарів Единбурга та Королівському коледжі хірургів Единбурга. У 1894 році він був обраний членом Единбурзького королівського товариства. У 1899 році він став викладачем зоології в Університеті Глазго. У 1907 році жив на віллі «Блум» на Ханаан Лейн на південному заході Единбурга. Малкольм Лорі опублікував численні статті про павукоподібних, особливо про скорпіонів. Зокрема, праці «Деякі моменти розвитку *Scorpio fulvipes*», «Фауна, флора та геологія району Клайд».

Важливими для розвитку арахнології були роботи відомого німецького вченого Карла Маттіаса Фрідріха Магнуса Крепеліна (Karl Matthias Friedrich Magnus Kraepelin) (14 грудня 1848 — 28 червня 1915), що спеціалізувався на арахнології, досліджував скорпіонів, багатоніжок, павуків і сольпуг, був відомий своєю монографією «*Scorpiones und Pedipalpi*» (Берлін, 1899 р.), що була вичерпним оглядом систематики ряду Скорпіони. З 1889 до 1914 року він працював директором Музею природознавства в Гамбурзі, який був зруйнований під час Другої світової війни, і досліджував багатоніжок, ракоподібних з 1901 до 1916 року. Карл Крепелін народився в Нойштреліці. Він вивчав природничі науки в Геттінгені та Лейпцигу, де отримав ступінь доктора філософії в 1873 році, і викладав математику та природничі науки у школах Лейпцига та Гамбурга з 1873 до 1889 року. У 1884 році був обраний академіком Німецької академії наук Леопольдіни. Працював в Асамблеї професорів університету Гамбурга з 1901 року та раді факультету Колоніального інституту з 1908 року. Він був одним із семи дітей вченого, театрального актора та співака Карла Крепеліна (1817 – 1882), засновника теологічного коледжу. Молодший брат Карла Крепеліна - Еміль Крепелін (1856 – 1926), був піонером експериментальної психіатрії та професором психіатрії в Мюнхені з 1903 до 1922 року. Між 1903 і 1904 роками Карл у супроводі Еміля вирушив у п'ятимісячну подорож, відвідавши Цейлон, Індію, Сінгапур і Яву, а в 1908 році вони здійснили двомісячну подорож до З'єднаних Штатів Америки. Крепелін отримав всесвітнє визнання за свою відданість реформі наукової освіти в школах. Він є автором кількох книг з ботаніки та зоології, серед яких «*Leitfaden für den Unterricht an Botanischen mittleren und höheren Schulen*» («Посібник для уроків ботаніки в середніх і старших школах»). Помер у Гамбурзі у віці 66 років. На його честь було названо багато видів тварин різних таксонів: названі на його честь змія *Boiga kraepelini* Stejneger, 1902, остракод *Physocypria kraepelini* Müller, 1903, молюск *Clavatula kraepelini*

(Strebel, 1914), мураха *Tetramorium kraepelini* Forel, 1905, скорпіон *Iurus kraepelini* von Ubisch, 1922.



Карл Маттіас Фрідріх Магнус Крепелін (Karl Matthias Friedrich Magnus Kraepelin)  
(1848 – 1915)

### **Арахнофобія**

Арахнофобія – невмотивований ірраціональний страх перед павукоподібними. Це одна з найпоширеніших фобій серед людей. Підраховано, що в популяціях європеїдів приблизно 50% жінок і 10% чоловіків страждають на арахнофобію в тій чи іншій мірі. Вважається, що загалом серед населення планети Земля в середньому 6,1% людей страждають на арахнофобію. Люди з сильно вираженою арахнофобією відчують страх і неспокій навіть в тому місці, де на їхню думку можуть бути павуки. Посилює цей страх павутина. У людей посилюється частота серцебиття, потовиділення. Люди кричать, їх охоплює паніка, починаються проблеми з диханням. Навіть картинка чи іграшка у вигляді павука викликає напад страху. Вважається, що арахнофобія – це перебільшена форма інстинктивної реакції, що допомагала людям колись вижити в тропічній Африці, де чимало видів павукоподібних небезпечні для життя людини. Людина як біологічний вид виник і мільйони років еволюціонував в середовищі, переповненому небезпечними павукоподібними, – добір сприяв виживанню тих, хто остерігався павукоподібних. В європейських суспільствах розвинувся культурний феномен, пов'язаний з арахнофобією, що посилював її на емоційному та естетичному рівні. Поширена точка зору в еволюційній психології, що наявність отруйних павуків в середовищі призвела до еволюції страху перед павуками, зробила набуття страху перед павуками особливо легким. Будучи малими істотами, павуки не відповідають звичайним критеріям загрози в царстві тварин, де розмір є важливим, але отрута накладала відбиток на психологічне сприйняття цих живих істот. У «Довіднику емоцій» (1993) психолог Арне Охман (Arne Öhman) досліджував поєднання різних стимулів – еволюційно значущими (такими як змії та павуки) з еволюційно нейтральними (страх перед багатогранниками, електричними розетками, вогнепальною зброєю) і продемонстрував, що офідіофобія (страх перед зміями) та арахнофобія потребують



для прояву і розвитку значно менше часу і зустрічаються набагато частіше, є набагато стійкішими, ніж мікофобія (страх перед грибами), антофобія (страх перед квітами) чи фобії щодо технічних засобів. Психіатр Рендольф М. Нессе зазначає, що в нинішньому суспільстві є багато нових небезпек – від автомобілів люди гинуть частіше ніж від павуків, але страх перед автомобілями еволюційно не вкорінився. Арахнофобія, судячи по всьому, має генетичне коріння. Дослідження показали, що люди набагато швидше розпізнають зображення павуків серед різних об'єктів, аніж зображення квітів чи грибів. Припускають також, що арахнофобія має більше культурні корені, аніж генетичні – в соціумах Нової Гвінеї, Індокитаю павуки включені до складу їжі – ними харчуються. Там арахнофобія зустрічається набагато рідше. У багатьох культурах павуки та скорпіони справді є об'єктами мистецтва жаху, починаючи від давніх неолітичних зображень, аж до сучасних фільмів жахів.

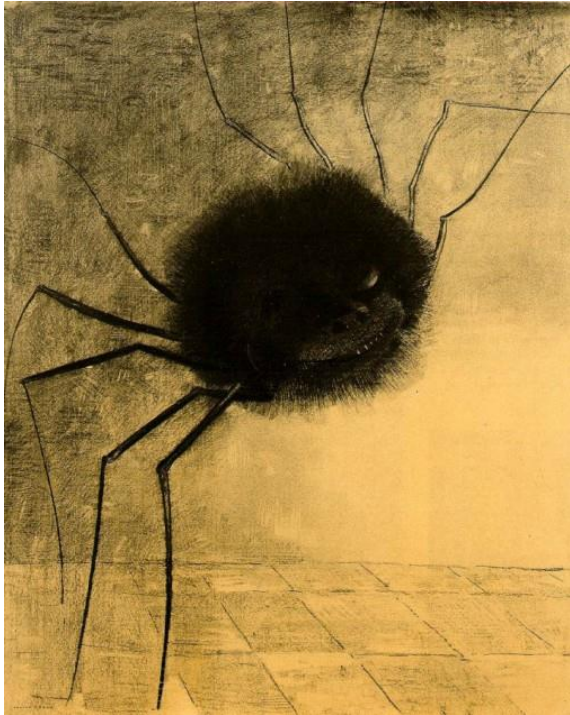


Рис. 2. Павуки на картинах художника Оділона Родена (Odilon Redon) (1840 – 1916) – яскравий приклад арахнофобії.

### **Сучасна класифікація класу павукоподібних (Arachnida) (до ряду)**

Сучасна класифікація класу павукоподібних (Arachnida) виглядає наступним чином:

#### Клас Павукоподібних (Arachnida)

- Ряд Скорпіони (Scorpiones)
- Ряд Сольпуги або Фаланги (Solifugae)
- Ряд Теліфони (Thelyphonida)
- † Ряд Тригонотарбиди (Trigonotarbida)
- † Ряд Ураранеїди (Uraraneida)
- Ряд Шизоміди або Тартариди (Schizomida)
- Ряд Рицинулеї (Ricinulei)
- Ряд Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones)
- † Ряд Фалангіотарбиди (Phalangiotarbida)
- Ряд Кененії (Palpigradi)
- Ряд Косаріки (Opiliones)
- † Ряд Гаптоподи (Haptopoda)

- Ряд Павуки (Araneae)
- Ряд Фрини (Amblypygi)
- Підклас Кліщі (Acari)
  - Надряд Акариформні кліщі (Acariformes)
    - Ряд Тромбідіформні (Trombidiformes)
    - Ряд Саркоптіформні (Sarcoptiformes)
  - Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)
    - Ряд Опіліокардіди (Opilioacarida)
    - Ряд Голотириди (Holothyrida)
    - Ряд Іксодові (Ixodida)
    - Ряд Мезостигмати (Mesostigmata)

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАСУ ПАВУКОПОДІБНИХ (ARACHNIDA)

### Морфологія павукоподібних

Павукоподібні надзвичайно різноманітні, представники різних підкласів та рядів відрізняються морфологічно. Але при цьому всі павукоподібні мають основні ознаки підтипу хеліцерових (Chelicerata). Тіло складається з головогрудей – **просоми** та черевця – **опістосоми**. Як і всі хеліцерові павукоподібні не мають вусиків (судячи з усього, вусики у них зникли з плином еволюції), їх місце займає перша пара післяротових кінцівок, що переважно мають на кінці клешні, тому і отримали назву **хеліцери**. Буквальне значення латинської назви хеліцерових – «клешневусі». Кінцівки головогрудей служать для захоплення і пережовування їжі, а кінцівки черевця виконують статеву та інші специфічні функції. До складу головогрудей входять елементи лопасті голови – **акрона** і наступних 6 сегментів. На акроні розташовані очі – на щиті, що прикриває головогруді і середній надротовий виріст – **епістом** з верхньою губою. Перший сегмент несе кліщовидні хеліцери, що зайняли місце вусиків перед ротом. Але функціонально вони не замінюють вусики, а служать для захоплення їжі. За ними йде друга пара ротових кінцівок, що теж мають особливу назву. Це **педипальпи** або ногощупальці (ноготентаклі). Вони складаються з основного членика – **кокси**, що озброєна жувальним відростком – **коксендітом**, та членистим щупальцем або мацалкою – **тентаклем** (tentaculum). Серед кінцівок головогрудей функції педипальп особливо різноманітні. Їх основні членики з **ендитами** завжди беруть участь у захопленні їжі, а щупальця служать органами дотику, але можуть брати участь в пересуванні та захопленні їжі. Кінцівки інших чотирьох сегментів головогрудей – ноги – служать для пересування. Але низка форм хеліцерових мають на тазиках першої – третьої пар ніг жувальні відростки, і вони беруть участь в пережовуванні їжі.

Головогруді і черевце в усіх хеліцерових з'єднуються за допомогою сьомого, так званого передстатевого, сегмента, що позбавлений кінцівок і частково редукований. До складу черевця входять дві групи сегментів. Шість передніх сегментів – з 8 до 13 мають недорозвинені видозмінені кінцівки і утворюють передній кінець черевця – **мезосому**. Наступні шість сегментів завжди позбавлені кінцівок і утворюють задній відділ черевця – **метасому**, що завершується хвостовим придатком – **тельсоном**. У межах підтипу хеліцерових простежується поступова атрофія сегментів метасоми і вкорочення черевця. Перший черевний сегмент (в загальній нумерації восьмий) – статевий сегмент. Цей сегмент є носієм статевого отвору, а його кінцівки у низки форм утворюють статеві кришечки. Кінцівки наступних п'яти сегментів в наземних форм хеліцерових перетворюються в парні легені, число яких різне, які можуть частково або повністю зникати і замінитись дихальними трубками – трахеями.

Арахніди – павукоподібні – це вищі хеліцерові, що мають 6 пар кінцівок головогрудей. Вони дихають за допомогою легень та трахей, мають крім коксальних залоз органи виділення у вигляді судин Мальпігі, які розташовані в черевці.

Відмінності павукоподібних від первісних хеліцерових обумовлені пристосуванням до життя на суші. Головні з них: перетворення зябрових ніг в легені і потім заміна їх дихальними

трубками – трахеями; концентрація відділів тіла; пристосування ніг до пересування на суші, а біляротові кінцівки для живлення напіврідкою їжею – вмістом жертви, що попередньо гідролізований травними соками; низка змін життєвого циклу і загальне зменшення розмірів.

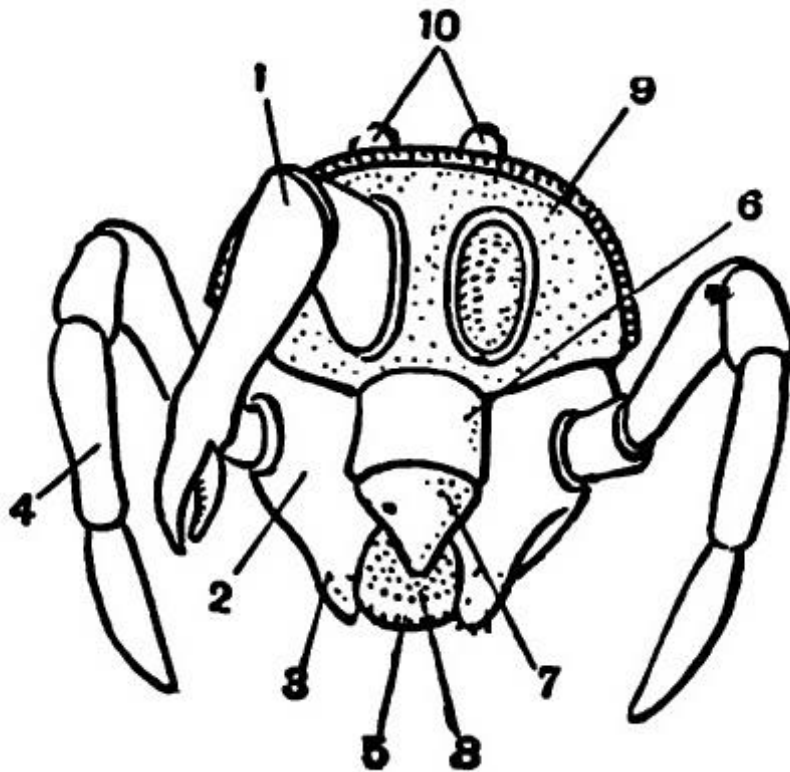


Рис. 3. Біляротові придатки арахнід. 1 – хеліцери (ліва сторона не показана); 2 – тазики педипальп; 3 – їх жувальні відростки; 4 – щупальці педипальп; 5 – стерніт педипальп; 6 – епістом; 7 – верхня губа; 8 – передротова порожнина; 9 – головогрудний щит; 10 – медіальні очі.

Будова просоми загалом однотипна. Переважно 6 сегментів просоми злиті, і просома вкрита цілним щитом головогрудей. Але в сольпуг, кененій, деяких кліщів злиті тільки 4 передніх сегменти, що відповідають сегментам голови трилобітів. Вони вкриті щитом голови – **пропельтидієм**, а сегменти третьої та четвертої пар ніг розділені і мають свої тергіти – це ознака примітивності, виражена навіть сильніше, аніж в меростомових.

Будова і функції навколоротових кінцівок пов'язані зі способом живлення. Переважна більшість арахнід хижаки, що живляться живою здобиччю, переважно комахами. При цьому кутикула жертви розривається і в середину тіла вводяться травні ферменти, що мають протеолітичну дію – здатність гідролізувати білки. Потім розріджений вміст жертви засмоктується. Живлення напіврідкою їжею мало наслідком те, що в арахнід навколоротові кінцівки не отримали характер щелеп у тому вигляді, якими вони є в комах. Хеліцери служать для схоплення і розривання здобичі. Вони переважно короткі і мають вигляд клешні. Іноді кінцевий членок хеліцер має вигляд кігтя, на кінці якого відкривається протока отруйної залози (наприклад, в павуків), або хеліцери колючі, голковидні (в багатьох кліщів). Тазики педипальп мають відростки – **ендити**, але вони переважно не служать для пережовування їжі, лише обмежують передротову порожнину, на дні якої розташований ротовий отвір. Верхня стінка цієї порожнини утворена епістомом з верхньою губою. В середині на ендитах педипальп та в глотці є волоски, крізь які фільтрується напіврідка їжа. Після живлення тверді частки зчищаються з волосків і викидаються назовні. Тентаклі педипальп служать органами дотику,

але іноді вони беруть участь в пересуванні (сольпуги, кененії), або вони хапальні, з клешнями (скорпіони, псевдоскорпіони) або з кігтевидними виростами (фрини).

У будові ніг характерно утворення членистої лапки з кігтиками – пристосування для пересування по суші. Жувальна функція ніг в арахнід втрачена, але коксендити в примітивних форм частково зберігаються. Ноги, особливо передні, мають велику кількість тактильних волосків, і разом зі тентаклями педипальп імітують вусики, що зникли.

Найбільше різноманіття в павукоподібних спостерігається щодо будови черевця. Число сегментів його заднього відділу – метасоми – поступово скорочується, і саме черевце вкорочується. Тільки в скорпіонів метасома складається, як і в еврипід, з 6 сегментів і кінцевого членика, і загальне число сегментів тіла рівне 19. У фрин та павуків у метасомі 5 сегментів, у сольпуг, кененій, косариків, рецинулеїв – 4, в псевдоскорпіонів – 3, у примітивних кліщів – 2 або 1, а в деяких паразитичних кліщів зникає не тільки метасома, але і кілька сегментів мезосоми. У деяких рядів павукоподібних сегменти метасоми, які лишилися, мають вигляд маленького стебельця (постабдомена), іноді з членистою хвостовою ниткою. Рівень розвитку передстатевого сегмента, що з'єднує просому та опістосому в різних павукоподібних різна. У скорпіонів, косариків, ріцинулід він не виражений, а в псевдоскорпіонів і в частини кліщів він, навпаки, вагомий як з'єднання. В обох випадках черевце широкою основою стикується з просомою. В інших арахнід цей сегмент менший за інших, іноді представлений вузьким стебельцем, що рухомо з'єднує просому і опістосому. На основі цього арахнід інколи штучно ділять на сидячочеревцевих та стебельцевочеревцевих. Рівень злиття сегментів черевця різний. Переважно їх межі добре помітні, але в більшості павуків та кліщів межі сегментів зникають. У багатьох кліщів просома та опістосома зливаються в одне ціле.

Кінцівки черевця арахнід перетворені в легені та інші спеціальні утвори. Вони є тільки на сегментах мезосоми. Найбільш повний набір видозмінених черевних кінцівок зберігся в скорпіонів: статеві кришечки на восьмому сегменті, гребневидні органи на дев'ятому, чотири пари легень на десятому – тринадцятому сегментах. У теліфонів, фрин, чотирьохлегеневих павуків по одній парі легень є на восьмому і дев'ятому сегментах, у тартарид та дволегеневих павуків – пара легень на восьмому сегменті, причому в дволегеневих павуків на місці легень на дев'ятому сегменті утворюються трахеї. У всіх павуків кінцівки десятого та одинадцятого сегментів перетворені в павутинні бородавки. В інших арахнід вони зникають взагалі. Іноді на їх місці відкриваються трахеї (в сольпуг та косариків), в інших випадках трахеї не мають стосунку до легень. Рудиментами кінцівок черевця є ще так звані коксальні органи, які є на восьмому – десятому сегментах у кененій та частини кліщів, в яких на черевці немає органів дихання. Вони мають вигляд маленьких мішечків, що вип'ячуються і наповнюються гемолімфою, служать органами відчуттів, що визначають вологість середовища (є гігрорецепторами). Вони розташовані біля тазиків ніг і при втраті тазиків ніг лишаються на їх місці. У кененій вони розташовані на черевці відкрито, а частина кліщів має коксальні органи є частиною складного зовнішнього статевого апарату, він бере участь в утворенні трьох пар видозмінених кінцівок восьмого – десятого сегментів. Система подібних коксальних органів найбільше розвинена у деяких багатоніжок і примітивних комах. Наявність коксальних органів на черевці кененій і нижчих кліщів вказує на те, що в цих дрібних форм легень ніколи не було.

Покриви тіла арахнід утворені хітинізованою кутикулою з шаром вистилаючих з середини плоских клітин – гіподермою. Щитки і членики кінцівок утворені твердою кутикулою, в місцях стику між ними кутикула більш тонка, еластична. Найбільш тверда кутикула кігтиків, пальців хеліцер. У деяких скорпіонів в кутикулі є відклади карбонату кальцію. Будова зовнішнього скелету різних арахнід відмінна і відображає рівень злиття сегментів. Просома захищена зверху твердим щитом, між тазиками ніг іноді є пластинка грудей (**стернум**). Тегрити і стерніти черевця переважно розчленовані в кожному сегменті. Але в частині косариків і багатьох кліщів тергити зростаються одне з одним і з просомальним щитом, утворюючи цільний спинний щит, іноді до них стикується частина стернітів черевця, тоді тіло заковане в панцир. В інших випадках, наприклад в павуків, щити є на просомі, а черевце вкрите еластичною кутикулою. Серед нижчих ґрунтових та ендопаразитичних кліщів

є форми з дуже тонкими покривами тіла, що позбавлені щитків. Встановлено, що кутикула арахнід має особливі оптичні властивості, вона має подвійне променезаломлення, тобто поляризує світло, що проходить крізь неї. Завдяки цьому в поляризаційному мікроскопі певні елементи покривів тіла світяться в темному полі. Ф. Гранжан вперше виявив це явище в кліщів і прийшов до висновку, що це обумовлене наявністю в кутикулі хітину особливої структури, яку він назвав актинохітином або променистим хітином. Розподіл актинохітину в екзоскелеті закономірний. В одних рядах павукоподібних він є тільки в товщі щитків, в інших тільки у волосках та щетинках, у третіх – в усіх перелічених місцях.

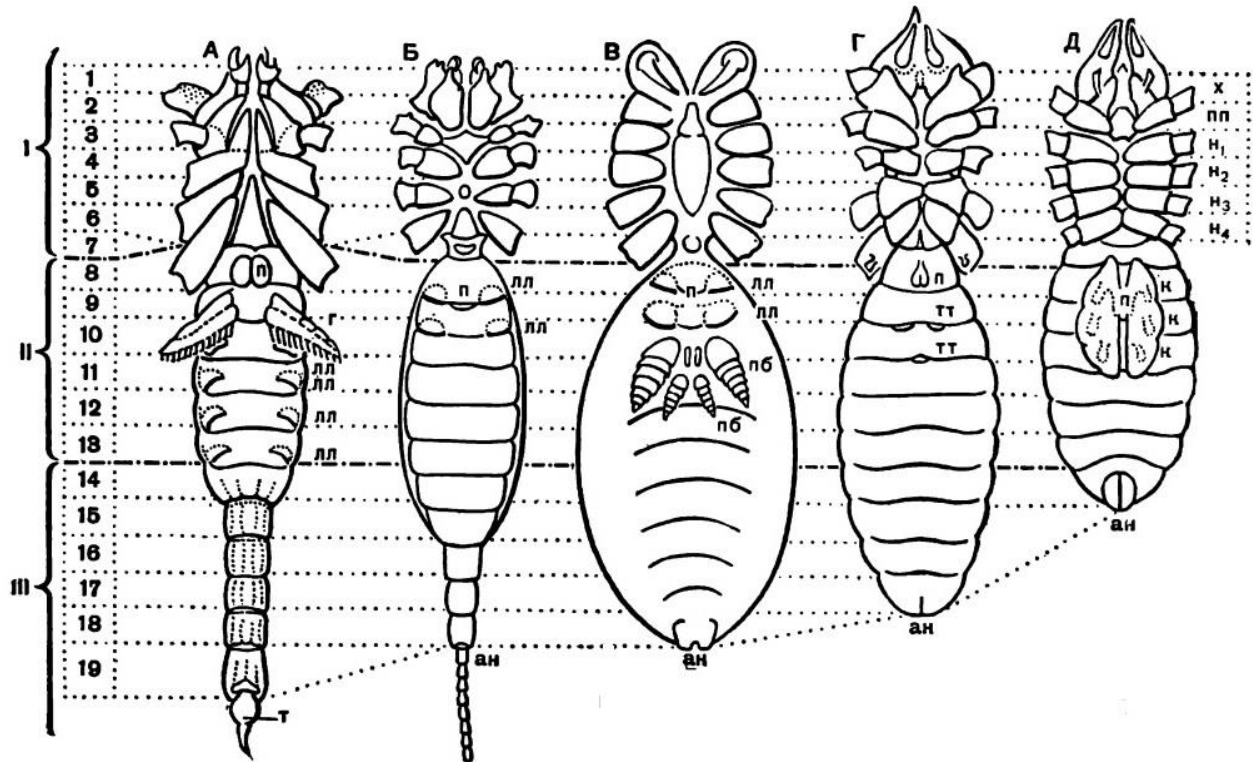


Рис. 4. Будова арахнід – схема сегментів з черевної сторони тіла.

А – скорпіона; Б – тіліфона; В – павука; Г – сольпуги; Д – примітивного акариморфного кліща; І – просома; ІІ – мезосома; ІІІ – метасома; 1 – 19 – сегменти тіла; т – хвостовий придаток; лл – стигми легень; тт – стигми трахей; п – статевий отвір; г – гребеневидні органи; пб – павутинні бородавки; к – коксальні органи; ан – анальний отвір; х – хеліцери; пп – педипальпи; н<sub>1</sub> – н<sub>4</sub> – ноги.

В утворенні головогрудей (просоми) в павукоподібних беруть участь акрон та 7 сегментів (сьомий сегмент недорозвинений). У сольпуг та деяких нижчих павукоподібних поєднані лише сегменти 4 пар передніх кінцівок, тоді як задні 2 сегменти головогрудей вільні, за ними слідує ясно розмежовані сегменти черевця. Тобто, в сольпуг є: передній відділ тіла, що відповідає по сегментному складу голові трилобітів (акрон + 4 сегменти), так званий пропельтідій; два вільних грудних сегменти з ногами та сегментоване черевце. Тобто, сольпуги належать до павукоподібних з найбільш розчленованим тілом.

Наступний по рівню розчленованості тіла ряд павукоподібних – ряд скорпіони, в яких головогруді злиті, але за ними слідує довге, 12-ти сегментне, як в *Gigantostroma*, черевце, що ділиться на широке передньочеревце (7 сегментів) і вузьке задньочеревце (5 сегментів). Тіло завершується тельсоном, що несе викривлену отруйну голку. Такий же характер сегментації (тільки без розподілу черевця на дві ділянки) в фрин, псевдоскорпіонів, косариків, деяких кліщів та в примітивних членистоногих павуків.



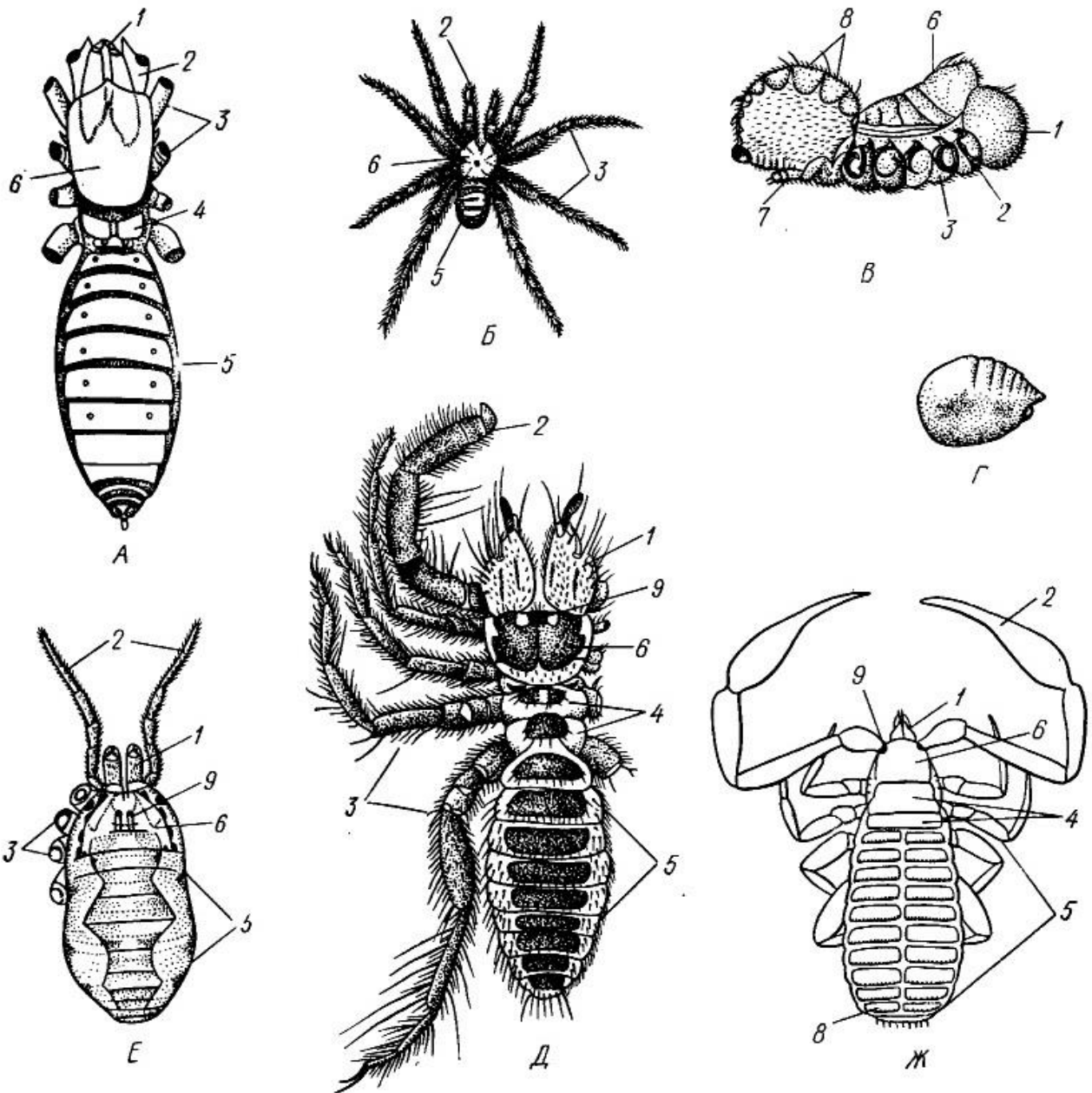


Рис. 5. Розчленування тіла павукоподібних. А – фрин *Trithyreus cambridgei* (Thorell, 1889) (= *Schizomus cambridgei* Thorell, 1889) (ряд Тартариди (Schizomida)), самка з зі спинної сторони (згідно праць Бернера); Б – павук *Liphistius malayanus* Abraham, 1923 (ряд Araneae), видно сегментацію черевця (згідно праць Абрагам); В – павук *Heptatela kimurai* (Kishida, 1920) (ряд Araneae), вигляд збоку (згідно праць Кашіда); Г – сегментоване черевце молодого павука родини Licosidae (ряд Araneae) (згідно праць Кестнера); Д – сольпуга *Galeodes aranejides* (Pallas, 1772) (ряд Solifugae), самець (згідно праць Лессера); Е – косарик *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 (ряд Opiliones), самець (згідно праць Лессера); Ж – псевдоскорпіон *Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758) (ряд Pseudoscorpiones) (згідно праць Баєра). 1 – хеліцери; 2 – педипальпи; 3 – ходильні ноги; 4 – задні сегменти грудей, вільні або такі, що ще не втратили меж; 5 – черевце; 6 – головогруді; 7 – павутинні бородавки; 8 – спинні щитки сегментів; 9 – очі.

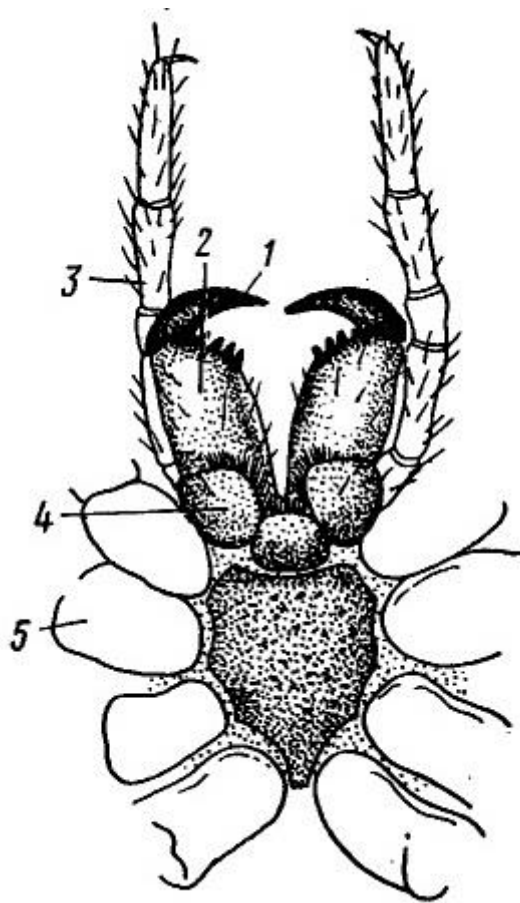


Рис. 6. Ротові органи павука *Araneus diadematus* Clerck, 1758. 1 – кінцевий кігтевий членок хеліцери; 2 – основний членок хеліцери; 3 – педипальпа; 4 – жувальний виріст основного членка педипальпи; 5 – основний членок ходильної ноги.

Наступний етап злиття тулубних сегментів простежується в більшості павуків та в деяких кліщів. У них не тільки головогруди, але і черевце являють собою суцільні нерозчленовані відділи тіла, але в павуків між ними є коротке і вузьке стебельце, що утворене 7-м сегментом тіла. Максимальний рівень злиття сегментів тіла простежується в деяких кліщів, в яких все тіло цільне, без меж між сегментами і без перетяжок.

Головогруди в павукоподібних несуть 6 пар кінцівок. Дві передні кінцівки беруть участь в захопленні і подрібненні їжі – це хеліцери та педипальпи. Хеліцери розташовуються спереду рота, частіше у вигляді коротких клішнів (сольпуги, скорпіони, псевдоскорпіони, косарика, деякі кліщі). Вони складаються з трьох члеників, кінцевий членок відіграє роль рухомого пальця клешні. Рідше хеліцери завершуються рухомим кігтевим члеником або мають вигляд двочленистих придатків із загостреним і зазубреним краєм, якими кліщі проколюють покриви жертв.

Кінцівки другої пари – педипальпи складаються з кількох члеників. За допомогою жувального виросту на основному членику педипальп подрібнюється їжа, тоді як інші членики працюють як щупальця. У представників деяких рядів (скорпіони, псевдоскорпіони) педипальпи перетворені в потужні клешні, в інших схожі на ходильні ноги.

Інші 4 пари кінцівок головогрудей складаються з 6 – 7 члеників і працюють як ходильні ноги. Вони завершуються кігтиками.

У дорослих павукоподібних черевце позбавлене типових кінцівок, хоча вони виникли від предків, що мали добре розвинені ноги на передніх черевних сегментах. В ембріонів багатьох павукоподібних (скорпіонів, павуків) на черевці закладаються зачатки ніг, які потім зникають.

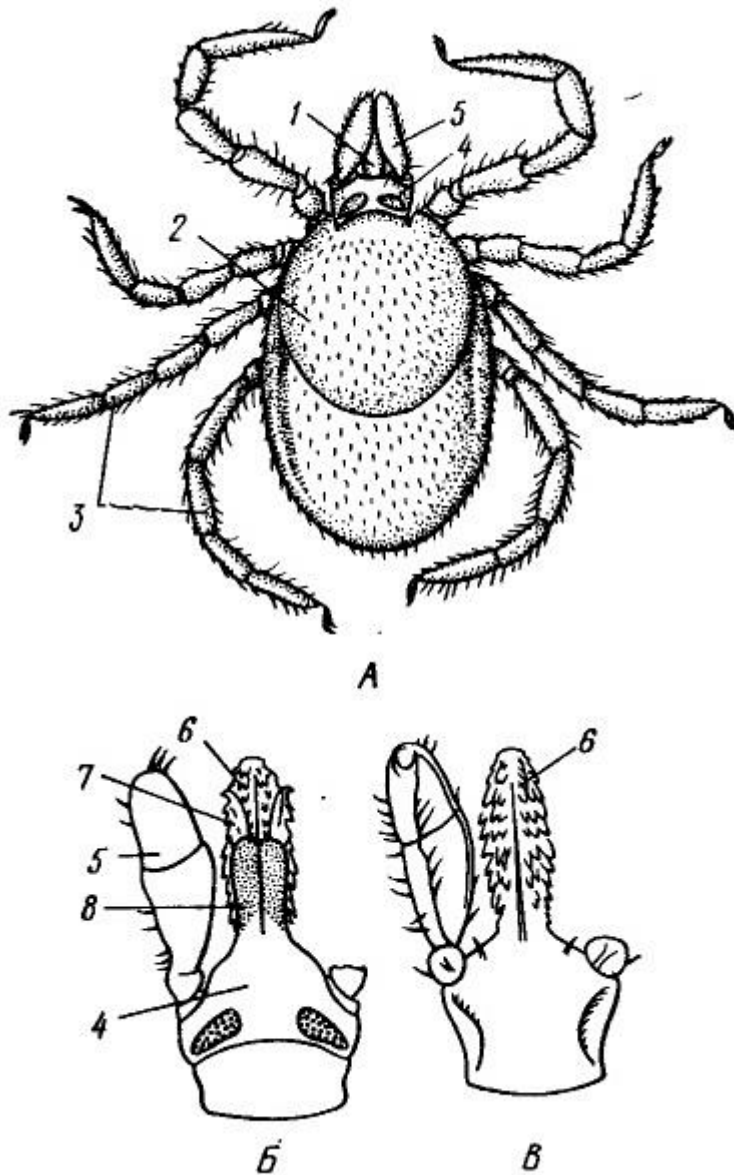


Рис. 7. Особливості морфології кліщів на прикладі кліща собачого (*Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758)). А – самка зі спинної сторони; Б – ротові органи зі спинної сторони; В – ротові органи з черевної сторони. 1 – хоботок; 2 – тулуб; 3 – ходильні ноги; 4 – основа хоботка; 5 – педипальп; 6 – гіпостом; 7 – хеліцери; 8 – криючі пластинки.

Але в дорослому стані редуковані залишки черевних ніг інколи зберігаються в модифікованому вигляді. У скорпіонів, зокрема, на першому сегменті черевця є пара статевих кришечок, під якими відкривається статевий отвір, а на другому – пара гребінчастих органів, що оснащені чисельними нервовими закінченнями і грають роль тактильних придатків. Всі вони є видозміненими рудиментами ніг. Такою ж є природа легневих мішків, що розташовані на сегментах черевця в скорпіонів, деяких павуків, псевдоскорпіонів. Павутинні бородавки теж утворилися з видозмінених кінцівок. На нижній поверхні черевця, спереду від порошниця в них розташовані 2 – 3 пари горбиків, що вкриті хетами. Ці горбики мають трубковидні протоки павутинних залоз. Гомологія цих павутинних бородавок черевним кінцівкам доводиться не тільки ембріональним розвитком, але і будовою їх у деяких тропічних павуків, в яких ці бородавки особливо сильно розвинені, складаються з кількох члеників і навіть нагадують ніжки.

### Анатомія павукоподібних

Шкіра павукоподібних складається з кутикули – неклітинної хітинової оболонки, екзоскелету, гіподерми – шару живих клітин, що продукують кутикулу, базальної мембрани, що ізолює шкіру від внутрішнього середовища організму. Сама кутикула являє собою складну трьохшарову структуру. Зовні розташований гідрофобний ліпопротеїновий шар, що захищає від втрати вологи і від надмірного зволоження. Це дозволило павукоподібним стати справжньою сухопутною групою тварин. Міцність кутикули обумовлюють хітин, білки, що задублені фенолами та інкрустують хітин. Похідними шкіри є залози, в тому числі отруйні та павутинні.

Як хижаки, арахніди змушені інколи долати сильну здобич. М'язи в арахнід добре розвинені, особливо м'язи просоми, що рухають кінцівками.

Дуже різноманітні залози покрівного гіподермального походження: залози передротової порожнини павуків, лобні та анальні залози фрин, ароматичні залози косариків. До цієї ж категорії належать отруйні та павутинні залози. Отруйні особливо розвинені в скорпіонів наприкінці членика черевця, в павуків отруйні залози відкриваються на гачках хеліцер, в псевдоскорпіонів та кліщів. Отруйний апарат скорпіонів та павуків служить ефективним засобом нападу і захисту. Павутинні залози є в псевдоскорпіонів, кліщів, павуків. У павуків вони особливо розвинені і відкриваються чисельними отворами на черевних павутинних бородавках.

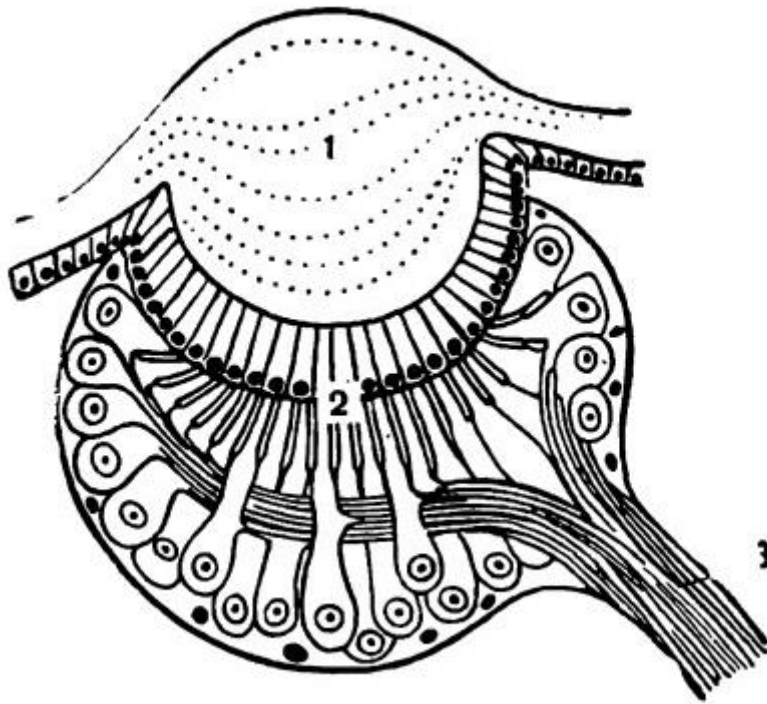


Рис. 8. Будова медіального ока арахнід. 1 – світлозаломлюючий апарат; 2 – сітківка; 3 – зоровий нерв.

Органи відчуттів утворюються шляхом диференціації клітин покрівного епітелію. Очі є на просомі в різному числі: до 5 пар в скорпіонів, переважно 4 пари в павуків та фрин, 2 чи 1 пара в більшості інших павукоподібних. Кененії та багато різних кліщів не мають органів зору – сліпі – живуть у п'яті. Очі типу простих очок – **оцелл**. Око має діоптричний апарат – кришталік, що утворений прозорим потовщенням кутикули, та скловидне тіло, а під ним шар чутливих клітин – ретина, що зв'язані волокнами зорового нерву з мозком.

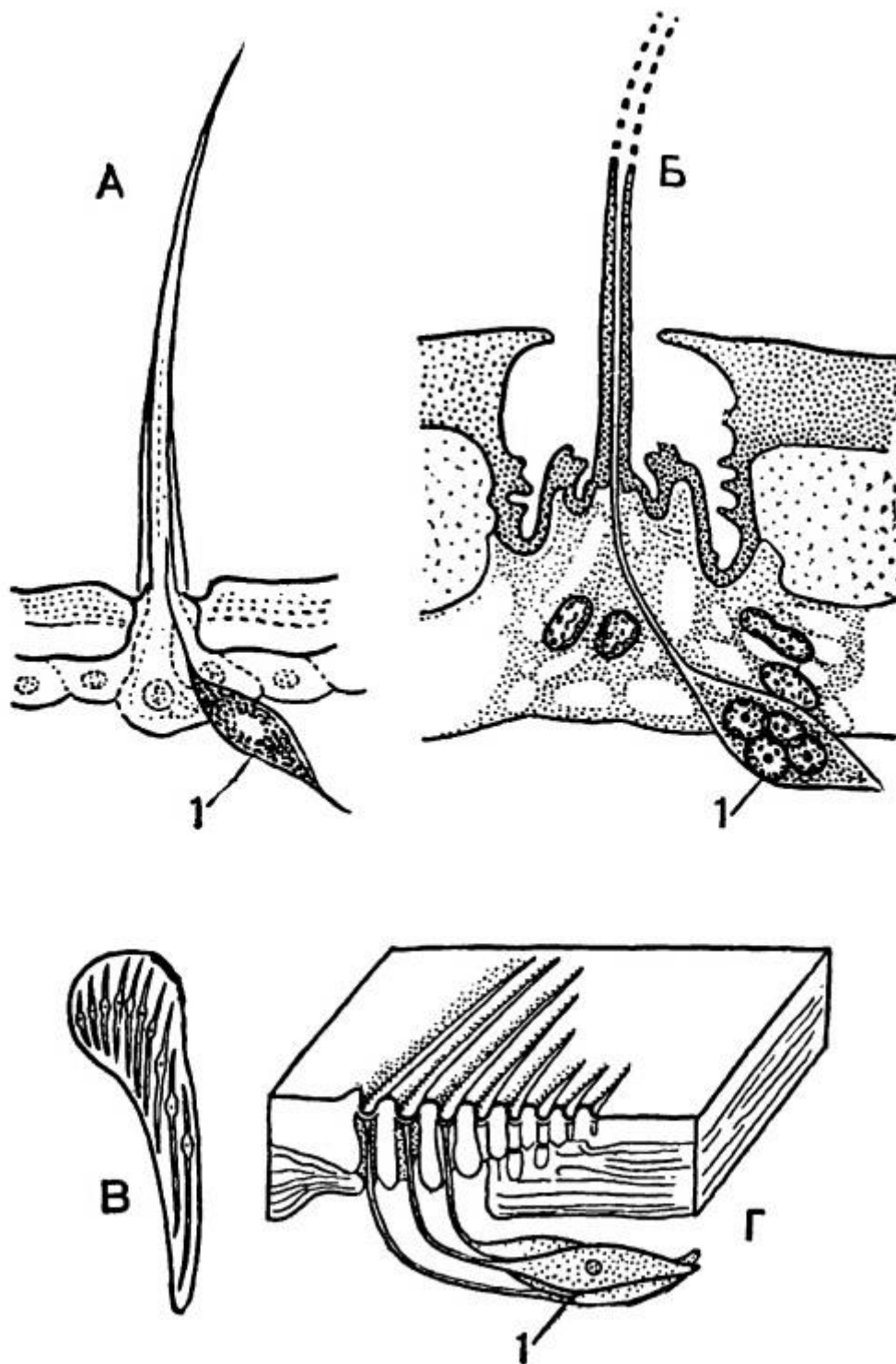


Рис. 9. Покривні органи відчуттів арахнід. А – чутливий волосок; Б – трихоботрія; В, Г. – ліровидні органи в розрізі і з поверхні; 1 – чутливі нервові клітини.

Пара середніх – головних очей і бокові відрізняються в деталях будови. Зорові можливості більшості арахнід обмежені, вони сприймають варіації освітлення та рух. Найкращий зір в сольпуг та павуків-вовків, павуків-стрибунів. Ці павуки мають предметний зір, але розрізняють об'єкти на порівняно близькій відстані.



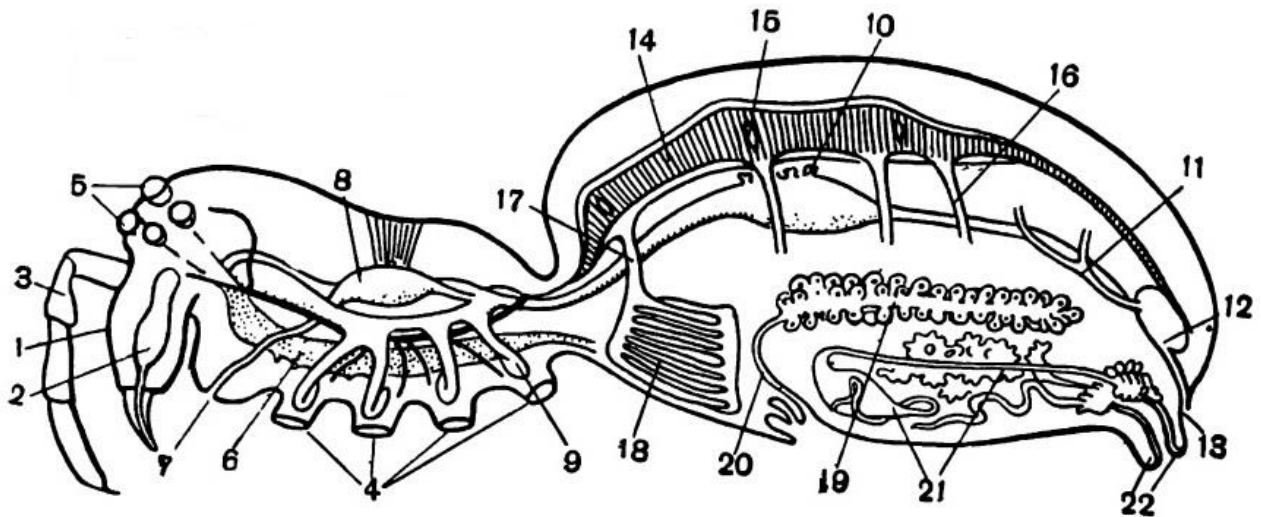


Рис. 10. Схема анатомії павука. 1 – хеліцери; 2 – отруйна залоза; 3 – педипальпи; 4 – ноги; 5 – очі; 6 – мозок; 7 – ротовий отвір; 8 – смоктальний шлунок; 9 – вирости кишківника; 10 – протоки печінки (печінка не показана); 11 – судини Мальпігі; 12 – клоака; 13 – анальний отвір; 14 – серце; 15 – остії; 16 – артерії; 17 – легенева вена; 18 – легені; 19 – яєчник; 20 – яйцевід; 21 – павутинна залоза; 22 – павутинні бородавки.

Слабкий зір багатьох павукоподібних компенсується чутливими органами дотику, що грають головну роль у поведінці арахнід. На тілі і кінцівках є чисельні чутливі волоски (**хети**), до основ яких підходять нервові закінчення чутливих клітин. По величині і формі ці волоски в арахнід надзвичайно різноманітні. Крім того, є спеціальні хети, що сприймають коливання – **трихоботрії**. Ці своєрідні органи є на педипальпах та ногах, іноді на тілі (в кліщів). Довгий волосок, що стирчить іноді потовщений на кінці, прикріплюється за допомогою тонкої мембрани на дні воронковидного заглиблення. Найменший струс чи подих вітру спричинює коливання цього волоска, що сприймаються групою чутливих клітин. Арахніди мають також органи хімічного відчуття, нюхальні і смакові. Органами хімічного відчуття є **ліровидні органи**, чисельні на тулубі і кінцівках. Це мікроскопічні щілини в кутикулі, що затягнуті тонкою мембраною, до якої підходять закінчення чутливої клітини. Ліровидні органи мають також функції механорецепторів, що сприймають рівень натягу кутикули. Більш складно влаштовані **тарзальні органи** на лапках передніх ніг. Чутливі смакові клітини знайдені на стінках глотки павуків.

Нервова система павукоподібних концентрована. Різноманітна в різних групах павукоподібних. Еволюційно пов'язана з черевним нервовим ланцюжком кільчастих червів, має чітку тенденцію до концентрації. Відсутність окремишньої голови, вусиків і складних очей призвело до того, що надглотковий нервовий ганглії, який ще називають головним мозком, що в комах інервує вусики, складні очі, у павукоподібних об'єднується з іншими нервовими вузлами просоми. Скорпіони мають парний надглотковий ганглії, що зв'язаний тяжами з підглотковим гангліозним сукупченням, і 7 гангліїв червеного нервового ланцюжка. Сольпуги, крім загальної нервової маси, є один черевний вузол. У більшості арахнід весь нервовий ланцюжок зливається в єдиний нервовий вузол просоми. Надглотковий нервовий ганглії, що називають ще головним мозком має складну будову: до його складу входять передній відділ, що інервує очі і включає протоцеребрум, задній відділ – тритоцеребрум, що інервує хеліцери. Характерний для інших членистоногих проміжний відділ мозку – дейтоцеребрум у павукоподібних відсутній. Причиною цього є зникнення антенул, що в інших членистоногих інервуються саме дейтоцеребрумом.

Метамерність черевного нервового ланцюжка чіткіше ніж в інших павукоподібних зберігається в скорпіонів. У них є крім головного мозку і навкологлоткових коннектив велика гангліозна маса в головогрудях на черевній стороні, що інервує 2 – 6 пару кінцівок і 7 гангліїв в черевному нервовому ланцюжку.

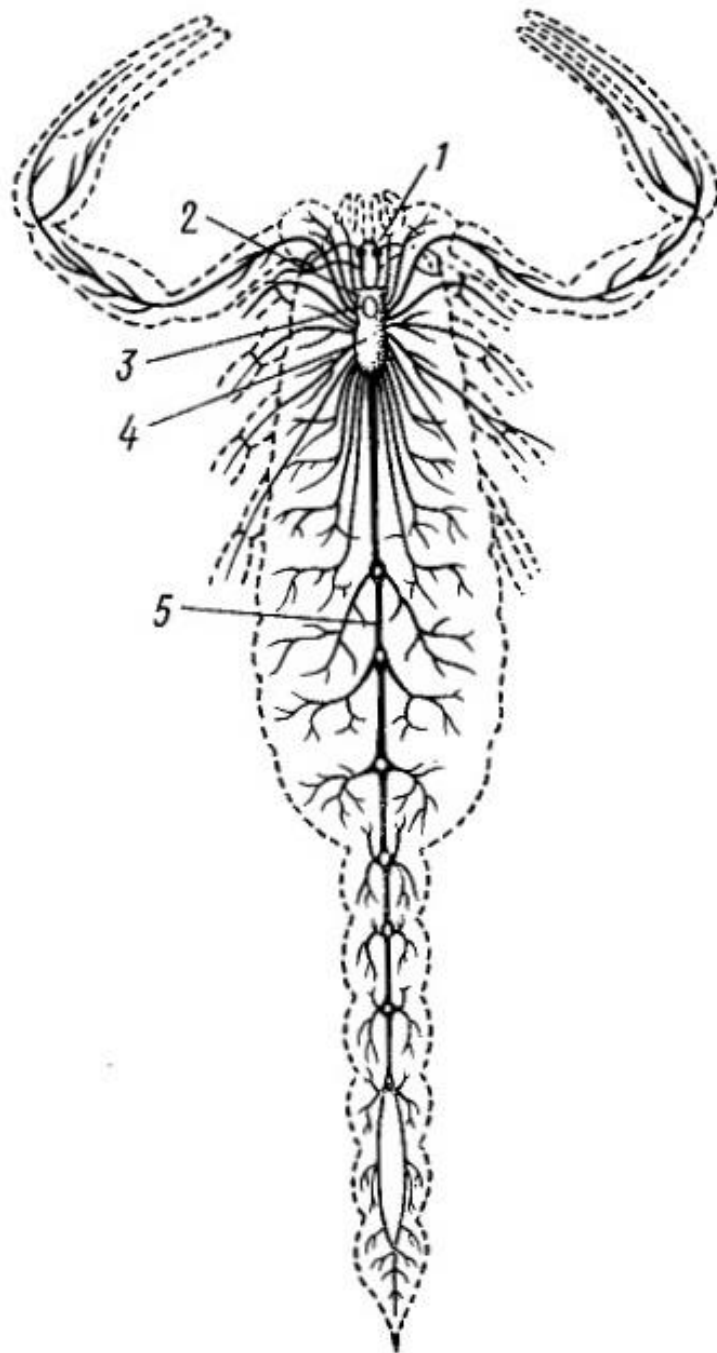


Рис. 11. Нервова система скорпіона *Androctonus* (згідно праць Ганшторма). 1 – очі; 2 – мозок; 3 – навкологлоткові коннективи; 4 – підглоткова гангліозна маса; 5 – черевний нервовий ланцюжок.

В сольпуг крім складного головогрудного ганглію в нервовому ланцюжку зберігся ще один вузол, а в павуків весь ланцюжок злився в єдиний головогрудний ганглій. У косариків та кліщів немає навіть межі між головним мозком і головогрудним ганглієм, у них нервова система утворює навколо стравоходу суцільне гангліозне кільце.

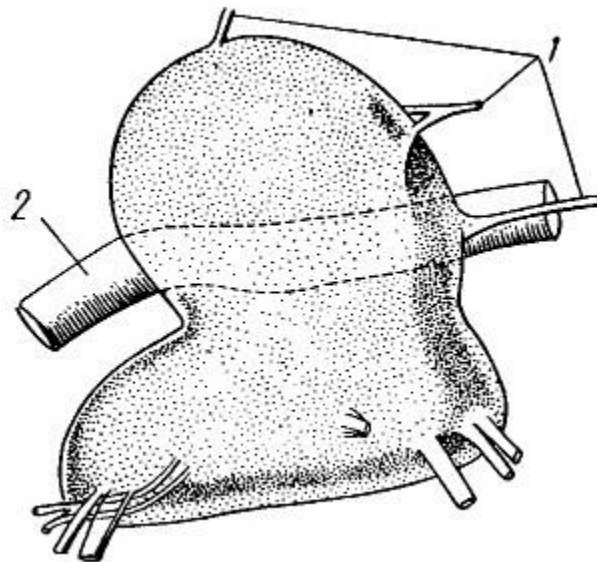


Рис. 12. Центральна нервова система косариків (Opiliones) (згідно праць Гольмгрена). 1 – нерви; 2 – стравохід, що пронизує нервову масу.

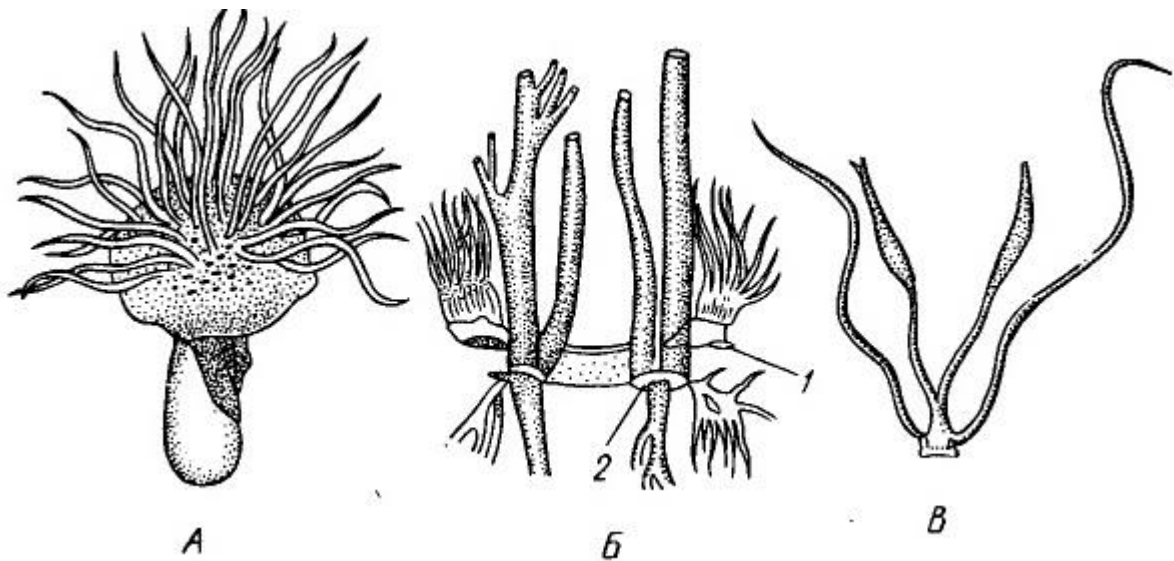


Рис. 13. Трахеї павукоподібних (згідно робіт Догеля). А – трахеї другої пари *Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758) (ряд Pseudoscorpiones). Б – трахеї павука *Nops coccineus* Simon, 1891 – дві пари трахейних пучків з відповідними стигмами 1 та 2. В – трахеї павука *Araneus diadematus* Clerck, 1758.

Травна система павукоподібних різноманітна. Кишківник арахнід ділиться на передній, середній і задній кишківник. Ротовий отвір веде в розширення – оснащену м'язами глотку, що служить для засмоктування напіврідкої їжі. Глотка переходить в тонкий стравохід, який в деяких форм, наприклад в павуків, має ще одне розширення – смоктальний шлунок. У передній кишківник відкривається пара слинних залоз. У павуків секрет цих слинних залоз та печінки здатних активно гідролізувати білки. Цей секрет вводиться в середину здобичі і активно перетравлює нутрощі жертви, перетворює їх на суспензію, що потім активно засмоктується павуком. Так відбувається зовнішнє травлення. Середній кишківник утворює кілька пар сліпих відростків, що збільшують його об'єм і поглинаючи поверхню. Так у павуків в головогрудях

середній кишківник утворює до основ кінцівок 5 пар сліпих залозистих мішків. Аналогічні вип'ячування є в кліщів, косариків. У черевці сліпі вирости кишківника добре розвинені і утворюють великий залозистий орган – печінку. Клітини печінки виділяють травні ферменти травлення, і в них відбувається внутрішньоклітинне перетравлення їжі.

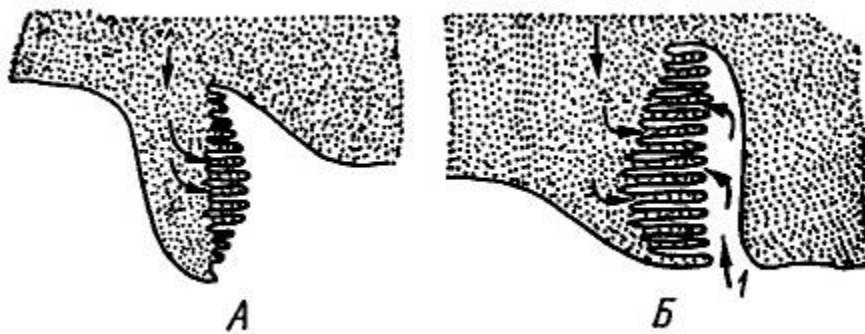


Рис. 14. Схема походження легеневих мішків павукоподібних. А – стадія мечохвоста; Б – стадія скорпіона. 1 – дихальна щілина легень. Стрілки показують потоки крові та повітря.

Велика кількість павукоподібних є хижаками, але є і паразити, що живляться кров'ю хребетних, є багато рослиноїдних форм, що живляться рослинними соками.

Задній відділ кишківника утворює клоаку, в якій накопичуються екскременти та екскрет виділення судин Мальпігі. Екскременти виводяться через короткий задній кишківник та анальний отвір. До кишківника арахнід переважно потрапляє рідка їжа, всі тверді частки затримуються фільтрами передротової порожнини та глотки. Павукоподібні – ненажерливі хижаки, арахніди здатні приймати велику кількість їжі, а потім довго голодувати. Голодування є можливим завдяки накопиченню поживних речовин в запасній тканині, що схожа на жирове тіло комах.

Органами виділення павукоподібних є **коксальні залози** та **судини Мальпігі**. Коксальні залози є залишками целомодуктів – посеgmentно розташованих видільних органів предків членистоногих – кільчастих червів. Вони мезодермального походження, складаються з екскреторного мішечка, звивистого протоку (лабіринту) і вивідного каналу, збереглися в павукоподібних в числі 1 або 2 пар, відкриваються біля основ ніг. Розвинені в одному або в двох сегментах головогрудей. Вони добре розвинені в ембріонів та в молодих особин, а в дорослих особин деградує та атрофуються. Сформовані коксальні залози складаються з кінцевого епітеліального мішка, петлевидного звивистого каналу, прямого вивідного протоку, сечового міхура, вивідного отвору. Кінцевий мішечок відповідає війчастій воронці целомодукту, отвір якого замкнутий залишками целомічного епітелію. Коксальні залози відкриваються біля основ третьої та п'ятої кінцівок.

Судини Мальпігі в павукоподібних – новоутвір. Це 1 або 2 пари сліпо замкнутих, іноді розгалужених трубочок, які відкриваються в кишківник біля клоаки. У клітинах їх стінок накопичується екскрети, що виводяться потім в клоаку. На відміну від трахейнодихаючих судини Мальпігі павукоподібних мають суто ендодермальне походження – утворюються із зачатку середнього кишківника. Крім цих спеціалізованих органів видільну функцію виконують кишківник, печінка, клоака та особливі клітини – **нефроцити**, що є в порожнині між органами. Головний продукт виділення арахнід – гуанін. Ця речовина в організмі арахнід знаходиться в системі біохімічних зв'язків з чорним пігментом меланіном, що разом з ним обумовлює чорне забарвлення покривів тіла. Як судини Мальпігі, так і клітини судин Мальпігі заповнюються гуаніном, що погано розчинний в воді і виводиться з організму у вигляді кристалів. Втрати вологи при цьому мінімальні – це дуже важливо для тварин, що живуть на суші.

Будови дихальної та кровоносної систем тісно пов'язані. Органи дихання арахнід двох різновидів по своїй природі. Це органи локалізованого дихання – легені, що були колись утворені з черевних зябрових ніжок водних форм, та органи дифузного дихання – трахеї, що виникли *de novo*, як більш досконале пристосування для дихання атмосферним повітрям. Кожен легеневий мішок заглиблюється в середину від щілинної стигми.

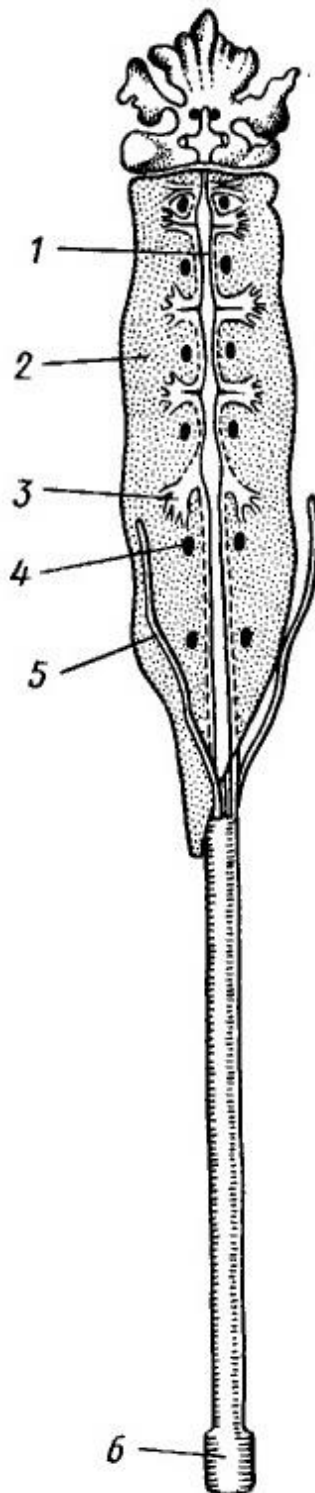


Рис. 15. Травна система скорпіона. 1 – середній кишківник; 2 – печінка; 3 – протоки печінки; 4 – дорзально-вентральні м'язи, що пронизують печінку; 5 – судини Мальпігі; 6 – задній кишківник.



Від внутрішньої стінки легеневого мішка відходять чисельні листовидні кишені, що складаються як сторінки книги. У кишенях циркулює кров, а між ними проходить повітря. Трахеї являють собою трубки, щ галузяться або не галузяться. Ці трахеї безпосередньо постачають кисень безпосередньо до органів, тканин чи навіть окремих клітин. Їх стінки утворені продовженням зовнішнього покриву тіла і вислані продовженням кутикули – інтимою, що має опорні потовщення: трахеї легко згинаються, стінки їх не злипаються.

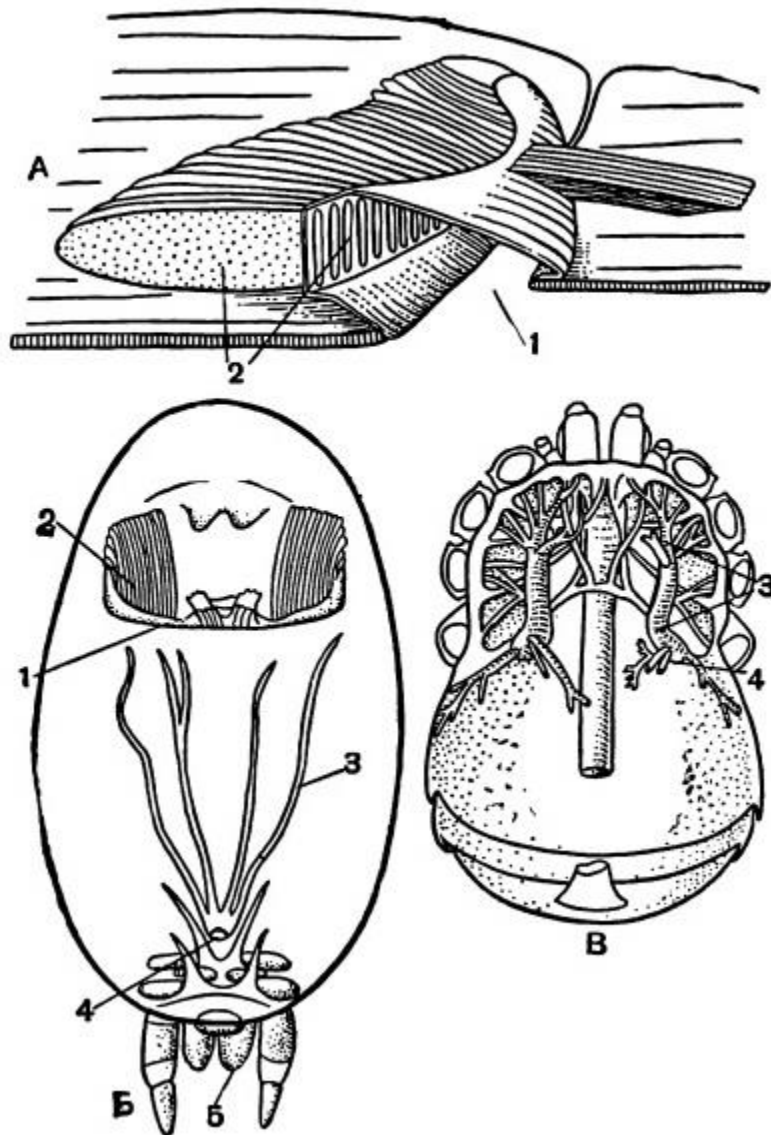


Рис. 16. Легені і трахеї арахнід. А – схема будови легень; Б – легені та трахеї дволегеневого павука; В – трахеї косарика; 1 – легенева стигма; 2 – легеневі кишені; 3 – трахеї; 4 – стигми трахей; 5 – павутинні бородавки.

Число пар легень відмінне, у низці випадків вони відсутні, замінюються трахеями, у деяких дрібних форм немає ні легень, ні трахей і дихання шкіряне (кененії, частина кліщів). Число трахейних стовбурів також відмінне, при цьому вони можуть відкриватися стигмами в різних місцях: на сегментах черевця, на боках просоми, біля основ хеліцер, що вказує на незалежне їх походження в різних арахнід. У деяких випадках трахеї займають місце легень (у сольпуг, дволегневих павуків) і виникли з них, хоча як органи вони не гомологічні легням. Загалом в арахнід трахейна система набагато менш розвинена, ніж у комах, переважно в арахнід не спостерігається дихальних скорочень черевця, які так характерні для комах.

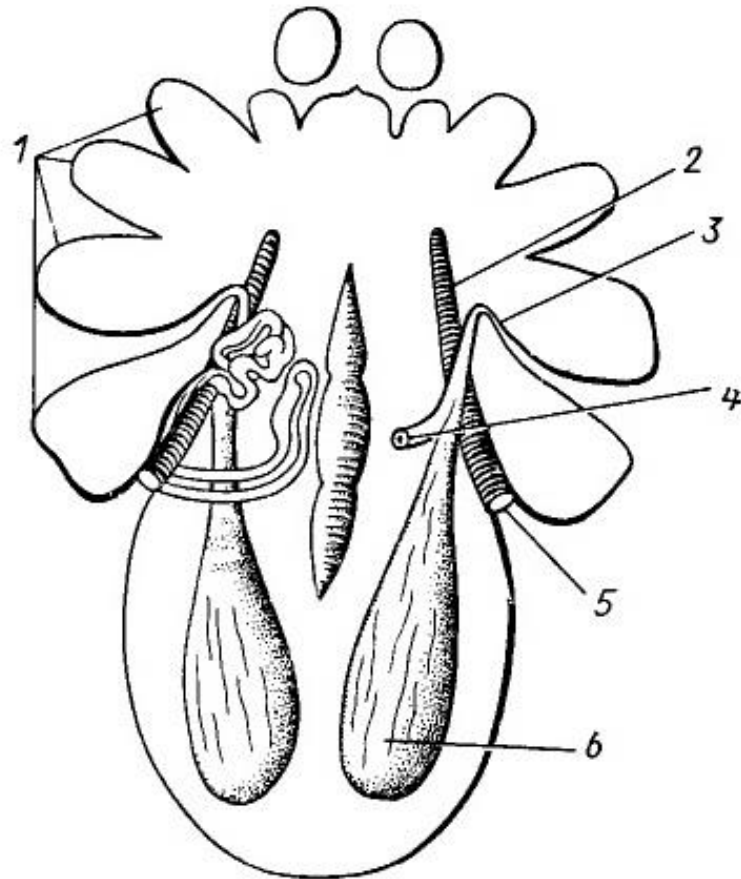


Рис. 17. Коксальні залози косарика *Eugagrella variegata* (Doleschall, 1859). 1 – основи ходильних ніг; 2 – трахейний стовбур; 3 – видільний отвір; 4 – вивідний канал залози; 5 – стигма; 6 – резервуар залози (сечовий міхур).

Кровоносна система арахнід добре розвинена в крупних форм, що дихають легенями. Є пульсуюча спинна судина – серце з кількома парами бокових отворів – **остій**, що оснащені клапанами. Від серця відходять передня та задня аорти, кілька посеgmentованих пар артерій, які галузяться. Кров (**гемолімфа**) з серця через артерії виливається в систему лакун – просторів між органами, збирається в легеневі синуси, збагачується киснем в легеневих кишнях, по легеневим венам повертається в навколосерцевий простір і через остії потрапляє до серця. Під час переходу від легеневого дихання до трахейного кровоносна система стає менш розвиненою, зменшується число артерій та остій серця. У скорпіонів і більшості фрін остій 7 пар, у сольпуг – 6 пар, в павуків від 5 до 2, у косариків – 2 пари, в кліщів серце у вигляді маленького мішечка з парою остій, або серце взагалі відсутнє. Кров переважно безколірна, є кров'яні клітини – гемоцити кількох типів, що переважно виконують функцію імунітету.

Арахніди роздільностатеві. Статеві залози (**гонади**) – яєчники та сім'яники розташовані в черевці і у вихідному стані парні. Іноді спостерігається об'єднання правої і лівої гонад. Так, у самців скорпіонів сім'яники парні, кожен складається з двох трубок, що пов'язані перемичками. У самок скорпіонів яєчник один і складається з трьох трубок, з яких середня є результатом поздовжнього злиття двох трубок. У багатьох арахнід парні гонади зростаються кінцями в кільце. Парні яйцеводи і сім'япроводи відкриваються непарним статевим отвором на восьмому сегменті. Будова вивідної частини статевої системи і копулятивні утвори різноманітні. У самок є розширення яйцеводів – матка і сім'яприймачі, в яких зберігається сперма.

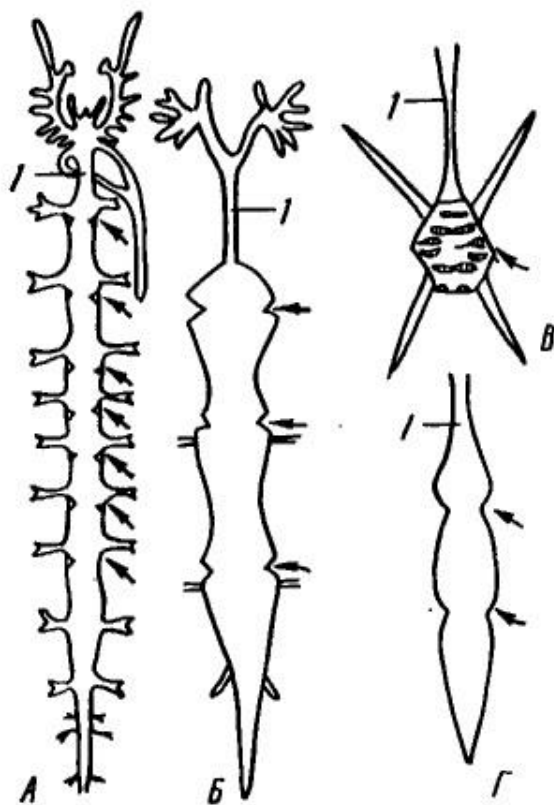


Рис. 18. Будова серця павукоподібних (згідно праць Ланге). А – скорпіон; Б – павук; В – кліщ; Г – косарик. 1 – аорта. Стрілками вказані остії.

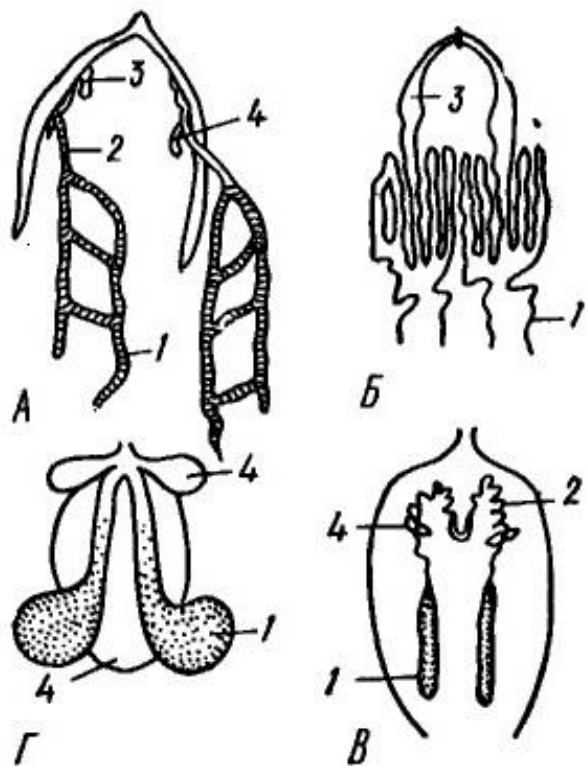


Рис. 19. Статевий апарат самців павукоподібних (згідно праць Ланга). А – скорпіон; Б – сольпуга; В – павук; Г – кліщ. 1 – сім'яники; 2 – сім'япровід; 3 – сім'яний міхур; 4 – додаткові залози.

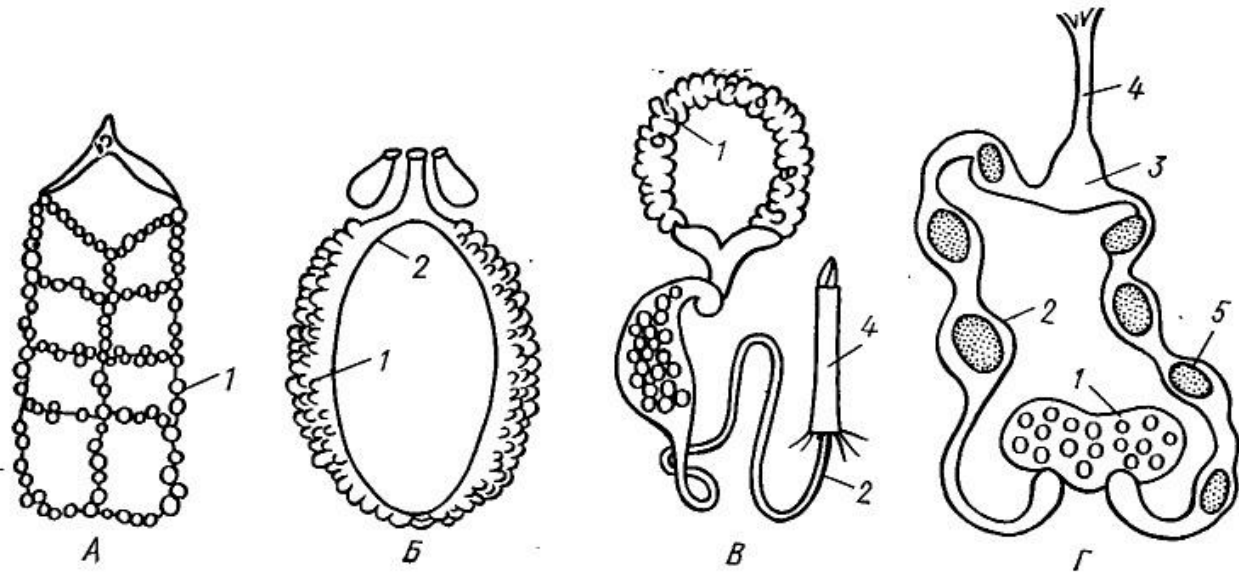


Рис. 20. Статевий апарат самок павукоподібних (згідно робіт Ланга). А – скорпіон; Б – павук; В – косарик; Г – кліщ. 1 – яєчник; 2 – яйцевід; 3 – піхва; 4 – яйцеклад; 5 – яйця в яйцеводах.

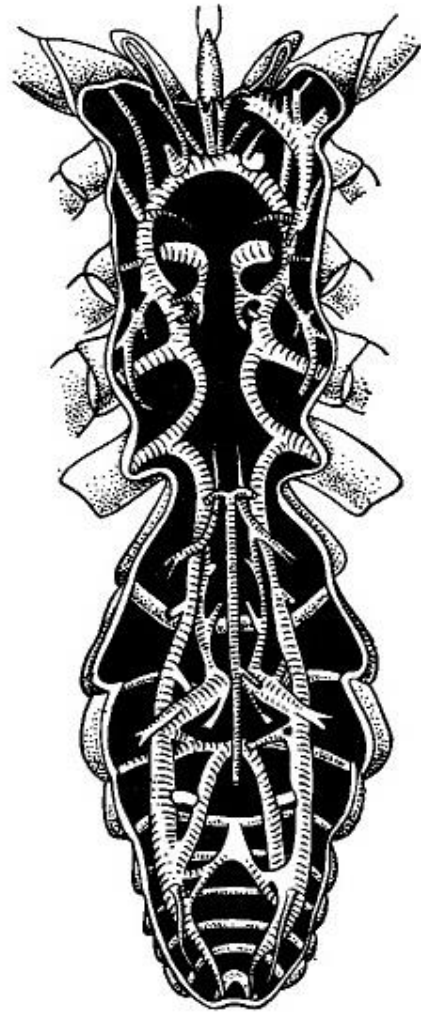


Рис. 21. Трахейна система сольпуги (згідно робіт Ланга).

## Біологія розмноження та індивідуального розвитку павукоподібних

Біологія розмноження різноманітна. Зовнішнє запліднення, яке властиве водним формам хеліцерових, змінилося на суші внутрішнім, спочатку вільним сперматофорним, а потім різними формами копуляції. При сперматофорному заплідненні сперматозоїди розміщені в спеціальному мішечку – капсулі – сперматофорі, що формується спеціальними залозами самців. Оболонка сперматофору захищає сперму від висихання. У найпримітивніших випадках, у багатьох кліщів, що живуть у вологому ґрунті, псевдоскорпіонів, самці лишають сперматофори на субстраті, самки знаходять їх і захоплюють зовнішніми статевими органами. При цьому особини здійснюють характерні взаємні рухи – шлюбні танці. У багатьох арахнід самець певним способом переносить сперматофор до статевого отвору самки, що частіше здійснюється за допомогою хеліцер, що мають особливі пристосування. Низка форм не має сперматофорів і сперма вводиться в статевий отвір самки за допомогою спеціальних копулятивних органів самця. Ці копулятивні органи самців утворюються або як власне зовнішній статевий апарат, або для копуляції служать зовсім інші органи, наприклад кінцеві членики тентаклів педипальп у самців павуків, або третьої пари ніг у рицинулей. Копуляція іноді супроводжується дуже складною поведінкою партнерів і є результатом цілої низки інстинктів, особливо в павуків.

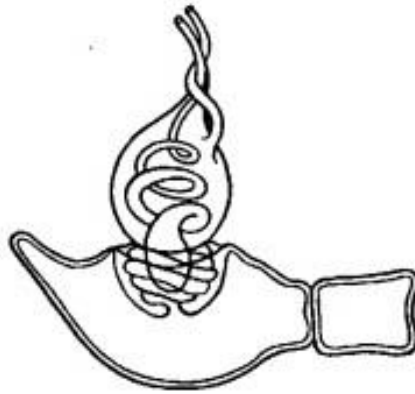


Рис. 22. Кінцеві членики – педипальпи самців павуків з копулятивним придатком, що містить сперму (згідно праць Догеля).

У деяких кліщів спостерігається партеногенез – розвиток яйцеклітин без запліднення. Іноді самці з’являються періодично, є чергування поколінь – партеногенетичне і сексупарне. Є форми, в яких взагалі самці невідомі.

Арахніди переважно відкладають яйця, але є форми з живородінням (деякі скорпіони, деякі кліщі). Плодючість арахнід сильно відрізняється в різних групах і видах. Частіше відкладається кілька сотень яєць, але є паразитичні кліщі, в яких самка відкладає до 30 000 яєць. Переважно яйця відкладаються кладкою по кілька десятків чи сотень. Протягом життя самка відкладає одну або декілька кладок – це залежить від біології виду і тривалості життя самок. Серед дрібних арахнід є форми, в яких яйця дозрівають і відкладаються по одному. Загальна плодючість при цьому невисока. Яйця арахнід багаті жовтком (дейтоплазмою). Основні процеси формування організму відбуваються під час ембріонального розвитку – в яйці. З яйця вилуплюється особина, що схожа на дорослу, тільки меншого розміру. Післязародковий розвиток прямиий, без метаморфозу, супроводжується ростом та линьками. Цей тип розвитку успадкований арахнідами від водних хеліцерових, в яких відбулась ембріонізація первісного метаморфозу. Тільки в кліщів у зв’язку з малими розмірами тіла і малим запасом дейтоплазми в яйці післязародковий розвиток є своєрідним метаморфозом.

Яйце у павукоподібних централітальне – в центрі яйця знаходиться запас дейтоплазми, що складається з ліпідів та ліпопротеїдів, активна цитоплазма і ядро розташовані



по периферії. Дроблення поверхневе – ділиться спочатку тільки ядро і утворюється багатоядерний синцитій, ядра якого розташовані на периферії. Потім навколо кожного ядра формуються повноцінні ізольовані біліпідними мембранами клітини. При цьому першими утворюються клітини, ядра яких потрапляють в так звану полярну плазму – цитоплазму з чисельними гранулами специфічної мРНК. Саме з цих клітин потім формуються клітини зародкової лінії – гоніоти. Шар клітин, що оточують дейтоплазму формують бластодерму. Дейтоплазма при цьому не ділиться між бластомерами. Подальший ембріогенез відображає еволюційне минуле арахнід: наприклад, в тих випадках, коли в дорослих зникає сегментація, вона виражена в ембріона. В ембріональному розвитку вдається простежити, як зачатки кінцівок черевця перетворюються в легені чи в інші органи.

У багатьох арахнід спостерігається турбота про нащадків. Самка відкладає яйця в спеціально вириту нірку і охороняє її. У павуків яйця заплітаються павутинним коконом, що переважно охороняється самкою в гнізді, чи самка носить цей кокон на собі. Молоді особини, що вилупились деякий час не живляться активно, їжею їм служить ембріональна дейтоплазма, що лишається в кишківнику. Молодь в цей час лишається в гнізді або на тілі матері (в скорпіонів, теліфонів, блукаючих павуків) і, тільки після линьки переходить до самостійного життя.

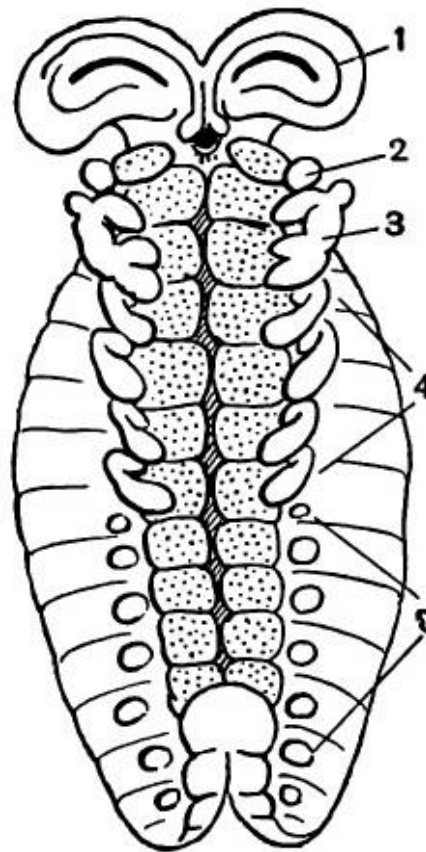


Рис. 23. Зародок скорпіона. 1 – лопасті голови; 2 – хеліцери; 3 – педипальпи; 4 – ходильні ноги; 5 – зачатки черевних кінцівок.

### **Життєвий цикл та еволюційно обумовлений спосіб життя**

Щодо характеру життєвого циклу арахніди дуже різноманітні. Тут можна відмітити два типи, між якими є переходи. Один екстремальний тип являє собою крупні довговічні форми, що живуть багато років (для них це вічність) і періодично розмножуються. Це деякі тропічні скорпіони, крупні павуки-птахоїди. Деякі з них живуть до 20 років і протягом цього довгого і насиченого бурхливими подіями життя не втрачають здатності линяти. При цьому типі

життєвого циклу індивідуальний розвиток довгий і статеве дозрівання досягається після довгого росту. Ці особини не утворюють великих сукупчень і чисельність таких форм в природі незначна.

Цей довговічний спосіб життя, що пов'язаний з великими розмірами тіла чи навіть гігантизмом і багаторазовим періодичним розмноженням, успадкований арахнідами від водних хеліцерових і не характерний для наземних членистоногих. Серед водних форм меростомові та великі ракоподібні мають саме такий спосіб життя. На суші такий спосіб життя є тільки в деяких арахнід, що живуть у вологих тропіках, де середовище життя тепличне.

Для більшості арахнід характерний інший, протилежний життєвий тип, що в своїх крайніх варіантах представлений в багатьох кліщів. Ці дрібні арахніди недовговічні, але розвиваються дуже швидко, покоління слідує одне за одним. Як тільки умови життя стають несприятливими, всі активні особини гинуть, лишаються живими яйця, що перебувають в стані спокою або спеціальні форми (молоді або дорослі), що здатні тривалий час пережити несприятливі умови (висихання, низьку температуру, відсутність їжі). Після того, як сприятливі умови знову настають, форми, що перебувають в стані спокою, прокидаються і починають активне життя, розмноження, чисельність популяції протягом короткого часу відновлюється.

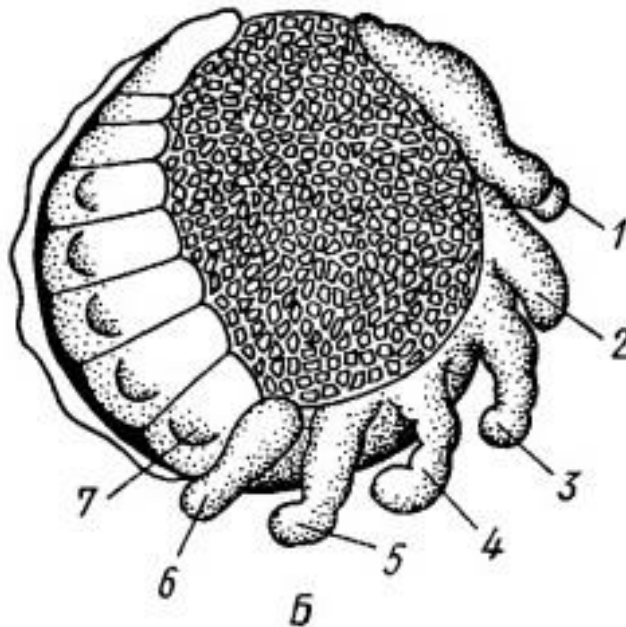


Рис. 24. Зародок павука. 1 – зачаток хеліцер; 2 – зачаток педипальп; 3 – 6 – зачатки ходильних ніг; 7 – зачатки черевних кінцівок.

Цей ефемерний спосіб життя, пов'язаний з малими розмірами тіла, високою швидкістю розвитку, з наявністю спеціальних анабіотичних стадій, дуже характерний для наземних членистоногих взагалі, зокрема для комах. Такий спосіб життя має важливе біологічне пристосування для життя на суші, де умови життя більш мінливі, ніж в морі. Крім різних випадкових змін, при виникненні цього життєвого типу відіграли свою роль періодичні сезонні явища, особливо в помірному кліматі. Більшість арахнід, наприклад павуків, представлені односезонними формами, що протягом літа встигають здійснити одну генерацію. Зимують переважно яйця чи молодь, що розмножується наступного року. Рідше арахніди мають 2 або 3 генерації на рік, тільки деякі кліщі встигають здійснити багато генерацій на рік.

Всі арахніди виникли від водних хеліцерових. Перехід до життя на суші супроводжувався виробкою чисельних пристосувань. Зяброве дихання змінилось легеневим, а потім стало доповнюватись і замінятись трахейним. Число сегментів тіла скоротилося, черевце

концентрувалося як один відділ. Відбулась подальша спеціалізація кінцівок головогрудей. Ноги втратили жувальну функцію, лапки поділились на членики, утворилось ходіння з опорою на стопу. Поширилось позакишківникова гідролізація їжі, навколоротові кінцівки пристосувались до цього своєрідного способу живлення. Диференціювалась складна система шкіряних органів відчуттів, особливо тактильних. Зміни відбулись у внутрішній будові – відбулась концентрація нервової системи, доповнення і заміна коксальних залоз судинами Мальпігі, скорочення кровоносної системи в зв'язку з переходом до трахейного і шкіряного дихання, особливо в дрібних форм. Змінилась біологія розмноження. Водяний тип зовнішнього запліднення замінився внутрішнім, спочатку вільним сперматофорним, потім різними способами копуляції. У деяких випадках виникло живонародження, турбота про нащадків. З'явився ефемерний тип життя, що властивий наземним членистоногим: здатність завершувати розвиток в обмежений термін, недовговічність, малі розміри дорослої форми, наявність анабіотичних стадій. Так була вирішена проблема переходу до життя на суші.

Але предки арахнід були доволі спеціалізованими водними хеліцеровими, після виходу на сушу нові адаптаційні структури могли розвинути лише на основі існуючих, дуже своєрідної організації водних форм, що обумовило низку обмежень. Якщо розглянути арахнід не зі звичайної точки зору – захоплення досконалістю адаптацій до навколишнього середовища, а з протилежної точки зору – обмежень та труднощів, що виникли завдяки минулій спеціалізації і які довелося долати або обходити. Таке розуміння дає змогу зрозуміти еволюцію арахнід. Показовим є порівняння арахнід з комахами – трахейнодихаючими тваринами, що є наземними по своїй природі. Дихання за допомогою легень, що утворилися з зябрових ніжок, в членистоногих з їх незамкненою кровоносною системою являє собою набагато менш досконалий спосіб газообміну, аніж трахейне дихання. Захист від висихання – головної небезпеки на суші – при наявності локалізованого легеневого дихання недосконалий, більшість арахнід для дихання потребують сильно зволоженого повітря. Оскільки арахніди стали на шлях легеневого дихання, трахейна система не розвинулась належно. Не дивлячись на чисельні спроби в цьому напрямку, трахейна система арахнід не досягла такої досконалості як у комах. Тільки сольпуги та косарики по рівню розвитку трахей нагадують комах. Дрібні тонкошкірі арахніди (кліщі, кененії), що живуть у вологому пригрунтовому повітрі, взагалі позбавлені суперечливого по своїй природі легенево-трахейного апарату і дихають через покриви тіла. Багато обмежень в житті на суші утворились завдяки відсутності рухомої голови з вусиками і щелепами і в особливостях атрофії складних очей. Арахніди були вимушені піти по шляху вдосконалення переважно органів дотику, імітуючи вусики кінцівками, орієнтації в оточуючому світі на дотик, що крім інших незручностей, обмежують ефективність полювання блукаючого хижака. Замість живлення за допомогою набору спеціальних ротових кінцівок – щелеп, пристосованих для вживання різноманітної їжі, що так властиво комахам, в арахнід виробився дуже однотипний спосіб живлення розрідженим вмістом жертви, тобто загальне хижацтво. Тільки частина кліщів зуміла вирватись з цієї одноманітності. Пряме скорочення післязародкового розвитку, пов'язане з великою кількістю дейтоплазми і пізнім вилуплюванням, з усіма перевагами мало ту негативну сторону, що на його основі не могли виникнути складні форми метаморфозу, які властиві комахам і відкрили перед ними широкі можливості адаптацій до різних умов життя. Тільки кліщі, з їх дуже своєрідним метаморфозом могли стати конкурентами комах.

У тому, як і на якому рівні долались і обходились ці еволюційно утворені обмеження, різні ряди арахнід відрізняються. Еволюційні можливості арахнід проявляються і у видовій різноманітності і в поширенні різних рядів арахнід. Із загального числа видів лєвова частка припадає на павуків та кліщів. З інших рядів досить багаті видами ряди косариків та псевдоскорпіонів, інші ряди нараховують лише кілька сотень чи навіть кілька десятків видів. Таке співвідношення не випадкове. Ряди, що мають мало видів – архаїчні, в їх способі буття чітко проявляються вищенаведені обмеження. Всі вони тісно пов'язані з ґрунтом та укриттями, де повітря вологе. Це хижаки-волоцюги, переважно нічні, що ловлять здобич на дотик і ховаються вдень в тріщинах ґрунту, під каміннями, в норах, або постійно живуть серед густої

рослинності, в лісовій підстилці, серед рослинних залишків. Ці групи павукоподібних поширені в тропіках. Тільки частина косариків та псевдоскорпіонів зустрічаються в помірних широтах.

Зовсім інакша ситуація з павуками та кліщами. Серед арахнід тільки вони зуміли подолати або обійти еволюційну обмеженість свого класу. Нечисельні примітивні представники цих груп – нижчі ніркові чи блукаючі павуки і примітивні кліщі – екологічно вони близькі до інших арахнід, але подальша еволюційна доля павуків та кліщів зовсім інша.

Вирішальне значення в еволюції павуків мала павутина, яка початково використовувалась для облаштування яйцевих коконів і вистилання укриття, а потім павутина стала застосовуватись для лаштування мисливських тенет. У житті вищих тенетників павутина – це все. Це і захисток, і пастка. У схові створюється сприятливий мікроклімат, що вкрай важливо для дихання павуків, тут павук підстерігає здобич, ховається від ворогів та негоди. Здобич потрапляє в мисливське мереживо, схоплюється на дотик при мінімальній участі органів зору і вбивається за допомогою хеліцер, які вприскують отруту. На павутині відбуваються спарювання, копуляція, з павутини плететься яйцевий кокон, у павутині ховається молодь, на павутинках молоді павучки розносяться вітром. Забезпечуючи себе всім необхідним, павуки зі своїми тенетами освоїли різні місця життя, широко заселили сушу і досягли розквіту. Маючи доволі стереотипну загальну морфологію вищі тенетні павуки виключно різноманітні щодо місць життя, щодо форми та забарвлення, щодо конструкцій мисливських тенет і поведінки. По складності поведінки і досконалості інстинктів павук майже досягли рівня комах.

Зовсім іншим шляхом обійшли труднощі адаптації до нового середовища кліщі. Вирішальну роль в еволюції кліщів відіграло те, що кліщі мали винятково малі розміри. Спочатку кліщі заселили ґрунт та лісову підстилку. Інші, більш крупні арахніди або риють нірки, або шукають об'ємні тимчасові укриття, які їм доводиться кидати виходячи на полювання. Кліщам це не потрібно. Вони настільки малі, що простору між часточками ґрунту чи залишків рослинності їм достатньо – це готова система печер та галерей. А умови життя тут для них цілком сприятливі: повітря вологе, їжа – дрібні безхребетні та мікрофлора завжди в надлишку. У ґрунті, лісовій підстилці, рослинних залишках, що розкладаються розвинувся цілий світ різноманітних кліщів, що служив і служить джерелом нових форм і подальшої еволюції. Вихід з ґрунту відбувався кількома напрямками. Одні переселились на рослини, інші на тварин в якості паразитів, треті заселили прісні води та море. Паразитизм отримав широке поширення серед кліщів, по своєрідності паразитичних форм кліщі перевершили навіть комах. Малі розміри кліщів відіграли тут вирішальну роль. Крім зовнішніх паразитів, що живляться кров'ю тварин або соком рослин, виникли такі своєрідні мікроскопічні форми, як коростяні кліщі, що живуть в шкірі, кліщі, що живуть у волоссяних сумках ссавців, паразити трахей комах, галоутворюючі кліщі, що живуть в галах – пухлинах рослин, які самі ж кліщі і викликають, виділяючи певні речовини.

Суттєву роль в еволюції кліщів відіграла різноманітність живлення, що виникла ще на ґрунтовій стадії еволюції кліщів. У ґрунті кліщі знайшли необмежений вибір їжі, різноманітна мікрофлора, бактерії, дріжджі, нижчі гриби, водорості, дрібні безхребетні. Для крупних арахнід вся ця дрібнота не цікава, але кліщам засмакувала. Одні кліщі стали харчуватися рослинною їжею, грибами, рослинними залишками що розкладаються, мікробіотою, інші – безхребетними, дрібними нематодами, дрібними членистоногими, в тому числі дрібними видами інших кліщів. Різноманітність способів живлення мало наслідком спеціалізацію ротових органів, виникли гризучі та колючо-смоктальні форми. У більшості кліщів хеліцери та педипальпи об'єдналися в окремий відділ – гнатосому, цим була забезпечена рухомість ротового апарату як цілого, це компенсувало відсутність рухомої голови. Різноманітність живлення мало свій вплив на перехід до паразитизму. Кліщі, що мали гризучий ротовий апарат і споживали органічні залишки започаткували чисельних паразитів птахів та ссавців. Ці паразити почали харчуватися шкірою, пір'ям, волоссям, шерстю, виділеннями шкіри. Хижаки,



що висмоктували дрібних членистоногих, перейшли до живлення кров'ю хребетних. Смоктальні рослиноїдні форми заселили вищі рослини.

Внаслідок малих розмірів яєць кліщі розвиваються з метаморфозом. По ходу пристосування до нових умов життя змінювалась не тільки доросла форма, але і способи метаморфозу, це розширило еволюційні можливості. Виникли форми, що розмножувались надзвичайно швидко, що були здатні протягом короткого терміну досягати величезної чисельності. Утворились спеціальні стадії, що впадали в анабіоз, стадії, що розселялися. По різноманітності кліщі перевершили павуків, хоч нині відомо ще не так багато видів кліщів – внаслідок недостатньої дослідженості.

Більшість рядів арахнід виявились обмеженими в освоєнні суші, тільки павуки та кліщі змогли піти далі, і з колоністів перетворилися в завойовників суші. Павуки та кліщі поширилися від тропіків до полярних країн і високих гір. Їх можна зустріти там, де життя дуже вбоге і біота дуже бідна. По чисельності в природі павуки та кліщі не поступаються кохам. Кожен ряд павукоподібних – у тому числі менші по числу видів ряди мають свої неповторні особливості і свої варіанти пристосувань. Хоча ці адаптації мають обмежений характер і не ведуть до таких грандіозних еволюційних наслідків, як в павуків та кліщів.

## Ряд Скорпіони (Scorpiones)

Скорпіони (Scorpiones) – найдавніший ряд не тільки серед арахнід, але і серед всіх наземних членистоногих взагалі. Скорпіони – це нащадки палеозойських еврептерид, вони є рідкісним прикладом серед членистоногих, коли по палеонтологічним матеріалам можна ретельно простежити перехід від водного до суходільного способу життя. Серед силурійських еврептерид знайдені форми дуже схожі на нинішніх скорпіонів, але ті форми жили у воді і дихали за допомогою черевних ніжок. У наземних скорпіонів ці зяброві ніжки перетворилися в легені. Змінилась також будова ходильних ніг. У водних форм вони завершувались гострокінцевим члеником (група загостреноногих – *Arohipodes*), у наземних форм ноги видовжились, їх кінцеві частини перетворилися в членисті лапки, що пристосовані до ходіння по суші (група двокігтикових – *Dionychoropes*). Наземні форми давніх скорпіонів подібні до сучасних скорпіонів, такі форми знаходять у відкладах кам'яновугільного періоду (карбону).

Скорпіони – хижі павукоподібні, морфологія їх настільки своєрідна, що закономірне їх виділення в окремий ряд. Вони мають 8 ходильних ніг, 1 пару хапальних кліщів, вузький сегментований хвіст, що утворює характерний вигин над спиною і завершується отруйним жалом. Еволюційна історія скорпіонів налічує 435 мільйонів років. Нині вони переважно живуть в пустелях, але насправді пристосовуються до дуже різних умов навколишнього середовища: їх можна знайти на всіх континентах крім Антарктиди. Відомо більше 2500 видів скорпіонів з 18 родин (за іншими класифікаціями з 27 родин) скорпіонів. З них 13 родин дожили до нашого часу, решта вимерли (за іншими класифікаціями до нашого часу дожило 22 родини). Класифікація і систематика скорпіонів нині активно переглядається з врахуванням молекулярних досліджень.

Скорпіони переважно полюють на різних безхребетних, але крупні види можуть полювати на дрібних хребетних. Кліщі використовують для утримання здобичі. Отруйне жало використовується для нападу і захисту. Під час спарювання скорпіони влаштовують цілий ритуал залицяння: самець і самка хапають одне одного за кліщі і починають своєрідний «танець» під час якого самець намагається приклеїти сперматофор до тіла самки. Для всіх відомих видів скорпіонів властиве живонародження і турбота про потомство. Поки екзоскелети молоді не затверднуть, самка носить дитинчат на своїй спині. Екзоскелети скорпіонів містять своєрідні флуоресцентні речовини, тому скорпіони мають властивість світитися в ультрафіолетовому світлі.

Всі види скорпіонів отруйні, але переважна більшість видів не становлять серйозної загрози для людини, здорові люди не потребують лікування після вжалення більшості видів скорпіонів. Але 25 видів скорпіонів мають сильну отруту, що здатна вбити людину. Ці види

скорпіонів живуть в тих куточках світу, де доступ людей до сучасної медицини мало ймовірний і дуже обмежений.

Образ скорпіона поширений в культурі та мистецтві. Одне сузір'я зодіаку було назване іменем скорпіона, є відповідний астрологічний знак. Давньогрецький міф розповідає про ворожнечу Скорпіона та Оріона, їхні сузір'я розміщені на протилежних сторонах неба.

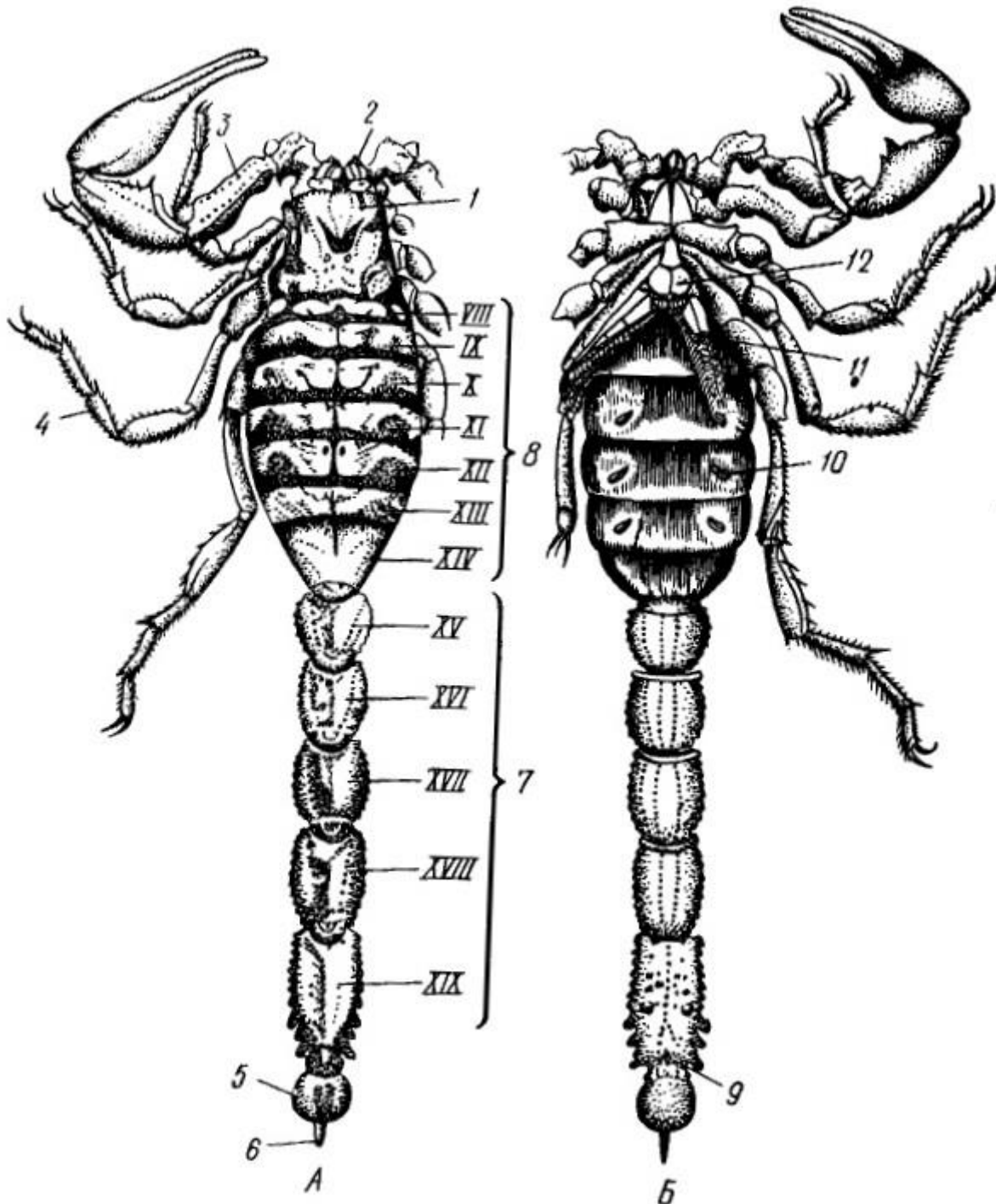


Рис. 25. Будова тіла скорпіона *Mesobuthus eupeus* (С. L. Koch, 1839). А – вигляд зі спинної сторони тіла; Б – вигляд з черевної сторони тіла; 1 – головогруди; 2 – хеліцери; 3 – педипальпи; 4 – ноги; 5 – тельсон; 6 – отруйна голка; 7 – задньочерев'я; 8 – передньочерев'я; 9 – анальний отвір; 10 – легеневі щілини; 11 – гребінчасті органи; 12 – статеві кришечки; VIII – XIX – сегменти червця.

**Етимологія назви.** Слово скорпіон з'явилося в староанглійській мові десь біля 1175 року. До староанглійської воно потрапило з французької, а сюди з італійської – scorpione, що в свою чергу успадковане від латинських слів scorpio, scorpium, що еквівалентні давньогрецькому слову σκorpion. Арабською мовою скорпіона називають аль-акраб (العقرب), можливо саме звідти пішло слово «краб» у європейські мови. Китайською скорпіон називається Сюе (蠍). В українську та інші слов'янські мови слово скорпіон прийшло безпосередньо з грецької.

**Еволюція скорпіонів.** Найдавніші скам'янілості скорпіонів знаходять в силурійських та девонських відкладах. Дискутабельно, чи ці скорпіони були наземними чи водними, але вони мали дихальну систему подібну до сучасних скорпіонів. Безперечно наземні види находимо у відкладах кам'яновугільного періоду. Описано більше 100 викопних видів скорпіонів. Найдавніший відомий викопний вид - *Dolichophonus loudonensis* Laurie, 1899 жив наприкінці силурійського періоду, знайдений у відкладах силуру на території нинішньої Шотландії. Скорпіон *Gondwanascorpio emzantsiensis* Gess, 2013 девонського періоду з Гондвани вважається найдавнішою з відомих суходільних тварин. Деякі палеозойські скорпіони мали складні фасеточні очі подібні до очей евриптерид. Тріасові роди скорпіонів *Protochactas* і *Protobuthus* належать до сучасних клад *Sarcoidea* і *Buthoidea* відповідно, що свідчить про давність походження сучасних видів скорпіонів.



Рис. 26. Закам'янілості *Gondwanascorpio emzantsiensis* Gess, 2013 девонського періоду.

**Філогенія.** Скорпіони є кладою легеневих павукоподібних, що мають своєрідні, так звані «книжкові» легені. Вони належать до класу павукоподібних, підтипу хеліцерових. Вимерлих *Eurypterida* називають ракоскорпіонами, хоча вони суттєво відрізняються від скорпіонів морфологічно: їхні хапальні кліщі були хеліцерами, не гомологічні кліщам скорпіонів. Скорпіони філогенетично більш близькі до павуків і сольпуг, аніж до ракоскорпіонів. Недавні дослідження наводять на думку, що псевдоскорпіони є сестринською групою скорпіонів у кладі *Panscorpiones*, яка разом із *Tetrapulmonata* становить кладу *Arachnopulmonata*. Внутрішня філогенія скорпіонів активно дискутується, але геномний аналіз послідовно розміщує родину *Bothriuridae*, як сестринську родину до класу, що складається з *Scorpionoidea* та *Sarcoidea*. Скорпіони диверсифікувалися між девоном і раннім карбоном. Основний поділ полягає в класах Бутіда та Іуріда. Ботріуриди розійшлися з іншими скорпіонами ще до того, як Гондвана розкололася на окремі масиви суші, що завершилося в юрському періоді. *Iuroidea* та *Chactoidea* нині не розглядаються як окремі класи.

**Таксономія.** Сьогоднішня класифікація скорпіонів базується на класифікації Солеглада (Soleglad) та Фета (Fet) (2003), що замінила старішу, неопубліковану класифікацію Стоквелла (Stockwell). Додаткові таксономічні зміни взяті з робіт Солеглада (2005). Класифікація, запропонована Фетом і Солегладом у 2003 році та в наступних роботах цих авторів, не стала загальноновизнаною; деякі зоологи її заперечують як помилкову. У загальних рисах ця класифікація виглядає наступним чином:

Ряд Скорпіони (Scorpiones)

Інфраряд Ортостерни (Orthosterni)

Парворяд Псевдохактіди (Pseudochactida)

Родина Псевдохактіди (Pseudochactidae)

Парворяд Бутіди (Buthida)

Родина Бутіди (Buthidae)

Родина Мікрохарміди (Microcharmidae)

Парворяд Херіліди (Chaerilida)

Родина Херіліди (Chaerilidae)

Парворяд Юріди (Iurida)

Родина Хактіди (Chactidae)

Родина Еускорпіїди (Euscorpiidae)

Родина Суперстітоніїди (Superstitioniidae)

Родина Вейовіди (Vaejovidae)

Родина Карабоктоніди (Caraboctonidae)

Родина Юріди (Iuridae)

Родина Ботріуріди (Bothriuridae)

Родина Геміскорпіїди (Hemiscorpiidae)

† Родина Протоішнуріди (Protoischnuridae)

Родина Скорпіоніди (Scorpionidae)

† Родина Палеоеускорпіїди (Palaeoeuscorpiidae)

Родина Гетероскорпіоніди (Heteroscorpionidae)

Вимерлі родини скорпіонів неясної спорідненості:

† Родина Археобутіди (Archaeobuthidae)

† Родина Палеопістакантіди (Palaeopisthacanthidae)

† Родина Протобутіди (Protobuthidae)

Інша класифікація нині живучих скорпіонів виглядає наступним чином:

Ряд Скорпіони (Scorpiones)

Парворяд Псевдохактіди (Pseudochactida)

Надродина Псевдохактіди (Pseudochactoidea)

Родина Псевдохактіди (Pseudochactidae)

Парворяд Бутіди (Buthida)

Надродина Бутіди (Buthoidea)

Родина Бутіди (Buthidae)

Родина Мікрохарміди (Microcharmidae)

Парворяд Херіліди (Chaerilida)

Надродина Херілоїди (Chaeriloidea)

Родина Херіліди (Chaerilidae)

Парворяд Юріди (Iurida)

Надродина Хактоїди (Chactoidea)

Родина Акравіди (Akraividae)

Родина Белізаріїди (Belisariidae)

Родина Хактіди (Chactidae)

- Родина Еускорпіїди (Euscorpidae)
- Родина Суперстітійїди (Superstitionidae)
- Родина Троглатайосіциди (Troglotayosicidae)
- Родина Тіфлохактіди (Typhlochactidae)
- Родина Вейовіди (Vaejovidae)
- Надродина Юроїди (Iuroidea)
- Родина Карабоктоніди (Caraboctonidae)
- Родина Гадруріди (Hadruridae)
- Родина Юріди (Iuridae)
- Надродина Скорпіоноїди (Scorpionoidea)
- Родина Ботріуріди (Bothriuridae)
- Родина Геміскорпіїди (Hemiscorpiidae)
- Родина Гормуріди (Hormuridae)
- Родина Ругодентіди (Rugodentidae)
- Родина Скорпіоніди (Scorpionidae)
- Родина Діплоцентріди (Diplocentridae)
- Родина Гетероскорпіоніди (Heteroscorpionidae)

**Поширення.** Скорпіони зустрічаються на всіх континентах, крім Антарктиди, де вони судячи по всьому вимерли в олігоцені після похолодання клімату. Різноманітність скорпіонів найбільша в субтропічних зонах, зменшується до полюсів і екватора, хоча скорпіони поширені в тропіках. Скорпіони не зустрічалися на британських островах, але були випадково завезені людьми, і тепер вони створили там популяцію. У Новій Зеландії та на деяких островах Океанії в минулому були невеликі популяції інтродукованих скорпіонів, але вони були винищені. П'ять колоній *Tetratrachobothrius flavicaudis* (De Geer, 1778) утворилося наприкінці XIX століття в Шірнессі в Англії на 51° пн. широти. Кілька видів занесено до Червоного списку МСОП; вид *Afroylchas braueri* (Kraepelin, 1896) класифікується як зникаючий (2014), вид *Isometrus deharvengi* Lourenço et Duhem, 2010 класифікується як зникаючий (2016) і вид *Chiromachus ochropus* (C. L. Koch, 1837) як вразливий (2014). Скорпіони є ксероколами, тобто вони в основному живуть у пустелях, але їх можна знайти практично в будь-якому наземному середовищі існування, включаючи високогір'я, печери та зони припливів. Вони здебільшого відсутні в бореальних екосистемах, таких як тундра, високогірна тайга та високі гірські вершини з альпійськими ліками. Найбільша висота, яку досягає скорпіон, становить 5500 метрів (18 000 футів) в Андах – це вид *Orobothriurus crassimanus* Maury, 1975. Що стосується мікроареалів, то скорпіони можуть мешкати на землі, на деревах, під каміннями або на піску. Деякі види, такі як *Vaejovis janssi* Williams, 1980, є універсальними та зустрічаються в усіх середовищах існування на острові Сокорро, Нижня Каліфорнія, тоді як інші, такі як *Euscorpium carpathicus* (Linnaeus, 1767), ендемік прибережної зони річок Румунії, займають вузькоспеціалізовані екологічні ніші.

**Морфологія та анатомія скорпіонів.** Розміри скорпіонів коливаються від 8,5 мм як у виду *Typhlochactas mitchelli* Sissom, 1988 з родини Typhlochactidae до 23 см *Heterometrus swammerdami* Simon, 1872 з родини Scorpionidae. Тіло скорпіона ділиться на дві частини або тагми: цефалоторакс або головогруди або просому та черевце або опістосому. Опістосома ділиться на широку передню частину, мезосому або передчеревце, і вузький хвостоподібний відділ – задню частину – метасому або постабдомен. Зовнішні відмінності між статями у більшості видів неочевидні, статевий диморфізм невиразний. У деяких скорпіонів метасома більш видовжена в самців, аніж у самок.

**Цефалоторакс.** Головогруди вкриті суцільним панцирем, мають такі придатки як очі, хеліцери (ротові кінцівки), педипальпи (які мають хели – chelae, які зазвичай називають кліщами) і чотири пари ходильних ніг. У скорпіонів є два ока на верхній частині головогрудей і зазвичай від двох до п'яти пар очей уздовж передніх кутів просоми. Незважаючи на те, що



очі скорпіонів не можуть формувати чіткі зображення, їхні головні центральні очі є одними з найбільш світлочутливих очей у тваринному світі, особливо при тьмяному освітленні, що дає можливість нічним видам використовувати світло зірок для навігації. Хеліцери знаходяться спереду і під панциром. Вони схожі на кліщі, мають три сегменти та гострі «зуби». Мозок скорпіона – надглотковий нервовий вузол знаходиться в задній частині головогрудей, прямо над стравоходом. Як і в інших павукоподібних, нервова система сильно зосереджена в просомі, але має довгий черевний нервовий ланцюжок із сегментованими гангліями, що є примітивною архаїчною ознакою. Загалом нервова система складається з надглоткового ганглію, навкологлоткової комісури і черевного нервового ланцюжка. Від надглоткового дволопатевого ганглію відходять нерви до очей, хеліцер, педипальп. У черевному нервовому ланцюжку розрізняють один великий підглотковий ганглій, що утворився внаслідок злиття усіх торакальних гангліїв, і сім абдомінальних, тобто три преабдомінальних та 4 постабдомінальних (що містяться в хвості) гангліїв.

У скорпіонів добре розвинені очі. На верхній стороні головогрудей містяться 3 — 6 пар очей, з яких одна пара, що відрізняється величиною і більш складною будовою, міститься посередині головогрудей і називається серединними очима, тоді як інші розташовані бічними групами поблизу переднього краю і називаються бічними очима. Останні складаються лише з кутикулярної лінзи й одного шару клітин — великих кінцевих нервових клітин з бічним стовпчиком і особливою кулькою, котра сильно заломлює світло, і менших, чи опорних клітин. Серединні очі мають одну велику кутикулярну лінзу, а під нею окремий безпігментний шар склоподібного тіла, відмежований перетинкою від прилеглого до нього шару кінцевих нервових клітин, чи ретини; у ретині кожен п'ять клітин з'єднані між собою в одну групу — так звану ретинулу, ізольовану від сусідніх ретинул шаром пігменту; кожна ретинальна клітина виділяє на своїй внутрішній поверхні склоподібний стовпчик, чи рабдомер, що з'єднується із сусідніми 4 рабдомерами в одну паличку, чи рабдом (rhabdom). Ці очі скорпіонів являють собою ніби перехід від простого ока до фасеткових очей членистоногих. Скорпіони мають ще своєрідні органи чуття — так звані гребенеподібні органи (pectines), що мають вигляд пластинки, облямованої на одній стороні зубчиками й у загальному нагадують гребінь; вони містяться на черевній стороні другого абдомінального сегмента, поблизу статевих отворів і містять багато нервових розгалужень. Вони служать органами дотику, їхнє близьке розташування до статевих органів свідчить про те, що вони відіграють важливу роль в процесі запліднення.

Педипальпи — це сегментовані кігтісті придатки, які використовуються для захоплення здобичі, захисту та в якості сенсорів. Сегменти педипальп (від найближчого до тіла членика і до найдалшого) — це тазик, вертлюг, стегно, колінце або чашечка (пателла), гомілка (включаючи нерухомий кіготь і манус) і тарсус - лапка (рухомий кіготь). Скорпіон має затемнені або зернисті підняті лінійні виступи, які називаються кілями на сегментах педипальп та інших частинах тіла; вони використовуються в систематиці, класифікації, визначенні видів. На відміну від деяких інших павукоподібних, у скорпіонів ноги не були модифіковані для інших цілей, хоча іноді їх використовують для риття, а самки можуть використовувати їх, щоб доглядати за потомством. Ноги скорпіонів вкриті пропріорецепторами, щетинками та сенсорними хетами – щетинками. Залежно від виду, ноги можуть мати шипи та шпори.

**Мезосома.** Мезосома або передчеревце є широкою частиною опістосоми. На ранніх стадіях ембріонального розвитку мезосома складається з восьми сегментів, але перший сегмент зникає до народження, тому мезосома у скорпіонів насправді складається з сегментів 2-8. Кожен з цих передніх семи сомітів (сегментів) опістосоми вкритий дорзально склеротизованою пластинкою, що називається тергітом. Вентрально соміти з 3 по 7 вкриті відповідними пластинками, які називаються стернітами. Вентральна сторона соміта 1 має пару статевих щитків, що вкривають гонопор. Стерніт 2 утворює базальну пластинку, що містить пектини, які функціонують як органи відчуття. Усі наступні чотири соміти, від 3 до 6, несуть пари дихалець. Вони служать отворами для дихальних органів скорпіона, відомих як книжкові легені. Отвори дихальця можуть бути щілинними, круглими, еліптичними або овальними



залежно від виду. Таким чином, є чотири пари книжкових легень; кожна складається з приблизно 140-150 тонких пластинок, наповнених повітрям всередині легеневої камери, з'єднаної з вентрального боку з передсерцевою камерою, яка відкривається в дихальце - стигма. Щетинки утримують ламели. М'яз відкриває дихальце і розширює камеру передсердя; дорзовентральні м'язи скорочуються, щоб стиснути легеневу камеру, витісняючи повітря, і розслабляються, щоб дозволити камері знову наповнитися. Загалом легені мають вигляд 8 повітроносних мішків, що занурені в порожнину тіла і відкриваються назовні щілинами – стигмами. Сьомий і останній сомїт не має відростків або будь-яких інших значущих зовнішніх структур.

Мезосома містить серце або «спинну судину», яка є центром відкритої кровоносної системи скорпіона. Серце складається з глибокої артеріальної системи, яка поширюється по всьому тілу. Синуси повертають дезоксигеновану кров (гемолімфу) до серця; кров повторно насичується киснем серцевими порами. Органи кровообігу не представляють замкнутої системи, знаходячись у зв'язку з лакунами або ділянками порожнини тіла. Серце міститься на спинній стороні в преабдомену і лежить між лопатами печінки, залягаючи в особливій оболонці, що відмежовує білясерцеву порожнину, наповнену кров'ю. Воно має вид довгої трубки, розділеної на вісім камер. Кожна камера постачена однією парою щілиноподібних отворів (остій) із клапанами; на обох кінцях серце продовжується в дві головні артерії: передню, спрямовану до голови (aorta cephalica), і задню, що йде в постабдомен (arteria posterior); крім того, від кожної камери відходить ще одна пара бічних артерій. Два відгалуження головної артерії утворюють навколо стравоходу судинне кільце, від якого відходить назад велика артерія, що залягає над нервовим ланцюжком. При скороченні серця кров надходить у передню і задню аорти і з них у дрібні судини і збирається нарешті в двох подовжніх черевних синусах, направляється потім у легеневі листочки, окислюється там і за допомогою особливих каналів повертається в білясерцеву порожнину (перикард), а відтіля через щілини при діастолі назад у серце.

Кишківник скорпіонів складається з трьох відділів: передньої, середньої і задньої кишки; ротовий отвір міститься на черевній стороні і веде в мускулисту глотку (pharynx), що діє як насос, що переходить у стравохід (oesophagus) на початку дуже вузький, що потім розширюється і приймає вивідні протоки двох великих слинних залоз. Стравохід переходить у середню кишку, у яку в області преабдомена відкривається за допомогою 5 пар вивідних протоків велика багатолопатева печінка, що заповнює проміжки між іншими органами. Середній кишківник поступово переходить у коротку задню кишку, що відкривається за допомогою порошиці назовні в останньому сегменті на черевній стороні.

Видільні органи скорпіонів складаються з двох довгих і тонких судин Мальпігі, що сліпо завершуються в порожнині тіла і впадають в задній відділ задньої кишки. До органів виділення історично відносять так звані лімфатичні залозки, що були знайдені у скорпіонів Ковалевським і являють собою пару мішкоподібних залоз або декількох неправильної форми залоз, що прилягають до нервової системи і містять амебоїдні (фагоцитарні) клітини, що активно поглинають різні чужорідні елементи, які потрапляють в тіло скорпіона – чужорідні речовини, бактерій, паразитів та ін.

Мезосома також містить репродуктивну систему. Жіночі статеві залози складаються з трьох-чотирьох трубок, які йдуть паралельно одна одній і з'єднані двома-чотирма поперечними анастомозами. Ці трубки є місцем як для утворення ооцитів, так і для ембріонального розвитку. Вони з'єднуються з двома яйцеводами, які в свою чергу з'єднуються з одним передсердем, що веде до статевого отвору. У самців дві статеві залози складаються з двох циліндричних трубок драбинчастої форми; вони містять кисти, які виробляють сперматозоїди. Обидві трубки закінчуються сім'явиносною протокою, по одній з кожного боку мезосоми. Вони з'єднуються із залозистими симетричними структурами, званими параксіальними органами, які закінчуються біля статевого отвору. Вони виділяють речовини на основі хітину, які утворюють сперматофор – порцію сперматозоїдів в капсулі. Всі скорпіони роздільностатеві, причому по зовнішньому вигляду самці і самки відрізняються лише

величиною. Чоловічі статеві органи складаються з однієї пари сім'яників, з яких кожен утворений із двох подовжніх тонких трубок, що залягають у преабдомені між лопатями печінки і з'єднані між собою поперечними каналами. Кожна пара трубок у передньому кінці тіла переходить у вивідний канал (*vas deferens*), що з'єднуються між собою в серединній лінії і відкриваються на черевній стороні тіла в першому абдомінальному сегменті назовні. У вивідні протоки відкриваються з кожної сторони по одному довгому і короткому мішечку, з яких перший є насінним міхуром (*vesicula seminalis*). Жіночі статеві органи містяться там же, де і чоловічі, і складаються з двох подовжніх трубок, що переходять дугоподібно на задньому своєму кінці в третю, середню, і, крім того, з'єднаних з нею чотирма поперечними каналами. Ця система трубок утворює у сукупності яєчники (*ovarii*). На передньому кінці від обох бічних трубок відходять яйцепроводи (*oviducti*), розширені веретеноподібно, які утворюють спермоприймачі (*receptacula seminis*); два яйцепроводи з'єднуються в одну непарну вивідну протоку, що відкривається назовні на черевній стороні тіла в першому абдомінальному сегменті. Жіночий, як і чоловічий статевий отвір прикрито двома пластинками — генітальною кришечкою, що є зміненими абдомінальними кінцівками і відповідними (по положенню) генітальній чи зябровій пластинці мечохвостів *Xiphosura*.

**Метасома.** «Хвіст» або метасома складається з п'яти сегментів і тельсона, що є хвостовим придатком. П'ять сегментів метасоми є кільцями тіла; у них немає чітко визначених тергітів та стернітів, вони збільшуються по довжині дистально. Ці сегменти мають кілі, хети та зубці, що використовуються для систематики і визначенні видів. Анус знаходиться на дистальному та вентральному кінцях останнього сегмента метасоми і оточений чотирма анальними сосочками та анальною дугою. Хвости деяких видів містять світлові рецептори. Тельсон включає пухирець, який містить симетричну пару отруйних залоз. Зовні він несе вигнуте жало, підшкірну голку, забезпечену чутливими волосками. Кожна з отруйних залоз має власну протоку для передачі секрету вздовж голчастої оболонки від цибулини залози до кінчика, де кожний з парних протоків має власну отруйну пору. Зовнішня м'язова система в хвості переміщує його вперед і просуває та проникає за допомогою акулеуса, тоді як внутрішня м'язова система, прикріплена до залоз, перекачує отруту через жало до передбачуваної жертви. Жало містить металопротеїни з цинком, які зміцнюють кінчик. Оптимальний кут жала становить приблизно 30 градусів відносно кінчика.

**Біологія скорпіонів.** Більшість видів скорпіонів ведуть нічний або сутінковий спосіб життя, знаходячи притулок протягом дня в норах, тріщинах у скелях і під корою дерев. Багато видів риють укриття під камінням довжиною кілька сантиметрів. Деякі можуть використовувати нори, зроблені іншими тваринами, включаючи павуків, рептилій і дрібних ссавців. Інші види риють власні нори, які відрізняються складністю та глибиною. Види роду *Hadrurus* риють нори глибиною понад 2 м. Копання здійснюється за допомогою ротових кінцівок, кігтів і ніг. У деяких видів, зокрема видів родини *Buthidae*, багато особин можуть збиратися в одному укритті; іноді до 30 особин. У деяких видів кілька самок об'єднуються для виховання потомства.

Скорпіони віддають перевагу місцям, де температура залишається в діапазоні +11 - +40°C, але можуть вижити при температурах від нуля до спеки в пустелі. Скорпіони можуть витримувати сильну спеку: види *Leiurus quinquestriatus* (Ehrenberg, 1829), *Scorpio maurus* Linnaeus, 1758 і *Hadrurus arizonensis* (Ewing, 1928) можуть жити при температурах +45 - +50°C, якщо вони достатньо зволожені. Пустельні види повинні справлятися з екстремальними змінами температури від дня до ночі або між сезонами; *Pectinibuthus birulai* Fet, 1987 живе в діапазоні температур від -30 до +50°C. Скорпіони, які живуть поза пустелями, віддають перевагу більш низьким температурам. Здатність протистояти холоду може бути пов'язана зі збільшенням цукру трегалози при зниженні температури. Деякі види впадають в зимку в сплячку. Скорпіони досить стійкі до іонізуючого випромінювання і витримують високі дози опромінення – вищі, аніж інші тварини такого ж рівня складності організації тіла. Це було виявлено на початку 1960-х років, коли скорпіони були одними з небагатьох тварин, які пережили ядерні випробування на полігоні Регган, Алжир.

Пустельні скорпіони мають низку пристосувань для збереження води. Ці скорпіони виділяють як кінцеві продукти метаболізму нерозчинні сполуки, такі як ксантин, гуанін і сечова кислота, не потребуючи води для їх видалення з організму. Гуанін є основним компонентом і максимізує кількість виведеного азоту. Кутикула скорпіона утримує вологу за допомогою ліпідів і воску з епідермальних залоз і захищає від ультрафіолетового випромінювання. Навіть при зневодненні скорпіон може переносити високий осмотичний тиск у крові. Пустельні скорпіони отримують більшу частину вологи з їжі, яку вони їдять, але деякі можуть поглинати воду з вологого ґрунту. Види, які живуть серед густої рослинності і при більш помірних температурах, можуть пити воду з рослин і в калюжах.

Скорпіон використовує своє жало як для вбивства здобичі, так і для захисту від хижаків. Деякі види роблять прямі, швидкі удари хвостом, тоді як інші роблять повільніші, більш кругові удари, які можуть легше повернути жало в положення, де воно може вдарити знову. *Leiurus quinquestriatus* (Ehrenberg, 1829) може махати хвостом зі швидкістю до 128 см/с під час оборонного удару.

**Вороги скорпіонів і їх захист.** На скорпіонів можуть нападати інші членистоногі, такі як мурахи, павуки, сольпуги та багатоніжки. Основними хижаками є жаби, ящірки, змії, птахи та ссавці. Сурикати спеціалізуються на полюванні на скорпіонів, відкушують їм жала та мають імунітет до їх отрути. Інші хижаки, пристосовані для полювання на скорпіонів, включають мишу-конику та пустельного довговухого кажана, які також несприйнятливі до їх отрути. В одному дослідженні 70% посліду пустельного довговухого кажана містили фрагменти скорпіонів. Скорпіони є господарями паразитів, включаючи кліщів, мух, нематод і деяких бактерій. Імунна система скорпіонів дає їм стійкість до зараження багатьма видами бактерій, але не захищає від всіх шкідливих паразитів і мікроорганізмів.

Під час загрози скорпіон піднімає кігті та хвіст у оборонній позі. Деякі види стридулюють, щоб застерегти хижаків, потираючи певні хети, жало чи кігті. Деякі види вважають за краще використовувати або кігті, або жало як захист, залежно від розміру відростків. Кілька скорпіонів, таких як скорпіони з роду *Parabuthus*, види *Centruroides margaritatus* (Gervais, 1841) і *Hadrurus arizonensis* (Ewing, 1928), вибризкують отруту вузьким струменем на відстань до 1 метра, щоб застерегти потенційних хижаків, можливо, вразивши їх в очі. Деякі види, наприклад види з роду *Ananteris* можуть скидати частини свого хвоста, щоб уникнути хижаків. Частини не відростають, залишаючи їх нездатними жалити і випорожнюватися, але вони все ще можуть ловити дрібну здобич і розмножуватися принаймні вісім місяців після цього.

**Живлення.** Скорпіони зазвичай полюють на комах, зокрема на коників, цвіркунів, термітів, жуків і ос. Інша здобич включає павуків, сольпуг, мокриць і навіть дрібних хребетних, включаючи ящірок, змії і ссавців. Види з великими кігтями можуть полювати на дощових черв'яків і молюсків. Більшість видів є поліфагами і споживають різноманітну здобич, хоча деякі можуть бути вузькоспеціалізованими; *Isometroides vescus* (Karsch, 1880) спеціалізується на риючих павуках. Розмір здобичі залежить від розміру виду. Кілька видів скорпіонів є хижаками, які сидять і чекають, тобто вони чекають коли здобич опиниться біля входу в нору або біля неї. Інші активно шукають здобич на великій площі. Скорпіони виявляють жертву за допомогою механорецепторних і хеморецепторних волосків на тілі і захоплюють її кігтями. Дрібних тварин просто вбивають за допомогою кігтів, таку стратегію мають види з великими кігтями. Більшу та агресивнішу здобич жалють і вбивають отрутою.

Скорпіони, як і інші павукоподібні, мають зовнішнє позакишківникове травлення. Хеліцери, які є дуже гострими, використовуються для витягування невеликих кількостей їжі зі здобичі в передротову порожнину під хеліцерами та панциром. Травні соки з кишечника виділяються в їжу, а перетравлена їжа потім всмоктується в кишечник у рідкому вигляді. Будь-яка тверда неперетравлювана речовина (наприклад, фрагменти екзоскелету) захоплюється щетинками в передротовій порожнині та викидається. Всмоктана їжа за допомогою глотки перекачується в середню кишку, де далі перетравлюється. Відходи проходять через задню кишку і виходять із заднього проходу. За один прийом їжі скорпіони можуть споживати велику

кількість їжі. Вони мають ефективний орган зберігання їжі та дуже низький рівень метаболізму, а також відносно неактивний спосіб життя. Це дозволяє деяким видам скорпіонів виживати протягом шести-дванадцяти місяців голодування.

**Спарювання.** Скорпіони розмножуються статевим шляхом. Скорпіони роздільностатеві, є самці і самки. Види деяких родів, таких як *Hottentotta* і *Tityus*, а також види *Centruroides gracilis* (Latreille, 1804), *Liocheles australasiae* (Fabricius, 1775) і *Ananteris coineaui* Lourenço, 1982 можуть розмножуватись партеногенезом, з незапліднених яєць розвиваються нормальні особини. Самки, що готові до запліднення, виробляють спеціальні феромони, які приваблюють блукаючих самців.



Рис. 27. Шлюбний танець скорпіонів. Самець і самка здійснюють *promenade à deux*.

Самці починають залицяння, рухаючи тілом вперед-назад, не рухаючи ногами, така поведінка відома як тремтіння. Схоже, це викликає певні коливання, які вловлює самка. Потім пара встановлює контакт, використовуючи свої педипальпи, і виконує шлюбний танець під назвою *promenade à deux* (фр. - «прогулянка для двох»). У цьому танці самець і самка рухаються вперед-назад, дивлячись один навпроти одного, поки самець шукає відповідне місце для прикріплення свого сперматофора. Ритуал залицяння може включати кілька інших видів поведінки, таких як «поцілунок» хеліцерами, під час якого самець і самка хапають один одного за ротові частини, або здійснюють «арбр дуа» - *arbre droit* (фр. - «вертикальне дерево»), коли партнери піднімають задню частину тіла і труться хвостами, або здійснюють так зване сексуальне вжалення, під час якого самець жалить самку в хелу або в мезосому, щоб таким чином підкорити її. Танець може тривати від кількох хвилин до багатьох годин, в залежності від виду і смаків партнерів. Під час ритуального танцю самець переважно тягне за собою більш пасивну самку. Коли самець знаходить відповідний стабільний субстрат, такий як тверда земля, агломерований пісок, камінь або кора дерева, або самець розчищає субстрат використовуючи ноги і хвіст, він відкладає сперматофор і направляє по ньому самку протягуючи її над сперматоформ так, що сперматофор опинився під статевим отвором самки. Статеві кришки самки відкриваються і охоплюють сперматофор. Два пакети сперми видавлюються в



спермоприймач, що знаходиться біля матки. Таке запліднення називають зовнішньо-внутрішнім.



Рис. 28. Самка скорпіона *Compsobuthus weneri* (Birula, 1908) з потомством на спині.

Під час запліднення певну роль відіграють гребінчики з чисельними рецепторами – гребінчиками тактильно аналізується субстрат і сперматофор. Вони настобурчуються під час пересування скорпіонів. Вважається, що ці гребінчики виконують низку функцій, в тому числі вони є органами рівноваги. Це дозволяє сперматофору проникнути в її статеві кришки, що викликає вивільнення сперми, таким чином запліднюючи самку. Потім у самки утворюється пробка для спарювання, яка запобігає її повторному спарюванню до народження дитинчат. Потім самець і самка розлучаються і розбігаються. Про статевий канібалізм під час якого самки з'їдають самців після спарювання є лише окремі повідомлення, судячи по всьому ці події випадкові, а не закономірні.

**Народження і розвиток.** У деяких видів скорпіонів вагітність може тривати більше року. Скорпіони мають два типи ембріонального розвитку: апойкогенний і катойкогенний. В апойкогенній системі, яка в основному зустрічається у скорпіонів родини Buthidae, ембріони розвиваються в багатих жовтком яйцях всередині фолікулів. Катойкогенна система розвитку виявлена у скорпіонів родин Hemiscorpiidae, Scorpionidae та Diplocentridae, і включає ембріонез, що відбувається в дивертикулі яєчника, що має структуру, схожу на соску – пристосування для живлення ембріонів. Ембріони живляться виділеннями особливого залозистого придатку. На відміну від більшості павукоподібних, які є яйцекладними і вилуплюються з яєць, скорпіони всі живородні. Скорпіони становлять рідкісний виняток серед наземних членистоногих – живородіння і турбота про потомство. У деяких видів скорпіонів виявлено яйцевиводіння, коли самки відкладають яйця в яких зародки вже розвинені і одразу вилуплюються з яйця.

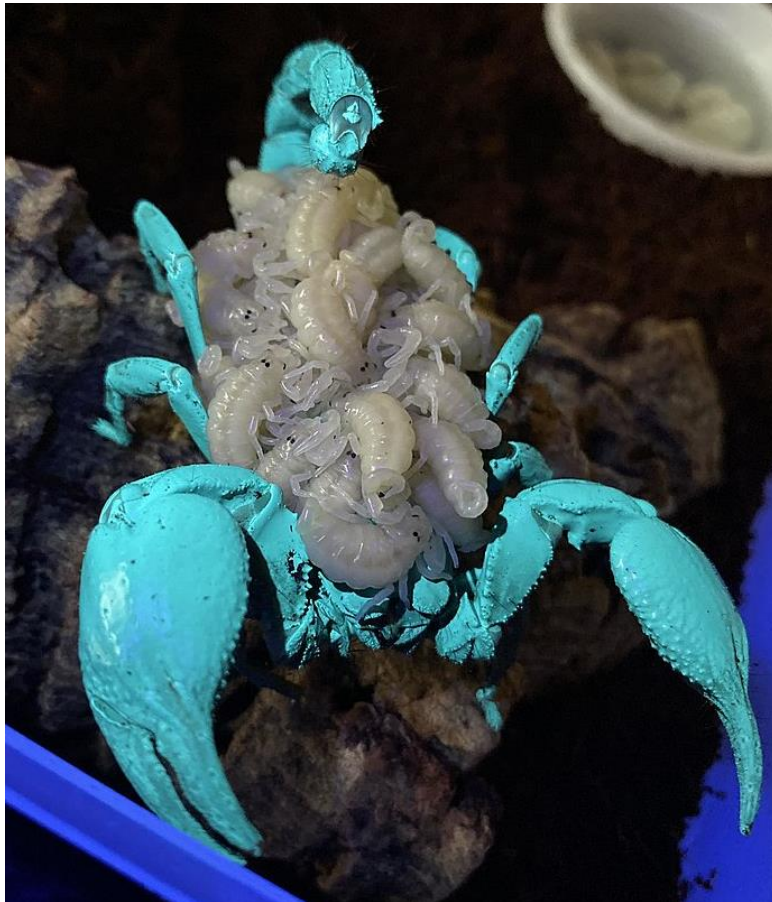


Рис. 29. Самка скорпіона світиться в ультрафіолетовому світлі, тоді як дитинчата не світяться.

Розмір виводку залежить від виду, має від 3 до понад 100 дитинчат. Розмір тіла скорпіонів не корелює ні з розміром виводку, ні з тривалістю життєвого циклу. Перед пологами самка піднімає передню частину свого тіла і згинає педипальпи та передні ноги під собою, щоб зловити дитинчат (утворює таким чином так званий «родовий кошик»). Молодняк один за одним виходить із статевих отворів з-під статевих кришок, викидає зародкову оболонку, якщо така є, і поміщається на спину матері, де залишається, доки не пройде принаймні одну линьку. Період перед першою линькою називається проювенільною стадією; дитинчата не можуть харчуватися або жалити, але мають присоски на лапках, якими тримаються за матір. Цей період триває від 5 до 25 днів, залежно від виду. Весь виводок линяє вперше одночасно в процесі, що триває 6-8 годин, знаменуючи собою початок ювенільної стадії. Особини на ювенільній стадії розвитку нагадують менші версії дорослих особин із повністю розвиненими кліщами, волосками та жалами. Вони все ще м'які та позбавлені пігментів, тому продовжують їздити на спині матері для захисту. Протягом наступних кількох днів їх покриви стають більш твердими та пігментованими. Вони можуть тимчасово залишити матір, повертаючись, коли відчують небезпеку. Після того, як екзоскелет повністю затвердіє, дитинчата можуть полювати на здобич самостійно і незабаром можуть покинути свою матір. Скорпіон може линяти в середньому шість разів, перш ніж досягти зрілості, яка може відбутися лише у віці від 6 до 83 місяців, залежно від виду. Деякі види скорпіонів можуть жити до 25 років.

**Флуоресценція скорпіонів.** В ультрафіолетовому світлі скорпіони світяться яскравим синьо-зеленим кольором під впливом опромінення певної довжини хвилі. Причиною такої флуоресценції є наявність в кутикулі певних пігментів, зокрема, таких як бета-карболін. Ультрафіолетова лампа вже давно стала стандартним інструментом для нічних польових досліджень цих тварин. Флуоресценція виникає в процесі індивідуального розвитку скорпіонів



під час склеротизації кутикули та збільшується в інтенсивності з кожною наступною линькою скорпіонів. Ця флуоресценція може відігравати певну роль у здатності скорпіонів орієнтуватися за допомогою світла.

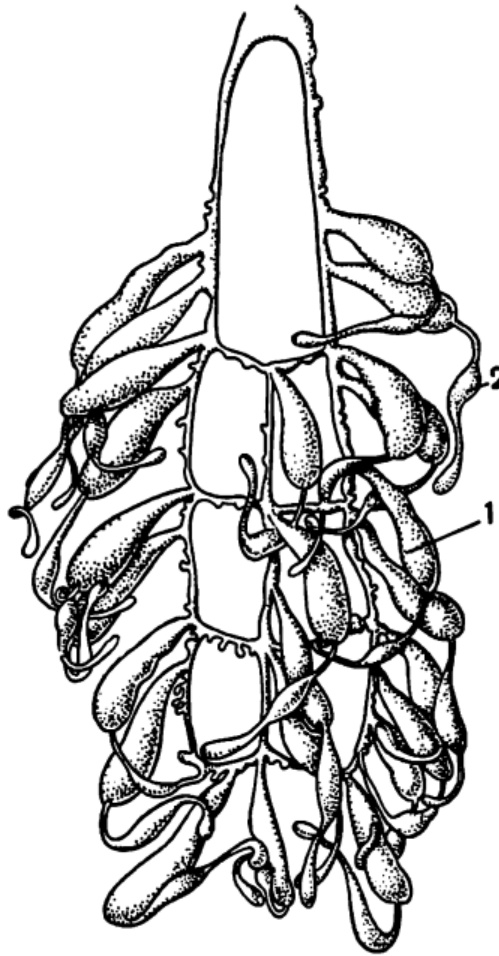


Рис. 30. Яєчник вагітної самки скорпіона *Scorpio maurus* Linnaeus, 1758. 1 – камери із зародками; 2 – живильні придатки.

**Скорпіони і людина.** Отрута скорпіона служить для того, щоб швидко вбити або паралізувати здобич. Укуси багатьох видів скорпіонів неприємні і болісні для людини, але лише 25 видів скорпіонів мають отруту, смертельну для людини. Ці види належать до родини Buthidae, і включають види з родів *Leiurus*, *Hottentotta*, *Centruroides*, *Androctonus*. Особливо небезпечними є скорпіони для людей, що мають алергію до отрути скорпіонів.

Перша допомога при вжаленні скорпіоном є симптоматичною, включає знеболювання. Випадки дуже високого кров'яного тиску лікуються препаратами, які знімають тривогу та розслаблюють кровеносні судини. Враження скорпіоном із високим рівнем токсичності та смертності зазвичай пов'язане з надмірною вегетативною активністю та серцево-судинними токсичними ефектами, або нервово-м'язовими токсичними ефектами. Препарат «Antivenom» — специфічні ліки при отруєнні скорпіоном у поєднанні з підтримуючими заходами, включаючи вазодилататори у пацієнтів із серцево-судинними токсичними ефектами та бензодіазепіни, коли є нервово-м'язове ураження. Хоча й зрідка, можливі важкі реакції гіперчутливості, включаючи анафілаксію на антивенін. Укуси скорпіонів є медичною проблемою, особливо в тропічних і субтропічних регіонах Америки, Північної Африки, Близького Сходу та Індії. Щороку відбувається близько 1,5 мільйона отруєнь людей

скорпіонами і приблизно 2600 смертей. Мексика є однією з країн, де фіксується найбільше потерпілих від скорпіонів, це країна з найвищим у світі біорізноманіттям скорпіонів, фіксується близько 200 000 отруєнь на рік і щонайменше 300 смертельних випадків.

Уряд Мексики докладає зусиль, щоб запобігти отруєнню та контролювати популяції скорпіонів. Профілактика включає такі дії, як перевірка взуття та одягу перед тим, як їх одягти чи взути, не ходити босоніж або в сандалях на території де живуть скорпіони, а також заповнювати діри та щілини, де можуть гніздитися скорпіони. Вуличне освітлення знижує активність скорпіонів. Контроль може передбачати використання інсектицидів, таких як піретроїди, або збір скорпіонів вручну за допомогою ультрафіолетового світла. Домашні тварини, що полюють на скорпіонів, такі як кури та індики, можуть зменшити ризик для господарів угідь. Отрута скорпіона є сумішшю нейротоксинів; більшість з них є пептидами, ланцюжками амінокислот. Багато з цих токсинів перешкоджають мембранним каналам, які транспортують іони натрію, калію, кальцію або хлору. Ці канали необхідні для нервової провідності, скорочення м'язів і багатьох інших біологічних процесів. Деякі з цих молекул можуть бути корисними в медичних дослідженнях і можуть призвести до розробки нових методів лікування захворювань. Серед потенційних терапевтичних препаратів в якості анальгетиків, протиракових, антибактеріальних, протигрибкових, противірусних, протипаразитарних препаратів перспективними є брадикінін та імуносупресивні препарати. Станом на 2020 рік ліки на основі токсинів скорпіона не продаються, хоча хлоротоксин випробовується для лікування гліоми та раку мозку.

Скорпіонів їдять жителі Західної Африки, М'янми (Бірма) та Східної Азії. Смаженого скорпіона традиційно їдять у Шань-Дуні, Китай. Скорпіонів можна готувати та їсти різними способами, включаючи запікання, смаження, гриль, сирих або живих. Жала зазвичай не видаляють, оскільки пряме та тривале тепло нівелює шкідливий вплив отрути. У Таїланді скорпіонів їдять не так часто, як інших членистоногих, наприклад прямокрилих, але іноді їх смажать як вуличну їжу. Скорпіони використовуються у В'єтнамі для виготовлення зміїного вина (вино зі скорпіонів).

Скорпіонів іноді тримають вдома як домашніх тварин. Їх відносно легко утримувати, основними вимогами є надійне приміщення, наприклад скляний тераріум із кришкою, що замикається, і відповідна температура та вологість для вибраного виду, що зазвичай означає встановлення нагрівального килимка та регулярне обприскування невеликою кількістю води. Субстрат має бути схожим на природне середовище існування виду, наприклад торф для лісових видів або латеритний пісок для пустельних видів. Скорпіони з родів *Pandinus* і *Heterometrus* досить добре живуть у неволі. Канібалізм скорпіонів більш поширений у неволі, ніж у дикій природі, і його можна звести до мінімуму, створивши багато маленьких притулків у вольєрі та забезпечивши наявність великої кількості здобичі. Торгівля домашніми тваринами загрожувала диким популяціям деяких видів скорпіонів, зокрема видам *Androctonus australis* (Linnaeus, 1758) та *Pandinus imperator* (Koch, 1842).

### **Родина Псевдохактіди (Pseudochactidae).**

Псевдохактіди відрізняються від інших скорпіонів за наступним поєднанням ознак: панцир з чіткими навколоочними швами; педипальпи з трихоботріальним D-подібним малюнком; телотарсуси ніг I – IV з парою вентросубмедіальних рядів шипів; п'ятикутна грудина; пластинчастий гемісперматофор; метасомальний сегмент V з повними вентросубмедіальними кілями. Псевдохактіди відрізняються від родин *Buthidae* та *Chaerilidae* відсутністю базальних зубчиків на дорзальному краю хеліцерального рухомого пальця, у той час як в скорпіонів з родин *Chaerilidae* и *Buthidae* наявні один або два базальних зубці відповідно. Псевдохактіди поширені в напівсаванах та печерах центральної та південно-східної Азії.

Відомо 6 видів та 4 роди псевдохактід:

*Aemngvantom lao* (Lourenço, 2012)

*Aemngvantom thamnongpaseuam* Lourenco, 2021

*Pseudochactas mischi* Soleglad, 2012  
*Pseudochactas ovchinnikovi* Gromov, 1998  
*Troglokhamouanus steineri* Lourenço, 2007  
*Vietbocap canhi* Lourenço et Pham, 2010

Вид *Vietbocap canhi* Lourenço et Pham, 2010 живе в печерах В'єтнаму. Виявлений в печерах Донт'єндуон та Т'єнсон Національного парку Фоння-Кебан. Живе в глибинах печер далеко від входу. Це дрібні скорпіони-троглодити. Медіальні та латеральні оцелії, гомілкові шпори відсутні. Забарвлення від блідо-жовтого до червоно-жовтого, молоді особини білі. Хеліцери, педипальпи (крім хели пальців), задня частина тергітів і стернітів, тельсон світліші карапакса.



Рис. 31. *Vietbocap canhi* Lourenço et Pham, 2010 з родини Pseudochactidae.

### Родина Бутіди (Buthidae).

Родина Бутіди (Buthidae) є найбільшою родиною скорпіонів, що містить близько 100 родів і 1339 видів станом на 2022 рік. Відомо декілька дуже великих родів (Ananteris, Centruroides, Compsobuthus, Tityus), але також існує велика кількість бідних видами або монотипних родів. Нові таксони описуються зі швидкістю кількох нових видів на рік. Вони мають космополітичне поширення в тропічних і субтропічних країнах по всьому світу.



Рис. 32. *Leiurus quinquestriatus* Hemprich et Ehrenberg, 1829 з родини Buthidae.

Разом із чотирма іншими родинами Бутіди складають надродину Buthoidea. Родину описав Карл Людвіг Кох у 1837 році. Відомо близько 20 видів скорпіонів родини Бутіди, важливих для медицини (тобто потенційно смертельних для людини), і всі вони, крім одного виду – *Hemiscorpius lepturus* Peters, 1861, що належить до родини Hemiscorpiidae, належать до Buthidae. У мертвих екземплярів бутід можна спостерігати характерний для цього сімейства шип під жалом. Деякі скорпіони родини Buthidae досить крупні, але в більшість скорпіонів цієї родини середнього розміру або мініатюрні. Скорпіони родів *Microtityus* і *Microbuthus* ледве досягають 2 см. Найбільші представники родини Бутіди зустрічаються серед родів *Androctonus*, *Aristobuthus*, *Centruroides* і *Parabuthus*. Вони можуть досягати розмірів 12 см. Більшість із них мають від двох до п'яти пар очей. Назва бутіди походить від товстих хвостів, знайдених у багатьох Buthidae, особливо в бутід Старого Світу. Проте педіпальпи, переважно, слабкі, тонкі та схожі на пінцет. Buthidae мають різне маскувальне забарвлення – рівномірне, від охри до коричневого, але деякі види чорні або (як *Centruroides* і *Uroplectes*) яскраві. Візерункове та плямисте забарвлення трапляється в бутід з родів *Isometrus* та *Lychas*. Бутіди з родів *Androctonus*, *Centruroides*, *Hottentotta*, *Leiurus*, *Parabuthus* і *Tityus* сумнозвісновені своєю сильною отрутою. Смертельні випадки вжалення людей були зареєстровані від не менш ніж двох десятків видів бутід. Детальні дані про отруту є лише для невеликої частини видів

родини Buthidae. Отрута скорпіона *Rhopalurus junceus* Herbst, 1800 використовується в кубинській традиційній медицині і досліджується як засіб від онкологічних захворювань. Було виявлено, що досліджені токсини Buthidae гіперполяризують нерви та уповільнюють їх інактивацію, спричиняючи болісне збудження нервів, яке може тривати годинами. Багато токсинів викликають передчасне відкриття каналів йонів  $\text{Na}^+$ , викликаючи надлишковий витік йонів, що запускає передачу нервового сигналу. Було виявлено, що інші токсини зв'язують канали витоку йонів  $\text{K}^+$ , не дозволяючи гіперполяризованій нервовій мембрані деполаризуватися та повертатися до стану спокою. Токсини каналів йонів  $\text{Na}^+$  бутидів Старого та Нового Світу (відповідно з Африки/Азії та Америки) мають подібну білкову гомологію та механізм дії. Існує припущення, що токсини з цих двох груп походять від еволюційного предка, що жив до розділення груп скорпіонів 150 мільйонів років тому.

#### Роди родини Buthidae:

Aegaeobuthus	Grosphus	Pantobuthus
Afroisometrus	Hemibuthus	Parabuthus
Afrolychas	Hemilychas	Pectinibuthus
Akentrobuthus	Heteroctenus	Physoctonus
Alayotityus	Himalayotityobuthus	Picobuthus
Ananteris	Hottentotta	Plesiobuthus
Ananteroides	Iranobuthus	Polisius
Androctonus	Ischnotelson	Pseudolissothus
Anomalobuthus	Isometroides	Pseudolychas
Apistobuthus	Isometrus	Pseudouroplectes
† Archaeoananteroides	Jaguajir	Razianus
Australobuthus	Janalychas	Reddyanus
Babycurus	Karasbergia	Rhopalurus
Baloothochirus	Kraepelinia	Saharobuthus
Barbaracurus	Lanzatus	Sassanidotus
Birulatus	Leiurus	Somalibuthus
Buthacus	Liobuthus	Somalicharmus
Butheoloides	Lissothus	Spelaeolychas
Butheolus	Lychas	Teruelius
Buthiscus	Lychasoides	Thaicharmus
Buthoscorpio	Mauritanobuthus	Tityobuthus
Buthus	Mesobuthus	Tityopsis
Centruroides	Mesotityus	Tityus
Charmus	Microananteris	Troglorhopalurus
Chaneke	Microbuthus	Troglotityobuthus
Cicileiurus	Microtityus	Trypanothacus
Cicileus	Neobuthus	† Uintascorpio
Compsobuthus	Neogrosphus	Uroplectes
Congobuthus	Neoprotobuthus	Vachoniolus
Darchenia	Odontobuthus	Vachonus
Egyptobuthus	Odonturus	Xenobuthus
Femtobuthus	Olivierus	Zabius
Fetilia	Orthochiroides	
Gint	Orthochirus	



**Родина Мікрохарміди (Microcharmidae)** часто включають до родини Бутід. Це невелика родина, що включає всього один рід *Microcharmus*. Рід містить 17 видів і всі вони є ендеміками острова Мадагаскар.



Рис. 33. *Microcharmus cloudsleythompsoni* Lourenço, 1995 з родини Microcharmidae.

**Родина Херіліди (Chaerilidae)**

Херіліди - невелика родина скорпіонових. Родина містить всього два роди: нині існуючий рід *Chaerilus* (Simon, 1877) і вимерлий рід *Electrochaerilus* (Santiago-Blay, Fet, Soleglad et Anderson, 2004).



Рис. 34. *Chaerilus ceylonensis* Россов, 1894 з родини Херіліди (Chaerilidae).



Скорпіони роду *Chaerilus* мешкають у тропічних частинах Південної та Південно-Східної Азії. Викопний рід *Electrochaerilus* відомий із бірманського бурштину пізньої крейди (сеноман). Загальна довжина цих скорпіонів від 15 до 75,4 мм. Ортоботріотаксія типу В. Педипальпна пателла з 3 вентральними трихоботріями та педипальпне стегно з 9 трихоботріями. Вентральний край рухомого членика хеліцер зубчастий. Вентрум нерухомого членика хеліцер з зубчиком. Гемісперматофор веретеноподібний. Хела педипальп демонструє конфігурацію з «8 кілів». П'ятий сегмент метасоми складається з одного вентрального кіля. Ноги без гомілкової шпори. Проте пролатеральна і ретролатеральна педаль мають шпори. Тельсон без підкулеарного горбка. Відомо 46 видів роду *Chaerilus*. Серед них види *Chaerilus celebensis* Россок, 1894; *Chaerilus ceylonensis* Россок, 1894; *Chaerilus philippinus* Lourenço et Ythier, 2008 зустрічаються відповідно на островах Сулавесі, Цейлон, Філіпіни. *Chaerilus ceylonensis* Россок, 1894 – скорпіон загальною довжиною від 27 до 45 мм. Має дві пари бічних очей і одну пару середніх. Рухливі членики педипальп складаються з 11-12 рядів гранул. Членики прямі і короткі. Хела педипальп складається з 9 кілів. Грудних зубців від 4 до 6. Панцир вкритий гранулами. Мезосома без кілів. Стерніти гладкі. Перший і другий метасомальні сегменти мають 10 кілів, а третій і четвертий сегменти мають 8 кілів. П'ятий сегмент має 7 кілів.

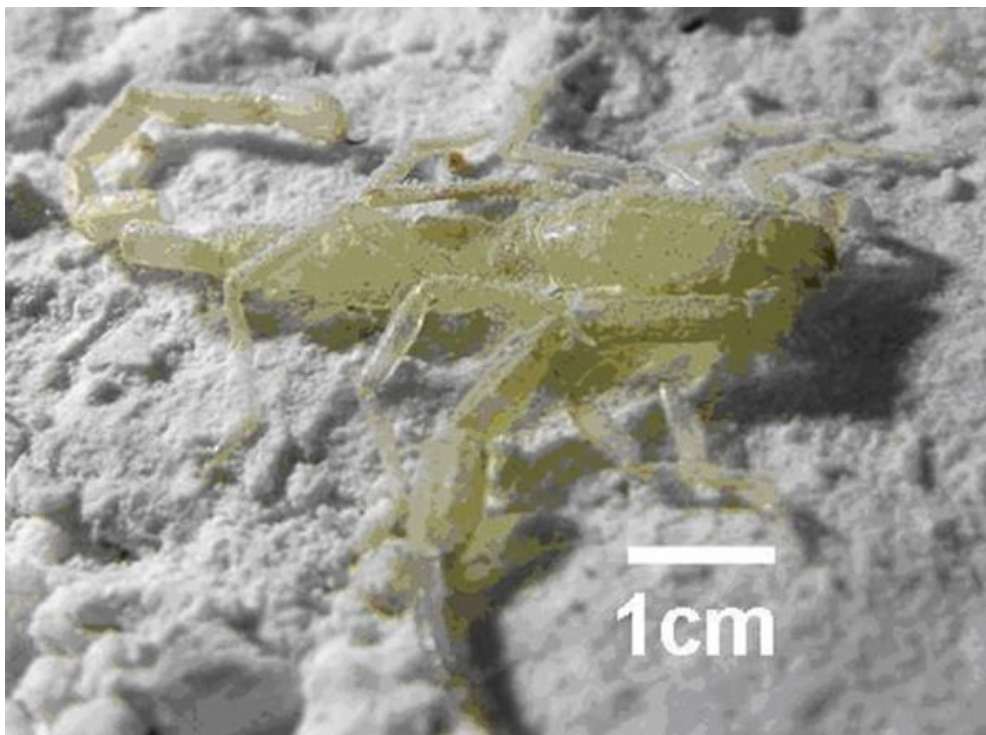


Рис. 35. *Akrav israchanani* Levy, 2007 з родини Акравіди (Akravidae).

### **Родина Акравіди (Akravidae)**

Ця родина включає лише один вимерлий вид скорпіонів – *Akrav israchanani* Levy, 2007 з печери Айялон в Ізраїлі. Цей вид скорпіонів був безоким, коричневим, типовим скорпіоном-троглодитом, мав близько 50 мм в довжину, вперше описаний лише з 20 сухих кутикулярних залишків. Поєднання характеристик цього виду було досить незвичним і було достатнім для того, щоб цей скорпіон був поміщений у власну монотипну родину, однак пізніші дослідники поставили це під сумнів. Спочатку цей скорпіон був відомий лише з печери Айялон в Ізраїлі, глибокої вапнякової печери, ізольованої від дощової води та поверхні шаром крейди. Про зникнення скорпіона можна припустити через відсутність живих або нещодавно мертвих екземплярів. У грудні 2015 року в сусідній печері Левана були знайдені інші залишки цього ж виду скорпіонів.

### Родина Белізаріїди (Belisariidae)

Ця родина включає всього два роди *Belisarius* Simon, 1879 та *Sardoscorpium* Tropea et Onnis, 2020. Рід *Belisarius* поширений на півдні Європи і включає всього два види: *Belisarius ibericus* Lourenço, 2015 та *Belisarius xambeui* Simon, 1879.



Рис. 36. *Belisarius xambeui* Simon, 1879 з родини Белізаріїди (Belisariidae).

### Родина Хактіди (Chactidae)

Родина описана Реджинальдом Іннесом Пококом у 1893 році. Родина включає в себе 3 підродини: *Chactinae*, *Brotheinae*, *Uroctoninae* і 16 родів скорпіонів, деякі роди інколи відносять до інших родин чи розглядають як окремі родини. Це роди:

Anuroctonus	Chactas	Hadrurochactas	Spinochactas
Auyanteruia	Chactopsis	Megachactops	Teuthraustes
Broteochactas	Chactopsoides	Neochactas	Uroctonus
Brotheas	Guyanochactas	Nullibrotheas	Vachoniochactas

До цієї родини належить вид *Uroctonus mordax* Thorell, 1876, загалом відомий як каліфорнійський лісовий скорпіон або західний лісовий скорпіон. Раніше цей рід і вид відносили до родини *Vaeovidae*. Цей вид зустрічається виключно в лісах каліфорнійських секвой та в дубових лісах Каліфорнії, і вважається основним видом у цих екосистемах. Найчастіше ці скорпіони зустрічаються на південних або західних схилах, під камінням або колодами на землі, і віддають перевагу вологому середовищу. Їхні тіла більш «приземкуваті» з більш тонкими хвостами, ніж в інших видів скорпіонів. Західні лісові скорпіони зазвичай темно-коричневі або чорні. Ноги у них напівпрозорі жовтувато-коричневі. Самці мають більш тьмяне забарвлення, ніж самки. Самці також менші і коротші в довжину, аніж самки. П'ятий метасомальний сегмент має вентральний серединний кіль, який розгалужується, утворюючи букву "Y". Вони були описані як «менші за ваш мізинець, мають жало м'якше, ніж у



медоносної бджоли, вони настільки сором'язливі, що полюють лише безмісячними ночами, і навіть тоді їх найчастіше бачать втікаючими».



Рис. 37. *Uroctonus mordax* Thorell, 1876 з родини Хактіди (Chactidae).

### Родина Еускорпіїди (Euscorpіidae)

Родина включає 6 родів:

Alpiscorpius

Megacormus

Tetratrachobothrius

Euscorpius

Plesiochactas

Troglocormus

Рід *Euscorpius* — рід скорпіонів, які зазвичай називають малими лісовими скорпіонами. Наразі він містить 65 видів і є типовим родом родини *Euscorpіidae*, яку раніше розглядали як частину родини *Chactidae* в якості підродини *Euscorpіinae*. Найбільш поширені представники належать до видового комплексу *Euscorpius carpathicus* (Linnaeus, 1767), який становить підрід *Euscorpius*. Ця група широко поширена від Північної Африки та Іспанії до помірної Євразії від Англії та північної Франції через Чехію до глибин Євразії. Забарвлення видів варіюється від жовто-коричневого до темно-коричневого. Багато з них коричневі з жовтими ногами та жалом. Найбільший *Euscorpius italicus* (Herbst, 1800) 5 см, а найменший *Euscorpius germanus* (C. L. Koch, 1837) 1,5 см. Отрута видів *Euscorpius*, переважно, дуже слабка, з дією, подібною до укусу комара. Деякі дрібніші екземпляри навіть не можуть проколоти шкіру людини своїм жалом. *Euscorpius carpathicus* (Linnaeus, 1767) — вид скорпіонів, ендемік румунських Карпат. Це типовий вид роду *Euscorpius*. Численні види раніше були ідентифіковані як частина видового комплексу *Euscorpius carpathicus* (Linnaeus, 1767), але пізніше були описані як різні види, зокрема як *Euscorpius tergestinus* (C. L. Koch, 1837) і *Euscorpius sicanius* (C. L. Koch, 1837). Філогенетика на основі мітохондріальної ДНК ідентифікувала їх як окремі види в 2003 році. Відтоді *Euscorpius carpathicus* (Linnaeus, 1767) був визначений як ендемічний вид Румунії зі значно більш обмеженим ареалом. Ареал *Euscorpius carpathicus* (Linnaeus, 1767) обмежений

Карпатами та далі фрагментований на три ізольовані території: західна частина Південних Карпат (також відома як Банатські гори), ущелина річки Олт у Національному парку Козія та гори Бузеу. Ймовірно, фрагментація цих територій пов'язана з вирубкою лісів. Вважається, що верхня висота його діапазону становить 450 метрів. Вважається, що глинистий субстрат у прибережних районах Карпат є важливим для *Euscorprius carpathicus* (Linnaeus, 1767), щоб вижити взимку, оскільки він залазить в тріщини та отвори для зимівлі, як це часто роблять інші види роду *Euscorprius*. *Euscorprius carpathicus* (Linnaeus, 1767) також зимує в місцях з чагарниковим покривом, в місцях з більш теплим мікрокліматом у долинах річок.



Рис. 37. *Euscorprius italicus* (Herbst, 1800) з родини Еускорпіїди (Euscorpriidae).

#### **Родина Суперстігоніди (Superstitioniidae).**

До цієї родини належить єдиний рід *Superstitionia*, що містить лише один вид *Superstitionia donensis* Stahnke, 1940. Цей вид був відкритий в Арізоні в 1940 році Г. Л. Станке, переважно зустрічається в західній частині степів Нью-Мексико, Арізона, крайньому півдні Невади та південній Каліфорнії. Він також зустрічається в Нижній Каліфорнії, Південній Нижній Каліфорнії та в пустелі Сонора в Мексиці. Назва роду походить від назви гір Суперстайшн – гір Забобонів, де вид був вперше виявлений. Цей вид скорпіонів зазвичай живе в гірській місцевості та під скелями або поблизу рослин у пустелях. Один із підвидів живе в печерах і відрізняється відсутністю бічних очей та пігментації. Це невеликі скорпіони розміром до 30 мм, забарвлені в темні кольори від рудого до темно-коричневого. Отрута цих скорпіонів суттєво відрізняється хімічно від отрут інших скорпіонів, але цей вид не є отруйнішим від переважної більшості інших видів скорпіонів.





Рис. 38. *Superstitionia donensis* Stahnke, 1940 з родини Суперстітійіди (Superstitioniidae).

#### Родина Вейовіди (Vaejovidae).

Ця родина скорпіонів включає 25 родів і 227 видів, поширених у Північній Америці. Види цієї родини зустрічаються в Мексиці та на півдні Сполучених Штатів, а вид *Paruroctonus boreus* (Girard, 1854) зустрічається і в Канаді і є найпівнічнішим видом скорпіонів у світі. До цієї родини належать наступні роди:

Balsateres	Konetontli	Pseudouroctonus	Vaejovis
Catalinia	Kovarikia	Serradigitus	Vejovoidis
Chihuahuanus	Kuarapu	Smeringurus	Vizcaino
Franckeus	Maaykuyak	Stahnkeus	Wernerius
Gertschius	Mesomexovis	Syntropis	
Graemeloweus	Paravaejovis	Thorellius	
Kochius	Paruroctonus	Uroctonites	

*Paruroctonus boreus* (Girard, 1854) широко відомий як північний скорпіон. Це найпівнічніший вид скорпіонів, єдиний скорпіон, який зустрічається в Канаді, і вид скорпіонів, який найбільш широко поширений у Північній Америці. У З'єднаних Штатах цей вид зустрічається від Аризони до Небраски і Північної Дакоти, а в Канаді в Британській Колумбії та Альберті аж до 52° пн. широти. Вид віддає перевагу пустельним місцевостям з бідною рослинністю. Забарвлений в світло-жовтий колір з візерунком біля очей у вигляді літери V. У передній частині тіла темні смуги. Самка більший розмірів, ніж самець. Довжина самок до 39 мм, а самців до 36 мм. Ведуть нічний спосіб життя, не покидають нору, якщо температура нижча за 10°C. Активні після дощу. Самці мають схильність до міграцій. Властиві бої за територію з подальшим канібалізмом. Під час пологів самки приймає характерну позу. Молоді скорпіони, яких може бути до 40 піднімаються по ходильних ногах на спину матері. Перша линька молодих скорпіонів відбувається через 12 днів. Перше полювання вони здійснюють на 14 день. Полюють переважно на коників, павуків та інших скорпіонів. Можуть голодувати до 5 місяців.



Рис. 39. *Paruroctonus boreus* (Girard, 1854) з родини Вейовіди (Vaejovidae).

### **Родина Карабоктоніди (Caraboctonidae)**

До цієї родини належить всього один рід – *Hadrurus*. Родину виділив арахнолог Карл Крепелін в 1905 році. Скорпіони роду *Hadrurus* зустрічаються в піщаних пустелях та інших посушливих середовищах проживання на північному заході Мексики та на південному заході Сполучених Штатів. Вони є одними з найбільших серед усіх родів скорпіонів, їх перевершують лише скорпіони родів *Hadogenes*, *Pandinus*, *Heterometrus* і *Hoffmannihadrurus*. На сьогодні відомо 7 видів цього роду:

*Hadrurus anzaborrego* Soleglad, Fet et Lowe, 2011

*Hadrurus arizonensis* Ewing, 1928

*Hadrurus concolorous* Stahnke, 1969

*Hadrurus hirsutus* Wood, 1863

*Hadrurus obscurus* Williams, 1970

*Hadrurus pinteri* Stahnke, 1969

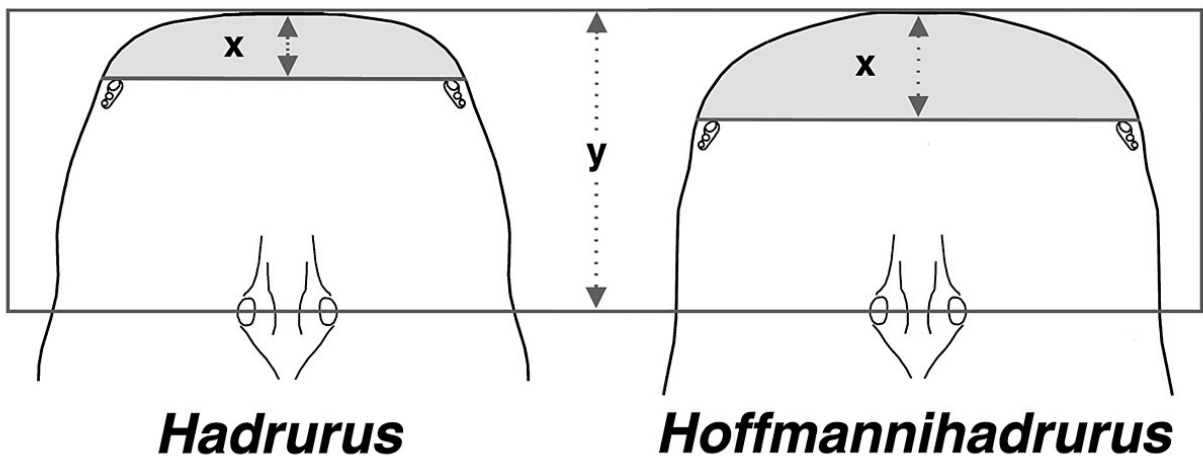
*Hadrurus spadix* Stahnke, 1940

Два види (*H. aztecus* і *H. gertschi*) були виділені та поміщені в рід *Hoffmannihadrurus*, що нині прийнято виділяти в окрему **родину Hadruridae** на основі більшої відстані між бічними очима та переднім краєм панцира, а також меншої відстані між середніми очима та бічними очима. Види цього роду є великими (максимум до 15 см) і волохатими скорпіонами з жовтуватим відтінком тіла, хоча є виняток у *Hadrurus spadix* Stahnke, 1940, вид, що має темну майже чорну просому та мезосому, а пальпи, ноги і метасома жовтого кольору. Ні пальпи, ні метасома жодним чином не зменшені в розмірі. Хоча отрута цих скорпіонів не вважається небезпечно токсичною отрутою, їх «кукуси» все одно досить болючі і на відміну від інших великих видів скорпіонів, які захищаються, використовуючи свої потужні пальпи, щоб вжалити нападника. Види роду *Hadrurus* агресивні і часто воліють жалити безпричинно. Види цього роду досить активні вночі, шукаючи їжу або потенційного партнера. Вони завзято копають нори, віддаючи перевагу трохи (але не повністю) пухкому ґрунту, такому як висушений пісок, щоб будувати свої темні і понурі сховища. Якщо пухкого ґрунту немає, вони можуть сховатися вдень під камінням і мертвими рослинами, такими як опунція та циліндропунція. Самки цих скорпіонів виношує живих дитинчат, охороняють їх до першої линьки.





Рис. 40. *Hadrurus spadix* Stahnke, 1940 з родини Карабоктоніди (Caraboctonidae).



***Hadrurus***

***Hoffmannihadrurus***

Рис. 41. Відмінності між родами *Hadrurus* та *Hoffmannihadrurus*.

**Родина Юріди (Iuridae)**

Відомо 6 родів та 20 видів цієї родини. Це наступні роди:

Anuroctonus  
Calchas

Iurus  
Neocalchas

Protoiurus



Рис. 42. *Anuroctonus pocoli* Soleglad et Fet, 2004 з родини Юриди (Juridae).

*Anuroctonus pocoli* Soleglad et Fet, 2004, також відомий як каліфорнійський скорпіон, є одним із видів скорпіонів родини Juridae. Він є автохтонним видом для Каліфорнії (зокрема, прибережних хребтів Південної Каліфорнії та Нижньої Каліфорнії) у Північній Америці. Це єдиний скорпіон з роду *Anuroctonus* у Нижній Каліфорнії. У цих скорпіонів дуже великі кліщі з чорними кінчиками та «розбухла область перед жалом» на їхньому тельсоні. Укуси помірно отруйного каліфорнійського скорпіона, переважно, дуже болючі, але несерйозні, і зникають через 24 години; однак у деяких випадках укуси можуть спричинити серйозні проблеми зі здоров'ям у дітей, дуже молодих чи старих людей, тому кожному, кого ужалив скорпіон, рекомендується професійна медична допомога. Цей скорпіон вперше був описаний як окремий вид у 2004 році. Виділяють два підвиди.

### Родина Ботріюриди (Bothriuridae)

Родина Bothriuridae включає 151 вид у 16 родах. Багато видів цієї родини живуть у помірних і субтропічних середовищах існування чотирьох континентів: Південної Америки, Африки, Азії та Австралії. Один рід (*Cercophonius*) нещодавно виявлено в Гімалаях. Представники цієї родини мають унікальну особливість - зазвичай п'ятикутний стернум складається з двох поперечних перемичок (за винятком скорпіонів родів *Liposoma* і *Tehuanka*) і в кілька разів ширша за довжину.

Класифікація. Роди:

<i>Bothriurus</i>	<i>Centromachetes</i>	<i>Pachakutej</i>	<i>Thestylus</i>
<i>Brachistosternus</i>	<i>Cercophonius</i>	<i>Phoniocercus</i>	<i>Timogenes</i>
<i>Brandbergia</i>	<i>Liposoma</i>	<i>Rumikiru</i>	<i>Urophonius</i>
<i>Brazilobothriurus</i>	<i>Orobothriurus</i>	<i>Tehuanka</i>	<i>Vachonia</i>



Вид *Cercophonius squama* (Gervais, 1844), широко відомий як лісовий скорпіон або деревний скорпіон, є скорпіоном, що населяє південно-східну Австралію. Зазвичай він має довжину близько 25–40 мм. Колір тіла складається з різних відтінків коричневого: від кремово-жовтого до оранжево-коричневого кольору з темно-коричневими вкрапленнями. Ніжки жовті з темно-коричневим пігментом. Зустрічається в Південній Австралії, Вікторії, Новому Південному Уельсі, Тасманії. Це єдиний скорпіон, знайдений у Тасманії. Веде нічний спосіб життя, як і більшість скорпіонів, і малорухливий, малоймовірно, що ці скорпіони мігруватимуть під час екстремальних змін навколишнього середовища. Звикнувши до більш вологого клімату, ці скорпіони можуть рити дрібніші або глибші нори, залежно від ситуації, щоб уникнути екстремальної сухості протягом кількох місяців. Запліднення відбувається перед зимою, а народження дитинчат зазвичай відбувається влітку. Самки народжують 20-30 живих дитинчат протягом декількох годин. Молодняк при народженні білий і з м'яким тілом. Повідомляється, що самки вибірково поїдають частину молодняку, але це сумнівно. Для повного формування екзоскелету в новонароджених потрібно приблизно два тижні.



Рис. 43. *Cercophonius squama* (Gervais, 1844) з родини Боттріуріди (Bothriuridae).

### Родина Геміскорпіїди (Hemiscorpiidae)

До цієї родини належить тільки один рід *Hemiscorpius*, що включає 17 описаних видів. Раніше назва родини була *Ischnuridae* потім це було змінено на нинішню назву. Ще ця родина носила в свій час назву *Liochelidae*. У 2015 році дослідження еволюції, біогеографії та філогенії родин *Normuridae*, *Hemiscorpiidae* та *Heteroscorpionidae* залишили в родині *Hemiscorpiidae* один рід *Hemiscorpius*, решта 15 родів віднесли до інших родин. Більшість видів *Hemiscorpius* мають дуже плоский і широкий план будови тіла через те, що вони живуть у вузьких ущелинах скель. Скорпіони роду *Hemiscorpius* поширені на Близькому Сході та в Індомалайські області суші. Скорпіони роду *Hemiscorpius* мають сильну отруту; особливо це стосується виду *Hemiscorpius lepturus* Peters, 1861 – вжалення може призвести до смертельних випадків. Цей вид зустрічається в пустелях Близького Сходу, особливо в південному Іраку та Ірані. Ці скорпіони мають довгі, тонкі хвости та широкі тіла, виростають до 8 см у самців і 5,5 см у самок, що дозволяє їм жити в тісних скельних ущелинах. Вони самотники. Цей вид в основному вивчали для виявлення компонентів і ефектів його отрути, яка є смертельною і є причиною більшості смертей через укуси скорпіона в Ірані. Відрізняються від інших видів скорпіонів трихоботріями. Це невеликі структури, схожі на хети, розташовані вздовж нерухомих

сегментів павукоподібних, які виявляють коливання повітря та потоки повітря, а також електричні заряди.

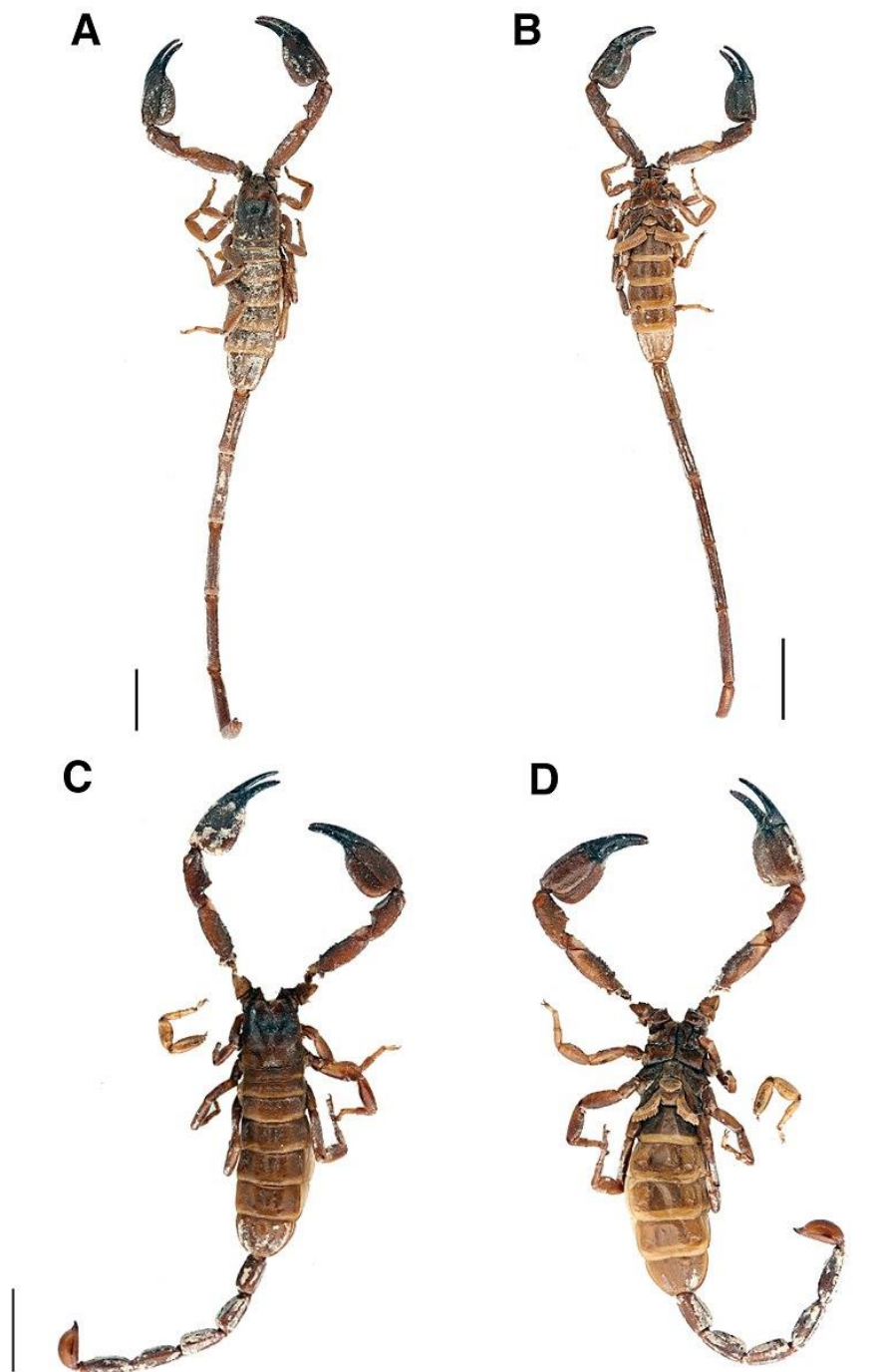


Рис. 44. *Hemiscorpius lepturus* Peters, 1861 з родини Геміскорпіїди (Hemiscorpiidae) – самці (А, В) та самки (С, D).

Статевий диморфізм – відмінності між самцями і самками проявляється в довжині їхніх хвостів. Самці мають довші хвости та тельсони, ніж самки. Також самці і самки відрізняються за кількістю черевних пектинових зубчиків. Самки мають від 9 до 12 цих зубчиків, а самці – від 14 до 16. Отрута цього виду скорпіонів є високоцитотоксичною і гемолітичною, ця отрута особливо руйнівна для живих клітин крові. «Укус» скорпіонів цього виду викликає серйозний дермонекротичний скорпіонізм. Наслідки «укусу» включають серйозні довгозаживаючі рани,

запалення шкіри, внутрішні крововиливи, вторинну ниркову недостатність, а також пухирі та виразки. Деякі випадки призводять до гострої ниркової недостатності, яка іноді призводить до гемолітико-уремічного синдрому (ГУС), що призводить до гемолітичної анемії та кривавої діареї.



Рис. 45. *Hadogenes troglodytes* Peters, 1861 з родини Гормуріди (Hormuridae).

Процес загоєння після укусу повільний і болісний, і зазвичай призводить до рубців. Інші види роду *Hemiscorpius*, ймовірно, мають отруту з подібними ефектами, але *Hemiscorpius lepturus* Peters, 1861 є найпоширенішим видом і летальні наслідки вжалення цим видом скорпіонів найбільш задокументовані. В отруті скорпіонів цього виду виявлено п'ять нейротоксинів: OD1, Odk1, гемікальцин, гемітоксин і гемінекролізин. Усі ці токсини сприяють цитотоксичній та гемолітичній дії цієї отрути. Разом із цими токсинами ця отрута також містить літичні ферменти, які розщеплюють складноєфірні зв'язки в клітинних мембранах. Загальні симптоми після укусу включають сухість у роті, спрагу, запаморочення, сплутаність свідомості, нудоту, лихоманку, блювоту та судоми. Ці симптоми поступово посилюються і особливо летальні для дітей. Єдиним доступним лікуванням від дії цієї отрути є введення наявної полівалентної протиотрути, ін'єкції, призначеної для боротьби з ефектами отрути. Нещодавні дослідження



отрути скорпіонів цього виду показали, що ця отрута гальмує ріст і розмноження вірусу імунодефіциту людини 1 (ВІЛ-1). Необхідно провести подальші дослідження, перш ніж ця отрута буде прийнята як можливе лікування ВІЛ-1.

### Родина Гормуріди (Hormuridae)

Відомо 90 видів, що належать до 11 родів:

Cheloctonus	Hadogenes	Iomachus	Palaeocheloctonus
Chiromachetes	Hormiops	Liocheles	Tibetiomachus
Chiromachus	Hormurus	Opisthacanthus	

Рід *Hadogenes* — рід африканських скорпіонів (включаючи найдовших у світі вид скорпіонів *Hadogenes troglodytes* Peters, 1861). Цей рід вирізняється тим, що його представники мають надзвичайно плоский зовнішній вигляд, що дозволяє їм швидко проникати в тріщини та виїмки, яких зазвичай багато в їх скелястих місцях існування. Зустрічається в Південній Африці, Намібії, Ботсвані, Зімбабве та Мозамбіку. Члени роду також мають спеціальні кігті на тарсусі, що дозволяє їм маневрувати в навколишньому середовищі. Представники цього роду продемонстрували нездатність мандрувати піском і гинуть у спеку, якщо не зможуть знайти притулок протягом тривалого часу. Видам цього роду загрожує втрата середовища існування через видобуток корисних копалин і браконьєрство для торгівлі екзотичними домашніми тваринами.

Рід *Hormurus* — рід скорпіонів, широко відомих як скорпіони тропічного лісу, які зустрічаються в вологих тропічних лісах, головним чином в Австралії, Новій Гвінеї, Філіппін та Меланезії. Рід був вперше описаний шведським арахнологом Тамерланом Тореллом у 1876 році. Відомо 11 видів цього роду.

### Родина Ругодентіди (Rugodentidae)

Ця родина включає всього один рід – *Rugodentus* – монотипний рід скорпіонів, що належить до монотипної родини *Rugodentidae*. Єдиним видом є *Rugodentus keralaensis* Bastawade, Sureshan et Radhakrishnan, 2005. Вид зустрічається в степі Керала, Індія.



Рис. 46. *Rugodentus keralaensis* Bastawade, Sureshan et Radhakrishnan, 2005 з родини Ругодентіди (Rugodentidae).



**Родина Скорпіоніди (Scorpionidae)** – родина скорпіонів, яку ще називають риучі скорпіони або млинценогі скорпіони. Родина була виділена зоологом П'єром Андре Латрейлем у 1802 році.

Родина нині – після значної ревізії класифікації скорпіонів, включає 18 родів:

<i>Aops</i>	<i>Javanimetrus</i>	<i>Pandinopsis</i>	<i>Scorpio</i>
<i>Chersonesometrus</i>	<i>Opisthophthalmus</i>	<i>Pandinurus</i>	<i>Srilankametrus</i>
<i>Deccanometrus</i>	<i>Pandiborellius</i>	<i>Pandinus</i>	<i>Urodacus</i>
<i>Gigantometrus</i>	<i>Pandinoides</i>	<i>Pandipalpus</i>	
<i>Heterometrus</i>	<i>Pandinops</i>	<i>Sahyadrimetrus</i>	

Рід *Aops* – монотипний рід скорпіонів, який інколи відносять до родини *Urodacidae*. Його єдиним видом є троглодитовий вид *Aops oncodactylus* Volschenk et Prendini, 2008 – ендемік Австралії. Вперше його описали в 2008 році Еріх Вольшенк і Лоренцо Прендіні. Родова назва *Aops* походить від грецького префікса *a-* («без») і *ops* («око»), оскільки скорпіон безокий. Специфічний епітет *oncodactylus* походить від грецького *onkos* («гачок») і *daktylos* («палець») для гачкуватих кінців кліщових хел. Єдиний знайдений екземпляр, голотип, є молодою самкою. Це перший троглодитовий скорпіон, зареєстрований у континентальній Австралії. Зразок демонструє трогломорфні (приспособлені до печерного проживання) ознаки, включаючи відсутність очей і пігментації; знайдений екземпляр був сліпим, і його колір був від білого до жовтувато-кремового. Вид був виявлений під час біотичного дослідження печер острова Барроу, континентального острова, що лежить в 50 км від узбережжя північно-західної частини Західної Австралії. Місцем була камера в печері Ледж, куди можна потрапити, лише занурившись у підводний прохід.

Рід *Gigantometrus* — рід, представники якого відомі під загальною назвою гігантські лісові скорпіони. У цьому роді лише два види. *Gigantometrus swammerdami* (Simon, 1872) – найбільший у світі вид скорпіонів. Зазвичай називають гігантським лісовим скорпіоном. Поширений в Індії. Розміром до 23 см у довжину, вагою до 56 г. Тіло однорідного кольору від червоно-коричневого до червонувато-чорного. Молоді зазвичай червонуваті з жовтим тельсоном. Хели сильно лобіподібні. Манус повністю покритий великими округлими гранулами, але без справжніх кілів. Пателла (чашечка чи колінце) педипальп позбавлена вираженого внутрішнього горбка. Карапакс із гладким диском, у якого краї та задня частина гранульовані. Тельсон цибулинний, а пухирець довгий, голчастий. Його отрута зазвичай не є смертельною для людей, тому що він, ймовірно, еволюціонував так, щоб убивати свою здобич, розчавлюючи її кліщами, а не отрутою. Цього гігантського лісового скорпіона часто бачили в тропічних лісах та екосистемах індійських тропіків. Зустрічається в середині кинутих термітників, дуплах дерев і в покинутих норах щурів, у насипах сільськогосподарських полів. Самці зазвичай активні в літній сезон з квітня по липень. У цей період поодинокі особини вилазять зі своїх лігв.

Рід *Heterometrus*, види якого також відомі під загальною назвою гігантські азійські лісові скорпіони. Рід широко поширений у тропічній і субтропічній південно-східній Азії, включаючи Індонезію, Бруней, Малайзію, М'янму, Філіппіни, Сінгапур, Камбоджу, Лаос, Таїланд, В'єтнам, Індію (Нікобарські острови, Андаманські острови) і Китай (Хайнань). Рід відомий тим, що містить деякі з найбільших за розмірами видів скорпіонів. Рід був описаний К. Г. Еренбергом у 1828 році як підрід роду *Vuthus*. Як окремий рід виділений Ф. Каршем у 1879 році. У 2020 році рід переглянули Л. Прендіні та С. Ф. Лорія, три з попередніх підродів було повторно перевірено та піднесено до родів, а один дійсний підрід було підвищено до рангу роду, види були перенесені до відповідних родів. Видовий склад цього роду дискусійний – багато видів дуже схожі між собою морфологічно і потребують уточнення в якості окремих видів. Представники роду *Heterometrus* є скорпіонами великих розмірів (100 – 200 мм).

Забарвлення у більшості видів темне, часто рівномірно коричневе або чорне, іноді із зеленуватим блиском, у деяких видів яскравіше забарвлені тельсон, ходильні ноги та/або кліщі педипальп. Ці скорпіони мають кремезну будову з особливо потужними та кулястими педипальпами, широкими мезосомальними тергітами та пропорційно тонкою метасомою. Тельсон пропорційно малий, а жало часто коротше за пухирець. Головогруді і мезосома здебільшого позбавлені кілів і грануляцій, а середні очі розташовані в невеликій лінзоподібній западині на головогрудях. Деякі види є партеногенетичними. Ортоботріотаксія типу С. Стегно педипальп з трьома трихоботріями, а колінна чашечка педипальпи містить 19 трихоботріїв. Хела педипальп з 26 трихоботріями. Ретролатеральні шпори ніг відсутні. Стридуляційний орган розташований на протилежних поверхнях тазика педипальп та першої ніжки.



Рис. 47. *Heterometrus laoticus* Couzijn, 1981 з родини Скорпіоніди (Scorpionidae).

**Родина Діплоцентріди (Diplocentridae)** – містить приблизно 120 видів. Це в основному є мешканці Нового Світу, за винятком роду *Nebo*, що поширений на Близькому Сході. Дослідження 2003 року показують, що цю родину краще розглядати як підродину Скорпіонових (Scorpionidae), але це досі вважається дискусійним. Родина включає наступні таксони:

Підродина Diplocentrinae

Рід *Bioculus*

Рід *Cazierius*

Рід *Didymocentrus*

Рід *Diplocentrus*

Рід *Heteronebo*

Рід *Kolotl*

Рід *Oiclus*

Рід *Tarsoporosus*

Підродина *Nebinae*

Рід *Nebo*

Рід *Diplocentrus* – рід зубастих скорпіонів. Відомо понад 60 описаних видів роду *Diplocentrus*, які зустрічаються переважно в Центральній Америці, Мексиці та на південному заході ЗСА.

Рід Колотль (Kolotl) поширений в Мексиці. Рід названий від слова науатль, що означає скорпіон на мові ацтеків. Скорпіони цього роду можуть досягати 10 см в довжину. Відомо 2 види цього роду.



Рис. 48. *Diplocentrus mexicanus* Peters, 1861 з родини Діплоцентриди (Diplocentridae).

#### **Родина Гетероскорпіоніди (Heteroscorpionidae)**

Родина включає всього один рід *Heteroscorpion*, що налічує 6 видів. Всі види цього роду ендеміки острова Мадагаскар.

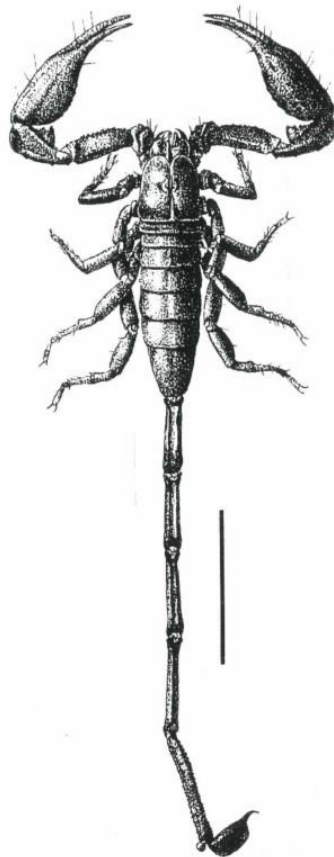


Рис. 49. *Heteroscorpion opisthacanthoides* (Kraepelin, 1896) ♂ з родини Гетероскорпіоніди (Heteroscorpionidae).

### Родина † Centromachidae

Рід † *Pulmonoscorpius* — вимерлий рід скорпіонів з міссісіпської епохи (ранній карбон), знайдений у Шотландії. Рід належить до вимерлої родини † Centromachidae. Цей рід містить один описаний вид, † *Pulmonoscorpius kirktonensis* Jeram, 1994. Це був один із найбільших скорпіонів, які коли-небудь існували, причому довжина найбільшої відомої особини перевищувала 70 см. *Pulmonoscorpius* зберігає кілька загальних рис членистоногих, які відсутні у сучасних скорпіонів, наприклад, великі бічні очі та відсутність пристосувань для риючого способу життя. Ймовірно, це був активний денний хижак, а наявність книжкових легень вказує на те, що він був повністю наземним.

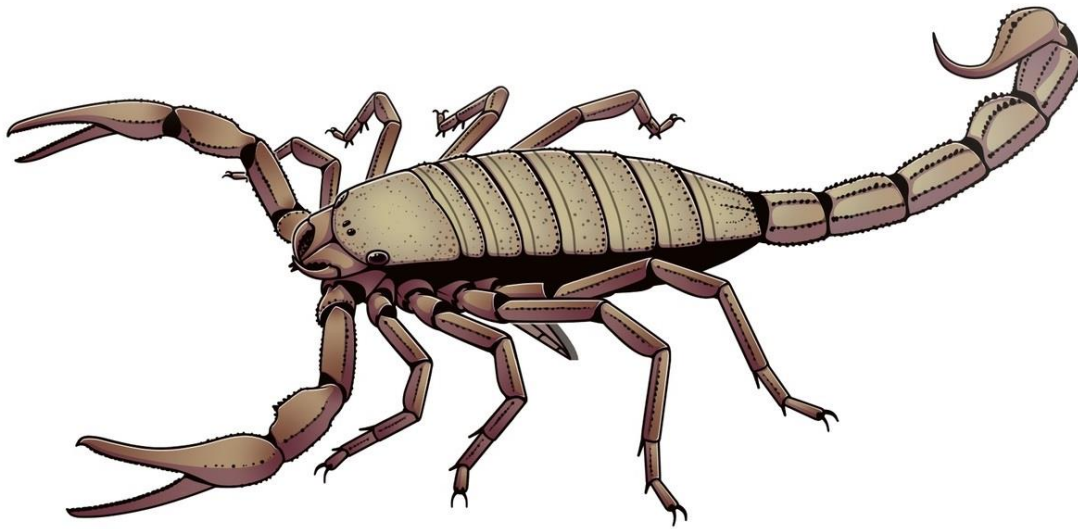


Рис. 50. Реконструкція вимерлого виду † *Pulmonoscorpius kirktonensis* Jeram, 1994 з родини † Centromachidae з нижнього карбону – найбільшого в історії біосфери виду скорпіонів.

### Ряд Сольпуги (Solifugae)

Ряд Сольпуги або Фаланги (Solifugae) — ряд тварин класу павукоподібних, відомий також як верблужі павуки, вітряні скорпіони або сонячні павуки. Порядок включає понад 1000 описаних видів у приблизно 147 родах. Незважаючи на поширені назви, вони не є ні скорпіонами (ряд Scorpiones), ні павуками (ряд Araneae). Більшість видів сольпуг живуть у сухому кліматі та харчуються наземними членистоногими та іншими дрібними тваринами. Найбільші види досягають довжини 12-15 см, включаючи ноги. Низка легенд перебільшують розмір і швидкість Solifugae, а також їх потенційну небезпеку для людини, яка є насправді незначною.

Сольпуги дуже своєрідний ряд членистоногих. У будові та особливостях життя сольпуг примітивні риси поєднуються з ознаками прогресивного розвитку. Примітивними рисами є особливості сегментації тіла, будова кінцівок, прогресивною рисою є розвинена трахейна система.

**Особливості морфології.** Сольпуги — це павукоподібні від середнього до великого розміру (від кількох міліметрів до кількох сантиметрів у довжину тіла), причому більші види досягають розміру 15 см у довжину разом із ногами. На практиці відповідна довжина ніг та тіла різних видів чи навіть різних екземплярів одного виду сильно відрізняється, тому отримані цифри часто вводять в оману. Більш практичні вимірювання стосуються насамперед довжини тіла, окремо вказуючи довжину ніг. Довжина тіла сольпуг досягає 7 см. Більшість видів мають

довжину близько 5 см, а деякі дрібні види досягають довжини голови і тіла менше 1 см у дорослому стані.

Подібно до ряду павуків (Araneae), план тіла Solifugae має дві основні тагми: просому, або головогруді - передню тагму, і 10-сегментне черевце, або опістосому – задню тагму. Тергіти та стерніти черевця розділені великими ділянками міжсегментарних мембран, що надає черевцю високу гнучкість і здатність значно розтягуватися, що дозволяє споживати велику кількість їжі. Просома сольпуг та опістосома не розділені таким чітким звуженням і сполучною трубкою чи то «стебельцем», як у Araneae. Відсутність стебельця відображає ще одну відмінність між сольпугами та павуками, а саме те, що сольпуги не мають ні павутинних залоз, ні шовкопрядильних залоз, не плетуть павутину. Павуки потребують значної рухливості черевця під час прядіння павутини, а сольпуги не мають такого пристосування.

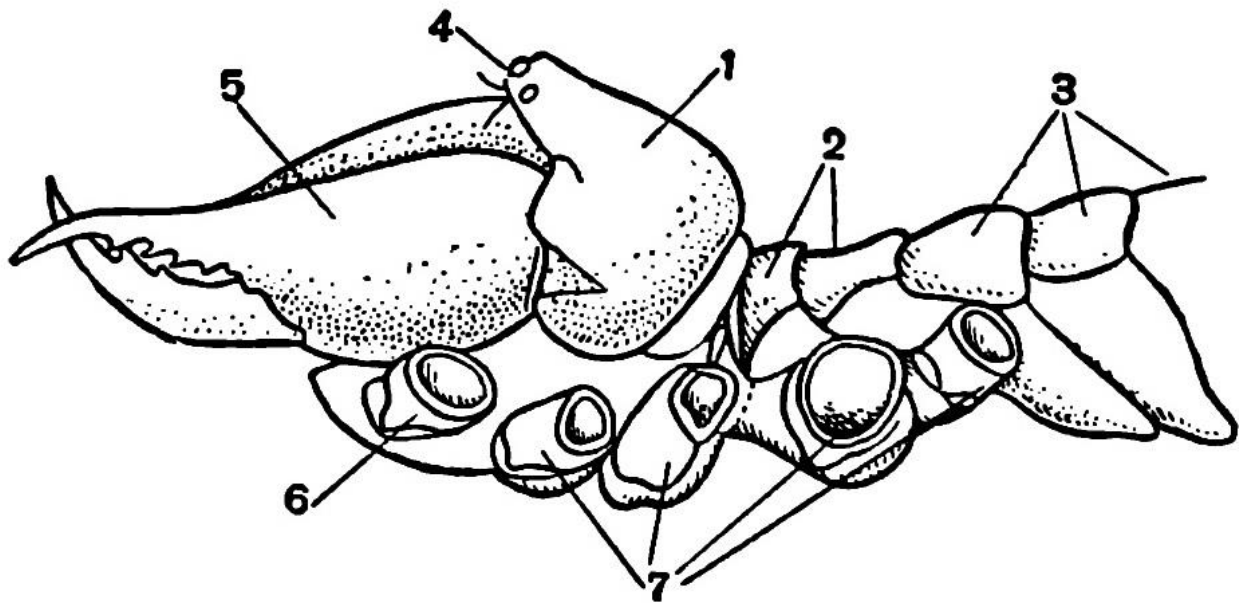


Рис. 51. Будова сольпуги (передня частина тіла, вигляд збоку): 1 – щит голови; 2 – сегменти третьої і четвертої пар ніг; 3 – сегменти черевця; 4 – очі; 5 – хеліцери; 6 – основа педипальп; 7 – основи ніг.

Просома включає голову, ротовий апарат і сегменти, що несуть ноги та педипальпи. Просома вкрита панциром, що також називають просомальним дорсальним щитом або пельтидієм, який складається з трьох окремих елементів, званих пропельтидієм, мезопельтидієм і метапельтидієм. Пропельтидій містить очі, хеліцери, які у більшості видів помітно великі, педипальпи та перші дві пари ніг. Мезо- і метапельтидій містить третю і четверту пари ніжок. Хеліцери служать щелепами і у багатьох видів також використовуються для стридуляції. На відміну від скорпіонів, сольпуги не мають третьої тагми, яка утворює так званий «хвіст».

Наразі ані викопні рештки, ані ембріологічні докази не свідчать про те, що павукоподібні коли-небудь мали окремий відділ, схожий на груди комах, тому достовірність терміну цефалоторакс, що означає злитий цефалон, або голову, і грудний відділ, ставиться під сумнів. Також існують аргументи проти використання терміну «черевце», оскільки опістосома багатьох павукоподібних містить органи, нетипові для черевця, такі як серце та органи дихання.



Забарвлення тіла сольпуг буро-жовте, піщано-жовте, білувате, рідко строкате або темне. Головогруді розділені на частини, передній відділ, що несе хеліцери, педипальпи, передні ноги, вкритий великий головним щитом, сегменти другої – четвертої пар ніг розділені і мають свої тергіти. Біля переднього краю головного щита добре помітний очний горбик з парою випуклих очей, бокові очі недорозвинені. Нижня поверхня головогрудей зайнята трикутними тазиками педипальп і ходильних ніг. Хеліцери дуже крупні зі здутими основними члениками і потужними клешнями, що направлені вперед. Клешні розкриваються в вертикальній площині, їх «пальці» по внутрішнім краям озброєні міцними зубцями. Педипальпи великі, схожі на ноги, позбавлені кігтиків, мають на кінці особливий тактильний придаток. Функції педипальп різноманітні: вони беруть участь в пересуванні, служать тактильними органами, використовуються для схоплення здобичі – цьому допомагають міцні щетинки на члениках. Педипальпами самець утримує самку під час копуляції. Ноги відрізняються по будові. Передні тонкі та довгі, основна їх функція – тактильна. Інші ноги служать для пересування, їх лапки розділені, мають кігтики (претарсус), іноді присоски між кігтками. Задні ноги довші за інші, на їх тазиках і розділених вертлюгах знизу прикріплені 2 – 5 пар своєрідних органів – так званих маллеол, що мають форму трикутних пластинок, що підвішені на стебельцях. Точна їх функція невідома, судячи по всьому це органи відчуття і містять рецептори: їх краї оснащені чисельними сенсилами з чутливими клітинами, відростки яких з'єднані з нервами, що проходять через стебельце кожної пластинки. Досліди щодо видалення маллеол не змінюють поведінку сольпуг, у тому числі і щодо статевої поведінки.

Як і інші павукоподібні крім рядів скорпіонів і клади чотирилегеневих, сольпуги не мають книжкових легень, натомість мають добре розвинену систему трахей, яка вдихає і видихає повітря через кілька дихалець (стигм) – одну пару між другою і третьою парою ходильних ніг, дві парні на черевці на третьому і четвертому сегментах черевця і непарне дихальце на п'ятому сегменті черевця. На стадії ембріона вони також мають опістосомні вирости, схожі на легеневі мішечки, виявлені в деяких пальпіградів (*Palpigradi*).

Серед найбільш помітних особливостей *Solifugae* є їхні великі хеліцери, які у багатьох видів довші за просому. Кожна з двох хеліцер має два членики (сегменти, частини, з'єднані рухомо), утворюючи потужні кліщі, дуже схожі на кліщі краба; кожен хеліцера має різну кількість зубів, в основному залежно від виду. Хеліцери багатьох видів напрочуд міцні; вони здатні зрізати волосся або пір'я з жертви: з хребетних чи з падла, а також розрізати шкіру та тонкі кістки, зокрема, у маленьких птахів. Багато сольпуг стридулюють своїми хеліцерами, створюючи досить сильний звуковий сигнал.

*Solifugae* мають п'ять пар ніг, але лише чотири задні пари є справжніми ногами. Кожна справжня нога має сім члеників: тазик (соха), вертлюг (*trochanter*), стегно (*femur*), пателла або колінце або чашечка (*patella*), гомілка (*tibia*), метатарсус – передлапка (*metatarsus*), лапка – тарсус (*tarsus*).

Перша, або передня, з п'яти пар ніжокподібних відростків - це не «справжні» ноги, а педипальпи, і вони мають лише п'ять сегментів кожна. Педипальпи *Solifugae* функціонують частково як органи відчуття, схожі функціонально на вусики комах, але частково використовуються в пересуванні, харчуванні та боротьбі. При нормальному пересуванні вони не зовсім торкаються землі, але висуваються вперед, щоб виявити перешкоди та здобич; у такому сенсі вони особливо виглядають як додаткова пара ніг. Відображаючи велику залежність сольпуг від їх тактильних відчуттів, їхні передні справжні ноги зазвичай менші й тонші, ніж три задні пари. Ця менша передня пара ніг відіграє в основному сенсорну роль як доповнення до педипальп, і у багатьох видів у них відповідно відсутні на цих ногах лапки. На кінчиках педипальп сольпуги мають перетинчастий смоктальний орган, який використовується для захоплення здобичі, а також для підведення води до ротового апарату для пиття та пересування гладкими поверхнями.

Здебільшого для бігу використовуються лише три задні пари ніг. На нижній стороні тазиків і вертлюг останньої пари ніг у сольпуг є віялоподібні органи чуття, які називаються маллеоли. Іноді лопаті маллеол спрямовані вперед, іноді ні. Вважається, що вони є сенсорними

органами для виявлення вібрацій у ґрунті, можливо, для виявлення загроз та потенційної здобичі чи партнерів. Ці структури можуть бути хеморецепторами.

Самці зазвичай менші за самок і мають відносно довші ноги. На відміну від самок, самці несуть пару джгутиків, по одному на кожній хеліцері. Джгутики, які загинаються над хеліцерами, іноді називаються рогами і, як вважають, мають певний зв'язок зі статевою поведінкою, але їхня функція ще не була чітко пояснена.

Деякі види мають дуже великі центральні очі. Вони виглядають як прості очі або очка, але по будові вони досить складні. Вони можуть очима розпізнавати форми та використовуються для полювання, уникнення ворогів. Ці очі можуть являти собою останній крок в інтеграції сукупності простих очок у складне око. Бічні рудиментарні очі можна знайти вставленими в ямки на внутрішній стороні кутикули. Лінзи цих очей зазвичай атрофовані, але в деяких видів присутні і нерви, і пігментні клітини, і їх функція може полягати у виявленні рухів або змін інтенсивності світла.

Черевце сольпуг велике, веретеновидне, складається з 10 розділених сегментів з тергітами і стернітами на кожному. Черевце поєднується з просомою звуженим передгенітальним сегментом. Статевий отвір має вигляд довгої щілини на першому сегменті черевця, цей отвір прикритий боковими стулками. Особливістю сольпуг є потужний розвиток трахейної системи. Основні трахейні стовбури відкриваються парними дихальцями (стигмами) на черевці біля задніх країв другого та третього сегментів, ближче до середньої лінії. Стигми прикриті волосками (хетами). Крім того, є непарне дихальце на четвертому сегменті черевця і пара додаткових дихалець на бічних сторонах просоми. Трахеї, що йдуть від дихалець, з'єднуються в потужні повздовжні стовбури, які зв'язані перемичками і галузяться на чисельні трахеї до всіх органів і тканин. Добре виражені спіральні потовщення стінок трахей.

Тулуб та придатки тулуба сольпуг вкриті чисельними хетами та щетинками, частково м'якими, частково потовщеними, шиповидними, склеротизованими, частково дуже довгими, що стирчать поодиночі. Кудлатий щетинковий покрив сольпуг в поєднанні з великими розмірами і блискавичними рухами надають їм моторошного вигляду. Сольпуги бігають швидко, легко здіймаються вертикальною поверхнею, можуть стрибати на значну відстань (великі види стрибають більше ніж на метр в довжину). Під час зустрічі з ворогом – уявним чи справжнім – сольпуга стає в позу загрози: передній відділ тіла піднятий, хеліцери з розкритими клешнями направлені вперед, педипальпи та передні ноги підняті і направлені вперед в сторону ворога. При цьому деякі види видають пронизливі звуки, писк, стрекотання тертям хеліцер одне одною.

**Поведінка сольпуг.** Сольпуги переважно активні вночі. Вдень вони ховаються в різних укриттях, під каміннями, в норах гризунів та інших тварин, або самі риють нори за допомогою хеліцер, відкидаючи землю ногами. Деякі використовують одну і ту ж нору довгий час, інші кожну ніч влаштовують собі нове моторошне готичне лігво. Нічні види приваблюються різними джерелами світла. У жарких пустельних країнах сольпуги часто прибігають на світло вогнища, збираються під ліхтарями, залазять у житлові приміщення аборигенів. Особливо приваблює сольпуг, як і нічних комах, ультрафіолетове випромінювання (УФ). Не ясно чому саме світло вночі так нестримно приваблює сольпуг. Ставлення більшості видів сольпуг до денного світла різко негативне. Але є серед сольпуг і денні, явно геліофільні форми. В Іспанії сольпуги навіть отримали назву «сонячних павуків» (*arañas solares*). У Центральній Азії до геліофілів належить середньоазійська сонцелюбна сольпуга (*Paragaleodes heliophilus* (Birula, 1890)). Це невелика блідо-золотава сольпуга бігає вдень безмежними азійськими степами.

Сольпуги надзвичайні ненажери і пожирають найрізноматніших тварин, яких тільки можуть здолати, переважно комах, багатоніжок, павуків, мокриць та ін. Сольпуги їдять термітів, руйнуючі стінки термітників. Деякі види сольпуг в Каліфорнії відомі як шкідники бджільництва. Великі сольпуги нападають на дрібних ящірок, дрібних птахів та гризунів. У боях зі скорпіонами переможцем переважно буває сольпуга. Здобич миттєво схоплюється, міцно утримується, розривається та подрібнюється хеліцерами. Змочений травними соками вміст жертви потім засмоктується. Якщо сольпузі надати необмежену кількість їжі, то вона

наїдається доти, доки черевце не лусне. Така приречена на загибель сольпуга продовжує хапати і пожирати їжу, доки хеліцери не перестають рухатись. У природі такі випадки виключені: сольпуга зі збільшеним черевцем втрачає здатність переслідувати жертву.

Отруйних залоз в сольпуг немає. Дослідження показали, що травний сік сольпуг не отруйний. Але хибна думка, що сольпуги отруйні і небезпечні для людини поширена. Хоча деякі великі сольпуги можуть поранити людину до крові. Залишки їжі, які лишилися на хеліцерах сольпуги (особливо якщо сольпуга перед цим харчувалась падлом) – сприятливе середовище для небезпечних бактерій, при цьому ці мікроорганізми можуть потрапити в рану і викликати запалення. Але більшість видів сольпуг взагалі не здатні прокусити шкіру людини.

**Класифікація сольпуг.** Згідно сучасної класифікації ряд Сольпуги ділиться на 13 родин:

Ammotrechidae	Gylippidae	Rhagodidae
Ceromidae	Hexisopodidae	Solpugidae
Daesiidae	Karschiidae	† Protosolpugidae
Eremobatidae	Melanoblossiidae	
Galeodidae	Mummuciidae	

**Екологія сольпуг.** Хоча Solifugae вважаються ендемічними індикаторами пустельних біомів, вони широко поширені в напівпустелях і сухих субтропічних лісах. Деякі види також живуть на луках або в вологих лісах. Сольпуги, переважно, населяють теплі та посушливі середовища існування, включаючи практично всі теплі пустелі та сухі тропічні ліси на всіх континентах, крім Антарктиди та Австралії.

Види сольпуг є хижаками або всеїдними, причому більшість з них харчуються термітами, жуками-чорнотілками та іншими дрібними членистоногими, що живуть на землі. Вони є агресивними мисливцями та ненажерами, і, як було зафіксовано, вони харчуються в тому числі хребтними - дрібними зміями, дрібними ящірками, птахами та гризунами. Здобич хапається за допомогою педипальп, а хеліцери вбивають і розрізають на частини. Потім здобич розріджується, і рідина проковтується через глотку. Хоча вони зазвичай не нападають на людей, їхні хеліцери можуть проколювати шкіру людини, і повідомлялося про болючі укуси з неприємними для людини наслідками.

Різноманітні хижаки, такі як великий щілинний кажан, скорпіони, жаби та комахоїдні, можуть полювати на сольпуг.

**Життєвий цикл сольпуг.** Серед сольпуг переважно унівольтні види (розмножуються раз на рік). Спарювання сольпуг відбувається вночі. Самець відшукує самку по запаху. Якщо видалити педипальпи, та яких є рецептори нюху, самець перестає реагувати на самок і так і лишається самотнім. Під час спарювання самець сольпуг активний, самка пасивна, набуває нерухомого стану, самець починає тягати самку з місця на місце. Запліднення внутрішнє, але може бути в формі прямого або непрямого перенесення сперми; при непрямому перенесенні самець лишає клейкий сперматофор на землі, а потім підхоплює сперматофор і вставляє його своїми хеліцерами в статеві пори самки. Для цього він кидає самку на спину. При цьому певну роль грають копулятивні придатки (так звані прапорці), що є на хеліцерах самця. Процес триває всього декілька хвилин. Запліднена самка знову стає рухомою і дуже агресивною по відношенню до самця, що швидко тікає, ризикуючи бути з'їденим. Поведінка самця визначається рефлекторними актами, які продовжуються, навіть якщо забрати самку чи сперматофор.

Запліднена самка стає ненажерою. Після періоду живлення самка рие нору з невеликим розширенням біля дна, в яку відкладає від 30 до 200 яєць – в залежності від виду. Ембріональний розвиток відбувається ще в яйцеховодах самки, з відкладених яєць швидко вилуплюються маленькі сольпуги. Вони нерухомі, вкриті тонкою прозорою кутикулою, позбавлені сегментації та хет. Через 3 тижні відбувається линька, нові покриви тіла

сегментуються, на тілі з'являються хети, молоді сольпуги починають рухатись. Самка лишається біля молоді, доки вони не зміцніють, іноді навіть приносить дитинчатом їжу.

Деякі види охороняють потомство та кладку яєць, поки з яєць не вилупляться молоді сольпуги. Оскільки самка не живиться протягом цього часу, вона намагається відгодувати себе задалегідь, і в лабораторії було помічено, що особини розміром 5 см з'їдали більше 100 комах. Сольпуги проходять у своєму життєвому циклі наступні стадії: яйце, постембріон, 9-10 німфальних стадій (німф) і дорослих особин (імаго).

Загальне число линьок і тривалість життя сольпуг невідомі. У житті сольпуг виражені сезонні явища. Взимку вони впадають в сплячку, деякі види впадають в анабіоз в укриттях і в найсухіші літні місяці.

**Етимологія назви.** Назва Solifugae походить від латинської мови і означає «ті, що тікають від сонця». Назва досить невдала, бо не всі сольпуги фотофоби, є фотофільні види. Цей ряд також у свій час був відомий під назвами Solpugida, Solpugides, Solpugae, Galeodea та Mucetophorae. Поширені також назви: фаланга, верблюжий павук, вітряний скорпіон, скорпіононосій, сонячний скорпіон і сонячний павук. У південній Африці вони відомі під багатьма іменами, включно з червоними римлянами, підстригачі волосся, обтиначі бороди, останні два пов'язані з легендами, що вони використовують свої грізні щелепи, щоб зрізати волосся і шерсть людей і тварин, щоб вистилати цим свої підземні гнізда. Назва «фаланги» вважається нездалою, бо фалангами раніше називали інший ряд – косариків, тому використовується зрідка.

**Сольпуги і людина.** Сольпуги були відомі і визнавались окремим таксонами з давніх часів. У книзі «De natura animalium» («При природу тварин») Еліана вони названі «чотириохщелепними павуками», разом із скорпіонами автор їм приписав відповідальність за залишення людьми пустельного регіону біля річки Астаборас (вважається, що так називали якусь річку в Індії, інші автори писали, що це якась річка в Ефіопії). У 1797 році Антон Август Генріх Ліхтенштейн висунув теорію, що «миші», які мучили філістимлян у Старому Заповіті, були сольпугами. Під час Першої світової війни солдати, дислоковані в Абу-Кір, Єгипет, розважались, влаштовуючи бої між зловленими сольпугами, і робили ставки. Подібним чином британські війська, дислоковані в Лівії під час Другої світової війни, влаштували бої між сольпугами та скорпіонами.

Сольпуги є предметом багатьох легенд і перебільшень щодо їх розміру, швидкості, поведінки, апетиту, отруйності та летальності їх укусів. Насправді вони не бувають таких розмірів, які їм приписують легенди, і не пересуваються так швидко. Сольпуги не мають ні отруйних залоз, ні будь-якого апарату вприскування отрути, як у павуків чи в комах. Часто цитується одне дослідження 1978 року, в якому автори повідомляють про виявлення сольпуги в Індії виду *Rhagodes nigrocinctus* Virula, 1905, що мав отруйні залози, і що ін'єкція їх секрету мишам часто була смертельною. Однак жодні дослідження не підтвердили це твердження, інші дослідники ніяких отруйних залоз не виявили. З оригінального дослідження не ясно що саме і як вони вводили мишам в якості ін'єкції і що спричинило їх загибель. Враховуючи, що багато не отруйних субстанцій, таких як слина, кров і залозисті виділення, органіка, яка розкладається, можуть бути смертельними при введенні в організм, і що в цьому дослідженні навіть не було припущення про функцію отрути, досі немає жодного доказу наявності хоча б одного отруйного виду сольпуг.

Своїм екзотичним виглядом і швидкими рухами сольпуги лякали багатьох людей. Іноді люди тікали з дому, коли в дім потрапляла сольпуга, іноді скаржились на болючі укуси сольпуг, говорили, що укуси сольпуг були причинами смерті домашніх тварин. Твердження про те, що сольпуги агресивно переслідують людей, також не відповідають дійсності, оскільки вони просто намагаються залишатися в тіні, яку створює людина.

**Родина Аммотрехідові (Ammotrechidae).** Сольпуги цієї родини поширені в Америці та на Карибських островах. Родина включає 26 описаних родів і 95 видів. Види цієї родини можна

відрізнити від представників інших родин за відсутністю кігтів на лапках першої ноги, сегментацією лапок по схемі 1-2-2-(2-4), педипальпами з парами латероventральних шипів, а також за тим, що самці мають нерухомий джгутик на серединній поверхні кожної хеліцери. Пропельтидій Ammotrechidae загнутий назад.



Рис. 52. *Chinchippus peruvianus* Chamberlin, 1920 з родини Аммотрехідові (Ammotrechidae).

Загальні назви, що використовуються для Ammotrechidae – криволиці соліфугіди та піщані бігуни. Вони живуть у посушливих регіонах, таких як дюни та скелясті місця існування. Це хижаки, які харчуються переважно іншими безхребетними. Ammotrechidae мають відносно високу швидкість метаболізму, що дозволяє їм бути ненажерливими. Вони живляться, пережовуючи здобич і висмоктуючи рідину. На них полюють інші хребетні. Встановлено, що деякі види Ammotrechidae є канібалами. Самці та самки риють неглибокі нори для захисту та гніздування. Види в Північній Америці зустрічаються з півдня на південний захід і зрідка бувають довшими за 2 дюйми. Хоча вони можуть бути шкідниками, вони вважаються корисними, оскільки харчуються скорпіонами, павуками, термітами та різними шкідливими комахами. На сьогодні родина аммотрехідових включає 26 родів:

Ammotrecha	Campostrecha	Mortola	Saronomus
Ammotrechella	Chileotrecha	Mummuciona	Sedna
Ammotrechesta	Chinchippus	Neocleobis	Titanopuga
Ammotrechinus	Cuyanopuga	Nothopuga	Xenotrecha
Ammotrechula	Dasycleobis	Oltacola	† Happlodontus
Antillotrecha	Eutrecha	Procleobis	
Branchia	Innesa	Pseudocleobis	

**Родина Церомідові (Ceromidae).** В окремий таксон вперше виділена Карлом Фрідріхом Роуером у 1933 році. Родина включає 4 роди: Ceroma, Ceromella, Toreus, † Cratosolpuga. Рід Ceroma включає 16 видів, що поширені в Африці на південь від Сахари. Рід Ceromella включає 4 види, що зустрічаються в Південно-Африканській республіці та Намібії. Рід Toreus включає лише один вид з Південно-Африканської республіки. Рід † Cratosolpuga — вимерлий рід з



ранньокрейдового басейну Арапіпе в Бразилії. Він містить єдиний вид † *Cratosolpuga wunderlichi* Selden, 1996. Рід відомий і названий на честь геологічної формації Крато.



Рис. 53. *Ceroma zomba* Roewer, 1933 з родини Церомідові (Ceromidae).

**Родина Дезіїди (Daesiidae)** – види цієї родини широко поширена в Африці та на Близькому Сході, деякі види живуть в Індії, Італії, Південній Америці, на Балканах, вид *Gluvia dorsalis* (Latreille, 1817) на Піренейському півострові. З еоценового балтійського бурштину відомий один викопний вид. На сьогодні родина включає 29 родів:

Ammotrechelis	Ceratobiton	Gluviopsida	Hemiblossia	Tarabulida
Biton	Daesiola	Gluviopsilla	Hemiblossiola	Triditarsula
Bitonota	Eberlanzia	Gluviopsis	Hodeidania	Triditarsus
Bitonupa	Gluvia	Gluviopsona	Mumaella	Valdesia
Blossia	Gluviella	Gnosippus	Namibesia	†Palaeoblossia
Blossiana	Gluviola	Haarlovina	Syndaesia	



Рис. 54. *Gluvia dorsalis* (Latreille, 1817) з родини Дезіїди (Daesiidae).

**Родина Еремобатіди (Eremobatidae).** Родина була виділена в якості окремого таксону Карлом Крепеліном в 1901 році. Включає наступні 8 родів:

Chanbria	Eremochelis	Eremorhax	Hemerotrecha
Eremobates	Eremocosta	Eremothera	Horribates

Рід *Chanbria* поширений в Мексичі – в пустелі Сонора та на південного заході З'єднаних Штатів Америки. Американський арахнолог Мартін Хаммонд Мума виділив і описав цей рід у 1951 році. Він запропонував родову назву *Chanbria*, яка була «довільною комбінацією літер на основі анаграми назви Branch» - прізвища відомого арахнолога Джефферсона Х. Бранча. Дорослі особини сольпуг роду Ханбрія (*Chanbria*) мають довжину 20 – 30 мм. Вони стрункі і мають довгі ноги. Вони мають віялоподібні органи хімічного та тактильного відчуття на ногах. У дорослих особин їх п'ять на вентральній стороні кожної задньої ноги: два на тазових кістках, два на проксимальній частині вертлюга та один на дистальній частині вертлюга. Дендрити 72000 сенсорних нейронів знаходяться на кожному «віялі». Відомо 4 види цього роду сольпуг.



Рис. 55. *Chanbria regalis* Muma, 1951 з родини Еремобатіди (Eremobatidae).

**Родина Галеоліди (Galeodidae).** Родину вперше виділив і описав Карл Якоб Сундевалл в 1833 році. На сьогодні виділяють 9 родів цієї родини:

Galeodes	Gluviema	Paragaleodiscus
Galeodopsis	Othoes	Roeweriscus
Galeodumus	Paragaleodes	Zombis

Рід *Galeodes* нараховує більше 200 видів, які зустрічаються в Північній Африці, Південно-Східній Європі та Азії. Як і інші сольпуги, вони ведуть переважно нічний спосіб життя і поширені в посушливих районах. Вони часто мають довгі волохаті придатки, і вони мають не такі міцні, темні та контрастного кольору покриви тіла, як деякі інші сольпуги. Деякі види *Galeodes* здатні до стридуляції. Зазвичай звуки вони видають хрипкі або схожі на шипіння і можуть бути імітацією звуків гадюк з метою відлякування хижаків. Як і в інших сольпуг, спаровування передбачає відкладання самцем сперматофору, який потім вкладається в



статевий отвір самки хелцерами самця. Самець торкається самки пальпами, наближаючись до неї. Самки часто з'їдають самців до або після спарювання. Потім самка відкладає яйця в нору в ґрунті, у деяких видів охороняє кладку. На сьогодні відомо 174 види цього роду.



Рис. 56. *Galeodes caspius* Virula, 1890 з родини Галеоліди (Galeodidae).

**Родина Гіліппіди (Gylippidae).** Ця родина вперше була виділена та описана Карлом Фрідріхом Роуером у 1933 році. На сьогодні виділяють 5 родів цієї родини:

Acanthogylippus  
Bdellophaga

Gylippus  
Liporhaga

Trichotoma

Рід *Acanthogylippus* мотопиповий і включає тільки один вид - *Acanthogylippus judaicus* (Краерелін, 1899), що зустрічається в Ізраїлі. Рід *Bdellophaga* теж монотиповий – іістить тільки один вид *Bdellophaga angulata* Wharton, 1981, що виявлений в Намібії. Рід *Gylippus* нараховує на сьогодні 21 вид. Ці види зустрічаються в Афганістані, Туреччині, в Центральній Азії, на Кавказі, в Китаї, на Кіпрі, в Ірані, на Близькому Сході. Рід *Liporhaga* включає 3 види, що зустрічаються в Південній Африці. Рід *Trichotoma* включає 3 види, що виявлені в Намібії.

**Родина Гексісоподіди (Hexisopodidae).** Родина вперше виділена та описана Реджинальдом Іннесом Пококом у 1897 році. Станом на жовтень 2022 року включає такі два роди: *Chelyrus*, *Hexisorus*. Рід *Chelyrus* (у перекладі «клишоногий») — рід сольпуг, що живуть у норах, приурочених до пустель і посушливих регіонів Південної Африки. Їх легко відрізнити від інших сольпуг відсутністю кігтиків на четвертій парі ніг. І рід *Chelyrus*, і споріднений з ним рід *Hexisorus* проводять значну частину свого існування під землею, у них II, III і особливо IV пари ніг вкорочені та міцні та оснащені шипами, схожими на граблі для риття.





Рис. 57. *Gylippus syriacus* (Simon, 1872) з родини Гіліппіди (Gylippidae).

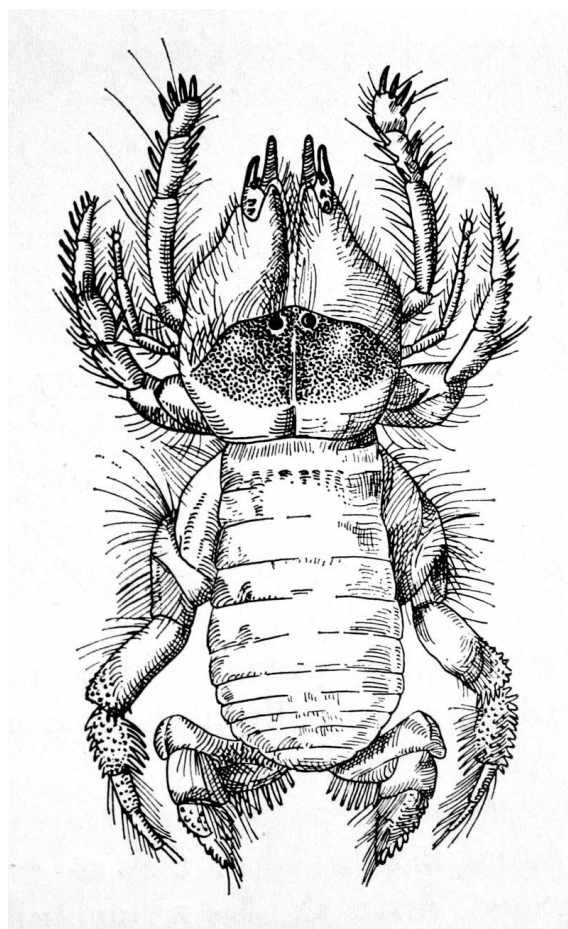


Рис. 58. *Chelypus barberi* Purcell, 1902 з родини Гексісоподіди (Hexisopodidae).



Сольпуги родини Hexisopodidae помітно відрізняються за морфологією від сольпуг інших родин - найбільш суттєво по будові їх фоссоріальних, а не курсорних ніг. Такі екстремальні модифікації часто стирають зв'язки з іншими таксонами, і генеалогія гексісоподид не є винятком. Головна зовнішня відмінність хеліпусів від гексісопусів - наявність добре розвинених шипів на педипальпах хеліпусів. Підземний спосіб життя цих сольпуг робить цю родину надзвичайно важкою для вивчення. Види родини Hexisopodidae ендемічні, зустрічається в Південній Африці та Намібії (але також в Анголі, Зімбабве, Замбії та Ботсвані). Рід *Chelyrus* включає 8 видів, рід *Hexisopus* містить 15 видів.

**Родина Каршиєві (*Karschiidae*)** вперше виділена та описана Карлом Крепеліном у 1899 році.

На сьогодні включає такі 4 роди:

Рід *Barrus* – 1 вид.

Рід *Barrussus* – 3 види.

Рід *Eusimonia* – 15 видів.

Рід *Karschia* – 26 видів.

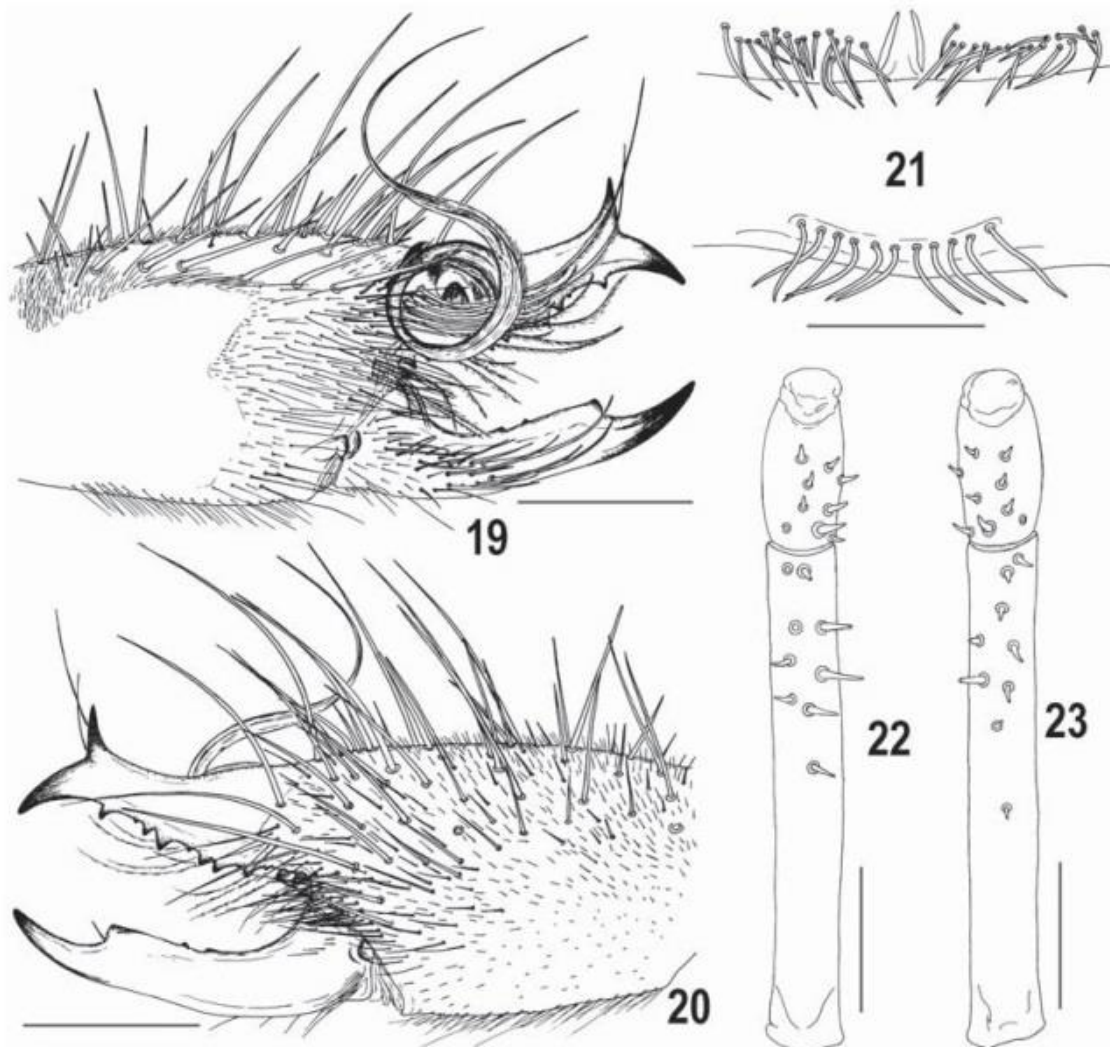


Рис. 59. Особливості морфології сольпуг з роду *Karschia* на прикладі морфології виду *Karschia gobiensis* Gromov, 2003 (згідно праці Громова А. В.). 19 – ліва хеліцера з середини; 20 – ліва хеліцера ззовні; 21 – ктенидії на третьому і четвертому сегментах абдомена, вентрально; 22 – покриття шипами правої пальпи, вентрально; 23 – покриття шипами лівої пальпи, вентрально.

**Родина Меланоблоссіди (Melanoblossiidae).** Родина була виділена і описана арахнологом Карлом Фрідріхом Роуером в 1933 році. Родина включає 6 родів:

Daesiella	Lawrencega	Microblossia
Dinorhax	Melanoblossia	Unguiblossia

Рід *Daesiella* — монотиповий рід меланоблоссових, вперше описаний Джоном Гьюїтом у 1934 році. Його єдиний вид – *Daesiella pluridens* Hewitt, 1934 поширений у Намібії.

Рід *Melanoblossia* вперше описаний Вільямом Фредеріком Перселлом у 1903 році. Станом на квітень 2023 року нараховує 5 видів.



Рис. 60. *Dinorhax rostrumpsittaci* (Simon, 1877) з родини Меланоблоссіди (Melanoblossiidae).

**Родина Муммуціди (Mummuciidae).** Родина включає 10 родів, що поширені в Аргентині, Бразилії, Уругваї, Болівії, Чилі, Парагваї, Перу, Еквадорі:

Cordobulgida	Metacleobis	Uspallata
Curanahuel	Mummucia	Vempironiella
Gaucha	Mummucina	
Gauchella	Mummucipes	

Багато видів мають ендемічний ареал.

**Родина Рагодіди (Rhagodidae)** вперше виділена і описана Реджинальдом Іннесом Пококом у 1897 році. Родина включає 27 родів, що поширені в різних країнах Африки та Азії:

Rhagodalma	Rhagoderus	Rhagodima	Rhagoditta
Rhagodax	Rhagodes	Rhagodinus	Rhagodixa
Rhagodeca	Rhagodessa	Rhagodippa	Rhagodoca
Rhagodelbus	Rhagodeya	Rhagodira	Rhagodolus
Rhagoderma	Rhagodia	Rhagodista	Rhagodomma

Rhagodopa  
Rhagodorimus

Rhagodorta  
Rhagodospus

Rhagoduja  
Rhagodula

Rhagoduna



Рис. 61. *Rhagodeya nubia* Roewer, 1933 з родини Рагодіди (Rhagodidae).

**Родина Сольпугіди (Solpugidae)** відрізняється від інших сольпуг в першу чергу тим, що мають групи сосочків на педипальпах. Ці сосочки виконують функції органів відчуття, виходять із спеціальних лунок, містять механорецептори, і контактують з хеморецепторами, реагують на дотик і звук. Станом на січень 2023 року родина включає 17 родів:

Ferrandia	Solpuga	Solpugiba	Zeria
Metasolpuga	Solpugassa	Solpugista	Zeriassa
Oparba	Solpugeira	Solpugisticella	
Oparbella	Solpugella	Solpuguna	
Prosolpuga	Solpugema	Solpugyla	

Рід *Solpuga* вперше описаний Антоном Августом Генріхом Ліхтенштейном у 1796 році. Станом на серпень 2023 року рід включає 32 види. Ці види поширені в Південній Африці, в Конго, Анголі, Ботсвані, Танзанії, Зімбабве, Намібії, Кенії. Багато видів є ендемічними. Рід *Zeriassa* включає 17 видів, що живуть в Сомалі, Ефіопії, Анголі, Кенії, Танзанії, Південній Африці, Намібії, Конго, Судані. Рід *Zeria* включає 60 видів, що живуть крім вище перелічених країн ще в Марокко, Алжирі. Рід *Solpugyla* включає 10 видів, що живуть в південній частині Африки. Рід *Solpuguna* включає 5 видів, що поширені в Намібії та Південно-Африканській республіці. Рід *Solpugisticella* включає всього один вид з Кенії. Рід *Solpugista* включає 4 види, які є ендеміками Намібії. Рід *Solpugiba* містить 4 види з Ботсвани, Намібії, Південної Африки. Рід *Solpugema* містить 29 видів з Намібії, Ботсвани та Південної Африки. Рід *Solpugella* містить 5 видів з Анголи, Конго, Руанди, Близького Сходу, Туреччини.





Рис. 62. *Zeria loveridgei* (Hewitt, 1925) з родини Сольпугіди (Solpugidae).

**Родина † Protosolpugidae** – вимерла родина давніх сольпуг відома з Кам'яновугільного періоду (Карбону). Включає всього один вид - † *Protosolpuga carbonaria* Petrunkevitch, 1913, що знайдений у відкладах карбону формації Мейзон-Крік в Іллінойсі.

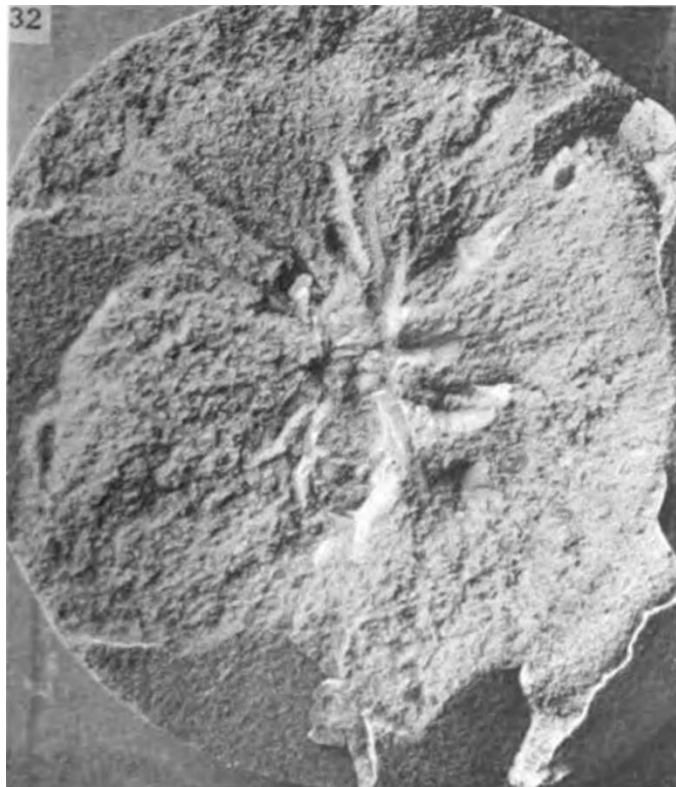


Рис. 63. Відбиток † *Protosolpuga carbonaria* Petrunkevitch, 1913 з родини † Protosolpugidae.



## Ряд Теліфони (Thelyphonida)

Ряд Теліфони або Уропіги (Thelyphonida = Uropygi) – невеликий ряд тропічних і субтропічних павукоподібних. Відомо всього трохи більше 100 видів теліфонів, що поширені в Індо-Тихоокеанській області (Східний Китай, Японія, Індія, Індонезія, Нова Гвінея) та в Америці (від Півдня З'єднаних Штатів Америки до Бразилії). Хоча є один ендемік західної Африки (Гамбія, Сенегал, Гвінея) - *Etiennus africanus* (Hentschel, 1899) – гондванський релікт. Виявлені теліфони відомі з кам'яновугільного періоду (Карбону). Судячи по всьому саме в той період теліфони відокремились як окрема гілка павукоподібних. 10 викопних видів описані з кам'яновугільного періоду Європи та Америки та з бірманського бурштину крейдяного періоду.

Теліфони доволі повільні павукоподібні зі своєю морфологією: в них сильно розвинені педипальпи та довгий хвостовий придаток. Розміром теліфони до 8 см. Теліфони неотруйні, але в них наявні анальні залози, що у випадку небезпеки викидають їдку речовину, що містить до 80 % оцтової кислоти, що викликає сильне подразнення у хижака чи у людини, що потурбувала теліфона. З цим пов'язані іспанські та англійські назви теліфонів, що походять від слова «оцет» - *vinagrón*, *vinegaroon* (від ісп. *vinagre* — «оцет»). Назву Теліфоніди (Thelyphonida) запропонував арахнолог П'єр Латрей. Саму назву можна перекласти як «жінка яка вбиває» (*θηλυς* – жінка, *φόνος* – вбивати). Назва *Uropygi* пов'язана з хвостовидним придатком, що нагадує батіг. Буквальний переклад «хвіст ззаду» (*οὐρά* — «хвіст» и *πυγή* — «зад»).

**Морфологія та анатомія.** Дорослі особини теліфонів мають покрити тіла темних кольорів і розміри 2,5 – 8 см. Тіло ділиться на дві тарги – просому (головогруди) та епістосому (черевце). Просома з'єднується з епістосомою через сильно редукований I сегмент черевця – стебельце, за яким розташовані II – IX сегменти передньочеревця і X – XII сегменти задньочеревця. Така сегментація тіла відповідає вихідному типу сегментації черевця хеліцерових, де черевце ділилося на мезосому (I – VII сегменти) та метасому (VIII – XII сегменти). Три останні сегмента черевця утворюють видовжений постабдомен. Від останнього сегмента черевця відходить довгий членистий непарний придаток – хвостова нитка або флагеллум, що містить тактильні рецептори.

Просома зі спинної сторони вкрита монолітним хітиновим щитом (карапаксом або пельгідієм) на передній частині якого розташовані пара медіальних 3 – 6 пар бокових очей. З вентральної сторони просоми між тазиками ніг є три стерніти (великі передній і задній, маленький середній). Хеліцери короткі, двочленикові, малопомітні із-за велетенських педипальп, мають вигляд кліщів: кігтевидний другий членок протиставлений виросту на першому членку. Педипальпи мають 6 члеників: тазик (*soxa*), вертлюг (*trochanter*), стегно (*femur*), колінце (*patella*), гомілка (*tibia*), лапка (*tarsus*). Ендіти тазиків педипальп зростаються, утворюючи нижню сторону присінка ротового отвору – камаростом. Рухома лапка, шиловидні вирости гомілки, колінце педипальп формують кліщі, якими захоплюються і маніпулюється здобич. У відмінностях будови педипальп проявляється статевий диморфізм.

Перша пара ніг довша і тонша за інші пари ніг і складається з більшого числа члеників: лапка вторинно ділиться на 8 – 9 члеників, позбавлена кігтиків, виконує функцію органів дотику. У статевозрілих самок деяких видів теліфонів ця пара ніг видозмінена і використовується для ритуалу залицяння. Пересуваються теліфони за допомогою трьох пар задніх ніг. Передня пара ніг при цьому виставляється наперед. Ходильні лапки мають 7 члеників і 2 кігтики на кінці лапки.

Черевце з вентральної сторони має статеві отвори та гоноподи на II сегменті черевця (статеві придатки, що виконують функції маніпуляцій зі сперматофором), дві пари дихалець – легневих отворів (на межі II та III сегментів черевця). На XII сегменті черевця крім флагеллума, що складається з 30 – 40 члеників є щілинний анальний отвір. Збоку від анального отвору відкриваються протоки пари анальних залоз, що при небезпеці викидають їдкий секрет. Біля основи флагеллума або на його нижній стороні є одна або дві пари овальних

ділянок з тонкою кутикулою і провідним епітелієм – це так звані омматоїди, функція яких досі не зрозуміла.

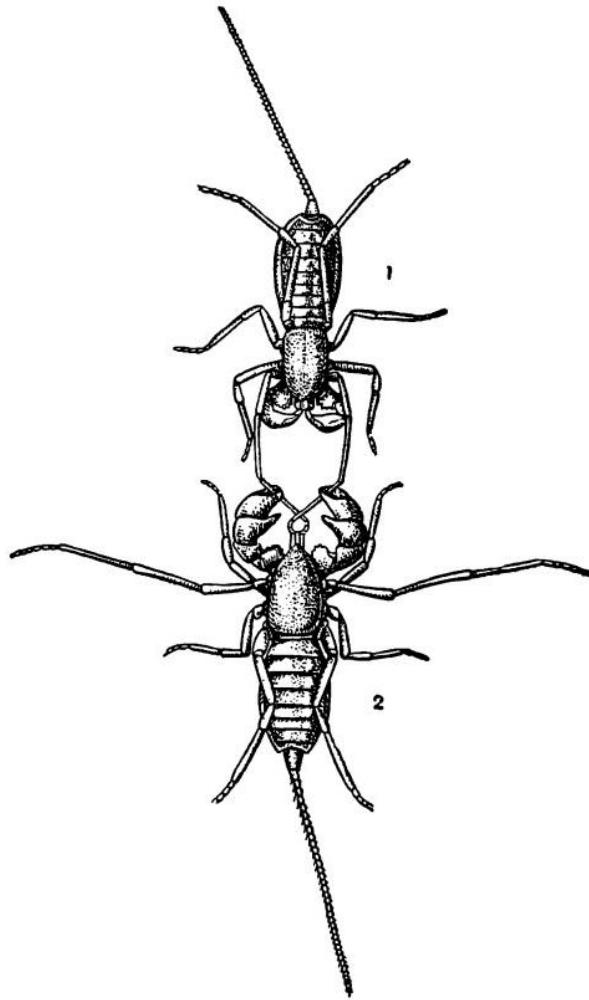


Рис. 64. Спарювання тєлїфонїв *Thelyphonus sepiaris* (Butler, 1873). 1 - ♀; 2 - ♂.

Верхня губа, хелїцери, тазика педипальп, що зрослися (камаростом) формують доволї велику і довгу передротову порожнину, що мїстить фїльтр з щетинок. За ротовим отвором перед навкологлоткового нервового кїльця починається глотка, далї йде вузький стравохїд, затиснутий мїж надглотковим і пїдглотковим нервовими гангліями. Надглотковий ганглії особливо розвинений і його ще називають мозком. Позаду від мозку стравохїд рїзко розширюється – ця дїлянка виконує функцію насосу. Задній кишкївник вїдкривається анальним отвором на XII сегментї черевця перед хвостовим придатком. Нервовї ганглії VIII – XII сегментїв черевця зливаються в єдиний ганглії на початку VIII сегмента.

Видїльна система представлена судинами Мальпїгї, що мають ендодермальне походження, парою коксальних залоз, кожна з яких має пару саккусїв, лабїринт і власну вивїдну протоку, що вїдкривається бїля тазика першої пари нїг. Крім цього є нефроцити, що накопичують кїнцевї продукти метаболїзму. Серце розташоване в черевцї і має 9 пар остїй.

**Розмноження і розвиток.** Заплїднення у тєлїфонїв сперматофорне – перехїдна форма від зовнїшнього до внутрїшнього заплїднення. Перед спарюванням вїдбувається складний ритуал залицяння – так званї «шлюбнї танцї»: самець тримає хелїцерами та педипальпами кїнчики перехрещеної першої пари нїг самки, тягне її назад. Самець вїдкладає на поверхню ґрунту сперматофор і пїдводить до нього самку. Пїсля цього самка захоплює сперматофор статевими отворами. У деяких видїв з родїв *Mastigoproctus*, *Thelyphonellus* самцї самї за допомогою

педипальп занурюють сперматофор в статевий отвір самки і звільнюють з них сперму шляхом механічного тиску.



Рис. 65. *Huroctonus formosus* (Butler, 1872) з підродини Huroctoninae.



Рис. 66. *Mastigoproctus colombianus* Mello-Leitão, 1940 з підродини Mastigoproctinae.

До запліднення яєць сперма зберігається в сім'яприймачі. Після запліднення самка рие неглибоку ямку з розширенням на дні, куди відкладає кілька десятків яєць. При цьому яйця лишаються біля статевого отвору самки в клейкому секреті в середині мішковидної оболонки (кокона). Захищаючи кладку самка лишається ямці кілька тижнів. З яєць вилуплюються пренімфи. Вони білого кольору, мають ніжну кутикулу і не здатні самостійно харчуватися. Вони залізають на черевце самки і тримаються там за допомогою спеціальних хапальних виростів. Після линьки вони залишають матір і починають самостійно полювати. Німфи мають чотири стадії розвитку. Після п'ятої линьки молоді теліфони стають статевозрілими. Представники роду *Mastigoproctus* досягають статевої зрілості у віці 2 – 4 років після чого живуть ще 4 роки.

**Поведінка та екологія.** Теліфони живуть в теплих країнах, переважно у вологих тропічних лісах, де вони найбільш активні в період дощів. Вони ховаються під поваленими деревами, під каміннями, риють педипальпами нори глибиною до 1,5 м, де ховаються під час посушливого періоду та під час розмноження або після полювання. Великі за розміром види теліфонів, такі як *Mastigoproctus giganteus* (Lucas, 1835) живуть в посушливих пустелях на півдні З'єднаних Штатів та півночі Мексики. Всі теліфони хижаки. Полюють вночі на різних безхребетних, рідше на дрібних хребетних. Захоплюють їжу педипальпами та подрібнюють хеліцерами. Деякі види – мірмекофіли і живуть у мурашниках. Захищаючись теліфони піднімають черевце і виприскують на ворога секрет анальних залоз на відстань до 80 см. Секрет крім оцтової кислоти містить воду та октанову кислоту, що збільшує проникність шкіри для оцтової кислоти. Теліфони доволі обережні і не нападають на крупних жертв. Але схильні до агресивності до особин свого виду.

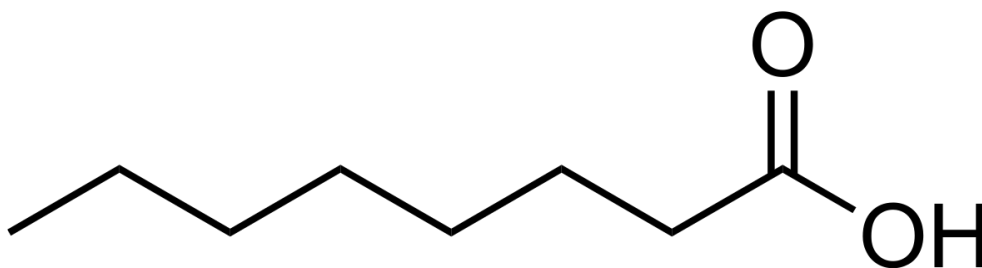


Рис. 67. Октанова кислота, що міститься в секреті анальних залоз теліфонів.

### Класифікація теліфонів.

Ряд теліфони містить тільки одну родину – Thelyphonidae, що включає 4 підродини і 20 родів:

Підродина Huroctoninae

Рід Etienneus

Рід Huroctonus

Підродина Mastigoproctinae

Рід Amauromastigon

Рід Mastigoproctus

Підродина Thelyphoninae

Рід Abaliella

Рід Chajnus

Рід Ginosigma

Підродина Turpeltinae

Рід Turpeltis

Рід Labochirus

Рід Thelyphonellus

Рід Mayacentrum

Рід Mimoscorpis

Рід Glyptogluteus

Рід Minbosius

Рід Tetrabalius

Рід Ravilops

Рід Uroproctus

Рід Valeriophonus

Рід Thelyphonoides

Рід Thelyphonus



Викопні теліфони мають неясне систематичне положення щодо сучасних теліфонів. Всіх викопних теліфонів ділять на дві групи: стем-групу та краун-групу. Стем-група – це викопні теліфони з кам'яновугільного періоду з відкладів Європи та ЗСА. Краун-група – це теліфони з бурштину крейдяного періоду з відкладів Бірми та Бразилії.

Стем-група:

† Рід *Geralinura*

† Рід *Proschizomus*

† Рід *Parageralinura*

† Рід *Prothelyphonus*

Краун-група:

† *Burmathelyphonia*

† *Mesoproctus*

† *Mesothelyphonus*

Еволюційно теліфони найбільш близькі до фрин та шизомід.



Рис. 68. *Mastigoproctus giganteus* (Lucas, 1835) з підродини Mastigoproctinae.

### † Ряд Тригонотарбиди (*Trigonotarbida*)

Ряд *Trigonotarbida* — це група вимерлих павукоподібних, чиї скам'янілі рештки знаходять у відкладах від пізнього Силуру до ранньої Пермі (від епохи Придоли до епохи Сакмаріан). Ці тварини відомі з відкладів Європи та Північної Америки, а також один вид з Аргентини. Тригонотарбиди судячи по всьому не малі ніяк павутинних чи шовкових залоз. Вони мали розміри від кількох міліметрів до кількох сантиметрів у довжину тіла та мали сегментоване черевце (опістосому) з дорсальним зовнішнім скелетом (тергітами) на задній частині черевця, що своєрідно поділялося на три або п'ять окремих пластин. Ймовірно, були хижакими, полювали на інших членистоногих, деякі пізніші види тригонотарбиди мали досить міцну броню та захищалися шипами від крупніших хижаків. На сьогодні відомо близько сімдесяти видів, причому більшість скам'янілостей походять з відкладів Кам'яновугільного періоду.

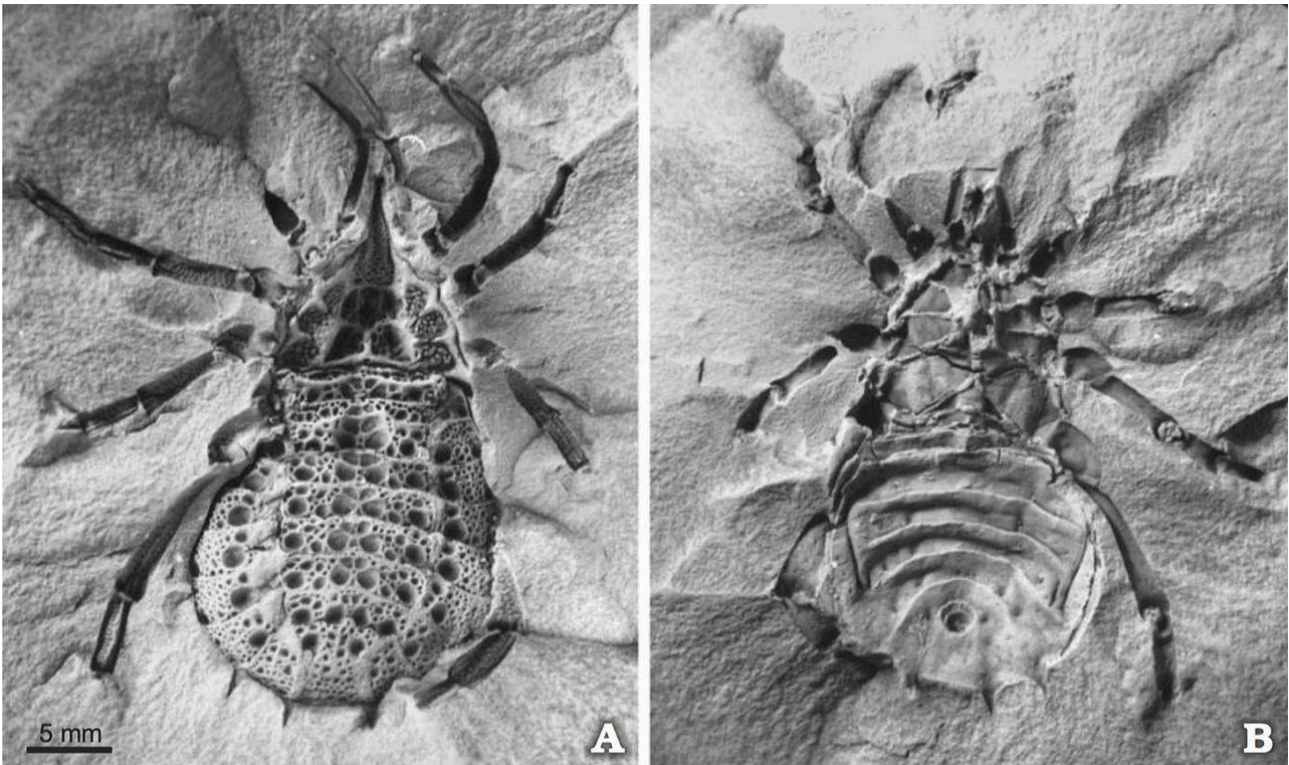


Рис. 69. Викопний вид *Eophrynus prestvicii* (Buckland, 1837) ряду Тригонотарбіди з відкладів Карбону Англії.

Перший вид тригонотарбід був описаний відомим англійським геологом Діном Вільямом Баклендом у 1837 році з карбонівих відкладів Коалбрукдейла в Англії. Він вважав, що це викопний жук, і назвав його *Curculoides prestvicii* (Buckland 1837). Набагато краще збережений екземпляр був пізніше виявлений поблизу Дадлі; також в англійській агломерації Вест-Мідлендс. У 1871 році Генрі Вудворд правильно визначив його як павукоподібного і перейменував його в *Eophrynus prestvicii* (Buckland, 1837), де назва роду походить від ἠώς (eos, що означає «світанок») і Phrynus - роду нинішніх фрін (*Amblypygi*). Пізніше Вудворд описав іншу тригонотарбиду - *Brachypyge carbonis* Woodward, 1878, із карбонівих відкладів Монса в Бельгії, хоча ця скам'янілість відома лише з її черевця, і спочатку була прийнята за викопного краба. У 1882 році німецький зоолог Фердинанд Карш описав низку викопних павукоподібних із вугільних розробок Нейроде в Сілезії (тепер Польща), у тому числі одного, якого він назвав *Anthracomartus voelkelianus* Karsch, 1882 на честь пана Фелькеля, майстра шахти, де цей вид був виявлений. Цей вид був віднесений до нового, вимерлого ряду павукоподібних, який Фердинанд Карш назвав *Anthracomarti*. Назва походить від ἄνθραξ, грецького слова, що означає вугілля. Приблизно в цей час було виявлено низку інших скам'янілостей, які згодом теж віднесуть до ряду Тригонотарбіди. Ганс Бруно Гейніц описав вид *Kreischeria wiedei* Geinitz, 1882 з карбонівих відкладів Цвікау в Німеччині, хоча він інтерпретував її як викопний псевдоскорпіона. Йоганн Кушта описав вид *Anthracomartus krejci* Kušta, 1884 з Раковніка в Чехії та опублікував подальші описи видів Тригонотарбід в кількох статтях. У 1884 році Семюел Хаббард Скаддер описав вид *Anthracomartus trilobitus* Scudder, 1884 з Файствіля, Арканзас — першого тригонотарбіда з Північної Америки.

У 1892 році Фердинанд Карш припустив, що рідкісні та досить дивні на вигляд рицинулеїди (*Ricinulei*) були останніми живими нащадками тригонотарбід. Подібна гіпотеза була знову висунута Данлопом, що вказав на явну подібність і можливі сестринські стосунки між цими групами павукоподібних. Обидва мають опістосомальні тергіти, розділені на серединну та бічні пластинки, і обидва мають складний механізм з'єднання між просомою та опістосомою, що «з'єднує» дві половини тіла разом. Хоча кладистичний аналіз мав тенденцію



відновлювати рицинулеїди в їх традиційному положенні, тісно пов'язаному з кліщами та іксодовими кліщами, подальші дослідження показали, що кінчик педипальпи закінчується невеликим кігтем як у тригонотарбід, так і в ріцинулеїд. Якщо гіпотеза вірна, рицинулеїди, незважаючи на відсутність ключових тетрапальмональних ознак (наприклад, книжкових легень), можуть бути частиною пантетрапальмональної клади поряд із тригонотарбідами.

Тригонотарбіди відрізняються від інших павукоподібних будовою тергітів на дорзальній стороні епістосоми. Розміром вони були до 5 см. Тіло ділилося на просому і епістосому. Просома була вкрита панциром і завжди містила пару серединних очей. У ймовірно базальних родин *Palaeocharinidae*, *Anthracomartidae* і, можливо, також *Anthracosironidae* існувала додаткова пара бічних очних горбків, які, принаймні у палеохаринід несли серію окремих лінз. У цьому сенсі палеохариніди перебували у процесі редукції складного ока. Передній край панцира виступав і утворював структуру, яку назвали кліпеусом. Хеліцери були типу «кишенькового ножа» склалися з базального сегменту та гострого вигнутого ікла. Хеліцери описані як палеогнатичні: ікла тримаються паралельно один одному, як у павуків-мезотелів і мігаломорфів, але хеліцери звисали вниз, як у павуків-аранеоморфів. У добре збережених скам'янілостях немає доказів наявності отруйної залози, тому тригонотарбіди, ймовірно, не були отруйними. Хеліцери могли трохи втягуватися в просому. Палеохариніди, що добре збереглися, демонструють наявність невеликого, схожого на щілину рота з верхньою губою (лабрумом або рострумом) і нижньою губою. В середині рота була система фільтрації, утворена з волосків або пластинок, що переконливо свідчить про те, що тригонотарбіди (як павуки та багато інших павукоподібних) могли їсти лише попередньо перетравлену, розріджену здобич. Педипальпи мали типову павукоподібну будову з тазиком, вертлюгом, стегном, колінцем, гомілкою та лапкою. Немає жодних доказів наявності спеціального пристрою для перенесення сперми, як у зміненого пальпального органу самців павуків. Принаймні у палеохаринід і антракомартид кінчик педипальпи модифікований у невеликий кігтик (хелу), утворену з тарзального кігтя (або апотеле) і виступу тарсусу. Ходильні ноги повторюють типовий план павукоподібних з тазиком (соха), вертлюгом (trochanter), стегном (femur), колінцем (patella), гомілкою (tibia), передлапкою (metatarsus) та лапкою (tarsus). Тазик йде від одного стерніта просоми. У палеохаринід, які добре збереглися, є кільце навколо вертлюга та стегна, яке може бути залишками більш раннього сегмента ноги. Ноги в основному не змінені, хоча в *Anthracosironidae* передні лапи досить великі й колючі, ймовірно, щоб допомогти ловити здобич. Ноги закінчуються трьома кігтями, двома великими і меншим середнім кігтем.

Опістосома має здебільшого субовальну форму з плоскою дорсальною поверхнею. Опістосома складається з 12 сегментів, причому деякі з них зазнали злиття або редукції, тому спочатку вважалося, що опістосома у цих павукоподібних має від 8 до 11 сегментів. Тергіт першого сегмента частково покритий заднім краєм переднього панцира, утворюючи складний механізм зчеплення, відомий як «фіксуєчий гребінь». Усі тергіти сегментів II - VIII (і сегмент IX у деяких видів) були латерально розділені на 3 (одну серединну та дві бічні) пластини, причому сегменти II та III зрощені один з одним у більшості видів. Однак відповідні тергіти родини *Anthracomartidae* ділилися на 5 пластин. Останні 3 сегменти зазвичай видно лише з черевної сторони, а 2 кінцеві сегменти звужені в крихітну кільцеподібну ділянку, відому як пігідій. Вентральна сторона опістосомальних сегментів II - IX вкрита серією кришок з легенями (II і III) і вигнутими стернітами (IV - IX). У першому сегменті, мабуть, відсутні вентральні пластини. Подібно до інших павукоподібних, що мають легені (скорпіони і чотирилегеневі павукоподібні), книжкові легені тригонотарбід утворені шарами пластинок із трабекулами, що є особливістю, адаптованою до наземного способу життя і дихання повітрям. У деяких видів спостерігалася пара вентральних мішків, розташованих між задньою кришкою і наступним стернітом.

## † Ряд Ураранеїди (Uraraneida)

Ураранеїди (Uraraneida) — вимерлий ряд палеозойських павукоподібних, споріднених із сучасними павуками. Виявлені два роди: рід *Attercopus* з Девону і рід *Permarachne* з Пермського періоду. Як і сучасні павуки, вони, виробляли павутину і шовк, але не мали характерних для сучасних павуків ознак і прядильних залоз сучасних павуків і мали видовжені тельсони.



Рис. 70. † *Attercopus fimbriunguis* (Shear et al., 1987) з ряду Ураранеїди (Uraraneida). Реконструкція.

## Ряд Шизоміди або Тартариди (Schizomida)

Ряд Шизоміди або Тартариди (Schizomida = Tartarides) – невеликий ряд дрібних арахнід. Це павукоподібні невеликих розмірів: всього 2 – 18 мм. Більшість видів менші 5 мм у довжину. Тіло м'яке. Цей ряд ще мало вивчений. Арахнолог Вілсон Е. О. писав про шизомід як про «групу організмів, які відчайдушно потребують експертів для роботи над ними».

Характеризуються тим, що в них головогрудний щит розділений, п'ятий та шостий сегменти мають свої тергіти. Педипальпи потовщені, з гачковидними кінцевими члениками, без кліщів. Передні ноги довші і тонші за інші, відіграють роль вусиків – мають тактильні та хімічні рецептори. Рухаються за допомогою трьох кінцівок – трьох пар задніх ніг. Просома ділиться на три ділянки, кожна з яких вкрита пластинками: великий протопельтидій і менші, парні, мезопельтидій і метاپельтидій. Назва *Schizomida* означає «розщеплена або сколена середина». Назва виникла на основі того, що в цих павукоподібних просома розділена на дві окремі пластини. Опістосома (черевце) являє собою гладенький овальний утвір з 12 розділених сегментів. Черевце веретеновидне з маленьким постабдоменом. Перший сегмент редукований і утворює стебельце, а останні три звужені, утворюючи пігідій. Останній сегмент опістосоми несе короткий придаток – джгутик, що складається не більше ніж з чотирьох члеників. У самок зазвичай джгутики 3-4-членикові, а у самців одночленикові. Очей немає. Деякі види мають рудиментарні очні плями, здатні відрізняти світло від темряви. Легені є – одна пара, книжкового типу, на восьмому сегменті. Видільна система тартарид представлена парою



коксальних залоз, що відкриваються в основі першої пари ніг, а також судинами Мальпігі та нефроцитами.

Тартариди – тропічні форми, живуть у ґрунті, у рослинних залишках, під каміннями, в печерах та під іншими укриттями. Вологолюбні, активні в дощовий період року. Активні хижаки. Живляться дрібними комахами, іншими дрібними безхребетними, що живуть у ґрунті та в лісовій підстилці. Здобич захоплюють педипальпами. Подрібнюється хеліцерами. Зовнішнє травлення з подальшим засмоктуванням напівперетравленої суспензії. Шизоміди можуть тривалий час обходитися без їжі. Було показано, що деякі особини виду *Hubbardia pentapeltis* Cook, 1899 здатні виживати п'ять місяців без їжі.



Рис. 71. *Hubbardia pentapeltis* Cook, 1899 з родини Hubbardiidae.

Запліднення сперматофорне. Перехідна форма від зовнішнього до внутрішнього запліднення. На задньому кінці тіла тварин розташований короткий хвостовий джгут, який у самців розширений в основі і використовується при спарюванні: під час передачі сперматофора, самка чіпляється за хвостовий джгут педипальпами. Перед кладкою яєць самка вириває в землі на глибині біля 15 см невелику камеру, стінки якої вкриті зцементованими часточками ґрунту. У цій камері самка відкладає кілька яєць, що іноді кріпляться під основою черевця самки. До вилуплення з яєць молоді самка знаходиться в цій камері у своєрідній позі з вертикально піднятим черевцем. Хоча про тривалість життя шизомід відомо небагато, було виявлено, що вони живуть у неволі кілька місяців.

Живуть Тартариди у вологих лісах тропіків та субтропіків обох півкуль Землі: зустрічаються в Північній та Південній Америці, Африці, Азії, Австралії, на островах Тихого океану. Північна межа поширення доходить до Каліфорнії. Випадково були завезені до Європи і зустрічаються в теплицях ботанічних садів. Серед шизомід багато ендеміків. Австралійський вид *Draculoides vinei* (Harvey, 1988) був змушений переселитися в сусідню вологу печерну екосистему після того, як його перше місце буття – тропічні первинні ліси різко зменшилися в розмірах. Деякі види шизомід живуть в гніздах комах. Вид *Afrozomus machadoi* Reddell et

Cokendolpher, 1995 живе в термітниках, вид *Stenochrus portoricensis* Chamberlin, 1922 живе у колоніях мурашок. Шизоміди також іноді зустрічаються на деревах. Південноамериканський *Surazomus arboreus* Cokendolpher et Reddell, 2000 живе в тропічних лісах, які сезонно затоплюються, що змушує павукоподібних підніматися вище на дерева, щоб уникнути потоплення. У той час як шизоміди зазвичай не зустрічаються в холодному кліматі, кілька каліфорнійських видів роду *Hubbardia* були знайдені під засніженими скелями, і вид *Hubbardia briggsi* (Rowland, 1972) часто зустрічається в засніжених місцях проживання протягом зими.

Описано більше 300 сучасних та 6 викопних видів, які відомі з палеоцену. Відомі види об'єднані у три родини: † Calcitronidae, Hubbardiidae, Protoschizomidae.

Більшість відомих видів належать до родини Hubbardiidae. Шизоміди споріднені з Теліфонами. Ці дві гілки еволюції павукоподібних розділились десь в пізньому Карбоні в тропіках Пангеї. Schizomida зазнали значної диверсифікації, починаючи з крейди. Найдавніші відомі скам'янілості групи належать до середньокрейдового бірманського бурштину М'янми (Бірма). Ці викопні види можна віднести до родини Hubbardiidae.

Родина Hubbardiidae включає 76 родів:

Adisomus	Colombiazomus	Mayazomus	Sotanostenochrus
Afrozomus	Cubacanthozomus	Megaschizomus	Stenochrus
Ambulantactus	Cubazomus	Naderiore	Stenoschizomus
Anepsiozomus	Draculooides	Nahual	Stewartpeckius
Antillostenochrus	Dumitrescoella	Neozomus	Surazomus
Apozomus	Enigmazomus	Notozomus	Tayos
Artacarus	Gravelyzomus	Oculozomus	Trithyreus
Attenuizomus	Guanazomus	Olmecazomus	Troglocubazomus
Baalrog	Hansenochrus	Orientzomus	Troglostenochrus
Bamazomus	Harveyus	Ovozomus	Vinabayesius
Belicenochnus	Heterocubazomus	Pacal	Wayuuzomus
Brignolizomus	Heteroschizomus	Paradraculooides	Zomus
Bucinozomus	Hubbardia	Piaroa	† Annazomus
Burmezomus	Javazomus	Reddellzomus	† Calcoschizomus
Calima	Julattenius	Rowlandius	† Cretaceozomus
Cangozomus	Kenyazomus	Schizomus	† Groehnzomus
Caribezomus	Lawrencezomus	Schizophyxia	† Mesozomus
Clavizomus	Luisarmasius	Secozomus	† Muellerizomus
Cokendolpherius	Mahezomus	Siguanesiotes	† Onychothelyphonus

## Ряд Рицинулеї (Ricinulei)

Ряд Рицинулеї (Ricinulei) – дуже своєрідний і малочисельний тропічний ряд павукоподібних. На сьогодні відомо 91 існуючий вид і 15 викопних видів кам'яновугільного та крейдяного періоду. Викопні види знайдені в тому числі в бірманському бурштині. Рицинулеї – невеликі арахніди, розміром 5 – 10 мм. Найбільший з відомих видів Рицинулей – це вид *Curculioides bohemoni* Whalen, 2020 з пізнього Карбону довжиною 22 см.

Рицинулеї мають тверді покриви тіла. Кутикула надзвичайно товста. Щит просоми цільний, але його передній відділ перетворений в рухому кришечку, що прикриває ротові кінцівки. Ця кришечка утворює капюшон – кукулус, що може підніматися і опускатися над головою. Нині існуючі види не мають очей. Але викопні види мали дві пари бічних очей. Нинішні види мають світлочутливі пігментні плями на цьому місці. Товсте черевце (або опістосома) має вузьке стебельце, яким воно прикріплюється до просоми. Цікаво, що між просомою та опістосомою існує складний механізм сполучення. Передній край опістосоми заправляється у відповідну складку на задній частині панцира. Переваги цієї незвичайної системи недостатньо вивчені, і оскільки статевий отвір розташований на ніжці (ще одна досить

незвичайна особливість), тварини повинні «розблокувати» себе, щоб спаруватися. Черевце дорзально поділено на серію великих пластин або тергітів, кожна з яких підрозділяється на серединну та бічну пластини. Черевце коротке, зовні на ньому помітні межі трьох сегментів. Перші 2 - 3 сегменти черевця недорозвинені. На кінці черевця є залишок метасоми з анальним отвором.



Рис. 72. *Pseudocellus bifer* Teruel, 2018 з ряду Рицинулеї (Ricinulei).

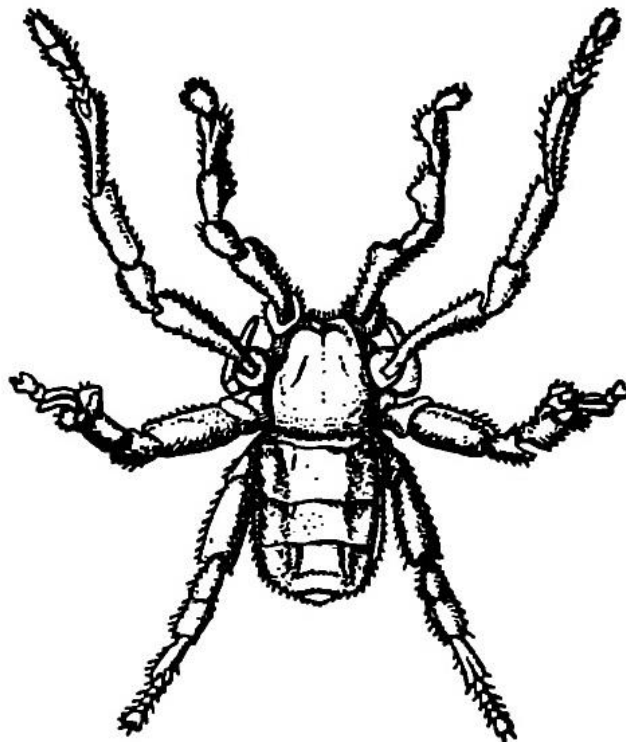


Рис. 73. *Cryptocellus simonis* Hansen et Sørensen, 1904 (ряд Рицинулеї (Ricinulei)) ♂ в якого ноги третьої пари перетворені в копулятивні органи.





Рис. 74. Німфа *Ricinoides atewa* Naskrecki, 2008 (ряд Рицинулеї (*Ricinulei*))

Хеліцери короткі, двочленикові, зі своєрідною клешнею, що містить структуру, що нагадує нерухомий великий палець. Ротові кінцівки мають чисельні рецептори, які імовірно розпізнають смак їжі. Хеліцери можуть втягуватися, і в стані спокою вони зазвичай приховані під кукулюсом. Педіпальпи рецинулей є складними придатками. Вони зазвичай використовуються для маніпулювання їжею, але також вони мають багато сенсорних структур і використовуються як органи чуття «короткого радіусу дії». Педипальпи закінчуються кліщами, які є невеликими відносно їхнього тіла, порівняно з кліщами споріднених рядів скорпіонів і псевдоскорпіонів. Подібні кліщі на педипальпах тепер знайдено у вимерлого ряду *Trigonotarvida*. Як і в багатьох косариків, у рицинулеїдів друга пара ніг найдовша, і ці кінцівки використовуються для відчуття попереду тварини, майже як вусики. Якщо педіпальпи є органами чуття «короткої дії», то друга пара ніг є відповідними органами відчуття «дальної дії». Сенсили на лапках на кінцях ніг I і II (які частіше використовуються для відчуття навколишнього середовища) відрізняються від сенсил ніг III і IV пар. У самців рицинулей третя пара ніг унікально модифікована, утворюючи копулятивні органи. Форма цих органів дуже важлива для таксономії і може бути використана для розрізнення самців різних видів.

Дихають рицинулеї добре розвиненими трахеями. Система трахей відкривається назовні парою дихалець на просомі. Один бразильський вид має пластрон, що дозволяє йому запобігати намоканню і дозволяє дихати навіть під водою. Видільна система складається з судин Мальпігі та пари коксальних залоз.

Самки рицинулей мають сперматеки для зберігання сперми. Відносно мало відомо про їхні звички до залицяння та спаровування, але спостерігали, як самці використовують свою змінену третю пару ніг для передачі сперматофора самці. Яйця переносяться під капюшоном матері, доки з дитинчат не вилупляться шестилапі личинки, які згодом перетворюються на свої восьмилапі дорослі форми. Незважаючи на незначну кількість досліджень про біологію цієї групи, останні дослідження повідомили про нічну активність, а також про своєрідну поведінку для цієї групи, яка включає взаємодію між особинами, відмінну від спарювання. Рицинулеїди часто утворюють великі конгрегації, точна мета яких невідома. З яйця вилуплюється



шестинога личинка, що потім перетворюється у восьминогу форму. Цим рицинулеї трохи нагадують кліщів.

Поширені рицинулеї в Західній Африці та Південній та Центральній Америці. На північ доходять до Техасу. Вологолюбні. Ведуть прихований спосіб життя під опалими листями, під корою дерев, деякі види живуть в печерах. Рухаються повільно, аналізуючи шлях передніми ногами, що містять тактильні рецептори. На дотик відповідають завмиранням і довго лишаються нерухомими.

Хижачи. Живляться дрібними безхребетними.

Ряд включає тільки одну родину – Ricinoididae, яка охоплює 11 родів, більшість з яких вимерлі:

Cryptocellus	†Curculioides	†Primoricinuleus
Pseudocellus	†Hirsutisoma	†Sigillaricinuleus
Ricinoides	†Monooculricinuleidae	†Terpsicroton
†Amarixys	†Poliochera	

### Ряд Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones)

Ряд Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones) – дрібні павукоподібні, розміром переважно 2 – 3 мм в довжину, інколи до 7 мм в довжину. Найбільшим відомим видом псевдоскорпіонів є вид *Garypus titanius* Weier, 1961 з острова Вознесіння розміром до 12 мм. Широко поширені в природі, але малопомітні, бо ведуть прихований спосіб життя, живуть серед рослинних залишків, опалого листя, серед моху, у гумусі, під каміннями, під корою, в норах та гніздах різних тварин, в печерах. Серед них є види, що поселяються в людському житлі. Отримали свою назву завдяки тому, що педипальпи псевдоскорпіонів так само як і в скорпіонів оснащені кліщами і служать для схоплювання здобичі. Щодо інших особливостей морфології вони відрізняються від скорпіонів кардинально, хоча низка ознак свідчить про їхню примітивність. Просома вкрита щитом, у передньобокових частинах є прості очка в числі 1 – 2 пар. Деякі види сліпі, очей не мають. Сегмент четвертої пари ніг у певній мірі відокремлений і на просомі відділений бороною. Черевце широке, ззаду заокруглене, складається з 11 сегментів, що оснащені тергітами та стернітами. Характерно, що передстатевої сегмент, що з'єднує просому і черевце, розвинутий, так само як сусідні. Маленькі хеліцери мають клешні з гребневидними виростами по внутрішньому краю. На кінцях рухомих пальців хеліцер відкриваються протоки пари павутинних залоз, що розташовані на просомі. Педипальпи, крім хапальної функції, відіграють роль тактильних органів відчуття, на клешнях є довгі хети, які стирчать і називаються трихоботрії. Псевдоскорпіони дуже чутливі до дотику, коливань субстрату або коливань повітря. Вони притискають кінцівки до тулуба і завмирають на короткий час. Псевдоскорпіони мають вісім ніг з п'ятьма-сімома члениками кожна; будова і кількість члеників ніг використовується для розрізнення родин і родів. Вони мають дві дуже довгі педипальпи з пальпальними хелами (кліщами), які дуже нагадують кліщі скорпіонів. Педипальпи зазвичай складаються з нерухомої «кисти» та рухомого «пальця», останній контролюється привідним м'язом. Види клади *Iocheirata*, яка містить псевдоскорпіонів, отруйні, з отруйною залозою та протокою, переважно, розташованими в рухомому пальці; отрута використовується для знерухомлення здобичі псевдоскорпіона. Під час живлення псевдоскорпіони виділяють секрет травних залоз на здобич, а потім ковтають гідролізовані зріжені залишки жертви.

Всі 4 пари ніг служать для пересування. Лапки оснащені парою кігтиків і маленькою присоскою, що дозволяє залазити по гладеньким поверхням. Псевдоскорпіони переважно повільні, але є види високорухомі. Під час руху псевдоскорпіони тримають педипальпи перед собою, зігнувши їх клешнями всередину. Якщо псевдоскорпіона потурбувати, він тікає, при цьому може рухатись боком, як краб, або навпаки, задкувати.

Дихають псевдоскорпіони за допомогою трахей, що відкриваються назовні двома парами стигм збоку другого і третього сегментів черевця.

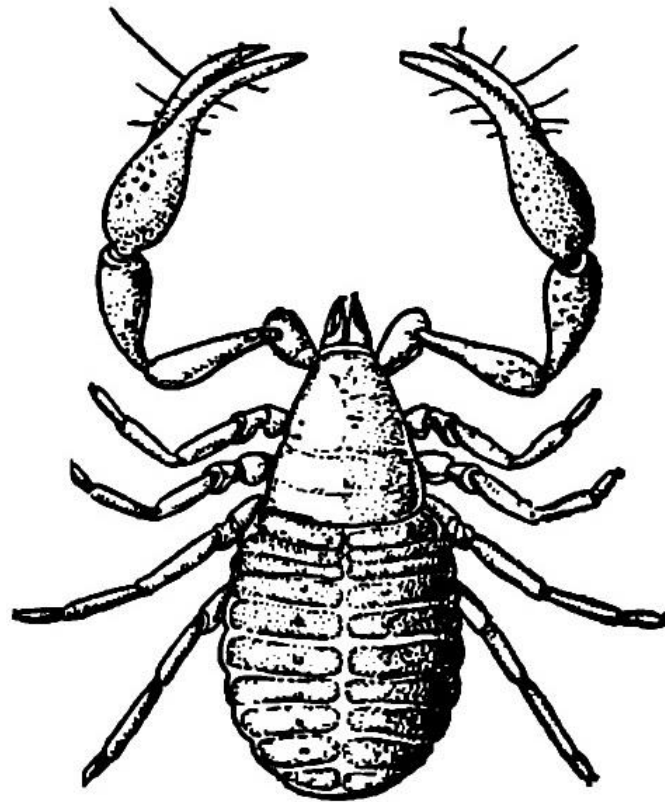


Рис. 75. Псевдоскорпіон книжковий (*Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758)).

Від кожної стигми йде в середину коротка трубочка з пучком довгих трахей, що не галузяться на кінці. Зовнішній статевий апарат складний, що пов'язане зі своєрідним способом запліднення. У внутрішній будові псевдоскорпіонів є низка примітивних ознак: посеgmentовані вирости середнього кишківника та яєчників самок, розвинуті коксальні залози. Псевдоскорпіони хижаки, їх жертви різноманітні та малі: первиннобезкрилі комахи, особливо подури (колемболи), дрібні жуки, двокрилі та їх личинки, молодь павуків, ґрунтові кліщі, нематоди. Жертва хапається кліщами педипальп, потім кліщами хеліцер, педипальпи таким чином звільнюються. Це важливо, бо педипальпи – основний орган орієнтації та захисту. Жертва проколюється хеліцерами та висмоктується. Після цього псевдоскорпіон довго чистить свої ротові органи.

Черевце, яке називають опістосоною, складається з дванадцяти сегментів, кожен із яких захищений склеротизованими пластинками (так звані тергіти зверху та стерніти знизу). Черевце коротке і заокруглене ззаду, а не розширюється в сегментований хвіст і жало, як у справжніх скорпіонів. Колір тіла може бути від жовтувато-коричневого до темно-коричневого, парні кігті часто контрастного кольору. Вони можуть мати два, чотири ока досить простої будови або взагалі не мати очей.

Псевдоскорпіони прядуть шовк із залоз у своїх щелепах, щоб зробити дископодібні кокони для спарювання, линьки або анабіозу під час холодів, але вони не мають справжніх легень книжкового типу, як справжні скорпіони та чотирилегеневі павукоподібні. Замість цього вони дихають виключно через трахеї, які відкриваються збоку через дві пари дихалець на задніх краях третього та четвертого стернітів черевця.

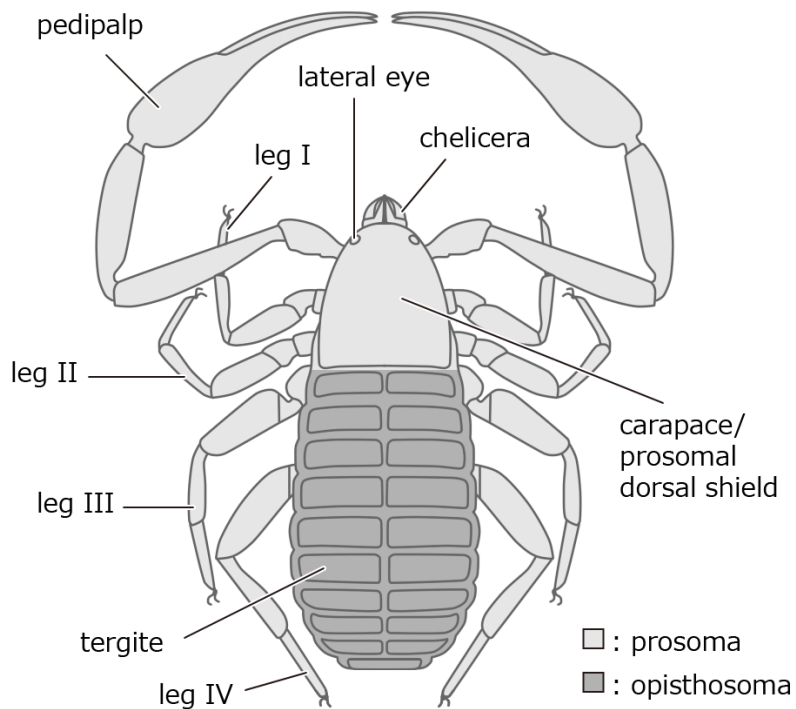


Рис. 76. Морфологія псевдоскорпіонів. Просома, епістосома, педипальпи, хеліцери, ходильні ноги (leg), тергіти.

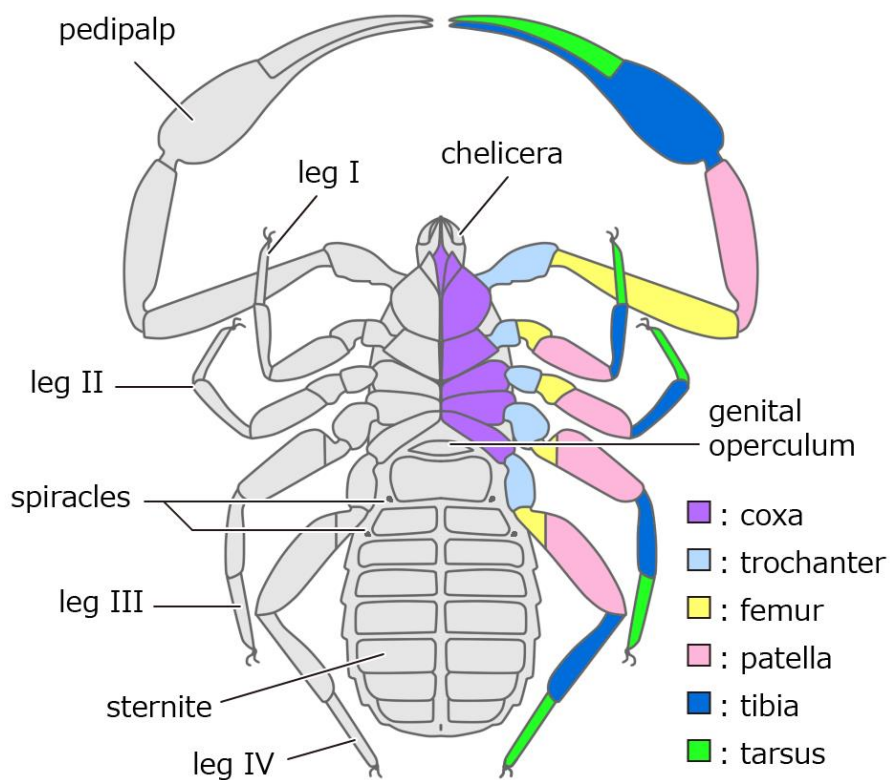


Рис. 77. Морфологія псевдоскорпіонів. Членики ніг: тазик (coxa), вертлюг (trochanter), стегно (femur), колінце (patella), гомілка (tibia), лапка (tarsus). Стерніти. Хеліцери. Педипальпи.

Біологія розмноження псевдоскорпіонів дуже своєрідна і детально вивчена французьким дослідником Вашоном М. Запліднення відбувається без копуляції, за допомогою сперматофора – самець лишає його на субстраті, здійснюючи при цьому характерний «шлюбний танок» перед пасивною самкою. Особини розташовуються передніми кінцями тіла одне перед другим, самець високо здіймається на ніжках, вібрає тілом, вип'ячує свої циліндричні органи (пара трубчатих придатків статевого апарату, що наповнюються гемолімфою) і здійснює характерні, ніби плавальні рухи педипальпами. Під час цього танцю самець наближається до самки, торкається черевцем субстрату, виділяє краплю в'язкої рідини, витягує цю краплю в стержень, на кінці якого прикріплює сперматофор – мішечок зі спермою. Мішечок оснащений порожнистими рижками з отворами на кінцях. Потім самка підходить до сперматофору, розташовується над ним, вводить рижки сперматофору в отвори сім'яприймачів. У цей час особини зчеплюються педипальпами, самець сильно трясє самку, сперма виливається через рижки в сім'яприймач. Яйця дозрівають через місяць після цього. До того часу спермії проходять в просвіт яєчника і відбувається власне запліднення. Самці псевдоскорпіонів родини Cheliferidae використовують свої передні ноги щоб відкрити кришечку статевих отворів самки і після того як вона підбирає сперматофор, допомагає ногами заштовхнути сперматофор в статеві отвори самки. Самки псевдоскорпіонів тих видів, які мають сперматеку (орган зберігання сперми), можуть зберігати сперму протягом тривалого періоду часу до запліднення яєць, але види без сперматеки запліднюють яйця одразу після спарювання.

Запліднення яйця не відкладаються назовні, а виштовхуються в мішковидне вип'ячування – камеру виводку, в якій самка виношує молодь. Ця камера являє собою вип'ячування статевих шляхів і пов'язана з яєчником. Число яєць варіює: їх буває 2 – 3 десятки, у деяких видів більше 50, в інших всього 2 – 3. Ембріони, що розвиваються прикріплені стінки камери. На стадії формування придатків зародок одягається першою кутикулою і утворюється личинка першого віку. Вона поглинає велику кількість дейтоплазми, що поступає в камеру з яєчника, сильно збільшується і, розриваючи оболонку яйця і стінку камери виводку, виходить назовні, але лишається прикріпленою до камери ротовою областю, через яку продовжується живлення дейтоплазмою (жовтком). Личинка першого віку мішковидна і несхожа на дорослого псевдоскорпіона. Линяючи, вона перетворюється на личинку другої вікової групи або протонімфу, що схожа на дорослу особину. Протонімфа скидає першу кутикулу, покидає матір, виходить з гнізда, в якому знаходиться самка в період розмноження, починає активно шукати їжу. Потім відбуваються ще три линьки, протонімфа перетворюється в дейтонімфу, потім в тритонімфу і нарешті в дорослу особину. При кожній линьці псевдоскорпіон будує гніздо, в якому біля тижня знаходиться в стані спокою. Під час останньої линьки утворюється зовнішній статевий апарат і статеві шляхи відчиняються назовні. Статева зрілість настає через рік. Після досягнення статевої зрілості псевдоскорпіони більше не линяють. Живуть псевдоскорпіони 2 – 3 роки. Яйцеклітин протягом життя декілька, але їх число невідоме.

Гнізда будуються під корою, під каміннями, у тріщинах ґрунту. Гніздо має вигляд дзвону діаметром кілька міліметрів. Стінки виготовляються з рослинних залишків, піщинок, які міцно переплітаються і склеюються неупорядкованими нитками павутини. На початку такого будівництва псевдоскорпіон заходить в середину дзвону і поступово глухо замурується в ньому. Він протягує в середині кілка поперечних ниток і підвішується на них. Гніздо служить для розмноження та линьки, для зимівлі, кожен раз будується заново. При виході псевдоскорпіон відділяє край дзвону від субстрату, порожнє гніздо лишається припіднятим.

У псевдоскорпіонів спостерігається пасивне розселення та тілі інших тварин – членистоногих та хребетних. Це явище називається **форезією**. Механізми форезії різні. У деяких випадках псевдоскорпіон в пошуках їжі хапає надто велику рухому здобич, яка і несе псевдоскорпіона з собою. Частіше це буває під час нападу на мух. В інших випадках псевдоскорпіони потрапляють на тіло жуків чи хребетних під час полювання на кліщів чи на інших дрібних безхребетних, які паразитують на тілі цих тварин. У результаті цього псевдоскорпіони переносяться господарями цих паразитів. Самки псевдоскорпіонів особливо



активно шукають їжу в період розмноження, і в цей час яскраво проявляється їх схильність до фореції.

Псевдоскорпіони поширені на всіх континентах. Їх описано більше 3300 видів, які систематизують в 430 родів та в 25 родин. Найбільш різноманітні і чисельні псевдоскорпіони в тропіках. Розподіл псевдоскорпіонів по біотопах закономірний. Так види роду *Neobisium* живуть переважно серед моху та в гумусі, види роду *Chthonius* – під камінням, в тріщинах скель, в печерах, види роду *Chernes* – під корою та в трухлявій деревині. Серед псевдоскорпіонів є галофіли, що приурочені до берегів морів, наприклад вид *Garypus beauvoisii* (Audouin, 1826), один з найбільших за розмірами тіла псевдоскорпіонів, що довжиною до 7 мм, живе в купах водоростей на берегах Середземного моря, витримує довгочасне затоплення морською водою. Багато видів псевдоскорпіонів зустрічаються в норах чи гніздах ссавців та птахів, є види мірмекофіли – живуть у мурашниках. Щоправда, багато видів цих нідиколів не специфічні щодо цього способу життя, але деякі види дуже характерні для таких місць проживання, наприклад: *Lasiochernes pilosus* (Ellingsen, 1910) живе в норах кротів, мірмекофільний вид *Myrmochernes africanus* Tullgren, 1907 живе в мурашниках південноафриканських мурах роду *Camponotus*. Багато видів псевдоскорпіонів живе в печерах – це так звані **троглобіонти**. Їхня морфологія дуже характерна і своєрідна: тіло струнке, педипальпи і ноги тонкі, довгі, з чисельними чутливими волосками, очей немає. Печерні види відносяться, зокрема, до родів *Blothrus*, *Chthonius*. У житлі людини зустрічаються кілька видів псевдоскорпіонів, серед них є справжні синантропи, дуже часто зустрічається мешканець людського житла псевдоскорпіон книжковий (*Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758)), що поширений по всьому світу, навіть в тих країнах де люди зроду не читали книжки. Цей вид поселяється в книжкових шафах, серед книг та паперів, під шпалерами, серед білизни. Цей вид брунатний, до 4 мм довжиною. Клепні педипальп великі, крупні, масивні. Він повільний, з однаковою швидкістю рухається і головою вперед, і головою назад, і боком. Ховається і його вряди-годи помічають люди. Живиться переважно сіноїдами, часто живиться книжковим сіноїдом, хлібними кліщами, личинками дрібних жуків, личинками молі. Він корисний, по знищує цих небажаних шкідників людського житла. Синантропними видами є також види *Allochernes italicus* Veier, 1932, що поширений на півдні Європи, *Cheiridium museorum* (Leach, 1817), що зустрічається разом з книжковим псевдоскорпіоном в колекціях комах та в гербаріях.

Відомо понад 3300 видів псевдоскорпіонів у більш ніж 430 родах, і регулярно описуються нові види. Псевдоскорпіони поширені по всьому світу, навіть у регіонах з помірним і холодним кліматом, таких як Північне Онтаріо та вище межі лісу в Скелястих горах штату Вайомінг у 3'єднаних Стейтах Америки і в печерах Дженолан в Австралії, але найбільша різноманітність і чисельність псевдоскорпіонів у тропіках і субтропіках, де вони поширюються навіть на острівні території, такі як Канарські острови, де було знайдено близько 25 ендемічних видів. На Мальтійських островах є також два ендемічних види. Види псевдоскорпіонів були знайдені під корою дерев, у листі та сосновій підстилці, у ґрунті, у дуплах дерев, під камінням, у печерах, таких як печера Мовіле, на березі моря в приливній зоні та в тріщинах скель.

Найдавніший відомий викопний псевдоскорпіон *Dracochela deprehendor* Schawaller, 1991 відомий з фрагментів кутикули німф, знайдених у гірській формації Пантера біля Гілбоа в стейті Нью-Йорк, ЗСА, датується середнім девоном, віком приблизно 383 мільйони років тому. Він має всі риси сучасного псевдоскорпіона, що вказує на те, що цей ряд розвинувся дуже рано в історії наземних тварин. Його морфологія свідчить про те, що він більш примітивний, ніж будь-який нинішній псевдоскорпіон. Як і більшість інших рядів павукоподібних, псевдоскорпіони дуже мало змінилися з моменту їх появи, зберігши майже всі риси своєї початкової форми. Після девонських скам'янілостей майже не було знайдено інших скам'янілостей псевдоскорпіонів протягом понад 250 мільйонів років, аж до крейдяних скам'янілостей у бурштині, усі вони належали до сучасних родин псевдоскорпіонів, що свідчить про те, що до цього часу вже відбулася основна диверсифікація псевдоскорпіонів. Єдина скам'янілість із цього проміжку часу – рід *Archaeofeaela* з тріасу України, приблизно

227 мільйонів років тому, це вид, як припускають, є раннім родичем псевдоскорпіонів родини Feaellidae.

Псевдоскорпіони були вперше описані Аристотелем, який, ймовірно, знайшов їх серед сувоїв у бібліотеці, де вони жили між книжковими листами. Роберт Гук згадував про «наземного краба» у своїй праці «Мікрографія» 1665 року. Інша згадка в 1780-х роках, коли Джордж Адамс писав про «комаху-омара, яку побачили кілька робітників, що пили свій портер, і підібрав це створіння винахідливий джентльмен, що і приніс його до мого помешкання».

На сьогодні (2023 рік) виділяють наступні родини псевдоскорпіонів:

Atemnidae (21 рід, 194 видів)  
Bochicidae (12 родів, 44 видів)  
Cheiridiidae (9 родів, 81 видів)  
Cheliferidae (64 родів, 312 видів)  
Chernetidae (120 родів, 728 видів)  
Chthoniidae (54 роди, 909 видів)  
Feaellidae (8 родів, 37 видів)  
Garypidae (11 родів, 110 видів)  
Garypinidae (21 рід, 94 види)  
Geogarypidae (2 роди, 81 вид)  
Gymnobisiidae (4 роди, 17 видів)  
Hyidae (2 роди, 41 вид)  
Ideoroncidae (15 родів, 86 видів)

Larcidae (1 рід, 15 видів)  
Menthidae (5 родів, 12 видів)  
Neobisiidae (34 роди, 748 видів)  
Olpiidae (24 роди, 211 вид)  
Parahyidae (1 рід, 1 вид)  
Pseudochiridiidae (2 роди, 13 видів)  
Pseudogarypidae (2 роди, 12 видів)  
Pseudotyranochthoniidae (6 родів, 80 видів)  
Sternophoridae (3 роди, 21 вид)  
Syarinidae (18 родів, 125 видів)  
Withiidae (37 роди, 170 видів)  
† Dracochelidae (1 рід, 1 вид)

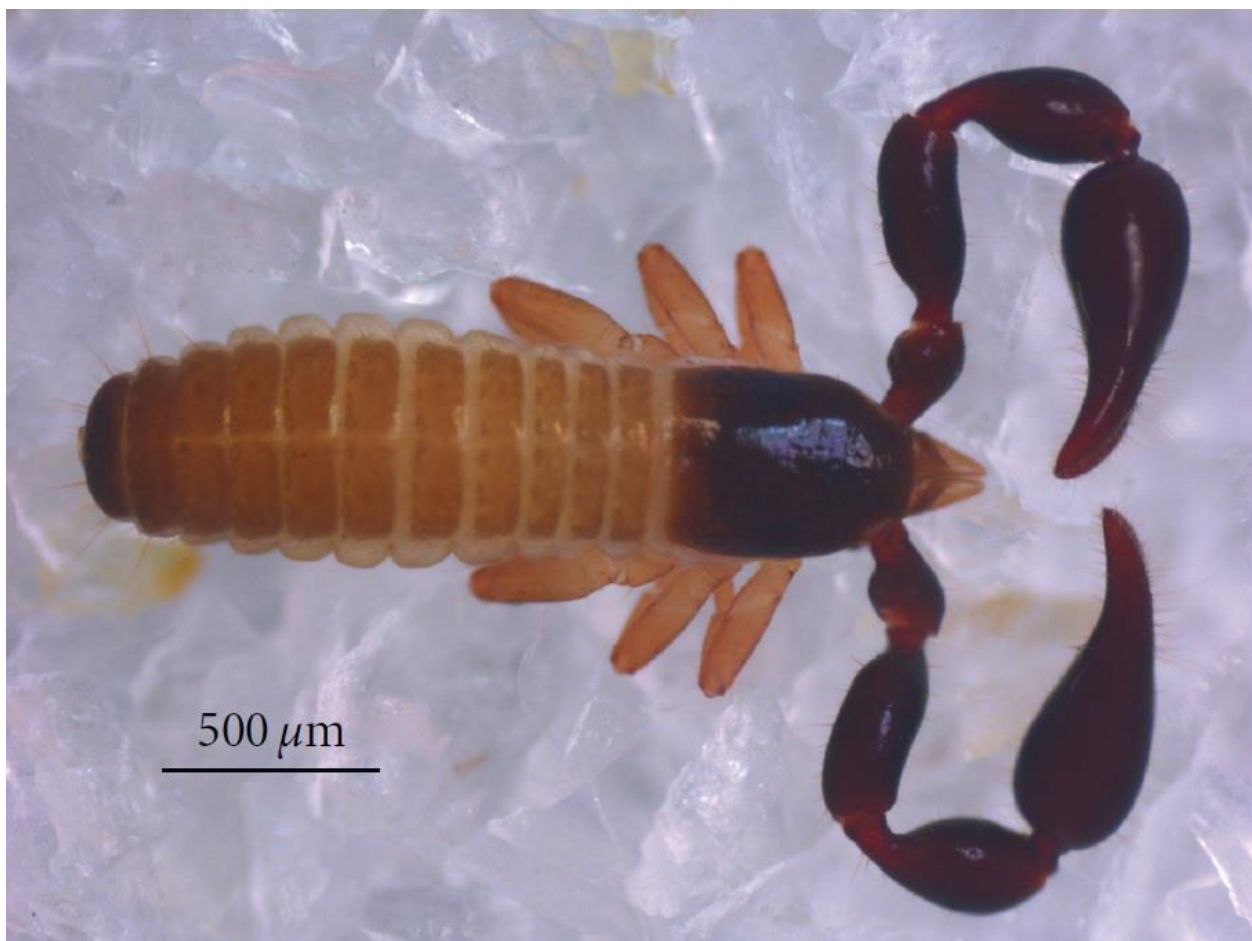


Рис. 78. *Anatemnus chaozhouensis* Hu et Zhang, 2012 з родини Atemnidae.



Рис. 79. *Titanobochica magna* Zaragoza et Reboleira, 2010 з родини Bochicidae.



Рис. 80. *Cheiridium museorum* (Leach, 1817) з родини Cheiridiidae.





Рис. 81. *Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758) з родини Cheliferidae.



Рис. 82. *Garypus californicus* Banks, 1909 з родини Garypidae.



## † Ряд Фалангіотарбиди (Phalangiotarbida)

† Ряд Phalangiotarbida — вимерлий ряд павукоподібних, вперше виявлений у відкладах раннього девону Німеччини та найбільш поширений ряд павукоподібних у відкладах верхнього карбону Європи та Північної Америки. Останні вимерлі види відомі з ранньопермського Ротлігенда Німеччини. Еволюційна спорідненість та еволюційні зв'язки фалангіотарбід невідомі, більшість авторів віддають перевагу спорідненості з Opiliones (косариками) та/або Acari (кліщами). Phalangiotarbida нещодавно (2004) було запропоновано як сестринську кладу для (Palpigradi+Tetrapulmonata) таксону Megoperculata sensu Shultz (1990). Вид *Nemastomoides depressus* Petrunkevitch, 1953, описаний як викопний косарик родини Nemastomoididae, насправді виявився фалангіотарбідом, що погано зберігся. На сьогодні виділяють 4 родини Фалангіотарбід: Anthracotarbitidae, Architarbitidae, Heterotarbitidae, Opilotarbitidae, в які включають 20 відомих родів і 31 відомий вид.

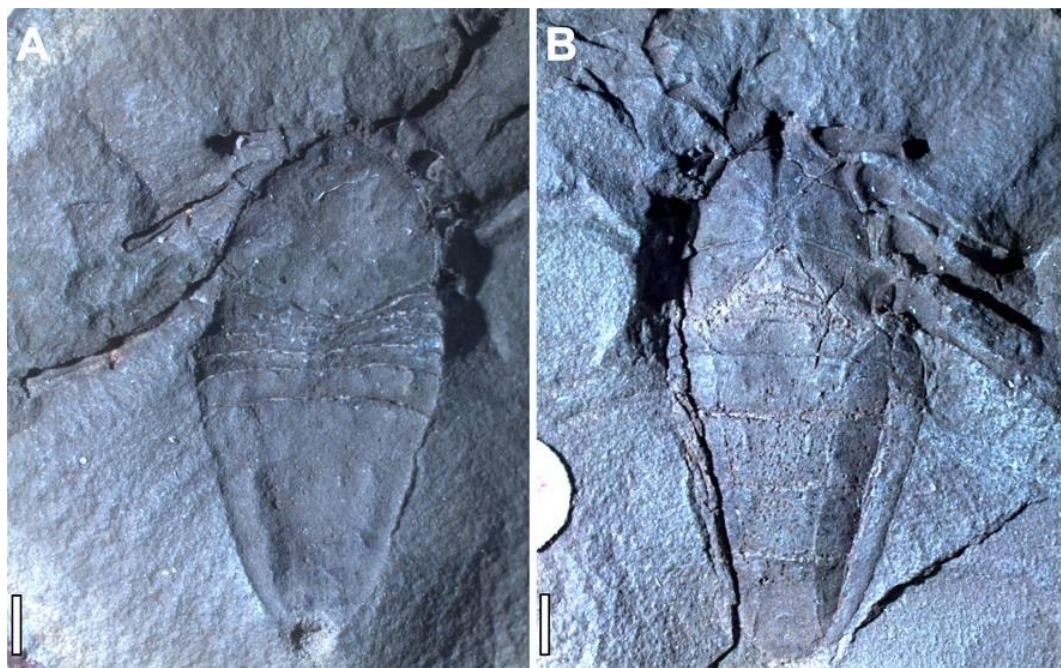


Рис. 83. *Goniotarbus angulatus* Росоєк, 1911 з відкладів Карбону.

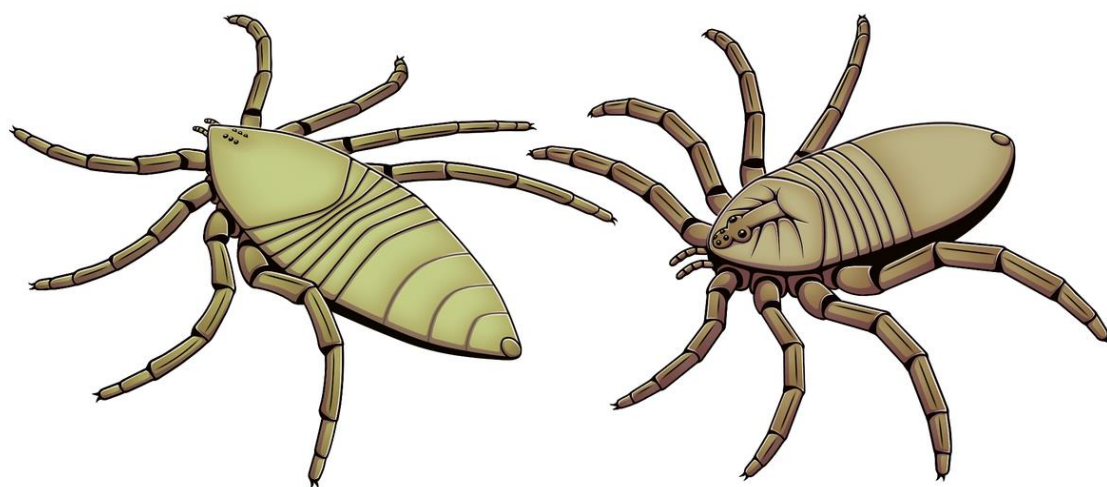


Рис. 84. Реконструкція видів *Goniotarbus angulatus* Росоєк, 1911 та *Mesotarbus peteri* Dunlop et Horrocks, 1997 з відкладів Карбону.

## Ряд Кененії або Щупальцехідні (Palpigradi)

Кененії або Щупальцехідні (Palpigradi) — невеликий ряд дрібних ґрунтових арахнід. Це дуже своєрідні форми і не випадково типовий представник ряду названий кененія дивна (*Koenenia mirabilis* Grassi & Calandruccio, 1885). Серед павукоподібних кененії демонструють примітивний біологічний тип дрібного мешканця шпарин ґрунту, пристосованого до життя в насиченому вологою ґрунтовому повітрі — тип, властивий також нижчим ґрунтовим кліщам. Завдяки такому способу життя в організації кененій збереглися багато архаїчних рис, тому вони становлять чималий інтерес для розуміння еволюції арахнід. На жаль, ми ще мало знаємо про цих дивних істот.

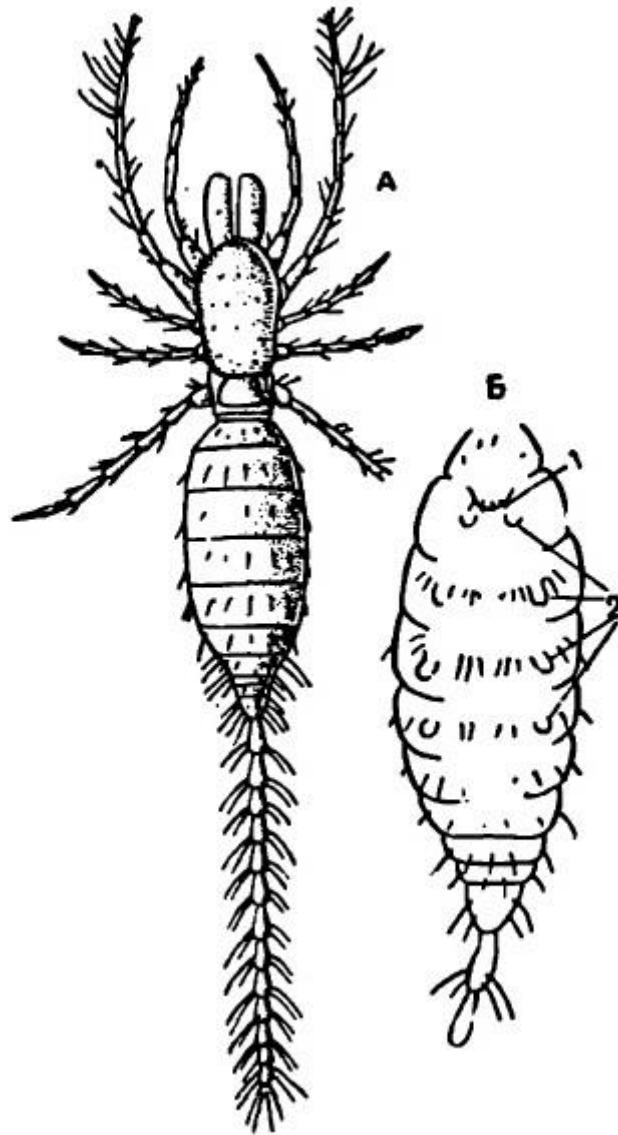


Рис. 85. *Eukoenenia mirabilis* (Grassi et Calandruccio, 1885), загальний вигляд; Б – *Prokoenenia wheeleri* (Rucker, 1901), черевце знизу; 1 – статевий отвір; 2 – коксальні органи.

Вважається, що кененії є сестринською кладою сольпуг і споріднені з ними. Тіло кененій подовжене, усього 0,5 — 3 мм довжиною, але переважно 1 - 1,5 мм, дуже розчленоване. Сегменти хеліцер, педипальп і двох передніх пар ніг вкриті зверху головним щитом, а сегменти двох задніх пар ніг розчленовані й мають самостійні тергіти. Розчленовані також груди

(стернум). Веретеновидне черевце складається з 12 сегментів, передстатевий сегмент добре виражений. Кінцеві сегменти черевця поступово зменшуються й закінчуються довгою гнучкою членистою ниткою, що грає роль тактильного церка при пересуванні в шпарах ґрунту. Хеліцери довгі, 3-членикові, із клешнями. Тонкі довгі педипальпи подібні до ніг і беруть участь у ходінні, звідки й поширена назва ряду «щупальцехідні». Жувальних відростків на тазаках педипальп немає, а рот розташований на вершині невеликого сосочка між основами хеліцер — особливість, невластива іншим арахнідам й, очевидно, вторинна. Тулуб і придатки добре оснащені чутливими хетами, при цьому тактильні рецептори надзвичайно розвинені, що, мабуть, дуже важливо при пересуванні між часточками ґрунту. Низка примітивних рис зберіглась у внутрішній будові кененій. Явно виражена метамерія м'язів тулуба, а також кишківника. Органами виділення служать коксальні залози. Кененії мають тонкий блідий сегментований покрив тіла і сегментоване черевце, яке закінчується хлистоподібним джгутиком. Цей джгутик складається з 15 сегментоподібних частин або артиклів, і може становити до половини довжини тварини. Кожен елемент джгутика має щетинки, що надає всьому джгутику вигляду щітки для пляшок. Панцир розділений на дві пластини між третьою і четвертою парою ніжок. У кененій немає очей. Як і в деяких інших павукоподібних, перша пара ніг кененій модифікована, щоб служити органами відчуття, і під час ходьби вони тримаються їх далеко від землі. Однак часто пальпігради використовують свої педипальпи для пересування, так що тварина виглядає так, ніби ходить на п'яти парах ніг. Але вони не рухаються ритмічно з ходильними ногами, і в основному використовуються як ноги на складній поверхні. І дев'ятичленикові педипальпи, і чотири пари ніг закінчуються трьома кігтками кожна. Перша пара ніг складається з 11 члеників, друга і третя пари - з 7 члеників, а четверта пара - з 8 члеників.

Родина *Prokoeneniidae* має три пари легеневих мішків на четвертому, п'ятому та шостому черевних сегментах, хоча це не справжні книжкові легені, оскільки немає жодного сліду характерних листоподібних пластинок, які визначають книжкові легені. Родина *Eukoeneniidae* взагалі не має органів дихання і дихає безпосередньо через кутикулу.

Їхній екзоскелет дуже слабко склеротизований порівняно з іншими павукоподібними, тому скам'янілості кененій такі рідкісні, найдавніші знахідки датуються часом не більше 99 мільйонів років тому, знаходять їх в бірманському бурштині Крейдяного періоду.

Сформованих органів дихання немає, кененії дихають через покриви тіла, що пов'язане з життям у вологому повітрі. Лише в деяких видів є зародкові і дуже примітивні трахеї чи дуже примітивні легені. Особливість кененій полягає в тому, що на сегментах черевця в них зберігся набір коксальних органів, що являють собою рудименти черевних кінцівок. Це парні мішечки, що випинаються, на восьмому — дванадцятому сегментах, добре виражені в молодих особин й, очевидно, відіграють роль органів відчуття, що сприймають вологість повітря (гігрорецептори). Наявність таких рудиментів черевних кінцівок вказує на те, що черевні ніжки тут ніколи не були перетворені в легені, тобто що при виході на сушу кененії відразу пристосувалися до життя в ґрунті й шкіряного дихання, минувши стадію легеневого дихання, властиву еволюції більшості інших арахнід. Аналогічним шляхом ішли кліщі ряду *Acariiformes*.

Кененії поширені в країнах з теплим і вологим кліматом, знайдені в Південній Європі (Південна Франція, острови Середземного моря), в Африці, Південно-Східній Азії, Північній і Південній Америці, Австралії. Відомі знахідки в теплицях ботанічних садів Західної Європи, куди вони потрапляють із ґрунтом при транспортуванні тропічних рослин. В Україні кененії не знайдені, але їхнє знаходження в Криму, а також завезення в ботанічні сади не виключені.

Кененій можна знайти у ґрунті, під камінням, зануреними в ґрунт, деякі види виявлені в печерах. Вони віддають перевагу повітрю, насичений водяними випарами. У той же час краплинна волога для них згубна, тому що покриви легко змочуються. У вологу пору року вони можуть з'являтися на поверхні ґрунту, але більшу частину часу проводять приховано, а в міру просихання ґрунту йдуть углиб. Будучи сліпі, кененії різко негативно ставляться до світла й поспішно тікають у затінені вкриття. Живлення кененій недостатньо вивчене. Відомо, що вони можуть висмоктувати яйця дрібних членистоногих: ногохвісток (подур), камподей,

багатоніжок, які також живуть у щілинах ґрунту й подібні до кененій. Своєрідність ротового апарату вказує на якийсь особливий спосіб живлення, і, можливо, кененії дійсно є специфічними «яйцеїдами», особливо, якщо врахувати той факт, що в їхньому кишківнику дейтоплазму яєць безхребетних знаходили не раз.



Рис. 86. *Eukoenenia spelaea* (Peyerimhoff, 1902) з ряду Кененії або Щупальцехідні (Palpigradi).

Деякі види Palpigradi живуть у вологих тропічних і субтропічних ґрунтах. Деякі види були знайдені в мілководних коралових пісках і на тропічних пляжах. В Європі їх знайшли в печерах і підземних порожнинах. На острові Мальта в Середземному морі існує один ендемічний вид, який існує лише в одній певній печері. Їм потрібне вологе середовище, щоб вижити, і вони завжди ховаються від світла, тому їх зазвичай знаходять у вологій землі, під камінням і скелями. Їх можна знайти на всіх континентах, крім Арктики та Антарктики. Наземні Кененії мають гідрофобні кутикули, але прибережні (берегові) види можуть легко проходити через поверхню води.

Про поведінку Кененій відомо дуже мало. Вважається, що вони є хижаками, як і їхні великі родичі, харчуючись маленькими безхребетними тваринами у своєму середовищі проживання. Однак їхні хеліцери були описані як «більш схожі на гребінець або щітку, ніж на щипці хижака», а вид *Eukoenenia spelaea* (Peyerimhoff, 1902) харчується ціанобактеріями («синьо-зеленими водоростями»).

Їх шлюбні звички невідомі, за винятком того, що вони відкладають лише кілька відносно великих яєць за раз. Кладка яєць кененій не сезонна й багаторазова, яйця відкладаються по одному, причому в тілі самки звичайно видно тільки два зрілих яйця. Молодь, що вилупилась, схожа на дорослу тварину, розвиток нетривалий, супроводжується незначним ростом, декількома линьками й змінами в деталях будови тіла (число хет, черевних мішечків та ін.).

Колись кененій включали в ряд джугутоногих. По деяких ознаках кененії дійсно нагадують цих арахнід, особливо дрібних тартарид, але в той же час подібні до акариформних кліщів й частково на сольпуг, так що їхня самостійність як ряду не викликає сумнівів. Описано 110 видів кененій, що відносяться до 8 родів. Palpigradi поділяється на дві родини, що



відрізняються наявністю вентральних мішечків на стернітах IV–VI у Prokoeneniidae та їх відсутністю у Eukoeneniidae. Було описано два викопних види кененій. Перший з оніксового мармуру в Арізоні, ймовірно, пліоценового віку. Його положення в класифікації невизначене. Інший вид - *Electrokoenenia yaksha* Engel et Huang, 2016, що належить до родини Eukoeneniidae, відомий з крейдового (сеноманського) бірманського бурштину з північної М'янми. Більш давні публікації згадують викопну кененію (або тварину, схожу на кененію) з юрського періоду вапняку Зольнгофен у Німеччині, але на сьогодні було показано, що це помилково ідентифікована викопна комаха. Станом на вересень 2022 року відомо такі вісім родів:

Рід *Allokoenenia* – 3 види з Бразилії та Гвінеї.

Рід *Eukoenenia* – 84 види з Іспанії, Анголи, Індії, Цейлону, Таїланду, Мадагаскару, Бразилії, Австрії, Італії, Франції, Алжиру, ЗСА, Мексики, Словенії, Румунії, Мальти, Аргентини, Португалії, Марокко, Бермудських островів, Непалу, Єгипту, Маврикію, Колумбії, Гвіани, Берегу Слонової Кості, Лівану, Греції, Кенії, Нової Гвінеї, Південної Африки, Анголи, Ізраїлю, Чилі, Грузії.

Рід *Koeneniodes* – 9 видів з південної Азії, Індокитаю, Індонезії, Гвінеї, Мадагаскару, Філіпін.

Рід *Leptokoenenia* – 5 видів з Європи, Близького Сходу Африки, Південної Америки.

Рід *Prokoenenia* – 6 видів з Америки та Азії.

Рід *Triadokoenenia* – 1 вид з Мадагаскару

† Рід *Electrokoenenia* – 1 вид з бірманського бурштину.

† Рід *Paleokoenenia* – 1 вид з відкладів Пліоцену.

## Ряд Косарики (Opiliones)

Косарики (Opiliones) трохи нагадують довгоногих павуків, інколи їх навіть називали псевдопавуками. Але насправді спорідненість цих рядів обмежується лише належністю до павукоподібних. Насправді це різні лінії еволюції, що суттєво відрізняються і морфологічно, і анатомічно, і щодо багатьох інших особливостей і характеристик. В першу чергу помітні відмінності в будові черевця: в косариків поділено на сегменти і з'єднується з просомою широкою основою, а не стебельцем, як в павуків. Морфологія косариків з неймовірно довгими ногами на яких підвішене компактне тіло, може видатись м'яко кажучи дивною, навіть безглуздою, але, насправді, одна з досконалих адаптаційних форм життя на суші.

Тіло (власне, тулуб) косариків невелике, 1 – 10 мм довжиною, вряди-годи коли до 20 мм, овальне, іноді кутувате чи сплющення. Довгі ноги властиві більшості косариків, але не всім. Іноді ноги надзвичайно довгі, наприклад при величині тулуба 0,6 см ноги можуть бути довжиною 16 см, охоплювати коло більше за 30 см в діаметрі. У більшості випадків покриви тіла міцні, панцирні, тільки у деяких видів більш-менш еластичні. Просома вкрита щитом, на якому іноді зберігаються сліди меж сегментів третьої і четвертої пар ніг. У передній частині щита є пара медіальних очей, що часто розташовані на підвищенні.

Черевце коротке, складається з 9 – 10 щільно зімкнутих сегментів. Вкорочення черевця косариків обумовлене тим, що тергіти задніх сегментів зміщені на черевну сторону, а стерніти і анальний отвір зсунуті наперед, тобто поздовжня вісь черевця викривлена. Часто спостерігається зростання тергітів одне з одним і з просомою, утворюється тоді загальний спинний щит, що загинається краями на бокові і задню поверхню тулуба. Низка видів мають всі щитки такі, що зрослися між собою в суцільній твердий панцир – гладкий або горбкуватий. Забарвлення сіре, брунатне або чорне, але строкаті форми з естетичним для людини кольоровим малюнком, сріблястими плямами, металевим блиском.

Хеліцери трьохчленикові, з кліщами. Переважно вони мініатюрні, але деякі види, що живляться наземними молюсками, мають довгі хеліцери – довші за тулуб. Педипальпи або маленькі, щупальцевидні, або масивні, хапальні, з кігтем на кінці і шипами на члениках. Тазики ніг розташовані зіркоподібно і займають майже всю нижню поверхню просоми. Жувальні лопасті є не тільки на тазиках педипальп, але і на тазиках передніх ніг. Членики ніг

дуже довгі, лапки вторинно сегментовані, гнучкі, часто джгутиковидні, число члеників лапок може перевищувати сотню. На лапках є маленькі кігтички, іноді подвійні.

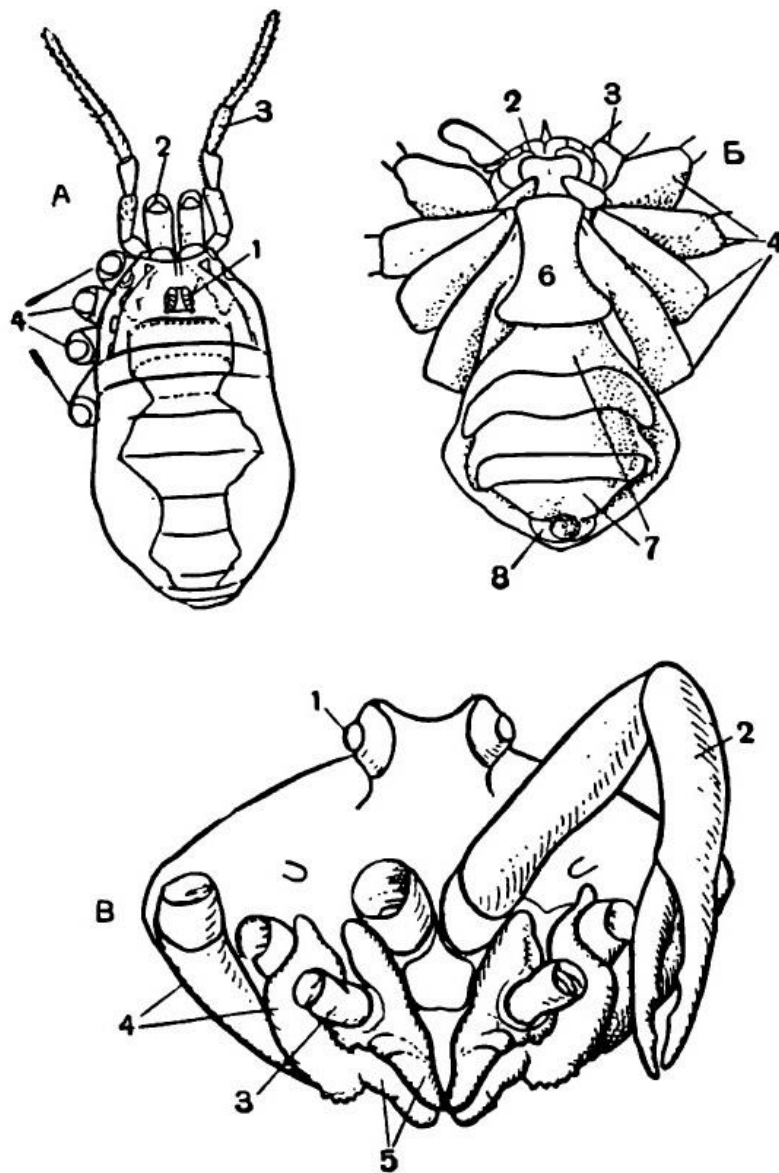


Рис. 87. Будова Косариків (Oriliones). А – вид зі спинної сторони; Б – вид з черевної сторони; В – вид спереду (права хеліцера видалена); 1 – очі; 2 – хеліцери; 3 – педипальпи; 4 – ноги; 5 – жувальні відростки педипальп і передніх ніг; 6 – статевий клапан; 7 – стерніти черевця; 8 – тергіти кінцевих сегментів, що зсунуті на черевну сторону; кінцеві частини кінцівок не показані.

Цікавий принцип роботи таких багаточленикових лапок. Згинання відбувається м'язом, що тягне довге сухожилля, яке проходить крізь членики до кінця лапки, а розгинання – тиском гемолімфи, що заповнює лапку – м'язово-механічний принцип поєднується з гідравлічним. Переваги такого поєднання зрозуміла, інакше виникла б необхідність утворення великого числа окремих крихітних м'язів, що рухають кожен членик, що, крім чисто анатомічних незручностей, неминуче знизило б загальне зусилля згинання. Лапки можуть обвиватися навколо стебел трави та інших тонких предметів, міцно тримаючи косарика.

У більшості довгоногих косариків ноги легко відриваються (автотомія). Якщо схопити косарика за ноги, то вона лишається в руках нападника, а косарик втікає. Нога відділяється в

місці поєднання тазика та вертлюга, ранка тут же затягується, і гемолімфа не витікає. Це явище розглядають як засіб порятунку від ворогів, хоча прямих доказів цього твердження немає. Відірвавшись нога продовжує доволі довго, до 30 хвилин, ритмічно скорочуватись. Судячи по всьому саме тому і виникла назва «косарики», хоча, можливо, це тільки легенда. Хоча, можливо інше пояснення: косарики чисельні на луках наприкінці літа і помітні під час другого сінокоосу.

Органи відчуття, тактильні і хімічного відчуття, зосереджені в косариків на педипальпах та ногах. Під час руху субстрат промацується переважно ногами другої пари, що, переважно, найдовші. Негативне ставлення косариків до запахів деяких летких речовин встановлено експериментально. Зір слабкий, але в окремих видів очі дуже великі, випуклі, розташовані на підвищенні. Реакції на подразники в косариків більш мляві, ніж в більшості арахнід, відповідь на загрозу часто полягає не у втечі, а в завмиранні – в імітації смерті – в танатозі.

Зовнішній статевий апарат влаштований інакше, аніж в інших арахнід. Статевий отвір у самки відкривається на кінці трубчатого втяжного яйцекладу, що розташований в основі черевця і його втягнутий стан прикритий статевим щитком. Яйцеклад висувається з-під щитка вперед і часто буває довшим за тулуб. Самці мають трубчастий копулятивний орган, що розташований в основі черевця. Статевий диморфізм переважно слабкий, проявляється щодо розмірів, будови хеліцер, пропорціях ніг.

Дихають косарики за допомогою трахей, що добре розвинені. В основі черевця, біля статевого щитка відкривається пара дихалець (стигм), що схожі на дихальця комах. Стигми оснащені ґратками фільтраційного апарату, можуть щільно зачинятися. Від кожного дихальця йде великий трахейний стовбур, що потім галузиться на дрібні і йде у всі частини тіла. Стінки трахей мають спіральні потовщення, що перешкоджають злипанню трахей на згинах.

Косарики поширені широко, від тропіків до полярних країн, зустрічаються в найрізноманітніших біомах, біотопах, екосистемах, від вологих лісів до пустель, деякі види живуть високо в горах на межі вічних снігів. Косарики поширені урбоекосистемах, зустрічаються в житлі людини. Більшість косариків активні вночі та в сутінках, але серед них багато і денних форм, що не бояться жагучого сонця. Переважно вони ховаються від сонця чи від тьми ночі там, де випадає, не турбуючись про сховок. Хоча серед косариків є вологолюбні форми, що тримаються виключно у вологих місцях.

Косарики досить швидко пересуваються на своїх довгих ногах, легко піднімаються вертикальними площинами скель, стовбурів дерев, стін, де їх можна помітити завмерлими в позі з характерно розкинутими ногами. Косарики дуже легко продираються крізь густу трав'янисту рослинність, особливо крізь вертикальні стебла. Серед косариків є дуже повільні форми, іноді настільки, що їх можна прийняти за неживих.

По типу живлення косарики помітно відрізняються від більшості арахнід. Косарики переважно хижаки, живляться дрібними членистоногими, переважно комахами, деякі види спеціалізуються як споживачі молюсків. Але поглинається не тільки рідкий вміст жертви, але і тверді частки. При цьому багато видів крім свіжої тваринної їжі живляться падлом – мертвими тваринами, що розкладаються, інколи рослинною їжею, що розкладається з чисельною мікробіотою. Косарик діє при цьому хеліцерами, відриває ними часточки їжі і підносить до рота. Подальше подріблення їжі здійснюється жувальними відростками педипальп і передніх ніг, які в косариків бувають спеціалізовані і функціонують як щелепи – випадок для арахнід рідкісний.

Щодо біології розмноження косарики відрізняються від більшості арахнід, більше нагадують деяких комах. Під час спарювання простежується справжня копуляція без утворення сперматофорів. Пара утримується хеліцерами і сплітається ногами, дотикаючись передніми кінцями тіла, або самець залазить на спину самки, при цьому копулятивний орган вводиться в розширення статевих шляхів самки (вульву). Не спостерігається і специфічних шлюбних танців, які типові для більшості арахнід. Але в косариків відбуваються жорстокі бійки самців за самку.

Яйця відкладаються в ґрунт, у вологий мох, під торішне листя. Самка довго промацує субстрат яйцекладом, вибравши вдаль місце, занурює яйцеклад в субстрат на всю довжину. Деякі тропічні косарики з коротким яйцекладом відкладають яйця на поверхню. Яйця огортаються клейкими виділеннями. Число яєць в кладці коливається від кількох десятків до кількох сотень. Кладки можуть бути повторними, загальна плодовитість може сягати 600 яєць. Відомі випадки партеногенезу, але партеногенез переважно завершується летальністю ембріонів. Малі косарики, що вилуплюються з яєць схожі на дорослих. Вони ростуть, линяють 5 – 7 разів, лише після цього настає статеве дозрівання. У деяких косариків молодь сильно відрізняється від дорослих по формі тіла, будові панциру – наявні елементи метаморфозу.

Більшість косариків помірних широт мають однорічний життєвий цикл. Вони з'являються на початку літа, розмножуються в липні – серпні, зимують яйця та молодь. Деякі види мають дві генерації протягом сезону, зимує молодь осіннього покоління. Відомі випадки появи молоді косариків під час зимових відлиг на снігу. Чисельність видів не велика, тому їх роль в ланцюгах живлення незначна. Є думка, що косарики відлякують хижаків секретом просомних залоз, що має різкий йодний запах. До того ж косарики в природі малопомітні, особливо серед рослинності, помітні лише в незвичній для них ситуації, коли довгонога істота опиняється раптом на голій стіні чи біжить по асфальту.

Життєва форма косариків цікава у багатьох площинах та вимірах. По загальному характеру адаптацій до життя на суші вони більше, аніж будь-який інший ряд арахнід, нагадують комах, що не літають. Компактний тулуб, щільні панцирні покриви, що служать захистом від втрати вологи і механічних пошкоджень, поєднуються з трахейним диханням. Схожість спостерігається і щодо інших ознак. Справжня копуляція без сперматофорів, кладка яєць в глибину субстрату з використанням яйцекладу, багатоїдність, здатність живлення не тільки рідкою, але і твердою їжею, у тому числі рослинною, переживання їжі – всі ці ознаки поширені в комах, а не в арахнід. Косарики в своїй еволюції на суші обрали шляхи, паралельні тим, якими йшли комахи, стали схожими на них в тій мірі, в якій дозволила це зробити арахнідна природа.

Щодо освоєння тваринами суші вирішальну роль відіграв політ. У косариків крил немає, але є дуже довгі ноги, що забезпечили їм економічний і досконалий спосіб пересування і активного розселення. Головний сенс цього способу полягає в тому, що при відносно невеликій частоті м'язових скорочень і мінімальній витраті енергії швидкість пересування досить велика. Косариків правильніше називати не бігаючими, а крокуючими формами, не бігунами, а швидкоходами. Переваги цього способу пересування особливо помітна в помірному кліматі, де при низьких температурах, особливо вночі, розвинути високий ритм м'язових скорочень важко. Дійсно, більшість найбільш довгоногих форм – жителі помірних широт, активні до глибокої глухої осені. У тих краях, де жарко та сухо, довгоногість має інше значення – як засіб захисту від перегріву: тулуб косарика високо піднятий над поверхнею ґрунту, що розжарюється у години спекотного дня. Косарики більш повітряні істоти, аніж інші наземні істоти. При цьому сильно зростає загрози втрати вологи через покриви тіла, але всі косарики спекотних країн – форми панцирні.

Життєва форма косариків виявилась вельми ефективною, про що свідчить їх широке поширення і видова різноманітність. На сьогодні косариків відомо 6650 видів, а прогнозована чисельність видів косариків перевищує 10 000 видів. Тропічні косарики вивчені вкрай недостатньо і поверхово, щороку описуються нові і нові види.

Вивчення косариків має і практичну площину. Встановлено, що секрет залоз просоми деяких видів косариків містить речовини, що мають властивості антибіотиків. Одна із таких речовин – гонілептидин виділений з секрету латеральних залоз головогрудей косариків родини *Gonyleptidae*.

Косарики цікаві і з точки зору біоніки та біофізики. Крокуючі автомати, зроблені по типу ходіння косариків мають чисельні переваги над автоматами на колесах щодо подолання перешкод і можуть бути використані для дослідження інших планет: дослідницька апаратура міститься в герметичній капсулі, що височіє на колінчатих довгих ногах. А на кінцях ніг є



сенсори, що посиляють інформацію про субстрат. Для руху ніг таких апаратів раціонально поєднувати механічні і гідравлічні принципи, як це і простежується в косариків.

Ряд Косарики нині класифікують наступним чином – виділяють 4 (інколи 5) підряди і 60 родин:

Підряд *Syrphophthalmi*

Інфраряд *Boreophthalmi*

Родина *Sironidae*

Родина *Stylocellidae*

Інфраряд *Scorulophthalmi*

Родина *Pettalidae* Shear, 1980

Інфраряд *Sternophthalmi*

Родина *Troglosironidae*

Надродина *Ogoveoidea*

Родина *Neogoveidae*

Родина *Ogoveidae*

Підряд *Eurpoi*

Надродина *Caddoidea*

Родина *Caddidae*

Надродина *Phalangioidea*

Родина *Globipedidae*

Родина *Neopilionidae*

Родина *Phalangiidae*

Родина *Protolophidae*

Родина *Sclerosomatidae*

Підряд *Dyspnoi*

Надродина *Acropsopilionoidea*

Родина *Acropsopilionidae*

Надродина *Ischyropsalidoidea*

Родина *Ischyropsalididae*

Родина *Sabaconidae*

Родина *Taracidae*

Надродина *Troguloidea*

Родина *Dicranolasmatidae*

Родина *Nemastomatidae*

Родина *Nipponopsalididae*

Родина *Trogulidae*

Підряд *Laniatores*

Інфраряд *Insidiatores*

Надродина *Travunioidea*

Родина *Cladonychiidae*

Родина *Cryptomastriidae*

Родина *Paranonychidae*

Родина *Travuniidae*

Надродина *Triaenonychoidea*

Родина *Synthetonychiidae*

Родина *Triaenonychidae*

Інфраряд *Grassatores*

Надродина *Assamioidea*

Родина *Assamiidae*

Родина *Pyramidopidae*

Родина *Trionyxellidae*

Надродина *Epedanoidea*

Родина Epedanidae  
 Родина Petrobunidae  
 Родина Podoctidae  
 Родина Tithaeidae  
 Надродина Gonyleptoidea  
 Родина Agoristenidae  
 Родина Ampycidae  
 Родина Askawachidae  
 Родина Cosmetidae  
 Родина Cranidae  
 Родина Cryptogeobiidae  
 Родина Gerdesiidae  
 Родина Gonyleptidae  
 Родина Manaosbiidae  
 Родина Metasarcidae  
 Родина Nomoclastidae  
 Родина Otilioleptidae  
 Родина Prostygnaeidae  
 Родина Stygnidae  
 Родина Stygnopsidae  
 Надродина Phalangodoidea  
 Родина Phalangodidae  
 Надродина Samooidea  
 Родина Biantidae  
 Родина Samoidae  
 Родина Stygnommatidae  
 Надродина Sandokanoidea  
 Родина Sandokanidae  
 Надродина Zalmoxoidea  
 Родина Escadabiidae  
 Родина Fissiphalliidae  
 Родина Guasiniidae  
 Родина Icaleptidae  
 Родина Kimulidae  
 Родина Zalmoxidae

Косарики поширені на всіх континентах, крім Антарктиди. Добре збережені закам'янілості були знайдені в горах Ріні в Шотландії, віком понад 400 мільйонів років, і в скелях у Франції, яким понад 305 мільйонів років. Ці закам'янілості виглядають напрочуд сучасно, що вказує на те, що основна форма і основні елементи морфології тіла косариків розвинулась дуже рано і, принаймні в деяких таксонах, мало змінилася з того часу.

Їхнє філогенетичне положення серед павукоподібних є дискусійним; їхніми найближчими родичами можуть бути кліщі (Acari) або Novogenuata (Scorpiones, Pseudoscorpiones і Solifugae). Хоча косарики зовні схожі на павуків (ряд Araneae) і раніше були помилково ідентифіковані як павуки, але Opiliones є окремим рядом, що не є тісно пов'язаний з павуками. Їх легко відрізнити від довгоногих павуків за зрощеними частинами тіла та однією парою очей у центрі головогрудей. Павуки мають чітке черевце, яке відокремлене від головогрудей перетяжкою, і вони мають три-чотири пари очей, зазвичай навколо країв головогрудей.

Всі відомі види косариків не мають отруйних залоз в хеліцерах і для людини ніякої небезпеки не становлять. Косарики також не мають шовкових залоз і тому не будують павутини. У деяких видів перші п'ять черевних сегментів зрощені в спинний щит, що

називається скутумом, який у більшості таких видів зрощений з панциром. Деякі види косариків мають цей щит лише у самців. У деяких видів косариків два задні сегменти черевця редуковані. Деякі з них розділені медіально на поверхні, утворюючи дві пластини одна біля одної. Друга пара ніг довша за інші і функціонує як вусики або щупи. У коротконогих видів це може бути неочевидним. Ротовий апарат (стомотека) косариків відрізняється від більшості павукоподібних тим, що *Opiliones* можуть ковтати шматки твердої їжі, а не тільки рідини. Стомотека утворена відростками тазиків педипальп і першої пари ніжок. Більшість косариків, за винятком групи *Cyphophthalmi*, мають одну пару очей посередині голови, орієнтованих набік. Очі у *Cyphophthalmi*, якщо вони є, розташовані збоку, біля озопор. У 2014 році було повідомлено про скам'янілого косарика віком 305 мільйонів років із двома парами очей. Ця знахідка вказує на те, що очі *Cyphophthalmi* не гомологічні очам інших косариків. Однак деякі види є безокими, наприклад, бразильський *Caecobunus termitarum* Roewer, 1927 (інфраряд *Grassatores*) з гнізд термітів, *Giupponia chagasi* Pérez et Kury, 2002 (родина *Gonyleptidae*) з печер, більшість видів *Cyphophthalmi* та всі види родини *Guasiniidae*.

Косарики мають пару просоматичних захисних запашних залоз (озопор), які виділяють рідину зі специфічним запахом, коли їх турбують. У деяких видів рідина містить шкідливі хінони. Вони не мають легень книжкового типу, дихають за допомогою трахей. Між основою четвертої пари ніг і черевцем розташована пара дихалець, по одному отвору з кожного боку. У більш активних видів дихальця також знаходяться на гомілкових кістках ніг. У них є гонопор на вентральній частині просоми, і спарювання є прямим, оскільки самці *Opiliones* мають пеніс, на відміну від інших павукоподібних. Всі види косариків відкладають яйця. Типова довжина тіла косариків не перевищує 7 мм, а деякі види менші за 1 мм, хоча найбільший відомий вид, *Trogulus torosus* Simon, 1885 (родина *Trogulidae*), розміром до 22 мм. Розмах ніг багатьох видів значно перевищує довжину тіла і іноді перевищує 160 мм, досягає величини і до 340 мм – у косариків з Південно-Східної Азії. Більшість видів живуть лише рік.

Багато видів є всеїдними, харчуючись переважно дрібними комахами, всілякими рослинними матеріалами та грибами. Деякі є некрофагами – живляться мертвими організмами, копрофагами - живляться пташиним послідом та іншим фекальним матеріалом. Такий широкий діапазон живлення є незвичайним для павукоподібних, які зазвичай є чисто хижаками. Більшість мисливців-ловців підстерігають здобич, хоча зустрічається і активне полювання. Оскільки їхні очі не можуть формувати зображення, вони використовують свою другу пару ніг як антени, щоб досліджувати навколишнє середовище. На відміну від більшості інших павукоподібних, у косариків немає смоктального шлунку або фільтруючого механізму. Навпаки, вони ковтають дрібні частинки їжі, що робить їх уразливими для внутрішніх паразитів, таких як грегарини.

Незважаючи на те, що серед косариків є партеногенетичні види, більшість видів косариків розмножуються статевим шляхом. За винятком дрібних риючих (фосоріальних) видів з підряду *Cyphophthalmi*, де самці відкладають сперматофор, спарювання включає копуляцію. Самки зберігають сперму, яка є джгутиковою або нерухомою, на кінчику яйцекладу. Яйця запліднюються під час яйцекладіння. Самці деяких видів пропонують самиці секрет (шлюбний подарунок) із своїх хеліцер перед копуляцією. Іноді самець охороняє самку після копуляції, а у багатьох видів самці захищають території. У деяких видів самці також демонструють поведінку після копуляції, коли самець спеціально шукає та трясє сенсорну ногу самки. Вважається, що це спонукає самку до наступного спарювання.

Самка відкладає яйця через деякий час після спарювання, іноді навіть через кілька місяців. Деякі види будують для цього гнізда. Унікальною особливістю косариків є те, що деякі види практикують турботу про потомство, коли тільки самець охороняє кладку яєць, отриманих від кількох партнерів, часто від самок, що поїдають яйця, і регулярно чистить яйця. Батьківська опіка еволюціонувала принаймні тричі незалежно: один раз у кладі *Progonyleptoidellinae* + *Caelopyginae*, один раз у *Gonyleptinae* і один раз у *Heteropachylineae*. Материнська турбота в косариків, імовірно, виникла внаслідок природного добору, тоді як батьківська опіка є результатом статевого добору. Залежно від обставин, таких як температура,

яйця можуть вилупитися в будь-який час після перших 20 днів, приблизно до півроку після відкладення. Щоб досягти статевої зрілості, косарики проходять від чотирьох до восьми німфальних стадій, при цьому більшість відомих видів мають шість стадій. Більшість видів ведуть нічний спосіб життя і забарвлені в брунатні відтінки, хоча відомо кілька денних видів, деякі з яких мають яскраві жовті, зелені та чорні візерунки з різноманітними червонуватими та чорнуватими плямами та сіткою плям. Деякі види косариків утворюють чисельні колонії. Ці колонії можуть налічувати до 200 особин у деяких косариків з групи *Laniatores* і більше 70 000 особин у косариків з групи *Eurpnoi*. Ця стадна поведінка, ймовірно, є стратегією боротьби з кліматичними факторами, а також захистом від хижаків, поєднуючи ефект виділень із запахом і зменшуючи ймовірність того, що будь-яка конкретна особина буде з'їдена. Косарики чистять ноги після їжі, протягуючи кожную ногу по черзі через щелепи.

Серед хижаків, що живляться косариками є різноманітні тварини, включаючи деяких ссавців, земноводних, інших павукоподібних, таких як павуки і скорпіони. Косарики демонструють різні первинні та вторинні засоби захисту від хижаків, починаючи від морфологічних ознак, таких як бронезилет, до поведінкових реакцій на хімічні виділення. Деякі з цих засобів захисту були виявлені тільки в окремих групах косариків. Основні засоби захисту допомагають косарикам уникнути зустрічі з потенційним хижаком і включають крипсис, апосематизм і мімікрію.

Крипсис полягає в тому, що певне забарвлення тіла або кольорові позначки на тілах косариків можуть зменшити ймовірність виявлення, розмиваючи візуальні контури тіла косариків або забезпечуючи камуфляж. Відмітини на ногах можуть призвести до порушення контуру ноги та втрати розпізнавання пропорцій ніг. Більш темні кольори та візерунки функціонують як камуфляж, коли вони залишаються нерухомими. У межах роду *Leiobunum* є кілька видів із загадковим забарвленням, яке змінюється протягом онтогенезу відповідно до мікросередовища, що використовується на кожному етапі життя. Багато видів змогли замаскувати свої тіла, покриваючи виділеннями та сміттям з листя, що знаходиться в їхньому середовищі. На тілі деяких косариків з жорстким тілом ростуть епізойні ціанобактерії та мохи, що вказує на потенційні переваги для маскуванню на великому фоні, щоб уникнути виявлення денними хижаками.

Апосематизм та мімікрія полягають в тому, що деякі косарики мають продумані та яскраві візерунки або відростки, які контрастують із забарвленням тіла, потенційно слугуючи апосематичним попередженням потенційним хижакам. Вважається, що цей механізм зазвичай використовується вдень, коли їх легко можуть помітити будь-які хижаки. Інші косарики можуть мімікріювати, щоб нагадувати зовнішність інших видів. Деякі види родини *Gonyleptidae*, що виробляють прозорий секрет, мають помаранчеві позначки на панцирі. Це може відігравати апосематичну роль, імітуючи забарвлення залозистих викидів двох інших видів, що продукують хінон. Мімікрію Мюллера, що виникає між бразильськими косариками, які схожі на інших, можна пояснити конвергентною еволюцією.

Вторинний захист дозволяє косарикам втекти та вижити після прямого чи непрямого контакту з хижаком, включаючи танатоз, завмирання, підстрибування, автотомію, втечу, стридуляцію, напад у відповідь та хімічні захисні виділення.

Деякі тварини реагують на напади шляхом танатозу, симулюючи смерть, щоб уникнути виявлення або подальших атак. Павукоподібні, практикують танатоз, коли їм загрожують хижаки або з метою уникнути з'їдання самців самками арахнід після спарювання. Танатоз використовується як друга лінія захисту, коли його виявляє потенційний хижак, і зазвичай спостерігається в підрядах *Dyspnoi* та *Laniatores*, коли особини стають нерухомими з втягнутими або витягнутими ногами.

Завмирання є типовим для косариків з родини *Sclerosomatidae*. Під час такого стану, що може бути тривалим, ці косарики зменшують споживання їжі та води. Косарики з підряду *Eurpnoi* практикують для захисту підстрибування або тремтіння, що потенційно може збити з пантелику потенційних хижаків. Косарики з цього підряду часто практикують автотомію для втечі від хижаків. Якщо хижак хапає косарика за ногу – що більш ймовірно при нападі на



тварину такої своєрідної морфології, косарик залишає свою ногу в хижака і тікає, а нога продовжує ще деякий час смикатись відволікаючи увагу хижака. Автотомія дорого коштує косарикам – втрачені кінцівки в косариків не відновлюються. Кілька видів косариків з родів *Laniatores* і *Dyspnoi* мають стридулюючі органи, які використовуються для внутрішньовидового спілкування, а також було виявлено, що вони використовуються певний захист під час нападу хижака. У деяких косариків є шипи на педипальпах, хеліцерах, які використовуються як зброя під час захисту від хижаків. Хімічний захист косариків полягає у виділенні речовин з різким запахом специфічними залозами – озопорами. У косариків групи *Cyphophthalmi* ці залози виділяють нафтохінони, хлорнафтохінони та аліфатичні метилкетони, косарики *Insidiatores* використовують азотовмісні речовини, терпени, аліфатичні кетони та феноли, тоді як косарики *Grassatores* використовують алкільовані феноли та бензохінони, а косарики *Palpatores* використовують такі речовини, як нафтохінони, метил- і етил -кетони та нафтохінони. Ці виділення успішно захищають косариків від мандрівних павуків (*Stenidae*), павуків-вовків (*Lycosidae*) і мурах *Formica exsectoides* Forel, 1886. Однак ці хімічні подразники не в змозі захистити від таких хижаків як скорпіони.

Низка видів косариків є рідкісними і перебувають під загрозою зникнення. Чотири види косариків входять до бразильського національного списку видів, що знаходяться під загрозою зникнення, і всі вони живуть у печерах: *Giupponia chagasi* Pérez et Kury, 2002, *Iandumoeta uai* Pinto-da-Rocha, 1996, *Pachylospaleus strinatii* Silhavý, 1974 та *Spaeleoleptes spaeleus* H. Soares, 1966. Кілька видів косариків в Аргентині є вразливими, перебувають під загрозою зникнення. До них відносяться *Pachyloidellus fulvigranulatus* Acosta, 1993, що зустрічається лише на вершині гори Серро-Уріторко, найвищої вершини гірського ланцюга Сьєррас-Чікас (провінція Кордоба), і *Pachyloides borellii* Roewer, 1925 з тропічного лісу на північному заході Аргентини, з району, де ліси нині активно знищуються людьми. Печерний вид косариків *Picunchenops spelaeus* Maury, 1988 перебуває під загрозою зникнення через дії людини. Наразі жоден косарик не був включений до будь-якого Червоного списку в Аргентині, тому ці види косариків не отримують захисту. Вид *Maiorerus randoi* Rambla, 1993 був знайдений лише в одній печері на Канарських островах. Він включений до *Catálogo Nacional de especies amenazadas* (Національний каталог видів, що перебувають під загрозою зникнення) урядом Іспанії. Види *Texella reddelli* Goodnight et Goodnight, 1967 та *Texella reyesi* Ubick et Briggs, 1992 занесені до списку зникаючих видів у Сполучених Штатах. Обидва види косариків з печер у центральному Техасі. Види *Texella cokendolpheri* Ubick et Briggs, 1992 з печери в центральному Техасі та *Calicina minor* (Briggs et Hom, 1966), *Microcina edgewoodensis* (Briggs et Ubick, 1989), *Microcina homi* Briggs et Ubick, 1989, *Microcina jungi* Briggs et Ubick 1989, *Microcina leei* Briggs et Ubick 1989, *Microcina lumi* Briggs et Ubick 1989 та *Microcina tiburona* Briggs et Ubick 1989, що живуть біля витоків джерел та в інших обмежених середовищах існування центральної Каліфорнії розглядаються для включення до списку видів, що знаходяться під загрозою зникнення, але поки не отримали належного захисту.

Є чисельні легенди про те, що той чи інший вид косариків є найотруйнішою живою істотою на світі. Але це все неправда. Косарики не мають отруйних залоз і не мають засобів пошкодити шкіру людини.

Найдавніші косарики знайдені у відбитках та скам'янілостях Рінської епохи Девонського періоду віком 410 млн. років. У відбитках виявлені типові для косариків статеві органи та трахеї, що свідчить про те, що косарики вже в ту епоху були сухопутними істотами. Багато викопних косариків давніх геологічних епох близькі або тотожні сучасним видам і відносяться до нині існуючих родин. Незважаючи на своє давнє походження, не зважаючи на те, що молекулярні дослідження доводять виникнення косариків ще в Ордовицькому періоді 473 млн. років тому, косарики бідно представлені в геологічному літописі внаслідок ніжної будови тіла. Багато видів викопних косариків відомі тільки з бурштину різних епох.

Хоча косарики зовні нагадують павуків, вони еволюційно більш близькі до скорпіонів, сольпуг та псевдоскорпіонів, утворюючи разом з ними кладу *Dromopoda*.

Латинську назву *Opiliones* дав косарикам шведський арахнолог Карл Якоб Сундевалл (1801 – 1875), що таким чином вшанував натураліста Мартіна Лістера (1638 – 1712), що називав косариків саме так. Назва походить від латинського *opilio* – пастух. Вважається, що в Англії цих павукоподібних назвали косариками зовсім не через те, що вони масово з'являються під час жнив, а через марновірну забобону, яка полягає в переконанні, що якщо вбити косарика, то того року буде поганий урожай.

### **Підряд *Cyphophthalmi***

Ряд Косарики (*Opiliones*) ділиться на 4, а за іншими класифікаціями на 5 підрядів. Невеликий підряд *Cyphophthalmi* ділиться на 3 інфраряди, які в свою чергу діляться на 6 родин. Це найбільш примітивні Косарики. Вони малих розмірів: 2 – 7 мм в довжину, тулуб довгасто-овальний, ноги короткі, по зовнішній морфології трохи нагадують деяких кліщів. Ноги короткі, часто коротші за тулуб. Забарвлення тіла часто брунатне. Покриви тіла надзвичайно тверді, навіть для косариків. Збоку просоми є два вирости з отворами ароматичних залоз. Очі редуковані. Орієнтація здійснюється завдяки органам хімічного відчуття. Сегментація черевця особливо чітко простежується в молодих екземплярів, при цьому тергіти ще не зсунуті на черевну сторону, як в інших косариків. Немає ні довгого яйцекладу, ні статевого клапана. Ці рідкісні види косариків живуть серед лісової підстилки, у вологому ґрунті, в печерах. Зустрічаються в тропіках та субтропіках Євразії, Африки, Америки. Деякі види знайдені в західній Європі та на Кавказі. Це найдавніші косарики, закам'янілості яких знаходять в тому числі у відкладах Кам'яновугільного періоду. У ті часи, судячи по всьому, ще не було довгоногих форм косариків. Відомо більше 200 видів, що об'єднуються в 36 родів. Мають низьку швидкість поширення і високий ендемізм. Живуть серед рослинних залишків і живляться дрібними безхребетними. *Cyphophthalmi* відрізняється від інших косариків кількома ключовими ознаками. Як і у всіх косариків, вони мають пару озопор, розташованих на боках просоми. Однак, на відміну від інших косариків, озопори *Cyphophthalmi* розташовані на піднятих конусоподібних структурах, відомих як озопори. Хоча види більшості родин безокі, у більшості представників родин *Pettalidae* і *Stylocellidae* є очі, розташовані на озопорах або поблизу них. Ці очі, однак, не є гомологічними очам інших косариків, а походять від бічних очей предків, а не середніх очей предків, як у інших косариків. Чоловічі статеві органи *Cyphophthalmi* є унікальними серед косариків, оскільки самці не мають справжнього пеніса, натомість мають короткий сперматопопозитор, структуру, яка не вставляється всередину самки, а використовується для зберігання сперматофору. Крім того, вони є єдиними косариками, які не мають статевої кришки, а замість цього демонструють повністю відкритий гонопор. Парування *Cyphophthalmi* недостатньо вивчено, але принаймні у деяких видів самці та самки вступають у прямий контакт. Крім того, вони відрізняються від більшості косариків тим, що перші 8 тергітів опістосоми і просомальний панцир злиті разом у так званий skutum kompletum (*scutum completum*), хоча ця особливість також відома в неспорідненій з ними родині *Sandokanidae*.

Як і для більшості павукоподібних у косариків з ряду *Cyphophthalmi* простежується статевий диморфізм. Самці *Cyphophthalmi* мають структуру на четвертій парі лапок, відому як аденостиль. Аденостиль зазвичай виглядає як невеликий рогоподібний виступ, але може приймати різні форми залежно від виду. Функція аденостиллю на теперішній час невідома, але, імовірно, пов'язана з хімічними залозами. Окрім аденостиллю, самці багатьох видів мають залозисті пори або на нижній стороні опістосоми, або в анальній області, хоча ці залози присутні не у всіх видів. Самці кількох родин також мають структурні модифікації анальної пластинки, а самці деяких видів родини *Stylocellidae* мають модифіковану ділянку кутикули біля аденостиллю, відому як орган Рамбла. Точна функція цих залоз і структур наразі невідома. Як і більшість косариків, *Cyphophthalmi* значною мірою покладається на хімічні виділення для захисту. Цей захисний характер секреції особливо добре розвинений у *Cyphophthalmi* порівняно з більш вивченими групами косариків *Eurpnoi* та *Dyspnoi*. *Cyphophthalmi* мають більш складну мускулатуру, пов'язану з захисними залозами, ніж інші косарики, а виділення,

які в основному складаються з різноманітних нафтохінонів і кетонів, вважаються більш потужними, ніж у Eupnoi та Dyspnoi.

Цифофтальміди зустрічаються на всіх континентах, за винятком Антарктиди, де вони, ймовірно, теж колись жили. Оскільки вони не розселювалися на жодні океанічні острови і вважається, що вони не подорожували між окремими масивами суші, вони є цікавим предметом для біогеографії. Кожна з шести визнаних на даний час родин має своє чітке поширення:

Stylocellidae: поширені від Індії до Нової Гвінеї.

Ogoveidae: зустрічається виключно в Західній Африці.

Neogoveidae: знайдені в неотропічних екосистемах між Флоридою та Еквадором і в західній екваторіальній Африці.

Pettalidae: зустрічаються в Південній Америці, Південній Африці, Шрі-Ланці, Австралії та Новій Зеландії, демонструючи поширення в рамках Гондвани.

Sironidae: зустрічається в помірній Європі, Північній Америці та Японії, демонструючи лавразійське поширення.

Troglosironidae: зустрічається виключно на Новій Каледонії.

Колумбія демонструє найбільшу різноманітність цифофтальмід серед країн Південної Америки. Це може відображати велику кількість екосистем, знайдених там, але також може бути пов'язано з високим рівнем дослідженості щодо цієї групи Косариків цієї країни.

Викопний цифофтальмід, віднесений до сучасного роду – *Siro platypedibus* Dunlop et Giribet, 2003 (Sironidae), був описаний з олігоценового біттерфельдського бурштину у східній Німеччині. Трохи старший представник цього роду був описаний з еоценового балтійського бурштину як *Siro balticus* Dunlop et Mitov, 2011. Третій викопний вид, *Palaeosiro burmanicum* Poinar, 2008, був описаний з крейдяного (сеноманського) бірманського бурштину. Він також був віднесений до Sironidae, але тепер вважається, що належить до Stylocellidae (більш типова азійська родина). Оскільки скам'янілості Cyphophthalmi дуже мізерні, останні дослідження намагалися передбачити час диверсифікації підряду за допомогою молекулярних годинників і порівняння послідовностей генів серед живих таксонів. Одне дослідження 2012 року оцінило найдавнішу диверсифікацію підряду приблизно в 332 млн років тому в кам'яновугільному періоді. Інше дослідження, проведене в 2014 році, відновило вік диверсифікації приблизно в 340 мільйонів років. Однак більш останнє дослідження 2017 року відновило диверсифікацію сучасних ліній Cyphophthalmi, яка відбулася зовсім недавно, під час юрського періоду, з появою підряду в цілому менш ніж за 300 мільйонів років тому.

Cyphophthalmi — одна з двох основних ліній косариків; інша містить Laniatores, Dyspnoi та Eupnoi, відома як Phalangida. Вимерлий підряд Tetrophthalmi має декілька спільних рис із Cyphophthalmi, і ці два підряди можуть представляти сестринські таксони. Вони об'єднані в такі інфраряди: Voreophthalmi, Scorulophthalmi і Sternophthalmi. Voreophthalmi та Sternophthalmi разом утворюють монофілетичну кладу та включають 5 із 6 родин Cyphophthalmi. Scorulophthalmi, маючи лише одну родину, Pettalidae, утворює сестринську групу для всіх інших родин. Серед Sternophthalmi сімейства Ogoveidae і Neogoveidae найбільш тісно пов'язані між собою і утворюють надродину Ogoveoidea, яка є сестринською групою родини Troglosironidae. Однак систематика Voreophthalmi ще не повністю досліджена і досі дискусійна. В одному нещодавньому аналізі Voreophthalmi були відновлені як парафілетичні по відношенню до Sternophthalmi. Навіть у межах Voreophthalmi Sironidae були відновлені або як сестринська родина Stylocellidae, або як парафілетична по відношенню до Stylocellidae. Крім того, існує 3 роди Cyphophthalmi з невизначеною спорідненістю, які не були поміщені в жодну родину чи інфраряд.

**Родина Сіронові (Sironidae)** налічує понад 30 описаних видів. Родина поширена в Лавразії, більшість видів зустрічається в помірній зоні Європи та на західному узбережжі Північної Америки. Єдиним винятком є вид *Suzukielus sauteri* (Roewer, 1916) з Японії. Назва Сіро — це латинізована форма французького імені Сіро (фр. – Ciron).



Рис. 88. *Siro exilis* Hoffman, 1963 з родини Сіронові (Sironidae).

Родина включає роди:

Cyphophthalmus	Paramiopsalis	Suzukielus
Iberosiro	Parasiro	Tranteeva
Odontosiro	Siro	Marwe

**Родина Стілоцелліди (Stylocellidae)** — родина косариків, що налічує близько 30 описаних видів, усі з них поширені від Індії до Нової Гвінеї. Представники цієї родини мають довжину від 1 до 7 міліметрів. Хоча у видів роду *Stylocellus* є очі, у двох інших родів вони відсутні. Назва типового роду походить від давньогрецького *stylos* «стовп» і латинського *ocellus* «око», що вказує на витягнуту форму цих косариків порівняно з *Sironidae* і наявність очей. На сьогодні виділяють наступні роди Стілоцеллід:

Рід *Fangensis* – 4 види, Таїланд

Рід *Leptopsalis* – 1 вид, Суматра

Рід *Meghalaya* – 1 вид, Індія

Рід *Miopsalis* – 1 вид, Малайзія

Рід *Stylocellus* – 27 видів, Малайзія, Індонезія.

† Рід *Palaeosiro* – 1 вид, бірманський бурштин Крейдяного періоду.

**Родина Петталіди (Pettalidae)** — родина косариків із 75 описаними видами в 10 родах. Назва походить від імені Петтал — імені з давньогрецької міфології, яке знаходимо в «Метаморфозах» Овідія. Усі види, крім печерних проводять увесь свій життєвий цикл у лісовій підстилці. Довжина тіла 2 – 5 мм. Тіло овальне. Хоча всі *Pettalidae*, крім *Parapurcellia*, мають очі, довгий час вважалося, що очі у них відсутні, головним чином тому, що ці очі не можна побачити за допомогою скануючої електронної мікроскопії. Вони часто розташовані в основі озофора і зазвичай не мають лінз.



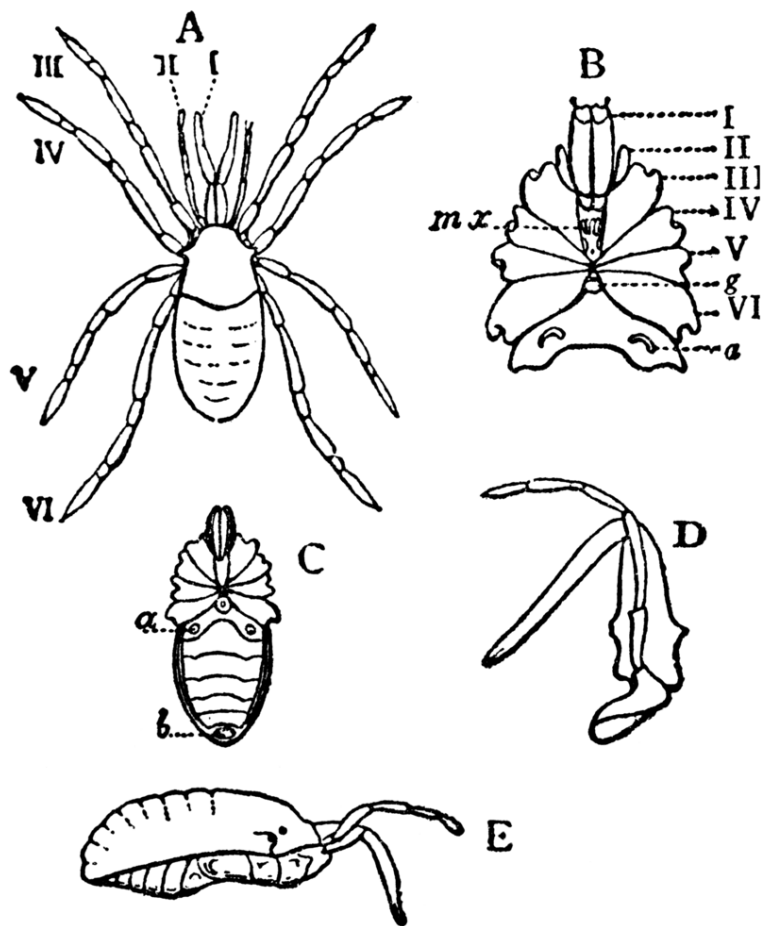


Рис. 89. Особливості морфології Стілоцеллід (Stylocellidae). *Stylocellus sumatranus* Westwood, 1874. А, вид із спини; I - VI, шість просомальних сегментів. В, вентральний вид просоми та першого сомита опістосоми з придатками I - VI, видаленими біля основи; а — стигма трахеї; mx — верхньощелепні придатки тазиків 3-ї пари кінцівок; г — статевий отвір. С, вентральна поверхня просоми та опістосоми; а — стигма трахеї; b, останній соміт. D, вид збоку 1-ї та 2-ї пари кінцівок. Е, вид збоку всього тіла та двох перших кінцівок, що демонструє злиття дорсальних елементів просоми в єдину пластинку, а елементів опістосоми — у неідеально сегментовану пластинку, що суцільна з елементами просоми.

Поширені по всій території помірного поясу колишньої Гондвани, з родами, що нині зустрічаються в Чилі, Південній Африці, Мадагаскарі, Шрі-Ланці, східній і західній Австралії та Новій Зеландії, де вони найбільш різноманітні, з 29 видами та підвидами, що належать до трьох родів. Родина Pettalidae є монофілетичною, хоча на даний час незрозуміло, хто є їх найближчими родичами. Ймовірно, ця родина виникла в південній частині Гондвани. Нині в родині Pettalidae виділяють наступні роди:

- Рід Aoraki – 8 видів, Нова Зеландія
- Рід Austropurcellia – 25 видів, Австралія
- Рід Chileogovea – 2 види, Чилі
- Рід Karripurcellia – 3 види, Австралія
- Рід Manangotria – 1 вид, Мадагаскар
- Рід Neopurcellia – 1 вид, Нова Зеландія
- Рід Parapurcellia – 10 видів, Південна Африка
- Рід Pettalus – 4 види, Цейлон
- Рід Purcellia – 6 видів, Південна Африка
- Рід Rakaia – 14 видів, Нова Зеландія

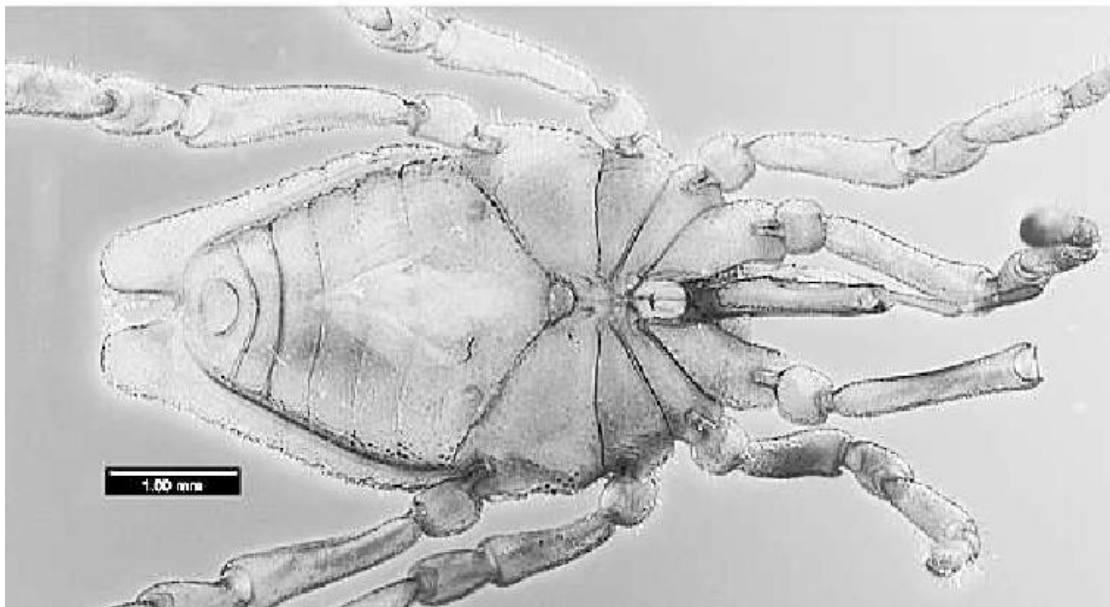
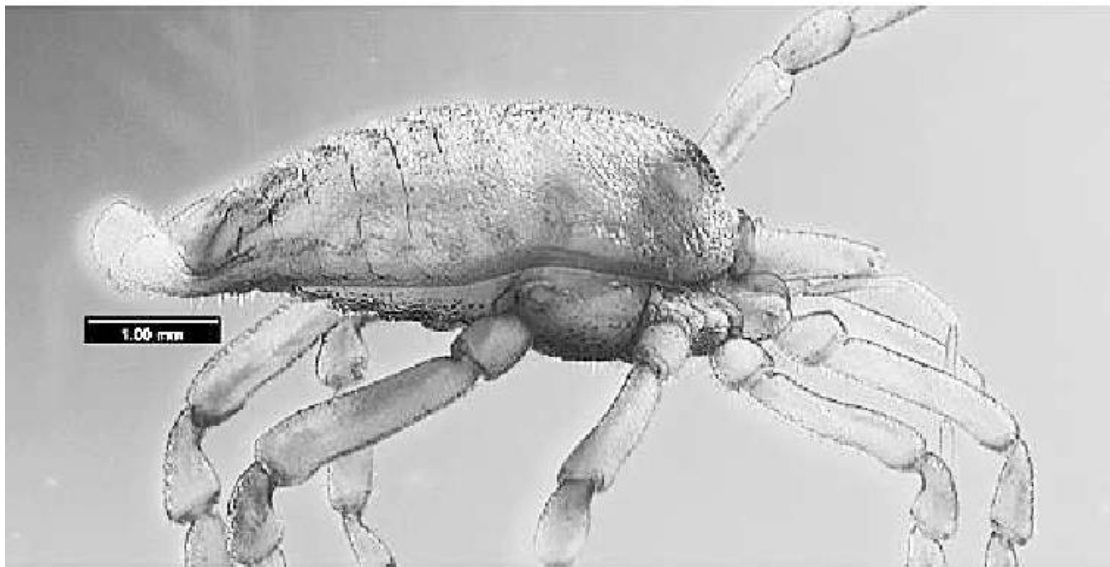
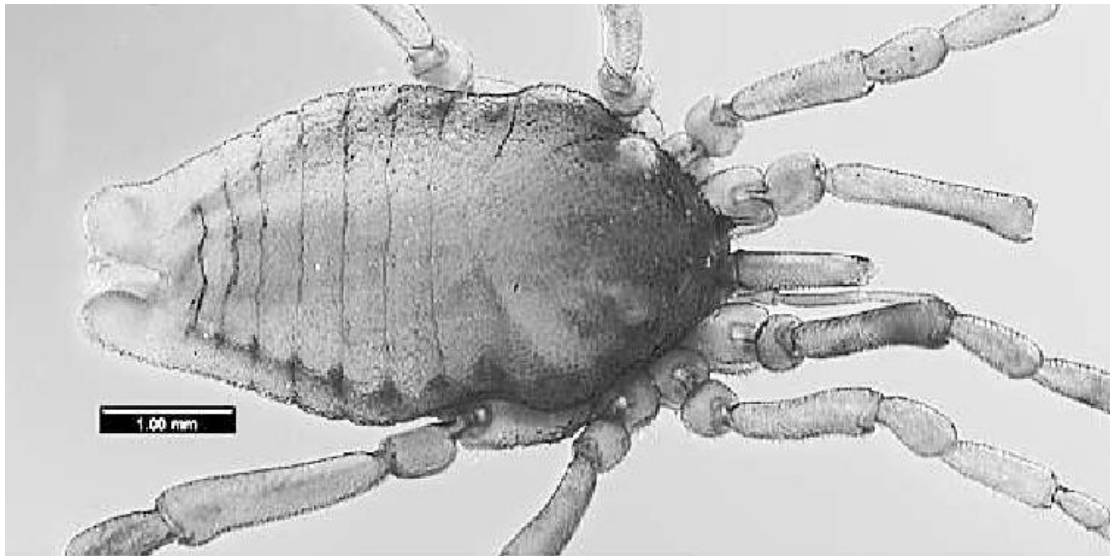


Рис. 90. *Pettalus cimiciformis* O. P.-Cambridge, 1875 з родини Петтагіди (Pettalidae). Фото з роботи Гонзало Гірібета (Gonzalo Giribet) (2009).

**Родина Троглосіроніди (Troglосironidae)** — родина косариків із 17 описаними видами в одному роді *Troglosiro*, що зустрічається на острові Нова Каледонія в Тихому океані. Назва роду, що дав назву родині, є поєднанням давньогрецького *troglos* «печера» та роду косариків *Siro*, посилаючись на середовище проживання типового виду. Незважаючи на це, рід, здається, не пристосований до троглобітного способу життя, і наступні види були знайдені в ґрунті за допомогою пасток Берлеза. Troglосironidae мають довжину від 1,7 до 2,5 мм, очі відсутні. Вони мають переважно гладкі міцні хеліцери з дорсальним гребенем або без нього на базальному сегменті. Вони мають латерально виступаючі озопори, тарзальні кігті на другій парі ніг з рядом зубців, без опістосомної середньої борозни та без пластинчастого аденостиля. Тазики II пари ніг не зрощені з тазиками III пари ніг, але стерніти VIII і IX, тергіт IX зрощені разом, утворюючи так звану *coxona analis*. Пори екзокринної залози розташовані на просомі. Ці пори залози утворюють унікальні западини у більшості видів, за винятком тих, що зустрічаються на північній половині острова. Сперматоцитозитори самців також демонструють унікальну будову. Також у Троглосіронід збільшені рухливі членики кінцівок з зубчастими краями. Troglосironidae зустрічаються виключно на острові Нова Каледонія, хоча існує ймовірність, що вони можуть мешкати й на сусідніх островах. Їх можна знайти в лісовій підстилці по всьому острову, як на низинах, так і на висотах. Вважається, що ця родина є стародавнім реліктом колись широко поширеної групи, якій вдалося вижити на острові, на відміну від новіших косариків, що збереглися на материках, оскільки здатність розселятися в *Cyphophthalmi* погана. Види на півночі острова та на півдні острова утворюють 2 різні лінії, на що вказують морфологічні відмінності в просомі видів, зібраних у 2 різних регіонах.

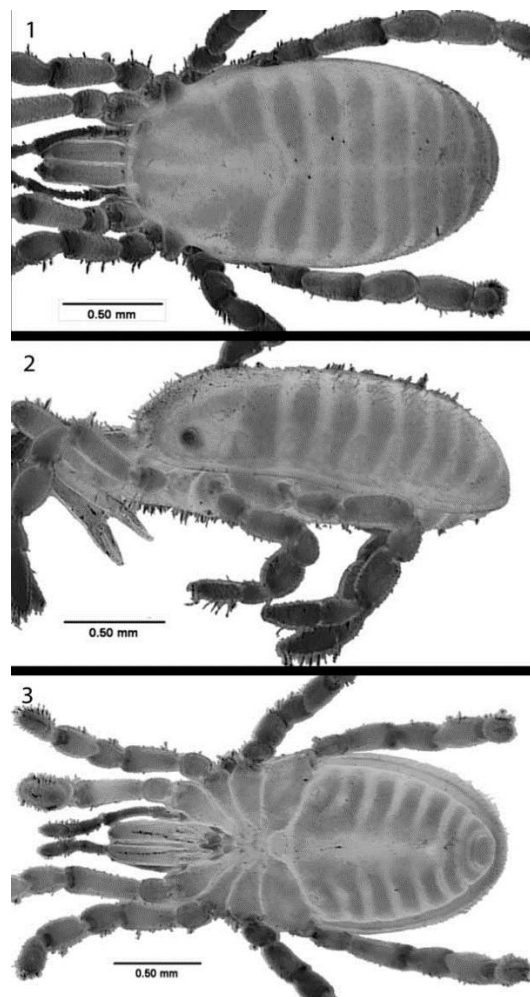


Рис. 91. *Troglosiro longifossa* Sharma et Giribet, 2005 з родини Троглосіроніди (Troglосironidae). Фото з роботи Гонзало Гірібета (Gonzalo Giribet) (2005).

**Родина Неоговідні (Neogoveidae)** — родина косариків, що включає 27 описаних видів у 8 родах. Ще вісім видів *Huitaca*, 17 видів *Metagovea* та 12 видів *Neogovea* наразі очікують на опис. Назва родини є комбінацією давньогрецького слова *нео* «новий» і назви родини *Ogoveidae*, раніше описаної родини *Cyphophthalmi*, яка тісно пов'язана з *Neogoveidae*. *Neogoveidae* мають довжину від 1 до 4,5 мм, очі відсутні.



Рис. 92. *Metasiro sassafraensis* Clouse et Wheeler, 2014 з родини Неоговідні (*Neogoveidae*).

*Neogoveidae* часто демонструють так звану подошву (змінену ділянку з високою концентрацією сенсорних щетинок) на першій парі лапок. Їхні хеліцери гладкі, з дорсальним гребенем і черевним відростком, і можуть бути або короткими та міцними, або довгими та загнутими. *Neogoveidae* мають виступаючі вбік озопори, тарзальні кігті на другій парі ніг з рядом зубців, тарзальні кігті на третій і четвертій парах ніг, часто з маленькими шипами, і непомітну або відсутню опістосомну серединну борону. Аденостиль варіабельний і може бути пластинчастим, фімбріальним або пальцеподібним. Вони демонструють як злиття тазиків II і III, так і злиття стернітів VIII і IX з тергітом IX, останній з яких утворює повну *corona analis*, якої немає в роду *Metasiro*. Пори екзокринних залоз розташовані на просомі у більшості родів, за винятком *Canga* і *Neogovea*, у яких вони відсутні, і *Metasiro*, у яких вони розташовані на анальній пластинці. Дорсальний skutum сильно гранульований, плюсни ніг орнаментовані, а структура сперматопозитора дуже варіабельна в різних родах. *Neogoveidae* зустрічаються в тропічних регіонах між 10° північної широти і 5° південної широти від екватора як у Південній Америці, так і в Західній Африці, за винятком роду *Metasiro*, що зустрічається на південному сході Сполучених Штатів. Сучасні дослідження показують, що різноманітність неотропічних *Neogovidae* набагато вища, ніж відомо на сьогодні, оскільки нові види були знайдені практично в кожному місці, де брали зразки. На сьогодні найбільше відомого різноманіття Неоговід відомо з Колумбії, хоча невідомо, чи це відображає більшу різноманітність екосистеми чи більшу дослідженість арахнофауни цієї країни. Вважається, що *Neogoveidae* володіє значною кількістю неописаної різноманітності порівняно з більшістю інших родин *Cyphophthalmi*.  
Класифікація:



Рід *Brasiliogovea* – 2 види, Колумбія

Рід *Canga* – 1 вид, Бразилія

Рід *Huitaca* – 7 видів, Колумбія

Рід *Metagovea* – 4 види, Бразилія, Колумбія, Еквадор

Рід *Metasiro* – 3 види, ЗСА

Рід *Neogovea* – 5 видів, Бразилія, Гвіана, Тринідад, Колумбія, Венесуела, Суринам

Рід *Parogovia* – 3 види, Габон, Гвінея, С'єра-Леоне

Рід *Tucanogovea* – 1 вид, Бразилія

**Родина Оговіди (*Ogoveidae*)** — родина косариків із трьома описаними видами в одному роді *Ogovea*, що зустрічається в екваторіальній Західній Африці. Назва роду, яка дала назву родині, походить від назви річки Огове, де був знайдений типовий вид.

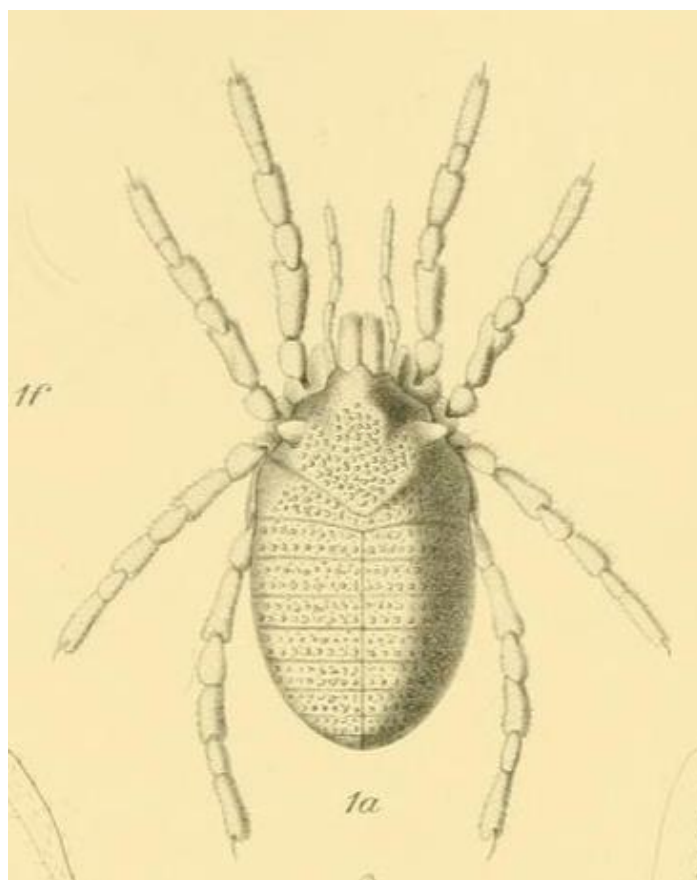


Рис. 93. *Ogovea grossa* Hansen et William Sørensen, 1904 з родини Оговіди (*Ogoveidae*).

Рід спочатку був названий *Ogovia*, але пізніше перейменований на *Ogovea*, оскільки така назва вже належала одному роду метеликів-совок. *Ogoveidae* — *Syrphophthalmi* середнього розміру, довжиною від 3,4 до 5 мм і темно-червонувато-коричневого кольору в дорослому віці. Як і більшість представників *Stenophthalmi*, вони абсолютно безокі, мають опістосомні екзокринні залози, і мають *corona analis* (злиття стернітів VIII і IX і тергіта IX), а також озофори, що виступають убік. Їхнє тіло вкрите чіткими грануляціями, а також різними типами чутливих волосків і структур, включаючи підошву (змінену ділянку з високою концентрацією сенсорних щетинок) на першій парі лапок. Хеліцери мають гладкий, міцний другий сегмент, а також дорсальний гребінь, невеликий черевний відросток і великі рівномірні вузлуваті зубці. Їх можна відрізнити від інших родин *Sternophthalmi* за гладкими тарзальними кігтями на другій лапці, а також за помітною опістосомальною серединною бороною, більш чіткою, ніж у деяких *Neogoveids*, і коротким, схожим на шип, трикутним аденостилем. *Ogoveidae* також має кілька

унікальних апоморфій, включаючи помітний, виступаючий назад апофіз, пов'язаний із екзокринними залозами грудей, помітний, виступаючий вперед тристулковий відросток, розташований уздовж передньої частини просомального панцира, модифіковану, стиснуте стегно педіпальпів, що дозволяє педіпальпам складатися, хеліцери та унікальні структури, відомі як органи Хансена. Органи Хансена виглядаються як круглі, підняті, гладкі ділянки кутикули, їх можна знайти на ніжках, тазиках і нижній частині опістосоми. Точна функція органів Хансена наразі невідома, хоча вважається, що вони пов'язані з певною сенсорною функцією. Оговіди мають своєрідний характерний сперматоцитозит з унікальним складною будовою, що включає з 4-5 рядів коротких щетинок (хет) на вентральній пластинці та 4 коротких хет в один ряд, розташованих апікально на серединній пластинці. Дорсальні хети довгі і утворюють 2 групи. Ogoveidae зустрічаються лише в тропічних лісах екваторіальної Західної Африки. Наразі види цієї родини відомі у 3 різних країнах: Камеруні, Екваторіальній Гвінеї та, ймовірно, Габоні. Усі 3 види відомі лише з місцевості де вони були описані, можливо, ареал родини простягається значно далі, ніж це наразі відомо.

Перший вид цього роду - *Ogovea grossa* Hansen et William Sørensen, 1904 був відкритий і відомий лише з однієї жіночої особини, знайденої біля річки Огуе в тодішній Французькій Екваторіальній Африці. Однак, оскільки річка Огуе протікає через обидві сучасні держави Конго та Габон, невідомо, в якій сучасній країні був знайдений зразок. Екземпляр виділено в окремий рід за наявності виступаючого вперед відростка на просомі та стиснутих педипальпах; порівняно з іншими двома видами роду, *Ogovea grossa* Hansen et William Sørensen, 1904 є проміжним за довжиною тіла та довжиною переднього відростку. Єдиний відомий екземпляр мав довжину 3,75 мм.

**Підряд Евпної (Eupnoi)** — це підряд косариків, що налічує понад 200 родів і близько 1700 описаних видів. Цей підряд складається з двох надродин: Phalangioidea з багатьма довгоногими видами, поширеними в північних помірних регіонах, і невеликої групи Caddoidea, які мають виступаючі очі та колючі педипальпи. Caddoidea зустрічаються переважно в помірних зонах обох півкуль; однак з Палеарктики вони відомі лише з Японії та з балтійського бурштину (віком близько 40 млн років). Один вид, відомий з Японії, також зустрічається в Північній Америці, де зустрічаються ще кілька видів. Інші види зустрічаються в південній частині Південної Америки, Венесуелі, Новій Зеландії та Австралії.

Neopilionidae демонструють поширення з Гондвани, з видами, знайденими в Південній Америці, Південній Африці та Австралії.

Sclerosomatidae поділяються на кілька підродин: Gagrellinae зустрічаються в індо-малайському та неотропічному регіоні, Guinae — на високих висотах на Кавказі, в Альпах і Непалі, Leiobuninae — у голарктичному регіоні аж до Коста-Ріки, а Sclerosomatinae — лише в Палеарктиці.

Серед Phalangiidae Phalangiinae найбільш різноманітні в Середземномор'ї, з кількома ендемічними родами в сусідній прибережній Африці. Хоча в Неарктиці існує кілька Phalangiinae, усі вони інтродуковані. Opilioninae здебільшого палеарктичні, деякі види зустрічаються в Південно-Східній Азії. Oligolophinae голарктичні, більшість видів зустрічаються в Європі. Platybuninae також знайдені від Європи до Кавказу, з однією знахідкою з Суматри. Хоча дві відомі надродини Caddoidea та Phalangoidea, ймовірно, є монофілетичними, межі родин та підродин у багатьох випадках невизначені та потребують термінового подальшого уточнення. Нинішня класифікація Евпноїв наступна:

Надродина Caddoidea

Родина Caddidae (6 родів, 21 вид)

Надродина Phalangioidae

Родина Monoscutidae (5 родів, 32 види)

Родина Neopilionidae (8 родів, 15 видів)

Родина Sclerosomatidae (148 родів, 1273 види)

Родина Phalangiidae (49 родів, 381 вид)

**Родина Каддіди (Caddidae)** налічує 15 відомих видів косариків, єдина родина надродини Caddoidea. Здебільшого ці косарики мають довжину тіла від 1 до 3 мм. Каддіди поширені широко, але не суцільним ареалом. У підродині Caddinae рід *Caddella* є ендеміком півдня Південної Африки, тоді як рід *Caddo* зустрічається в східній частині Північної Америки та Японії з Курильськими островами. В іншій підродині, Acropsopilioninae, *Hesperopilio* зустрічається в західній Австралії та Чилі, *Acropsopilio* зустрічається в Японії, східній частині Північної Америки, центральній частині Південної Америки, східній Австралії та Новій Зеландії.



Рис. 94. *Caddo agilis* Banks, 1892 з родини Каддіди (Caddidae).

Рід *Austropsopilio* зустрічається в східній Австралії, Тасманії та Чилі. Ця складна структура розірваного ареалу свідчить про те, що розділення відбувалося в кілька етапів: протягом неогену (східна частина Північної Америки та Японія); на початку або перед третинним періодом (Південна Америка та Австралія), а також ще за часів існування Гондвани (Африка та Австралія). Назва родини походить від «Caddo» - аборигенного народу індіанців Північної Америки. Класифікація:

Підродина Caddinae

Рід *Caddella* – 6 видів, Південна Африка

Рід *Caddo* – 4 види, Північна Америка, Японія

Підродина Acropsopilioninae

Рід *Hesperopilio* – 1 вид, Чилі

Рід *Acropsopilio* – 12 видів, Японія, Північна, Центральна, Південна Америки, Австралія

Рід *Tasmanopilio* – 2 види, Тасманія

**Родина Неопіліонові (Neopilionidae)** — була поширена в Гондвані. Нинішні види знайдені в Австралії, Південній Африці та Південній Америці, і, ймовірно, є реліктами часів існування давнього материка Гондвана. Це косарики розміром від маленьких *Americovibone lancafrancoae*

Hunt et Cokendolpher, 1991 (0,9 мм) до понад 4 мм у косариків з підродини Enantiobuninae. Деякі види Enantiobuninae мають синю пігментацію, яка є досить незвичайною для косариків. Колишня родина «Monoscutidae» нещодавно була включена до підродини Enantiobuninae.



Рис. 95. *Forsteropsalis marplei* (Forster, 1944) з родини Неопіліоніди (Neopilionidae).

Назва цієї родини є скороченням давньогрецького нео «новий» і латинського Opilio, рід косариків. Згідно з сучасними каталогами родина Neopilionidae включає 3 підродини, які містять загалом 19 родів і 78 видів:

Підродина Ballarrinae

Рід Americovibone  
Рід Arrallaba

Рід Ballarra  
Рід Plesioballarra

Рід Vibone

Підродина Enantiobuninae

Рід Acihasta  
Рід Australiscutum  
Рід Forsteropsalis  
Рід Mangatangi  
Рід Megalopsalis

Рід Monoscutum  
Рід Neopantopsalis  
Рід Pantopsalis  
Рід Spinicrus  
Рід Templar

Рід Tercentenarium  
Рід Thrasychiroides  
Рід Thrasychirus

Підродина Neopilioninae

Рід Neopilio

**Родина Глобіпедіди (Globipedidae)** – це невелика група косариків, що включає 6 родів і приблизно 34 види з Північної та Центральної Америки, які раніше входили як підродина до Sclerosomatidae. На сьогодні до складу родини входять наступні роди:

Рід Dalquestia – 5 видів; Північна Америка: Мексика та ЗСА

Рід Diguetinus – 1 вид; Халіско, Мексика



Рід Eurybunus – 4 види; дикий захід ЗСА  
 Рід Globipes – 4 види; Північна Америка  
 Рід Lanthanopilio – 1 вид; Коста-Ріка  
 Рід Metopilio – 19 видів; Мексика та Центральна Америка



Рис. 96. *Globipes spinulatus* Banks, 1893 з родини Глобіпедідові (Globipedidae).

**Родина Фалангові (Phalangiidae)** — родина косариків, що нараховує близько 380 видів з найрізноманітнішими ареалами – від космополітичних до ендемічних. Найбільш відомий вид *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758. Вид *Dicranopalpus ramosus* (Simon, 1909) є інвазійним видом у Європі. Цю родину не слід плутати з родиною косариків Phalangodidae, яка належить до підряду Laniatores. Назва родини походить від назви типового роду, що походить від давньогрецького слова phalangion - «жнець», «косар». Класифікація (вказані підродини та роди):

Підродина Dicranopalpinae			
Amilenus	Dicranopalpus		
Підродина Oligolophinae			
Lacinius	Mitopus	Oligolophus	Paroligolophus
Mitopiella	Odiellus	Paralacinius	Roeweritta
Підродина Opilioninae			
Egaenus	Homolophus	Scleropilio	
Himalphalangium	Opilio		
Підродина Phalangiinae			
Acanthomegabunus	Bactrophalangium	Bunochelis	Coptophalangium

Cristina	Hindreus	Metadasylobus	Ramblinus
Dacnopilio	Leptobunus	Metaphalangium	Rhampsinitus
Dasylobus	Liopilio	Odontobunus	Rilaena
Graecophalangium	Liropilio	Parascleropilio	Tchapinius
Guruia	Megistobunus	Phalangium	Zachaeus

Підродина Platybuninae

Buresilia	Metaplatybunus	Platybunus
Lophopilio	Paraplatybunus	Rafalskia
Megabunus	Platybunoides	Stankiella



Рис. 96. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 з родини Фалангові (Phalangiidae).

Косарик звичайний (*Phalangium opilio* Linnaeus, 1758) є найпоширенішим у світі видом косариків, що зустрічається в Європі, Північній і Центральній Азії та Малій Азії. Вид був випадково завезений до Північної Америки, Північної Африки та Нової Зеландії з Європи. У Північній Америці зустрічається в непустельних регіонах південної Канади та ЗСА. Цей вид зустрічається в широкому діапазоні відкритих біотопів, включаючи луки, степи, прерії, лісостепи, болота та ліси. Він також найбільш поширений вид косариків в антропогенних середовищах, і тому вважається синантропним видом косариків. Його можна знайти в змінених людьми середовищах існування, таких як сади, агроecosистеми, живоплоти, газони, кар'єри, міські зелені зони, стіни та мости, тюремні камери, храми та зали для медитацій. У сільському господарстві *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 поширений на орних землях помірного клімату, живучи серед таких культур, як кукурудза, люцерна, дрібні зернові, картопля, капуста, конопля, опійний мак, полуниця та яблука. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 віддає перевагу вертикальним поверхням, включаючи стовбури дерев і вертикальні штучні конструкції, такі як паркани та стіни, віддаючи перевагу дерев'яному субстрату через його низьку теплопровідність і повільне виділення вологи, будучи теплолюбним і помірно гігрофільним видом. За межами людських поселень *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758,

зустрічається серед чагарників і кущової рослинності, коли існує рідкий чагарниковий покрив, але, переважно, зустрічається на наземному шарі, коли присутній щільний покрив, такий як низька рослинність і трава. Ранні стадії, статеві незрілі *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 зустрічаються лише на землі, але пізніші стадії мають ширший вертикальний діапазон. Також було помічено, що *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 ховається в низькій рослинності, як-от трава, під час рясного літнього дощу. Як і інші косариків, *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 має довгі стрункі ноги та коротке кругле тіло. Дорослий *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 має довжину тіла 3,5 – 9 мм. Самці, переважно, мають менші тіла, ніж самки. Обидві статі однаково забарвлені у світло-коричневі кольори і сірі, часто зі світло-кремовою нижньою стороною. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 є відносно великим видом порівняно з іншими видами косариків. Особини обох статей мають дуже довгі педипальпи, а ноги, тіло і очні горбки вкриті шипами. Самців можна відрізнити від самок за їх довшими педипальпами та наявністю довгих, спрямованих вперед відростків, схожих на роги, на другому сегменті хеліцер. У деяких європейських популяціях хеліцери самців *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 та розмір педипальп мають значні алометричні варіації, але неясно, чи є вони безперервними чи дискретними, що вказує на поліморфізм цього виду. Як вид павукоподібних, *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 має чотири пари ніг. Три з цих пар призначені для руху, але найдовша, друга пара, має форму вусиків і використовується як сенсорний придаток, щоб відчувати навколишнє середовище. Їх лапка (tarsus), найвіддаленіший від тіла сегмент ніг, має численні псевдосегменти, які називаються члениками лапки – тарсомерами (tarsomeres), що роблять лапки чіпкими, що дозволяє *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 використовувати їх для лазіння, наприклад, скручуючи їх навколо гілочок; залицання партнерів; і для двобоїв самців. Їхні ноги мають сім члеників, тоді як педипальпи мають шість члеників. Статеві незрілі ювенільні *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 нагадують дорослих особин, але мають коротші ноги порівняно з тілом і менші загалом. Яйця цього виду косариків гладкі, сферичної форми та діаметром близько 0,4 мм, відкладаються групами від десяти до кількох сотень. У міру дозрівання їх колір змінюється від брудно-білого до темно-сіро-коричневого. Кладка складається з приблизно 250 яєць з ембріонами, які розвиваються одночасно. Кожне яйце має тонку, непрозору мембрану хоріона та товсту, прозору жовткову мембрану. Яйця відкладаються у вологих місцях і молоді особини вилуплюються через три-п'ять місяців. Молоді особини кілька разів линяють і досягають статевої зрілості через два-три місяці. Як час, необхідний для вилуплення яєць, так і час, необхідний для дозрівання молоді, може змінюватися в залежності від температури, розвиток ембріонів відбувається найшвидше при 20 – 30°C і повністю припиняється при температурі нижче 10°C. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 — універсальний вид у Європі, що має одне покоління на рік, яке зимує у вигляді яєць. Тривалість життя дорослої особини становить від 40 до 60 днів. Цей вид активний в сутінках, є хижаком – живиться різними дрібними безхребетними та їх яйцями. Цей вид приносить користь людині знищуючи шкідників сільськогосподарства та їх яйця. *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 дуже чутливий до деяких інсектицидів широкого спектру дії, тому використання таких інсектицидів не рекомендується для збереження популяції *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758.

**Родина Протолофідні (Protolophidae)** — родина косариків підряду Щитоподібних (Opiliones). Існує принаймні один рід, *Protolophus*, і близько шести описаних видів у *Protolophidae*, знайдених у західній частині Північної Америки. Окремішність цієї родини дискутується: деякі арахнологи об'єднують цю родину з родиною *Sclerosomatidae*.

**Родина Склеростоматіди (Sclerosomatidae)** — багата видами родина косариків, що включає більше 1300 відомих видів. Одну колишню підродину нещодавно видалили, щоб сформувати нову родину *Globipedidae*. Назва походить від давньогрецького *skleros* «твердий» і *soma* «тіло». Родина включає 4 підродини, що охоплюють 156 родів:

Підродина *Gagrellinae*

Abaetetuba	Eugagrella	Melanopa	Psathyropus
Adungrella	Euzaleptus	Melanopella	Pseudarthromerus
Aguilaia	Fesa	Melanopula	Pseudogagrella
Akalpia	Gagrella	Metadentobunus	Pseudomelanopa
Altobunus	Gagrellenna	Metahehoa	Pseudosystenocentrus
Amazonesia	Gagrellina	Metasyλεύs	Romerella
Antigrella	Gagrellissa	Metaverpulus	Sarasinia
Aurivilliola	Gagrellopsis	Metazaleptus	Sataria
Azucarella	Gagrellula	Microzaleptus	Scotomenia
Bakerinulus	Garleppa	Munequita	Sericicorpus
Bastia	Geaya	Neogagrella	Sinadroma
Bastioides	Globulosoma	Nepalgrella	Syleus
Baturitia	Guaranobunus	Nepalkanchia	Syngagrella
Bellonia	Hamitergum	Obigrella	Systenocentrus
Biceropsis	Harmanda	Octozaleptus	Tamboicus
Bonthainia	Harmandina	Onostemma	Taperina
Bullobunus	Hehoa	Oobunus	Tetraceratobunus
Caluga	Heterogagrella	Orissula	Thunbergia
Cardenalia	Hexazaleptus	Padangrella	Toragrella
Carinobius	Hexomma	Palniella	Trachyrhinus
Carmenia	Himaldroma	Paradentobunus	Umbogrella
Carmichaelus	Himalzaleptus	Paragagrella	Umbopilio
Ceratobunellus	Holcobunus	Paragagrellina	Vaho
Ceratobunoides	Holmbergiana	Parageaya	Valle
Ceratobunus	Hologagrella	Paratamboicus	Varinodulia
Cervibunus	Hypogrella	Paraumbogrella	Verpulus
Chasenella	Hypsibunus	Paruleptes	Verrucobunus
Chebabius	Jussara	Pectenobunus	Xerogrella
Coonoora	Koyamaia	Pergagrella	Zaleptiolus
Dentobunus	Krusa	Pokhara	Zaleptulus
Diangathia	Krusella	Prionostemma	Zaleptus
Echinobunus	Liopagus	Prodentobunus	
Euceratobunus	Marthana	Psammogeaya	

Підродина Gyantinae

Gyas

Gyoides

Rongsharia

Підродина Leiobuninae

† Amauropilio

Eusclera

Microliobunum

Schenkeliobunum

Cosmobunus

Hadrobunus

Micronelima

Togwoteus

Dilophiocara

Leiobunum

Nelima

Eumesosoma

Leuronychus

Paranelima

Підродина Sclerosomatinae

Astrobus

Mastobunus

Pseudohomalenotus

Granulosoma

Metasclerosoma

Pygobunus

Homalenotus

Pseudastrobus

Umbopilio





Рис. 97. *Protolophus singularis* Banks, 1893 з родини Протолофідні (Protolophidae).



Рис. 97. *Trachyrhinus marmoratus* Banks, 1894 з родини Склеростоматіди (Sclerosomatidae).

**Підряд Диспної (Dyspnoi)** наразі включає 43 існуючих роди та 356 існуючих видів, хоча очікується, що в майбутньому буде описано більше видів. Зараз вісім родин об'єднані в три надродина: Acropsopilionoidea, Ischyropsalidioidea та Troguloidea. Диспної є однією з найбільш біогеографічно збережених вищих груп косариків. За винятком Acropsopilionoidea, жоден з них не зустрічається в південній півкулі, і більшість родин обмежені регіонами з помірним кліматом. Виняток становлять лише деякі Ortholasmatinae (Nemastomatidae), що мешкають у тропіках на високих горах у Мексиці (*Ortholasma bolivari* (Goodnight et Goodnight, 1942)) і північному Таїланді (*Dendrolasma angka* Schwendinger et Gruber, 1992).

**Родина Акропсopilіоніди (Acropsopilionidae)** містить із 19 описаних видів у 3 родах.



Рис. 98. *Acropsopilio boopis* (Crosby, 1904) з родини Акропсopilіоніди (Acropsopilionidae).



Рис. 99. Особливості морфології тіла косариків з родини Акропсopilіоніди (Acropsopilionidae).



**Родина Ішіропсаліди (Ischyropsalididae)** — родина косариків, що включає 35 описаних видів у 3 родах, що зустрічаються в Європі та Північній Америці. Наразі відомо 3 роди: *Acuclavella*, *Ceratolasma*, *Ischyropsalis*.



Рис. 100. *Ischyropsalis hellwigii* (Panzer, 1794) з родини Ішіропсаліди (Ischyropsalididae).

**Родина Сабаконіди (Sabaconidae)** — невелика родина косариків, містить 57 описаних видів. Родина містить тільки один рід *Sabacon*, хоча класифікація неодноразово переглядалася і до родини додавали роди *Taracus* та *Hesperonemastoma*, але потім ці роди знову були з цієї родини вилучені і була виділена окрема родина Тараціди (*Taracidae*) з якими Сабаконіди близько споріднені. Косарики-сабаконіди поширені виключно в північній півкулі. Назва типового роду цієї родини косариків походить від імені «Сабакона» - імені давньостигпетського фараона. Цю родину дуже легко розпізнати на основі унікальної морфології педипальп, яка щільно вкрита перистоподібними щетинками, має увігнуту западину на гомілці та цибулину лапки, яка щільно прилягає до гомілкової западини. Родина має голарктичний ареал, але окремі види мають вкрай обмежене поширення. Косарики цієї родини знайдені в балтійському бурштині, де був ідентифікований вид *Sabacon bachofeni* Roewer, 1939.

**Родина Тараціди (Taracidae)** включає 4 роди і 23 види. Належність родів *Crosbycus* і *Hesperonemastoma* до цієї родини дискутабельно. Імовірно класифікація родини буде переглядатися. Але на сьогодні до родини належать наступні роди: *Crosbycus* (1 вид), *Hesperonemastoma* (5 видів), *Oskoron* (3 види), *Taracus* (17 видів).

**Родина Дікраноласматіди (Dicranolasmatidae)** містить лише один рід *Dicranolasma* і 16 видів. Косарики цієї родини мають довжину тіла від 3 до 6,4 мм. Більшість частин тіла вкриті частками ґрунту. Передня область має великий головоподібний «капюшон» з очима в центрі, що складається з двох вигнутих відростків. Хеліцери та педипальпи у дорослих приховані під капюшоном і приблизно вдвічі коротші за тулуб. Ноги короткі. Молоді форми досить сильно відрізняються від дорослих.





Рис. 101. *Sabacon cavicolens* (Packard, 1884) з родини Сабаконіди (Sabaconidae).



Рис. 102. *Taracus pallipes* Banks, 1894 з родини Тараціди (Taracidae).



Молода нестатевозріла форма виду *Dicranolasma opilionoides* (L. Koch, 1867) була навіть описана як інший рід (*Amoraum*). Капюшон розвивається лише поступово, тому у молодих косариків роду *Dicranolasma* відносно довші педипальпи виносяться за межі капюшона. Назва роду *Dicranolasma* є комбінацією давньогрецького *di* - «два», *kranion* - «голова» та *elasma* - «пластинка». Це все стосується до характерного роздвоєного капюшона, що мають на просомі косарики цього роду. Ці косарики поширені в Італії, Греції, в Східній Європі, на Балканах, в Малій Азії, Іраку, Румунії, Франції. Ареали переважно ендемічні.



Рис. 103. *Dicranolasma soerenseni* Thorell, 1876 з родини Дікранолазматіди (Dicranolasmatidae).

**Родина Немастоматіди (Nemastomatidae)** — досить велика родина косариків, містить більше 170 описаних видів, 16 сучасних родів, 2 підродини. Відомо кілька викопних видів і родів. На відміну від деяких споріднених родин, визнаних на сьогодні, Nemastomatidae є монофілетичною родиною. Косарики родини Nemastomatidae мають довжину тіла від 1 до майже 6 міліметрів. Їхні хеліцери мають звичайні пропорції, але педипальпи у деяких груп дуже подовжені й тонкі. Довжина ніг також різна у різних видів. Підродина Ortholasmatinae (десять видів у двох родах) поширена по обидва боки Тихого океану: на заході Північної Америки від Мексики до Британської Колумбії та в східній Азії (Японія та північний Таїланд). Інша підродина Nemastomatinae поширена по всій Європі аж до Ісландії. Ці косарики зустрічаються на Кавказі, в Атлаських горах Північної Африки, від Анатолії до північного Ірану, з кількома видами, знайденими за межами цього регіону, в Центральній Азії та Гімалаях. Більшість видів обмежена дуже невеликими гірськими південними регіонами. Ця родина ймовірно споріднена з групою родів *Dicranolasma* (Dicranolasmatidae) і *Trogulus* (Trogulidae). Назва роду *Nemastoma* є комбінацією слів: давньогрецьких слів *nema* «нитка» і *stoma* «рот», що відноситься до подовжених педипальп.

Класифікація:

Підродина Nemastomatinae

Рід *Nemaspela* (6 видів)  
Рід *Giljarovia* (3 види)  
Рід *Nemastoma* (111 видів)

Рід *Paranemastoma* (21 рід)  
Рід *Histicostoma* (8 видів)  
Рід *Carinostoma* (5 видів)

Рід *Centetostoma* (4 види)  
Рід *Mitostoma* (28 видів)

Підродина Ortholasmatinae

Рід *Cladolasma* (4 види)  
Рід *Dendrolasma* (4 види)

† Рід *Halitherses* (1 вид)  
Рід *Ortholasma* (6 видів)

Роди невизначеної належності до підродин

Рід *Nemastomella* (1 вид)  
Рід *Hadzinia* (1 вид)  
Рід *Acromitostoma* (2 види)

Рід *Mediostoma* (4 види)  
Рід *Puza* (1 вид)

† Рід *Rhabdotarachnoides* (1 вид)



Рис. 104. *Nemastoma bimaculatum* (Fabricius, 1775) з родини Немастоматіди (Nemastomatidae).

**Родина Ніппонопсаліди (Nipponopsalididae)** містить всього один рід і три види косариків. Поширені в Східній Азії. Назва роду *Nipponopsalis* є комбінацією слів *Nippon* автентична назва Японії, де рід був вперше виявлений, і закінчення з назви роду косариків *Ischyropsalis*, що походить від грецького «psalis» (ножиці) і стосується їх довгих хеліцер. Довжина їх тіла коливається від 2,3 до 4,1 мм. Панцир куполоподібний, з великим, низьким окуляріумом і досить великими очима. Педипальпи та ноги дуже довгі та тонкі, а хеліцери довші за тіло та сильно склеротизовані. Ці хеліцери зовні схожі на хеліцери деяких ішіропсалідоїдів, хоча це випадок конвергенції. Хеліцеральні членики мають 2 форми зубчиків: вузькі прозорі зубчики в середині та зубчики-перерізи в дистальній частині. Опістосома, переважно, погано склеротизована, а согопа analis неповна. Сегментація спини різна у самців і самок, оскільки самки, переважно, менш сильно склеротизовані, ніж самці, і демонструють *scutum laminatum*



або *scutum dissectum*, з кожним опістосомальним тергітом вільним, тоді як самці демонструють *scutum parvum*, з першими 5 опістосомальними тергітами, що злиті разом. Також статевий диморфізм проявляється в розмірі тіла: самки більші за самців, і в будові хеліцер, що товстіші та сильніші у самців. Самці і самки мають ще низку відмінностей в будові тіла. У самців косариків цієї родини стовбур пеніса довгий, тонкий і поступово звужується, а головка має три гілки. Дві бічні гілки головки пеніса виглядають як пластинки, укріплені щетинками і закривають середню гілку, в якій знаходиться отвір сім'яної протоки. Принаймні в одного виду, *Nipponopsalis abei* (Sato et Suzuki, 1939), булавоподібні залозисті щетинки присутні на педипальпах молодих особин, але вони втрачаються під час розвитку до дорослого стану; невідомо, чи це стосується інших видів роду. Ці особливості онтогенезу властиві також косарикам родини *Dicranolasmatidae*. Їх можна відрізнити від інших довгощелепних *Dyspnoi*, таких як *Ischyropsalis*, *Taracus* і *Oskoron*, за повною відсутністю будь-яких шипів на другому грудному сегменті тіла. Косарики цієї родини відомі лише у Східній Азії, переважно з чотирьох основних японських островів. Вони також відомі з Південної Кореї, більш південних японських островів Якусіма та Амамі-Осіма та більшості Курильських островів, за винятком острова Уруп.



Рис. 105. *Nipponopsalis abei* (Sato et Suzuki, 1939) з родини Ніппонопсалідіди (*Nipponopsalididae*).

**Родина Трогуліди (*Trogulidae*)** охоплює 5 родів і 57 відомих видів. Косарики цієї родини мають короткі ноги і живуть у ґрунті. Тіло в них вкрите часточками ґрунту чи піщинками, що міцно прикріплюються до кутикули. Це має ефект маскування – вони стають менш помітними для хижаків. Довжина тіла коливається від 2 до 22 мм. Тіло у більшості видів тіло сплюснуте і шкірясте. Дорослі особини мають невеликий капюшон, який приховує короткі хеліцери та педипальпи. Представники цієї родини поширені в західній та південній Європі, аж до західної Північної Африки та Леванту, Кавказу та північного Ірану. *Trogulus tricarinatus* (Linnaeus, 1758), хижак живиться наземними молюсками, був випадково завезений на схід Північної Америки. Походження назви типового роду *Trogulus* не до кінця з'ясовано. Дослідник П'єр

Андре Латрейль, що описав цей рід вказав, що дав цьому роду таку назву, тому, що ці павукоподібні схожі на монахів. Однак Жан Октав Едмон Пер'є (1844 - 1921) писав, що цей рід отримав назву від давньогрецького trogein «гризти» через грубий, ніби «погризений» вигляд їхнього тіла.

Класифікація:

Рід *Anarthrotarsus* (1 вид)

Рід *Anelasmocerphalus* (13 видів)

Рід *Calathocratus* (10 видів)

Рід *Konfiniotis* (1 вид)

Рід *Trogulus* (33 види)



Рис. 106. *Trogulus tricarinatus* (Linnaeus, 1758) з родини Трогуліди (Trogulidae).

**Родина Кладоніхові (Cladonychiidae)** — невелика родина косариків, що включає 33 відомих видів. Довжина тіла представників цієї родини становить від двох до чотирьох міліметрів, вони мають міцні шипуваті педипальпи та досить короткі ноги, хоча друга пара може досягати двох сантиметрів. Більшість Cladonychiidae мають червоно-коричневий або темно-коричневий колір, але види, що живуть у печерах, мають блідо-жовтий колір. Не всі види мають очі. Види родини Cladonychiidae зустрічаються в Південній Європі та в З'єднаних Штатах Америки. У Балтійському бурштині знайдені види з родини Кладоніхових, зокрема косарики з роду *Proholoscotolemon*. Назва типового роду *Cladonychium* (тепер цей рід синонімізується як рід *Erebomaster*) походить від давньогрецького слова, що означає «розгалужений кіготь».

Класифікація:

Рід *Arbasus* (1 вид)

Рід *Briggsus* (5 видів)

Рід *Euemarinosa* (1 вид)

Рід *Erebomaster* (3 види)

Рід *Holoscotolemon* (9 видів)

Рід *Isolachus* (1 вид)

Рід *Peltonychia* (9 видів)

Рід *Speleonychia* (1 вид)

Рід *Theromaster* (2 види)

† Рід *Proholoscotolemon* (1 вид)

**Родина Криптомастріди (Cryptomastriidae)** — родина панцирних косариків, що включає 2 роди і 4 відомих види. Зустрічаються в степах Орегон та Айдахо. Раніше ці види відносили до родини Cladonychiidae, але потім класифікація була переглянута і ці види були виділені в окрему родину. Нині виділяють в рамках родини 2 роди: *Cryptomaster*, *Speleomaster*.





Рис. 107. *Erebomaster acanthinus* (Crosby et Bishop, 1924) з родини Кладоніхові (Cladonychiidae).



Рис. 108. *Cryptomaster leviathan* Briggs, 1969 з родини Криптомастріди (Cryptomastriidae).

**Родина Параноніхиди (Paranonychidae)** — родина панцирних косариків, що нараховує 6 родів і щонайменше 20 відомих видів. Поширені в стейті Орегон, на острові Хонсю (Японія), в Південній Кореї, в стейтах Монтана, Айдахо, Нью-Мексіко, Юта, Вашингтон, Колорадо, Арізона, Невада, Каліфорнія. Багато видів є ендеміками. Класифікація:

Рід *Kainonychus*  
Рід *Kaolinonychus*

Рід *Metanonychus*  
Рід *Paranonychus*

Рід *Sclerobunus*  
Рід *Zuma*



Рис. 109. *Paranonychus brunneus* (Banks, 1893) з родини Параноніхіди (Paranonychidae).

**Родина Травунієві (Travuniidae)** — невелика родина косариків, що містить трохи більше 24 описаних видів. Косарики цієї родини мають щонайбільше три міліметри в довжину, з тонкими неозброєними ногами та міцними, сильними шипами педипальпами. Travuniidae були знайдені в Європі (Франція, Іспанія, Піренеї, Італія, острів Сардинія, Боснія та Герцоговина), Японії та ЗСА (стейт Вашингтон). Хоча деякі були описані зі Словенії, ці повідомлення виявилися помилковими. Назва типового роду походить від латинської назви Trebinje – назви місцевості в Боснії та Герцеговині. Родина включає наступні підродина та роди:

Підродина Peltonychiinae  
Рід Peltonychia (9 видів)

Рід Speleonychia (1 вид)  
Рід Travunia (5 видів)

Підродина Travuniinae  
Рід Abasola (3 види)  
Рід Arbasus (1 вид)  
Рід Dinarica (1 вид)  
Рід Kratochvíliola (1 вид)

Роди неясної належності до певної підродина:  
Рід Yuria (3 види)  
Рід Vuemarinoa (1 вид)

**Родина Синтетоніхіди (Synthetonychiidae)** — це невелика родина косариків із 14 видами в одному роді Synthetonychia. Всі види є ендеміками Нової Зеландії. Види цієї родини мають довжину тіла від 1 до 2 мм, з ногами довжиною майже до 6 мм. Вважається, що родина Synthetonychiidae, тісно пов'язана з родиною Triaenonychidae з Австралії. Назва роду походить від давньогрецького слова synthetos «складний» і onyxion, зменшувального від onyx «кіготь».

**Родина Трієноніхіди (Triaenonychidae)** — родина косариків, що налічує більше 120 родів і понад 440 описаних видів. Більшість Triaenonychidae мають довжину тіла від 3 до 5 мм, хоча деякі види з Південної Африки мають довжину лише 1 міліметр. Деякі види з підродина Adaeinae мають довжину майже 10 мм. Ноги майже завжди короткі, довжиною 4 – 12 мм. Озброєні шипами педипальпи великі й набагато сильніші за ноги.





Рис. 110. *Arbasus caecus* (Simon, 1911) з родини Травунієві (Travuniidae).



Рис. 111. *Synthetonychia oliveae* Forster, 1954 з родини Синтетоніхіди (Synthetonychiidae).

Косарики родини Triaenonychidae зустрічаються в Північній та Південній Америці, Японії та Кореї, Австралії та Новій Зеландії та на Мадагаскарі. Назва типового роду Triaenopus походить від давньогрецьких слів τρίαῖνα (triaína, «тризуб, спис риби») і ὄνυξ (onix, «кіготь»).

Класифікація (вказані підродина і роди):

Підродина Triaenonychinae

Acumontia	Hendeola	Parattahia	Micradaeum
Allonuncia	Heteronuncia	Paulianyx	Montadaeum
Amatola	Hickmanoxyomma	Perthacantha	Paradaeum
Ankaratrix	Holonuncia	Planimontia	Triregia
Ankylonuncia	Hovanuncia	Prasma	Pyenganella
Antongila	Ivohibeia	Prasmiola	Tasmanonuncia
Austromontia	Lawrencella	Promecostethus	Thelbonus
Austronuncia	Leionuncia	Psalenoba	Triaenobonus
Bezavonia	Lispomontia	Rhynchobonus	Dingupa
Biacumontia	Lizamontia	Roewerania	Algidia
Brasilactis	Lomanella	Rostromontia	Allobonus
Breviacantha	Mensamontia	Speleomontia	Americobonus
Bryonuncia	Metanuncia	Stylonuncia	Araucanobonus
Callihamina	Micromontia	Tasmanonyx	Cenefia
Callihamus	Millomontia	Triaenomontia	Chilobonus
Calliuncus	Millotonyx	Triaenonychoides	Chrestobonus
Ceratontia	Monomontia	Triaenonyx	Dipristes
Cluniella	Nahuelonyx	Triconobonus	Eubonus
Conoculus	Neonuncia	Valdivionyx	Glyptobonus
Decarynella	Notonuncia	Yatala	Mestonia
Diaenobonus	Nucina	Yulella	Miobonus
Diasia	Nuncia	Adaeulum	Muscicola
Equitius	Nunciella	Adaeum	Phanerobonus
Graemontia	Nuncioides	Cryptadaeum	Phoxobonus
Gunvoria	Odontonuncia	Heteradaeum	Pristobonus
Hedwiga	Paramontia	Larifuga	Fumontana
Hendea	Paranuncia	Larifugella	Picunchenops

Підродина Kaolinonychinae

Kaolinonychus	Mutsunonychus
---------------	---------------

Підродина Nippononychinae

Nippononychus	Metanippononychus	Izunonychus
---------------	-------------------	-------------

Підродина Paranonychinae

Kainonychus	Metanonychus	Paranonychus
-------------	--------------	--------------

Підродина Sclerobuninae

Cyptobonus	Sclerobonus	Zuma
------------	-------------	------

Підродина Soerensenellinae

Karamea	Soerensenella
---------	---------------





Рис. 112. *Fumontana deprehendor* Shear, 1977 з родини Триєноніхіди (Triaenonychidae).

**Родина Ассаміїди (Assamiidae)** — родина косариків, що налічує понад 440 описаних видів, що об'єднані в 250 родів. Це третя за різноманітністю родина підряду Laniatores. Назва родини походить від індійської провінції Ассам, де був знайдений і описаний типовий вид типового роду - *Assamia westermanni* Sørensen, 1884. Довжина тіла цих косариків коливається від 2 до 8 мм. Довжина ніг коливається від 4 до 40 мм. Assamiidae зазвичай червонувато-коричневого або жовтого кольору з чорними плямами та візерунком у вигляді сітки. Деякі види мають білі малюнки на спинній щиті. Assamiidae зустрічаються лише в Старому Світі і повністю відсутні на Мадагаскарі та в Європі, більшість видів зустрічаються в Африці та Південній Азії. Хоча вони також не зустрічаються на тихоокеанських островах, підродина Dampetrinae поширилася в Австралії, Новій Гвінеї та в Індонезії. Хоча Карл Фрідріх Роевер розбив родину на численні підродини, його класифікація нині не визнається більшістю арахнологів. Існує принаймні п'ять великих груп, які, імовірно, є окремими підролинами:

Dampetrinae – ендеміки Австралії та Нової Гвінеї.

Assamiinae зустрічаються переважно в Індії та Непалі.

Trionyxellinae мають псевдоніхій (середній тарзальний кіготь на третій і четвертій лапках ніг) і зустрічаються в Індії та на Шрі-Ланці.

Erescinae живуть в центральній Африці.

Irumiinae - маленькі сліпі косарики, що живуть у печерах і ґрунті.

**Родина Епаданіди (Epedanidae)** містить більше 70 родів і більше 200 відомих видів. Косарики родини Epedanidae - ендеміки Азії. Підродина Dibuninae поширена на Філіппінах. Інші три підродини переважають в Індонезії, Малайзії та Таїланді, а деякі зустрічаються в Бірмі та Непалі. Деякі види зустрічаються за межами цього регіону, в Індії, Китаї, В'єтнамі та Японії. Один вид навіть є ендеміком Нової Гвінеї. Найдавніші скам'янілості цієї родини відомі з сеноманського бірманського бурштину М'янми (Крейдяний період). Розмір тіла коливається від 2 до 5 мм, ноги тонкі, довжиною до 26 мм. Хеліцери важкі з міцними зубцями. Педипальпи довгі та сильні, з потужними шипами, що вистилають внутрішню частину кігтя. Більшість видів світло-коричневі з невеликою кількістю чорних плям. Деякі види мають білі плями на



щиті. Педипальпи у самців набагато сильніше закруглені, разом із роздутими хеліцерами. Назва типового роду Eredanus походить від давньогрецького eredanos «слабкий, немічний».



Рис. 113. *Bandonia boninensis* Gruber, 1974 з родини Ассаміїди (Assamiidae).



Рис. 114. *Tithaeus vagus* (Loman, 1892) з родини Епаданіди (Eredanidae).

Класифікація Епаданід (казані підродини та роди):

Підродина Dibuninae

Dibunus

Підродина Epedaninae

Alloepedanus	Euepedanus	Metepedanus	Pseudoepedanus
Balabanus	Funkikoa	Mosfora	Pseudomarthana
Caletorellus	Heteroepedanus	Nanepedanus	Takaoia
Epedanellus	Aboriscus	Neoepedanus	Thyreotus
Epedanidus	Lobonychium	Paratakaoia	Tocolus
Epedanulus	Metathyreotus	Parepedanulus	Zepedanulus
Epedanus	Metepedanulus	Plistobunus	

Підродина Acrobuninae

Acrobunus	Harpagonellus	Metacrobunus
Anacrobunus	Heterobiantes	Paracrobunus

Підродина Sarasinicinae

Acanthepedanus	Koyanus	Parepedanus	Sinistus
Albertops	Kuchingius	Pasohnus	Siponius
Asopella	Nobeoka	Pseudobiantes	Sungotia
Delicola	Opelytus	Punanus	Tegeatria
Gintingius	Padangcola	Sarasinica	Tonkinatus
Kilungius	Panticola	Sembilanus	

Роди не віднесені до жодної підродини:

Beloniscellus	Buparellus	Parabeloniscus	Tokunosia
Beloniscops	Bupares	Parabupares	† Petrobunoides
Belonisculus	Dhaulagirus	Sotekia	† Biungulus
Beloniscus	Dumaguetes	Tithaeus	† Gigantocheles

**Родина Продоктиди (Podoctidae)** включає більше 130 відомих видів. Довжина тіла коливається від 2,5 до 5 мм. Довжина ніг коливається від 3 до 30 мм. Хоча більшість видів мають колір від коричневого до жовтого, деякі мають темно-зелений колір. Ноги можуть мати чорні та жовті кільця. Пеніс має унікальну структуру, навіть серед павукоподібних. Більшість видів зустрічається в Південно-Східній Азії на в Новій Гвінеї. Деякі види зустрічаються в Меланезії, Мікронезії, Японії, Індії та Шрі-Ланці, на Мадагаскарі, на Сейшельських островах і Маврикії та в Центральній Африці. Вид *Ibantila cubana* Silhavy, 1969 був інтродукований в ботанічному саду на Кубі. Хоча один вид родини Podoctidae був описаний у Бразилії в 1938 році, пізніше його перенесли до родини Triaenonychidae. Найдавнішим відомим представником родини є вид роду *Burmalomanus* з середньокрейдового бірманського бурштину. Назва типового роду походить від давньогрецького *podos* - «стопа» та *oktis* - «хребет», це стосується вентрального ряду довгих шипів на стегні.

Класифікація (вказані підродини та роди):

Підродина Erescananinae

Erescanana	Iyonus	Lomanus
------------	--------	---------

Підродина Ibaloniinae

Asproleria	Austribalonius	Bonea	Eusitalces
------------	----------------	-------	------------

Gargenna	Ibalonius	Orobunus	Santobius
Heteroibalonius	Ibantila	Paramesoceras	Sitalcicus
Heteropodoctis	Leytpodoctis	Pentacros	
Holozoster	Mesoceratula	Podoctinus	
Ibalonianus	Metibalonius	Proholozoster	

#### Підродина Podoctinae

Baramella	Eurytromma	Metapodoctis	Siborgia
Baramia	Gaditusa	Neopodoctis	Stobitus
Baso	Hoplodino	Oppodoctis	Tandikudius
Basoides	Idjena	Peromona	Trencona
Bistota	Idzubius	Podoctellus	Trigonobunus
Centrobunus	Japetus	Podoctis	Tryssetus
Dino	Laponcea	Podoctomma	Vandaravua
Dongmoa	Lejokus	Podoctops	
Eupodoctis	Lundulla	Pumbaraius	

**Родина Агорістеніди (Agoristenidae)** — неотропічна родина косариків. Назва типового роду є комбінацією давньогрецького *agora* - «зібрання» і *stenos* - «кілька», вказуючи на те, що види цієї родини на час відкриття родини фіксувались як рідкісні. Довжина тіла цих косариків коливається від 2 до 5 мм. Їх колір коливається від жовтуватого до темно-коричневого. Деякі види мають жовті смуги або білі чи зелені плями. Підродина *Agoristeninae* є ендемічною родиною Великих Антильських островів. Інші підродини були знайдені в північній частині Південної Америки. Відомо 25 родів і більше 70 видів цієї родини. Класифікація (вказані підродини та роди):

#### Підродина Agoristeninae

Agoristenus	Dumitrescuella	Meriosfera	Torreana
Ahotta	Haitimera	Orghidaniella	Vampyrostenus
Calmotrinus	Lichirtes	Piratrinus	Yunquenus

#### Підродина Leiosteninae

Andrescava	Leptostygnus	Sabanilla	Vimina
Barinas	Ocoita	Trinella	
Barlovento	Paravima	Vima	

#### Підродина Zamorinae

Globibunus	Palcabius	Ramonus	Zamora
------------	-----------	---------	--------

**Родина Косметіди (Cosmetidae)** включає більше 700 відомих видів. Це одна з найбільших родин ряду *Opiliones*. Ці косарики є ендеміками Нового Світу з неарктично-неотропічними ареалами, де велика частина різноманіття *Opiliones* представлена цією єдиною родиною. *Cosmetidae* досягають на півночі ЗСА, де невелика кількість видів зустрічається в південних степах. Однак родина особливо різноманітна в Мексиці, Центральній Америці та на півночі Південної Америки; особливо в Андах. Ареал косариків цієї родини також простягається далі на південь до Аргентини та південної Бразилії, але вони відсутні в Чилі. *Cosmetidae* поширені в амазонському регіоні, але лише відносно небагато їх зустрічаються в Бразильському Атлантичному лісі. Кілька видів також зустрічаються в Карибському регіоні. Види косариків цієї родини можуть мати складні білі або жовті (зрідка також зелені/помаранчеві/червоні) позначки, такі як смуги та плями на дорсальній частині тіла та своєрідні педипальпи, сильно



стиснуті та нанесені на хеліцери. Очний пагорб дуже низький, сідлоподібної форми, розташований на середині головогрудей, кожне око має гребінь із маленьких загострених горбків або гладеньке. Озопори щілиноподібні, один отвір частково прикритий горбиком II тазика. Шкірні ділянки часто нечіткі; іноді борони можна розрізнити за кольоровим малюнком або відсутністю горбиків; скутум і тергіти зазвичай слабо озброєні. Пеніс стандартний гонілептоїдний і дуже консервативний, з прямокутною вентральною пластинкою, надутим мішечком-головкою, добре розвиненим пальцеподібним дорсальним відростком.

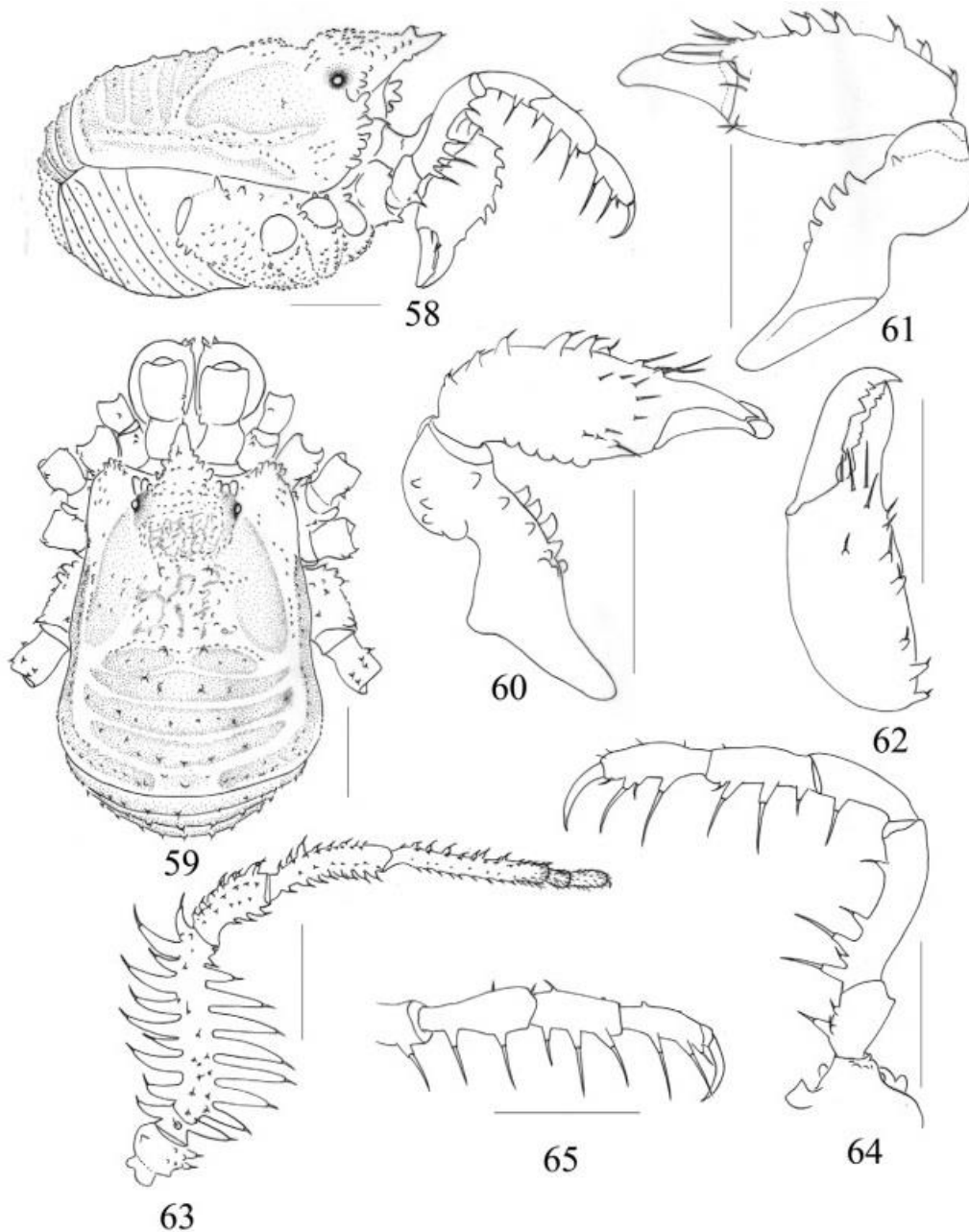


Рис. 115. *Lomanius bulbosus* Zhang, Kury et Zhang, 2013 з родини Продоктиди (Podoctidae). Особливості морфології.

Назва родини походить від назви типового роду *Cosmetus*, що походить від давньогрецького слова *kosmetós* - «декорований». Станом на 2006 рік описано 125 родів і 712 видів. Більшість видів належить до родів *Synorta* (153 види), *Paecilaema* (102 види), *Flirtea* та *Erginulus* (по 30 видів). Однак немає жодних підстав вважати, що більшість родів косметид є природними групами, за винятком кількох, таких як *Metavononoides*, *Cosmetus*, *Roquettea*. Спроби

класифікувати цю родини і виділити надвидові одиниці ускладнені погано вирішеною базовою таксономією. Протягом багатьох років родина була розділена на дві підродини: Cosmetinae і Discosomatinae. Пізніше родина була розділена на сім підродин:

Cosmetinae  
Cynortinae

Discosomatinae  
Ferkeriinae

Flirteinae  
Libitiinae

Metergininae  
Taitoinae



Рис. 116. *Paravima goodnightiorum* Caporaccio, 1951 з родини Агорістеніди (Agoristenidae).



Рис. 117. *Sibambea rotunda* Roewer, 1917 з родини Косметіди (Cosmetidae).

**Родина Кранаєві (Cranaidae)** — родина неотропічних косариків підряду Laniatores. Назва типового роду походить від імені Кранауса, наступника Кекропа I на посаді царя Аттики в грецькій міфології. Довжина тіла коливається приблизно від 6 до 16 мм. Колір зазвичай коливається від коричневого до чорного зеленуватого, ноги іноді світліші до жовтуватих. Деякі види мають білі смуги на деяких ділянках тіла чи ніг. Більшість видів зустрічаються на півночі Південної Америки, лише деякі види зустрічаються в Панамі та Коста-Ріці. Різноманітність сімейства, ймовірно, пояснюється різноманітністю середовищ існування у вологих гірських екваторіальних лісах Еквадору та Колумбії, коливаючись від висоти від 500 до 3500 м. Деякі види були навіть зустрічаються на висотах до 5000 метрів. Чотири підродини, що становлять родину Cranaidae, були переведені з родини Gonyleptidae, зводячи її як сестринську групу до Cosmetidae та Gonyleptidae. Cranainae і Stygnocranainae, ймовірно, тісно пов'язані. Підродини: Cranainae — Французька Гвіана, Перу, Еквадор, Колумбія, Панама, Бразилія, Коста-Ріка, Тринідад і Венесуела (56 родів, 121 вид)  
 Heterocranainae — Еквадор, Колумбія (1 рід, 2 види)  
 Prostygnae — Перу, Еквадор, Венесуела, Колумбія (16 родів, 18 видів)  
 Stygnicranainae — Еквадор, Колумбія (3 роди, 6 видів)



Рис. 118. *Santinezia serratotibialis* Roewer, 1932 з родини Кранаєві (Cranaidae).

**Родина Гонілептиди (Gonyleptidae)** — неотропічна родина косариків. Налічує понад 800 видів, найбільша родина в підряді Laniatores і друга за величиною родина з ряду Opiliones в цілому. Найбільшими відомими косариками є саме гонілептиди. Як і більшість косариків, гонілептиди ведуть майже виключно нічний спосіб життя, за винятком деяких Caelopyginae, Goniosomatinae (під час репродуктивного сезону), Gonyleptinae, Mitobatinae, Pachylinae і Progonyleptoidellinae. Більшість видів населяють густі тропічні, субтропічні та помірні (Чилі) ліси, але деякі зустрічаються у відкритій рослинності, як Пампа, Серрадо та Каатінга. Деякі види живуть у печерах, але для цієї родини зареєстровано лише три види троглобіонти. Родина



названа на честь типу роду *Gonyleptes*, назва якого походить від давньогрецьких слів *gony*, *gonatos* – суглоб, коліно + *leptos* – тонкий, делікатний. Види роду *Laniatores* мають сильно розвинені тазики IV пари ніг, у більшості видів ці тазики значно перевищуючи дорсальний щиток. Багато видів з подвійним озопором. Педипальпи із циліндричними сегментами, сильно закручені, гомілка та лапка сплюснені вентрально. Базальні сегменти ніг IV пари із сильно вираженим статевим диморфізмом, зігнуті за спиною, викривлені або видовжені. Пеніс із добре вираженою вентральною пластинкою, головка може мати вентральні та/або дорсальні відростки. Види родини *Gonyleptidae* поширені від найпівденнішого краю південноамериканського континенту (південь Чилі та Аргентини), Фолклендських островів до Коста-Ріки, з одним ізольованим видом із Гватемали. На сьогодні родина *Gonyleptidae* включає 16 підродин, 284 роди і 823 види:

*Ampuscinae* (2 роди; 3 види)

*Bourguyiinae* (8 родів; 15 видів)

*Caelopyginae* (9 родів; 29 видів)

*Cobaniinae* (1 рід; 2 види)

*Goniosomatinae* (5 родів; 46 видів)

*Gonyassamiinae* (2 роди; 3 види)

*Gonyleptinae* (38 родів; 142 види)

*Hernandariinae* (4 роди; 12 видів)

*Heteropachylinae* (8 родів; 11 видів)

*Mitobatinae* (1 рід; 45 видів)

*Pachylinae* (129 родів; 400 видів)

*Pachylospeleinae* (1 рід; 1 вид)

*Progonyleptoidellinae* (10 родів; 17 видів)

*Roeweriinae* (1 рід, 1 вид)

*Sodreaninae* (4 роди; 5 видів)

*Tricommatinae* (29 родів; 51 вид)



Рис. 119. *Lacronia ceci* Kury et Orrico, 2006 з родини Гонілептиди (*Gonyleptidae*).



**Родина Манаосбіїди (Manaosbiidae)** — родина неотропічних косариків підряду Laniatores. Назва типового роду походить від Manaus – місто в Амазонії і давньогрецького bios «живий». Довжина тіла коливається приблизно від 3 до 10 мм. Більшість видів темно-коричневі з чорними плямами. Відростки, як правило, набагато світліші, часто з темними кільцями. Manaosbiidae зустрічаються на південь від Панами, з південною межею в Мату-Гросу-ду-Сул (Бразилія). Вони населяють низинні тропічні ліси Амазонії до передгірних лісів Анд, сухі ліси в Центральній Америці та прибережні ліси в Бразилії. Зв'язок Manaosbiidae з іншими родинами Gonyleptoidea наразі незрозумілий. Класифікація (вказані роди):

Підродина Manaosbiinae

Azulamus	Cucutacola	Paramicrocranaus	Saramacia
Barrona	Dibunostira	Pentacranaus	Semostrus
Belemnodes	Gonogotus	Poassa	Syncranaus
Belemulus	Manaosbia	Poecilocranaus	Tegyra
Bugabitia	Mazarunius	Rhopalocranaus	Zygopachylus
Camelianus	Meridia	Rhopalocranellus	
Clavicranaus	Narcellus	Sanvincentia	



Рис. 120. *Saramacia lucasae* (R. d. L. S. Jim et H. E. M. Soares, 1991) з родини Манаосбіїди (Manaosbiidae).

**Родина Метасарціди (Metasarcidae)** вперше описана арахнологом Адріано Б. Курі в 1994 році. Включає наступні роди:

Ayacucho	Incasarcus	Metasarcus	Tschaidicancha
Huancabamba	Lumieria	Tripilatus	



Рис. 121. *Metasarcus clavifemur* (Roewer, 1929) з родини Метасарциди (Metasarcidae).

**Родина Отіолептіди (Otilioleptidae)** — монотипова родина косариків, що входить до підряду Gonyleptoidea. Ця родина містить один рід *Otilioleptes* і один вид *Otilioleptes marcelae* Acosta, 2019. Цей косарик є троглобітом, на сьогодні знайдений лише в одній точці планеті Земля – в одній вулканічній лавовій печері, відомій як печера «Донья Отілія», регіон Паюнія, провінція Мендоса, Аргентина.



Рис. 122. *Otilioleptes marcelae* Acosta, 2019 з родина Отіолептіди (Otilioleptidae).



**Родина Стигнові (Stygnidae)** — родина неотропічних косариків підряду Laniatores. Назва роду походить від давньогрецького *stygnos* - «диявольська істота». Довжина тіла коливається приблизно від 1 до 6 мм. Колір тіла і ніг від світло-коричневого до червонуватого. Деякі стигнові косарики з підродини *Heterostygninae* мають білі плями, смуги або плями на дорсальному щитці. *Heterostygninae* зустрічаються на Малих Антильських островах, *Nomoclastinae* є ендеміками Колумбії, а *Stygninae* живуть на північ від тропіка Козерога (центральна Південна Америка). Більшість видів мешкає в амазонських тропічних лісах. Однак половина видів була знайдена лише один раз (одиночні знахідки), тому поширення видів маловідоме. *Stygnidae* є сестринською родиною родин *Cosmetidae*, *Gonyleptidae* і належать до тієї ж групи всередині *Gonyleptoidea*, що й ці *Cranidae* і *Manaosbiidae*. *Stygnidae* є монофілетичною родиною.



Рис. 123. *Stygnus armatus* Perty, 1833 з родини Стигнові (Stygnidae).

Класифікація (вказані підродина та роди):

Підродина *Heterostygninae*

Рід <i>Eutimesius</i>	Рід <i>Minax</i>	Рід <i>Stygnidius</i>	Рід <i>Timesius</i>
Рід <i>Innoxius</i>	Рід <i>Stenostygnellus</i>	Рід <i>Stygnoplus</i>	Рід <i>Yarasana</i>

Підродина *Nomoclastinae*

Рід *Nomoclastes*

Підродина *Stygninae*

Рід <i>Actinostygnoides</i>	Рід <i>Капора</i>	Рід <i>Ortonia</i>	Рід <i>Pickeliana</i>
Рід <i>Auranus</i>	Рід <i>Metaphareus</i>	Рід <i>Paraphareus</i>	Рід <i>Planophareus</i>
Рід <i>Iguarassua</i>	Рід <i>Niceforoiellus</i>	Рід <i>Phareus</i>	Рід <i>Protimesius</i>

Рід Sickesia  
Рід Stenophareus

Рід Stenostygnoides  
Рід Stygnus

Рід Verrucastygnus

Рід, що не ввійшов до жодної підродини, належність якого до підродин сумнівна:  
Рід Gaibulus

**Родина Стигнопсиди (Stygnopsidae)** — це невелика родина косариків, майже всі види якої зустрічаються в Мексиці. Назва типового роду *Stygnopsis* поєднується від роду *Stygnus* (*Stygnidae*) і давньогрецького *opsis*, «схожий», тобто «схожі на диявольську істоту». Довжина тіла цих женців коливається від 2,5 мм (рід *Karos*) до 7 мм (рід *Hoplobunus*). Їх колір коливається від темно-коричневого до чорного, з набагато світлішими відростками. Види, що живуть у печерах, блідо-світло-коричневі. Як і в інших косариків з підряду *Laniatores*, більшість видів мають вузьке поширення – ендеміки. Майже всі види зустрічаються в Мексиці, деякі зустрічаються на півдні США (рід *Hoplobunus*), а також у Гватемалі, Сальвадорі та Белізі (рід *Paramitraceras*).



Рис. 124. *Stygnopsis robusta* (Goodnight et Goodnight, 1971) з родини Стигнопсиди (*Stygnopsidae*).

Класифікація:

Рід *Hoplobunus*

Рід *Karos*

Рід *Mexotroglinus*

Рід *Paramitraceras*

Рід *Sbordonia*

Рід *Stygnopsis*

Рід *Tampiconus*

Рід *Troglostygnopsis*

**Родина Фалангодіди (Phalangodidae)** — родина косариків, що налічує більше 30 родів і понад 100 відомих видів, поширених у Голарктичному регіоні. Її не слід плутати з родиною косариків *Phalangiidae*, яка входить до підряду *Eurpoi*. Назва роду *Phalangodes* походить від давньогрецького *φάλαγξ* (фаланга) – лінія воїнів у строю або лінія косарів під час жнив. Ймовірно, це стосується рядів педіпальпних шипів. Довжина тіла коливається від менше 1 мм



до приблизно 3 мм. Педипальпи озброєні великими шипами. У той час як у деяких видів ноги у вісім разів перевищують довжину тіла, інші мають коротші ноги приблизно вдвічі довші за тіло. Більшість видів мають жовтувато-коричневий колір. Троглобіонтні (печерні) види депігментовані. Понад дві третини видів зустрічаються в західній частині Неарктики, особливо в Каліфорнії, близько 50 видів у чотирьох ендемічних родах. Зі східної Неарктики відомо близько 10 видів. Кілька видів зустрічаються в Палеарктиці, по одному виду на Канарських островах і в Японії та близько 20 видів у Середземноморському регіоні.

Класифікація:

Рід <i>Alpazia</i>	Рід <i>Enigmina</i>	Рід <i>Microcinella</i>	Рід <i>Sitalcina</i>
Рід <i>Ausobskya</i>	Рід <i>Glennhuntia</i>	Рід <i>Neoparalus</i>	Рід <i>Spalicus</i>
Рід <i>Banksula</i>	Рід <i>Guerrobunus</i>	Рід <i>Paralola</i>	Рід <i>Texella</i>
Рід <i>Bishopella</i>	Рід <i>Haasus</i>	Рід <i>Phalangodes</i>	Рід <i>Tolus</i>
Рід <i>Bogania</i>	Рід <i>Lola</i>	Рід <i>Phalangomma</i>	Рід <i>Tularina</i>
Рід <i>Calicina</i>	Рід <i>Maiorerus</i>	Рід <i>Proscotolemon</i>	Рід <i>Undulus</i>
Рід <i>Chinquipellobunus</i>	Рід <i>Megacina</i>	Рід <i>Ptychosoma</i>	Рід <i>Wespus</i>
Рід <i>Crosbyella</i>	Рід <i>Microcina</i>	Рід <i>Scotolemon</i>	



Рис. 125. *Maiorerus randoi* Rambla, 1993 з родини Фалангодіди (Phalangodidae) (Канарські острови).

**Родина Біантіди (Biantidae)** — родина косариків інфраряду Grassatores, містить близько 130 відомих видів. Biantidae мають довжину від 1,5 до 5,5 мм, ноги довжиною від 3 до 25 мм. Види цієї родини мають збільшені озброєні педипальпи. Багато видів мають тіло кольору червоного дерева, багато інших видів жовті з темними плямами. Косарики родини Biantidae поширені на Індійському субконтиненті та на Мадагаскарі (який колись був з'єднаний з Індією), а також зустрічаються на материковій Африці. Одна підродина – *Stenostygninae* зустрічається у Вест-Індії, а один вид походить з материкової північної частини Південної Америки. Biantidae входять до надродина *Samooidea*, яка в основному поширена в Південній Америці. Типовий

рід названий на честь Біанта – героя давньогрецької міфології. Він був сином Парфенопея, одного з епігонів, які виступили проти Фів.



Рис. 126. *Biantes vitellinus* Thorell, 1890 з родини Біантіди (Biantidae).

Класифікація:

Підродина Biantinae

Рід Anaceros	Рід Biantomma	Рід Fageibiantes	Рід Monobiantes
Рід Biantella	Рід Clinobiantes	Рід Hinzuanus	Рід Probianes
Рід Biantes	Рід Cryptobiantes	Рід Ivobiantes	
Рід Biantessus	Рід Eubiantes	Рід Metabiantes	

Підродина Lacurbsinae

Рід Eulacurbs	Рід Lacurbs	Рід Prolacurbs
Рід Heterolacurbs	Рід Metalacurbs	

Підродина Stenostyginae

Рід Bidoma	Рід Galibrotus	Рід Negreaella
Рід Caribbiantes	Рід Manahunca	Рід Stenostygnus
Рід Decuella	Рід Martibianta	Рід Vestitecola

Підродина Zairebiantinae

Рід Zairebiantes
------------------



**Родина Самоїди (Samoidae)** — родина косариків інфраяду Grassatores. Родина включає більше 26 родів і більше 50 відомих видів. Довжина тіла представників цієї родини від 2 до 6 мм. Вони від тьмяно-світло-коричневого до жовтого або зелено-жовтого кольору з темнішими плямами, іноді темно-коричневими. Самоїди з Полінезії, Меланезії, Австралії, Мексики, Вест-Індії та Венесуели надзвичайно схожі між собою, тоді як види з Африки, Мадагаскару, Сейшельських островів та Індонезії суттєво відрізняються морфологічно від інших видів цієї родини. Зв'язок цієї родини з іншими родинами косариків досі не з'ясований. Назва типового роду походить від назви островів Самоа.

Класифікація:

Рід Akdalima	Рід Fijicolana	Рід Mitraceras	Рід Sawaiellus
Рід Arganotus	Рід Hovanoceros	Рід Neocynortina	Рід Tetebius
Рід Badessa	Рід Hummelinckiolus	Рід Orsa	Рід Vlachiolus
Рід Badessania	Рід Kalominua	Рід Parasamoa	Рід Waigeucola
Рід Benoitinus	Рід Malgaceros	Рід Pellobunus	
Рід Cornigera	Рід Maracaunatum	Рід Reventula	
Рід Feretrius	Рід Microconomma	Рід Samoa	



Рис. 127. *Reventula amabilis* V. Silhavy, 1979 з Ямайки – косарик з родини Самоїди (Samoidae).

**Родина Стігноматіди (Stygnommatidae)** — невелика неотропічна родина косариків інфраяду Grassatores. У цій родині відомо біля 30 видів. Довжина тіла косариків родини Stygnommatidae становить від 3 до 6 мм. Деякі види мають великі довгі хеліцери, які фактично подвоюють довжину тіла. Педипальпи міцні, великі, озброєні шипами. Ноги відносно короткі. Ці косарики живуть у лісовій підстилці, деякі види зустрічаються в печерах. Представники цієї родини зустрічаються в неотропіках від Мексики до Бразилії. Деякі види зустрічаються в південній частині Флориди, а інші — в Індонезії та Малайзії, але належність цих видів до цієї родини сумнівна. Монофілія цієї родини є спірною. Найближчими родичами косариків цієї родини є родини Samoidae, Biantidae та Podoctidae. Назва типового роду Stygnus походить від давньогрецького імені Стігнус та слова omma - «око». Класифікація: відомо 2 роди цієї родини – Stygnomimus та Stygnomma.



Рис. 128. *Stygnomma fuhrmanni* Roewer, 1912 з Коста-Ріки – косарик з родини Стігномматіди (Stygnommatidae).

**Родина Сандоканіди (Sandokanidae)** — родина косариків підряду Laniatores, раніше родина називалась Oncorodidae, назву було змінено. В основі назви типового роду лежить ім'я міфічного борнейського принца-пірата. Розмір тіла Sandokanidae коливається приблизно від 2 до 11 мм. Ноги у них відносно короткі і міцні. Більшість видів бурштинового кольору з часто темно-коричневими візерунками. Ця родина відома з Південно-Східної Азії та з Індонезії, від островів біля Нової Гвінеї аж до Гімалаїв. Sandokanidae, ймовірно, є сестринською групою всіх інших Grassatores. Відомо 5 родів і біля 60 видів. Класифікація:

Рід Biantoncorpus  
Рід Caenoncorpus

Рід Gnomulus  
Рід Sandokan

Рід Palaeoncorpus



Рис. 129. *Sandokan doriae* Thorell, 1876 з родини Сандоканіди (Sandokanidae).



**Родина Ескадабіїди (Escadabiidae)** — невелика неотропічна родина косариків інфраяду Grassatores із 6 відомими видами. Escadabiidae мають довжину близько 3 мм, з короткими ногами та слабкими хеліцерами. Усі відомі представники цієї групи є ендеміками Бразилії. Ще неописані види цієї родини розширюють ареал до узбережжя штату Сеара та печер у сухій центральній частині місцевості Мінас-Жерайс, де види, що мешкають у печерах, можуть являти собою приклад реліктового поширення. Назва типового роду Escadabius походить від місцевості Escada (Пернамбуку, Бразилія) та давньогрецького bios - «живий». Класифікація:

Рід Baculigerus

Рід Jim

Рід Escadabius

Рід Recifesius



Рис. 130. *Baculigerus litoris* Н. Е. М. Soares, 1979 з родини Ескадабіїди (Escadabiidae).

**Родина Фіссіфалліїди (Fissiphalliidae)** — невелика неотропічна родина косариків підряду Laniatores. Назва типового роду походить від латинського fissus - «розкол» і давньогрецького phallos - «пеніс», «прутень». Fissiphalliidae мають довжину від 2 до 3 мм, з ногами від 3 до 9 мм. Колір коливається від жовтуватого до блідо-коричневого, іноді зі смугами або крапками. Fissiphalliidae були знайдені в Боготі, Колумбія, на висоті близько 3500 метрів, а також у низинах центральних і східних тропічних лісах Амазонії. Відомо всього один рід – Fissiphallius.

**Родина Гуасінієві (Guasiniidae)** — родина косариків із 3 описаними видами з Південної Америки. Ця родина разом із родинами Fissiphalliidae та Ogoveidae, одна з найменш різноманітних родин косариків. Ця родина, ймовірно, тісно пов'язана з родинами Zalmoxidae і Fissiphalliidae. Усі описані види цієї родини повністю безокі (анофтальмічні). Гонсалес-Спонга знайшов два перших види під корою дерев та у лісовій підстилці, вид *Guasinia persephone* Pinto-da-Rocha et Kury, 2003 був знайдений у ґрунті, в періодично затоплюваному лісі (igaró)

у Тарума-Мірім, поблизу гирла річки Ріо-Негро, за 20 км вище за течією від міста Манаус. Цей ліс перебуває затопленим майже півроку. Відомо 2 роди: *Guaiquinimia* та *Guasinia*. Сучасні дослідження свідчать про те, що два описані роди слід об'єднати в один.



Рис. 131. *Fissiphallius spinulatus* Martens, 1988 з родини Фіссіфалліїди (Fissiphalliidae).

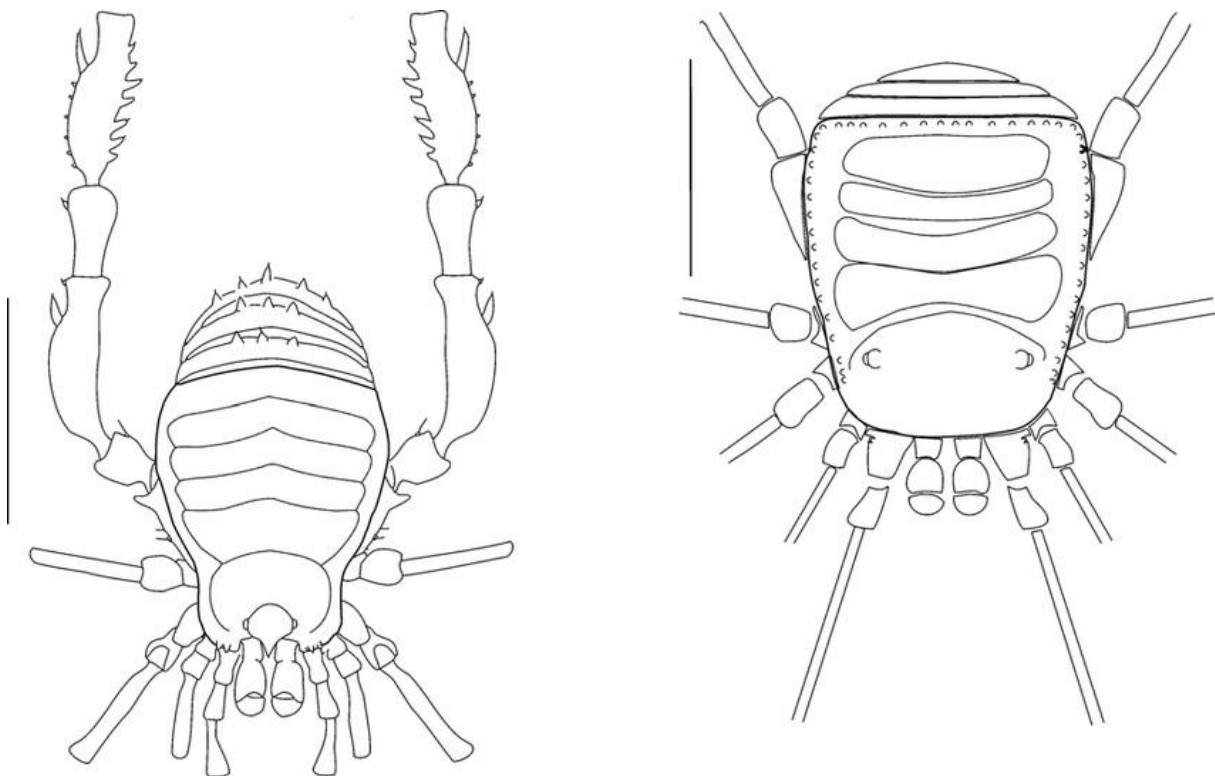


Рис. 132. Особливості морфології виду *Guasinia delgadoi* González-Sponga, 1997 з Венесуели. Вид з родини Гуасінієві (Guasiniidae).

**Родина Ікалептиди (Icaleptidae)** — невелика родина неотропічних косариків підряду Laniatores. Хоча описано лише два види, ймовірно, буде відкрито набагато більше. Назва типового роду походить від Іка, народу індіанського племені чібчан, що мешкає на схилах Сьєрра-Невада-де-Санта-Марта. У двох описаних видів четверта пара ніг розташована вентральна, що надає їм габітусу, схожого на габітус бліх. Відомі види цієї родини наразі знайдені лише в Еквадорі (у місцевості Котопакс) та в північній Колумбії (гори Сьєрра-Невада-де-Санта-Марта), очікується, що вони будуть знайдені також у Венесуелі. Обидва відомі види були знайдені в опалому листі. Типовий матеріал двох видів був зібраний у 1968 (*Icaleptes malkini* Kury et Pérez, 2002) та в 1993 році (*Zalmopsylla platnicki* Kury et Pérez, 2002).

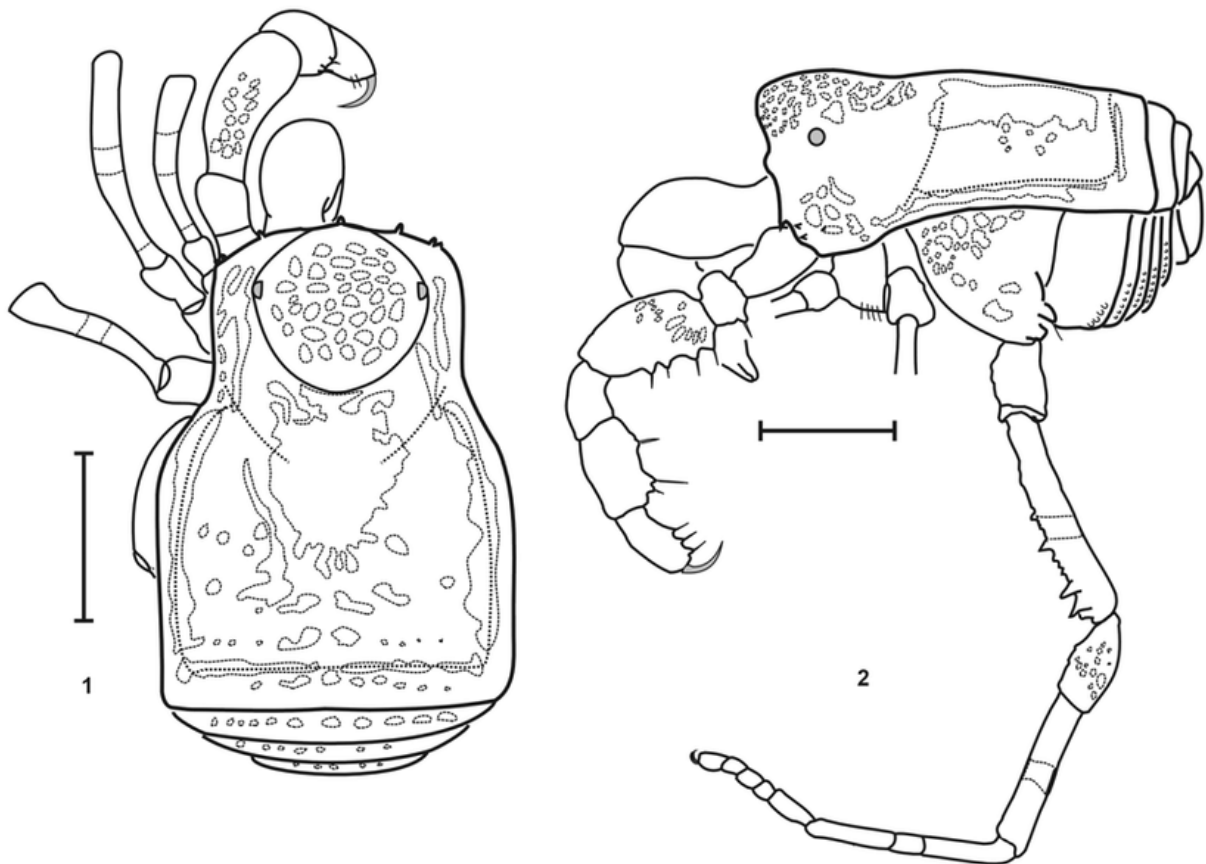


Рис. 133. Особливості морфології виду *Icaleptes malkini* Kury et Pérez, 2002 з родини Ікалептиди (Icaleptidae).

**Родина Кімуліди (Kimulidae)** — невелика неотропічна родина косариків інфраяду Grassatores, що включає близько 10 відомих родів і 30 відомих видів. Ці коричневі жінки живуть у ґрунті та підстилці. Тоді як більшість видів зустрічається у Венесуелі, Колумбії та Вест-Індії, ізолюваний вид *Tegipiolus pachypus* Roewer, 1949 (який раніше був віднесений до родини Zalmoxidae) знайдений у північно-східній Бразилії. Цей вид також відрізняється від інших морфологічно. Інший бразильський вид, *Microminua soerenseni* Soares et Soares 1954, не належить до цієї родини. Родина Kimulidae, ймовірно, тісно еволюційно пов'язана з родиною Escadabiidae. Ця родина спочатку називалася Minuidae, але потім назва родини була змінена.

Класифікація:

Рід Acanthominua  
Рід Euminua  
Рід Euminuoides  
Рід Fudeci

Рід Jimeneziella  
Рід Kimula  
Рід Microminua  
Рід Minua

Рід Pseudominua  
Рід Tegipiolus





Рис. 134. *Kimula levii* Silhavy, 1969 з родини Кімуліди (Kimulidae).

**Родина Залмоксидові (Zalmoxidae)** — родина косариків підряду Ланіаторові. Назва родини походить від імені фракійського бога Залмоксиса. Косарики родини Zalmoxidae - це дрібні косарики, від темно-коричневого до темно-жовтого кольору тіла з плямистим візерунком. Деякі дрібні едафічні види мають блідо-жовтий колір. У багатьох видів яскраво виражений статевий диморфізм – ноги самців оздоблені шипами, особливо на четвертій ходильній нозі. Представники цієї родини поширені в тропіках на протилежних сторонах Тихого океану, а також на меланезійських архіпелагах і деяких мікронезійських островах. Zalmoxidae не зустрічаються в материковій Африці чи на Мадагаскарі. У Неотропіках більшість видів зустрічається від Коста-Ріки до Бразилії, з центром різноманітності у Венесуелі. В Індо-Паціфіці багато видів живе на острові Нова Гвінея. Два види зустрічаються на Сейшельських островах і Маврикії. Відомо 60 родів і більше 200 видів. Класифікація:

Рід Absonus  
Рід Avilaia  
Рід Azulitaia  
Рід Buruquelia  
Рід Carayasa  
Рід Cea  
Рід Cersa  
Рід Chamaia  
Рід Chirimena  
Рід Cochirapha  
Рід Cubiria

Рід Curimaguanus  
Рід Ethobunus  
Рід Exlineia  
Рід Galanomma  
Рід Garanhunsa  
Рід Granulaia  
Рід Guagonia  
Рід Guayania  
Рід Haitonia  
Рід Jajinia  
Рід Junquito

Рід Lara  
Рід Metapachylus  
Рід Micro  
Рід Niquitaia  
Рід Orituco  
Рід Ovalia  
Рід Pachylicus  
Рід Panaquire  
Рід Paraminuella  
Рід Paramo  
Рід Parascotolemon



Рід Phalangodinella  
Рід Phalangoduna  
Рід Pijiguaia  
Рід Pilosa  
Рід Pirassunungoleptes  
Рід Protodiasia  
Рід Retropedis  
Рід Sivianus

Рід Soledadiella  
Рід Sphoeroforma  
Рід Spiniella  
Рід Stygnoleptes  
Рід Taguaza  
Рід Tiara  
Рід Timoleon  
Рід Traiania

Рід Unare  
Рід Unicornia  
Рід Urachiche  
Рід Viacha  
Рід Weyrauchiana  
Рід Yacambuia  
Рід Zalmoxis



Рис. 135. *Ethobunus acanthotibialis* (Goodnight et Goodnight, 1953) з родини Залмоксидові (Zalmoxidae).

### † Ряд Гаптоподи (Haptopoda)

† Ряд Гаптоподи (Haptopoda) – вимерлий ряд павукоподібних, відомий тільки один рід і один вид, що жив в Кам'яновугільному періоді. Єдиний рід *Plesiosiro* відомий виключно за дев'ятьма зразками з верхнього карбону з відкладів у Козілі, Стаффордшир, Англія. Рід монотипний, представлений лише видом † *Plesiosiro madeleyi* Россок, 1911, описаним Реджинальдом Іннесом Пококом у його важливій монографії 1911 року про британських павукоподібних кам'яновугільного періоду. Це єдиний відомий представник ряду Haptopoda. Вперше цей вид був описаний за відбитками 1911 року британським зоологом і арахнологом Реджинальдом Пококом (1863 — 1947). Високні рештки (скам'янілості) були детально описані Олександром Петрункевичем в 1949 році і Джейсоном Данлопом в 1999 році. Інший вид із кам'яновугільних відкладів Ланкаширу помилково був віднесений до Haptopoda. Назва *Plesiosiro* означає «близький до *Siro*» - роду цифофтальмід (Cyphophthalmi), що є найпримітивнішою групою косариків (Opiliones). Ці косарики певним чином нагадують реконструйований план будови тіла гаптоподів. Подальші дослідження підтвердили, що

Нарторода слід розглядати як окремих і незалежний ряд. Дослідження 2007 року визнали групу під назвою Schizotarsata Shultz, 2007, що включає Нарторода, Амблурюгі, Уорюгі і Шізоміда, яку згодом було визнано щодо інших філогенезів, включаючи вимерлі групи. У всіх представників цієї групи є спільні риси щодо характеру будови лапок, що і дало цій групі назву. Дослідження 2014 року показали, що гаптоподи мали хеліцери, що склалися з двох елементів, базального патурона та ікла. Вважається, що гаптоподи є базальною групою класу, що містить Амблурюгі, Шізоміда та Уорюгі. Назва Нарторода походить від грецького «*nartos*» (= відчутний, той, що піддається дотику) + «*pous, podos*» (= стопа) і відноситься до його досить довгої передньої пари ніг з їх розділеними кінчиками, які виглядають так, ніби вони могли звикли «промацувати» шлях перед попереду.

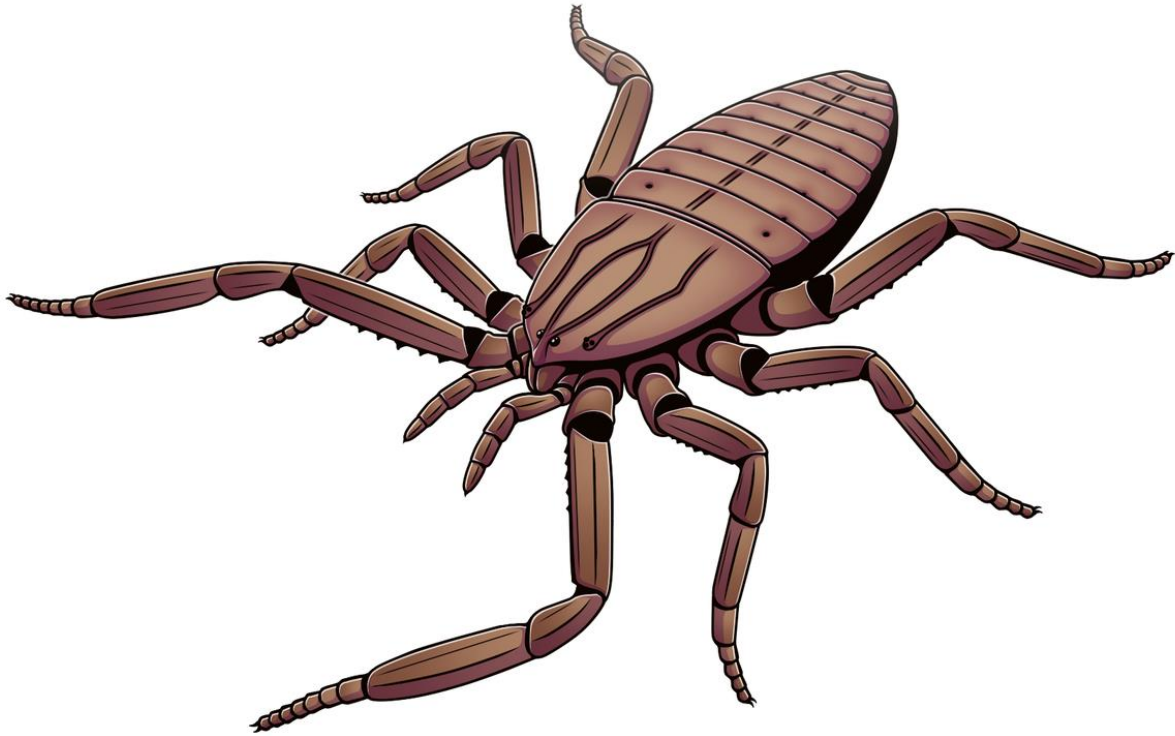


Рис. 136. Реконструкція виду † *Plesiosiro madeleyi* Россок, 1911 з ряду † Ряд Гаптоподи (Нарторода).

Вид † *Plesiosiro madeleyi* Россок, 1911 мав тіло довжиною близько 1 см (карапакс близько 5 мм). Тіло дорзовентрально сплюснене. Опістосома складалася з 12 сегментів. Хеліцери та педипальпи дрібні. З чотирьох пар ніг перша та остання пари довші, ніж 2-а та 3-я. Мав великий опістосомальний вентральний склерит і широке з'єднання просоми та опістосоми (нагадуючи тіло косариків). Імовірно, був хижаком, оскільки мав зубці на стегнах передніх пар ніг для утримання здобичі.

## Ряд Павуки (Araneae)

Павуки (Araneae) один з найбільших по числу видів рядів класу павукоподібних (Arachnida). На сьогодні відомо більше 50 356 видів павуків, які об'єднуються в 132 родини згідно сучасної класифікації. Щорічно описують сотні нових видів павуків – переважно в тропіках, у вологих екваторіальних лісах. Широке географічне поширення, різноманітність життєвих форм, висока чисельність, дуже складна поведінка притягують дослідників до цієї вкрай своєрідної групи тварин. Широке географічне поширення, різноманітність життєвих форм, висока чисельність, дуже складна поведінка павуків здавна приваблюють дослідників до цієї вкрай своєрідної групи тварин.

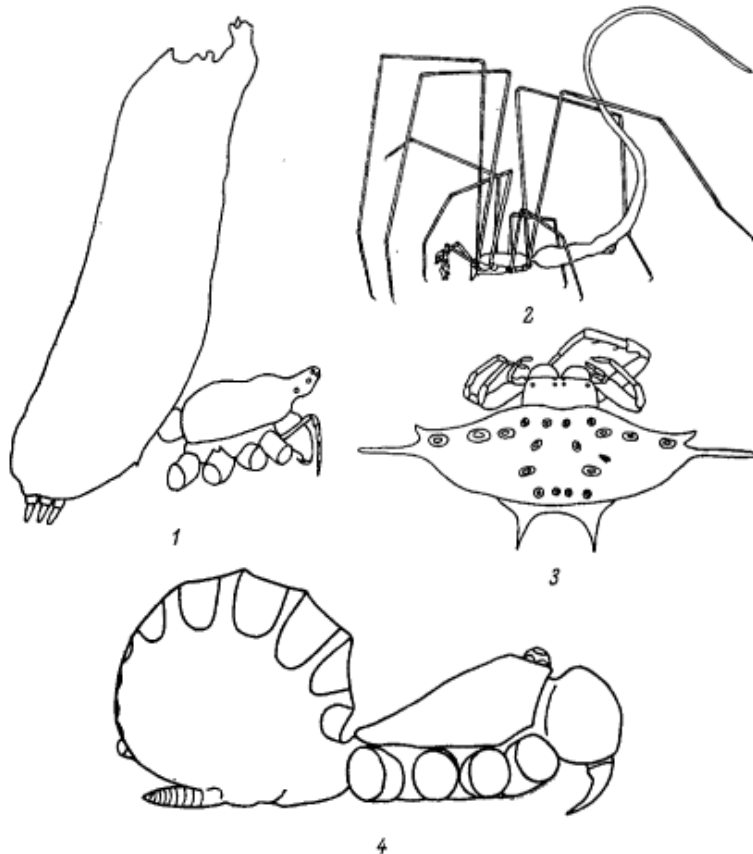


Рис. 136. Форма тіла деяких павуків згідно робіт Мілло. 1 – *Poltis columnaris* Thorell, 1890 (Areneidae); 2 – *Ariamnes helmintoides* Simon, 1907 Theridiidae); 3 – *Gasterocantha importuna* O. Pickard-Cambridge, 1879 (Areneidae); 4 – *Liphistius malayanus* Abraham, 1923 (Liphistiidae).

У павуків тіло чітко ділиться на два відділи – головогруди (просому) та черевце (опістосому), що поєднуються вузьким стебельцем. Головогруди прикриваються зверху одним єдиним щитом, у передній частині якого розміщені від 2 до 8 очей. У деяких печерних видів очі відсутні – редуковані. Стерніти головогрудей зливаються в стернальний щит, але стерніт сегменту педипальп переважно лишається відокремленим і утворює нижню губу. Хеліцери двочленисті. Другий членок хеліцер перетворений в гострий кігтик, що пов'язаний з отруйною залозою. Педипальпи короткі і перетворені в самців у копулятивний апарат. Черевце завжди несегментоване. Органами дихання в примітивних павуків є дві пари примітивних легень, що відкриваються на задньому краї VIII та IX стернітів. Але в більшості павуків задня пара легень перетворюється в трахеї. Павутинні залози розташовані в черевці і відкриваються на вентральній стороні черевця, ближче до кінця, через 2 – 4 пари спеціальних придатків – павутинних бородавок. Використання павутини для побудови мисливських тенет, житлових трубок, гнізд, яйцевих коконів, сіток для збирання сперми є характерною особливістю

інтенсивної поведінки павуків, що направлене на забезпечення основних життєвих функцій особини і виду в цілому – для полювання на здобич, для турботи щодо нащадків, для спарювання, для розселення.

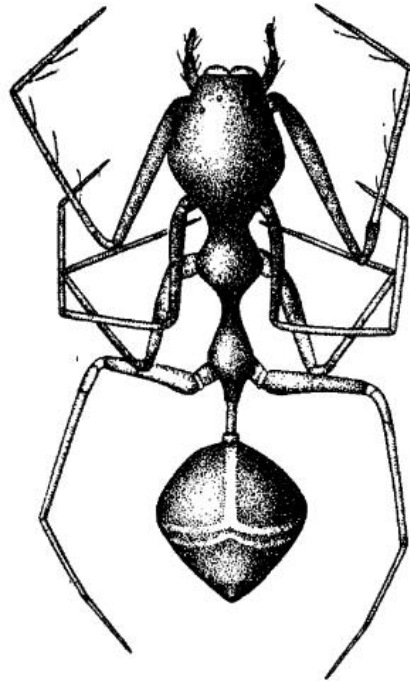


Рис. 137. *Myrmecium gounellei* Simon, 1897 (Clubionidae) – приклад досконалої імітації мурах павуком. Згідно робіт Мілло.

Розміри павуків коливаються в дуже широких межах – від 0,8 мм (деякі павуки родини Oonopidae) до 90 мм (*Theraphosa leblondi* Latreille, 1804). Крупні форми серед павуків звичайні, особливо в тропіках, але більшість видів європейської фауни розміри невеликі – не перевищують 10 – 15 мм. Еволюція ряду павуки супроводжувалась зменшенням розмірів. Примітивні та архаїчні форми (представники підрядів Liphistiomorphae та Mugalomorphae) мають дуже значні розміри (кілька сантиметрів). Одночасно з цим філогенетично молоді та прогресивні групи, що об'єднують велике число видів, характеризуються скромними розмірами. Такими є звичайні в фауні України представники родини Micryphantidae, що в німецькій літературі отримали назву «павуків-карликів» («Zwergspinnen»).

Форма тіла павуків сильно варіює. Головогруди щодо цього виявляються менш пластичними та еластичними, ніж черевце. Поява на головогрудях горбів, виростів, виступів може бути пов'язана або виключно з розвитком та морфо-функціональною модифікацією отруйних залоз (як у *Scytodes thoracica* Latreille, 1804), або з адаптацією до спарювання (підродина Walckenaerinae з Micryphantidae) – тут ця ознака є тільки в самців. Горбики, що виникають в області очей, потрібні для збільшення кута огляду нерухомих очей. Але поява в павуків роду Walckenaera стебельця з очима, що сидять на його вершині навряд чи можна пояснити таким чином. Черевце в більшості павуків округле, іноді сферичне або яйцевидне. У тропічних павуків наявні чисельні варіації форми черевця. Поява на черевці різних виростів, шипів, горбиків, бородавок пов'язане мімікрічними явищами.

Поширеною модифікацією форми тіла павуків, що зачіпає як головогруди так і черевце, є поздовжнє видовження тіла, що конвергентно розвивається в різних родин павуків (Tetragnatha з Tetragnatidae, Tibellus з Thomisidae, Miagrammopes з Uloboridae, різні Pholcidae та ін. групи). У деяких тропічних видів тіло в результаті витягування отримує паличковидну або навіть нитковидну форму (Ariamnes з Theridiidae). Види, що живуть під корою дерев та каміннями інколи є дорзо-вентральне сплюснення тіла (*Araneus umbraticus* Clerck, 1757 Araneidae, Coriarachne та Охуртила з Thomisidae). Низка своєрідних змін звичайної для павуків форми тіла пов'язана в окремих випадках з явищем імітації тіла мурах в мірмекофільних видів.



У цьому випадку спостерігається видовження стібельця, поява перетяжок на головогрудях та на черевці. Відомі окремі випадки мімікрії павуків щодо ос-німок.

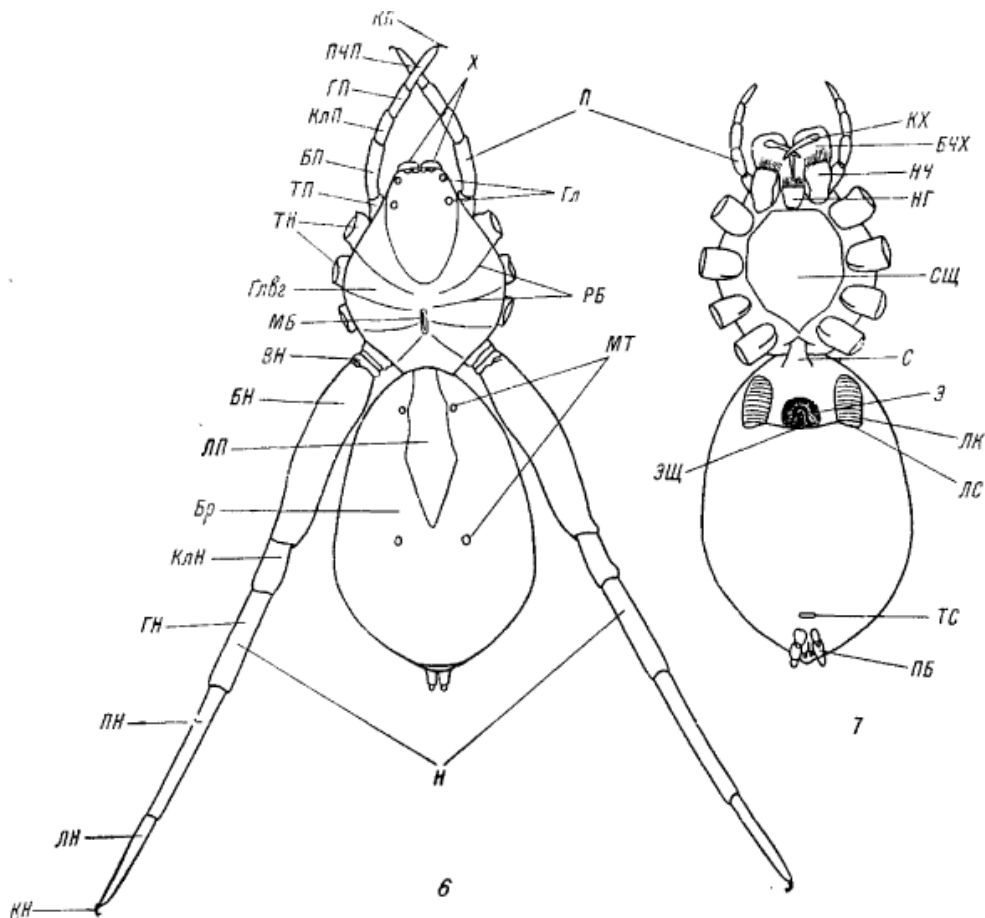


Рис. 138. Схема будови тіла павуків на прикладі будови тіла павука роду *Trochosa*. Згідно робіт Тищенка. Спинна (6) та черевна (7) сторона.

БН – стегно ноги; БП – стагно пальпи; Бр – черевце; БЧХ – базальний членник хеліцер; ВН – вертлуг ноги; Гл – очі; Глвг – головогруді; ГН – гомілка ноги; ГП – гомілка пальпи; КлН – коліно ноги; КлП – коліно пальпи; КХ – кігтик хеліцери; ЛК – легенева кришка; ЛН – лапка ноги; ЛП – ланцетовидна пляма; ЛС – легенева стигма; МБ – медіальна борона; МТ – мускульні крапки; Н – нога; НГ – нижня губа; НЧ – нижні щелепи (максили); П – пальпи; ПБ – павутинні бородавки; ПН – передлапка ноги; ПЧП – останній членник пальпи; РБ – радіальні борони; С – стібельце; СЩ – стернальний щит; ТН – тазики ніг; ТП – тазики пальпи; ТС – трахейна стигма; Х – хеліцери; Э – епігіна; ЭЩ – епігастральна щілина.

Забарвлення павуків дуже різноманітне. Більшість видів павуків забарвлені в темні кольори – чорні, сірі, бурі, брунатні, але деякі види мають дуже яскраве забарвлення. Багато видів павуків з родини павуків-стрибунів (*Salticidae*) та види з роду *Micaria* (родина *Clubionidae*) мають яскраве забарвлення з металевим блиском, що створюється інтерференцією світла на лусочках і волосках. У залежності від розташування лусочок і спрямування променів світла на тілі павука з'являється зелений, бронзовий, помаранчевий, фіолетовий, червоний блиск. Інші типи забарвлення павуків пов'язані з утворенням пігментів в цитоплазмі гіподермальних клітин, в гемолімфі, в кутикулі, в волосках.

Криптичне забарвлення тіла властиве дуже багатьом павукам і забезпечує їм захист від різних ворогів. Павуки, що живуть на корі дерев мають брунатне або сіре плямисте забарвлення (такі як *Marpissa muscosa* (Clerck, 1757)). Види павуків, що живуть серед лишайників (наприклад, *Eustala anastera* Walckenaer, 1841) своїм забарвленням дуже

нагадують лишайник. Види, що живуть серед трави (наприклад, *Micrommata roseum* (Clerck, 1758)) забарвлені в зелені кольори.

Види, що живуть на квітах, наприклад павук-краб *Misumena vatia* (Clerck, 1757) забарвлені в білі, жовті, червоні кольори, вдало маскуючись на фоні квітки на якій живуть. Ці види в залежності від квітів, на яких живуть можуть змінювати забарвлення. Деякі великі отруйні види павуків мають типове застережливе забарвлення у вигляді комбінації чорних і жовтих смуг (такі як *Agriope bruennichi* (Scopoli, 1772)).

У забарвленні тіла павуків різної статі сильно проявляється статевий диморфізм: самець павука переважно забарвлений більш яскраво і контрастно. Таке, наприклад, забарвлення – яскраво-червоне з чорним забарвлення черевця самців *Eresus niger* (Petagna, 1787).

Головогруді (cephalothorax) павуків утворюється в результаті злиття акрона і всіх сегментів просоми (сегменту хеліцер, педипальп і 4 сегментів ходильних ніг). У сучасних павуків сліди сегментації головогрудей повністю зникли і поперечні борони, що є на дорзальній стороні не відповідають межам сегментів.

Зверху головогруді вкриті щільним хітиновим спинним щитом (sagax), що складається з тергітів просоми, що злились між собою. У задній частині спинного щита є невелика медіальна ямка (fovea media), від якої відходять неглибокі радіальні борони. Перша пара радіальних борон відділяє передню частину спинного щита – голову від задньої його частини – грудей. Голова, що переважно піднята над грудьми, несе очі та хеліцери.

Очі (ocelli), так само, як в інших павукоподібних, прості. У типовому випадку павуки мають 8 очей. Це число відповідає максимально можливому числу очей, може зменшуватись до 6 (в Sicariidae, Dysderidae, Oonopidae, деяких Pholcidae), до 4 (у Tetrablemma) або навіть до 2 (у Nops, Matta). У типових троглобіонтів очі можуть бути відсутні. Очі були відсутні у вимерлої палеозойської родини Arthromygalidae.

Очі розташовані на передній частині голови – на так званій очній області (полі), утворюють тісну групу, або 2 – 3 поперечних ряди. У цьому випадку, якщо число очей в передньому або задньому ряду рівне 4, розрізняють бокові (латеральні) і середні (медіальні) очі. Середній ряд, якщо є, завжди має 2 ока. Відносні розміри і розташування очей дуже різні і характерні для різних родин павуків.

У багатьох павуків передні медіальні очі темні, майже чорні, інші світлі, блакитні. У таких випадках темні очі називають «денними» очима, а світлі «нічними» очима.

Але поділ на «нічні» та «денні» очі умовний, не пов'язаний з функціональними особливостями різних типів очей.

На передній, лицевій поверхні голови між очима та хеліцерами розташований наличник (clypeus). У більшості павуків наличник вертикальний, але в деяких видів він горизонтальний або майже горизонтальний. Ширина та висота наличника може бути різною і визначається відстанню між передніми очима і основами хеліцер.

Основну частину вентральної сторони головогрудей займає стернальний щит або стернум (sternum), що утворюється в результаті злиття стернітів 4 сегментів ходильних ніг. Тазики цих ніг розташовуються по краях стернуму і сполучаються з ним м'якою перетинчастою мембраною. Задня частина стернуму у багатьох видів павуків має серединний загострений виріст. Стерніт педипальп переважно розташований вільно, не приростає до стернуму, утворює нижню губу (labium), що закриває вхід у передротову порожнину. Лише в деяких Mygalomorphae, а також у Filistatidae, Pholcidae з Araneomorphae нижня губа повністю зливається зі стернальним щитом.

Передротова порожнина на передньому краї обмежується хеліцерами, з боків прикривається спеціальними лопатями тазиків педипальп, що отримали назву нижніх щелеп або максилл (maxillae). Термін «максилли», що використовується в систематиці павуків, тільки умовно може бути застосований до щелепних лопастей педипальп, бо вони не мають рухомого з'єднання з тазиками і не беруть участі в подрібненні їжі. Розвиток цих лопастей відбувався після формування ряду павуків, тому найбільш примітивні групи (Liphistiomorphae, Mygalomorphae) позбавлені цих утворів.

Головогруді мають придатки – хеліцери, педипальпи, 4 пари ходильних ніг. Хеліцери (chelicerae) за допомогою сполучної мембрани рухомо з'єднуються з головогрудьми і складаються з двох члеників – базального членика та кігтика. Базальний членик хеліцер товстий і широкий. У середині цього членика розташовані потужні м'язи, що приводять до руху кігтик, розміщена там і отруйна залоза з протоком.

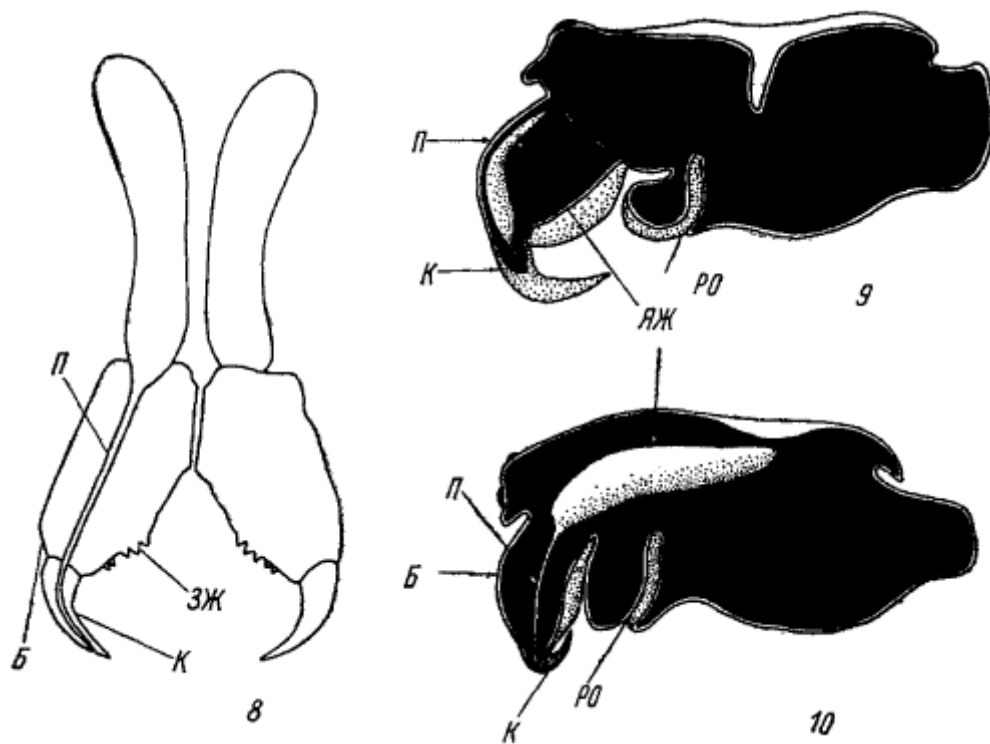


Рис. 139. Хеліцери та отруйні залози павуків. Згідно робіт Маріковського та Кроне. 8 – хеліцери *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) (Lycosidae). Схема розташування отруйної залози: 9 – Mygalomorphae; 10 – Araneomorphae. Б – базальний членик хеліцери; ЗЖ – зубці жолобка хеліцери; К – кігтик; П – протока отруйної залози; РО – ротовий отвір; ЯЖ – отруйна залоза.

У примітивних представників ряду пауки (Liphistiomorphae, Mygalomorphae) отруйна залоза цілком розташована в базальному членику хеліцер, але в інших павуків більша її частина розташована в головогрудях. Протока отруйної залози відкривається на кінці зігнутого і загостреного кігтика. Представники підрядів Liphistiomorphae та Mygalomorphae мають направлені вперед хеліцери з розташованими майже паралельно один до одного кігтиками. У павуків з підряду Araneomorphae хеліцери направлені вниз і більш-менш перпендикулярні до поздовжньої осі тіла, а кігтики хеліцер розташовані назустріч одне одному.

У місці з'єднання кігтика з базальним члеником є невеликий проміжний склерит, що є рудиментом третього проміжного членика хеліцер.

У звичайному стані кігтик хеліцер тісно прилягає до базального членика і розміщується в спеціальному жолобку. По внутрішньому (задньому) і зовнішньому (передньому) краям цього жолобка переважно розташовані різні зубці або великі зубовидні вирости, форма і розташування яких мають велике значення в систематиці, класифікації та визначенні видів павуків.

Хеліцери переважно використовуються павуками для хапання, утримування і вбивства здобичі. Через кігтик секрет отруйної залози вводиться в середину тіла жертви і викликає її загибель. Павуки з родини Stenizidae використовують хеліцери для викопування нірок і мають на кінці базального членика сильні копальні шипи. Павук *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) теж інтенсивно працює хеліцерами. У деяких видів павуків самки павуків використовують

хеліцери для перетаскування яйцевих коконів (у павуків з родів *Pisaura*, *Pholcus*, *Micrommata*), а самці використовують хеліцери для утримування самок під час копуляції. У цьому випадку хеліцери самців сильно розвинуті, озброєні чисельними зубцями, мають довгі і товсті кігтики (у павуків з родин *Tetragnathidae*, *Mycyphanthidae*).

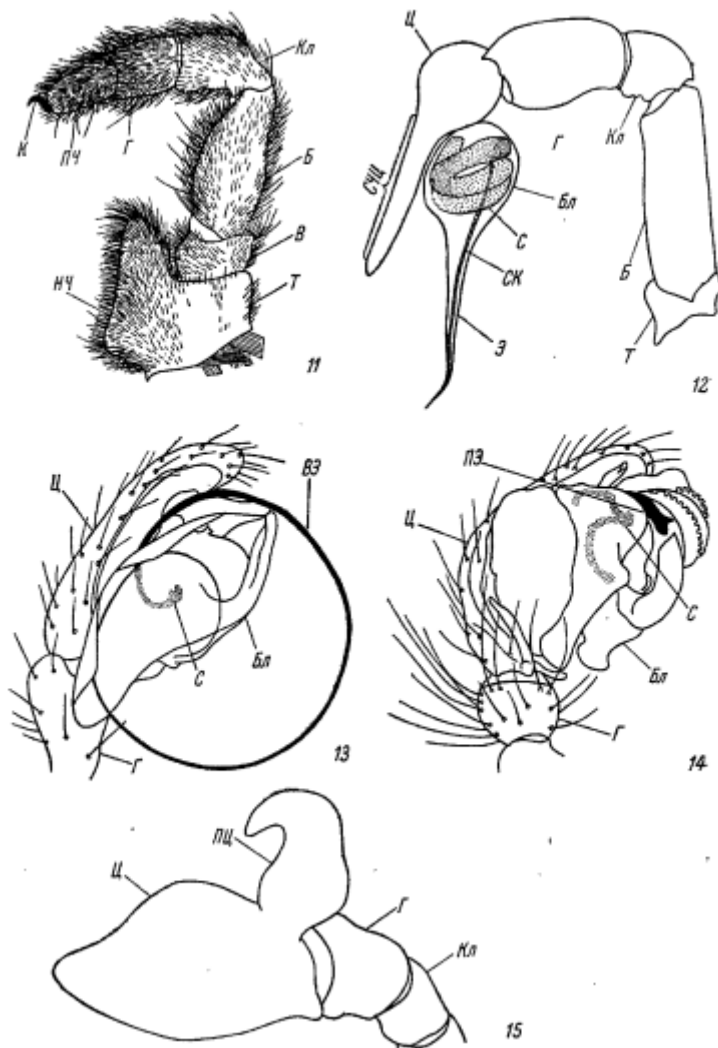


Рис. 140. Пальпи павуків. 11 – пальпа самки *Atypus muralis* Bertkau, 1890 (Atypidae); 12 – пальпа статевозрілого самця *Scytodes lawrencei* Lessert, 1939 (Sicariidae); 13 – 15 – останній членик пальпи статевозрілих самців: 13 – *Microlinipha pusilla* (Sundevall, 1830) (Linyphiidae); 14 – *Neriene montana* (Clerck, 1757) (Linyphiidae); 15 – *Bathyphantes dorsalis* (Wider, 1834) (Linyphiidae), вид з дорзальної сторони. Б – стегно; Бл – бульбус; В – вертлюг; ВЭ – ввідний емболюс; Г – гомілка; К – кігтик; Кл – коліно; НЧ – нижня щелепа; ПЦ – парацимбіум; ПЧ – останній членик пальпи (лапка); ПЭ – приєднаний емболюс; С – сперматофор; СК – сім’явидільний канал; СЧЦ – вільна частина цимбіуму; Т – тазик; Э – емболюс.

Педипальпи (pedipalpi) або пальпи значно довші за хеліцери і по своїй будові нагадують вкорочені ходильні ноги. Вони складаються з 6 члеників: тазика (soxa), вертлюга (trochanter), стегна (femur), колінця (patella), гомілки (tibia), лапки (tarsus). Лише в самок тропічної родини *Symphytognatidae* пальпи сильно редуковані і складаються тільки з одного членика. Тазики пальп мають в більшості павуків розширені щелепні лопаті, що по внутрішньому краю мають чисельні потовщені волоски. Інші членики пальп мають прості волоски, щетинки, іноді товсті шипи. Лапка переважно завершується 1 – 2 гребневидними кігтиками.



На пальпах розміщуються чисельні рецептори – щодо цього пальпи аналогічні вусикам комах. У процесі пересування павуків в часопросторі вони ніякої участі не беруть.

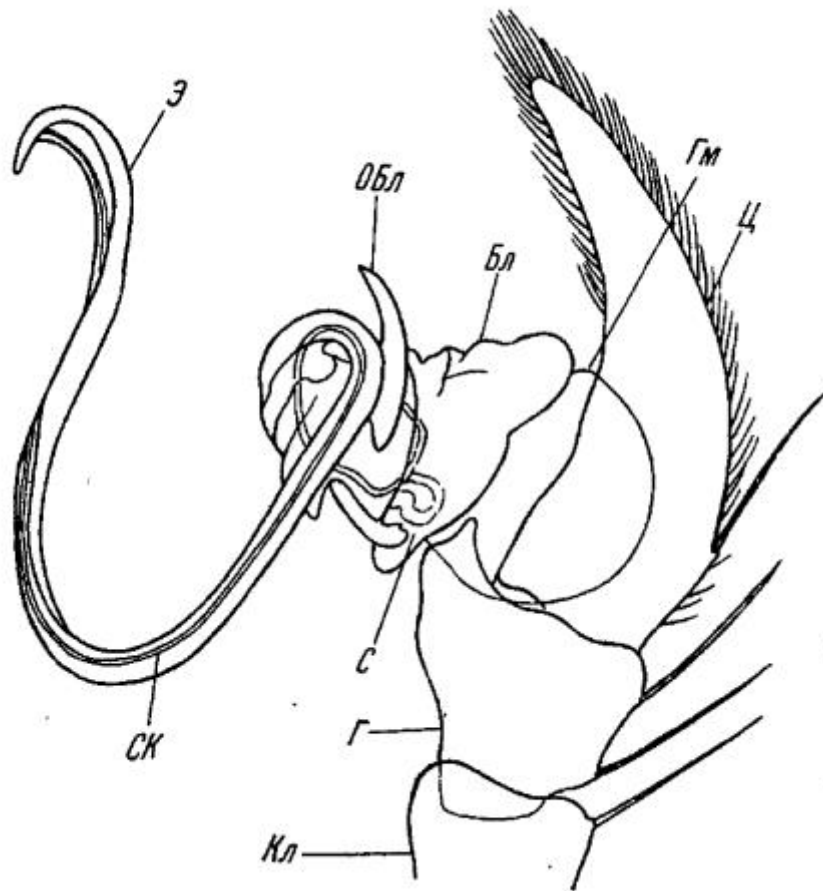


Рис. 141. Схема будови копулятивного апарату самців павуків на прикладі павука з роду *Agelena*. Згідно робіт Петрункевича. *Бл* – бульбус; *Г* – гомілка пальпи; *Гм* – гематодоха; *Кл* – коліно; *Обл* – відросток бульбуса; *С* – сперматофор; *СК* – сім'явидільний канал; *Ц* – цимбіум; *Э* – емболус.

У самців всіх павуків пальпи перетворилися у складно утворені копулятивні органи. Перетворення пальпи в копулятивний апарат супроводжується значною модифікацією кінцевих члеників і особливо лапки, за допомогою якої здійснюється процес переносу сперми в статевий отвір самки. У статевозрілих самців лапка (або останній членик пальпи) сильно розширюється і отримує ложкоподібну форму. Така видозмінена лапка пальпи отримала назву човника або цимбіуму (*cymbium*). У деяких павуків спостерігається розростання основи цимбіуму і утворення особливого, іноді дуже крупного придатку – парацимбіуму (*paracymbium*).

На човнику пальпи у спеціалізованій виїмці її, що називається альвеолус (*alveolus*) розташовується власне копулятивний орган, проксимальний відділ якого представлений гематодохою (*hematodocha*), а дистальний – цибулиною або бульбусом (*bulbus*). Гематодоха – це тонкостінний мішок, порожнина якого сполучається з порожниною тіла. При копуляції цей мішок заповнюється гемолімфою і розгортається разом з бульбусом та його придатками. Бульбус розташований на вершині гематодохи і в стані спокою розташовується в середині виїмки цимбіуму. У павуків родин *Dysderidae*, *Sicaridae* та деяких інших груп, що виділяють в групу родин *Harlogynae*, бульбус влаштований дуже просто і являє собою міхур або грушовидний придаток останнього членика пальпи. У представників родин групи *Entelegynae* бульбус має більш складну будову і має різні придатки, відростки, склеритизовані пластинки, що служать для захисту і закріплення його на жіночому копулятивному апараті. По ходу

еволюції павуків навіть в межах кожної родини відмічається паралельне ускладнення будови копулятивних органів самців і самок.

Бульбус останнього членика самців закінчується спеціальним стилетом або емболіосом (emboli), що виконує функцію пеніса. Існують два основних типи будови емболіоса: емболіос, що вводиться та прикріплюється. Емболіос, що вводиться дуже довгий і часто закручується в спіраль: під час копуляції він вштовхується в статевий отвір самки. Емболіос, що прикріплюється переважно короткий і має додаткові залози, що полегшують його закріплення на статевому апараті самки.

У середині бульбуса розташований сперматофор, що подовжений в сім'явидний канал, який проходить в середині емболіоса і відкривається назовні на його кінчику. Перед копуляцією самець павука виготовляє з павутини невелику трикутну сперматичну сіточку і з її допомогою заповнює сперматофор спермою.

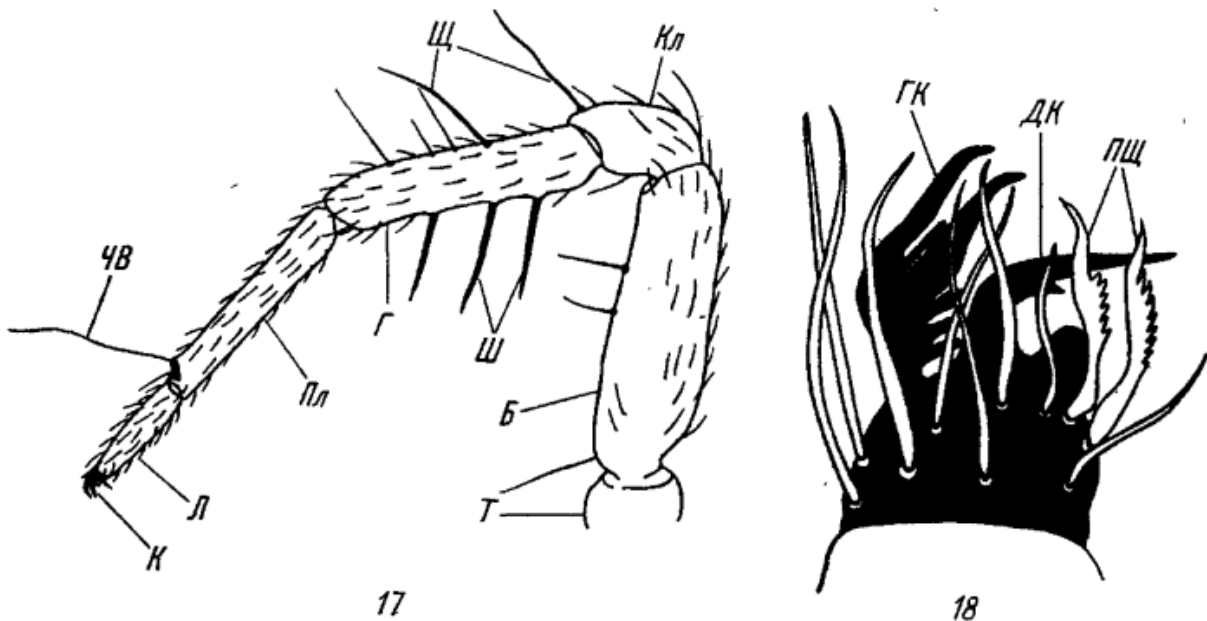


Рис. 142. Будова ноги павуків. Згідно робіт Віле та Мариковського. 17 – передня нога *Minicia marginella* (Wider, 1834) (Micriphantidae). 18 – кінчик лапки останньої ноги *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi, 1790) (Theridiidae). Б – стегно; Г – гомілка; ГК – головний кігтик; ДК – додатковий кігтик; К – кігтики лапки; Кл – колінце; Л – лапка; Пл – передлапка; ПЩ – прядильні щетинки; Т – тазик; ЧВ – чутливі волоски; Ш – шипи; Щ – щетинки.

У момент копуляції сперма, що заповнила сперматофор, проходить через сім'явидний канал емболіосу в сім'яприймачі самки. Після копуляції кінчик емболіосу часто обламується і лишається в каналах сім'яприймачів самки.

Гомілка та інші членики пальп самців зберігають свою початкову будову, але часто мають специфічні відростки, шипи, зубці, що використовуються в систематиці та визначенні видів павуків.

Ходильні ноги завжди є в числі 4 пар, що позначаються римськими цифрами – ноги I, II, III, IV і мають однотипну будову ніг.

Відносна довжина кожної ноги описується так званою формулою ніг, в якій порядкові номери кінцівок розташовані за рівнем зменшення їх величини. Наприклад, формула 2.1.4.3 означає, що друга нога найдовша, перша – довша четвертої та третьої, третя – найкоротша.

Кожна нога павуків складається з 7 члеників: тазика, вертлюга, стегна, коліна, гомілки, передлапки (metatarsus), лапки. У павуків родини *Megalomorpha* та в більшості павуків-стрибунів (Salticidae) ноги відносно короткі та товсті. У павуків родини Pholcidae всі членики

ніг, навпаки, тонкі і довгі, а лапка має велике число вторинних члеників, точніше псевдочлеників.

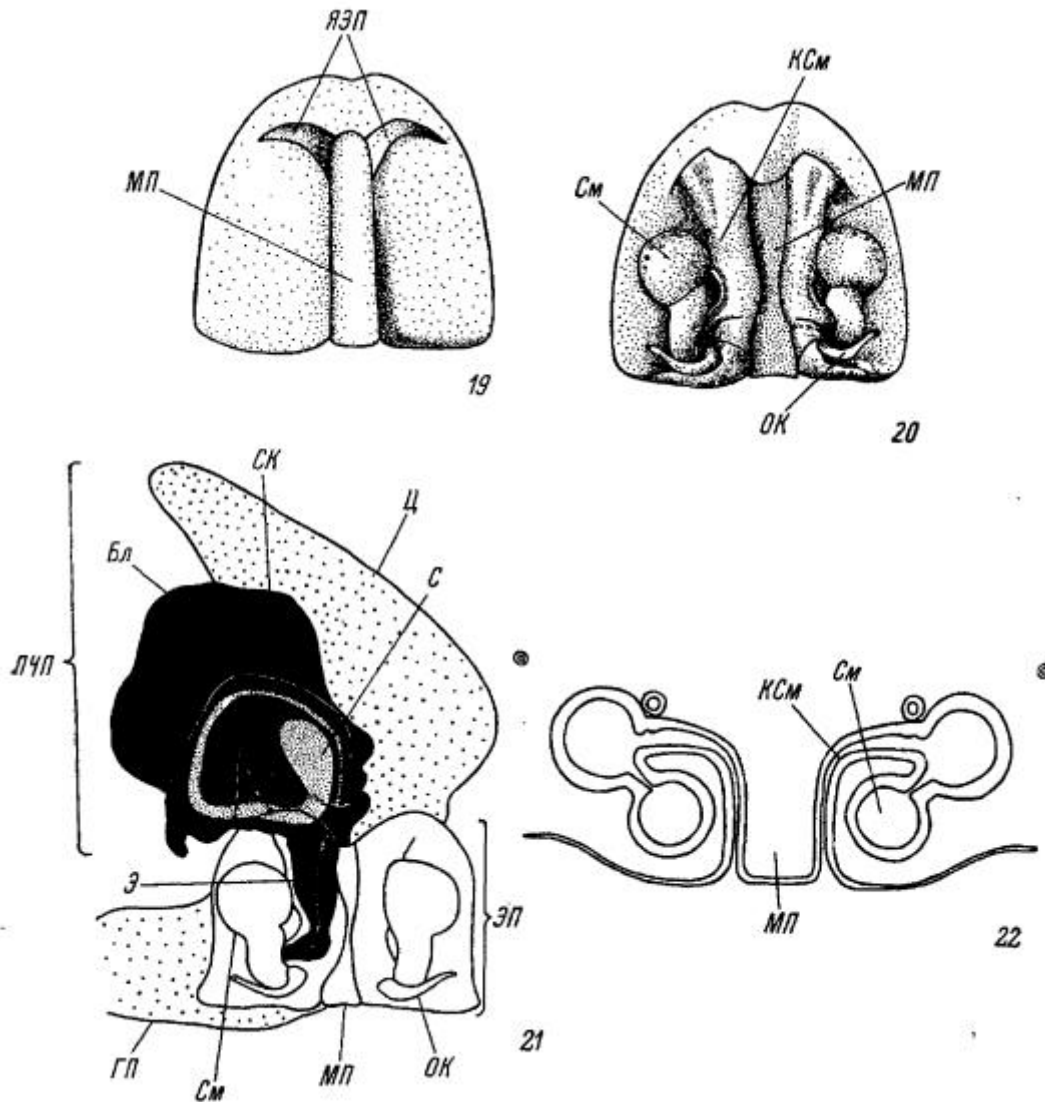


Рис. 143. Схема будови епігіни та сім'яприймачів самки *Cupiennius salei* Keyserling, 1877 (Stenidae). Епігіна: 19 – вид ззовні; 20 – вид з середини; 21 – положення копулятивного органу самця в епігіні самки під час копуляції; 22 – поперечний розріз через епігіну. Бл – бульбус; ГП – гомілка пальпи; КСМ – канал сім'яприймача; МП – медіальна пластинка; ОК – запліднюючий канал; ПЧП – останній членик пальпи; С – сперматофор; СК – сім'явивідний канал; СМ – сім'яприймач; Ц – цимбіум; Э – емболос; ЭП – епігіна; ЯЭП – ямка епігіни.

Кінцева частина лапки (praetarsus) має два кігтики, що озброєні зубчиками. Між цими парними кігтиками розташований особливий виступаючий придаток, що називається емподій (empodium). У багатьох видів павуків емподій перетворений в маленький додатковий кігтик, що позбавлений зубців. У павуків з підряду *Areneomorphae* поява додаткового кігтика характерно для родин, що об'єднані в одну природну групу *Trionycha*. У павуків-тенетників, що в більшості випадків відносяться до цієї групи, іноді спостерігається перетворення термінальних шипів у кігтеподібні, S-подібні або пильчасті структури, що пристосовані для пересування павука вздовж павутини або для виготовлення павутинних ниток – так званих «прядильних щетинок».

Ноги павуки вкриті волосками, що особливо чисельні у водних видів. По своїй будові ці волоски можуть бути простими, перистими або лусковими. Волоски вентральної сторони передлапки і лапки іноді можуть бути потовщені і розташовані у вигляді щільної щіточки, яка

називається скопула (scopula). Волоски, що утворюють скопулу, здатні виділяти клейкий секрет, тому павуки, що мають скопулу можуть повзати по гладкій вертикальній поверхні.

У групі родин Cribellatae на дорзальній стороні передлапки IV розвивається 1 – 2 поздовжніх ряди спеціальних прядильних волосків, що формують каламіструм (calamistrum). Утворення каламіструма пов'язане з видозміною павутинного апарату (поява крібеллюма) і виготовленням особливих крібеллярних павутинних ниток.

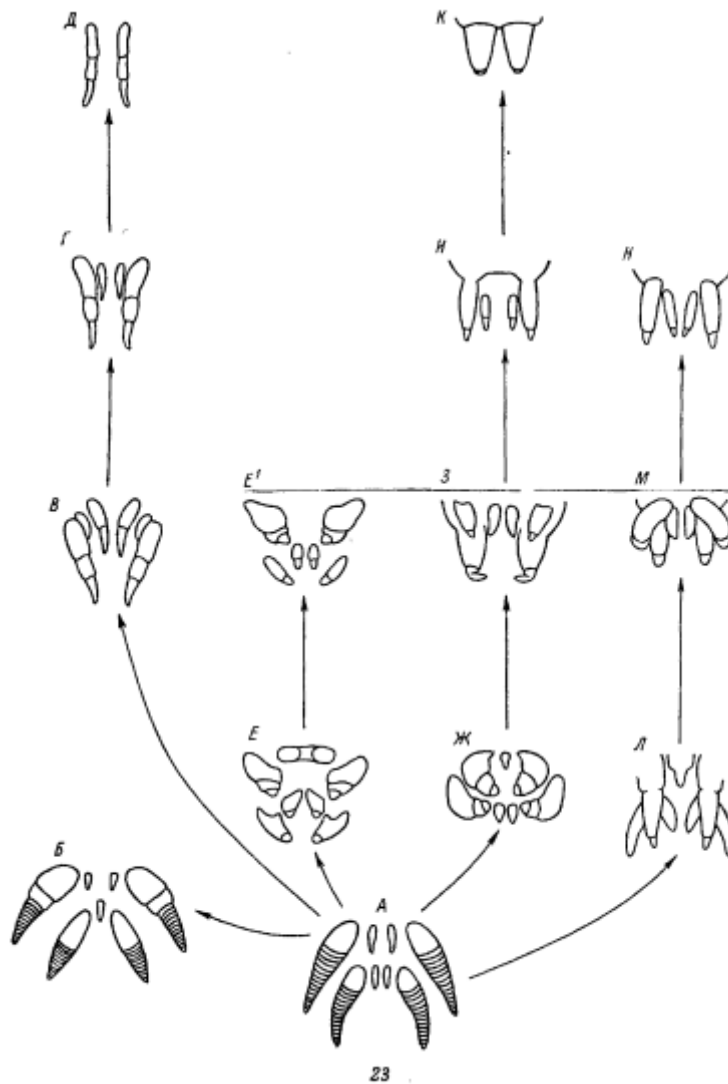


Рис. 144. Паралельна олігомеризація павутинних бородавок у різних групах павуків. Згідно робіт Іванова. А – Liphistius; Б – Heptathele; В – Atypus; Г – Mygalomorphae; Д – Barychelidae; Е – Stegodyphus, ♀, ♂; Ж – Araneus; З – Uroctea; И – Entelegynae; К – Zodariidae; Л – Loxosceles; М – Naplogynae; Н – Nadrotarsus.

Чимало члеників ніг павуків озброєні потовщеними щетинками та рухомими поєднаними біля основи шипами. Крім того, ноги павуків оснащені довгими і дуже чутливими волосками – трихоботріями. Розташування та будова цих структур мають важливе значення в систематиці павуків.

Під час ходіння павуки використовують всі чотири пари ходильних ніг. Часто передні ноги служать для підтягування тіла павука, а інші для підштовхування. Але в родинях Palpimanidae та Salticidae передня пара ніг не бере участі в пересуванні: вона піднята над субстратом і витягується вперед як пальпи. Деякі види павуків можуть стрибати, відштовхуючись задніми ногами.



Стебельце (*petiolus*), що з'єднує головогруді з черевцем, являє собою тонкий і довгий сегмент опістосоми. У павуків, що імітують мурах, цей сегмент особливо видовжений і добре помітний. У більшості інших видів дорзальна частина стебельця прикривається зверху черевцем і зверху непомітна.

Черевце (*abdomen*) у більшості видів павуків не має первинної зовнішньої сегментації і являє собою цільний мішок, що обмежений м'якою кутикулою, яка здатна розтягуватись. Тільки у викопних павуків палеозойської ери та в сучасних павуків підряду *Liphistomorphae* черевце зберігає зовнішню сегментацію у вигляді 11 склеротизованих тергітів і більш м'яких стернітів. Широкі, збільшені плейрити черевних сегментів *Liphistomorphae* займають бокову поверхню черевця. У підрядів *Mygalomorphae*, *Araneomorphae* сегментація черевця простежується тільки на ранніх стадіях розвитку – в павучків, які щойно вилупились з яйця. У старшому віці, коли сегментація черевця зникає, сліди її можуть лишатися у вигляді метамерно розташованих хет і темних плям малюнку.

Аналіз сегментації черевця павуків показав, що до складу черевця входять 6 сегментів мезосоми та 5 сегментів метасоми, всього 11 сегментів опістосоми. Але у вищих павуків вентральні частини 6 задніх сегментів редуковані.

Серед павуків бувають випадки утворення твердих вторинних склеритів на м'якій поверхні черевця. Подібні склерити є у деяких *Oonopidae*, *Micryphantidae*, *Gnaphosidae*. Особливо часто спостерігається формування дорзального склерита то у вигляді невеликої трикутної пластинки, то у вигляді широкого щита. Рідше розвивається вентральний склерит. Великі щити цих склеритів, що отримали назви дорзального та вентрального скутумів, утворюють твердий панцир, що захищає черевце від механічних пошкоджень.

Дорзальна поверхня черевця має просту будову. У багатьох павуків, що мають світле забарвлення, на дорзальній поверхні черевця розташоване темна повздовжня ланцетовидна пляма, яка утворюється серцевою трубкою, що просвітлюється крізь покриви тіла. Розкидані повсюди маленькі кутикулярні вип'ячування – мускульні точки черевця відповідають місцям прикріплення дорзо-вентральних м'язів. Черевце завершується маленьким анальним горбиком.

Вентральна поверхня черевця має набагато більш складну будову. Тут розташований статевий отвір, копулятивний апарат самки, стигми, павутинні бородавки.

Статевий отвір і самців, і самок павуків з груп *Liphistimorphae*, *Araneomorphae* в спеціальній епігастральній бороні, що розташована біля основи черевця і відповідає межі II та III опістосоматичних сегментів. Тільки у павуків з групи *Tetragnathidae* статевий отвір вторинно зсунутий назад за межі борони, а в павуків з родин *Mygalomorphae*, *Dystaridae* епігастральна борона взагалі відсутня.

У самок більшості павуків біля статевого отвору знаходяться самостійні парні зовнішні отвори сім'яприймачів, через які при копуляції сперма проходить з емболюса самця в сім'яприймачі (*receptacula semilis*) самки або їх канали. У сім'яприймачах самки сперма може зберігатися тривалий час і виходила спеціальними запліднювальними каналами в момент відкладання яєць. На думку Мариковського П. І. (1956), вихід сперми в запліднюючий канал під час яйцекладки обумовлюється проникненням гемолімфи в сім'яприймач через спеціальні чисельні пори на дистальному кінці.

У павуків *Mygalomorphae*, *Filistatidae*, *Sicariidae*, *Dystaridae*, *Tetragnathidae* отвори сім'яприймачів відкриваються безпосередньо на вентральній поверхні черевця і не мають додаткових структур, що виконують функції копулятивних органів. У інших павуків ці отвори пов'язані з зовнішньою склеторизованою площиною епігіни (*epigyne*), що розташована над епігастральною щілиною. У типовому випадку основна частина епігіни прикривається медіальною пластинкою, що має різну будову і прикриває частково або повністю ямки епігіни. Але іноді медіальна пластинка може бути відсутня, тоді одна або кілька ямок епігіни відкриті повністю.

Ускладнення будови епігіни спостерігається особливо часто в *Linyphiidae*, *Araneidae* та в низки інших родин вищих павуків. Початково спостерігається утворення скапусу (*scapus*) –

спеціального хітинового підвищення, що розростається спереду і назад, прикриває зверху всю епігіну з її медіальною пластинкою і ямками. На задньому краї скапус може переходити в довгий вузький відросток, що досягає іноді середини черевця. З іншого боку безпосередньо на поверхні скапусу може спостерігатися утворення структури третього порядку у вигляді більш-менш довгого і гнучкого придатку – клавусу (clavus), що частково прикриває скапус. У деяких випадках спостерігається розростання заднього краю епігіни у вигляді відростку, що отримав назву пармули (parmula). Цей відросток заднього краю епігіни іноді може далеко заходити за епігастральну щілину.

Всі ці різноманітні ускладнення будови епігіни мають адаптивне значення і супроводжуються відповідними змінами в структурі копулятивного апарату самців павуків. Морфологічні особливості епігіни (наявність відростків, форма медіальної пластинки, розташування ямок) забезпечує тонку підгонку епігіни до складного копулятивного апарату самця по системі «ключ – замок», що унеможливує міжвидову копуляцію – навіть випадкову і чітко створює міжвидовий бар'єр. У момент копуляції емболус самця вводиться в сім'яприймач самки через один з отворів каналів сім'яприймача, бульбус своїми відростками закріплюється за відповідні западини (ямки) і вирости епігіни самки.

Стигми (stigmata) – дихальні отвори розташовані на II та III сегментах опістосоми і пов'язані або з легенями або з трахеями.

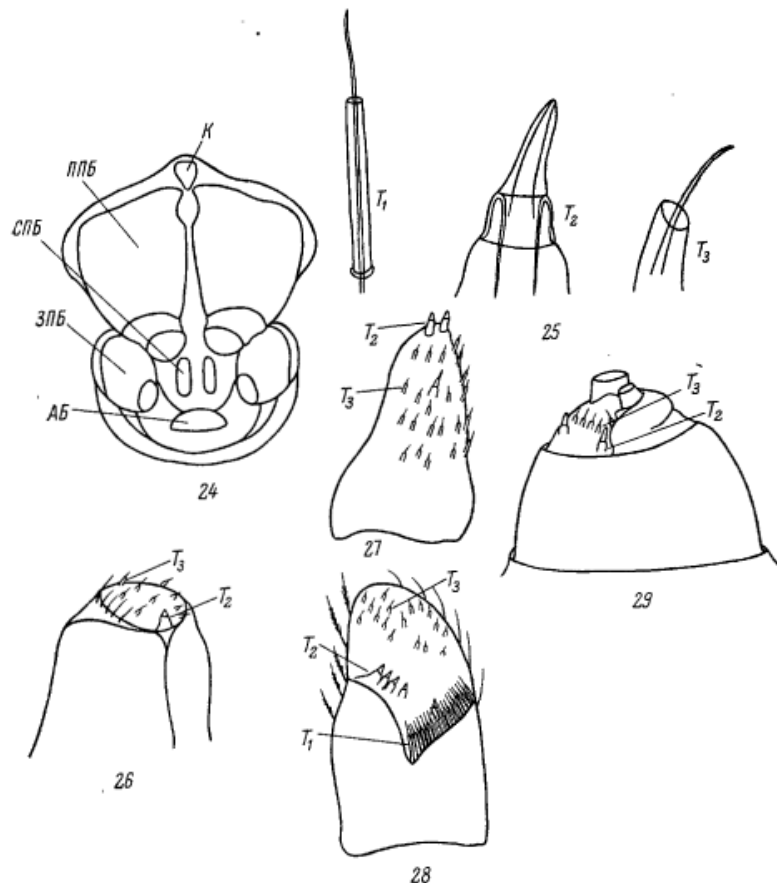


Рис. 145. Павутинні бородавки павуків. Згідно робіт Симона, Віле, Тищенка.

24 – павутинні бородавки *Araneus*. 25 – павутинні трубки *Araneus*. 26 – 28 – схема розташування павутинних трубок на павутинних бородавках *Araneus*. 26 – на передній; 27 – на середній; 28 – на задній. 29 – задня павутинна бородавка *Steodota*. АБ – анальний горбик; ЗПБ – задні павутинні бородавки; К – коллюс; ППБ – передні павутинні бородавки; СПБ – середні павутинні бородавки; T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> – різні типи павутинних трубок.

Легеневі стигми широкі, щілиновидні, трахейні стигми – вузькі, малопомітні. Легені завжди розташовані в передній частині черевця, легко ідентифікуються по так званім

легеневим кришечкам, що легко відрізняються від оточуючої кутикули темним забарвленням, наявністю поперечних зморщок і відсутністю волосків. Трахеї розташовуються ближче до кінця черевця.

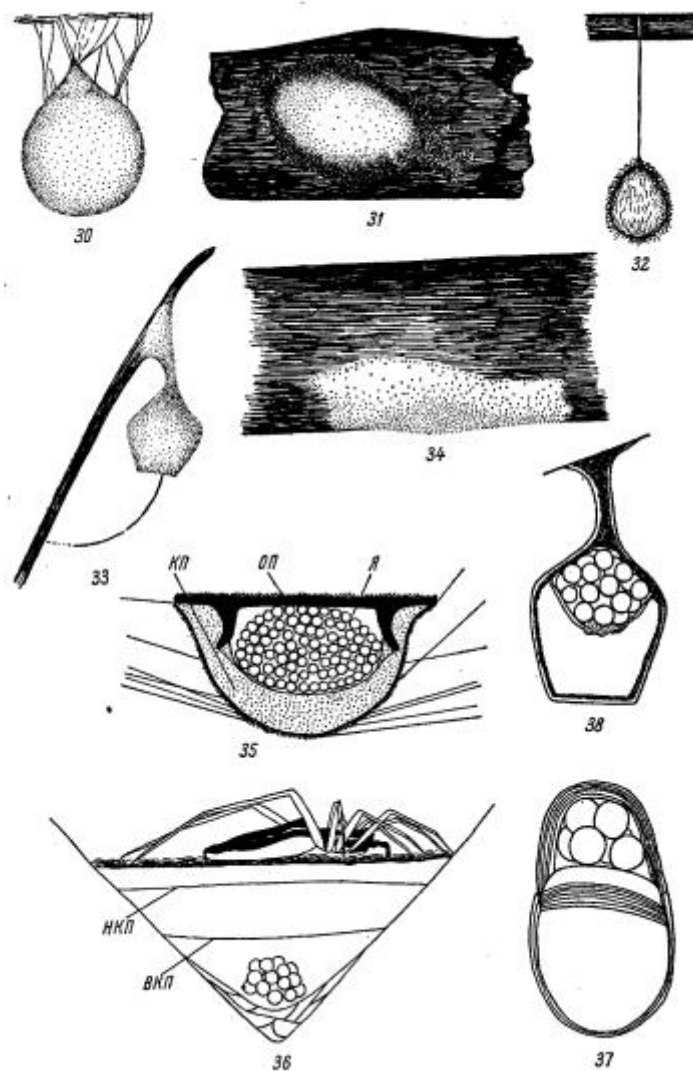


Рис. 146. Кокони павуків. Згідно робіт Мариковського, Кастона, Гольма, Кроме, Тищенко. 30 – *Lactodectus tredecimguttatus* Rossi, 1790. 31 – *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757). 32 – *Ero furcata* (Villers, 1789). 33 – *Agroeca brunnea* (Blackwall, 1833). 34 – *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802). 35 – *Araneus*. 36 – *Philodromus dispar* (Walckenaer, 1826). 37 – *Micaria pulicaria* (Sundevall, 1831). 38 – *Agroeca brunnea* Menge, 1873. ВКП – внутрішня криюча пластинка. КП – криюча пластинка. НКП – зовнішня криюча пластинка. ОП – основна пластинка. Я – яйця.

Широку групу складають чотирьохлегеневі павуки (Tetraneumones), в яких трахеї відсутні, органами дихання служать дві пари легень, що відкриваються назовні двома парами легневих стигм. До цих павуків належать Liphistiomorphae, Mygalomorphae, Hapochilidae. Передня пара стигм у цьому випадку розташована на рівні статевого утвору, задня пара стигм – в сторону до середини черевця.

У дволегневих павуків (Dipneumones) друга пара легень замінена трахеями (більшість Araneomorphae) або повністю редукована (Pholcidae, Diguetia, Sicarius). Деякі представники цієї групи (Oonopidae, Dysteridae) мають подібні легеневим стигмам парні трахейні стигми, що розташовані поблизу епігастральної борони. В інших дволегневих павуків у результаті злиття парних стигм утворюється непарна трахейна стигма, що зміщується далеко назад і розташовується безпосередньо спереду павутинних бородавок.

Особливу групу безлегеневих павуків (Arneumones) утворюють павуки трьох невеликих родин (Caponiidae, Telemidae, Symphytognathidae), в яких перша пара легень замінена трахеями. Трахейні стигми в цих павуків завжди парні.

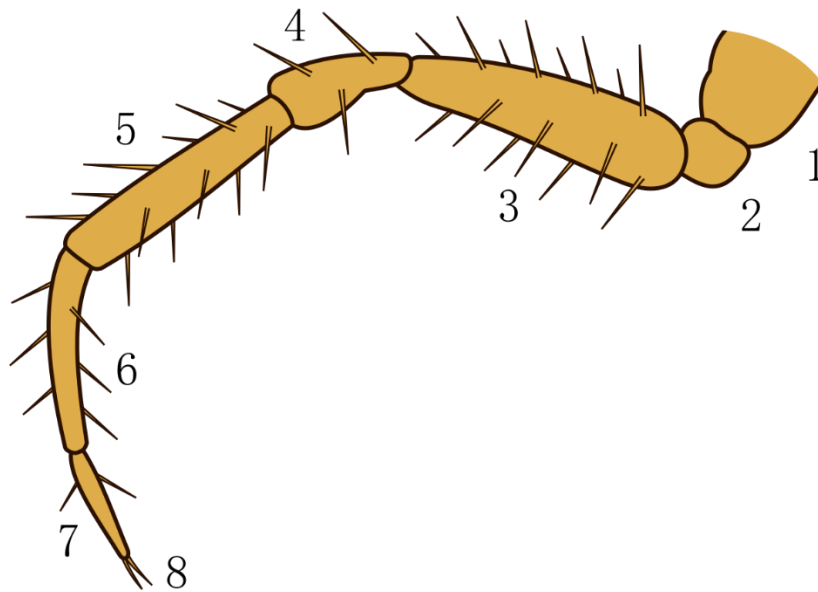


Рис. 147. Будова ноги павуків. 1 – тазик (соха); 2 – вертлюг (trochanter); 3 – стегно (femur); 4 – колінце або чашечка (patella); 5 – гомілка (tibia); 6 – передлапка (metatarsus); 7 – лапка (tarsus); 8 – претарсус – кігтики (claws).

Павутинні бородавки (mammillae) – це сильно видозмінені ніжки IV та V сегментів опістосоми і розташовуються на вентральній стороні черевця, переважно на самому кінці черевця. Тільки в *Liphistius* всі павутинні бородавки зміщені на середину черевця, а в *Brachybothrium* (Ctenizidae), *Myandra* (Clubionidae), *Zimiris* (Prodidomidae) на середині черевця розміщується передня пара бородавок.

Чотири пари павутинних бородавок (тобто їх повний набір) серед сучасних павуків є тільки в *Liphistiomorpha*. Представники роду *Heptathale* (з *Araneomorpha*) мають 7 павутинних бородавок, всі інші павуки 6 або менше. Під час еволюції в різних групах павуків відбувалась паралельна олігомеризація – зменшення числа павутинних бородавок. Найвищий рівень олігомеризації є в павуків *Diplothele*, *Anisaspis*, *Anisaspoides* (*Mygalomorphae*), *Palpimanidae*, у деяких *Zodariidae* – в цих павуків є тільки одна пара павутинних бородавок. Повної редукції всіх павутинних бородавок ніколи не спостерігається.

Майже всі павуки фауни України мають три пари павутинних бородавок. У деяких випадках зберігаються гомологи зниклої пари бородавок – колюлюс та крібеллюм. Передні павутинні бородавки переважно крупні, майже завжди двочленикові і широко розсунуті. Середні (медіальні) павутинні бородавки дрібні, одночленикові, тісно зближені. Задні павутинні бородавки – крупні, двох-або трьох- чи навіть чотирьохчленикові. Переважно павутинні бородавки розташовані одною компактною групою. При цьому медіальні бородавки прикриті двома іншими парами і малопомітні. Тільки в павуків з роду *Hahnia* всі три пари павутинних бородавок витягнуті в один поперечний ряд.

Між основами передніх павутинних бородавок в багатьох павуків лежить маленький придаток – колюлюс (colulus) – рудимент додаткової передньої пари медіальних бородавок *Liphistius*. Невеликий ситовидний склерит – крібеллюм (cribellum), що властивий павукам групи *Cribellatae*, що також являє собою похідну бородавок, що зникли і розташовані перед



іншими бородавками. Крібеллум часто має парну природу і діляться на два відокремлених відділи (в павуків з родів *Ergatis*, *Amaurobius*).

На павутинних бородавках розташовані павутинні трубочки (*fusulae*), через які виходять нитки секрету залоз, що застигають в повітрі у вигляді павутини. Розташовані в черевці павутинні залози павуків дуже різноманітні і чисельні. Самка павука-хрестовика (*Araneus diadematus* Clerck, 1757) має загалом 480 – 560 дрібних і більше 20 крупних павутинних залоз, що відносяться до 7 основних типів. Павукам групи *Cribellatae* властиві особливі павутинні залози, що відкриваються на крібеллюмі, що теж має павутинні трубочки. Загальне число трубочок і павутинних залоз крібеллюма дуже велике, наприклад, в самки *Stegodyphus lineatus* (Latreille, 1817) їх число досягає 9600.

Кожна павутинна трубочка пов'язана тільки з одною залозою і складається з двох частин: більш товстої базальної і більш тонкої кінцевої. У павуків роду *Araneus* описані три основних типи павутинних трубочок. Базальна частина павутинних трубочок I-го типу представлена високим вузьким циліндриком з абсолютно паралельними краями, кінцева частина трубочки тонка і пряма. Трубочки II-го типу («павутинні конуси») дуже масивні в своїй кінцевій частині і сильно склеротизовані біля основи. III-тій тип трубочок має невелику конусовидну базальну частину і тонку зігнуту кінцеву частину.

Кожна павутинна бородавка характеризується певним числом трубочок того чи іншого типу. Передні павутинні бородавki павуків роду *Araneus* мають 60-70 трубочок II-го типу і тільки одну велику трубочку III-го типу. Середні павутинні бородавki цих же павуків не мають трубочок I-го типу, лише задні бородавki мають повний набір трубочок всіх типів. Форма і число павутинних трубочок часто відрізняються в різних родин павуків. У павуків родини *Araneidae* павутинні трубочки малі і багаточисельні. У павуків родини *Gnaphosidae* павутинні трубочки в невеликому числі і порівняно великі. У павуків роду *Tegenaria* (*Agelenidae*) трубочки всіх трьох павутинних бородавок подібні і належать до одного і того ж типу. У павуків родини *Theridiidae* крім трьох описаних вище типів трубочок є дуже великі так звані «павутинні циліндри», що позбавлені кінцевої частини.

Черевце павуків завершується невеликим дох або трьохчлениковим анальним горбиком, біля основи якого лежить анальний отвір. У деяких випадках (наприклад, у павуків родини *Oecobiidae*) анальний горбик оснащений густим віночком дуже довгих волосків.

Звукові (стридуляційні) органи в павуків різних родин розташовані на різних частинах тіла і складаються із зубчиків або шипів і з протиставлених їм щільних волокнистих або зморшкуватих поверхонь. Звуки виникають під час руху однієї частини органу відносно іншої. У павуків родини *Megalomorphae* звукові органи представлені видозміненими щетинками, що розташовані на хеліцерах і на стегнових члениках пальп. Тертя цих щетинок викликає чіткі звуки, що розрізняє навіть людське вухо. У представників родини *Araneomorphae* зустрічаються найрізноманітніші типи будови звукових органів. Найбільш вивчені звукові апарати самців павуків родини *Theridiidae*, що розташовані на поверхнях черевця та головогрудей, що стикаються. У цьому випадку передня сторона черевця над стебельцем несе низку зубчиків, а головогруді – низку тонких борон. Звуки, що випромінює апарат цього типу дуже слабкі, людське вухо їх не сприймає. У павуків виду *Antistea elegans* (Blackwall, 1841) (*Agelenidae*) звуковий апарат складається з дрібних розсіяних зубчиків на передній частині головогрудей і двох помітних плям зі щільно притиснутих розширених щетинок на передній частині черевця. У самців з роду *Leptiphantes* (з родини *Linyphiidae*), а також у *Sicariidae* частини звукового апарату розташовані частково на хеліцерах, частково на стегнах пальп. У самців *Rhaebothorax brocchus* (L. Koch, 1872) та *Eboria caliginosa* Falconer, 1910 з родини *Micryphantidae* поверхні звукового апарату представлені легеневидами кришечками, яким протиставлений зубовидний відросток тазиків останньої пари ніг.

Поведінка павуків відрізняється незвичайною складністю. У період розмноження, при будівництві лігвищ, під час полювання спостерігаються такі явища як «весільні танці», що супроводжуються інколи «весільними подарунками», своєрідні способи копуляції, що пов'язані з використанням пальп, які функціонують як копулятивні органи самця,

високорозвинені будівельні інстинкти та інстинкти турботи про потомство, різноманітні способи полювання. Дослідження цих явищ, що з точки зору біології виключно загадкові, почалось ще в ХІХ столітті і триває досі.

У залежності від тривалості періоду статевої зрілості, копуляції, яйцекладіння всі павуки можуть бути розбиті на три основні групи. Евріхронні види спарюються і відкладають кладку яєць протягом тривалого періоду – всього літа і осені (такі види як *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823), осені і всієї зими (*Leptyphantus cristatus* (Menge, 1866)) або інколи протягом всього року (*Porrhomma egeria* Simon, 1884). Час статевої зрілості в стенохорних видів обмежений 1 – 2 місяцями або навіть кількома тижнями в році. Наприклад, *Uloborus walckenaerius* Latreille, 1806 розмножується тільки в травні, *Diaea dorsata* (Fabricius, 1777) розмножується тільки в травні та червні, *Xysticus sabulosus* (Hahn, 1832) – тільки в жовтні. У диплохронних видів спостерігається два періоди розмноження, що припадають, наприклад, на весну і осінь (вид *Coelotes inernis* (L. Koch, 1872)) або на літо і зиму (*Micrargus herbigratus* (Blackwall, 1854)). В особливу групу слід виділити види з еврихронними самками і стенохронними самцями. До таких видів належить *Pirata latitans* (Blackwall, 1841).

Перед спарюванням самці павуків заповнюють спермою бульбус копулятивного апарату, використовуючи для цього особливу сперматичну сіточку. Тільки самці роду *Segestria* наповнюють сперматофор безпосередньо зі статевого отвору. Сперматична сіточка буває трикутною (*Theridium*, *Araneus*, *Linyphia*), чотирикутною (*Ego*, *Tegenaria*) або навіть лінійною (*Scytodes*, *Palpimanus*). Самець випускає на сіточку краплю сперми і занурює в неї кінець пальп. Сперма заходить в сперматофори бульбусу через особливий канал. Спосіб заповнення спермою копулятивного апарату і положення самця під час цього специфічні і характерні для кожної родини павуків і навіть для кожного роду павуків. Наприклад, самець каракурта (*Latrodectus tredecimguttatus* Rossi, 1790) виплітає на павутині самки П-подібну нитку з кількома перемичками і утримує її в третій парі ніг. Потім самець випускає крапельку сперми на поперечну перекладину П-подібної павутинки, яка вже після цього переноситься вперед на рівень пальп. Пальпи почергово приставляються до краплі сперми і заповнюються нею. Аналогічно роблять павуки родів *Oonops* та *Scytodes*, але в цих павуків самець використовує не П-подібну павутинку, а одну єдину нитку. Павуки родини *Agelenidae* роблять щільну сперматичну сіточку і заповнюють бульбуси спермою, що просякає спермою.

Особливо складну сперматичну сіточку роблять деякі представники родини *Avicularidae* (підряд *Mygalomorphae*), які, щоб запобігти витіканню сперми з сіточки, виготовляють кріплення з павутини, що виділяється спеціальними залозами вентрального павутинного поля, що розташоване між передніми легенями.

Ще більш різноманітні способи «залицання» самців павуків, що безпосередньо передують копуляції і направлені на подолання хижацьких інстинктів самки. Рухи «залицання» або «шлюбні танці» павуків дуже різноманітні, але завжди вони включають вібрації пальп та ніг, ритмічні посмикування черевця. Самці деяких павуків (*Lycosidae*, *Oxyopidae*, *Salticidae*), що мають особливо яскраве забарвлення і особливі «прикраси» з яскравих волосків, стають перед самкою в особливі пози і демонструють свої «прикраси». Самці павуків-тенетників іноді роблять поруч з тенетами самки маленькі шлюбні тенета, на яких влаштовують своєрідні «танці», намагаючись цим привабити самку. Самці, що мають акустичні органи, використовують в тому числі звуки для приваблювання самок. В окремих видів спостерігається піднесення самцями своєрідних «шлюбних подарунків» у вигляді здобичі, що заплутана павутиною. Наприклад це спостерігається у видів *Meta sigmentata* (Clerck, 1757), *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757). Поки самка споживає принесений «подарунок», самець спарюється з нею.

Власне спарювання павуків зводиться до введення емболосу пальпи самця в статеві шляхи самки. При цьому через отвір на вершині емболосу сперма потрапляє в сім'яприймач самки і зберігається там до моменту запліднення яєць. Під час спарювання самець, переважно, використовує одну з пальп почергово, і лише інколи вводиться обидва емболуси одночасно (*Dysderidae*, *Sicariidae*, *Oonopidae*, *Pholcidae*). Пози партнерів під час копуляції своєрідні і

характерні для кожної родини павуків. Іноді пози при копуляції відрізняються навіть в близьких видів, що теж є формою міжвидового бар'єру. Під час копуляції самка часто впадає в стан каталепсії, що буває глибоким. Після копуляції вона виходить з цього стану і дуже часто з'їдає самця (*Argiops*, *Cyrtophora* та ін. павуки). Але в інших видів павуків самець після копуляції встигає втекти (*Araneus* та ін.). Самки павуків роду *Tegenaria* взагалі не з'їдають самців, але нескінченні «залицяння», «танці» настільки виснажують самців, що вони гинуть одразу після копуляції. У павуків-стрибунів самка так само не проявляє агресії до самців.

Яйцекладіння відбувається після 2 – 6 тижнів, а в деяких павуків (*Atypus*) навіть після 8 – 9 місяців після копуляції. Яйця відкладаються в середину кокона, що виготовляється з павутини, що виділяється спеціальними трубковидними залозами самок. У більшості видів павуків у коконі є кілька десятків яєць, але трапляються види, в яких в коконі кілька сотень яєць (*Argiops bruennichi* (Scopoli, 1772) та ін.). Але є види, у яких в коконі дуже мало яєць: тільки 2 (*Oonops*) або тільки 3 (*Pholcomma*) або 8 – 9 (*Archea*).

Найпростіший кокон складається з нечисельних ниток, що ледве тримають яйця (павуки роду *Pholcus*). В інших павуків кокон має міцні, іноді подвійні стінки з павутини. Під час будівництва такого кокона самка виготовляє спочатку основну пластину з рихлим крайовим валиком і відкладає на неї яйця. Потім кладка прикривається криючою пластиною. У павуків родин *Agelenidae*, *Dysderidae*, *Gnaphosidae* кокон має плоску або сочевичну форму, щільно прилягає до субстрату. Якщо кокон розташований відкрито, то він часто маскується шматочками кори, ґрунту, гілочок. У павуків родини *Lycosidae* кокон розташовується окремо від субстрату, обплітається навколо і має кульовидну форму. В інших павуків може мати грушовидну форму. Іноді кокон ускладнюється за рахунок вторинних оболонок. У павуків *Argiops* кокон складається з двох щільних оболонок з товстим шаром бавовнистої тканини між ними. Іноді між оболонками лишається простір і майструється багатокамерний кокон (павуки роду *Philodromus*). У павуків роду *Micaria* (*Clubionidae*) вторинна, зовнішня оболонка кокона утворюється за рахунок павутинної стінки «гнізда», в якому розташовується самка. Утворюється гніздо-кокон, що розділене на дві частини – в одній половині сидить самка, а в іншій яйця.

Тільки деякі види павуків не проявляють турботи про нащадків і не охороняють свої кокони (павуки роду *Zelotes*). Більшість павуків доглядають за коконами, іноді перетаскують кокони з місця на інше місце. Самки мандрівних форм постійно носять кокон з собою прикріплюючи до бородавок або тримаючи хеліцерами. Іноді турбота про потомство проявляється тільки до вилуплення нащадків з яєць, іноді самки продовжують носити молодих павучків на черевці. Іноді самки охороняють і годують молодих павучків, що лишаються в гнізді. У павуків виду *Pardosa amentata* (Clerck, 1757) через 2 – 4 дні після вилуплення молоді павучки покидають черевце матері і розповзаються. Турбота про потомство на цьому завершується. У павуків виду *Coelotes terrestris* (Wider 1834) молодь лишається в гнізді матері 34 дні після виходу з кокону. Протягом всього цього часу самка охороняє і годує молодих павучків.

Кокони павуків переважно розташовуються в середині гнізда, в якому теж знаходиться самка, що охороняє кладку яєць. Крім того, гніздо може служити притулком для молодих павучків в перші дні їх життя. Гнізда павуків дуже різноманітні. В одних випадках в якості гнізда використовується лігво, в якому павук живе постійно. Нора в павуків-норників (павуки родів *Lycosa*, *Aporosoma*, багато видів з родини *Mygalomorphae*) або лігво мисливських тенет павуків-тенетників (деякі *Theridiidae*, *Araneidae*, всі *Dysderidae*) служать для самки гніздом під час яйцекладіння і вирощування молоді. В інших випадках павук переважно не робить лігвища, але в період розмноження будує спеціальну конструкцію для кокона, яку Вагнер назвав «псевдогніздом». Гнізда такого типу характерні для багатьох *Salticidae*. Самка виготовляє псевдогніздо, в якому не живе.

В окремих видів павуків спостерігався факультативний або постійний партеногенез.

Яйця павуків відносно крупні, багаті на дейтоплазму, вкриті двома оболонками – жовточною оболонкою та хоріоном. Яйця запліднюються: спермою, що міститься в

сім'яприймачах самки, під час яйцекладки. Самки павуків можуть відкладати незапліднені яйця, але лише інколи спостерігається розвиток незапліднених яєць (партеногенез). Факультативний партеногенез виявлений у видів *Filistata insidiatrix* (Forskål, 1775), *Teutana triangulosa* (Walckenaer, 1802) (= *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802)), *Olios sericeus* (Kroneberg, 1875). Деякі види тропічної родини Ochyroceratidae не мають самців і розмножуються тільки партеногенетично.

Перша постембріональна стадія розвитку павуків різко відрізняється від усіх інших стадій і отримала назву пренімфи. Пренімфа нездатна до руху і не може харчуватися. Її тіло вкрите ембріональною кутикулою, що не має зчленованих мембран. Німфи павуків доволі рухомі, але ще не здатні до самостійного живлення і пошуку їжі. Німфи суттєво відрізняються від дорослих павуків, у них на відміну від дорослих павуків недорозвинені очі, недорозвинені отруйні залози, павутинні органи, хеліцери, максили. Стадії пренімфи та німфи павуки переживають у коконі. Павуки наступних преімагінальних стадій ведуть самостійний спосіб життя, активно живляться і відрізняються від дорослих павуків тільки недорозвиненими статевими органами. Імагінальний період розвитку – це період статевої зрілості. Переважно статевозрілі павуки не линяють, але у видів родини Mugalomorphae линьки спостерігаються навіть на імагінальній стадії розвитку.

Линька павуків відбувається в дві фази. Спочатку здійснюється скидання щитка головогрудей і звільнення черевця, лише потім відбувається звільнення придатків просоми. Перша фаза линьки триває 30 секунд, друга – кілька годин. Загальне число линьок відмінне і залежить від розмірів павука. Дрібні види здійснюють від 4 до 8 линьок, а найбільш крупні – від 10 до 13 линьок. Самці переважно мають менше число преімагінальних вікових груп і відповідно переживають менше число линьок. Час розвитку павуків може коливатися від кількох місяців до кількох років. Особливо повільно розвиваються крупні тропічні види павуків. Так, *Aphonopelma hentzi* (Girard, 1852) розвивається до стадії імаго в залежності від погодних умов від 8 до 13 років. Дорослі самці цього виду живуть тільки 2 – 3 місяці, а дорослі самки – 10 років або навіть довше. Більшість видів європейської фауни встигають завершити весь цикл розвитку протягом літнього сезону. У лабораторних умовах при температурах 25°C вдень і 15°C вночі розвиток павука *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757) триває біля 3 місяців. Але в природі цей вид розвивається протягом 6 місяців, є моновольтним видом, що дає одну генерацію в рік. По типу моновольтних видів розвиваються *Araneus folium* (Schrank 1803), *Araneus ocellatus* (Roewer, 1942), а також більшість інших видів павуків помірних широт. Полівольтними видами, що утворюють 2 – 3 генерації протягом року, є окремі види родин Linyphiidae та Micryphantidae, а також у видів *Araneus displicatus* (Hentz, 1847) (Araneidae), *Philodromus rufus* Walckenaer, 1826, *Philodromus aureus* (Clerck, 1757) (Thomosiidae), *Paraphidippus marginatus* Chickering, 1944 (Salticidae). Деякі, головним чином південні щодо походження, європейські види павуків розвиваються 2 – 3 роки. Цими видами є *Eresus niger* Canestrini et Pavesi, 1868 (= *Eresus kollari* Rossi, 1846), *Scytodes thoratica* (Latreille, 1802), *Hypotiotes paradoxus* (C. L. Koch, 1834), раса великого розміру *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770).

Взимку розвиток павуків помірних широт переважно призупиняється, настає діапауза. Але павуки-синантропи розвиваються цілолорічно, безперервно. Окремі види дуже дрібних павуків родини Micryphantidae спарюються і відкладають яйця виключно взимку. Субтропічні та тропічні павуки-нірники *Nemesia* мають літню діапаузу, яку вони переживають у глухо запечатаній норі.

Зимують павуки на різних стадіях розвитку. У більшості павуків роду *Araneus* зимують яйця, у павуків *Agelena labirintica* (Clerck, 1757), *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757) – зимують німфи в коконі. У видів з родів *Paradosa*, *Trochosa* та інших видів родини Licosidae зимівля відбувається в преімагінальній стадії, тільки в *Alopecosa fabrilis* (Clerck, 1757) з тої ж родини – на стадії імаго. У тих випадках, коли розвиток триває протягом 2 років, зимують різні преімагінальні стадії, як у виду *Trochosa ruricola* (De Geer, 1778). Яйця і нестатевозрілі павуки



зимують у таких видів як *Araneus diadematus* Clerck, 1758. Преімагінальні стадії та дорослі самки зимують у таких видів як *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770).

Місця проживання павуків у природних умовах надзвичайно різноманітні і включають як прісні водойми так і найрізноманітніші наземні стації.

У прісних водах (переважно неплинних чи малоплинних) живе *Argyroneta aquatica* Clerk, 1757 – єдиний павук, що повністю (не частково) пристосувався до водного способу життя. Цей павук дихає атмосферним киснем, але постійно живе під водою в спеціальному, наповненому повітрям павутинному дзвоні, що прикріплюється до водних рослин. У цьому дзвоні здійснюється живлення, спарювання і проходять всі стадії розвитку цього павука.

Багато павуків родин Lycosidae та Pisauridae, що живуть берегами річок, ставків, озер, калюж, чудово бігають поверхневою плівкою води і навіть можуть пірнати під воду, вільно пересуватися дном. Серед таких прісноводних павуків-амфібіонтів найбільш відомі *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757), *Pardosa riparia* (C. L. Koch, 1833), *Pirata hygrophilus* Thorell, 1872, *Pirata piraticus* (Clerck, 1757). Різні види роду *Arctosa* теж відносяться до цієї екологічної групи і зустрічаються на вологому піску на берегах великих стоячих водойм або річок. Ці павуки, рухаючись поверхнею води або річним берегом, орієнтуються за Сонцем, визначаючи його положення згідно площини поляризації променів світла.

Серед павуків є мешканці берегів океанів та морів. Такі види часто живуть в зоні приливів і можуть витримувати перебування в морській воді без повітря. В області літоралі Балтійського моря живуть до 20 видів, при цьому домінуючим видом є *Praestigia duffeyi* Millidge, 1954 (з родини Micryphantidae). Більшість павуків відносяться індіферентно до вмісту солей в ґрунті, але павуки літоралі, навіть якщо вони зрідка і зустрічаються далеко від морських берегів, є типовими галофілами і віддають перевагу засоленим ділянкам біотопу. Так, наприклад, ареал павука-галофіла *Pardosa entzi* (Denis, 1966) (= *Partlosa nigristeris* Denis, 1966) характеризується надзвичайною розірваністю, цей вид нині зустрічається тільки на берегах морів та поблизу континентальних солонуватих водойм. Цей вид виявлений на середземноморському узбережжі Франції, Італії, Хорватії, Чорногорії, на о. Родос, в Криму і одночасно далеко від моря – біля солоних озер Казахстану та Монголії (підвид *estinensis*).

Своєрідна фауна павуків утворюється на болотах і на заболочених луках, де перевагу мають амфібіотичні види родини Lycosidae (роди *Pardosa*, *Pirata* та ін.), а також павукитенетники (Tetragnathidae), що є типовими гігрофілами. На вологих торф'яних болотах домінують різні Micryphantidae, Linyphiidae, деякі з них у своєму поширенні тісно пов'язані зі сфагновими мохами. Торф'яні болота використовуються в якості місць зимівлі молодих павуків родин Thomisidae, Lycosidae. Обоч боліт на листях очерету (*Phragmites communis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1841) часто зустрічається ще один павук-гігрофіл *Clubiona phragmitis* C. L. Koch, 1843.

Наземні павуки, що становлять переважну більшість видів ряду, в залежності від способів полювання на здобич, умов мікроклімату та інших факторів живуть у дуже різних біотопах.

Павуки, що живуть в ґрунті нечисельні, вони заселяють різні заглиблення, порожнини, нори гризунів (*Latrodectus*, *Loxosceles*, *Palpimanus*, *Micaria*, *Sterrhochrotus*), інші – будують самостійно нірки (*Lycosa*, *Eresus*, *Alopecosa*, *Atypus*, *Nemesia*). Павуки, що живуть в нірках гризунів не є специфічними нідиколами, вони заповзають в нірки в пошуках їжі та сховку. Велике число видів павуків зустрічаються під каміннями і на поверхні ґрунту. Найбільш характерні для цих біотопів павуки родини Gnaphosidae (*Zelotes*, *Gnaphosoma* та ін.), Lycosidae (*Pardosa*, *Alopecosa*), Thomisidae (*Oxiptila*, *Xisticus*), Dysderidae (*Dysdera*), деякі Clubionidae та Agelenidae. На поверхні ґрунту зустрічаються також види павуків-стрибунів (Salticidae), деякі з них в період розмноження залізають під каміння, де самки влаштовують гнізда з коконами. У пустелях Центральної Азії цих павуків часто можна бачити бігаючими вдень на розпеченому глинистому ґрунті.

Фауна лісової підстилки представлена багатьма видами з різних родин. Переважно домінуючі види лісової підстилки належать до родин Micryphantidae та Linyphiidae.

Наприклад, у лісах в околицях Осло (Норвегія) домінують види *Centromerus arcanus* (O. Pickard-Cambridge, 1873), *Robertus scoticus* Jackson, 1914, *Astenargus paganus* (Simon, 1884). Але часто тут чисельні види родини Gnaphosidae (*Gnaphosa*, *Zelotes*, *Drassodes*), дрібні Agelenidae (*Cryphoesa*, *Hahnia*), Lycosidae (*Alopecosa*, *Pardosa*, *Trochosa*) та деякі Theridiidae. Загальна чисельність павуків лісової підстилки в середньому складає від 50 до 150 екземплярів на 1 м<sup>2</sup>, але сильно коливається в залежності від типу лісу. Згідно робіт Шиперовича В. Я. в умовах східної Європи в лісовому масиві на 1 м<sup>2</sup> поверхні ґрунту припадає в сосново-дубовому лісі 31 павук, а в сосновому брусничнику – 70 павуків, у заболоченому сосновому лісі – 102 павуки.

Трав'яниста рослинність має свою чисельну фауну павуків. Найбільш багато населені павуками складноцвіті (айстрові), зонтичні, жовтецеві. Мало видів павуків зустрічається на злаках та осоках. Тільки на квітах полюють такі павуки як *Tomisus*, *Misumena*, *Synaema* (Thomisidae). Менш примхливі щодо вибору рослинності павуки *Xysticus*, *Tibellus* з тої ж родини, Oхіорідає та деякі Salticidae, що зустрічаються як на квітах, так і на листях і стеблах рослин. Види павуків родів *Clubiona* та *Chiracanthium* (Clubionidae) дуже часто живуть на трав'янистих рослинах, переховуючись в скручених листках і заплетених павутиною сховищах. Під час розмноження в подібних гніздах сидять самки з коконами. Павуки родини Dictynidae використовують листя рослин як місце для будівництва мисливських тенет. Іноді виявляється, що павуки віддають перевагу окремим видам трав'янистим рослин. Наприклад, дуже дрібний павучок *Theridula ovsjannikovi* (Charitonov et Azheganova, 1951), що поширений в степах, живе на рослині *Aster villosus* (L.), іноді зустрічається на рослинах родів *Artemisia* та *Veronica*.

Поля сільськогосподарських культур мають бідну аранеофауну – одноманітна рослинність, що не утворює замкнутої покрови, несприятлива для низки видів павуків. На полях злакових культур домінують різноманітні Thomisidae, в першу чергу *Xysticus ulmi* (Hahn, 1831); зрідка зустрічаються *Araneus adiatum* Loksa, 1972, *Oxyopes lineatus* Latreille, 1806, *Oxyopes heterophthalmus* (Latreille, 1804), *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844). На полях люцерни зустрічаються *Pachygnatha degeeri* Sundevall, 1830 в Європі, *Oxyopes lineatus* Latreille, 1806 та павуки роду *Xysticus* в Центральній Азії.

Арахнофауна дерев і кущів виключно багата і різноманітна. У листяних лісах переважають Araneidae та Salticidae, в мішаних лісах зростає значення Theridiidae, хоча роль Araneidae суттєва, а в хвойних лісах різко зростає чисельність Lycosidae, Linyphiidae, Thomisidae. Видовий склад павуків змінюється не тільки при переході від хвойних лісів до листяних, але і в залежності від типу лісу. Це пояснюється специфічною приуроченістю окремих видів павуків щодо різних видів дерев. *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823 зустрічається на вільсі (дерева і кущі роду *Alnus*), павук *Zilla diodia* (Walckenaer, 1802) живе тільки на хвойних деревах, павук *Huptyotes paradoxus* (C. L. Koch, 1834) віддає перевагу ялині.

Низка видів павуків є специфічними жителями стовбурів дерев. Деякі види зустрічаються на корі дерев (*Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833), *Philodromus emarginatus* (Schrank, 1803), *Salticus cingulatus* (Panzer, 1797)), інші види павуків живуть тільки під корою дерев (*Coriarachne depressa* (C. L. Koch, 1837), *Araneus umbraticus* Clerck, 1757). Представники невеликої австралійської підродини крібеллятних павуків Matachiinae (Dictynidae) живуть в стовбурах дерев – в ходах комах, що гризуть деревину. Глухої осені та взимку під корою дерев знаходять притулок багато різних видів павуків, що знаходять тут сховок і часто влаштовують павутинні гнізда. Це, зокрема, павуки роду *Clubiona*, у тому числі *Clubiona corticalis* (Walckenaer, 1802), *Clubiona pallidula* (Clerck, 1757).

Крони дерев мають свою фауну павуків, що переважно належать до родини Araneidae. Великі павуки-хрестовики роду *Araneus*, що розкидають свої широкі тенета між гілками дерев, деякі з них влаштовують з листя своєрідний сховок в стороні від мисливських тенет. Дрібні види цієї родини (*Cyclosa*, *Signa*, *Cercidia*) часто заселяють крони дерев. Крім Araneidae для крон дерев і для листя кущів дуже характерна родина Clubionidae, представники якої живуть у згорнутих і скріплених павутиною листках. Крім цього, на листі і гілках дерев полюють на комах павуки-краби (*Philodromus*, *Xysticus*) та павуки-стрибуни (*Heliophanus*, *Dendryphantes*).

Вкрай своєрідна група павуків живе в гніздах мурах та термітів. Жити в гніздах мурах пристосувались жити представники зовсім різних родин: *Thyreosthenius biovatus* (O. Pickard-Cambridge, 1875) з родини Micryphantidae, *Myrmeques attarum* (Roewer, 1935) з родини Clubionidae, павуки з роду *Bucranium* з родини Thomisidae, *Parazodarion vlasovi* (Sytshevskaja, 1937) з родини Zodariidae. З гніздами термітів пов'язані виключно представники родини Oonopidae.

Багато павуків з різних родин заселяють печери і гроти. У кримських печерах виявлені види павуків *Tegenaria taurica* Charitonov, 1947 з родини Agelenidae, *Meta bourneti* Simon, 1922, *Meta merianae* Heimer, 1982 з родини Araneidae, *Leptyphantes knobarum* (Charitonov, 1947) з родини Linyphiidae, *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775) з родини Pholcidae.

Майже всі вищеперераховані види павуків – типові ботріофіли та троглодиди (троглобїонти), що живуть виключно в печерах, тільки вид *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775) живе переважно в темних кутках житла людини, у підземеллях та пивницях. Печерний спосіб життя призводить до втрати забарвлення та редукції очей, особливо чітко це помітно при порівнянні відкритоживучих та печерних видів одного і того ж роду. Зокрема, темнозабарвлений вид *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834) (Linyphiidae) живе на поверхні ґрунту і мають нормально розвинені функціональні очі, а печерний вид *Porrhomma rosenhaueri* (L. Koch, 1872) має бліде забарвлення і сильно редуковані очі. Найбільш виразний приклад редукції очей спостерігається у виду *Stalita taenaria* Schiødte, 1847, в якого атрофуються не тільки очі, але і зорові нерви та оптичні нервові ганглії.

Число відомих видів павуків-синантропів нараховує кілька десятків. У будинках та спорудах людей живуть чисельні види родини Theridiidae (*Teutana castanea* (Clerck, 1757) (= *Steatoda castanea* (Clerck, 1757)), *Teutana triangulosa* (Walckenaer, 1802) (= *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802)) та ін.), всі види роду *Pholcus* і справжні синантропи – *Tegenaria domestica* (Clerck, 1757), *Tegenaria ferruginea* (Panzer, 1804) (Agelenidae). На півдні Палеарктики фауна синантропних видів павуків збагачена переважно за рахунок родини Pholcidae (*Artema transcaspica* Spassky, 1934, *Ceratopholcus maculipes* Spassky, 1934 (= *Crossopriza maculipes* (Spassky, 1934)), *Holocnemus pluchei* (Scopoli, 1763)). До них приєднуються *Uroctea nadiae* Spassky, 1936 (Uroctidae), *Filistata crosbyi* Spassky, 1938 (= *Pritha crosbyi* (Spassky, 1938)) (Filistatidae), *Scytodes strandi* Spassky, 1941 (Sicariidae). Різноманітні Oonopidae часто оселяються в житлі людини і живуть між сторінками книг, в тому числі між сторінками Біблії, де полюють на різних дрібних комах (шкіроїдів, колембол, сіноїдів та ін.)

Всі павуки хижаки, при цьому завжди живляться виключно живою здобиччю. Спіймана здобич перетравлюється за допомогою секрету травних залоз, що виливаються на здобич, чи вприскуються в здобич. Цей секрет має сильну протеолітичну дію. Потім павук засмоктує напівперетравлену розріджену масу. Склад здобичі надзвичайно різноманітний і включає як дрібних хребетних, так і найрізноманітніших безхребетних. Проте, хребетні вкрай зрідка служать здобиччю павуків. Амфібїонтні павуки *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757), *Dolomedes plantarius* (Clerck, 1757) іноді знищують пуголовків та мальків риб, але в цьому контексті цікавим є вид *Diapontia oblongus* (C. L. Koch, 1847) з Південної Америки, для якого дрібні риби служать основною здобиччю. Повідомляється в літературі про факти нападу величезних тропічних павуків Mygalomorphae (з родини Aviculariidae) на амфібій, рептилій, птахів, гризунів. Веллард в своїй монографії наводить фотографію бразильського павука, що нападає на змію, Мариковський П. І. описує живлення тарантула *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) ящірками.

Переважає більшість павуків живиться безхребетними, у першу чергу комахами. Набір видів комах, яких використовують в їжу ті чи інші види павуків залежить в першу чергу від способу добування їжі. Серед павуків-колопрядів (Araneidae), що ловлять здобич за допомогою великих колесовидних тенет, 25,7 % складають Diptera, 18,4 % - Trichoptera, 11,2 % Neuroptera, 10,5 % Hymenoptera, 9,9 % Lepidoptera. Згідно робіт Воронцовського П., *Agriope lobata* (Pallas, 1772) з павуків-колопрядів є головним винищувачем саранових. У живленні інших павуків-тенетників основну роль відіграють Diptera та Hymenoptera і значно в меншій степені – деякі

Homoptera та Hemiptera. Інший склад здобичі в павука *Agelena naevia* Walckenaer, 1805 з Північної Америки, що так само як і *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757) будує воронковидні тенета в низькій траві, безпосередньо над поверхнею ґрунту. За спостереженнями Більзінга, у живленні цього павука 55 % складають Orthoptera, 12 % - мурахи (Formicidae та Myrmicidae), 9 % - Auchenorhyncha і тільки 8 % - Diptera. Дрібні павуки лісової підстилки і верхнього шару ґрунту живляться переважно колемболами (подурами). Особливо часто подурами, яких зараз вважають не рядом, а підкласом, що включає мінімум 3 ряди живляться молоді павучки родини Micryphantidae. Комахи ряду Coleoptera складають основну частину здобичі павуків-норників - тарантула *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) та *Eresus niger* (Rossi, 1846) (= *Eresus kollari* Rossi, 1846). Переважно на жуків полює також павук *Coelotes terrestris* (Wider 1834) (Agelenidae), що виготовляє трубчасті тенета. Переважно павуки нападають тільки на дорослих комах, значно рідше живляться личинками. Здобич *Linyphia triangularis* на 90 % складається з дорослих комах (імаго) і тільки на 10 % з личинок. Еруковидні личинки метеликів та пильщиків особливо часто нехтуються і викидаються з тенет. Багато видів павуків принципово відмовляються жити жуками-навивниками, сонечками, клопами (крім Miridae), бджолиними, різними осама, пильщиками.

Крім комах павуки часто нападають на інших наземних чи водних безхребетних. Так, основну здобич водяного павука *Argyroneta aquatica* Clerk, 1757 становлять водяні ослики (*Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758), але іноді полюють на дрібних молюсків. Наземні ракоподібні (з класу Isopoda) споживаються павуками з роду *Latrodectus* (*Latrodectus mactans* (Fabricius, 1775), *Latrodectus pallidus* O. Pickard-Cambridge, 1872) і середземноморським павуком *Uroctea durandi* (Latreille, 1809). Павуки живляться також багатоніжками та іншими павукоподібними: косариками та кліщами, фалангами, скорпіонами або іншими павуками. Дуже поширений серед павуків канібалізм.

Вузька спеціалізація щодо живлення (монофагія) спостерігається серед павуків вкрай зрідка і властива павукам, що живляться мурахами або іншими павуками. Так, павуки *Dipoena tristis* (Hahn, 1833) та *Theridium riparium* (Blackwall, 1834) (з родини Thiridiidae) нападають тільки на мурах і ніколи не чіпають інших комах. Види роду *Zodarium* теж є типовими мірмекофагами. Павуки двох неспоріднених родин (Mimetidae та Archaeidae) цілком спеціалізуються на живленні іншими павуками і завжди відмовляються від іншої здобичі. Олігофагія є звичним явищем серед павуків. Прикладом олігофагії є живлення павуків-норників, що полюють на різних жуків, але при нагоді не відмовляються від іншої їжі. Нарешті, багато видів павуків нападають на будь-яку здобич, яку можуть здолати. В якості ілюстрації можна навести склад їжі павука *Uroctea durandi* (Latreille, 1809). Цей павук з однаковим ентузіазмом споживав і личинок чорнотілок роду *Tenebrio*, личинок невеликих турунів з родів *Pterostichus* та *Narpalus*, жуків-вусачів з родів *Leptura* та *Tettigonia*, щетинохвісток з роду *Lepisma*, мокриць з родів *Oniscus* та *Porcello*, молодих багатоніжок з роду *Schizophyllum*).

Всі павуки охоче п'ють воду. Коли наявна вода, павуки здатні голодувати дуже довго, протягом кількох місяців. Встановлено, що самки *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758) можуть 1,5 року прожити без їжі.

Способи полювання в павуків різноманітні. Анцестральні павуки мандрівними мисливцями і користувались павутиною тільки для виготовлення коконів. Серед сучасних павуків найбільш близькими до цих анцестральних форм представники родин Lycosidae та Pisauridae, що під час швидкого бігу наздоганяють свою здобич. Павук *Pardosa amentata* (Clerck, 1757) веде денний блукаючий спосіб життя, не будує постійних сховищ, активно переслідує будь-яку здобич, яка тільки йому трапляється.

Але навіть серед Lycosidae деякі види переходять до осілого життя, починають будувати лігва у вигляді земляних нірок. Доволі глибокі вертикальні нірки риють тарантули *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770), *Lycosa narbonensis* Walckenaer, 1806 та інші види роду *Lycosa*. З метою захисту від ворогів тарантули заплітають вхід до нірки павутиною або роблять коспачок. Тарантул *Lycosa singoriensis* Marikovskii, 1956 оточує устя нірки високою трубчкою з часточок ґрунту, що скріплюється павутиною. Павук *Alopecosa opifex* (Pocock, 1899) (=



*Acanthodon opifex* Рососк, 1899) рис нірки і виготовляє кришечку, що сама зачиняється. У цих випадках павуки не блукають в пошуках здобичі, а чекають на неї в норі.

Подібний спосіб полювання з використанням нірки-сховища поширений і серед інших родин павуків. Вельми досконалі земляні нірки часто оснащені шарнірними кришечками, будують павуки родин *Stenizidae*, *Migidae*, *Barychelidae*, *Erisidae*. У павуків роду *Atypus* павутинна вистилка підземної нірки продовжується на поверхні землі у вигляді замкнутої циліндричної трубки, в середині якої сидить павук, що підстерігає здобич. Коли по цій надземній трубці пробігає якась комаха, павук захоплює її прямо крізь павутинну тканину. Пошкоджена трубка при цьому швидко відновлюється.

Різними способами вистежування здобичі на квітах, на листях, на корі дерев, на скелях користуються павуки родин *Thomisidae*, *Sparassidae*, *Clubionidae*. Ці павуки часто мають маскувальне забарвлення, що полегшує полювання на різних комах. Мадагаскарські павуки родини *Archaeidae* живляться виключно іншими павуками і вистежують жертву, що проходить біля, сидячи в засідці. Європейський павук *Ero furcata* (Villers, 1789) (з родини *Mimetidae*) полює за самками павука-колопрядя *Meta segmentata* (Clerck, 1757), імітуючи поведінку самця цього виду. Тропічні види роду *Prynarachne* (з родини *Thomisidae*) надзвичайно точно імітують послід птахів на листях і навіть запах пташиних екскрементів. Цей запах приваблює дрібних мух, що і стають здобиччю павука.

Павуки родин *Salticidae* та *Oxypidae* повільно підкрадаються до здобичі і захоплюють її одним стрибком. Маючи чудовий зір і рухомі трубочкоподібні передні медіальні очі, павуки родини *Salticidae* можуть помітити комаху здалека і точно оцінити відстань до неї. Наприклад, павуки роду *Evarcha* помічають рухому муху на відстані 25 см. Коли муха наближається на відстань 4 см, павук підкрадається до неї і на відстані 1,5 см стрибає на неї.

Деякі павуки не будують спеціальних мисливських тенет, але під час полювання на здобич користуються павутинними нитками. Середземноморський павук *Uroctea durandi* (Latreille, 1809) ловить здобич біля свого лігва, закидуючи жертву довгими і широкими стрічками з клейкої павутини. Деякі тропічні павуки полюють за допомогою однієї клейкої нитки, яку вони кидають на жертву як аркан, а потім підтягують до себе здобич, яка приклеїлась. Такий своєрідний спосіб полювання був описаний для роду *Mastophora* з Америки, для роду *Dicrostichus* з Австралії, для роду *Cladomelea* з Південної Америки. Павуки роду *Cladomelea* павук тримає аркан III та IV парами ніг і швидко розкручує його над собою в горизонтальній площині. Павуки родів *Mastophora* та *Dicrostichus* аркан тримається передніми ногами і не розкручується.

Оригінальний спосіб полювання використовують павуки роду *Scytodes* з родини *Sicariidae* – вони мають дуже великі отруйні залози, які в своїй задній частині перетворені в павутинні залози, що виділяють клейкий секрет. Помітивши здобич на відстані 2 см павуки роду *Scytodes* прискакують на здобич виділенням цих залоз. Рідкий секрет швидко застигає у вигляді зигзагоподібних павутинних ниток, міцно приклеює жертву до субстрату.

Найпростішу павутинну нитку, що пов'язана з ніркою, яка служить прихистком павука, будують павуки родини *Liphistiomorpha*, деякі *Mygalomorpha*, *Erestidae*, *Filistatidae*, *Amaurobiidae* з *Cribellatae*, а також *Dysderidae* з *Ecribellatae*. У павуків з родів *Filistata* та *Amaurobius* тенети складаються з павутинних ниток, що радіально розходяться від входу нірки. Одні з цих ниток підтримують край павутинної вистилки прихистку, інші грають роль сигнальних ниток, що попереджають павука про наближення здобичі, або навіть мисливських крібеллятих ниток, що оснащені клейкою речовиною. Павуки під час полювання на здобич розташовуються біля самого входу в нірку, коли здобич торкнеться сигнальних ниток, що пов'язані з прихистком, вони швидко вибігають назовні, хапають її і знову ховаються в нірці.

Навіть у павуків перерахованих вище родин дуже часто земляна нірка замінюється павутинною трубкою. Але найвищий рівень розвитку тенет цього типу являють собою конструкції павуків родини *Agelenidae*, де устя трубки розширюється у вигляді воронки, що зв'язана з широкими мисливськими тенетами типу тенту або полотнища. Такі воронковидні мисливські тенета будує, наприклад, павук *Agelena labirintica* (Clerck, 1757). Павук чатує біля

входу в трубку-сховок в засідці на комах, що заповзають на тенета. В іншого представника цієї ж родини – *Coelotes terrestris* (Wider, 1834) павутинне мереживо має U-подібну павутинну трубку, до обох кінців якої примикають мисливські тенета. У цьому випадку павук підстерігає здобич біля входу в павутинну трубку.

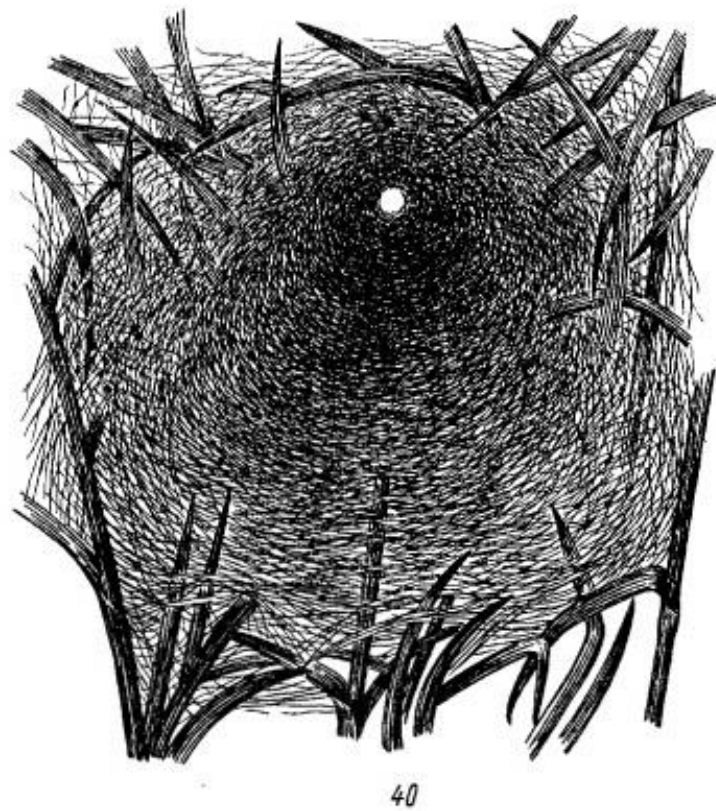
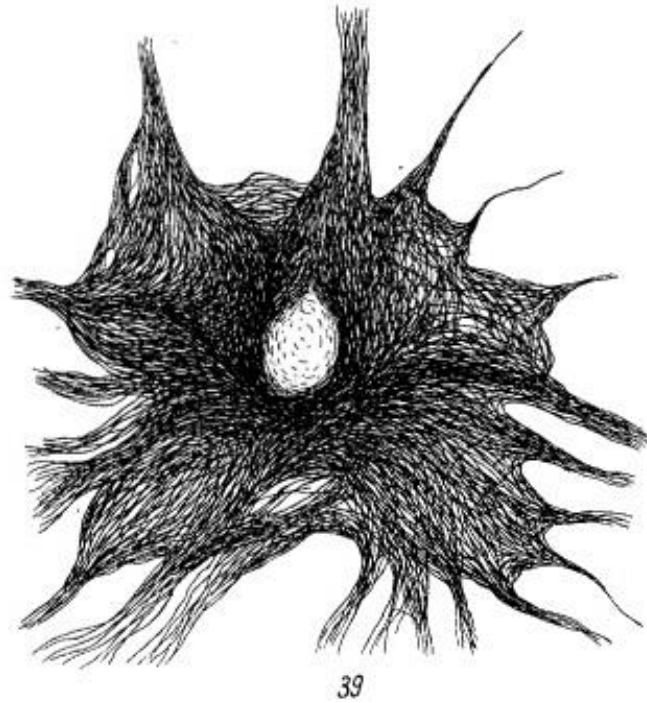
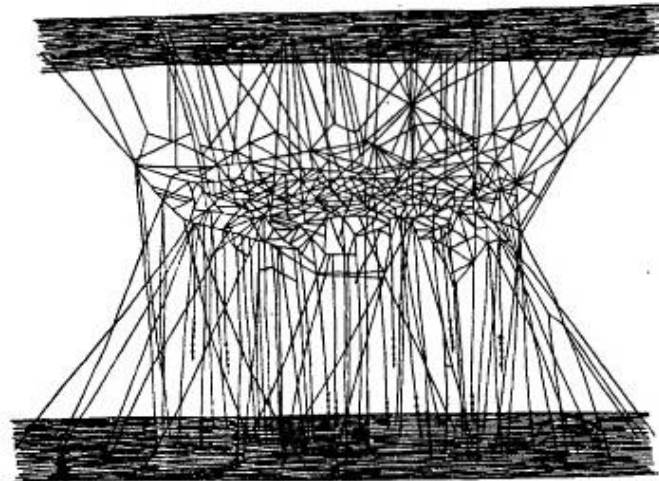
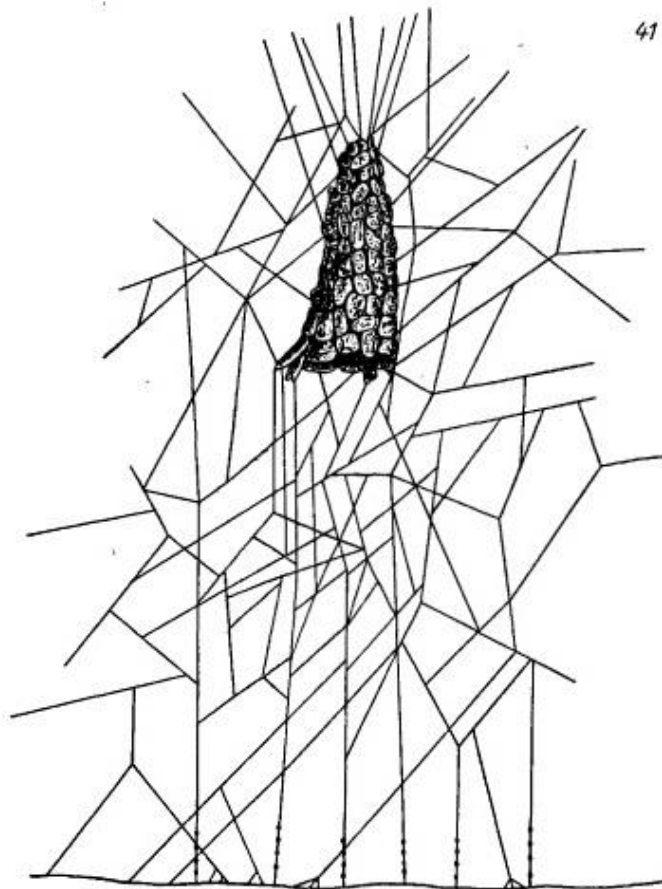


Рис. 148. Мисливські тенета павуків. 39 – тенета павуків роду *Amaurobius* (родина *Amaurobiidae*). 40 – тенета *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757) (родина *Agelenidae*).

Крібеллятні павуки (павуки, у яких внаслідок злиття першої пари павутинних бородавок утворюється крібеллярна пластинка або **крібеллюм** (лат. *cribellum*)) родини Dictynidae виготовляють мисливські тенета, що тісно зв'язані з лігвом з павутини. При цьому павук *Ergatis walckenaeri* (Roewer, 1951) (= *Nigma walckenaeri* (Roewer, 1951)) розташовує клейкі мисливські нитки на поверхні листя дерев, а павук *Dictyna arundinacea* Linnaeus, 1758 тягне мисливські нитки зі сховку, що розташований в розгалуженні гілок, до сусідніх гілок дерева. Павук *Dictyna civia* (Lucas, 1848) виготовляє плоскі мисливські тенета і живе на стінах будинків.



41



42

Рис. 149. Тенета павуків родини Theridiidae згідне робіт Віле. 41 – тенета роду *Steatoda*. 42 – тенета павука *Theridium riparium* Tystshenko, 1971.

Порівняно просте невпорядковане мереживо виготовляють деякі Theridiidae. Але павуки з родів Teutana, Steotoda, Lithyphanes, у багатьох Theridium існує певний порядок в розташуванні окремих елементів мисливського мережива. У цих павуків тенета має горизонтальну покриву з рідкого плетива простих павутинних ниток і вертикальні клейкі нитки, що утворюють пастку для мурах та інших повзаючих комах. Павук *Theridium riparium* Tystshenko, 1971 тенета майструє безпосередньо над землею (не вище 11 см) і оснащені сховком у вигляді ковпачка, на який наклеєні зовні часточки ґрунту. Тенета павуків роду Latrodectus складаються з лігва і мисливських тенет, що має горизонтальну платформу і тонкі вертикальні клейкі нитки.

Дрібні павуки родини Theridiidae іноді селяться на тенетах великих павуків і живляться залишками їжі господаря. Космополітичний вид *Theridium tepidariorum* (C. L. Koch, 1841) (*Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841)) виготовляє своє мереживо на периферії павутини *Cyrtophora citricola* (Forskål, 1775) і може споживати здобич, що потрапила в тенета господаря. Види роду *Argyrodes* – облігатні коменсали, які живуть в тенетах *Cyrtophora* або в тенетах інших великих павуків, живляться здобиччю, яку спіймали господарі, лишаються непоміченими ними, маскуючись, використовуючи свої малі розміри. Істинними коменсалами є всі відомі види роду *Conopistha*, які живуть на тенетах різних Araneidae, Linyphiidae, Agelenidae, Pholcidae, Theridiidae.

Дахоподібні або куполоподібні мисливські тенета виготовляють представники родин Linyphiidae, Agelenidae, Pholcidae, Hupochilidae. Павук *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) та інші павуки родини Linyphiidae майструють тенета у вигляді щільного горизонтального тенту та рухомих ниток, що відходять від нього догори та вниз. Комахи, що пролітають над такими тенетами, зачіпаються за верхні нитки і падають на горизонтальний тент. Павук під час полювання сидить з нижньої сторони тенту і хапає здобич, що падає, прориває хеліцерами щільну павутинну тканину тенту. Павук *Lepthyphantes obscurus* (Blackwall, 1841), на відміну від інших видів родини, влаштовує засідку, сидить головою вниз на стовбурі дерева, а тент майструє не горизонтально, а вертикально. Павук *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833), що теж полює на стовбурах дерев, майструє сильно спрощене неправильне мереживо, що призначене лише для сигналізації про здобич. Багато видів родини Micrphyphantidae, що морфологічно дуже близькі до Linyphiidae, теж мають вторинно спрощені дахоподібні мисливські тенета.

Найбільш досконалі тенета павуків – колесовидні тенета, в яких досягається максимально ефективна поверхня мисливської зони при мінімальних затратах павутини. Такі тенета спостерігаються тільки в чотирьох родинях павуків – Uloboridae, Araneidae, Tetragnathidae, Theridiosomatidae.

Тенета виду *Araneus diadematus* Clerck, 1758 складаються із зовнішньої рами, до якої кріпляться радіуси, що відходять від центральної сітки. Мисливська зона таких тенет утворюється з чисельних спіральних обертів єдиної клейкої нитки. Ця зона відділяється від центральної сітки вільною зоною. В інших видів роду *Araneus* (наприклад, в *Araneus marmoreus* Clerck, 1758) мереживо має аналогічну будову, але іноді зі сховком, що виноситься на периферію або за межі тенет і з'єднується з ними сигнальною ниткою. Сигнальна нитка проходить в порожньому секторі, що позбавлений клейких мисливських ниток. Тенета деяких Araneidae оснащені так званими стабіліментами, що являють собою широкі прямі або зигзагоподібні (іноді пухнасті) стрічки з густої білої павутини. Стабілімент служить для маскування павука і зустрічається в тих видів, що все життя живуть в центрі тенет.

Дуже тонкі, практично невидимі мисливські тенета павуків-колопрядів являють собою прекрасну, майже ідеальну пастку для літаючих комах. Клейкі нитки мисливської зони міцно утримують крила комах, що потрапили туди – у першу чергу двокрилих та перетинчастокрилих, саранових, бабок. Але такі колесовидні тенета менш ефективні для полювання на метеликів, волохокрилих, крила яких вкриті відповідно лусочками або волосками. Радіальна конструкція тенет створює можливість поширення всіх вібрацій, що виникають в тенетах у напрямку до центральної сітки, де переважно сидить павук під час полювання. Визначення місцезнаходження здобичі в межах тенет здійснюється павуком на



основі цих вібрацій. Але в початковій фазі захоплення здобичі павуком *Araneus diadematus* Clerck, 1758 має значення не тільки вібраційний сигнал, але і оптичний. Напрямок руху павука визначається сумісною дією обох сигналів.

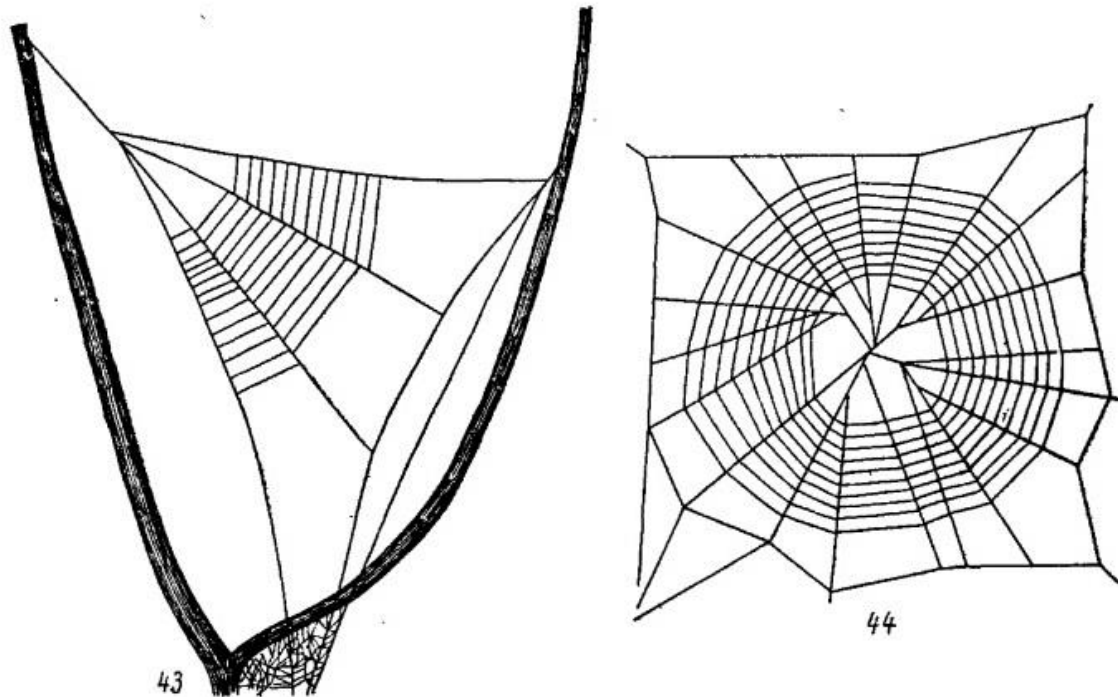


Рис. 150. Мисливські тенета павуків згідно робіт Віле. 43 – тенета павука *Hypotioties paradoxus* (C. L. Koch, 1834) (з родини Uloboridae). 44 – тенета павука *Theridiosoma gemmosum* (L. Koch, 1877) (з родини Theridiosomatidae).

Мисливські тенети павуків-колопрядів переважно мають суворо постійну структуру: постійна кількість радіусів та витків спіральної клейкої нитки, постійна відстань між двома сусідніми нитками та інші параметри – теж постійні – як для конкретного виду так і для конкретного індивідууму. Так, в тенетах дорослої самки *Araneus diadematus* Clerck, 1758 є 39 радіусів, 35 витків спіралі, 1225 точок прикріплення радіусів до спіралі. Тенета нестатевозрілих форм цього ж виду павуків мають типовий для цього виду план будови, але мають збільшене число радіусів і витків спіралі. Типову круглу павутину молоді павуки вже через 2 тижні після виходу з яйця, навіть тоді коли вони зроду звіку не бачили мережива старих павуків. Очевидно, певний порядок у розташуванні і числі основних елементів мисливських тенет являє собою результат запрограмованої спадкової автоматичної поведінки павуків під час будівництва тенет.

Під час майстрування тенет павук *Araneus diadematus* Clerck, 1758 початково виготовляє трьох- або чотирикутну раму і потім тягне радіуси з центру назовні. Кожен раз повертаючись в центр, павук заплітає центральну сітку і розташовану навколо неї прикріплювальну зону. Спіральна нитка виготовляється в два етапи: початково павук тягне допоміжну тимчасову спіраль з кількох обертів сухої павутини, а потім, рухаючись від периферії до центру по цій тимчасовій спіралі, павук тягне дефінітивну спіраль з клейких мисливських тенет. Тимчасова спіраль при цьому поступово знищується. Через кожні 1-2 дні павуки руйнують павутину і виготовляють нову.

Суворо постійні співвідношення між розмірами окремих частин мережива в різних видів павуків-колопрядів можна було б пояснити постійним співвідношенням довжини ніг павука, або регулюючим впливом центральної нервової системи. Перше пояснення незадовільне, бо, наприклад, в павука *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757) передні ноги по відношенню до інших ніг

стають довгими з кожною наступною линькою, а співвідношення частин мисливських тенет лишаються однаковими в павуків усіх вікових груп. Друге пояснення підтверджується результатами дослідів з введенням в гемолімфу павуків речовин, що діють на нервову систему. У цих дослідах спостерігалось сильна зміна структур мисливських тенет після ін'єкції препарату.

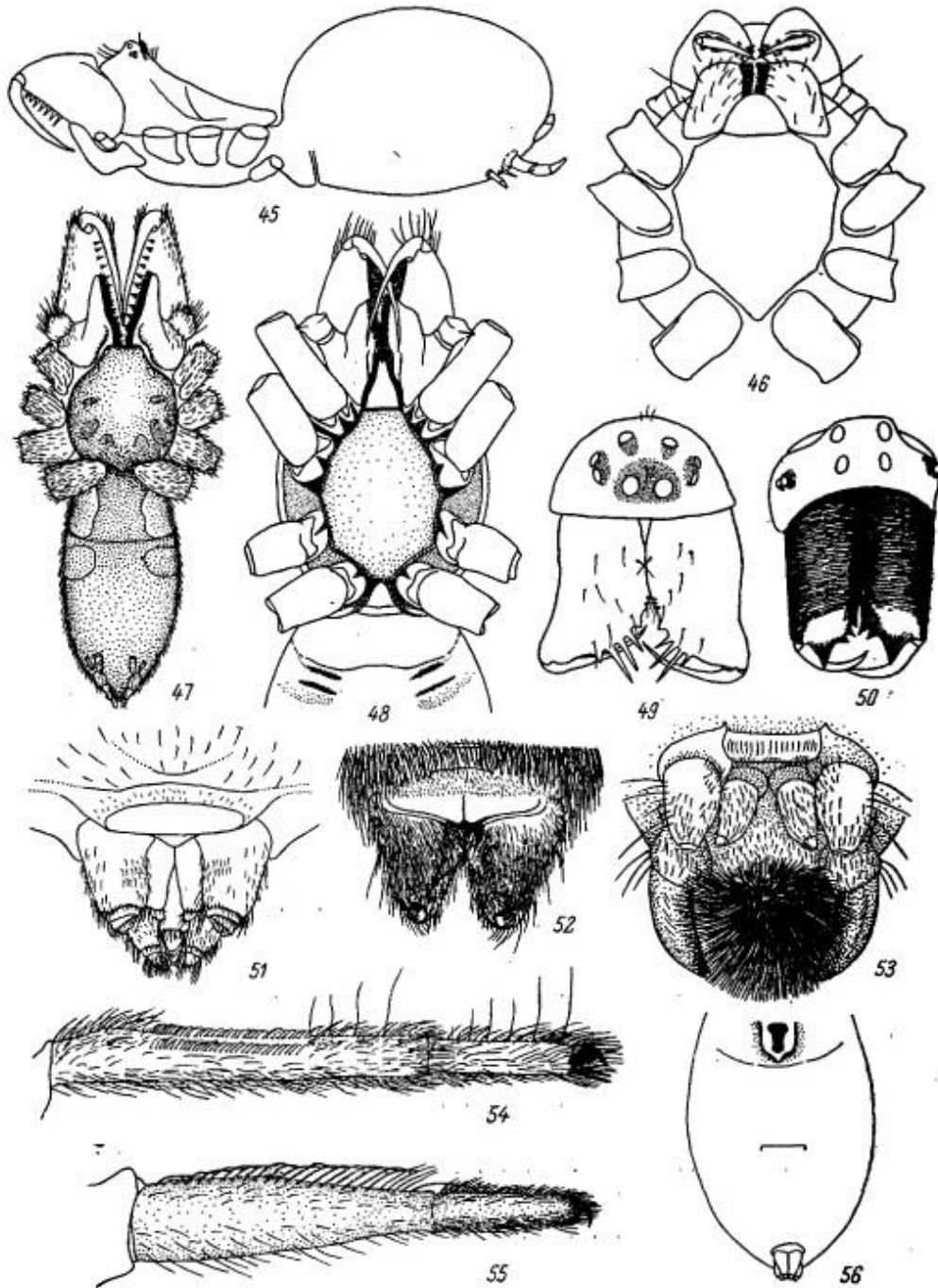


Рис. 151. Особливості морфології павуків згідно робіт Віле та Кастона. 45 – *Atypus* (*Atypidae*), вид збоку. 46 – *Robertus* (*Theridiidae*), головогруди знизу. 47 – *Atypus*, вид знизу. 48 – *Dysdera* (*Dysderidae*), головогруди і основа черевця знизу. 49, 50 – хеліцери і очне поле, вигляд спереду. 49 – *Tarinora* (*Linyphiidae*). 50 – *Araneus* (*Araneidae*). 51, 52, 53 – павутинні бородавки. 51 – *Nuptiotes* (*Uloboridae*). 52 – *Amaurobius* (*Amaurobiidae*). 53 – *Oecobius* (*Oecobiidae*). 54, 55 – лапка та передлапка останньої пари ніг: 54 – *Amaurobius*. 55 – *Dictina* (*Dictiniidae*). 56 – *Anyrphaena* (*Anyrphaenidae*), черевце знизу.

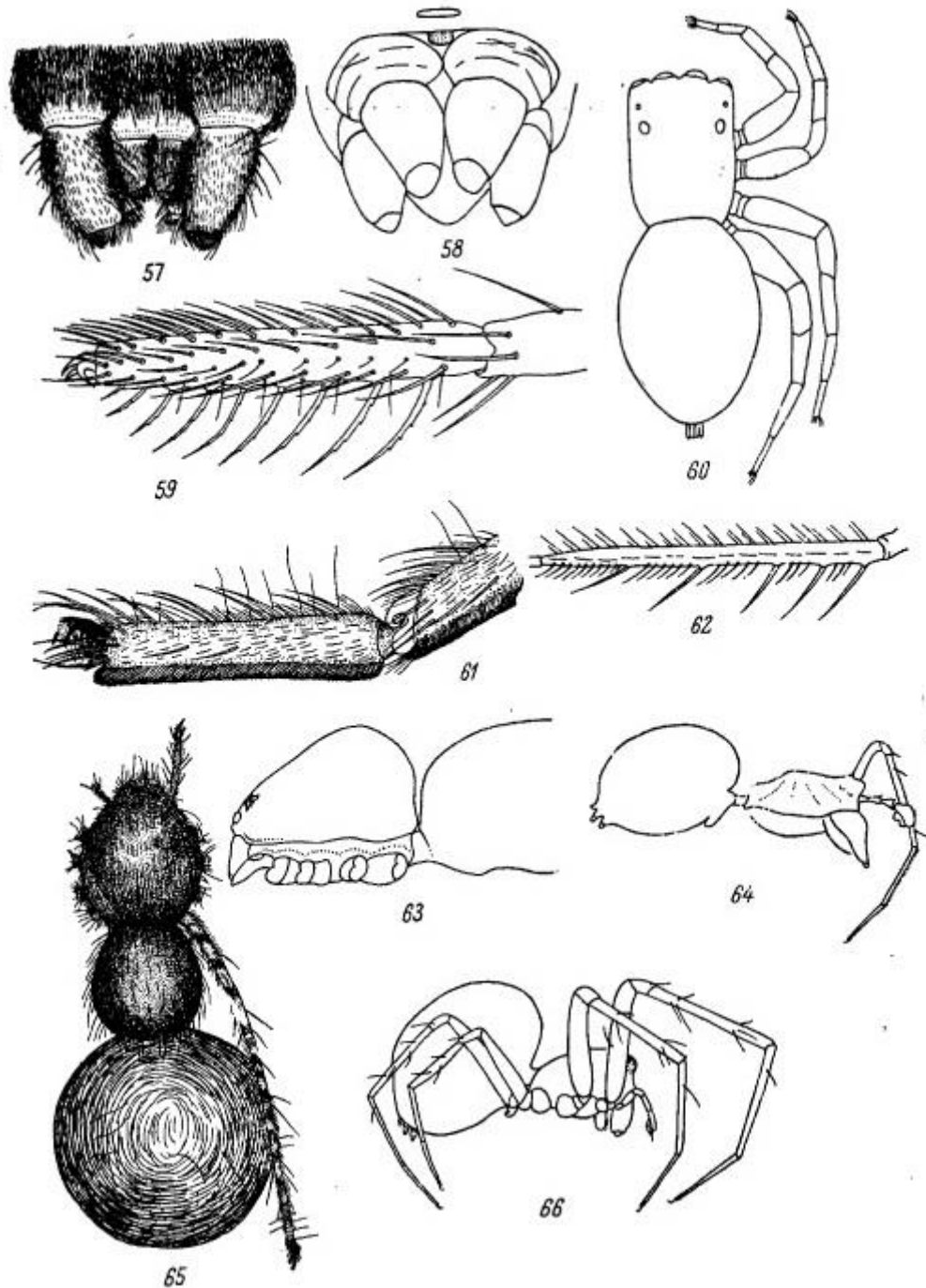


Рис. 152. Особливості морфології павуків згідно робіт Даля, Віле, Кастона. 57, 58 – павутинні бородавки: 57 – *Gnaphosa* (Gnaphosidae); 58 – *Xysticus* (Thomisidae). 59 – *Theridium* (Theridiidae), лапка IV пари ніг. 60 – *Evarcha* (Salticidae), форма тіла, вид зверху. 61 – *Micrommata* (Sparassidae), лапка I пари ніг. 62 – *Mimetus* (Mimetidae), передлапка I пари ніг. 63 – *Scytodes* (Sicariidae), головогруді і частина черевця, вид збоку. 64 – *Meioneta* (Linyphiidae), форма тіла, вид збоку. 65 – *Pardosa* (Lycosidae), самка з яйцевидним коконом, вигляд зверху. 66 – *Lepthyphantes* (Linyphiidae), форма тіла, від збоку.

Мисливські тенета павуків родини Tetragnathidae мають багато подібностей з тенетами Araneidae, але характеризуються відсутністю центральної сітки. Проте, подібний «відкритий центр» виявлений і в деяких Araneidae (наприклад, в павуків з роду *Meta*). Мереживо павука *Eucta kaestneri* Crome, 1954 (= *Tetragnatha reimoseri* (Roşca, 1939)) з родини Tetragnathidae має

порівняно невелике число радіусів (10 – 15) і тільки 8 – 10 завитків мисливської спіралі. Тенета розташовуються на висоті 70 см над землею, а основну здобич павука становлять Nematocera, переважно Tendependidae та Culicidae. Подібні тенета майструють і різні види павуків роду Tetragnatha.

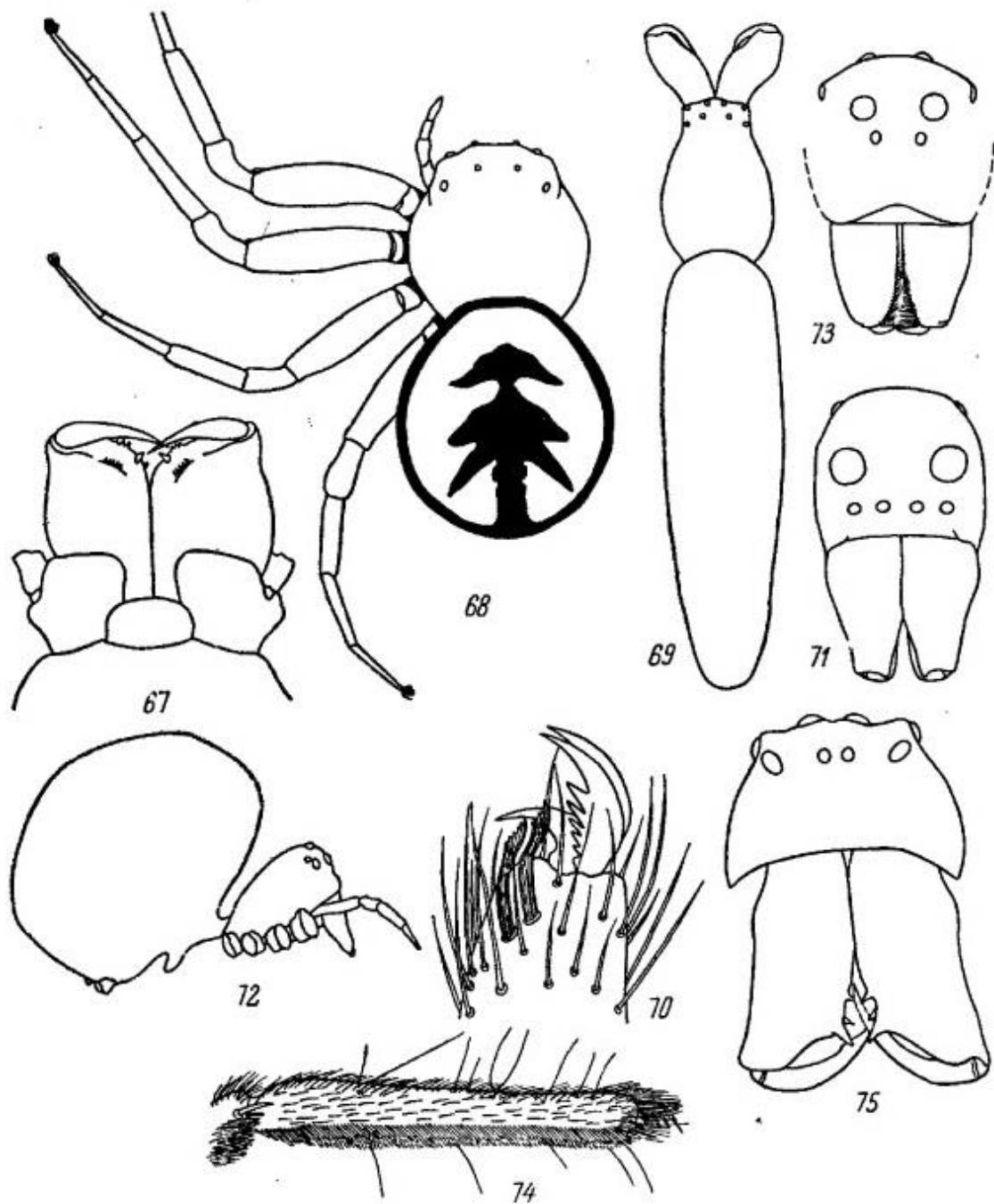


Рис. 153. Особливості морфології павуків згідно робіт Віле та Кастона. 67 – *Meioneta* (Linyphiidae), хеліцери, максіли, нижня губа. 68 – *Synaema* (Thomisidae), форма тіла та малюнок черевця. 69 – *Tetragnatha* (Tetragnathidae), форма тіла, вигляд зверху. 70 – *Araneus* (Araneidae), кінчик лапки IV з прядильними щетинками. 71 – *Pardosa* (Licosidae), голова і хеліцери, вигляд спереду. 72 – *Theridisoma* (Theridismatidae), форма тіла, вигляд збоку. 73 – *Oxyopes* (Oxyopidae), голова і хеліцери, вигляд спереду. 74 – *Lycosa* (Lycosidae), лапка III. 75 – *Bathyphantes* (Linyphiidae), голова та хеліцери, вигляд спереду.



Типові округлі тенета виготовляє павук *Theridiosoma gemmosum* (L. Koch, 1877) (з родини Theridiosomatidae). Довга сигнальна нитка тягнеться від середини мережива і приклеюється до найближчої рослини. Павук розташовується біля центру тенет, сильно натягує сигнальну нитку, вся сітка отримує форму конусовидного мішка. Як тільки комаха торкнеться мисливських тенет, павук відпускає сигнальну нитку і жертва заплутується в клейких мисливських нитках.

Колесовидні мисливські тенети крібеллятних павуків з родини Uloboridae виникли незалежно від схожих на них тенет Araneidae. У павуків Uloborus тенета мають в основному таку ж форму, як в Araneus, але розташовується горизонтально і часто оснащені стабіліментом. У павуків Nuptiotes paradoxus тенета мають тільки один сектор типового окружного мережива з довгою сигнальною ниткою, що утримується павуком. Коли комаха пролітає через такі тенета, павук злегка відпускає сигнальну нитку і захоплює комаху клейкими нитками з «крібеллятною» павутини.

Представники тропічної родини крібеллятних павуків Dinoridae ловлять здобич за допомогою сильно видозмінених окружних тенет. Спостереження африканського павука *Menneus camelus* Роскок, 1902, австралійського павука *Dinopis subrufa* (L. Koch, 1878), американського павука *Dinopis spinosa* Marx, 1889 показали, що всі павуки цієї родини роблять невеликі мисливські тенета у вигляді трикутної або чотирикутної рамочки з натягнутими на неї частими і паралельними клейкими нитками. Змайстроване мереживо під час полювання утримується передніми ногами павука. Коли наближається комаха, павук, розсуваючи передні ноги, розтягує еластичну сітку і обплутує нею здобич.

Серед Uloboridae тенети Nuptiotes являють собою перший, початковий етап редукції повних окружних тенет. Цей процес досягає свого вищого вираження в павука роду *Miagrammopes* з Південної Африки. Цей павук виготовляє тільки одну горизонтальну нитку довжиною 0,9 – 3,6 м. Середня частина цієї нитки вкривається клейкою крібеллятною павутиною. Прикріплюючи один кінець цих лінійних «мисливських тенет» до гілки дерева, павук тримає цю нитку в розтягнутому стані. Як тільки комаха зачіпає нитку, павук миттєво ослаблює її, заплутуючи здобич.

Вторинне спрощення тенет до однієї чи кількох ниток спостерігається в деяких родинах некрібеллятних павуків. У європейських видів роду *Episinus* з родини Theridiidae в мисливських тенетах лишилось всього 2 клейких вертикальних нитки, що посередині з'єднуються поперечною сухою павутинкою, утворюючи Н-подібну конструкцію. Павук сидить на поперечній перетинці тенет, а свої передні ноги розміщує вздовж однієї з вертикальних ниток. У Новій Зеландії живуть павуки роду *Elesanis* з тої ж родини. У них описані лінійні тенети з окремої нитки довжиною 10 см. Цей павук здійснює полювання таким же способом як павуки родини *Miagrammopes*. В окремих випадках, як в павуків з роду *Rachygnatha* з родини Tetragnathidae здатність до майстрування мисливських тенет у дорослих павуків повністю втрачається і зберігається тільки в молодих передімагінальних вікових групах.

Серед хребетних тварин найбільш суттєвими ворогами павуків є комахоїдні птахи, що особливо часто використовують їх для годування пташенят. Дрохва *Otis tarda* Linnaeus, 1758 живиться тарантулами в такій кількості, що шлунок цих птахів буває просто набитий ними. Згідно спостережень Йонова Н. М., соня *Selevinia betpakdalaensis* Belosludov et Bazhanov, 1939 живиться різними павукоподібними і в неволі залюбки поїдає тарантулів. Дрібні ссавці, ящірки, зміє, амфібії активно живляться павуками.

Павуки входять до складу здобичі деяких хижих комах – веспоїдних ос (Vespidae), ктирів (Asilidae), богомолів (Mantidae). Жуки-бронзівки *Pseudospilophorus plagosus* (Boheman, 1857) активно живляться павуками *Stegodyphus mimosarum* Pavesi, 1883, що штучно розводяться в Південній Африці для боротьби з кімнатними мухами. Вовчок *Gryllotalpa unispina* Saussure, 1874 знищує тарантулів ранньою весною, коли павуки малорухомі, загальмовані і майже неотруйні, але влітку самі вовчки є здобиччю тарантулів.

Різні оси-паралізатори з родин Pompilidae та Sphecidae полюють за павуками з знерухомлюють їх вколюючи жалом в нервові ганглії. Такі паралізовані нерухомі павуки ще довго лишаються живими і використовуються осами для вигодовування личинок. Для кожної личинки відловлюється таким чином тільки одна жертва, розміри якої перевищують розміри оси. Мисливські методи ос-паралізаторів різні відповідно до особливостей екології та поведінки їхніх жертв. Так, оса *Episyron tripunctatus* (Spinola, 1808) (= *Pompilus tripunctatus* Spinola, 1808) з родини Pompilidae полює на павуків з роду *Araneus*, легко рухаючись по клейким ниткам їхніх колесовидних мисливських тенет. Відчувши наближення ворога, павук кидається вниз, висне на павутинній нитці, але на цій нитці оса успішно наздоганяє його. Види роду *Pepsis*, що полюють за великими тропічними павуками *Arphonopelma*, часто взагалі не контактують щільно з тілом павука, а паралізують його на певній відстані, зігнувши та витягнувши черевце якомога далі вперед. Особливо складні методи тих ос-помпіль, що паралізують павуків родини Stenizidae, що живуть в глибоких земляних нірках з шарнірною кришечкою. Ці оси легко відкривають кришечку нори і сміливо кидаються в лігво павука.

Складна інстинктивна поведінка паралізуючої оси під час полювання обумовлює сувору спеціалізацію цих комах щодо здобичі. Тому різні види ос-помпіль нападають тільки на певний вид павуків. Встановлено, наприклад, що оса *Anoplius fulgidus* (Cresson, 1865) з Північної Америки нападає лише на амфібіотичного павука *Pirata sedentarius* Montgomery, 1904, оса *Anoplius imbellus* (Banks 1917), з тих же країв, паралізує тільки павука *Pardosa ramulosa* (McCook, 1894). У Фінляндії здобич помпїла *Deuteraenia intermedia* (Dahlbom, 1843) складається виключно павуків родини Thomisidae, переважно з павуків *Xysticus audax* (Schrank, 1803), а в Центральній Азії оса *Pseudagenia rufiventris* (Radoszkowski, 1877) (= *Auplopus rufiventris* (Radoszkowski, 1877)) нападає на павука *Olios sericeus* (Kroneberg, 1875) і лише в рідкісних випадках – на *Oxyopes lineatus* Latreille, 1806.

Павуків вражають найрізноманітніші види паразитів. Дорослі павуки та німфи бувають заражені нематодами з родів *Mermis* та *Gordius*, ендопаразитичними личинками мух з родини Cyrtidae. Але набагато частіше паразитичні комахи, в першу чергу різні їдці (Ichneumonidae, Chalcididae), мухи (Tachinidae, Chloropidae), сітчастокрилі (Mantispidae), розвиваються за рахунок яєць павуків. Їздець *Tromatobia ovivora*, наприклад, відкладає яйця в кокони павуків *Araneus quadratus* Clerck, 1757, *Araneus diadematus* Clerck, 1758. В один кокон паразит відкладає 4 – 8 яєць, але розвивається тільки одна личинка, яка знищує до 75 % яєць павука, потім заляльковується і вилітає наступного року. Згідно робіт Волянської Е. А., цей їздець, а також *Tromatobia concors* (Gravenhorst, 1829) вражають кокони каракурта. Маріковський П. І. наводить ще три види їдців, що паразитують на яйцях каракурта. Найбільш небезпечним ворогом цього павука автор вважає їдця *Gelis marikovskii* Kuzin, 1948, що відрізняється швидким темпом розвитку і може вражати також кокони *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770), *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757), *Lithyphantes paykullianus* Chyzer et Kulczyński, 1894. Кокони американського виду *Latrodectus mactans*, що близький до каракурта, вражається не тільки їдцями, але мухами *Pseudogaurax signatus* (Loew, 1876) з родини Chloropidae.

Павуки належать до числа найважливіших ентомофагів, що знищують величезну кількість комах і обмежують поширення та чисельність шкідливих видів комах. На думку Брістоу, птахи та інші ентомофаги, разом узяті, знищують менше комах ніж павуки. Найпростіші підрахунки підтверджують таке припущення. Наприклад, у лісах Середньої Європи з квітня по жовтень на кожному квадратному метрі спостерігається від 50 до 150 павуків, при цьому кожен павук протягом сезону з'їдає в середньому біля 0,2 г комах. Тому загальна маса знищених павуками комах на площі 1 га за цей період складає:  $100 \times 0,2 \times 10\ 000 = 200\ 000\ \text{г} = 200\ \text{кг}$ , тобто на кожному гектарі лісу павуки знищують щорічно 2 центнери комах, з яких 45 % складають серйозні шкідники лісу.

Значення павуків у знищенні шкідливих комах вивчено досить детально для лісових біоценозів. Встановлено, що в лісах, що ушкоджуються личинками соснової совки (*Panolis flammea* (Denis et Schiffermüller, 1775)), соснового бражника (*Sphinx pinastri* Linnaeus, 1758), метелика-монашки (*Ocneria monacha* (Linnaeus, 1758)), соснового п'ядуна (*Bupalus piniarius*

Linnaeus, 1758), зустрічається біля 50 видів павуків, що знищують цих шкідників на личиночній або імагінальній стадії. Першорядну роль в цьому відіграють такі види павуків як: *Xysticus cristatus* (Clerck, 1757), *Linyphia montana* (Clerck, 1757) (= *Neriene montana* Clerck, 1757), *Agelena labirintica* (Clerck, 1757), *Theridium ovatum* Walckenaer, 1805 (= *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757)), *Salticus scenicus* (Clerck, 1757), *Araneus umbraticus* (Clerck, 1757) (= *Nuctenea umbratica* Clerck, 1757), *Oxyopes ramosus* (Martini et Goeze, 1778). Павуки складають від 50 до 80 % всієї фауни крон дерев. При цьому в змішаному лісі в середньому на кроні одного дерева може бути виявлено: на соснах (*Pinus silvestris* Linnaeus, 1757) – 78 павуків, на ялинах (*Picea excelsa* (L.) H.Karst. 1881) – 222 павука, на дубах (*Quercus robur* Linnaeus, 1757) – 595 павуків, на березах (*Betula verrucosa* Ehrh. (= *Betula pendula* Roth, 1788)) – 76 павуків. Якщо врахувати, що кожен павук здатний знищити щорічно від одного до кількох комах, то можна зрозуміти, наскільки значною може бути роль павуків у регуляції чисельності шкідників хвої та листя дерев. Дійсно, вже давно відмічалось значення павуків у знищенні попелиць, хермесів, листоблішок, листовійок та інших шкідливих комах у лісових біоценозах. Прихованостовбурові комахи лише зрідка стають здобиччю павуків, але в Австралії та Новій Зеландії живуть павуки особливої підродини *Matachiinae* (Ductinidae), представники якого живуть тільки в ходах комах, що гризуть деревину, і живляться цими шкідниками.

З метою раціонального використання павуків для боротьби зі шкідливими комахами в лісі необхідно створювати умови, що сприяють їх масовому розмноженню. Для цього пропонується влаштовувати штучні затінення і підтримувати оптимальну вологість в сухих лісах, накопичувати лісову підстилку для зволоження ґрунту, а також практикувати збір і зберігання зимуючих коконів павуків-тенетників *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758), *Araneus diadematus* Clerck, 1758, *Araneus omoedus* Miller, 1971 (= *Gibbaranea omoeda* (Thorell, 1870)), *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) з наступним розселенням молодих павучків по наперед визначених ділянках лісу. В окремих випадках можлива акліматизація корисних видів.

Велика роль павуків у знищенні шкідливих комах в культурних фітоценозах. У плодовому саду павуки родин Theridiidae та Linyphiidae активно споживають рослиноїдних кліщів, при цьому кількість кліщів, що споживаються, різко зростає зі збільшенням чисельності жертв. Маленькі чорні павуки з родини Micyrphantidae відомі як єдині специфічні вороги подури *Sminthurus viridis* (Linnaeus, 1758), що живе на конюшині в Англії і сильно їй шкодить. Поширений павук *Theridium ovatum* (Clerck, 1757) (= *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757)), що інколи утворює спалахи масового розмноження, знищує небезпечного шкідника – колорадського жука. Деякі павуки живляться бавовниковою попелицею, шкідливу черепашку та інших шкідників сільського господарства.

Павуки знищують велетенську кількість різних членистоногих, що мають медичне значення – гематофагів та види комах, що переносять небезпечні інфекційні захворювання – вірусні, бактеріальні, гельмінтні. Особливо велика роль павуків у знищенні малярійного комара (*Anopheles maculipennis* Meigen, 1818): дорослі комарі входять до складу звичайної здобичі павуків *Pholcus phalangioides* Füssli, 1775, *Philodromus poecilus* (Thorell, 1872), *Megalephthiphantes nebulosus* (Sundevall, 1830), а личинки малярійного комара знищуються павуком-гідробіонтом *Argyroneta aquatica* Clerk, 1757. Паразита людини клопа-блощицю (*Cimex lectularius* Linnaeus, 1758) знищує павук *Thanatus flavidus* Simon, 1875 з родини Thomisidae, кліщ-гематофаг *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) знищується павуком *Teutana triangulosa* (Walckenaer, 1802) (= *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802)) з родини Theridiidae.

На сьогодні досі при організації комплексів заходів біологічної боротьби з шкідливими членистоногими значення павуків як хижаків не враховується і можливості їх використання лишаються нереалізованими. Досі були тільки окремі спроби використання павуків в боротьбі з двокрилим, що залітають в житло людини. У Південній Африці для цієї мети збирали гнізда павука *Stegodephus mimosarium* Pavesi, 1883, що веде гурто-сімейний спосіб життя, і розміщували їх на скотарських фермах. Виявилось, що при використанні тільки одного гнізда павуків чисельність мух за 3 дні зменшилась на 60 %. Розміщуючи на фермі 56 – 80 гнізд цього

виду павуків, вдалось знизити чисельність комах на 99 % протягом 2,5 місяців. Цей дослід показує, наскільки успішно може бути застосування павуків на практиці біологічного метода боротьби з деякими шкідливими комахами та кліщами.

Багато видів павуків (практично всі) є отруйними. Але отрута переважної більшості видів павуків або не токсична для людини, або хеліцери павуків не здатні прокусити тіло людини. Проте, є низка видів павуків, що можуть становити небезпеку а то і смертельну загрозу для людини. Більшість небезпечних видів павуків живуть в тропіках. Небезпечні для людини види павуків є в різних родин, але особливо багаті небезпечними видами павуків родина Theraphosidae з Південної Америки. Але небезпечні для людини види павуків зовсім не виявлені в таких родин як Gnaphosidae, Linyphiidae, Micrurhantidae та в усіх родин групі Cribellatae.

### Основні види отруйних павуків

#### Родини Dipluridae, Atracidae

Рід Atrax - Австралія та Тасманія

*Atrax formitabilis* (Rainbow, 1914) (= *Hadronyche formidabilis* (Rainbow, 1914))

*Atrax modestus* Simon, 1891 (= *Hadronyche modesta* (Simon, 1891))

*Atrax pulvinator* Hickman, 1927 (*Hadronyche pulvinator* (Hickman, 1927))

*Atrax robustus* O. P.-Cambridge, 1877

*Atrax validus* Rainbow et Pulleine, 1918 (= *Hadronyche valida* (Rainbow et Pulleine, 1918))

*Atrax venenatus* Hickman, 1927 (= *Hadronyche venenata* (Hickman, 1927))

*Atrax versutus* (Cambridge, 1877) (= *Hadronyche versutus* (Cambridge, 1877))



Рис. 154. *Hadronyche formidabilis* (Rainbow, 1914) з родини Atracidae.



Рід *Trechona* – Південна Америка

*Trechona adspersa* Bertkau, 1880

*Trechona lycosiformis* (C. L. Koch, 1842)

*Trechona sericata* (Karsch, 1879) (= *Linothele sericata* (Karsch, 1879))

*Trechona uniformis* Mello-Leitão, 1935

*Trechona venosa* Latreille, 1832



Рис. 155. *Trechona venosa* Latreille, 1832 з родини Dipluridae.

### Родина Barychelidae

Рід *Harpactirella* – Південна Африка

*Harpactirella helenae* Purcell, 1903

*Harpactirella karrooica* Purcell, 1902

*Harpactirella lapidaria* Purcell, 1908

*Harpactirella lightfooti* Purcell, 1902

*Harpactirella longipes* Purcell, 1902

*Harpactirella magna* Purcell, 1903

*Harpactirella overdijki* Gallon, 2010

*Harpactirella schwarzi* Purcell, 1904

*Harpactirella spinosa* Purcell, 1908

*Harpactirella treleaveni* Purcell, 1902

### Родина Theraphosidae

Рід *Acanthoscurria* – Південна Америка

*Acanthoscurria atrox* Vellard, 1924 (= *Acanthoscurria paulensis* Mello-Leitão, 1923)

*Acanthoscurria gigantea* Tullgren, 1905 (= *Acanthoscurria musculosa* Simon, 1892)

*Acanthoscurria geniculata* (C. L. Koch, 1841)

*Acanthoscurria juruenicola* Mello-Leitão, 1923

*Acanthoscurria simoensi* Vol, 2000

*Acanthoscurria substernalis* Strand, 1907 (= *Acanthoscurria musculosa* Simon, 1892)

*Acanthoscurria violacea* Mello-Leitão, 1923 (= *Acanthoscurria gomesiana* Mello-Leitão, 1923)

Рід Theraphosa – Південна Америка  
*Theraphosa leblondi* (Latreille, 1804)



Рис. 156. *Theraphosa leblondi* (Latreille, 1804) з родини Theraphosidae.

Рід Lasiodora (видовий склад роду переглядається, багато видів нині визнаються підвидами) –  
Південна Америка

*Lasiodora curtior* Chamberlin, 1917

*Lasiodora saeva* Walckenaer, 1837

*Lasiodora differens* Chamberlin, 1917

*Lasiodora spinapes* Ausserer, 1871

*Lasiodora klugi* C. L. Koch, 1841

Рід Megaphobena – Південна Америка

*Megaphobena robustum* (Ausserer, 1875)

Рід Xenestis – Південна та Центральна Америка

*Xenestis immanis* (Ausserer, 1875)

*Xenesthis monstrosa* Pocock, 1903

Рід Pamphobeteus – Південна та Центральна Америка

*Pamphobeteus antinous* Pocock, 1903

*Pamphobeteus fortis* (Ausserer, 1875)

*Pamphobeteus augusti* (Simon, 1889)

*Pamphobeteus insignis* Pocock, 1903

*Pamphobeteus ferox* (Ausserer, 1875)

*Pamphobeteus ornatus* Pocock, 1903

*Pamphobeteus roseus* Mello-Leitão, 1923 (= *Vitalius roseus* (Mello-Leitão, 1923))

*Pamphobeteus tetracanthus* Mello-Leitão, 1923 (= *Vitalius tetracanthus* (Mello-Leitão, 1923))

## Родина Stenidae

Рід Phoneutria – Південна Америка

*Phoneutria andrewsi* (F. O. Pickard-Cambridge, 1897)

(= *Phoneutria reidyi* (F. O. Pickard-Cambridge, 1897))

*Phoneutria fera* Perty, 1833

*Phoneutria leuderwaldti* (Mello-Leitão, 1923) (= *Phoneutria nigriventer* (Keyserling, 1891))

*Phoneutria ochracea* C. L. Koch, 1847

*Phoneutria paca* (Mello-Leitão, 1922) (= *Phoneutria nigriventer* (Keyserling, 1891))

*Phoneutria reidyi* (F. O. Pickard-Cambridge, 1897)

*Phoneutria rufibarbis* Perty, 1833

### Родина Sicariidae

Рід *Loxosceles* – Африка, Америка, країни Середземномор'я

*Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849)

*Loxosceles rufescens* (Dufour, 1820)

*Loxosceles lutea* Keyserling, 1877

*Loxosceles rufipes* (Lucas, 1834)



Рис. 157. *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) з родини Sicariidae.

### Родина Lycosidae

Роди *Lycosa*, *Hogna* – планета Земля (крім Арктики та Антарктиди)

*Lycosa hispanica* (Walckenaer, 1837)

*Lycosa narbonensis* Walckenaer, 1806

*Lycosa nordenskioldti* Tullgren, 1905

*Lycosa nychthemera* (Bertkau, 1880) (= *Hogna nychthemera* (Bertkau, 1880))

*Lycosa ornata* Perty, 1833 (= *Hogna ornata* (Perty, 1833))

*Lycosa patreana* Holmberg, 1876

*Lycosa poliostoma* (C. L. Koch, 1847)

*Lycosa raptoria* Walckenaer, 1841 (= *Lycosa erythrognatha* Lucas, 1836)

*Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770)



## Родина Theridiidae

Рід *Latrodectus* – планета Земля (крім Арктики та Антарктиди)

*Latrodectus curacaviensis* (Müller, 1776)

*Latrodectus cinctus* Blackwall, 1865

*Latrodectus dahli* Levi, 1959

*Latrodectus geometricus* C. L. Koch, 1841

*Latrodectus hasselti* Thorell, 1870

*Latrodectus hystrix* Simon, 1890

*Latrodectus mactans* (Fabricius, 1775)

*Latrodectus menavoli* Vinson, 1863

*Latrodectus pallidus* O. Pickard-Cambridge, 1872

*Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi, 1790)



Рис. 159. *Latrodectus curacaviensis* (Müller, 1776) з родини Theridiidae.

## Родина Araneidae

Рід *Glyptocranium* – Південна Америка

*Glyptocranium gasteracanthoides* Simon, 1895 (= *Mastophora gasteracanthoides* (Nicolet, 1849))

## Родина Cheiracanthiidae та Clubionidae

Рід *Cheiracanthium* - планета Земля (крім Арктики та Антарктиди)

*Cheiracanthium diversum* Koch, 1873 (= *Eutittha mordax* (L. Koch, 1866))

*Cheiracanthium ferum* O. Pickard-Cambridge, 1897 (= *Cheiracanthium inclusum* (Hentz, 1847))

*Cheiracanthium inclusum* (Hentz, 1847)

*Cheiracanthium lanipes* L. Koch, 1866 (= *Cheiracanthium inclusum* (Hentz, 1847))

*Cheiracanthium punctorium* (Villers, 1789)



*Cheiracanthium subflavus* (L. Koch, 1864) (= *Cheiracanthium mildei* L. Koch, 1864)  
*Cheiracanthium tropicum* L. Koch, 1866 (= *Cheiracanthium inclusum* (Hentz, 1847))



Рис. 158. *Cheiracanthium inclusum* (Hentz, 1847) з родини Cheiracanthiidae.

#### Родина Salticidae

Рід *Dendryphantes* – Південна Америка

*Dendryphantes mordax* (C. L. Koch, 1846)

*Dendryphantes noxiosus* Simon, 1886 (= *Gastromicans noxiosa* (Simon, 1886))

*Dendryphantes sacchi* Simon, 1886



Рис. 159. *Phoneutria fera* Perty, 1833 з родини Ctenidae.

По характеру отруєння людей, що викликається павуками, то їх можна умовно розділити на дві групи: укуси одних павуків викликає місцеву патологічну реакцію, інші павуки вприскують в рану отруту, що має загальну нейротоксичну дію на весь організм людини. До числа найбільш небезпечних павуків першої групи належать павуки роду *Loxosceles*. У 90 % після укусу цими павуками утворюється місцева пухлина, що через 2 – 3 дні вкривається лускатою кіркою. Іноді рани відкриваються, кровоточать, поширюється запальний процес. Людина видужує через кілька тижнів або місяців, в залежності від кількості отрути, що потрапила до рани. Схожі симптоми спостерігаються і після укусу павуками *Glyptocranium gasteracanthoides* Simon, 1895 (= *Mastophora gasteracanthoides* (Nicolet, 1849)), *Lycosa raptoria* Walckenaer, 1841 (= *Lycosa erythrognatha* Lucas, 1836). Смерть, що спостерігається в результаті укусу цих павуків, є результатом вторинної інфекції.

Укус отруйних павуків другої групи (*Latrodectus*, *Ctenus*, *Dendryphantas* та ін.), переважно, викликає сильну біль і призводить до дуже важких наслідків, а іноді і до смерті. Так, з 400 випадків укусу павуком *Latrodectus mactans* (Fabricius, 1775), що зареєстровані в ЗСА до 1936 року, 17 мали летальні наслідки. В Австралії відомо більше 10 випадків смерті людей внаслідок укусу павука *Atrax robustus* O. P.-Cambridge, 1877. Відомі чисельні випадки смерті людей після укусу каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi, 1790).

Отруєння людей токсинами павуків роду *Latrodectus* супроводжується загальним руховим і психічним збудженням, сильними болями по всьому тілі, особливо в області живота та грудей, різкою напруженістю м'язів черевного пресу, надлишковою секрецією слизових оболонок та сильним потовиділенням, дезорієнтацією, брахікардією, порушенням терморегуляції та дихання.

Схожі симптоми спостерігаються в результаті отруєння після укусу павуків з роду *Ctenus*, отрута яких має чітку нейротоксичну дію. Відмічено, що ці павуки інколи випадково потрапляють до Європи з вантажем бананів.

Найбільш дієвий засіб лікування хворих, що отруєні токсином павуків, - це специфічні антитоксичні сироватки. Вперше такі сироватки від імунізованих коней отримали Щербина А. С. та Констансов С. В. у 1903 році. Нині такі сироватки виготовляються на сучасному рівні з використанням молекулярних технологій.

Павутина, що виділяється павуками різних родин, по своїй міцності та еластичності перевищує натуральний шовк. Згідно робіт Харитонова Д. Е., розривне зусилля, в кг на 1 мм<sup>2</sup>, що характеризує міцність тканини, характеризується наступними показниками:

Павутина павуків родин:	<i>Araneidae</i>	175
	<i>Salticidae</i>	88
	<i>Thomisidae</i>	82
	<i>Clubionidae</i>	69
	<i>Theridiidae</i>	45
	<i>Mycriphantidae</i>	40
Натуральний шовк		33 – 43
Штучний шовк		18 – 20
Нейлон		~ 60

Як бачимо, найбільшою міцністю відрізняються павутинні тенета павуків родини *Araneidae*. Але різні види цієї родини теж суттєво відрізняються за рівнем міцності павутини. Серед павуків роду *Araneus* ця ознака особливо сильно варіює, а середня міцність павутини складає (зараз систематика роду *Araneus* переглянута, деякі з наведених нижче видів вже не належать до роду *Araneus*):

<i>Araneus adiantum</i> Walckenaer, 1802	121
<i>Araneus ocellatus</i> Clerck, 1758	122

<i>Araneus folium</i> Schrank 1803	135
<i>Araneus angulatus</i> Clerck, 1757	169
<i>Araneus quadratus</i> Clerck, 1757	199
<i>Araneus marmoreus</i> Clerck, 1757	261
<i>Araneus diadematus</i> Clerck, 1757	261

Окремі павутинні нитки видів *Araneus marmoreus* Clerck, 1757 та *Araneus diadematus* Clerck, 1757 одночасно з високою міцністю мають дуже малу товщину – від 2 до 4 мк. Тому павутина багатьох видів павуків вже давно застосовується в оптичній промисловості для виготовлення деталей в телескопах, мікроскопах, оптичних прицілах та в інших пристроях. Можливе використання павутини і в інших галузях техніки та медицини.

Павутину можна отримати з коконів або безпосередньо з павутинних бородавок. У цьому випадку для отримання павутинних ниток самку кладуть на відтинок м'якого дерева і зміцнюють дужками з м'якого дроту. Потім павутинні бородавки подразнюють щіточкою до того часу, поки не з'являється павутинна нитка. Кінець її закріплюють на U-подібній рамці, на яку спіралью намотують павутину з інтервалом приблизно в 0,5 см. Самки павуків роду *Araneus* можуть бути використані 25 разів з інтервалами в кілька днів і дають до 45 м павутини за один раз.

Ще в XVIII столітті у Франції були спроби використання ниток з коконів павука *Araneus diadematus* Clerck, 1757 у текстильній промисловості, були виготовлені з павутини пальчатки та панчохи. З того часу такі спроби повторювались неодноразово, але масове виробництво таких виробів запустити неможливо. Це екзотика – дорога екзотика.

Фауна павуків України вивчена вкрай недостатньо, тому при дослідженні аранеофауни потрібно набирати якомога більший матеріал. Починаючи дослідження павуків, в першу чергу необхідно проводити дослідження синантропних видів, що зустрічались в кімнатах житлових будинків – як кинутих так і нині населених, у підвагах, пивницях, під навісами, на парканах. Під час досліджень лісових екосистем необхідно ретельно досліджувати стовбури дерев, гілки дерев і кущів, кору, особливо стару і відокремлену від стовбура. Необхідно застосовувати методи стряхування гілок дерев над шматком білої тканини – таким чином досліджувати павуків, що населяють крону дерев. Збір павуків, що живуть на траві та квітах необхідно здійснювати шляхом безпосереднього огляду (при цьому особливу увагу приділяли на листя, що згорнуті в трубочку). Також збір павуків необхідно здійснювати шляхом «косіння» трави звичайним ентомологічним або спеціалізованим аранеологічним сачком. Перший спосіб більш часозатратний, але він дозволяє виявити біологічні особливості павуків, їх зв'язок з певними видами рослин. Під час збору колекційного матеріалу необхідно проводити дослідження лісової підстилки, звертати увагу на характер і особливість ґрунту в кожному біотопі, в кожній екосистемі. Багато видів павуків живе на поверхні ґрунту, ховаючись під різними предметами, що лежать на землі або влаштовують собі постійні глибокі нірки. Таких павуків необхідно шукати спеціально, уважно досліджуючи їх нірки. Особливу увагу слід приділяти відкритим ділянкам, що позбавлені рослинності. Всілякого роду укриття – каміння, сухі дерева, дошки, сухий послід тварин перевертати і обстежувати. Пошук здійснювати необхідно також на поверхні скель та в печерах. Пошук павуків-мірмекофілів необхідно здійснювати шляхом просіювання мурашників ентомологічним ситом. Хоча таких видів вкрай мало, вони становлять особливий інтерес. Своєрідна і чисельна фауна павуків зустрічається в нірках гризунів, що потребує додаткових досліджень. Серед павуків є види, що живуть у воді (такі як *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757) чи на поверхні води, тому необхідно проводити обстеження водойм (гірських річок, потоків, заплав, кляуз, тимчасових водойм) гідрологічним сачком. Крім того, є види павуків, які віддають перевагу прибережним екосистемам і люблять мокрі береги та навколводну рослинність чи дерева, гілки принесені річкою. Тому особливу увагу під час збору матеріалу необхідно приділяти водоймам. Під час відлову павуків необхідно дотримувались техніки безпеки – оскільки всі види павуків є отруйними і деякі види є потенційно небезпечними для людини, павуків слід не брати руками, а стряхували їх в

пробірку зі 70 % етанолом. Іноді павуків ловлять м'яким пінцетом. Дуже дрібні види збираються вологим пензликом. Збір павуків проводять виключно в 70 % розчин етанолу. Павуків збирають в дрібні пронумеровані пробірки з відповідним заповненням робочого журналу, де вказують місце та особливості місцезнаходження спійманих павуків (тип мережива, лігва, рослина, на якій були спіймані павуки, гніздо, кокон та ін.). Деякі види яскраво забарвлених павуків в розчині спирту втрачають колір. Для збереження забарвлення цих видів використовують спеціальну консервуючу рідину, що складалась з гліцерину та 95 % етанолу в пропорції 1:9 з додаванням оцтовокислого плумбуму. Прозорий фільтрат цієї суміші підкислюється краплею льодяної оцтової кислоти. Для вивчення геніталій павуків виготовляють спеціальні препарати з використанням гліцерину та їдкою лугою КОН. Ізольовані геніталії самців висушують від спирту і розміщують в гліцерині для мікроскопічного аналізу. Якщо пальпи та геніталії при цьому були непрозорі, вони виварюються в розчині КОН чи в розчині NaOH і потім швидко переносяться в дистильовану воду, де гематоцоха та придатки швидко вивертаються назовні. Епігіни самок аналізуються в тимчасовому препараті в гвоздичній олії. Іноді необхідно також їх кип'ятити в КОН для дослідження структури сім'яприймачів та їх каналів.

### Сучасна класифікація ряду Павуки (Araneae)

#### Підряд Mesothelae

- Родина † Palaeothelidae
- Родина † Arthrolycosidae
- Родина † Arthromygalidae
- Родина † Pyritaraneidae
- Родина Liphistiidae

#### Підряд Opisthothelae

##### Інфраряд Mygalomorphae

- |                         |                        |                         |
|-------------------------|------------------------|-------------------------|
| Родина Atypidae         | Родина Ischnothelidae  | Родина Euctenizidae     |
| Родина Antrodiaetidae   | Родина Macrothelidae   | Родина Idiopidae        |
| Родина Hexurellidae     | Родина Microhexuridae  | Родина Actinopodidae    |
| Родина Mecicobothriidae | Родина Porrhothelidae  | Родина Migidae          |
| Родина Megahexuridae    | Родина Pycnothelidae   | Родина Nemesiidae       |
| Родина Anamidae         | Родина Rhytidicolidae  | Родина Microstigmatidae |
| Родина Atracidae        | Родина Stasimopidae    | Родина Barychelidae     |
| Родина Bemmeridae       | Родина Hexathelidae    | Родина Theraphosidae    |
| Родина Entypesidae      | Родина Dipluridae      | Родина Paratropididae   |
| Родина Euagridae        | Родина Cyrtaucheniidae |                         |
| Родина Halonoproctidae  | Родина Ctenizidae      |                         |

##### Інфраряд Araneomorphae

- Родина Filistatidae
- Родина Hupochilidae

#### Відділ Synspermiata

- |                        |                      |                          |
|------------------------|----------------------|--------------------------|
| Родина Caponiidae      | Родина Orsolobidae   | Родина Segestriidae      |
| Родина Diguetidae      | Родина Pacullidae    | Родина Sicariidae        |
| Родина Drymusidae      | Родина Periegopidae  | Родина Telemidae         |
| Родина Dysderidae      | Родина Pholcidae     | Родина Tetrablemmidae    |
| Родина Ochyroceratidae | Родина Plectreuridae | Родина Trogloraptoridae  |
| Родина Oonopidae       | Родина Scytodidae    | Родина † Eopsilodercidae |



Родина Leptonetidae

Відділ Austrochiloidea

Родина Austrochilidae

Родина Gradungulidae

Відділ Palpimanoidea

Родина Archaeidae

Родина Huttoniidae

Родина Mecysmaucheniidae

Родина Palpimanidae

Родина Stenochilidae

Родина † Lagonomegopidae

Родина † Micropalpimanidae

Родина † Spatiatoridae

Родина † Vetiatoridae

Відділ Entelegynae

Родина Agelenidae

Родина Amaurobiidae

Родина Ammoxenidae

Родина Anapidae

Родина Anyphaenidae

Родина Araneidae

Родина Arkyidae

Родина Cheiracanthiidae

Родина Cithaeronidae

Родина Clubionidae

Родина Corinnidae

Родина Ctenidae

Родина Cyatholipidae

Родина Cybaeidae

Родина Cycloctenidae

Родина Deinopidae

Родина Desidae

Родина Dictynidae

Родина Eresidae

Родина Gallieniellidae

Родина Gnaphosidae

Родина Hahniidae

Родина Hersiliidae

Родина Homalonychidae

Родина Lamponidae

Родина Linyphiidae

Родина Liocranidae

Родина Lycosidae

Родина Malkaridae

Родина Megadictynidae

Родина Mimetidae

Родина Miturgidae

Родина Mysmenidae

Родина Nesticidae

Родина Nicodamidae

Родина Oecobiidae

Родина Oxyopidae

Родина Penestomidae

Родина Philodromidae

Родина Phrurolithidae

Родина Physoglenidae

Родина Phyxelididae

Родина Pimoidae

Родина Pisauridae

Родина Psechridae

Родина Salticidae

Родина Selenopidae

Родина Senoculidae

Родина Sparassidae

Родина Stiphidiidae

Родина Symphytognathidae

Родина Synotaxidae

Родина Tetragnathidae

Родина Theridiidae

Родина Theridiosomatidae

Родина Thomisidae

Родина Titanoecidae

Родина Toxopidae

Родина Trachelidae

Родина Trechaleidae

Родина Trochanteriidae

Родина Udubidae

Родина Uloboridae

Родина Viridasiidae

Родина Xenoctenidae

Родина Zodariidae

Родина Zoropsidae

### Підряд Мезотельні павуки (Mesothelae)

Підряд Mesothelae об'єднує найпримітивніших і найбільш архаїчних павуків, що дожили до нашого часу. Цей підряд павуків протиставляють всім іншим сучасним павукам, яких об'єднують в підряд Опістотельних павуків (Opisthothelae), що включає інфраряди мігаломорфних і аранеоморфних павуків. Підряд мезотельних павуків налічує близько 100 сучасних видів, що об'єднуються в одну родину Ліфістід (Liphistiidae). Ці павуки живуть у Південно-Східній Азії, Китаї і Японії. Розміри тіла 11 – 35 мм. Liphistiidae живуть у закритих кришкою-люком земляних нірках, від яких розходяться сигнальні нитки (це не властиво павукам підродини Neptathelinae). Це найпримітивніші павуки, відомі вже з карбонових відкладів. Черевце членисте, легень дві пари, павутинних бородавок звичайно 8, вони ще не зміщені на кінець черевця. Хеліцери спрямовані вперед, отруйні залози невеликі, поміщаються всередині хеліцер. Педипальпи великі, майже як ноги. Черевце (опістосома) представників

цього підряду має зовнішню сегментацію: у черевці зберігаються по п'ять оформлених тергітів і стернітів (спинних і черевних півкілець сегментів). Стерніт головогрудей (просоми) вузький. Ці павуки мають низку інших архаїчних рис, таких як наявність двох пар легневих мішків і чотирьох пар павутинних бородавок з членистою будовою (дві серединні пари функціонують тільки у молодих особин). Хеліцери мезотельних павуків мають плагіогнатну будову: перші (базальні) членики їх не спрямовані вниз, як у інших павуків, а розставлені в сторони. Такі хеліцери вважають еволюційно більш прогресивними, ніж ортогнатні хеліцери мігаломорфних і аранеоморфних павуків.

### Родина Ліфістіди (*Liphistiidae*)

Родину павуків *Liphistiidae* виділив і описав арахнолог Тамерлан Торелл у 1869 році, родина включає дві підродини, 8 родів і близько 100 видів павуків середнього розміру з Південно-Східної Азії, Китаю та Японії. Вони є одними з найбільш базальних груп павуків, що дожили до нашого часу. В Японії добре відомий павук Кімура (*Heptathela kimurai* (Kishida, 1920)). Ці павуки будують нірки, які закривають люком-кришечкою.



Рис. 160. *Ryuthela sasakii* Ono, 1997 з підродини Heptathelinae родини Liphistiidae.

Більшість часу павуки цієї родини перебувають в нірках, рідко коли з'являються на поверхні землі. Характеризуються спрямованими вниз кинджалоподібними хеліцерами та сегментованим рядом пластинок на верхній поверхні черевця. Панцир здебільшого плоский, хоча може бути трохи піднятим біля голови. Очі чітко згруповані разом на одному вузлику. Передні серединні очі маленькі, а задні серединні великі та круглі. Бічні очі довгі, ниркоподібні. Дистальні сегменти ніг мають міцні шипи і три кігті. Хеліцери вертикально прикріплені до головогрудей. У минулому часто вважалося, що вони позбавлені отрути, але в 2010 році було показано, що принаймні види роду *Liphistius* мають отруйні залози. Вони активні вночі і живуть багато років. Хоча більшість видів живуть у норах, є види, що живуть у печерах – зустрічаються на стінках печер. І нори, і сховища закриті плетеними люками-кришками. Гнізда-люки зазвичай будують у тінистих місцях з мохом або рідкісною рослинністю. Деякі роблять шовкові смуги, що простягаються від входу в нору. Дорослі самці іноді блукають у пошуках самок, але самки рідко залишають свої нори. Дихальна система складається лише з книжкових легень, що може допомогти пояснити, чому вони відносно неактивні. На сьогодні вважається, що ця родина є монофілетичною групою павуків. У 1923 році Кюкічі Кісіда запропонував розділити родину на дві підродини, *Liphistiinae* і

Heptathelinae, що відповідають родам *Liphistius* і *Heptathela*. Відтоді до родини було додано більше родів, але сучасні філогенетичні дослідження підтвердили поділ на дві підродини. *Liphistius*, єдиний рід підродини *Liphistiinae*, зустрічається тільки в Південно-Східній Азії (Лаос, М'янма, Таїланд, Малайзія і Суматра). *Heptathelinae* зустрічаються далі на північ: п'ять родів у північному В'єтнамі та Китаї та два роди в Японії та на прибережних островах (Окінава, острови Рюкю). На сьогодні родина ліфістиди включає наступні роди:

<i>Ganthela</i>	<i>Qionghela</i>	<i>Songthela</i>
<i>Heptathela</i>	<i>Ryuthela</i>	<i>Vinathela</i>
<i>Liphistius</i>	<i>Sinothela</i>	

Один рід викопних павуків з роду *Cretaceothele* спочатку був поміщений до цієї родини, але згодом його було віднесено до окремої родини *Cretaceotheididae*. Три види з роду *Liphistius*, що живуть у Малайзії, є ендеміками лише однієї або двох печер. Найвідомішим є вид *Liphistius batuensis* Abraham, 1923, який зустрічається в печерах Бату. Також в Малайзії були виявлені види *Liphistius malayanus* Abraham, 1923; *Liphistius murphyorum* Platnick et Sedgwick, 1984 і *Liphistius desultor* Schiödte, 1849. Ці рідкісні види захищені місцевим законодавством, хоча постійні загрози виникають через втрату середовища існування та колекціонування. Вважається, що ці види є ендемічними, і якщо ізольоване середовище існування буде знищено, види зникнуть.

Деякі викопні павуки карбону були віднесені до підряду *Mesothelae*, але єдиною скам'янілістю, яку можна явно віднести до родини *Liphistiidae*, є вид *Cretaceothele lata* Wunderlich, 2015 з крейдяного бірманського бурштину М'янми. Викопний рід був визначений як такий, що має поле очей ширше, ніж у нині існуючих видів цієї родини. Пізніше його помістили у власну монотипну родину.

† **Родина *Arthrolycosidae*** — вимерла родина підряду мезотельних павуків (*Mesothelae*). Скам'янілості, що відносяться до цієї родини, були знайдені у відкладах кам'яновугільного періоду та пермського періоду віком від 359 до 252 мільйонів років тому. Олександр Петрунkevич помістив їх в підряд *Mesothelae*. Однак Пол А. Селден заявив, що вони мають лише «загальний вигляд павуків», із сегментованими черевцями (опістосомами), але без чітких ознак належності до ряду павуків.



Рис. 161. Реконструкція зовнішнього вигляду виду † *Arthrolycosa antiqua* Harger, 1874 родини *Arthrolycosidae*.

Принаймні деякі екземпляри з роду *Arthrolycosa* вважаються павуками, тоді як рід *Eocteniza* «досить проблематично вважати павуком». На сьогодні в цій родині виділяють два роди: † *Arthrolycosa* та † *Eocteniza*. Рід *Arthrolycosa* на сьогодні включає 3 види: † *Arthrolycosa antiqua* Harger, 1874; † *Arthrolycosa carcinoides* Frič, 1901; † *Arthrolycosa wolterbeeki* Dunlop, 2023.

† **Родина Arthromygalidae** вимерла родина павуків. Усі скам'янілості, віднесені до родини, були знайдені у відкладах кам'яновугільного періоду віком від 359 до 299 мільйонів років тому. Олександр Петрункевич вважав їх «мезотелями», тобто поміщеними в підряд павуків *Mesothelae*. Належність цих павуків до підряду *Mesothelae* продовжує лишатися дискусійним. На сьогодні відомо 8 родів цієї родини:

† <i>Arthromygale</i>	† <i>Kustaria</i>	† <i>Protolycosa</i>
† <i>Eolycosa</i>	† <i>Palaranea</i>	† <i>Rakovnicia</i>
† <i>Geralycosa</i>	† <i>Protocteniza</i>	

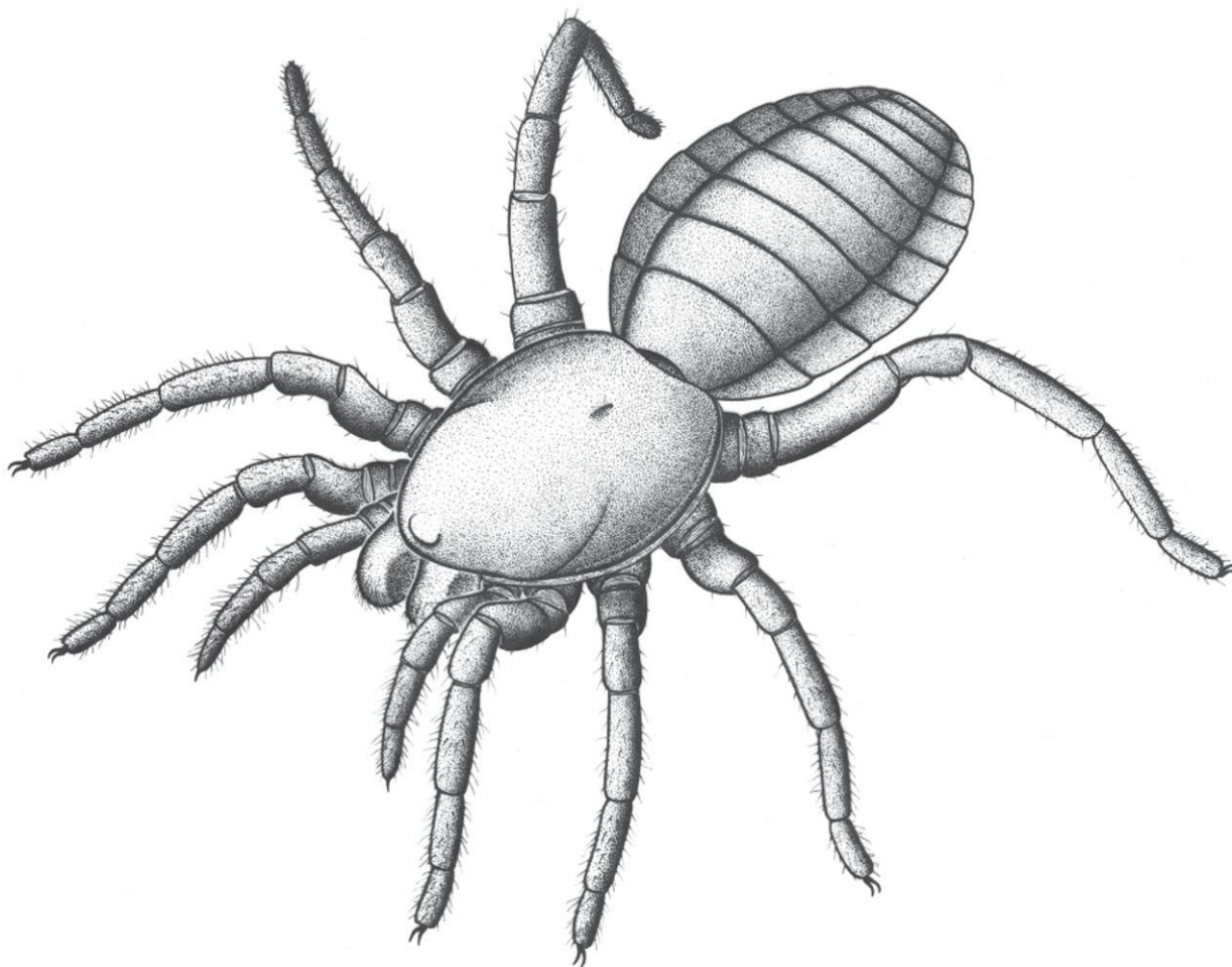


Рис. 162. Реконструкція зовнішнього вигляду виду павука родини † *Arthromygalidae*.

Ще один рід викопних павуків – рід † ***Palaeothele*** – вимерлий рід павуків-мезотелів, в складі якого відомий лише один вид † *Palaeothele montceauensis* (Selden, 1996). Дві скам'янілості були знайдені в Монтсо-ле-Міні, Франція, в залізних конкреційних відкладах пізнього кам'яновугільного періоду стефанського віку, існував приблизно від 304 до 299 мільйонів років тому. Цей рід стоїть осібно серед мезотельних павуків, судячи по всьому його слід виділяти в окрему родину.



### Підряд Opisthothelae

Підряд Опістотельні павуки (Opisthothelae) містить два інфраряди: Мігаломорфні (Mygalomorphae) та Ареноморфні (Araneomorphae) павуки. Підряд характеризується відсутністю сегментації черевця, розташуванням павутинних бородавок на задньому кінці тіла, редукцією нервових гангліїв черевця, сильним розвитком отруйних залоз.

### Інфраряд Мігаломорфні (Mygalomorphae)

Павуки цього інфраряду характеризуються ортогнатною будовою хеліцер: кігтевидні членики орієнтовані паралельно одне одному, і при складанні підгинаються під базальний членник. Крупні павуки – їх розміри саме пов'язують з будовою хеліцер. Відомі з тріасового періоду.

**Родина Павуки-землерії (Atypidae)** характеризується тим, що ці павуки мають короткі і дуже широкі головогруді, голова досить відокремлена і припіднята. Медіальна борона нечітка, вузька. Передня частина головогрудей, що несе очі, сильно підвищується, утворюючи очний горбик. Вісім очей розташовані в два ряди на передньому краї головогрудей. Задні медіальні і латеральні очі дуже близько зсунуті. Проміжок між передніми медіальними очима менший, аніж відстань між медіальними і латеральними очима цього ж ряду. Хеліцери дуже великі, горизонтальні, направлені паралельно поздовжній осі тіла павука. Базальний членник хеліцер знизу без жолобка, але з двома поздовжніми рядами гострих зубчиків.



Рис. 163. *Sphodros rufipes* (Latreille, 1829) з родини Atypidae.

На відміну від всіх інших представників підряду *Megalomorpha* павуки родини *Atypidae* мають добре розвинені щелепні лопаті на тазиках педипальп (максилі). По внутрішньому краю ці лопаті оснащені щільними щетинками, що утворюють цідильний апарат. Нижня губа нерухомо зрослена зі стернальним щитом. Бульбус копулятивного апарату самців порівняно простий в *Colommata*, але оснащений додатковим виступаючим придатком у павуків роду *Atypus*. З'єднання бульбуса з цимбіумом здійснюється за допомогою перетинки, що сильно розрослася, але відокремлена гематоцоха відсутня. Ноги відносно товсті і короткі. Лапки ніг завжди позбавлені скопули і завершуються 3 кігтками, під якими немає пучків прикріплених щетинок. Основні кігтики лапок оснащені кількома нерівними зубцями, додаткових кігтик без зубців. Черевце високе, овальне, вкрите м'якими простими хетами. Органи дихання – дві пари легень, що відкриваються на вентральній стороні черевця 4 легневими стигмами. Копулятивні органи самок прості, позбавлені епігіні. Самки мають велике число сім'яприймачів (до 28 у павуків роду *Atypus*). Анальний горбик явний, розташований над задніми павутинними бородавками. Павутинних бородавок 6. Передні павутинні бородавки невеликі, широко розставлені, двочленикові. Бородавки заднього ряду навпаки, дуже крупні, розставлені ще більш широко, складаються з 3 – 4 члеників. Медіальні павутинні бородавки одночленикові, дуже дрібні, ледве помітні.

Павуки родини *Atypidae* є типовими ботріофілами, живуть в норах і мають темне забарвлення тіла (брунатне або чорне). Нора павуків роду *Atypus* викопується на глибину до 90 см і вистилається в середині павутиною. Над землею павутинна вистилка нори продовжується у вигляді циліндричної трубки довжиною до 40 см, що розташовується на поверхні ґрунту і зверхується сліпо. Ця надземна трубка маскується часточками ґрунту, мохом, корінцями, травою, переважно не помітна. Коли комахи або інші безхребетні пробігають по трубці, павук швидко хапає жертву довгими гачками хеліцер, розриває трубку і несе жертву в нору. Пошкоджена трубка потім відновлюється.

Самці більш яскраво забарвлені ніж самки, набагато менших розмірів – у 2 – 3 рази менші, активно шукають самок. У період розмноження самець залазить в трубку нори самки і розриває поверхню трубки. Самці павуків роду *Atypus* в період розмноження залишають власну нору, знаходять нору самки. Потім обережно стукає по стінках павутини наземної трубки. Якщо самка готова його прийняти, тільки тоді наважується проникнути в середину нори. Копуляція відбувається в норі. Самець і самка після копуляції продовжують жити в середині нори до того часу, поки самка не з'їсть самця. Самка виготовляє мішок для яєць і підвішує його в своїй норі. Яйцекладіння в павуків роду *Atypus* відбувається тільки через 9 місяців після спарювання. Павучки з яєць вилуплюються тільки наступного літа, покидають нору матері і шукають місце для риття власної нори. Живуть павуки родини *Atypidae* довго – до 8 років. При цьому самки досягають статевої зрілості лише на 4 році життя. У дорослому стані павуки продовжують линяти і линяють до 2 разів на рік.

Павуки роду *Atypus* живуть великими колоніями до 100 особин, зустрічаються переважно на піщаному ґрунті. Життя павуків роду *Colommata* досліджено погано. Вони живуть у норах і не будують наземної трубчастої павутини. Павуки роду *Sphodros* будують свої надземні трубки на стовбурах дерев.

Павуки родини *Atypidae* поширені в Африці, Євразії, Північній Америці. Розмір тіла в них до 15 мм. Всі види живуть в норах або під якимись іншими укриттями. Відомо 43 види павуків цієї родини, що об'єднують в 3 роди:

Рід *Atypus* – поширені в Європі, Африці, Північній Америці.

Рід *Colommata* – поширені в південно-східній Азії та в тропічній Африці.

Рід *Sphodros* – поширені в Північній Америці.

Рід † *Ambiortiphagus* – один вид, відомий з відкладів крейдового періоду Монголії.

Викопні види крім крейдового періоду Монголії відомі з еоценового балтійського бурштину.

Цих павуків називають ще нетиповими тарантулами або павуками-торбарями.



**Родина Люкові павуки (Antrodiaetidae)** – невелика родина мігаломорфних павуків, налічує всього 30 видів. Поширені в Північній Америці. Два види є ендеміками Японії - *Antrodiaetus yezoensis* (Uyemura, 1942) та *Antrodiaetus roretzi* (L. Koch, 1878). Вважається, що ці види реліктові, що павуки цієї родини в минулому були поширені більш широко – відомі павуки Antrodiaetidae з відкладів крейдового періоду Монголії. Еволюційно споріднені з павуками родини Atypidae. Раніше виділяли 4 роди Antrodiaetidae: Aliatypus, Antrodiaetus, Atypoides, Hexura. Зараз виділяють всього 2 нині живучих і один викопний: Aliatypus, Antrodiaetus (= Acattyma, =Atypoides, =Brachybothrium), † Cretacattyma. На сьогодні відомо 35 видів павуків цієї родини.



Рис. 164. *Antrodiaetus unicolor* (Hentz, 1842) з родини Antrodiaetidae.

**Родина Карликові тарантули (Mecicobothriidae)** – невелика родина мегаломорфних павуків. Зовні схожі на тарантулів, але набагато менших розмірів (звідси і назва). Поширені в Північній Америці. Розміри тіла не перевищують 1 см. Лише як виняток трапляються вище розміром до 2 см. Хеліцери у них складаються вниз, як і в інших мегаломорфних павуків. Павутинні бородавки видовжені. Живуть під каміннями в тріщинах скель, в ґрунті. Відомо 9 сучасних видів, що об'єднують в 4 роди. 2 викопні види відомі з відкладів крейдового періоду Монголії. Деякі роди нині виділили в окремі родини.

Рід Hexura

Рід Mecicobothrium

Рід † Cretohexura

Рід Hexurella

Рід Megahexura

Рід † Cretomegahexura

**Родина Гексуреліди (Hexurellidae)** – зовсім мініатюрна родина мегаломорфних павуків з якої відомо тільки 1 рід Hexurella і 4 види, що живуть в Мексиці та в західних степах ЗСА (в Каліфорнії та Арізоні).

**Родина Мегагексукшиди (Megahexuridae)** включає тільки один рід і тільки один вид - *Megahexura fulva* (Chamberlin, 1919).

**Родина Актиноподиди (Actinopodidae)** – родина мігаломорфних павуків, що зустрічаються на материковій частині Австралії та в Південній Америці, у лісах. Види цієї родини павуків найбільш поширені в Квінсленді, Австралія. До цієї родини належать так звані павуки-миші (види роду *Missulena*), чиї укуси, небезпечні для життя людини. Характеризуються ці павуки добре розвиненими очима, розширеною передньою частиною головогрудей. Ці павуки мають кремезне чорне тіло довжиною до 35 мм. Головогруді мають форму цибулі. Залежно від виду, черевце чорне або темно-синє з світло-сірими або білими плямами на верхівці. Ноги темні і можуть здаватися тонкими, а голова блискуча чорна. Самки павуків цієї родини кремезніші й більші за самців.



Рис. 165. *Megahexura fulva* (Chamberlin, 1919) з родини Mecicobothriidae або Megahexuridae (за різними класифікаціями).



Рис. 166. *Hexurella pinea* Gertsch et Platnick, 1979 з родини Hexurellidae.



Актиноподіди або павуки-миші живуть у вкритих ґрунтом норах із відкидною верхівкою (люком). Нори можуть досягати глибини 30 см. Призначення нори – притулок і захист від хижаків, захист від високих температур та паразитів. Самці павуків покидають нори в пошуках самок для спаровування, тоді як самки залишаються в норі більшу частину свого життя. Види Actinopodidae є мисливцями засідки, ховаються в своїй норі підстерігаючи здобич, що проходить мимо, полюють переважно вночі, на комах, які потрапляють в радіус лову. Станом на квітень 2019 року відомо 124 види, які об'єднують в такі 3 роди:

Рід Actinopus — поширені в Південній Америці.

Рід Missulena — поширені в Австралії та Чилі.

Рід Plesiolena — поширені в Чилі.



Рис. 166. *Actinopus pusillus* Mello-Leitão, 1920 з родини Actinopodidae.

**Родина Анаміди (Anamidae)** — родина австралійських павуків-мігаломорфів. Вперше ця група павуків була описана як триба арахнологом Еженом Сімоном у 1889 році, потім ця група була піднята до рівня підродина Anaminae родини Nemesiidae, а потім піднесли до рівня родини у 2020 році. Ці павуки були виділені в окрему родину на основі таких морфологічних ознак, як наявність вузької смуги капсул на верхніх щелепах, відсутності спори на гомілках самців (за виключенням павуків з роду Teyloides). Досить сильно отруйні. Є повідомлення про важкі наслідки укусів для людини. Гніздо вистилають павутиною у вигляді латинської літери «У». На сьогодні в складі родини виділяють 10 родів і 143 види:

Рід Teyl

Рід Namea

Рід Chenistonia

Рід Proshermacha

Рід Teyloides

Рід Kwonkan

Рід Swolnpes

Рід Aname

Рід Hesperonatalius

Рід Troglodiplura



Рис. 168. *Aname pallida* L. Koch, 1873 з родини Anamidae.

**Родина Атрациди (Atracidae)** — родина мігаломорфних павуків, широко відомих як австралійські воронкові павуки або атрациди. Цю групу павуків спочатку описали як підродину родини Hexatelidae, але тепер цих павуків визнано окремою родиною. Усі види цієї родини є жителями Австралії. Родина Atracidae складається з трьох родів: *Atrax* (3 види), *Hadronyche* (32 види) та *Plawarra* (1 вид), всього родина включає 36 видів. Деякі види цієї родини виробляють небезпечну для людини отруту, укуси шести видів мають серйозні наслідки для людини. Укуси сіднейського воронкоподібного павука (*Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877) і північного воронкоподібного павука, що мешкає на деревах (*Hadronyche formidabilis* (Rainbow, 1914)), є потенційно смертельними для людини, але після впровадження сучасних методів першої допомоги та протиотрути не було смертельних випадків. Павуки з родини Atracidae мають середні або великі розміри з довжиною тіла від 1 до 5 см, з одним винятковим екземпляром, що досягає 8 см. Вони мають безшерстий панцир, який покриває передню частину тіла. Деякі атрациди мають відносно довгі прядки; особливо це стосується сіднейського воронкоподібного павука (*Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877). Самці мають велику шлюбну шпору, що виступає з середини другої пари ніг. Подібно до інших Mgalomorphae, ці павуки мають кігтевидні членики хеліцер, що спрямовані прямо вниз по тілу, а не один до одного. У них є велика кількість отруйних залоз, які повністю розташовані в їхніх хеліцерах. Їх кігтевидні хеліцери великі та міцні, здатні пробивати нігті та м'яке взуття. Поширені на східному узбережжі Австралії. Окремі екземпляри окремих видів були знайдені на Тасманії, в Південній Австралії, в Квінсленді. Австралійські воронкоподібні павуки будують нори у вологих, прохолодних, захищених місцях існування – під камінням, у та під гнилими колодами, а деякі – на деревах з грубою корою (іноді на висоті метрів над землею). Зазвичай вони зустрічаються в замських парках і чагарниках, рідше на газонах або інших відкритих місцевостях. Для нори характерні неправильні шовкові стрічки, що розходяться від входу. На відміну від деяких споріднених з ними павуків-люків, вони не будують кришок для своїх нір. Вперше цих павуків відкрив та описав арахнолог Карл Людвіг Кох у 1873 році. Тривалий час була дискусія щодо належності цих павуків до певних родин. Тільки у 2018 році на основі молекулярних досліджень їх виділили в окрему родину.





Рис. 169. *Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877 з родини Atracidae.

Щодо їхньої отрути, то цих павуків вважають одними з найбільш небезпечних для людини павуків у світі. Шість видів особливо небезпечні: сіднейський воронкоподібний павук (*Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877), північний воронкоподібний павук (*Hadronyche formidabilis* (Rainbow, 1914)) (мешканець дерев), південний воронкоподібний павук (*Hadronyche cerbera* L. Koch, 1873), воронкоподібний павук Блакитних гір (*Hadronyche versuta* (Rainbow, 1914)), воронкоподібний павук Дарлінг-Даунс (*Hadronyche infensa* (Hickman, 1964)) і воронкоподібний павук Маккварі (*Hadronyche macquariensis* Gray, 2010). Практично всі смертельні укуси людей спричинили самці цих павуків, що блукали в пошуках самок. Цих павуків приваблюють вологі місця, тому часто вони потрапляють в басейни. Вони витримують занурення в воду на багато годин і можуть і під водою завдати смертельних укусів. Заповзають в гаражі та на подвір'я. Всупереч поширеній хибній думці ці павуки не здатні стрибати, але швидко бігають. Небезпека посилюється тим, що ці павуки (на відміну від багатьох інших павуків) завжди впорскують отруту під час укусу. Було задокументовано 13 смертельних наслідків укусів цих павуків. З'явилися наукові дослідження щодо застосування отрути цих павуків в медицині для лікування серцевих захворювань.

Багато різних токсинів міститься в отруті павуків родів *Atrax* і *Hadronyche*. У сукупності ці токсини отримали назву атракотоксини (АСТХ), оскільки всі ці павуки належать до родини Atracidae. Першими конкретними виділеними токсинами були токсини групи  $\delta$ -АСТХ, які виділяє павук *Atrax robustus* O.P.-Cambridge, 1877 ( $\delta$ -АСТХ-Ar1, раніше відомий як робутоксин або атракотоксин), так і павук *Hadronyche versuta* (Rainbow, 1914) ( $\delta$ -АСТХ-Hv1a, раніше відомий як верзутотоксин). Обидва ці токсини викликають такі ж ефекти у мавп, як і у людей.

Вважається, що ці токсини викликають спонтанне, повторюване спрацьовування та подовження потенціалів дії, що призводить до безперервного вивільнення нейромедіатора ацетилхоліну із соматичних і автономних пресинаптичних нервових закінчень. Це призводить до уповільнення інактивації натрієвих каналів нервових клітин, гіперполяризаційного зсуву в залежності активації нервового сигналу. Це, у свою чергу, пригнічує нервово-опосередковане вивільнення медіаторів, що призводить до сплеску ендогенного ацетилхоліну, норадреналіну

та адреналіну. Хоча отрута цих павуків надзвичайно токсична для приматів, для багатьох інших тварин отрута виявляється досить нешкідливою. Ці тварини можуть бути стійкими до дії отрути через наявність IgG і, можливо, перехресно зв'язаних IgG та IgM інактивуючих факторів у їхній плазмі крові, які зв'язуються з відповідальними токсинами та нейтралізують їх.

Симптоми отруєння, які спостерігаються після укусів цих павуків, дуже схожі. Укус спочатку дуже болочий через розмір члеників хеліцер, що проникають у шкіру. Також зазвичай видно сліди проколів і місцеві кровотечі. Якщо відбувається значне отруєння, симптоми зазвичай виникають протягом декількох хвилин і швидко прогресують. Ранні симптоми системного отруєння включають мурашки по шкірі, пітливість, поколювання навколо рота та язика, посмикування (спочатку обличчя та міжребер'я), слиновиділення, слезотечу, прискорене серцебиття та підвищення артеріального тиску. У міру прогресування системного отруєння симптоми включають нудоту, блювання, задишку (спричинену обструкцією дихальних шляхів), збудження, сплутаність свідомості, гримаси, м'язові спазми, набряк легенів (нейрогенного або гіпертензивного походження), метаболічний ацидоз і виражену гіпертензію. Останні стадії важкого отруєння включають розширення зіниць (часто фіксоване), неконтрольоване генералізоване посмикування м'язів, втрату свідомості, підвищення внутрішньочерепного тиску та смерть. Смерть, як правило, є результатом прогресуючої гіпотензії або, можливо, підвищеного внутрішньочерепного тиску внаслідок набряку мозку. Початок сильного отруєння може бути швидким. В одному дослідженні середній час до початку отруєння становив 28 хвилин, причому лише у двох випадках він почався через дві години (коли були накладені перетискаючі пов'язки). Смерть може настати протягом часу від 15 хвилин після укусу до трьох днів. Лікування полягає в накладанні джгута та введення протиотрути – сироватки, що містить імуноглобуліни, які зв'язуються з токсинами цих павуків.

**Родина Барихеліди (Barychelidae)** — родина мігаломорфних павуків. Включає 309 видів у 42 родах. Барихеліди зустрічаються в Австралії, Новій Каледонії, Південній Америці, Африці, Мадагаскарі, Індії, Новій Гвінеї та на островах Тихого океану. Більшість павуків цієї родини риють нори. Наприклад, павуки роду *Sipalolasma* довжиною 20 мм риють нору в гнилій деревині з відкидними люками на кожному кінці. Павуки роду *Idioctis* довжиною 10 міліметрів риють нору глибиною приблизно 5 сантиметрів, трохи нижче рівня припливу, закриваючи отвір тонким люком. Деякі види уникають затоплення, закриваючи свої нори водоізолюючим люком, тоді як інші види цих павуків можуть уникнути потоплення, затримуючи бульбашки повітря у волосках, що покривають їхнє тіло. Деякі представники цієї групи мають утвори схожі на граблі на передній поверхні своїх хеліцер, які використовуються для ущільнення стінок нори. Ці павуки належать до небагатьох павуків, таких як тарантули, які можуть бігати по склу. Деякі види видають пронизливі звуки. Родина включає на наступні роди:

Ammonius	Fijocrypta	Ozicrypta	Strophaeus
Atrophothele	Idioctis	Paracenobiopelma	Synothele
Aureocrypta	Idiommata	Pisenor	Thalerommata
Barycheloides	Idiophthalma	Plagiobothrus	Tigidia
Barychelus	Mandjelia	Psalistops	Trittame
Cosmopelma	Monodontium	Questocrypta	Troglothele
Cyphonisia	Moruga	Rhianodes	Tungari
Cyrtogramomma	Natgeogia	Sason	Zophorame
Diplothele	Neodiplothele	Sasonichus	Zophoryctes
Encycocrypta	Nihoa	Seqocrypta	
Eubranchycercus	Orstom	Sipalolasma	





Рис. 170. *Idiommata iridescens* (Rainbow et Pulleine, 1918) з родини Барихеліди (Barychelidae).

**Родина Беммеріди (Bemmeridae)** — родина африканських та азіатських мігаломорфних павуків, що вперше була виділена та описана арахнологом Єженом Сімоном як триба Bemmerae у 1903 році.



Рис. 171. *Damarchus workmani* Thorell, 1891 з родини Bemmeridae.



У 1985 році рівень цієї групи павуків був піднесений до підродини Vemmerinae, а потім до окремої родини у 2020 році. Родина включає 4 роди:

Рід *Atmetochilus* – 6 видів, Індонезія, Бірма, Таїланд

Рід *Damarchus* – 6 видів, Індія, Малайзія, Індонезія

Рід *Homostola* – 5 видів, Південна Африка

Рід *Spiroctenus* – 30 видів, Південна Африка

**Родина Ктенізиди (Stenizidae)** — невелика родина павуків-мігаломорфів, які будують свої нори з пробковим люком із ґрунту, рослинності та шовку. Їх можна назвати люковими павуками, так само як і інші, подібних до них павуків з родин Liphistiidae, Barychelidae, Cyrtaucheniidae, а також це роблять деякі види павуків з родин Idiopidae і Nemesiidae. Назва походить від характерної поведінки павуків, які роблять на нірках люки та підстерігають здобич з-під них. У 2018 році родина Halonoproctidae була відокремлена від родини Stenizidae. Рід *Stasimopus* був відокремлений в окрему родину Stasimopidae в 2020 році. На сьогодні ця родина складається з двох родів, що містять п'ять нині живучих видів.



Рис. 172. *Steniza sauvagesi* (Rossi, 1788) з родини Stenizidae.

Назва родини походить від грецького слова κτενίζειν – ktenizein, що означає «розчісування» або «прибирання», посилаючись на їхню поведінку безперервного прибирання свого житла, і суфікса «-idae», що означає належність до родини. Родина Stenizidae була вперше описана і виділена Тореллом у 1887 році на основі роду *Steniza*. З моменту появи молекулярної філогенетики та її застосування до павуків, родина була поступово демонтована. Всесвітній каталог павуків містить понад 100 родів, які раніше відносилися до родини Stenizidae, але тепер ці роди передані іншим родинам. На сьогодні до цієї родини належать два нинішні родини і два вимерлих:

Рід *Steniza* – 3 види, Європа, Центральна Азія.

Рід *Cyrtocarenum* – 2 види, Греція, Туреччина.

Рід † *Baltocteniza* – 1 вид, еоцен, балтійський бурштин.

Рід † *Electrocteniza* – 1 вид, еоцен, балтійський бурштин.

Поширені локально – Франція, Італія, Греція, Туреччина, Центральна Азія. Молоді павуки влаштовують свої нори недалеко від нори матері, тому ці павуки зустрічаються великими колоніями.

Вид *Steniza sauvagesi* (Rossi, 1788) вперше описаний у 1788 році П'єтро Россі. Цей вид павуків зустрічається лише в Середземноморському регіоні, головним чином на великих островах Корсика та Сардинія на узбіччях доріг і в прибережній зоні. Ці павуки темного кольору з блискучою головою і можуть досягати 20 міліметрів в довжину. Їхні нори та люки вистелені павутиною, більше ніж у павуків родини *Nemesiidae*. Кришка пастки схожа на корок і може сягати сантиметра в діаметрі. Коли павук помічає здобич (імовірно, відчуючи вібрацію), він відкидає люк, хапає здобич і затягує її в нору. Павук все життя перебуває в норі, фіксуючись за стіни нори ногами. Самці виходять з нір шукаючи самку. Коли самець знаходить нору самки, він здійснює вібраційні рухи по люку нори самки, доки вона не з'явиться на поверхні.

**Родина Ціртаухеніїди (*Cyrtacheniidae*)** - широко поширена родина павуків групи *Megalomorphae*. Як і павуки інших родин виготовляють люки на своїх норах. Ці павуки великі, мають колір від світло-коричневого до чорного. Їхні очі розташовані в два ряди, або прямокутником, або з заднім рядом широким, а переднім вузким. У них відсутні шипи, або схожі на шипи структури на лапках і передлапках I і II (два крайніх членики ніг), які зустрічаються у справжніх люкових павуків (*Stenizidae*).

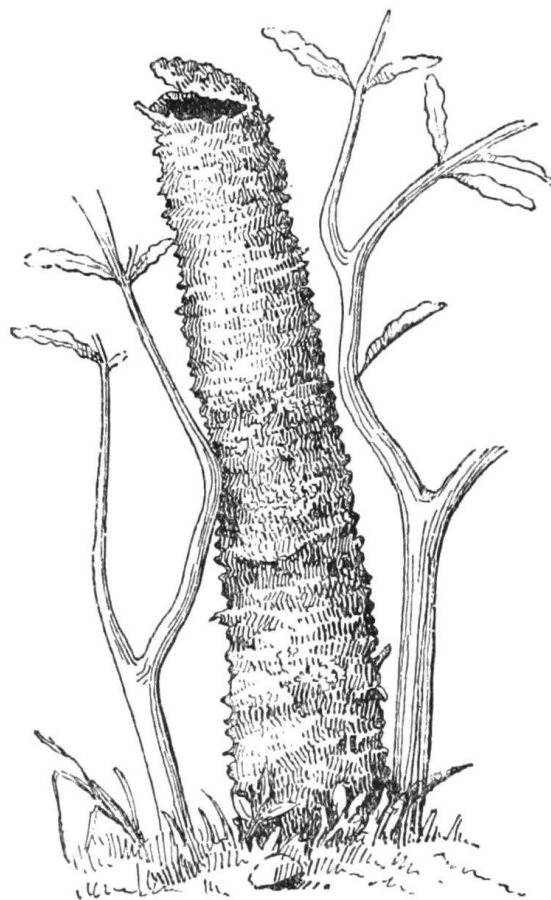


Рис. 173. Зліва - *Anemesia koroneni* (Marusik, Zamani et Mirshamsi, 2014). Справа - гніздо і люк павука *Cyrtachenius latastei* Simon, 1881 з родини *Cyrtacheniidae*.



Багато видів павуків родини *Cyrtachenidae*, але не всі види, роблять подібні до пластин люки до своїх нір, тоді як інші будують пробкові люки, які зазвичай зустрічаються у справжніх люкових павуків. Павуки родини *Cyrtachenidae* поширені в Південній Америці та в Африці. Один досі не описаний рід цих павуків на заході З'єднаний Стейтів зустрічається в горах на великих висотах - 3400 метрів над рівнем моря. Рід *Anemesia* зустрічається тільки в Центральній Азії, а рід *Cyrtachenius* поширюється від Алжиру на північ до Італії, а один вид цього роду зустрічається в ЗСА. Рід *Angka* є ендеміком вологого екваторіального лісу Місцевості Дой-Інтанон в Таїланді. Відомо 93 види і 6 родів цієї родини:

Рід *Acontius* – 12 видів, Африка, Аргентина

Рід *Ancylotrypa* – 43 види, Африка

Рід *Anemesia* – 14 видів, Азія

Рід *Bolostromoides* – 1 вид, Венесуела

Рід *Bolostromus* – 23 види, Південна Африка, Кариби, Панама, Уганда.

Рід *Cyrtachenius* – 14 видів, Алжир, ЗСА

**Родина Павутинники (*Dipluridae*)** – родина павуків інфраяду *Mygalomorphae*. Характеризуються, зокрема, своєрідними колочими рухами хеліцер. Колись до цієї родини належали павуки з роду *Atrax*, але тепер вони належать до окремої родини *Atracidae*. У павуків родини *Dipluridae* на хеліцерах відсутні растелуми (міцні конічні шипи).



Рис. 174. *Linothele fallax* (Mello-Leitão, 1926) з родини *Dipluridae*.

У цих павуків карапакс характеризується тим, що область голови не вище грудної частини. Їхні задні серединні павутинні бородавки значно коротші, ніж задні бічні, які мають три членики, і подовжені (майже такої ж довжини, як їх опістосома). Більшість видів є павуками середнього та малого розміру. Деякі можуть мати розмір близько 15 мм. Деякі види живуть в печерах і мають редуковані очі. Павуки цієї родини часто будують воронкоподібні тенета. Деякі будують нори, вистелені шовком, замість павутини (*Diplura*, *Trechona*, деякі



Linothele та ін.). Зазвичай вони будують свої притулки в тріщинах ґрунту у земляних берегах, у корі дерев, під колодами або в лісовій підстилці листя. Ці павуки поширені в Південній Америці та Карибському басейні, а деякі роди зустрічаються в Австралії та Океанії. На сьогодні відомо 140 видів і 7 родів цієї родини:

Рід Diplura – 18 видів, Південна Америка

Рід Harmonicon – 4 види, Бразилія

Рід Linothele – 63 види, Південна Америка

Рід Masteria – 39 видів, Південна і Центральна Америка, Філіпіни, Океанія.

Рід Siremata – 3 види, Бразилія

Рід Striamea – 2 види, Колумбія

Рід Trechona – 7 видів, Бразилія

**Родина Ентипезіди (Entypesidae)** — родина переважно африканських павуків-мігаломорфів. Вперше ця родина була виділена та описана у 2020 році та включає три роди, які раніше належали до воронкових люкових павуків (родина Nemesiidae). На сьогодні відомо 42 види, що належать до 6 родів:

Рід Afropesa – 3 види, Південна Африка

Рід Brachytheliscus – 1 вид, Південна Африка

Рід Entypesa – 6 видів, Мадагаскар

Рід Hermacha – 17 видів, Африка, Південна Америка

Рід Hermachola – 3 види, Південна Африка

Рід Lepthercus – 11 видів, Південна Африка

**Родина Евагріди (Euagridae)** — родина мігаломорфних павуків. Павуки цієї родини були виділені в окрему групу як триба в 1979 році Робертом Рейвеном, що у 1985 році підніс її до підроддини. У 2020 році Опатова зі співавторами підвищили цю групу до рівня родини.



Рис. 175. *Euagrus guatemalensis* F. O. Pickard-Cambridge, 1897 з родини Euagridae.

Види цієї родини поширені в Австралії та Океанії, Південній і Центральній Америці, в Африці, на острові Тайвань. На сьогодні в родині виділяють 13 родів:

Allothele	Cethegus	Malayathele	Vilchura
Australothele	Chilehexops	Namirea	
Caledothele	Euagrus	Phyxioschema	
Carrai	Leptothele	Stenygrocercus	

**Родина Евктерізиди (Euctenizidae)** — родина мігаломорфних павуків. Назва родини походить від грецького префікса εὖ- (eu-), що означає «цінний» або «добрий», і назви родини павуків Stenizidae. Тобто «хороші ктенізиди». Багато видів цієї родини, але не всі, роблять схожі на люк двері до своїх нір, тоді як інші будують схожі на корок двері, які зазвичай зустрічаються у справжніх люкових павуків. Біологія видів цієї родини малодосліджена. Павуки цієї родини зустрічається майже виключно в З'єднаній Стейтах і в Мексиці. Поширені в ЗСА роди включають *Мурмекіафіла*, *Артостіхус* і *Промурмекіафіла*. Всього відомо 77 видів та 8 родів цієї родини:

<i>Аромастус</i>	<i>Ентіхідес</i>	<i>Неоапахелла</i>
<i>Артостіхус</i>	<i>Еуктеніза</i>	<i>Промурмекіафіла</i>
<i>Криптоктеніза</i>	<i>Мурмекіафіла</i>	



104



105

Рис. 176 . Самець (104) і самка (105) павука *Aptostichus miwok* Bond, 2008 з родини Euctenizidae.





Рис. 177. Нора павука *Promyrmekeiaphila clathrata* (Simon, 1891) з відкритим (внизу) і закритим (вгорі) люками.



**Родина Галонпроктіди (Halonoproctidae)** — родина мігаломорфних павуків, що відокремили від родини Stenizidae у 2018 році. Види родини широко поширені в Північній та Центральній Америці, Австралазії, Азії, Південній Європі та Північній Африці. Один вид зареєстрований у Венесуелі в Південній Америці. Це відносно великі павуки темного кольору, які живуть у норах із люком.



Рис. 178. *Bothriocyrtum californicum* (O. P.-Cambridge, 1874) з родини Halonoproctidae.

Павуки родини Halonoproctidae середніх та великих розмірів. Вони будують нори з люком, схожим на округлі двері або корок. Їхній колір коливається від світло-коричневого до чорного, переважно, без будь-яких помітних відміток на тілі. Головогруді зазвичай без волосків і мають лише кілька колючок. Груди довші, ніж ширші, і мають сигіли принаймні в задній частині. Очі розташовані в два-три ряди. Самки не мають виростів на ногах, але мають унікальні вигнуті, схожі на шипи утвори з боків ніг I і II. Самці мають вирости на лапках принаймні деяких ніг, часто на всіх. Їхні передні ноги мають помітні шипи та виступи на дистальних сегментах; їхні задні ноги мають більші шипи. Найявні дві пари павутинних бородавок: задня серединна пара коротка і несеgmentована, задня бічна пара довша, але все ще коротка, і має три членики, апікальний найкоротший. Жіночі сперматеки непарні. Чоловіча пальпальна цибулина має тонкий емболіум і тримається на безостистому цимбіумі. На сьогодні відомо 83 види, що об'єднують в 6 родів:

<i>Bothriocyrtum</i>	Ummidiinae	Ummidia
<i>Cyclocosmia</i>	Conothele	
<i>Hebestatis</i>	Latouchia	

Павуки цієї родини поширені в Північній та Центральній Америці, в Карибському басейні, в Середземномор'ї, кілька видів знайдені в Венесуелі, в західній Африці, в Австралії та Океанії.



**Родина Гексателіди (Hexathelidae)** — родина мігаломорфних павуків. Це одна з родин павуків, відомих як павуки-тунельники або воронкові павуки. У 2018 році класифікацію родини було суттєво переглянуто – багато родів було перенесено до родин Atracidae, Macrothelidae та Porrhothelidae. Ці павуки середнього або великого розміру, довжина тіла коливається від 1 до 5 см. Тіло зазвичай в три рази довше, ніж ширина.



Рис. 179. *Hexathele hochstetteri* Ausserer, 1871 з родини Hexathelidae.

Ці павуки темного кольору, від чорного до коричневого, з блискучим панциром, що покриває передню частину тіла. Подібно до споріднених з ними диплурідних павуків, гексателіди, переважно, мають видовжені павутинні бородавки. Видовжені задні павутинні бородавки та інші особливості морфології роблять родину Hexathelidae схожою на родину Dipluridae, і павуки-гексателіди вважалися підродиною діплурід до 1980 року. Як і інші Mygalomorphae, ці павуки мають хеліцери, які спрямовані прямо вниз і не перетинаються один з одним. У цих павуків є велика кількість отруйних залоз, які повністю розташовані в їхніх хеліцерах. Ці хеліцери та їх останні членики великі та потужні. На сьогодні у цій родині відомо 47 видів і 7 родів:

Рід *Bumainiella* – 4 види, Австралія  
 Рід *Hexathele* – 20 видів, Нова Зеландія  
 Рід *Mediothele* – 6 видів, Чилі  
 Рід *Paraembolides* – 8 видів, Австралія

Рід *Plesiothele* – 1 вид, Австралія  
 Рід *Scotinoecus* – 4 види, Чилі, Аргентина  
 Рід *Teranodes* – 2 види, Австралія

**Родина Панцирні павуки або Ідіопіди (Idiopidae)**, також відомі колючі люкові павуки — велика родина мігаломорфних павуків, вперше описана арахнологом Єженом Сімоном у 1889 році. *Idiopidae* будують нори, а деякі види закривають їх спеціально зробленими дверцятами, що мають вигляд люків. Павук *Prothemnops siamensis* Schwendinger, 1991 з Таїланду, довжина якого становить приблизно 2 см, будує свій притулок на березі річки у вертикальному схилі берега вологих тропічних лісів. Кожна нора має два або три входи, які ведуть в основний тунель. У павуків великі тіла, схожі на тіла тарантулів. У більшості видів самці мають шпору

на ногах, яка використовується для знерухомлення самки та запобігання їй від укусів під час процесу спаровування. Бічні задні павутинні бородавки видовжені. Цих павуків пробували тримати в неволі і досліджувати особливості їх біології. Один павук з родини Idiopidae прожив у неволі 43 роки. На сьогодні відомо в цій родині 441 вид та 23 роди:

Arbanitis – 6 видів, Австралія  
 Blakistonia – 20 видів, Австралія  
 Bungulla – 32 види, Австралія  
 Cantuaria – 43 види, Австралія, Нова Зеландія  
 Cataxia – 15 видів, Австралія  
 Cryptoforis – 18 видів, Австралія  
 Stenolophus – 6 видів, Південна Африка  
 Eucanippe – 7 видів, Австралія  
 Eucyrtops – 3 види, Австралія  
 Euoplos – 24 види, Австралія  
 Gaius – 8 видів, Австралія  
 Galeosoma – 12 видів, Південна Африка

Genysa – 3 види, Мадагаскар  
 Gorgyrella – 4 види, Танзанія, Південна Африка  
 Heligmomerus – 14 видів, Африка, Азія  
 Hiboka – 1 вид, Мадагаскар  
 Idiops – 96 видів, Африка, Азія, Кариби  
 Idiosoma – 29 видів, Австралія  
 Neosteniza – 18 видів, Центральна та Південна Африка  
 Prothemenops – 4 види, Таїланд  
 Scalidognathus – 6 видів, Індія, Цейлон  
 Segregara – 3 види, Південна Африка  
 Titanidiops – 9 видів, Марокко



Рис. 180. *Idiops fossor* (Роскоп, 1900) ♂ з родини Idiopidae.

**Родина Павуки-сіячі або Ішнотеліди (Ischnothelidae)** — родина мігаломорфних павуків. Вперше ця група павуків була описана як підродина родини Dipluridae арахнологом Ф. О. Пікард-Кембриджем у 1897 році. Як окрема родина виділена тільки в 2020 році. На сьогодні відомо 5 родів цієї родини:

Andethele – 3 види, Перу  
 Indothele – 4 види, Індія, Цейлон  
 Ischnothele – 12 видів, Південна та Центральна Америка, Індія, Кариби

Lathrothele – 5 видів, Центральна Африка  
 Thelechoris – 2 види, Африка, Мадагаскар





Рис. 181. *Ischnothele caudata* Ausserer, 1875 з родини Ischnothelidae.

**Родина Макротеліди (Macrothelidae)** – родина павуків-мігаломорфів, виділена з родини Hexathelidae у 2018 році. На сьогодні ця родина містить 2 нині існуючих роди і один вимерлий.

Рід *Macrothele* – Європа, Азія, Африка

Рід *Vacrothele* – Китай

Рід *Promacrothele* – бірманський бурштин крейдяного періоду

Рід *Macrothele* вперше був описаний арахнологом А. Ауссером у 1871 році. Відомо 42 види цього роду. Більшість видів поширені в Азії: від Індії до Японії та Яви, з п'ятьма видами, знайденими в Африці та двома в Європі. Назва походить від давньогрецького *μακρός* (*makro-*), - «великий» та *θηλή* (*thele*) – «сосок» (мається на увазі павутинні бородавки. Павуки цього роду досить великі, самки деяких китайських видів від 1 до 3 сантиметрів довжиною. Самці менші, іноді лише половина довжини самок. Макротеліди відрізняються від інших павуків-мігаломорфів великими задніми сигіллами на головогрудях, а також розташування рядів зубців на краю хеліцер: більший передній край і менший задній. Сигілли – це круглі виступи на зовнішній стороні тіла павука, що показують, де прикріплений внутрішній м'яз. Павуки макротеліди будують трубчасті лігва або воронкові лігва під скелями або колодами, або в щілинах у землі.

Вид Макрофел іспанський – *Macrothele calpeiana* (Walckenaer, 1805) поширений на Піренейському півострові (Іспанія, Португалія, Гібралтар та південь Франції) та на півночі Африки (Алжир, Сеута). Це один з найбільших павуків у Європі. Тіло самця завдовжки до 30 мм, самиці ще більші — до 34 мм. Забарвлення тіла чорного атласного кольору. Екзоскелет низький і плоский. Очі розташовані в компактній групі. Має довгі гнучкі павутинні бородавки. Самиця схожа на самця, але має більше черевце. Отрута не смертельна для людей, але укусу болючий. Павутинні тенета мають воронкоподібну форму з відрізними нитками навколо входу, побудованими серед каменів і коріння. Більшу частину часу проводить у своєму гнізді. Іноді ці павуки утворюють колонії з десятків особин, причому найбільші знаходяться в найбільш захищеному місці, під великою скелею, всередині пня тощо. Зазвичай залишає тунель-павутину вночі, щоб піти на полювання або для розмноження. Може жити до 5 років. Самцям

потрібно вісім линьок і півтора року, щоб досягти статевої зрілості і після розмноження вони гинуть. Самки досягають статевої зрілості і розмножуються після дев'яти линьок. Самиця відкладає до 100 яєць. Це єдиний європейський павукоподібний, захищений міжнародними договорами, такими як Бернська конвенція та Оселищна директива.



Рис. 182. *Macrothele calpeiana* (Walckenaer, 1805) з родини Macrothelidae.

**Родина Мікрогексуріди (Microhexuridae)** включає тільки один рід *Microhexura* - рід крихітних північноамериканських павуків, який вперше був описаний арахнологами К. Р. Кросбі та С. К. Бішопом у 1925 році. На сьогодні відомо тільки 2 види, що зустрічаються на території ЗСА. Вид *Microhexura idahoana* Chamberlin et Ivie, 1945 поширений горах: Каскадні гори, Блакитні гори, північна частина Скелястих гір. Вид *Microhexura montivaga* Crosby et Bishop, 1925 зустрічається тільки на вищих вершинах гір Блакитного хребта Північної Кароліни та Теннесі. Вважається зникаючим видом.

**Родина Мікростигматида (Microstigmatidae)** – невелика родина мігаломорфних павуків з приблизно 38 описаними видами в 11 родах. Це невеликі павуки, що живуть на землі життям вільних блукаючих мисливців, що мало використовують павутину. Родина була виділена з родини Dipluridae у 1981 році. Підродина Pseudonemesiinae теж була вилучена з родини Stenizidae і перенесена в Microstigmatidae. На сьогодні відомо наступні 11 родів цих павуків, що живуть локально в Південній Америці, Австралії та Південній Африці:

Angka  
Envia  
Ixamatus  
Kiama

Micromygale  
Microstigmata  
Ministigmata  
Pseudonemesia

Spelocteniza  
Tonton  
Xamiatus





Рис. 183. *Microhexura montivaga* Crosby et Bishop, 1925 з родини Microhexuridae.



Рис. 184. *Ixamatus varius* (L. Koch, 1873) з родини Microstigmatidae.

**Родина Деревні люкові павуки або Мігиди (Migidae)** – родина мігаломорфних павуків, що включає близько 100 видів в 11 родах. Це павуки різних розмірів, у яких майже відсутні хети. Ці павуки будують нори з люком. Деякі види живуть на стеблах деревних папоротей. Вони колись були поширені на давньому материку Гондвана, в Південній півкулі, нині зустрічаються в Південній Америці, Африці, Мадагаскарі, Австралії, Новій Зеландії та Новій Каледонії. На сьогодні відомі наступні роди цієї родини павуків:

Рід *Bertmainius* – Австралія

Рід *Calathotarsus* – Чилі, Аргентина

Рід *Goloboffia* – Чилі

Рід *Heteromigas* – Австралія

Рід *Mallecomigas* – Чилі

Рід *Micromesomma* – Мадагаскар

Рід *Migas* L. – Нова Зеландія, Австралія

Рід *Moggridgea* – Африка Австралія, Ємен

Рід *Paramigas* – Мадагаскар

Рід *Poecilomigas* – Південна Африка, Танзанія

Рід *Thyrogoeus* – Мадагаскар

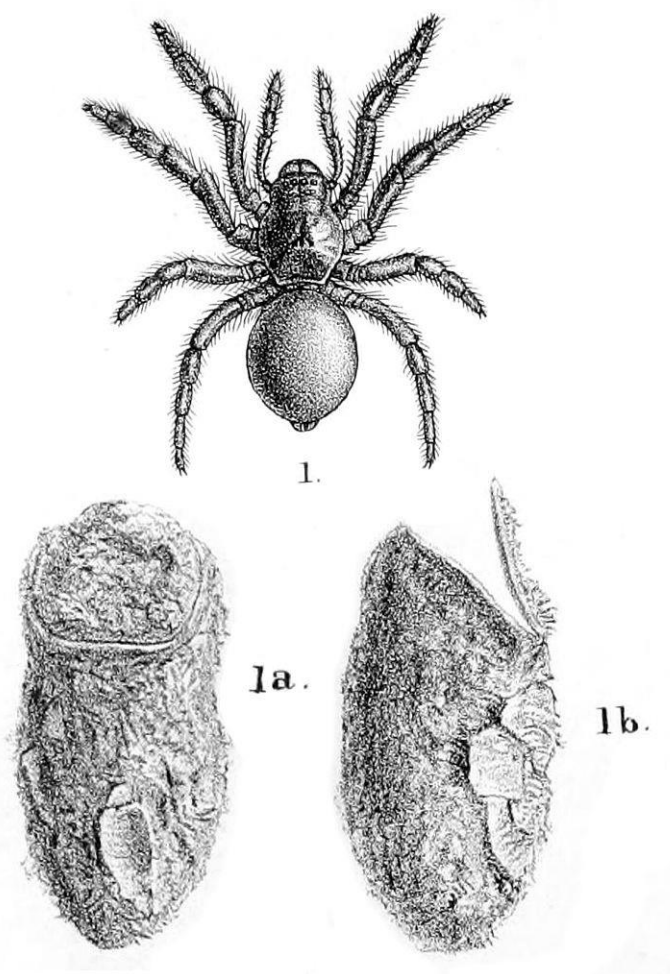


Рис. 185. *Paramigas perroti* (Simon, 1891) з родини Migidae. Самка та гніздо.

**Родина Воронкові люкові павуки або Немезіди (Nemesiidae)** — родина мігаломорфних павуків, уперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1889 році та підвищена до статусу родини в 1985 році. Перш ніж стати окремою родиною, ця група павуків вважався підродиною родини *Dipluridae*. *Nemesiidae* — відносно великі павуки з міцними ногами та тілом, яке майже втричі перевищує довжину за ширину. Вони темного кольору, від коричневого до чорного, хоча деякі мають сріблясті хети на поверхні тіла. Самки роду *Atmetochilus* можуть вирости довжиною більше 4 сантиметрів. Живуть у норах, часто роблять гніздо з відкидним люком. Цей люк штовхається вгору, поки павук підстерігає здобич. Ці павуки рідко залишають свої нори, ловлять здобич і знову ховаються в нору. Деякі з цих нір мають бічні ходи і трубки на



поверхні. Для східноазіатського роду *Sinopesa* невідомо, чи риє він взагалі нори і чи робить гніздо. На сьогодні відомо 154 види і 10 родів Немезід:

Рід *Amblyocarenum* – 4 види, Італія

Рід *Brachythele* – 10 видів, Європа, Кіпр

Рід *Calisoga* – 5 видів, ЗСА

Рід *Damarchilus* – 2 види, Індія

Рід *Gravelya* – 3 види, Індія

Рід *Iberesia* – 6 видів, Іспанія, Алжир, Марокко

Рід *Mexentypesa* – 1 вид, Мексика

Рід *Nemesia* – 71 вид, Африка, Європа, Куба, Китай

Рід *Raveniola* – 43 види, Азія

Рід *Sinopesa* – 8 видів, Азія

Рід † *Eodiplurina* – 1 вид, еоцен, ЗСА



Рис. 186. *Calisoga longitarsis* (Simon, 1891) з родини Nemesiidae.

**Родина Лисоногі павуки або Паратропіді (Paratropididae)** – невелика родина мігаломорфних павуків, вперше описаних арахнологом Еженом Сімоном у 1889 році. Вважається, що ці павуки еволюційно найбільш близькі до аранеоморфних павуків. На сьогодні відомо 19 видів і 4 роди цієї родини:

Рід *Anisaspis* – 2 види, Колумбія, острови Вент-Вінсент і Гренадини

Рід *Anisaspoides* – 1 вид, Бразилія

Рід *Paratropis* – 10 видів, Південна і Центральна Америка

Рід *Stormtropis* 4 види, Колумбія

**Родина Порротеліди (Porrhothelidae)** – невелика родина мігаломорфних павуків. Включає тільки один рід *Porrhothele* – ендемічний для Нової Зеландії. Вперше ці павуки були описані арахнологом Еженом Луї Сімоном у 1892 році. Спочатку цих павуків віднесли до родини *Dipluridae*, потім до родини *Hexathelidae* у 1980 році, а у 2018 році їх виділили в окрему родину. Ці павуки *Porrhothelidae* відрізняються від інших павуків-мігаломорфів невеликими задніми сигіллами та одним рядом зубчиків на спрямованому вперед краю хеліцер. Самці мають багато великих шипів на передньому краю гомілки. На сьогодні відомо тільки 5 видів павуків цієї родини.





Рис. 187. *Paratropis tuxtlenensis* Valdez-Mondragón, Mendoza et Francke, 2014 з родини Paratropididae.



Рис. 188. *Porrhothele antipodiana* (Walckenaer, 1837) з родини Porrhothelidae.



Павук виду *Porrhothele antipodiana* (Walckenaer, 1837) поширений на обох найбільших островах Нової Зеландії. У фольклор племен маорі він ввійшов під назвою Кахувай. Режисер Пітер Джексон використав цього павука для створення образу гігантського павука Шелоб в популярному багатосерійному фільмі жанру фентезі «Володар перстенів». У павуків виду *Porrhothele antipodiana* (Walckenaer, 1837) чітко виражений статевий диморфізм: самки значно крупніші, досягають розміру тіла 30 мм і більше. Самки яскраво забарвлені, самці темніші. Самці мають спеціальні гачки на передніх ногах для утримання самки під час копуляції. Самки цього виду павуків кладку яєць відкладають в кокони, що мають подвійний шар павутини. У кладці буває до 300 яєць. Ембріональний розвиток триває до 30 днів після відкладання яєць. Вилуплюються павучки розміром до 3 мм і через кілька днів перший раз линяють. Молоді павучки довгий час живуть в гнізді матері. Павучки другої вікової групи починають самостійно харчуватися. Статевої зрілості ці павуки досягають у віці 3 роки і продовжують линяти і на дорослій стадії. Живуть до 6 років.

**Родина Пікнотеліди (Pycnothelidae)** — родина мігаломорфних павуків, вперше описана в 1917 році. Відомо 139 видів і 15 родів цієї родини. Поширені в Південній Америці, Південній Африці, в Австралії, Новій Зеландії. На сьогодні до родини належать наступні роди:

Acanthogonatus – 30 видів, Південна Америка	Pselligmus – 1 вид, Бразилія
Afromygalae – 2 види, Південна Африка	Pycnothele – 12 видів, Аргентина, Уругвай, Бразилія
Chaco – 12 видів, Аргентина, Уругвай, Чилі	Rachias – 11 видів, Аргентина, Бразилія
Chilelopsis – 3 види, Чилі	Stanwellia – 18 видів, Австралія, Нова Зеландія
Longistylus – 1 вид, Бразилія	Stenoterommata – 26 видів, Бразилія, Уругвай, Аргентина
Lucinus – 14 видів, Аргентина, Бразилія, Чилі	Xenonemesia – 3 види, Південна Африка
Pionothele – 2 види, Південна Африка, Намібія	
Pro-rachias – 1 вид, Бразилія	
Psalistopoides – 2 види, Бразилія	



Рис. 189. *Acanthogonatus pissii* (Simon, 1889) з родини Pycnothelidae.

**Родина Золотисті тунельні павуки або Рігидіколіди (Rhytidicolidae)** — невелика неотропічна родина павуків-мігаломорфів, вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1903 році. Спочатку ця група павуків була описана як триба і вважалася належною до родини Арогортучінае (тепер Суртаученіідае). У 2022 році Rhytidicolidae було піднесено до рівня родини. На сьогодні ця родина містить 2 роди і 14 видів:

Рід *Fufius* – 13 видів, Центральна і Південна Америка

Рід *Rhytidicolus* – 1 вид, Венесуела



Рис. 190. *Fufius lucasae* Guadanucci et Indicatti, 2004 з родини Rhytidicolidae.

**Родина Стазісопіді (Stasimopidae)** – невелика родина мігаломорфних павуків, включає тільки один рід *Stasimopus* — рід африканських павуків, вперше описаний арахнологом Еженом Луї Сімоном у 1892 році. На сьогодні відомо 45 видів – всі живуть виключно в Південній Африці.

**Родина Павуки-птахоїди або Тератопсиди (Theraphosidae)** – велика родина мігаломорфних павуків, що включає 12 підродин, 166 родів та 1 100 видів. Поширені на всіх материках крім Антарктиди, але в північній півкулі зустрічаються в субтропіках і південніше. Це павуки великих розмірів густо вкриті волосками. До цієї родини належать велетенські павуки розміром до 30 см щодо відстані між лапами масою до 400 г, але більшість видів мають довжину тіла 3 – 10 см. Є отруйні види небезпечні для людини, але більшість видів павуків, що належать до цієї родини не становлять небезпеки для людини. Ведуть самотній спосіб життя, полюють на будь-яку здобич яку здатні вполювати, в тому числі на дрібних хребетних. У випадку нападу ворога стають у захисну позу, деякі види крім отруйних залоз хеліцер мають ще отруйні волоски. Найбільшим ворогом цих павуків є паразитичні оси, які жалом паралізують павука, а потім годують ним своїх личинок. Більшість видів живуть у вологих тропічних лісах ховаючись під поваленими деревами, деякі види риють нори. Довгожителі –

деякі види живуть до 30 років. Більшість видів вологолюбиві, але є і жителі пустель та сухих степів.

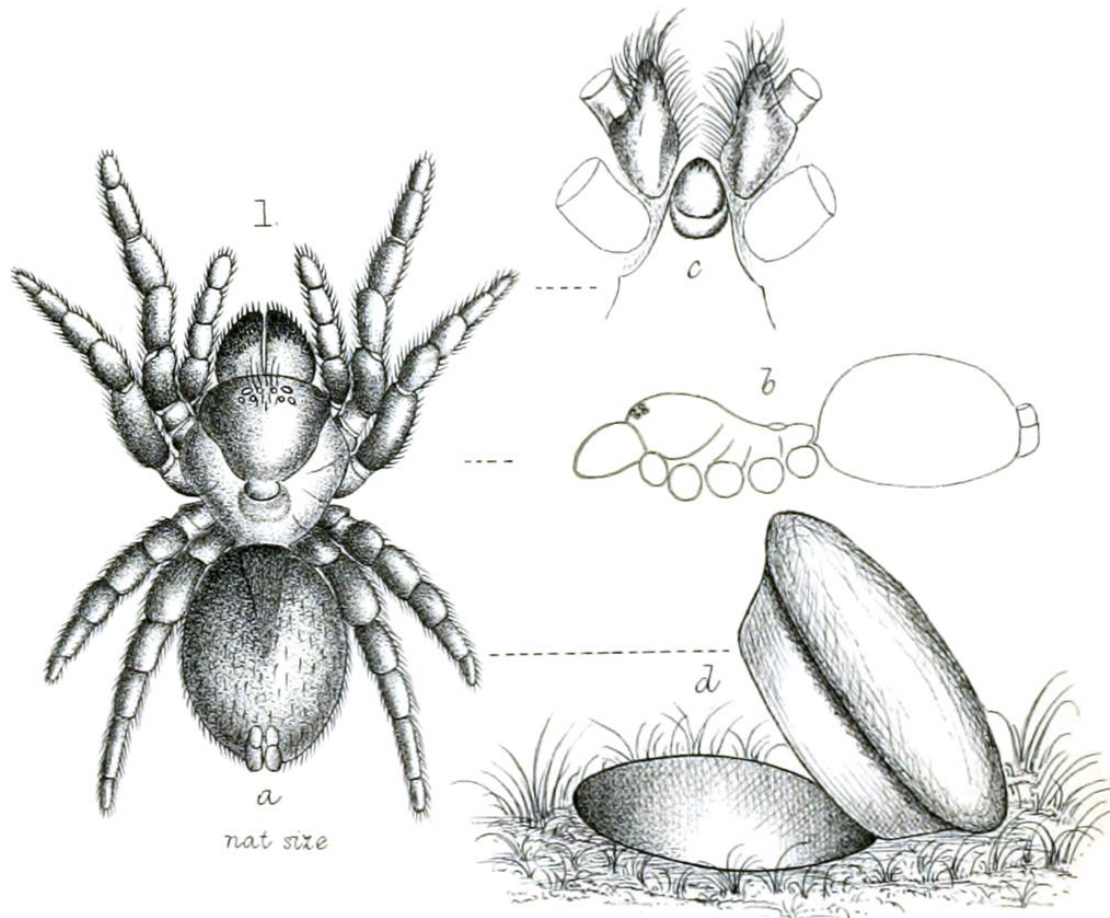


Рис. 191. *Stasimopus rufidens* (Ausserer, 1871), ♀ з родини Stasimopidae та вхід в гніздо.

Багато видів павуків-птахоїдів віддає перевагу життю в кронах дерев або кущів. У різних видів є різна стратегія життя і поведінки. У деяких видів молоді павуки (німфи) живуть в норах, а дорослі є блукаючими хижаками. Деякі види риють нору і зміцнюють стінки нори павутиною. Деякі види будують трубчасті гнізда з павутини на деревах. Укус отруйних видів для людини не смертельний, але вкрай неприємний, може викликати гарячку, судоми, болі. Окремі люди мають алергію до отрути цих павуків – для цих людей вони становлять серйозну потенційну небезпеку. Самці досягають статевої зрілості швидше за самок. Ознакою статевої зрілості в самців є утворення цимбіуму на педипальпах – спеціального контейнеру призначеного для перенесення сперми та тибіальних гачків на передніх лапах. Самці плетуть спеціальну спермову павутину, виділяють на цю павутину сперму, а потім заправляють нею цимбіум. Під час зустрічі статево зрілих особин різної статі ці павуки здійснюють ритуальний танець – видоспецифічний. Танець демонструє, що ці павуки належать до одного виду і спарювання буде продуктивним. Під час спарювання самець тримає тибіальними гачками хеліцери самки, а педипальпами вносить сперму в сім'яприймач самки. Після спарювання самець намагається якомога швидше втекти, інакше самка його з'їдає. Через кілька місяців після запліднення самка виготовляє кокон і відкладає в нього до 2000 яєць. Самка охороняє кокон протягом 7 тижнів, доглядає за коконом, періодично його перевертає і переносить з місця на місце. При цьому вона надзвичайно агресивна. З яєць вилуплюються нимфи, які через кілька днів виходять з кокону. З віком у цих павуків забарвлення змінюється. Деякі види гідрофіли і витримують тривале занурення у воду. На сьогодні в цій родині виділяють наступні 12 підродин:



Aviculariinae  
Eumenophorinae  
Harpactirinae  
Ischnocolinae

Ornithoconinae  
Poecilotheriinae  
Psalmopoeinae  
Schismatothelinae

Selenocosmiinae  
Stromatopelminae  
Theraphosinae  
Thrigmopoeinae

І наступні 166 родів:

Abdomegaphobema	Cymbiapophysa	Longilyra	Psednocnemis
Acanthopelma	Cyriocosmus	Loxomphalia	Pseudhupalopus
Acanthoscurria	Cyriopagopus	Loxoptygus	Pseudoschizopelma
Acentropelma	Cyrtogramomma	Lyrognathus	Pterinochilus
Aenigmarachne	Cyrtopholis	Magnacarina	Pterinopelma
Agnostopelma	Davus	Mascaraneus	Reichlingia
Aguapanela	Dolichothele	Megaphobema	Reversopelma
Amazonius	Dugesiella	Melloina	Sahydroaraneus
Annandaliella	Encyocratella	Melognathus	Sandinista
Anoploscelus	Encyocrates	Metriopelma	Schismatothele
Anqasha	Ephebopus	Miaschistopus	Schizopelma
Antikuna	Euathlus	Monocentropus	Scopelobates
Antillena	Eucratoscelus	Munduruku	Selenocosmia
Aphonopelma	Eumenophorus	Murphyarachne	Selenogyrus
Augacephalus	Eupalaestrus	Mygalarachne	Selenotholus
Avicularia	Euphrictus	Myostola	Selenotypus
Bacillochilus	Euthycaelus	Neischnocolus	Sericopelma
Batesiella	Grammostola	Neoheterophrictus	Sickius
Bermejoa	Guyruita	Neoholothele	Sphaerobothria
Birupes	Hapalopus	Neostenotarsus	Spinostatibiapalpus
Bistriopelma	Hapalotremus	Nesiergus	Stichoplastoris
Bonnetina	Haploclastus	Nesipelma	Stromatopelma
Brachionopus	Haplocosmia	Nhandu	Taksinus
Brachypelma	Harpactira	Omothymus	Tapinauchenius
Bumba	Harpactirella	Ornithoconus	Tekoapora
Cardiopelma	Hemirrhagus	Orphnaecus	Thalerommata
Caribena	Heterophrictus	Ozopactus	Theraphosa
Catanduba	Heteroscodra	Pachistopelma	Thrigmopoeus
Catumiri	Heterothele	Pamphobeteus	Thrixopelma
Ceratogyrus	Holothele	Parvicarina	Tliltocatl
Chaetopelma	Homoeomma	Pelinobius	Tmesiphantes
Chilobrachys	Hysterochrates	Phlogiellus	Trichognathella
Chinchaysuyu	Idiothele	Phoneyusa	Trichopelma
Chromatopelma	Iridopelma	Phormictopus	Typhochlaena
Citharacanthus	Ischnocolus	Phormingochilus	Umbyquyra
Citharognathus	Isiboroa	Phrixotrichus	Urupelma
Clavopelma	Kankuamo	Plesiopelma	Vitalius
Coremiocnemis	Kochiana	Plesiophrictus	Xenesthis
Cotztetlana	Lampropelma	Poecilotheria	Yanomamius
Crassicrus	Lasiocyano	Proshapalopus	Ybyrapora
Cubanana	Lasiadora	Psalistops	
Cyclosternum	Lasiodorides	Psalmopoeus	





Рис. 192. *Psalmopoeus irminia* Saager, 1994 з родини Theraphosidae.

### **Інфраряд Аранеоморфні павуки (Araneomorphae)**

Ці павуки характеризуються лабідогнатною будовою хеліцер: їх другі членики складаються в медіальному напрямку – назустріч одне одному. У порівнянні з ортогнатними хеліцерами мігаломорфних павуків, ці хеліцери дозволяють атакувати більш крупну здобич, з чим пов'язано наявність багатьох карликових видів павуків у цій групі. Але до цієї групи належать так звані абаюрні павуки (Hapochilidae), в яких хеліцери зберегли примітивну ортогнатну будову і сліди поділу черевця на сегменти.

**Родина Абаюрні павуки (Hapochilidae)** – найпримітивніші аранеоморфні павуки. На сьогодні відомо 2 роди і 12 видів. Ці павуки мають низку примітивних рис морфології: дві пари легень книжкового типу, 5 тергітів на опістосомі, їхні отруйні залози не заходять в просому, а розташовані тільки в хеліцерах. Крім того, будова хеліцер у них близька до ортогнатної, хоча і не тотожна їй: хеліцери розташовані під кутом, їх будова насправді не є ні ортогнатною, ні лабідогнатною. Але цих павуків, не дивлячись на низку примітивних рис, відносять до аранеоморфних павуків, оскільки вони мають характерну для аранеоморфних павуків апоморфію – перетворення внутрішньої пари павутинних бородавок в крібеллюм – широку ситовидну пластинку з дуже великим числом (до кількох тисяч) павутинних трубочок. При цьому діаметр павутинних ниток складає всього 10 – 15 нанометрів, що надає сплетеним волокнам високу адгезивність (зчеплення поверхонь різних тіл, що обумовлена міжмолекулярними взаємодіями) навіть при відсутності клейких речовин. Різні роди мають



різну будову хеліцер: у видів роду *Hurochilus* хеліцери займають плагіогнатне положення – їх базальні членики розсунуті таким чином, що кігтевидні членики виявляються не паралельними одне одному, але і не повністю протиставлені. У представників роду *Ectatosticta* будова хеліцер лабідогнатна. *Hurochilidae* – довгоногі павуки, що плетуть павутини в стилі «абаюр» під навісами та в печерах. Рід *Hurochilus* поширений в Північній Америці – в Аппалачах та в Скелястих горах. Рід *Ectatosticta* поширений в Китаї.



Рис. 193. *Hurochilus rososki* Platnick, 1987 з родини *Hurochilidae* з характерною для цієї родини павуків павутиною.

**Родина Дискovidні павуки або Екобіїди (*Oecobiidae*).** До цієї родини належать мініатюрні павучки – розміри тіла від 2 до 20 мм, що мають 8 тісно розташованих очей, що розташовані в передній частині головогрудей. Хеліцери маленькі, з дуже слабкими кігтками. Нижня губа не злита зі стернумом. Очі або однакові по величині (як наприклад, у павуків виду *Oecobius cellariorum* (Dugès, 1836)), або задні очі більші за передні медіальні (як у павуків *Oecobius maculatus* Simon, 1870 та *Oecobius annulipes* Lucas, 1846). У багатьох видів ноги однакові, в інших перші дві пари ніг спрямовані чітко вперед, інші чітко назад. Коли ці павуки біжать, то виникає враження, що по землі котиться маленьке колесо. Забарвлення головогрудей та черевця переважно світле з темними плямами, що утворюють розмитий малюнок. Ноги, переважно, з темними кільцями або плямами і з довгими рідкими волосками та щетинками. Передлапки і лапки всіх ніг без скопули. Кінчик лапки з трьома кігтками. Органи дихання –

трахеї, що відкриваються в непарну стигму та одна пара легень, що прикриті легневими кришечками. Анальний горбик у вигляді круглого чи овального придатку, що оснащений густим віночком довгих волосків. Копулятивний апарат самця з добре розвиненим бульбусом, що оснащений іноді явними відростками (як у павука *Oecobius cellariorum* (Dugès, 1836)). Біологія цих павуків вивчена погано. Павуки переважно живуть на нижній частині каменюк, яку заплітають зіркоподібним павутинням. Деякі види плетуть мисливські тенета, деякі живуть в житлі людини чи в різних будівлях. Самки після копуляції виготовляють круглий чи сплющений кокон в який відкладають 7 – 8 яєць. Відомо 144 види, які об'єднують в 6 нинішніх родів і 2 вимерлих. Ці павуки поширені в усьому світі за винятком Антарктиди, Гренландії та крайньої півночі Голарктики. Багато видів живе у пустелях. Назва перекладається як «ті, що живуть в житлі». На сьогодні виділяють наступні роди:

Рід *Oecobius* – 79 видів, по всьому світу

Рід *Paroecobius* – 2 види, Південна Африка, Мадагаскар, Ботсвана

Рід *Platoecobius* – 2 види, ЗСА, Аргентина

Рід *Uroctea* – 18 видів, Азія, Африка

Рід *Urocteana* – 1 вид, Сенегал

Рід *Uroecobius* – 1 вид, Південна Африка

Рід † *Mizalia* – Еоцен, балтійський бурштин

Рід † *Zamilia* – Крейдяний період, Сеноман, бірманський бурштин



Рис. 194. *Oecobius maculatus* Simon, 1870 з родини Oecobiidae.





Рис. 195. *Uroctea durandi* (Latreille, 1809) з родини Oecobiidae.

**Родина Оксамитові павуки або Ерезіди (Eresidae).** Павуки, що належать до цієї родини крупні, темнозбарвлені. Голова сильно припіднята над грудьми і не звужена спереду. Медіальні і радіальні борони грудей явні. Очі розташовані в 3 ряд: в першому ряді 2, у другому 4, в третьому 2 ока. Медіальні очі другого ряду найбільші. Передні очі тісно зближені, задні – дуже широко розсунуті. Хеліцери крупні, виступають вперед. Передній край жолоба хеліцер. Кігтики хеліцер короткі. Максили широкі, прямокутні. Довжина нижньої губи більша її ширини. Стернальний щит довгий і вузький. Всі членики пальпи самця без відростків і без великих шипів. Бульбус копулятивного апарату на кінці з пластинчастим виростом і коротким тонким емболюсом. Ноги товсті, з нечисельними короткими щетинками, що приховані густими волосками. Кінчик лапки з 3 кігтиками. Каламіструм у вигляді самотнього ряду довгих зігнутих щетинок на передлапці IV. Черевце в густих та довгих волосках з явними мускульними точками. У самця *Eresus niger* (Rossi, 1846) (= *Eresus kollari* Rossi, 1846) верхня частина черевця помаранчево-червона, з чотирма круглими плямами і з двома чорними точками; в самки цього виду все черевце оксамитово-чорне. Передні павутинні бородавки широко розсунуті, довші і товстіші задніх. Крібеллюм цільний.

Представники цієї родини павуків живуть або в земляних норах (*Eresus*), або в спеціальних трубчастих павутинних притулках на рослинах (*Stegodyphus*). Павутинна трубка, де живе павук *Eresus kollari* Rossi, 1846 занурена в ґрунт і пов'язана з наземним павутинним покривом, що є крібеллярними тенетами. Здобич павука – це, переважно, жуки, навіть дуже рухомі (такі як *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758) і крупні (наприклад, *Geotrupes stercorosus* (Hartmann in L. G. Scriba, 1791) = *Anoplotrupes stercorosus* (Hartmann in L. G. Scriba, 1791)).

Перед копуляцією, що відбувається восени (в Європі) або весною (в Центральній Азії), самець заповнює копулятивний апарат спермою за допомогою рідкої сперматичної сіточки. Поведінка самця під час копуляції не ускладнена «шлюбними танцями». Переважно спарювання триває доволі довго і розпадається на серію окремих копулятивних актів. Перед кожним таким актом самець наповнює спорожнілі сперматофори бульбусів.



Кокон цих павуків великий, лінзовидний, самка охороняє його, перевертає його з одного боку на інший. Для цих павуків відома унікальна форма турботи про нащадків: самка годує дитинчат власними частково перетравленими органами. Після цього як самка вже не може здійснювати цей процес, молоді павуки повністю з'їдають материнську особину. Зимують нестатевозрілі, але вже великі павуки.



Рис. 196. *Eresus kollari* Rossi, 1846 ♂ з родини Eresidae.

Представники родини Eresidae поширені переважно в пустелях, напівпустелях, степах. Павуки часто селяться великими колоніями, південноафриканський вид *Stegodyphus mimosarum* Pavesi, 1883 веде справжній гуртосімейний спосіб життя: спільно вирощують потомство, але кастова система відсутня. Тільки деякі види роду *Eresus* живуть далеко на півночі, більшість видів віддають перевагу теплим широтам.

Відомо 98 видів у 9 родах. Майже всі павуки живуть у Старому світі – в Африці, Євразії, тільки один вид живе в Бразилії. Найбільша різноманітність видів цієї родини в Африці.

Класифікація:

- Рід *Adonea* – 3 види, Португалія, Алжир, Ізраїль
- Рід *Dorceus* – 5 видів, Африка, Азія
- Рід *Dresserus* – 24 види, Африка
- Рід *Eresus* – 24 види, Африка, Азія, Європа
- Рід *Gandanameno* – 5 видів, Намібія, Малаві, Південна Африка
- Рід *Loureedia* – 4 види, Африка, Азія
- Рід *Paradonea* – 5 видів, Намібія, Ботствана, Південна Африка
- Рід *Seothyra* – 13 видів, Африка
- Рід *Stegodyphus* – 20 видів, Африка, Азія, Бразилія

**Родина Несправжні павуки-вовки або Зоропсіди (Zoropsidae).** Великі павуки (до 20 мм) з овальними головогрудьми і видовженим черевцем. Голова спереду округла, ззаду обмежена явною бороною. Очей 8, розташовані в два ряди. Передній ряд очей прямий, задній сильно зігнутий. Передні медіальні очі менші всіх решти очей. Наличник вузький, приблизно рівний діаметру передніх медіальних очей. Нижня губа з паралельними латеральними краями, довжина її перевищує ширину. Біля основи нижня губа плоска, спереду припіднята. Максيلي звичайні, але злегка вкорочені.



Рис. 197. *Zoropsis spinimana* (Dufour, 1820) з родини Zoropsidae.

Ноги доволі довгі і товсті, з чисельними шипами. Гомілки I та II з 5 – 6 парами довгих шипів. Передлапки та лапки всіх ніг оснащені скопулою. Лапки з 2 кігтиками. Передлапка IV майже циліндрична, біля основи з коротким каламістромом. Крібеллюм дуже вузький, поперечноовальний, розділений поздовжнім швом на дві окремі площини. Гомілка пальпи самців довша колінця, завжди з простим загостреним коротким відростком. Бульбус простий, сильно виступає.

Ці павуки живуть під каміннями та під корою. Виготовляють неправильні або трубчасті тенета, що нагадують тенета павуків роду *Amaurobius*. Павуки цієї родини живуть в Центральній та Південній Америці, в Південній Африці, в Середземномор'ї, в Європі, в Центральній Азії, в Австралії, в Новій Зеландії, в Японії, в Східній Манджурії.

Родина Zoropsidae вперше була виділена та описана Філіпом Берткау в 1882 році. На сьогодні відомо 194 види, що належать до 27 родів:

Akamasia – 1 вид, Кіпр	Huntia – 2 види, Австралія
Anachemmis – 5 видів, ЗСА, Мексика	Itatiaya – 8 видів, Бразилія
Austrotengella – 6 видів, Австралія	Kilyana – 10 видів, Австралія
Birrana – 1 вид, Австралія	Krukt – 5 видів, Австралія
Cauquenía – 1 вид, Чилі	Lauricius – 2 види, Мексика, ЗСА
Chinja – 2 види, Танзанія	Liocranoides – 5 видів, ЗСА
Ciniflella – 1 вид, Бразилія	Megateg – 8 видів, Австралія
Devendra – 5 видів, Цейлон	Phanotea – 13 видів, Південна Африка
Griswoldia – 12 видів, Південна Африка	Pseudoctenus – 2 види, Кенія, Бурунді, Малаві
Noedillus – 1 вид, Гватемала, Нікарагуа	Socalchemmis – 17 видів, ЗСА, Мексика

Takeoa – 2 види, Китай, Корея, Японія  
Tengella – 5 видів, Мексика, Центральна  
Америка  
Titiotus – 16 видів, ЗСА  
Uliodon – 3 види, Нова Зеландія, Австралія

Wiltona – 1 вид, Нова Зеландія  
Zorocrates – 31 вид, ЗСА, Мексика, Сальвадор  
Zoropsis – 14 видів, Азія, Європа, Африка,  
ЗСА

**Родина Павуки-ткачі або Філістатіди (Filistatidae).** Інколи їх ще називають павуками-сажотрусами. Родина павуків-крібеллятів з ознаками примітивності щодо павуків-ареноморфів. Плетуть воронкоподібні або трубчасті павутини. Відомо 120 видів і 18 родів цієї родини. Ці павуки характеризуються тим, що головогруді в них видовжено-овальні з невеликим підвищенням в області очного поля. Очей 8, розташовані в 2 ряди, що тісно зближені. Передні медіальні очі округлі, «денні». Інші очі овальні, «нічні». Хеліцери невеликі, без зубців краями жолоба. Базальні членики хеліцер біля основи зростаються. Видовжена нижня губа повністю зрослася зі стернальним щитом. Максيلي сходяться, майже торкаються над нижньою губою. Великі отруйні залози заповнюють майже всі головогруді своїми розгалуженими виростами. Ноги довгі, переважно товсті, оснащені маленькими шипиками. Каламіструм короткий, переважно складається з кількох тісно щеплених щетинок. Лапки всіх ніг з трьома кігтками. Головні кігтики з 7 – 16 майже паралельними однаковими по величині зубчиками. Копулятивний апарат самців примітивний, з міхурчастим термінальним бульбусом і з коротким емболіусом.

Черевце біля основи з 2 легеневиими стигмами і з 1 трахейною стигмою, що розташована посередині між статевим отвором і павутинними бородавками. Передні павутинні бородавки циліндричні, доволі широко розставлені. Задні павутинні бородавки більш короткі. Крібеллюм маленький, погано помітний. Самки позбавлені епігіни.

Павуки живуть під камінням, в дуплах, в заглибленнях, тріщинах скель, стін, парканів, де плетуть павутинну житлову трубку з радіальними мисливськими нитками, що відходять від устя житлової трубки. Мисливські тенета павуків з роду *Filistata* трохи нагадують тенета павуків роду *Amaurobius* (родина *Amaurobiidae*). Павук постійно сидить в житловій трубці і дізнається про наближення здобичі по коливаннях сигнальних ниток. Здобич (переважно різні твердокрили та багатоніжки) висмоктується через ранку на одній з ніг.

Копуляція павуків з родини павуків-ткачів відбувається в павутинній трубці самки, куди залазить самець, що покидає свої тенета після настання статевої зрілості. Від моменту спарювання до моменту відкладання яєць проходить кілька місяців. Дорослі павуки живуть довго (до 10 років) і продовжують линяти 1 – 2 рази на рік після кожного шлюбного періоду.

Поширені в тропіках та субтропіках. Поширені на всіх континентах (крім Антарктиди), в північній півкулі зустрічаються південніше 30° північної широти. Багато видів є облігатними або факультативними синантропами (*Filistata instidiatrix* (Forsskål, 1775) у Середземномор'ї та на Кавказі, *Filistata crosbyi* Spassky, 1938 (= *Pritha crosbyi* (Spassky, 1938)) в Центральній Азії, *Filistata hibernalis* Hentz, 1842 (*Kukulcania hibernalis* (Hentz, 1842)) в Америці).

Одним із найпоширеніших видів цієї родини в Америці є південний домашній павук *Kukulcania hibernalis* (Hentz, 1842). Цей вид названий на честь жорстокого мезоамериканського бога Кукулькана. У цього виду самки великі (приблизно до 20 мм), темного кольору, а самці — світло-коричневі, менші (приблизно 10 мм), але більш довгоногі та зі зчепленими пальпами перед їхніми панцирами, як ріг єдиногого. У самців також є темніша смуга в центрі спинного панцира, через що їх часто приймають за коричневих павуків-відлюдників. Крихітні представники роду *Filistatinella* схожі на мініатюрні версії павуків роду *Kukulcania*. Номінальний рід *Filistata* є афро-євразійським за поширенням. У багатьох старих книгах види з Америки, які тепер поміщені в рід *Kukulcania*, поміщені в рід *Filistata*.

Характерною особливістю павуків цієї родини, окрім статевого диморфізму, є незвичайний вигин стегна першої пари ніг. Хоча ця модифікація нагадує гідравлічні м'язові механізми, подібні до членистоногих, насправді ця модифікація дозволяє павуку утримувати здобич безпосередньо з щілини, яку павук займає. Крім того, якщо хижак коли-небудь спробує



втягнути павука з щілини, павук може використати ці ноги, щоб «схопитися» за бічні стінки і, отже, ускладнити це. Багато видів павуків роду *Kukulcania* також використовують їх для риття ям у м'якому ґрунті під кутом 25-30 градусів.



Рис. 198. *Kukulcania hibernalis* (Hentz, 1842) з родини Filistatidae.

Родина Filistatidae була виділена та описана в 1867 році арахнологом Антоном Ауссерером. Родина була описана на типовому виді *Filistata bicolor* Forsskål, 1775 (тепер *Filistata insidiatrix* (Forsskål, 1775)), середземноморському виді, що також зустрічається в південній Австрії.

Нині виділяють наступні роди родини Filistatidae:

- Рід Afrofilistata – 1 вид, Судан
- Рід Andoharano – 12 видів, Намібія, Мадагаскар
- Рід Antilloides – 5 видів, Мексика
- Рід Filistata – 14 видів, Австралія, Азія
- Рід Filistatinella – 10 видів, Мексика, ЗСА
- Рід Filistatoides – 4 види, Гватемала, Чилі, Куба
- Рід Kukulcania – 15 видів, Північна і Центральна Америка, Чилі
- Рід Labahitha – 12 видів, Малайзія
- Рід Lihuelistata – 1 вид, Аргентина
- Рід Microfilistata – 3 види, Іран, Турменістан, Таджикистан
- Рід Misionella – 5 видів, Бразилія, Аргентина
- Рід Pholcooides – 3 види, Афганістан, Таджикистан, Індія
- Рід Pikelinia – 19 видів, Південна Африка
- Рід Pritha – 19 видів, Азія, Африка, Океанія, Франція
- Рід Sahastata – 10 видів, Азія, Еритрея
- Рід Tricalamus – 16 видів, Китай, Японія, Афганістан
- Рід Wandella – 14 видів, Австралія
- Рід Yardiella – 1 вид, Австралія
- Рід Zaitunia – 28 видів, Азія, Греція



**Родина Амауробіїди (Amaurobiidae)** – родина трикігтевих павуків крибеллят (еукрибеллят). Нори цих павуків без кришки, часто вони живуть у глинистому ґрунті. Живуть по всьому світу крім Антарктиди. Нині кілька родів виділені в окрему родину Titanoecidae.

Головогруді широкі, овальні, з добре помітними радіальними бородами і поздовжньою медіальною бороною. Голова високо припіднята над грудьми (в павуків роду *Amaurobius*) або слабо виступаюча (в павуків роду *Nurscia*). Очей 8, розташовані вони в 2 поперечних ряди. Передній ряд очей прямий, задній трохи зігнутий. Переважно очі однакові по величині, але інколи передні медіальні очі трохи менші або більші передніх латеральних. Довжина чотирикутника, що утворений медіальними очима переважно трохи менший його ширини. Латеральні очі обох рядів зближені, але в павуків роду *Nurscia* вони розставлені на відстань, що перевищує діаметр цих очей. Наличник широкий, більший ширини очного поля. Хеліцери вертикальні, великі, помітно виступають. У павуків роду *Titanoeca* основа базального членика хеліцер оснащена довгими щетинками. Краї жолоба хеліцер з 5 зубцями. На передньому кінці жолоба середній зубець більший інших. У самців хеліцери довщі, з гострими краями. Хеліцери самців роду *Auximus*, крім цього, на внутрішньому краї несуть ряд гострих зубчиків. Нижня губа вільна, видовжена. Максيلي довгі, розташовані під кутом, але іноді прямі і паралельні. Пальпи самок прості, на вершині останнього членика з одним слабким кігтикком. Пальпи самців перетворені в копулятивний апарат, переважно мають на гомілках 2 – 3 відокремлених відростків. Пальпи самців роду *Nurscia* видовжені, з тонкою зігнутою гомілкою. Ноги доволі короткі і товсті, в стані спокою притиснуті до тіла павука. Членики ніг переважно з товстими шипами або щетинками. Лапки циліндричні, не стиснуті з боків, без скопули, з одним дорзальним рядом чутливих волосків. Копчик лапки з 3 кігтиками. Каламіструм, що розташований на передлапках IV, рідко коли однорядний (в павуків роду *Titanoeca*), переважно дворядний. Черевце широкоовальне, іноді ледь видовжене, забарвлене в брунатні, чорно-брунатні тони. У деяких видів роду *Titanoeca* дорзальна поверхня черевця з парними білими плямами. Передні павутинні бородавки товсті, циліндричні або конічні, рівні по довжині заднім бородавкам. Крібеллюм часто розділений на дві частини, кожна зі своїм набором павутинних трубочок. Анальний горбик доволі великий, напівкруглий.

Представники цієї родини майструють сховища у вигляді павутинної житлової трубки, що зв'язана з мисливськими тенетами. Крібелляти клейкі мисливські тенетарозходяться від устя трубки і переплітаються звичайними неклейкими павутинними нитками. Житлові трубки і мисливські тенета переважно розташовуються у вузьких просторах між каміннями, або під корою мертвих дерев, або в тріщинах скель або стін. Павук живе в трубці і дізнається про наближення здобичі завдяки коливанням сигнальних ниток. Павук вибігає з трубки, швидко хапає здобич і тягне її назад до трубки. Здобич павуків родини *Amaurobiidae* – переважно різні жуки.

Копуляція відбувається на початку літа, кладка яєць – наприкінці червня або в липні. Великий білий кокон містить кілька десятків жовтих яєць і прикріплюється до нижньої поверхні каміння або під порою. Як і в інших павуків, кокон має основну і криючу пластинки. У павуків роду *Amaurobius* добре помітна крайова кайма між цими пластинками, а в павуків роду *Titanoeca* ця кайма практично непомітна. Кокон переважно міститься в житловій трубці, яка в період розмноження виконує функцію гнізда (наприклад, у павука *Amaurobius ferox* (Walckenaer, 1830)), але іноді самка павука виготовляє самостійне гніздо в стороні від мисливських тенет (наприклад, у павука *Amaurobius claustrarius* Hahn, 1833 (= *Callobius claustrarius* (Hahn, 1833))). У всіх видів кокон ретельно охороняється самкою.

Наприкінці липня або в серпні з кокона виходять молоді павучки, які перші дві линьки переживають в гнізді. У цей час вони живляться на самці, висмоктуючи її черевце. У результаті цього самка гине, а молоді німфи полишають гніздо і переходять до самостійного існування. Молодь досягає статевої зрілості через рік. Цикл розвитку триває 2 роки, іноді довше.

Спорідненість цих павуків з іншими родинами дискусійна, дані суперечливі. Еволюційна спорідненість різних родів цієї родини теж незрозуміла, теорії суперечливі.

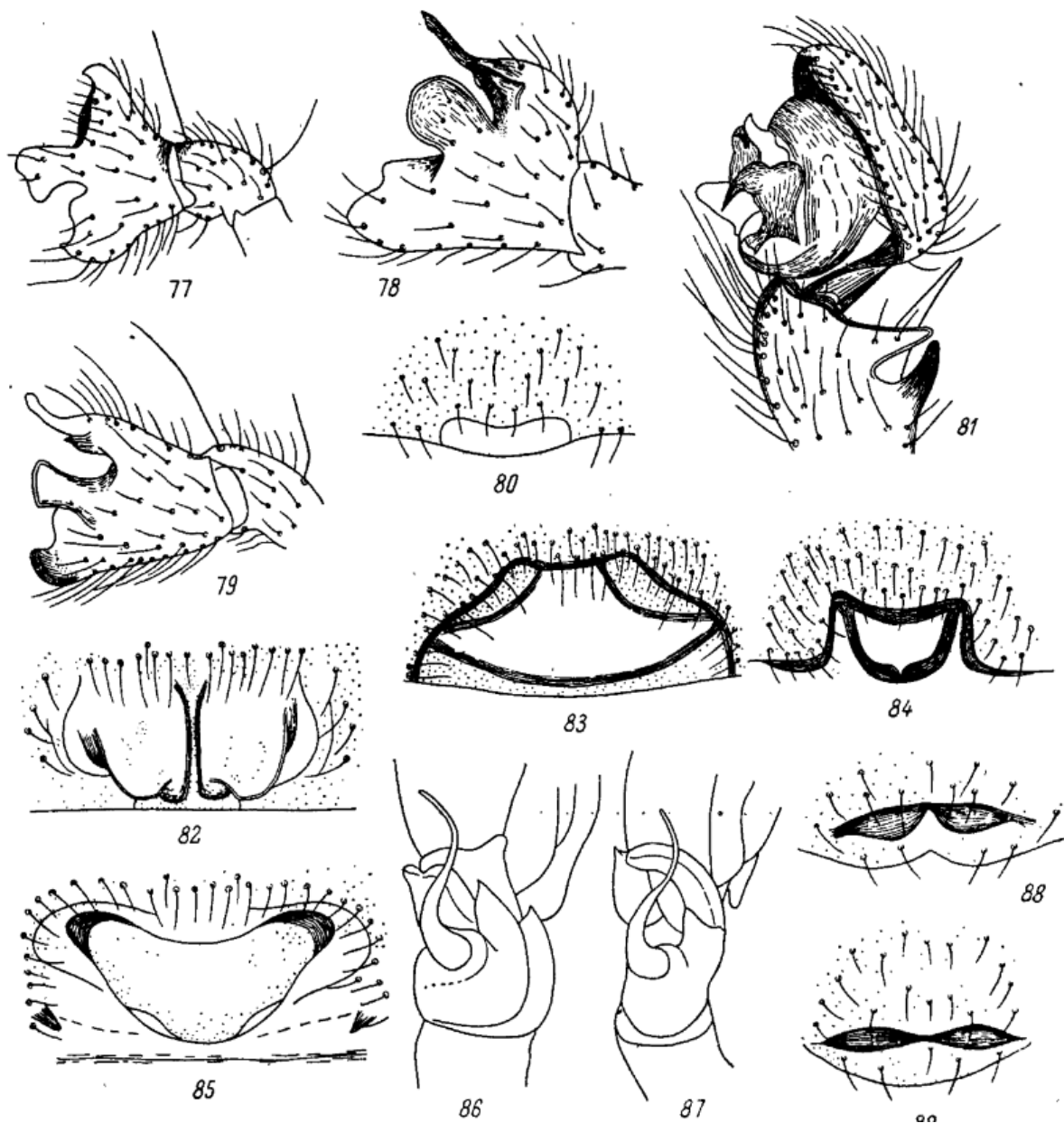


Рис. 199. Особливості будови павуків родин Amaurobiidae та Titanoeecidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 77 – 79. Гомілка пальпи самців. 77 – *Amaurobius ferox* (Walckenaer, 1830); 78 – *Amaurobius obustus* L. Koch, 1868; 79 – *Amaurobius similis* (Blackwall, 1861); 80 – *Amaurobius pallidus* L. Koch, 1868; 81 – *Amaurobius claustrarius* (Hahn, 1833) (= *Callobius claustrarius* (Hahn, 1833)) ♂ кінчик пальпи; 82 – 85. Епігіна самок. 82 – *Amaurobius claustrarius* (Hahn, 1833) (= *Callobius claustrarius* (Hahn, 1833)); 83 – *Amaurobius similis* (Blackwall, 1861); 84 – *Amaurobius similis* (Blackwall, 1861); 85 – *Amaurobius fenestralis* (Ström, 1768). 86 – 87. Гомілка пальпи самців. 86 – *Titanoeca veteranica* Herman, 1879; 87 – *Titanoeca tristis* (L. Koch, 1872). 88 – 89. Епігіна. 88 – *Titanoeca veteranica* Herman, 1879; 89 – *Titanoeca tristis* (L. Koch, 1872).

В Австралії Amaurobiidae – це маленькі та середні павуки-ентелегіни з мінімальною кількістю павутини. Вони досить поширені на острові Тасманія та на сусідній материковій частині Австралії в прохолодних лісах, деякі види живуть в печерах. Вони широко поширені в Австралії, але рідко зустрічаються вздовж східного узбережжя. Австралійських амауробід можна відрізнити від павуків родини Amphinectidae за відсутністю претарзального перелому та наявністю ретрококсальної дівочої плівки на коксі I.



Рис. 200. *Amaurobius similis* (Blackwall, 1861) з родини Amaurobiidae.

Відомо 286 видів та 50 родів цієї родини:

- |   |  |
|---|--|
| Altellopsis – 1 вид, Аргентина  | Himalmartensus – 5 видів, Непал, Індія                 |
| Amaurobius – 67 видів, Північна Америка, Південна Америка, Африка, Європа, Грузія, Мікронезія | Livius – 1 вид, Чилі                                   |
| Anisacate – 4 види, Аргентина, Чилі   | Macrobunus – 5 видів, Чилі, Аргентина, Південна Африка |
| Arctobius – 1 вид, ЗСА, Канада, Північна Євразія  | Malenella – 1 вид, Чилі                                |
| Auhunga – 1 вид, Нова Зеландія  | Maloides – 1 вид, Нова Зеландія                        |
| Auximella – 6 видів, Еквадор, Бразилія, Перу  | Muritaia – 5 видів, Нова Зеландія                      |
| Callevopsis – 1 вид, Чилі, Аргентина  | Naevius – 4 види, Аргентина, Перу, Болівія             |
| Callobius – 31 вид, Північна Америка, Азія, Болгарія  | Neoporteria – 2 види, Чилі                             |
| Cavernocymbium – 2 види, ЗСА  | Neuquenina – 2 види, Аргентина                         |
| Chresiona – 3 види, Південна Африка   | Obatala – 1 вид, Південна Африка                       |
| Chumma – 9 видів, Південна Африка, Лесото   | Otira – 6 видів, Нова Зеландія                         |
| Cybaeopsis – 12 видів, Північна Америка, Азія   | Ovtchinnikovia – 1 вид, Північна Євразія               |
| Dardurus – 6 видів, Австралія   | Oztira – 4 види, Австралія                             |
| Daviesia – 2 види, Австралія  | Parazanomys – 1 вид, ЗСА                               |
| Escurobius – 1 вид, Іран  | Pimus – 10 видів, ЗСА                                  |
| Emmenomma – 3 види, Аргентина, Чилі   | Pseudauximus – 10 видів, Південна Африка               |
| Hicanodon – 1 вид, Аргентина, Чилі  | Retiro – 12 видів, Південна Америка, Коста-Ріка        |
|   | Rhoicinaria – 2 види, Колумбія, Еквадор                |
|   | Rubrius – 7 видів, Чилі, Аргентина                     |
|   | Storenosoma – 13 видів, Австралія                      |
|   | Taira – 17 видів, Китай, Японія                        |
|   | Tasmabrochus – 3 види, Австралія                       |

Tasmarubrius – 5 видів, Австралія  
Teeatta – 3 види, Австралія  
Tugana – 4 види, Куба  
Tymbira – 1 вид, Аргентина  
Urepus – 1 вид, Перу  
Virgilus – 1 вид, Еквадор

Wabarra – 2 види, Австралія  
Waitetola – 1 вид, Нова Зеландія  
Yacolla – 1 вид, Бразилія  
Yupanquia – 1 вид, Аргентина  
Zanomys – 8 видів, ЗСА, Канада

**Родина Тітанеціди (Titanoeidae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Пекка Т. Лехтіненом (Pekka T. Lehtinen) у 1967 році. Павуки цієї родини досить широко поширені у Новому Світі та Євразії. Відомо 5 родів і 58 видів у світовій фауні. Це здебільшого темнозабарвлені майстри «шерстистих» (крібеллятних) шовкових павутин. Кілька видів зустрічаються на відносно великих висотах на гірських хребтах і можуть бути дуже поширеними в таких місцях існування. Класифікація:

Рід Anuvinda – 2 види, Азія

Рід Goeldia – 9 видів, Південна Америка, Мексика

Рід Nurscia – 4 види, Азія, Європа

Рід Pandava – 11 видів, Азія, Африка, Папуа – Нова Гвінея

Рід Titanoesa – 32 види, Азія, Північна Америка, Європа, Еквадор, Алжир



Рис. 191. *Titanoesa quadriguttata* (Hahn, 1833) з родини Titanoeidae.

**Родина Павутинні ткачі або Смужкові павуки або Диктиніди (Dictynidae).** Родина аранеоморфних павуків. Ця родина крібелатових павуків вперше була виділена та описана арахнологом Октавіусом Пікардом-Кембриджем у 1871 році. Більшість павуків цієї родини майструють нерегулярні павутинні тенета на землі або біля неї, створюючи клубок шовкових волокон серед кількох гілок або стебел однієї рослини. Назва родини походить від давньогрецького слова δίκτυον – павутина. Ці павуки характеризуються тим, що головогруди в них овальні, голова припіднята і чітко відокремлена від грудей. Очей 8, розташовані очі у вигляді двох паралельних рядів. Передні медіальні очі темні, інші світлі. У павуків роду *Lathys* задні медіальні очі теж темні, пігментовані. Латеральні очі обох рядів тісно зближені, іноді торкаються. Всі очі більш-менш однакової величини, тільки в павуків роду *Lathys* передні



медіальні очі помітно менші інших очей. Хеліцери прямовисні, в самців часто витягнуті і масивні. Подібні хеліцери самці використовують при копуляції для утримування самок. У самців видів роду *Ergatis* базальний членик хеліцер оснащений зовні біля основи поперечним валиком. У цьому випадку при спарюванні самка захоплює своїми хеліцерами хеліцери самця. Краї жолоба хеліцер прості, але в павуків виду *Ergatis walckenaeri* (Roewer, 1951) (= *Nigma walckenaeri* (Roewer, 1951)) оснащені невеликими зубчиками. Нижня губа і максилі видовжені.

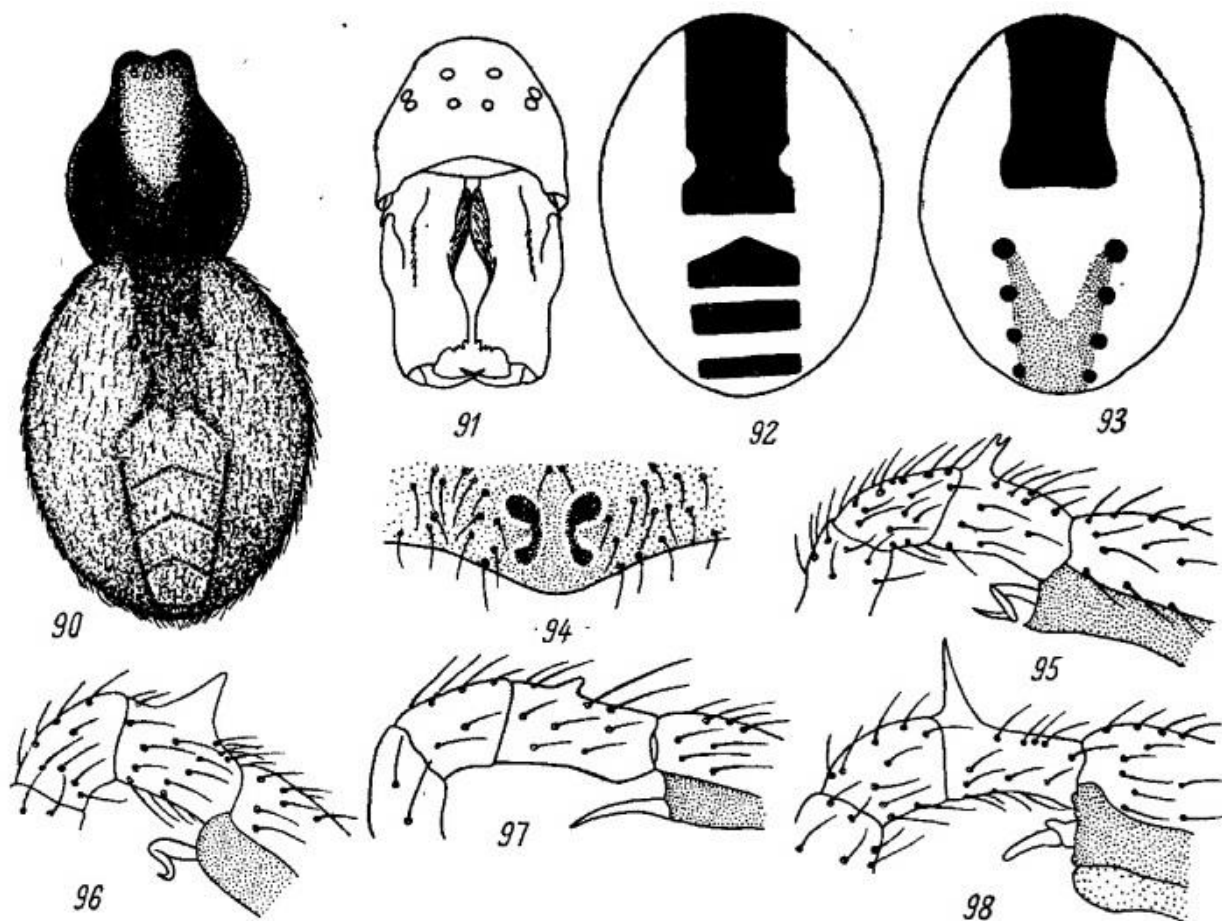


Рис. 192. Особливості будови павуків родини Dictynidae згідно робіт Віле, Ревера та Тищенко В. П. 90 – *Dictyna major* Menge, 1869, ♀, головогруді та черевце. 91 – *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758), ♂, хеліцери, голова, вигляд спереду. 92, 93. Схема малюнка черевця самок, вид зверху: 92 – *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758); 93 – *Dictyna pusilla* Thorell, 1856. 94 – *Dictyna bicolor* (Simon, 1870) (= *Marilynia bicolor* (Simon, 1870)), ♀, епігіна. 97 – *Dictyna latens* (Fabricius, 1775) (= *Brigittea latens* (Fabricius, 1775)); 98 – *Dictyna uncinata* Thorell, 1856.

Пальпи самців перетворені в складний копулятивний апарат. Гомілка пальпи в більшості випадків з відростком, іноді на кінці роздвоєним. У самців родів *Argenna* та *Altella* відросток гомілки пальпи широкий, на кінці майже прозорий. У деяких випадках колінце пальпи оснащено зубцем (в павуків роду *Ergatis*) або довгим загостреним відростком (у павуків *Lathys humilis* (Blackwall, 1855)). Види роду *Lathys* характеризуються довгим базальним відростком бульбуса. В інших родів родини Dictynidae відростки на бульбусі відсутні.

Всі членики ніг у більшості випадків без шипів. Тільки в павуків роду *Altella* і в середземноморського роду *Devade* деякі членики ніг оснащені окремими крупними шипами. Лапки без чутливих волосків (як у павуків роду *Dictyna*) або з 1 – 2 чутливими волосками (як в павуків родів *Argenna*, *Lathys*). Каламіструм завжди однорядний, в павуків роду *Dictyna*

утворений 30 зігнутими довгими щетинками. Але в більш дрібних видів роду *Altella* каламіструм формується тільки 7 щетинками. Кінчик лапки всіх ніг з 3 кігтиками.



Рис. 193. *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758) з родини Dictynidae.

Черевце видовжено-овальне, ззаду більш чи менш загострене, переважно невисоке, але явно припідняте на грудьми і прикриває зверху стебельце. У самок епігіна слабо склеретизована. Є 6 невеликих павутинних бородавок. Передні павутинні бородавки широко розсунуті. Крібеллюм переважно цільний, але в павуків роу *Ergatis* та в павука *Dictyna latens* (Fabricius, 1775) він розділений на дві половини. Анальний горбик невеликий.

Представники родини Dictynidae майструють невеликі крібеллятні мисливські тенета, що пов'язані з лігвом павука сигнальними нитками. Павуки *Ergatis walckenaeri* (Roewer, 1951) (= *Nigma walckenaeri* Roewer, 1951) та *Ergatis flavescens* (Walckenaer, 1830) майструють мисливські тенета на листях дерев, павук *Dictyna arundinacea* Linnaeus, 1758 – на гілках дерев та кущів, *Dictyna civica* (Lucas, 1848) (= *Brigittea civica* (Lucas, 1848)) – на стінах будинків. Комахи, що потрапляють у подібні тенета, затримуються клейкими мисливськими нитками. Здобич цих павуків – це дрібні двокрилі (з родин Anthomyidae, Dolichopodidae, Drosophilidae та ін.) та цикадки (з родини Jassidae).

Спарювання відбувається весною або на початку літа, зрідка – восени. Самці гинуть після копуляції. Самки відкладають кладку яєць і майструють кокон. Кокон у павуків цієї родини лінзовидний, білий, з невеликим числом яєць (від 7 до 35). Самка *Dictyna arundinacea* Linnaeus,

1758 виготовляє почергово 6 коконів і розміщує їх один над одним в сховищі мисливських тенет. Переважно самка постійно сидить на одному зі своїх коконів. Іноді кокони маскуються зверху сторонніми частками.

Молоді павучки виходять з коконів під час другої постембріональної стадії. Спочатку вони не мають каламіструма та функціонального крібеллюма, не можуть виготовляти своїх павутинних ниток і користуються тенетами своєї матері. Після першої линьки павучки отримують всі основні ознаки крібеллятних павуків і починають самостійне існування.

Dictynidae – це єдина родина крібеллятних павуків, представники якого постійно зустрічаються не тільки в південних, але і в північних районах Палеарктики. Поширені по всьому світу, крім Антарктиди. Зустрічаються навіть в Арктиці та на острові Гренландія. Всього відомо 566 видів павуків цієї родини, які об'єднують в 52 роди:

Adenodictyna – 1 вид, Японія	Kharitonovia – 1 вид, Іран, Узбекистан
Aebutina – 1 вид, Еквадор, Бразилія	Lathys – 52 види, Північна Америка, Азія, Європа, Африка
Ajmonia – 12 видів, Азія, Алжир	Mallos – 16 видів, Північна і Південна Америка
Altella Simon, 1884 – 11 видів, Європа, Азія, Алжир	Marilynia – 2 види, Франція
Anaxibia – 7 видів, Азія, Африка	Mashimo – 1 вид, Замбія
Arangina – 2 види, Нова Зеландія	Mexitlia – 3 види, Мексика
Archaeodictyna – 9 видів, Азія, Європа, Африка	Mizaga – 2 види, Сенегал
Arctella – 1 вид, Азія, Північна Америка	Myanmardictyna – 1 вид, Бірма
Argenna – 7 видів, Азія, Північна Америка	Nigma – 14 видів, Азія, Африка, Європа, ЗСА
Argennina – 1 вид, ЗСА	Paradictyna – 2 види, Нова Зеландія
Argyroneta – 5 видів, Азія, Європа	Paratheuma – 11 видів, Океанія, Азія, Північна Америка
Atelolathys – 1 вид, Цейлон	Penangodyna – 1 вид, Малайзія
Banaidja – 1 вид, Самоа	Phantyna – 14 видів, Північна та Південна Америка
Bannaella – 3 вид, Китай	Qiyunia – 1 вид, Китай, Японія
Brigittea – 6 вид, Азія, Італія	Rhion – 1 вид, Цейлон
Brommella – 22 види, Азія, ЗСА, Греція	Saltonia – 1 вид, ЗСА
Callevophthalmus – 2 види, Австралія	Scotolathys – 1 вид, Алжир, Європа, Ізраїль
Chaerea – 1 вид, Алжир, Європа	Shango – 1 вид, Південна Африка
Clitistes – 1 вид, Чилі	Sudesna – 7 видів, Австралія, Азія
Devade – 10 видів, Азія, Алжир, Україна	Tahuantina – 1 вид, Чилі
Dictyna – 118 видів, Північна та Південна Америка, Африка, Азія, Європа	Tandil – 1 вид, Аргентина
Dictynomorpha – 2 види, Азія	Thallumetus – 10 видів, Північна та Південна Америка
Emblyna – 76 видів, Північна Америка, Азія, Європа, Еквадор	Tivyna – 4 видів, ЗСА, Мексика, Куба
Funny – 1 вид, Китай	Tricholathys – 12 видів, Північна Америка, Азія
Hackmania – 2 види, Голарктика	Viridictyna – 5 видів, Нова Зеландія
Helenactyna – 2 види, острів Святої Єлени	
Hoplolathys – 1 вид, Ефіопія	
Iviella – 3 види, Канада, ЗСА	

**Родина Кулеподібні ткачі або Улоборіди (Uloboridae).** Родина ареноморфних павуків у яких відсутні отруйні залози, що абсолютно не типово для павуків – це вважається вторинною ознакою, набутою в процесі еволюції. Павуки швидко і ретельно обмотують тіло жертви павутиною, виприскуючи на жертву травні ферменти і живляться напівперетравленою суспензією.

У цих павуків головогруді плоскі, з округлою або поперечною медіальною ямкою. Очі розташовані в два широко розставлених ряди. Очі першого ряду в павуків роду *Huptiotes*

менші, а в павуків роду *Uloborus* більші очей другого ряду. Задні очі часто викривлені. Хеліцери направлені суворо перпендикулярно до поздовжньої осі головогрудей. Передній і задній краї жолобу хеліцер із зубчиками. Довжина нижньої губи більша її ширини. Грудний щит чорний або чорно-брунатний. Загалом павуки мають маскувальне криптичне забарвлення. Мають горбисту опістосому, яка переважно більш горбата, аніж карапакс. Копулятивний апарат самця великий і складний, з округлим бульбусом.



Рис. 194. *Uloborus plumipes* Lucas, 1846 з родини Uloboridae.

Передні ноги довші та товстіші за інші ноги. Передлапка IV трохи зігнута і оснащена однорядним каламіструмом. Лапки і передлапки без скопули. Кінчик лапки з трьома основними і кількома допоміжними кігтиками, що являють собою трохи видозмінені і зігнуті щетинки. Черевце видовжене-овальне або, навпаки, широке і вкорочене. Є одна пара легень і одна пара легневих трахей. Епігіна порівняно проста. Крібеллюм цільний, у формі еліпса. Анальний горбок довгий і сегментований.

Мисливські тенета повні, колесовидні, спіральні, мають 2 (іноді 3) смужки радіального стабіліменту (в павуків роду *Uloborus*), або трикутні, оснащені довгою сигнальною ниткою (в павуків роду *Hypitiotes*). На колесовидних тенетах павук постійно перебуває в центрі, якщо тенета трикутні, то павук постійно перебуває збоку від тенет. Мисливські нитки тенет крібеллятного типу. Структура тенет (як і спосіб полювання) унікальна для павуків. Тенета не мають клейких ниток, але мають дуже тонкі нитки, в яких заплутується жертва: є велика кількість тонких радіусів, але відсутня липка спіраль. Павутинні нитки дуже тонкі (10 – 15 нм) – ці нитки рихло сплітаються в більш товсті волокна. Окремі нитки виробляються тисячами окремих залоз, після чого вони сплітаються в спільну нитку. Під час завершення процесу павук «зачесує» кожну нитку своїми кінцівками, що надає тенетам заряд статичної електрики, що притягує жертв у пастку.

Статевозрілі самці і самки зустрічаються влітку (з червня по серпень). Копуляція супроводжується шлюбними ритуальними танцями самця і відбувається на мисливських тенетах самки або поблизу тенет. Число яєць в коконі: 70 – 100 в павуків роду *Uloborus* і 10 –



20 у павуків роду *Nuptiotes*. Павуки цієї родини поширені по всьому світу, крім Антарктиди, Гренландії і деяких районів Сахари. Деякі види утворюють колонії. Наприклад, вид *Philoponella republicana* (Simon, 1891) утворює великі колонії, що мають спільні великі безладні тенета. Колонії павуків цієї родини можуть містити від кількох особин до кількох сотень особин. У них колоніях переважають німфи. Наявність в колонії більшої кількості дорослих статевозрілих особин свідчить про швидку загибель колонії. У колоніях переважають самки, самці зустрічаються тільки у великих колоніях. У менших колоніях самці або гинуть, або шукають для розмноження великі колонії. Назва родини походить від давньогрецького слова οὐλοβόρος – смертельний укус. Насправді назва не коректна абсолютно. Ці павуки не отруйні і в процесі полювання їх ротові органи взагалі не контактують з жертвою, і взагалі жертву не кусають. Найдавнішим відомим викопним видом павуків родини *Uloboridae* є види роду *Talbragaraneus* з пізнього юрського періоду титонського віку (ярусу) з відкладів Талбрагар в Австралії.

Відомо 337 видів цієї родини, що об'єднані в 19 родів:

<i>Ariston</i> – 10 видів, Мексика, Панама	<i>Philoponella</i> – 43 види, Азія, Африка, Південна та Північна Америка, Австралія
<i>Astavakra</i> – 1 вид, Філіппіни	<i>Polenecia</i> – 1 вид, Азербайджан
<i>Conifaber</i> – 4 види, Парагвай, Аргентина, Колумбія	<i>Purumitra</i> – 2 види, Австралія, Філіппіни
<i>Daramulunia</i> – 2 види, Океанія	<i>Siratoba</i> – 2 види, ЗСА, Мексика
<i>Nuptiotes</i> – 16 видів, Азія, Північна Америка, Європа, Південна Африка	<i>Sybota</i> – 6 видів, Чилі, Аргентина
<i>Lubinella</i> – 1 вид, Папуа – Нова Гвінея	<i>Tangaroa</i> – 5 видів, Вануату
<i>Miagrammopes</i> – 71 вид, Південна і Північна Америка, Азія, Океанія, Африка	<i>Uaitemuri</i> – 2 види, Бразилія
<i>Octonoba</i> – 33 види, Азія, ЗСА	<i>Uloborus</i> – 80 видів, Азія, Океанія, Європа, Америка
<i>Orinomana</i> – 7 видів, Південна Америка	<i>Waitkera</i> – 1 вид, Нова Зеландія
	<i>Zosis</i> – 3 види, Південна Америка, Сейшели, Азія, Океанія, Куба

**Родина Павуки-пірати або Міметиди (*Mimetidae*)** – родина аранеоморфних павуків з надродина *Mimetoidea*. Назва родини походить від давньогрецького слова μιμητής – наслідувати, що характеризує вміння цих павуків маскуватись в оточуючому середовищі.

Тіло (особливо черевце) вкрите довгими волосками або щетинками, забарвлене в блідо-жовті або червоно-брунатні кольори, часто з темними плямами. Головогруди з незначним звуженням в області грудей. Очі гетерогенні, передні медіальні очі найбільш темні. Довжина чотирикутника, що утворений медіальними очима, набагато довша його ширини. Передні і задні латеральні очі торкаються або майже торкаються. Основний членик хеліцер довгий. Кігтик короткий, сильно зігнутий, майже округлий. Передній край жолоба хеліцер з 4 – 8 зубцями, задній край без зубців або з одним дуже маленьким зубчиком. Максيلي довгі, вузькі, ледь загострені. Останній членик пальпи самки з кігтиком. Останній членик пальпи самця з добре розвиненими структурами складного копулятивного апарату. Стегно пальпи самців та самок із зубцем, що являє собою частину звукового апарату. Ноги довгі, з численими шипами і щетинками. Характерні для родини зігнуті шипи на гомілці і передлапці I та II. Лапки без чутливих волосків, з 3 кігтиками, при цьому головний кігтик з 2 – 4 зубцями. Черевце кругле або овальне, дорзально з горбиками (рід *Ego*) або без горбиків (рід *Mimetus*). Епігіна добре розвинена, звичайного типу (як в багатьох павуків з родів *Linyphiidae* та *Micryphantidae*). Є 6 добре розвинених, але не довгих павутинних бородавок.

Ці павуки живуть на стовбурах та гілках дерев, у детриті, під коріннями, на високій траві. Павуки не майструють мисливських тенет і живляться виключно іншими павуками.

По типу розмноження представники цієї родини є диплохронними видами. Статевозрілі самці і самки в помірних широтах з'являються весною, а потім наприкінці літа і восени (в

серпні та вересні). Кокон з яйцями грушовидний, білий, прикритий зверху золотисто-жовтими або червоно-коричневими рихлими нитками павутини. У коконі 6 – 8 яєць.



Рис. 195. *Ero aphana* (Walckenaer, 1802), ♀ з родини Mimetidae та кокон з яйцями цих павуків.

Павуки розміром 3 – 7 мм. Полюють шляхом заповзання в тенета інших видів павуків. Потім імітують коливанням сигнальних ниток жертву або статевого партнера. Коли господар виходить зі сховку, вони вбивають і з'їдають його.

Поширені по всьому світі, крім Антарктиди, Гренландії, північної частини Північної Америки, найбільш пустельних районів Сахари. Поширені переважно в лісах. Найбільше різноманіття цих павуків в тропічних лісах Південної Америки. Найбільш поширені павуки родів *Ero* та *Mimetus*. Під час спарювання самки часто з'їдають самців, коли їм не вдається втекти після копуляції. Самці роду *Gelanog* мають надзвичайно довгі відростки, які використовуються під час спарювання і захищають їх від канібалізму самок.

Відомо 152 види, які об'єднали в 12 родів:

Рід † *Protomimetus* – 2 види, еоцен, балтійський бурштин

Підродина *Gelaninae*

Рід *Arochoides* – 1 вид, Бразилія

Рід *Gelanog* – 11 видів, Центральна і Південна Африка

Підродина *Melaenosiinae*

Рід *Kratochvilia* – 1 вид, острів Принсіпі

Рід *Melaenosia* – 1 вид, Індія

Підродина *Mimetinae*

Рід *Arocha* – 2 види, Перу, Бразилія

Рід *Australomimetus* – 31 вид, Австралія

Рід *Ero* – 39 видів, по всьому світу

Рід *Mimetus* – 54 види, по всьому світу

Рід *Phobetinus* – 2 види, В'єтнам, Цейлон

Рід *Reo* – 2 види, ЗСА, Кенія

Підродина *Oarcinae*

Рід *Gnolus* – 6 видів, Південна Америка

Рід *Oarces* – 2 види, Південна Америка

**Родина Павуки-довгоноги або Фольциди (*Pholcidae*)** – родина аранеоморфних павуків. Цих павуків ще називають: павуки-геслярі, льохові павуки, вібруючі павуки, павуки-косарики, вертляві павуки, павки-черепа, татові довгоноги. Тіло невелике, округле або видовжене. Головогруді плоскі, переважно сірі або білі, з чорною медіальною плямою. Очей 8 (роди *Pholcus*, *Holoscneemus*) або 6 (рід *Spermophora*). Малекнькі передні медіальні очі, які відсутні в павуків роду *Spermophora*, розташовуються окремо від інших очей, що утворюють дві ізольованих групи – по 3 ока в кожній групі. Пальпи самок на останньому членнику без кігтика. Хеліцери слабкі, базальні членики хеліцер з'єднуються біля основи за допомогою тонкої перетинчастої мембрани. Дистальний кінець базального членика хеліцер оснащений нерухомим загостреним зубцем, що разом з тонким кігтиком утворює своєрідний клешневидний орган. Нижня губа широка, повністю зрослася зі стернальним щитом. Максيلي вузькі, до кінця загострені. Стернальний щит широкий, випуклий, переважно одноколірний, іноді з блідими плямами. Задні тазики широко розставлені.

Копулятивний апарат самців складний і незвичайний. Вертлюг у павуків роду *Pholcus* оснащений прямим або зігнутим виступаючим зубцем. Гомілка дуже велика, набагато товстіша інших члеників пальпи. Цимбіум асиметричний, неправильної форми. На вершині цимбіум оснащений своєрідним виростом, що називається прокурзус (*procursus*) з натягнутою між його зубцями м'якою перепонкою. Ця перепонка розгортається під час копуляції. У більшості випадків бульбус, крім емболюса, має ще два додаткових вирости: вкритий своєрідними лусочками ункус (*uncus*) і голий, не сильно склеротизований апендикс (*appendix*).

Ноги виключно довгі, набагато довші аніж порівняно короткий і компактний тулуб. У павука *Pholcus phalangioides* (Füssli, 1775) при довжині тіла 8–11 мм довжина першої пари ніг 54 мм в самця і 51 мм у самки. Довгі і тонкі ноги надають павуку схожість з косариками. Шипи і потовщені щетинки на всіх члениках ніг відсутні. Лапки дуже тонкі, рухомі, з псевдочлениками, завершуються трьома кігтиками. У павуків роду *Pholcus* під кігтиками є кілька перистих волосків.

Черевце переважно припідняте, заходить в передній частині на головогруді, тому стебельце зверху непомітне. Іноді (в павуків роду *Spermophora*) висота черевця більша за його довжину. Трахеї та трахейні стигми відсутні. Стигми, що розташовані збоку від епігіни, відкриваються в легені. Епігіна сильно склеротизована, але проста. Є сильно редукований коллюлюс.

Представники цієї родини майструють своєрідні мисливські тенета, що складаються з густого дахоподібного плетива з верхніми та нижніми прикріплювальними нитками, які розтягують ці тенета загалом. Іноді павуки роблять густий круглий купол, що підвішується на нитках і обернений заглибиною вниз. В обох випадках павук сидить в центрі мережива, очікуючи на здобич – різних двокрилих, в першу чергу з родини *Culicidae*. Крім цього ці павуки нападають на павуків інших родин, імітуючи здобич або нападають на кокони павуків інших родин і живляться їх яйцями.

Перед копуляцією самець заповнює копулятивний апарат спермою за допомогою хеліцер, між якими розміщується крапля сперми. Пальпи почергово занурюються в цю краплю. Під час копуляції обидва емболюси вводяться одночасно в епігіну самки. Кокон павуків родини *Pholcidae* складається з невеликого числа павутинних ниток, що огортають яйця. Самка постійно носить кокон в хеліцерах. Переважно в коконі до 50 яєць, що скріплені клеєм. Молоді павучки полишають мисливські тенета після першої линьки. Павук *Pholcus phalangioides* (Füssli, 1775) досягає статевої зрілості після 5 линьок і живе до 3 років, при цьому 2 роки життя у стані статевої зрілості.



Рис. 196. *Pholcus phalangioides* (Füssli, 1775) з родини Pholcidae.

Павуки родини Pholcidae живуть в гротах, печерах, тріщинах скель. Багато видів оселяються в житлі людини. У відповідь на подразнення павуки стають у загрозливую позу. Клейких ниток в менеживі немає. Натомість павуки швидко обплутують жертву павутиною. Якщо надходить подразнення від павутини, павук може почати вібрувати або здійснювати королві рухи по павутині. Це ускладнює полювання хижака на павука і допомагає самому павуку зловити здобич. У випадку, якщо небезпека посилюється павук залишає тенета і тікає.

Існує легенда, що отрута цих павуків сильніша за будь-яку іншу отруту, але це не більше ніж легенда: ні самі павуки, ні їх отрута не становлять ніякої небезпеки для людини. Легенда ця пояснюється тим, що павуки Pholcidae часто успішно полюють на смертельно небезпечних для людини павуків інших родин. Експериментально було доведено, що отрута павуків родини Pholcidae слабо діє як на ссавців, так і на комах.

Поширені по всьому світу, крім Антарктиди та крайньої півночі. Це величезна родина павуків – відомо на сьогодні 1820 видів, що об'єднуються в 94 роди:

Aetana – 21 вид, Азія, Фіджі  
 Anansus – 5 видів, Африка  
 Anopsicus – 64 види, Центральна Америка, Мексика, Еквадор, Кариби  
 Arocauana – 10 видів, Малайзія, Індонезія  
 Arenita – 1 вид, Бразилія  
 Arnara – 6 видів, Індонезія, Нова Гвінея  
 Artema – 12 видів, Азія, Африка  
 Aucana – 5 видів, Чилі  
 Aumaría – 7 видів, Південна Америка  
 Belisana – 143 види, Азія, Океанія  
 Blancoa – 2 види, Венесуела  
 Buitinga – 22 види, Африка  
 Calanpita – 15 видів, Азія  
 Canaima – 8 видів, Тринідад, Венесуела

Cantikus – 27 видів, Азія  
 Carapoia – 45 видів, Південна Африка  
 Senemus – 3 види, Сейшели  
 Chibchea – 21 вид, Південна Америка  
 Chisosa – 3 види, Мексика, ЗСА, Аруба  
 Ciboneya – 4 види, Куба  
 Coryssocnemis – 14 видів, Південна і Центральна Америка  
 Crossopriza – 24 види, Азія, Африка, Європа, Австралія, ЗСА, Венесуела  
 Enetea – 1 вид, Болівія  
 Galapa – 3 види, Еквадор  
 Gertschiola – 2 види, Аргентина  
 Giloloa – 1 вид, Індонезія  
 Guaranita – 4 види, Аргентина, Бразилія



Nantu – 2 види, Індонезія  
 Holocnemius – 3 види, Азія, Самоа  
 Holocnemus – 4 види, Іспанія, Італія, Португалія  
 Hoplopholcus – 16 видів, Азія, Греція  
 Ibotoporanga – 4 види, Бразилія  
 Ixchela – 22 види, Мексика, Центральна Америка  
 Kairona – 1 вид, Бразилія  
 Kambiwa – 2 види, Бразилія  
 Kelabita – 2 види, Індонезія, Малайзія  
 Khorata – 51 вид, Азія  
 Kintaqa – 5 видів, Таїланд, Малайзія  
 Leptopholcus – 22 види, Азія, Африка  
 Litoropus – 11 видів, Південна Африка  
 Magana – 1 вид, Оман  
 Mecolaesthus – 40 видів, Кариби, Південна Америка  
 Merah – 7 видів, Азія  
 Mesabolivar – 94 види, Південна Америка, Тринідад  
 Metagonia – 91 вид, Америка  
 Micromerys – 9 видів, Австралія, Нова Гвінея  
 Micropholcus – 17 видів, Азія, Австралія, Європа, Кариби  
 Modisimus – 83 види, Америка, Азія, Європа, Австралія  
 Muruta – 2 види, Малайзія  
 Nerudia – 11 видів, Чилі, Аргентина  
 Ninetis – 6 видів, Африка, Ємен  
 Nipisa – 10 видів, Азія  
 Nita – 1 вид, Єгипет, Іран, Узбекистан  
 Nyikoa – 1 вид, Центральна Африка  
 Ossinissa – 1 вид, Канари  
 Otavaloa – 5 видів, Південна Америка  
 Paiwana – 2 види, Тайвань  
 Panjange – 1 вид, Азія, Океанія  
 Papiamenta – 2 види, Курасао  
 Paramicromerys – 14 видів, Мадагаскар  
 Pehrforsskalia – 3 види, Африка, Азія  
 Remona – 1 вид, Венесуела  
 Pholcophora – 8 видів, Північна Америка  
 Pholcus – 375 видів, Азія, Європа, Океанія, Африка, ЗСА  
 Physocyclus – 38 видів, Америка, Європа, Австралія, Азія  
 Pinocchio – 1 вид, Бразилія  
 Pisaboa – 4 види, Перу, Венесуела, Болівія  
 Pomboa – 4 види, Колумбія  
 Pribumia – 6 види, Азія  
 Priscula – 20 видів, Південна Америка  
 Psilochorus – 41 вид, Америка, Азія, Нова Зеландія  
 Quamtana – 26 видів, Африка  
 Queliceria – 1 вид, Венесуела  
 Saciperere – 1 вид, Бразилія  
 Savarna – 10 видів, Таїланд  
 Smeringopina – 44 види, Африка  
 Smeringopus – 55 видів, Африка, Азія, Австралія  
 Spermophora – 45 видів, Африка, Азія, Океанія, Європа, Бразилія, ЗСА  
 Spermophorides – 34 види, Африка, Європа  
 Stenosfemuraia – 3 види, Венесуела  
 Stygopholcus – 3 види, Хорватія, Греція, Чорногорія  
 Systemita – 1 вид, Венесуела  
 Tainonia – 5 видів, острів Гаїті  
 Teranga – 4 види, Індонезія, Філіппіни  
 Tibetia – 1 вид, Тибет  
 Tissahamia – 12 видів, Азія  
 Tolteca – 6 видів, Мексика  
 Trichocyclus – 23 види, Австралія  
 Turigea – 12 видів, Бразилія  
 Uthina – 17 видів, Азія, Сейшели  
 Wanniyala – 9 видів, Цейлон  
 Waunana – 4 види, Колумбія, Еквадор, Панама  
 Wugigarra – 22 види, Австралія  
 Zatavua – 17 видів, Мадагаскар

**Родина Піщані павуки або Сикариди (Sicariidae)** – родина аранеоморфних павуків надродини Scytodoidea. Відомі своєю отруйністю. Небезпечні для людини. Отрута багатьох видів павуків цієї родини вкрай небезпечна для людини – протиотрути досі не розроблено. Отрута може викликати некрози вражених ділянок людського тіла. Більша частина видів цієї родини належить до роду *Loxosceles*. Павуків роду *Loxosceles* називають ще «павуки-відлюдники» або «павуки-скрипки», вони поширені майже по всьому світу в теплих регіонах. Павуків родів *Nexophthalma* та *Sicarius* називають ще відомі як «піщані павуки» або «павуки-вбивці», живуть у пустелях Південної Африки та Південної та Центральної Америки відповідно. Вони відомі своєю своєрідною поведінкою: ці павуки закопуються в пісок, здатні тривалий час обходитися без їжі та води.



Рис. 197. *Sicarius thomisoides* (Walckenaer, 1847), ♀ з родини Sicariidae.

Всі види цієї родини мають шість очей, розташованих у трьох групах по два (утворюють діади). Павуки-скрипки зазвичай коричневі з характерною темно-коричневою міткою у формі скрипки на головогрудях. Вони гаплогінні – самки мають несклеротизовані статеві органи.

Павуки родів *Hexophthalma* і *Sicarius* зовні морфологічно нагадують павуків-крабів. Сикариди одні з павуків довгожителів – деякі види живуть до п'ятнадцяти років. Більшість видів роду *Loxosceles* можуть жити півтора-два роки.

Усі види цієї родини здатні продукувати сфінгомеліназу D або споріднену до неї речовину, що руйнує тканини. Ця отрута унікальна для павуків, крім цих павуків зустрічається лише в кількох патогенних бактеріях. Відомо, що укуси більшості неотропічних видів роду *Sicarius* не виявляють дермонекротичної або системної активності, за винятком сильно отруйного виду *Sicarius ornatus* Magalhães, Brescovit et Santos, 2013, що містить активні білки типу сфінгомелінази D. Нещодавно також було доведено, що павук *Sicarius thomisoides* Walckenaer, 1847 містить активну сфінгомеліназу D, дуже подібну до такої у павука *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) та *Sicarius ornatus* Magalhães, Brescovit et Santos, 2013, і що його укуси може завдати серйозної шкоди людям. Павук *Sicarius tropicus* (Mello-Leitão, 1936), як повідомлялося, має дермонекротичну та гемолітичну отруту.

Отрута багатьох видів Sicariidae має високу гемолітичну та дермонекротичну здатність руйнувати еритроцити та спричиняти ураження розміром до 25 мм у діаметрі, які довго не заживають. Деякі некротичні враження потребують пересадки шкіри, і якщо у відкриту рану потрапить інфекція, це може мати ще серйозніші наслідки. Рідко отрута з потоком крові потрапляє у внутрішні органи, викликаючи системні ефекти. На відміну від павуків, які використовують нейротоксини, багато отрут, які використовують ці павуки, не мають відомої протиотрути.

Поширені у всьому світі крім Антарктиди та крайньої півночі.

Відомо 189 видів, що об'єднують в 3 роди:

Рід *Hexophthalma* – 8 видів, Намібія, Південна Африка

Рід *Loxosceles* – 143 види, Америка, Азія, Африка, Австралія, Фінляндія (завезені)

Рід *Sicarius* – 21 вид, Південна та Центральна Америка

**Родина Павуки-плюваки (*Scytodidae*)** – родина аранеоморфних павуків надродина *Scytodoidea*. Родина вперше була описана арахнологом Джоном Блекуоллом у 1864 році. Деякий час цих павуків відносили до родини *Sicaridae*, нині виділяють в окрему родину. Павуки родини *Scytodidae* відрізняються від родини *Sicaridae* куполоподібним панциром і характерним плямистим малюнком.



Рис. 197. *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802) з родини *Scytodidae*.

Головогруді цих павуків широкі, овальні, найбільш висока в задній частині. Голова має 6 очей, що згруповані в 3 широко розставлені пари. Хеліцери слабкі, з коротким кігтиком. Основний членик хеліцер під кігтиком з гострим хітиновим відростком, що утворює тверду пластинку. Нижня губа нерухома, зрослася зі стернальним щитом. Максили сильно видовжені. Кінчик пальпи самок з 2 – 4 своєрідними чутливими органами у вигляді сильно потовщених, ледь зігнутих і на кінці кнопковидно розширених волосків. Копулятивний апарат самців примітивного типу, схожий на копулятивний апарат *Dysderidae*. Ноги довгі і тонкі, майже однакові по довжині. Кігтики лапок розташовані на подушці, що називається оніхіум (*onychium*). Парні кігтики із зубчиками, непарний кігтик дуже маленький і гладкий. Черевце самок вентрально позаду епігастральної щілини з двома сильно склеротизованими заглибленнями, в які під час копуляції заходять хеліцери самця. Отвори легеневих мішків явні;

непарна трахейна стигма лежить безпосередньо поблизу павутинних бородавок. Перед павутинними бородавками є довгий циліндричний коллюс.

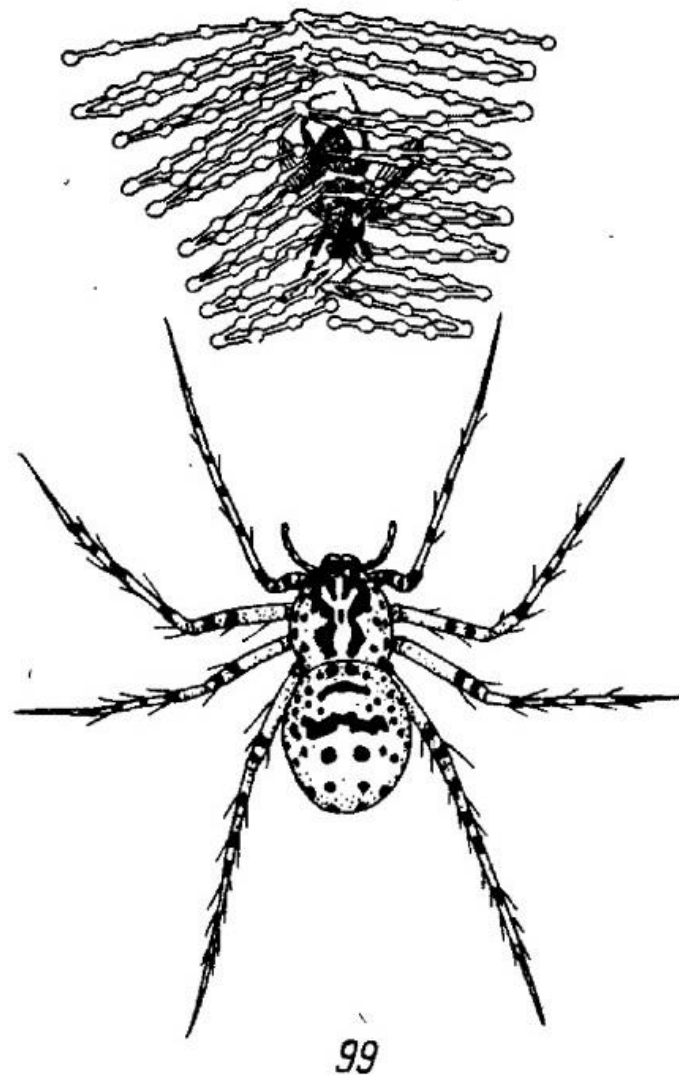


Рис. 198. *Scytodes thoracica* (Latreille, 1802) полює на здобич.

Отруйні залози в павуків роду *Scytodes* гіпертрофовані, охоплюють майже всі головогруді, в задній своїй частині модифіковані в прядильні залози. Ці павуки не майструють мисливських тенет і застосовують оригінальний спосіб полювання на здобич: на відстані 1 – 2 см від комахи павук здійснює невеликий стрибок назад і одночасно викидає клейкий секрет складних павутинно-отруйних залоз. Секрет отримує форму зигзагоподібної нитки, що миттєво твердне в повітрі та щільно приклеює комаху до субстрату. Секрет павутинно-отруйних залоз виділяється на кінчиках хеліцер і токсично діє на здобич. Тобто ці павуки ніби «плюються» отрутою на здобич. Павуки мають звичку хитатися зі сторони в сторону, це необхідно для того, щоб отруйна павутина при попаданні на жертву обплутувала її цілком. Після цього павук кусає жертву і впорскує в неї додаткову отруту. Деякі види мають соціальну поведінку або парасоціальну поведінку – дорослі павуки і молодь живуть разом, і дорослі павуки допомагають молоді знаходити їжу.

Копуляція не супроводжується ритуальними «шлюбними танцями». Кокон округлий, брунатний. Самка охороняє кокон і носить його в хеліцерах.



Павуки цієї родини зустрічаються переважно в субтропіках, де вони живуть на скелях і під камінням, на ґрунті. На півночі живуть в будинках. Загалом поширені по всій планеті, крім Антарктиди та крайньої Півночі.

Відомо 252 види, які об'єднують в 4 роди:

Рід *Dictis* – 7 видів, Азія, Океанія, Північна Америка, Сейшели

Рід *Scyloxes* – 3 види, Таджикистан

Рід *Scytodes* – 220 видів, Америка, Африка, Азія, Кариби, Океанія, Іспанія

Рід *Stedocys* – 13 видів, Китай, Малайзія, Таїланд

**Родина Трубкові павуки або Дисдеріди (*Dysderidae*)** – родина аранеоморфних павуків з надродина *Dysderoidea*. Родина вперше була описана арахнологом Карлом Людвігом Кохом у 1837 році. Середньої величини або крупні павуки з жовто-помаранчевими, помаранчево-червоними або брунатними головогрудьми, сірувато-білим, сіро-фіолетовим чи сіро-брунатним черевцем. 6 очей розташовані в один ряд (підродина *Segestriinae*) або в 2 ряди (підродина *Dysderinae*): одна пара в першому і дві пари в другому ряді. Задній ряд очей прямий або вигнутий вперед. Хеліцери сильні, складають приблизно половину довжини головогрудей або довщі. Довжина нижньої губи небагато перевищує її ширину. Максили довгі і паралельні. Лапки всіх ніг з 2 або 3 кігтиками. Непарний кігтик без зубчиків. Черевце витягнуте, циліндричне або овальне, на вентральній стороні з однією парою трахейних стигм та однією парою легеневих отворів. Дорзальна поверхня черевця одноколірна (підродина *Dysderinae*) або з темними плямами (підродина *Segestriinae*). Статевий отвір статевозрілої самки простий, без епігіни. Копулятивний апарат самця сильно спрощений, з міхуровидним або грушовидним бульбусом.

Живуть під каміннями, в лісовій підстилці, серед моху, на стовбурах дерев. Іноді поселяються в житлі людини. Полюють ночами (*Dysdera*, *Harpactea*) або і днями, і вдень (*Segestria*). Житлова трубка переважно має форму воронки, від розширеної частини якої відходять сигнальні нитки. Задній кінець трубки лишається відкритим. Павуки під час полювання вибігають з житлової трубки, хапають жертву хеліцерами і тягнуть її назад в трубку.

У представників підродина *Dysderinae* спарювання не супроводжується ритуальними шлюбними танцями. Але види роду *Segestria* здійснюють доволі складні шлюбні танці: самці спочатку повільно, а потім все швидше і швидше вдаряють пальпами по входу в житлову трубку самки, смикаються всім тілом в тому ж ритмі. Ця процедура повторюється кілька разів, доки самка не вийде з трубки. Під час появи самки самець стрибає перед нею вперед і назад або в сторони. У деяких випадках самець під час копуляції тримає самку хеліцерами за черевцеве стебельце. Тривалість копуляції від 4 до 20 хвилин. Самець по чергово користується обома пальпами.

Павуки родини *Dysderidae* переважно не виготовляють справжнього кокону для яєць і відкладають яйця прямо в житловій трубці, іноді склеюючи їх клейким секретом і обплітаючи їх сіткою. Але павуки роду *Segestria* роблять лінзовидний кокон для яєць.

Більшість представників родини є диплохронними видами, спарюються весною (квітень – травень) або наприкінці літа (серпень – вересень).

Павуки цієї родини чисельні і різноманітні в Середземномор'ї, але поширені практично в усій Голарктиці (крім крайньої півночі), в окремих регіонах Південної Америки, Південної Африки, Австралії та Нової Зеландії.

Відомо 625 видів, що об'єднують в 24 роди:

Рід † *Thereola* – 1 вид, олігоцен

Підродина *Dysderinae*

Рід *Стуртопарактес* – 3 види, Сакартвело, Азербайджан

Рід *Dysdera* – 297 видів, майже по всьому світі

Рід *Dysderella* – 2 види, Азербайджан, Таджикистан

Рід *Dysderocrates* – 8 видів, Балкани

Рід *Harpactocrates* – 13 видів, Європа

Рід *Hygrocrates* – 5 видів, Сакартвело, Туреччина  
 Рід *Parachtes* – 13 видів, Південна Європа  
 Рід *Rhodera* – 1 вид, Крит  
 Рід *Stalitochara* – 1 вид, Алжир  
 Рід *Tedia* – 2 види, Ізраїль, Сирія

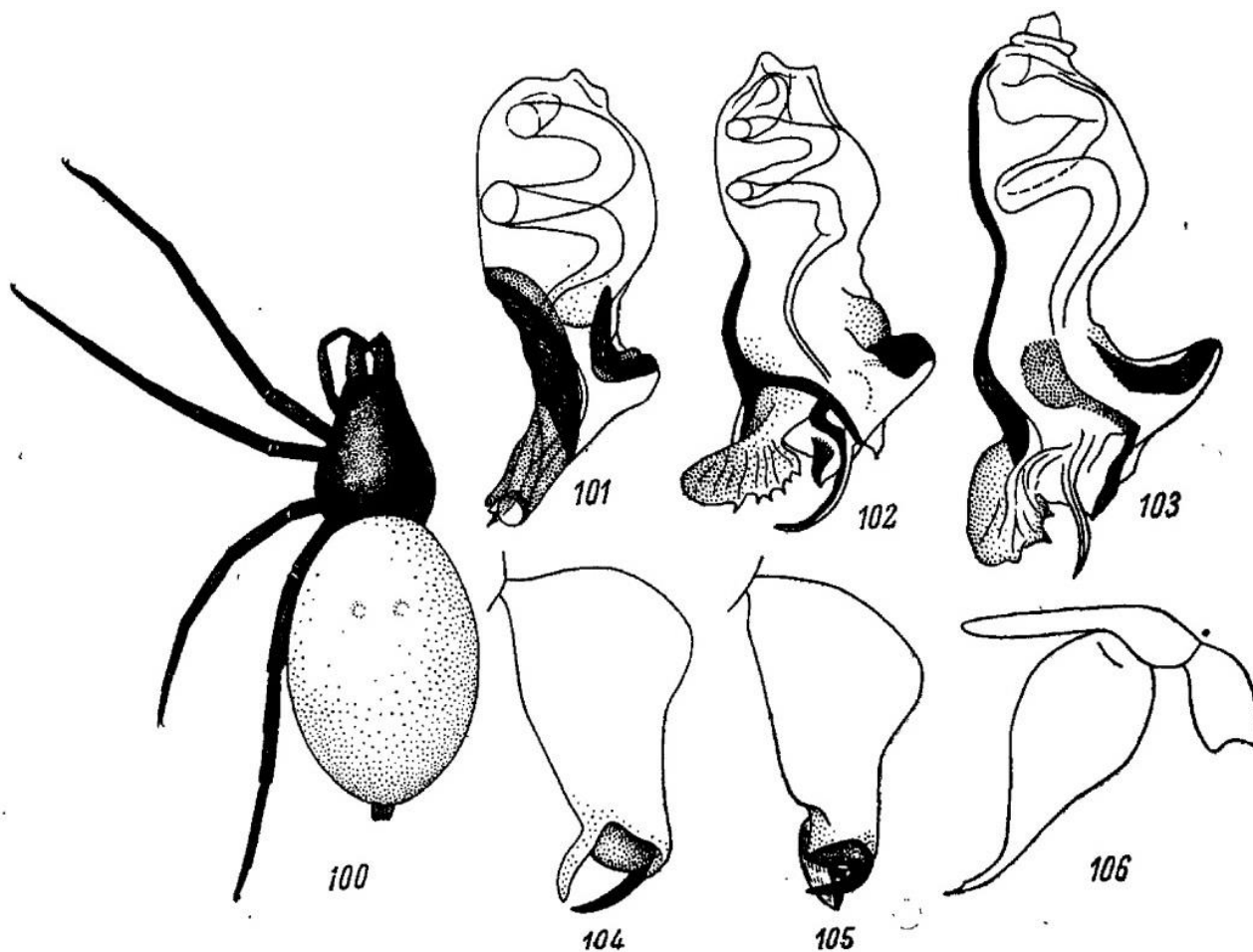


Рис. 199. 100 – *Dysdera crocata* C. L. Koch, 1838, ♀. 101 – 105: Бульбус пальпи самців: 101 - *Dysdera crocata* C. L. Koch, 1838; 102 - *Dysdera westringi* O. Pickard-Cambridge, 1872; 103 – *Dysdera taurica* Charitonov, 1956 (= *Dysdera lata* Reuss, 1834); 104 - *Harpactea rubicunda* (C. L. Koch, 1838); 105 – *Harpactea doblikae* (Thorell, 1875); 106 – *Segestria bavarica* C. L. Koch, 1843, ♂, кінець пальпи.

#### Підродина Harpacteinae

Рід *Dasumia* – 14 видів, Європа, Близький Схід  
 Рід *Folkia* – 7 видів, Балкани  
 Рід *Harpactea* – 188 видів, Європа, Іран  
 Рід *Holissus* – 1 вид, Корсика  
 Рід *Kaemis* – 5 видів, Італія  
 Рід *Minotauria* – 2 види, Крит  
 Рід *Sardostalita* – 1 вид, Сардинія  
 Рід *Stalagtia* – 7 видів, Балкани

#### Підродина Rhodinae

Рід *Mesostalita* – 3 види, Балкани, Італія  
 Рід *Parastalita* – 1 вид, Боснія і Герцеговина  
 Рід *Rhode* – 9 видів, Середземномор'я

Рід *Speleoharpactea* – 1 вид, Іспанія

Рід *Stalita* – 4 види, Балкани

Рід *Stalitella* – 1 вид, Балкани



Рис. 200. *Dysdera erythrina* (Walckenaer, 1802) з родини Dysderidae.

**Родина Трубкаподібні павуки або Сегестіїди (Segestriidae)** – родина аранеоморфних павуків з надродина *Dysderoidea*. Деякий час цих павуків відносили до родини *Dysderidae*, нині вважають окремою родиною. Вперше ця родина була виділена та описана арахнологом Еженом Сімоном у 1893 році. У павуків цієї родини перші три пари ніг спрямовані вперед, мають 6 очей, що розташовані півколом. Структура ніг є адаптацією до життя у павутинних трубках. Ці трубки можуть розгалужуватись, майструються павуками під камінням, у тріщинах скель і під корою мертвих дерев. Населяють практично весь світ, крім Антарктиди, Крайньої півночі, деяких районів Сахари, Аравії та Аравійських пустель. Всього відомо 160 видів, що належать до 5 родів:

*Ariadna* – 145 видів, Південна Америка, Європа, Океанія, Північна Америка, Африка, Азія, Кариби

*Citharocera* – 2 види, ЗСА, Мексика

*Gippsicola* – 4 види, Австралія

*Indoseges* – 5 видів, Індія

*Segestria* – 22 види, майже весь світ

Типовий вид - *Segestria florentina* (Rossi, 1790) має середземноморський ареал поширення. Це найбільший європейський павук з родини сегестіїди. Його ще називають зеленоікловий трубковий павук.



Рис. 201. *Segestria florentina* (Rossi, 1790) з родини Segestriidae.

Самки можуть досягати довжини тіла 22 мм, самці до 15 мм. Цей вид набагато темніше забарвлений від інших представників того ж роду павуків. У той час як молоді павуки мають сірувату опістосому з відміткою плям, подібною до відміток на черевці павука *Segestria senoculata* (Linnaeus, 1758), дорослі павуки рівномірно чорного кольору, іноді із зеленим райдужним блиском, особливо на хеліцерах, що виблискують яскраво-зеленим кольором. Самці і самки схожі. Імаго з'являються з червня по листопад. Ці павуки плетуть трубчасту павутину, часто в тріщинах будівель. Шість або більше шовкових ліній розходяться радіально від трубки, і павук чатує біля входу, торкаючись цих ниток шістьма передніми ногами. Здобич, яка зачіпає ці нитки, ловиться, і павук негайно тягне її в трубку, щоб з'їсти її. Однак у деяких випадках павук вбиває і починає поїдати свою жертву в отворі трубки, але відступає далі, якщо його потривожити. Ці павуки полюють на нічних комах, таких як метелики і таргани. Бджоли та оси завжди жалять павуків в голову, тому павук хапає жертву так, щоб жало було спрямоване від павука. Самка відкладає кладку яєць всередину трубчастої павутини. Іноді самка помирає після того, як маленькі павучки вилупляться, і вони з'їдають свою матір. Павука можна виманити до входу з лігва, обережно доторкаючись павутини в сутінках. Спочатку цей вид жив виключно навколо Середземного моря, але в 1845 році його випадково завезли до Британії, де він прижився. Наприкінці XIX цей павук був випадково завезений до Аргентини, Австралії та на Карибські острови. Поселяючись в житлі людини віддає перевагу цегляним будинкам. Отруйний. Укус надзвичайно болючий. Отрута діє по принципу нейротоксину, діючи на нейрони, на транспорт йонів натрію в клітинах. Укуси нагадують вжалення бджолами, мають індекс 2 за шкалою болю Шмідта.



**Родина Павуки-гобліни або Оонопіди (Oonopidae)** – родина аранеоморфних павуків надродини Dysderoidea. Це дрібні або дуже дрібні (розміром 1 – 3 мм), дуже своєрідні павуки, забарвлені в червонуваті або кармінні кольори. Деякі види мають щитки, тверді пластинки на черевці. Головогруди широкі, груди відділені від голови різким звуженням. 6 очей розміщені одною тісною групою. Медіальні очі найбільші. Оонопіди зазвичай мають шість очей, передні серединні очі втрачені. Однак відомі також чотириокі (*Орораеа viatao* Ott, 2003), двоокі (наприклад, павуки родів *Сохарорфа*, *Diblemma*) і навіть зовсім безокі види (наприклад, павуки роду *Cousinea*, печерні павуки роду *Blanioonops*).



Рис. 202. *Tapinesthis inermis* (Simon, 1882), ♀ з родини Oonopidae.

Родина пронизана незвичайними морфологічними ознаками, багато з яких притаманні лише самцям. Приклади включають сильно модифікований ротовий апарат (наприклад, у павуків родів *Сохарорфа*, *Хуссарф*), грудні сумки (іноді їх також називають кобурами; наприклад, у павуків роду *Grumeus*) і розширення панцира (наприклад, у павуків родів *Ferchestina*, *Unicorn*). Чоловічі педіпальпи також часто сильно змінені. Рід *Орораеа*, наприклад, демонструє розширену пальпальну чашечку, тоді як самці роду *Ischnothyreus* характеризуються повністю склеротизованими чорними, як смола, педіпальпами. Вважається, що представники роду *Orchestina* здатні стрибати, оскільки обидві статі мають сильно збільшені стегна на четвертій парі ніг.

Хеліцери сильні, з вузьким кігтикком. Краї жолоба хеліцер без зубців. Ширина нижньої губи перевищує її довжину. Всі членики ніг, крім колінця та лапки, з товстими вентральними шипами. Лапки з добре вираженою подушечкою (*opuchium*) і 2 кігтиками, що оснащені зубчиками. Черевце в рідкісних волосках, з вентральним та дорзальним скутумом (у павуків підродини *Gamasomorphinae*) або без скутума (у павуків підродини *Oonopinae*). Стигми трахей широко розставлені і розташовані безпосередньо позаду легеневих мішків. Павутинні бородавки, розташовані в 3 ряди, сидять на спільному стебельці. Статевий отвір статевозрілої самки простий, без епігіни. Копулятивний апарат самця влаштований просто, без хітинових виростів, гачків та структур, що служать для фіксації копулятивного апарату на епігіні. Бульбус

у вигляді грушевидної капсули, звужений кінчик капсули – емболос. Бульбус різко відокремлений від цимбіуму. Цимбіум простий, не ложкоподібний, мало відрізняється по своїй формі від інших члеників пальпи.

Ведуть прихований спосіб життя. Зустрічаються в житлі людини, під каміннями, на ґрунті, в лісовій підстилці, під поваленими деревами, в гніздах птахів, в норах гризунів, у житлових трубках інших павуків. Багато видів живе у вологих тропічних лісах. Вид *Oonops domesticus* Dalmas, 1916 поселяється в житлі людини, живе серед книг, манускриптів та монографій з арахнології, серед паперів та гербаріїв, де полює на сіноїдів і псевдоскорпіонів. Павуки активні вночі. Вдень перебувають у житлових павутинних трубках. Спеціалізованих мисливських тенет не майструють. Самки виготовляють кілька коконів для яєць, в кожний відкладає всього по 2 яйця (павуки роду *Oonops*). Три сліпі афротропічні роди (*Anophthalmoonops*, *Caecoonops*, *Termitoonops*) зустрічаються виключно в термітниках. Деякі види, такі як пантропічний *Heteroonops spinimanus* (Simon, 1892) і *Triaeris stenaspis* Simon, 1892, вважаються партеногенетичними, оскільки самців досі ще не було знайдено.

Поширені на всіх материках крім Антарктиди. Відсутні на крайній півночі Голарктики, у деяких районах Сахари. Широко представлені в палеонтологічному літописі, але досі виявлені тільки в бурштині. Відомо 42 викопних види з 2 родів. Найдавніші оонопіди відомі з ліванського бурштину Крейдяного періоду барремського ярусу – найдавнішому з усіх відомих бурштинів. Відомі з іспанського, французького, бірманського, балтійського, сахалінського бурштину – крейдяного періоду, палеоцену, еоцену. У бурштині відомо більше оонопід, ніж будь-яких інших павуків. Більшість викопних оонопід, описаних з бурштину, відносять до існуючого роду *Orchestina*. Цей рід був уже широко поширений наприкінці крейдяного періоду, як вказують зразки, знайдені в бурштині, віком понад 100 мільйонів років.

Відомо 1929 сучасних видів, які об'єднують в 115 родів. Прогнозується, що цих павуків у світовій фані не менше ніж 2500 видів. На сьогодні відомі наступні роди:

*Amazoonops* – 5 видів, Бразилія  
*Anophthalmoonops* – 1 вид, Ангола  
*Antoonops* – 6 видів, Африка  
*Arosphragisma* – 19 видів, Азія  
*Aprusia* – 8 видів, Індія, Цейлон  
*Aschnaonops* – 41 вид, Суринам, Колумбія, Тринідад  
*Australoonops* – 3 види, Південна Африка, Мозамбік  
*Bannana* – 2 види, Китай  
*Bidysderina* – 5 видів, Еквадор  
*Biroonops* – 3 види, Еквадор  
*Birabenella* – 7 видів, Аргентина, Чилі  
*Blanioonops* – 1 вид, Східна Африка  
*Brignolia* – 31 вид, Азія, Африка, Австралія  
*Caecoonops* – 2 види, Конго  
*Camptoscapbiella* – 18 видів, Азія  
*Cavisternum* – 25 видів, Австралія, Цейлон  
*Cortestina* – 1 вид, Австрія, Італія  
*Costarina* – 108 видів, Центральна Америка, Мексика, Колумбія  
*Cousinea* – 1 вид, Сейшели  
*Soxaropha* – 5 видів, Південна Америка, Панама  
*Dalmasula* – 5 видів, Південна Африка, Намібія

*Diblemma* – 1 вид, Сейшели  
*Dysderina* – 57 видів, Азія, Африка, Південна Америка  
*Dysderoides* – 6 видів, Таїланд, Індія  
*Emboonops* – 10 видів, Мексика  
*Escaphiella* – 36 видів, Америка, Кариби  
*Farqua* – 1 вид, Сейшели  
*Gamasomorpha* – 63 види, Америка, Азія, Африка, Океанія  
*Gradunguloonops* – 12 видів, Америка  
*Grymeus* – 3 види, Австралія, Цейлон  
*Guaraguaonops* – 2 види, Бразилія  
*Guatemoonops* – 6 видів, Гватемала, Мексика  
*Heteroonops* – 25 видів, Кариби, Коста-Ріка, Мексика, Німеччина, Африка, Австралія  
*Hexaropha* – 41 вид, Коста-Ріка  
*Himalayana* – 6 видів, Індія, Непал  
*Hortoonops* – 3 види, Антильські острови  
*Hurnoonops* – 1 вид, Конго  
*Hytanis* – 1 вид, Венесуела  
*Ischnothyreus* – 126 видів, Азія, Океанія, Африка, Європа  
*Kachinia* – 2 види, Бірма  
*Karitia* – 1 вид, Нова Зеландія  
*Khamiscar* – 6 видів, Мадагаскар

Khamisia – 4 види, Ізраїль, Ємен, Кенія  
Khamisina – 3 види, Нігерія, Керія, Конго  
Khamisoides – 3 види, Віргінські острови  
Kijabe – 2 види, Кенія  
Lionneta – 8 видів, Сейшели  
Longoonops – 6 видів, Центральна Америка, Кариби  
Lucetia – 41 вид, Куба, Венесуела  
Malagiella – 10 видів, Мадагаскар  
Megabulbus – 1 вид, Ізраїль  
Megaonops – 1 вид, Ізраїль  
Melchisedec – 2 види, Нігер  
Molotra – 6 видів, Мадагаскар  
Neotrops – 28 видів, Південна Америка, Панама, Таїланд  
Neoxyrphinus – 48 видів, Південна Америка, Кариби  
Nephrochirus – 1 вид, Намібія  
Niarchos – 23 види, Еквадор, Колумбія, Перу  
Noideattella – 13 видів, Мадагаскар, Сейшели  
Noonops – 23 види, Мексика, ЗСА  
Oonopinus – 13 видів, Європа, Африка, Китай, Океанія, Венесуела, ЗСА  
Oonopoides – 22 види, Америка  
Oonops – 49 видів, Америка, Кариби, Європа, Африка, Сакартвело, Океанія  
Oporaеа – 180 видів, Океанія, Африка, Азія, Америка, Європа  
Orchestina – 162 види, майже весь світ крім півночі  
Ovobulbus – 3 види, Ізраїль, Єгипет  
Paradysderina – 54 види, Південна Америка  
Patri – 1 вид, Сейшели  
Pelicinus – 21 вид, Азія, Бразилія, Африка, Австралія  
Pescennina – 16 видів, Південна та Центральна Америка  
Plectoptilus – 1 вид, Індонезія  
Ponsoonops – 22 види, Південна та Центральна Америка, Мексика, Кариби  
Predatoroonops – 17 видів, Бразилія  
Prethopalpus – 41 вид, Азія, Океанія  
Prida – 1 вид, Сейшели  
Prodysderina – 9 видів, Венесуела  
Pseudodysderina – 8 видів, Південна Америка  
Pseudoscaphiella – 1 вид, Південна Африка  
Puan – 2 види, Аргентина

Reductoonops – 34 види, Центральна і Південна Америка, Кариби  
Scaphidysderina – 17 видів, Еквадор, Перу, Колумбія  
Scaphiella – 62 види, Америка, Кариби  
Scaphioides – 19 видів, Північна Америка, Кариби  
Scaphios – 8 видів, Еквадор, Колумбія  
Semibulbus – 1 вид, Ізраїль  
Semidysderina – 6 видів, Колумбія  
Setayeshoonops – 1 вид, Сурінам  
Sicariomorpha – 1 вид, Малайзія  
Silhouettella – 11 видів, Азія, Африка  
Simlops – 15 видів, Південна Америка  
Simoonops – 11 видів, Південна Америка, Кариби  
Socotroonops – 1 вид, Ємен  
Spinestis – 1 вид, Україна  
Stenoonops – 28 видів, Америка, Кариби, Сейшели  
Sulsula – 1 вид, Алжир, Єгипет, Судан  
Tapinesthis – 1 вид, Європа  
Telchius – 3 види, Алжир, Марокко, Південна Африка  
Termitoonops – 5 видів, Конго  
Tinadysderina – 6 видів, Колумбія, Еквадор  
Tolegnaro – 2 види, Мадагаскар  
Toloonops – 7 видів, Мексика  
Triaeris – 16 видів, Азія, Африка, Австралія  
Tridysderina – 6 видів, Еквадор  
Trilacuna – 29 видів, Азія  
Unicorn – 7 видів, Аргентина, Чилі, Болівія  
Varioonops – 23 види, Південна та Центральна Америка  
Vientiana – 1 вид, Лаос  
Volborattella – 5 видів, Мадагаскар  
Wanops – 1 вид, Мексика  
Xestaspis – 19 видів, Азія, Океанія, Африка  
Xiombarг – 1 вид, Бразилія, Аргентина  
Хуссарph – 4 види, Бразилія  
Хурphinus – 20 видів, Азія, Австралія  
Yumates – 41 вид, Мексика  
Zyngoonops – 10 видів, Конго  
† Burmorchestina – бірманський бурштин, Крейдяний період, Сенноманський ярус  
† Canadaorchestina – канадський бурштин, Кампанський ярус  
† Fossilopaea – домініканський бурштин, міоцен

**Родина Павуки-стрибуни (Salticidae)** – найчисельніша видами родина ряду павуків (Aranei). На сьогодні відомо 5 025 видів павуків-стрибунів у світовій фауні. Павуки-стрибуни екологічно пластична група павуків, зі складною поведінкою, своєрідним способом полювання та живлення, високою адаптивністю до різних умов середовища, оригінальним способом пересування (стрибками) – не типовим для інших павуків, складною поведінкою під час розмноження. Павуки-стрибуни освоїли різні середовища життя, в тому числі чисельні в травостой.



Рис. 203. Гнізда павуків-стрибунів (Salticidae) згідно робіт Гольма. 107 – *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802). 108 – *Marpissa muscosa* (Clerck, 1757)

Павуки-стрибуни мають своєрідну морфологію: головогруди в передній половині в них припідняті, ззаду – сплюснені, довжина головогрудей перевищує ширину. Краї головогрудей збоку круті, голова і груди розділяються неглибокою поперечною бороною. Є у них 8 очей – всі так звані «денні» очі, розташовані в три ряди. Перший ряд представлений 4 великими очима, що займають лицеву частину голови. Передні медіальні очі дуже крупні і рухомі, за допомогою цих очей павуки можуть сприймати не тільки форму предметів, але і кольори, в тому числі ті, які не бачить око людини. Другий ряд очей утворений двома маленькими очима в середній частині голови. У третьому ряду – 2 великих ока, що розташовані по кутам задньої частини голови, поблизу грудей. Наличник з яскраво забарвленими або білими лусочками чи волосками. Подібні волоски є навколо очей. Хеліцери направлені вниз, тільки в павуків роду *Murgasche* сильно витягнуті вперед. Відносна величина хеліцер у різних видів і в особин різної статі сильно варіює. Кігтики переважно прості, рідко із зубчиками. Задній край жолобу хеліцер або не озброєний, або має один або декілька зубців. Довжина стерального щита явно перевищує ширину. Нижня губа трикутна або напівкругла. Максили великі, на вершині заокруглені. Ноги товсті і відносно короткі. Часто особливо потовщені передні ноги, які використовуються для полювання. Довші задні ноги здійснюють стрибки.



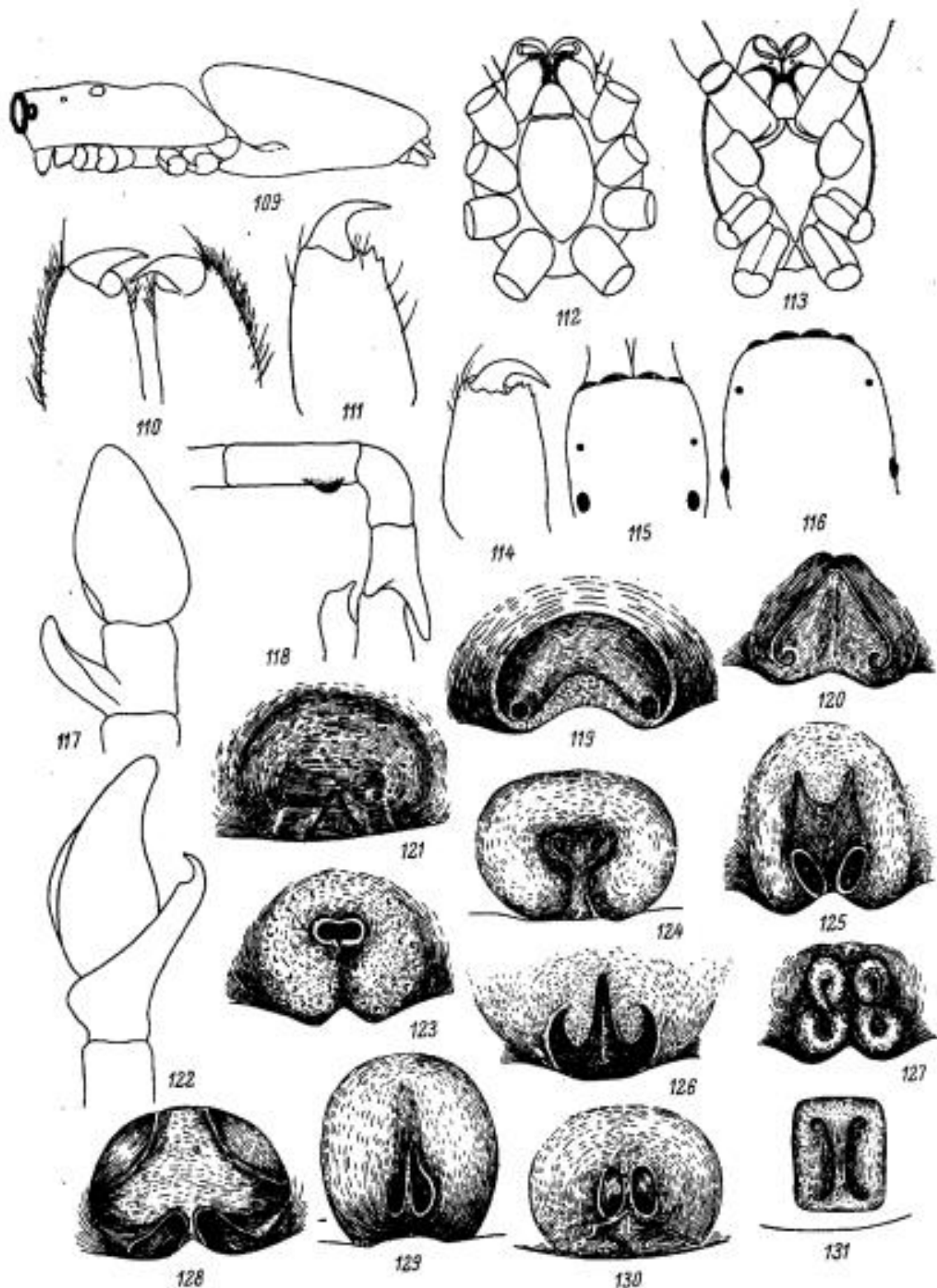


Рис. 204. Особливості морфології павуків-стрибунів згідно робіт Ф. Даля та Кастона. 109 – *Ballus depressus* (Walckenaer, 1802), головогруди та черевце. 110 – *Yllenus arenarius* Simon, 1868, хеліцери з внутрішньої сторони. 111 – *Phlegra fasciata* (Hahn, 1826), хеліцери з внутрішньої сторони. 112 – *Icius cervinus* Simon, 1868, головогруди знизу. 113 – *Huctia nivoyi* (P. H. Lucas, 1846), головогруди знизу. 114 – *Sitticus floricola* (C. L. Koch, 1837), хеліцера, вид із зовнішньої сторони. 115 – *Salticus scenicus* (Clerck, 1757), голова зверху. 116 – *Neon reticulatus* (Blackwall, 1853), голова зверху. 117 – *Sitticus pubescens* (Fabricius, 1775), ♂ кінчик пальпи. 118 – *Aelurillus*

*v-insignitus* (Clerck, 1757), ♂ пальпа. 119 – *Aelurillus festivus* (C. L. Koch, 1834), епігіна. 120 – *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757), епігіна. 121 – *Sitticus dzieduszyckii* (C. L. Koch, 1834), епігіна. 122 – *Sitticus terebratus* (Clerck, 1757), ♂ кінчик пальпи. 123 – *Sitticus terebratus* (Clerck, 1757), епігіна. 124 – *Sitticus pubescens* (Fabricius, 1775), епігіна. 125 – *Sitticus saxicola* (C. L. Koch, 1834), епігіна. 126 – *Sitticus guttatus* (Thorell, 1875), епігіна. 127 – *Neon reticulatus* (Blackwall, 1853), епігіна. 128 – *Sitticus distinguendus* (Simon, 1868), епігіна. 129 – *Attulus penicillatus* (Simon, 1868), епігіна. 130 – *Attulus saltator* (Simon, 1868), епігіна. 131 – *Neon pictus* Kulczyński, 1891, епігіна.



Рис. 205. *Marpissa muscosa* (Clerck, 1757) з родини Salticidae.

Лапки ніг мають 1 – 2 ряди чуттєвих волосків і 2 тарзальні кігтики. Кігтики лапок прикриті скопулою. Останній членок пальпи самок завершується дуже маленьким кігтиком. У самців коліно пальпи без відростків, стегно та гомілка часто з відростками.

Черевце порівняно невелике, округле або витягнуте. Покриви черевця голі, переважно вкриті простими, перистими або лускатими волосками, що створюють металічні або блискучі відтінки забарвлення. Особливо яскраве забарвлення і строкатий малюнок черевця характерні для самців павуків-стрибунів. Самки переважно мають неяскраве забарвлення. Шість павутинних бородавок розташовані на кінці черевця. Передні павутинні бородавки циліндричні, іноді конічно загострені і тісно зближені. Середні павутинні бородавки товсті і зближені. Задні павутинні бородавки довгі і тонкі, широко розставлені. Епігіна пласка, без скапусу, з 1 – 2 явними ямками. Колюлюс відсутній.

Павуки-стрибуни не будують мисливських мережив, пересуваються стрибками. Помітивши здобич навіть далеко, павук-стрибун підкрадається до здобичі і стрибає на неї. Кігтиками хеліцер павук-стрибун вбиває здобич, при цьому долає жертву, що в три рази більша

за нього самого. Здобич павуків-стрибунів – це переважно двокрилі, саранові, клопи з родини Miridae, перетинчастокрилі. Попелицями та іншими малорухомими комахами ці павуки харчуються зрідка.

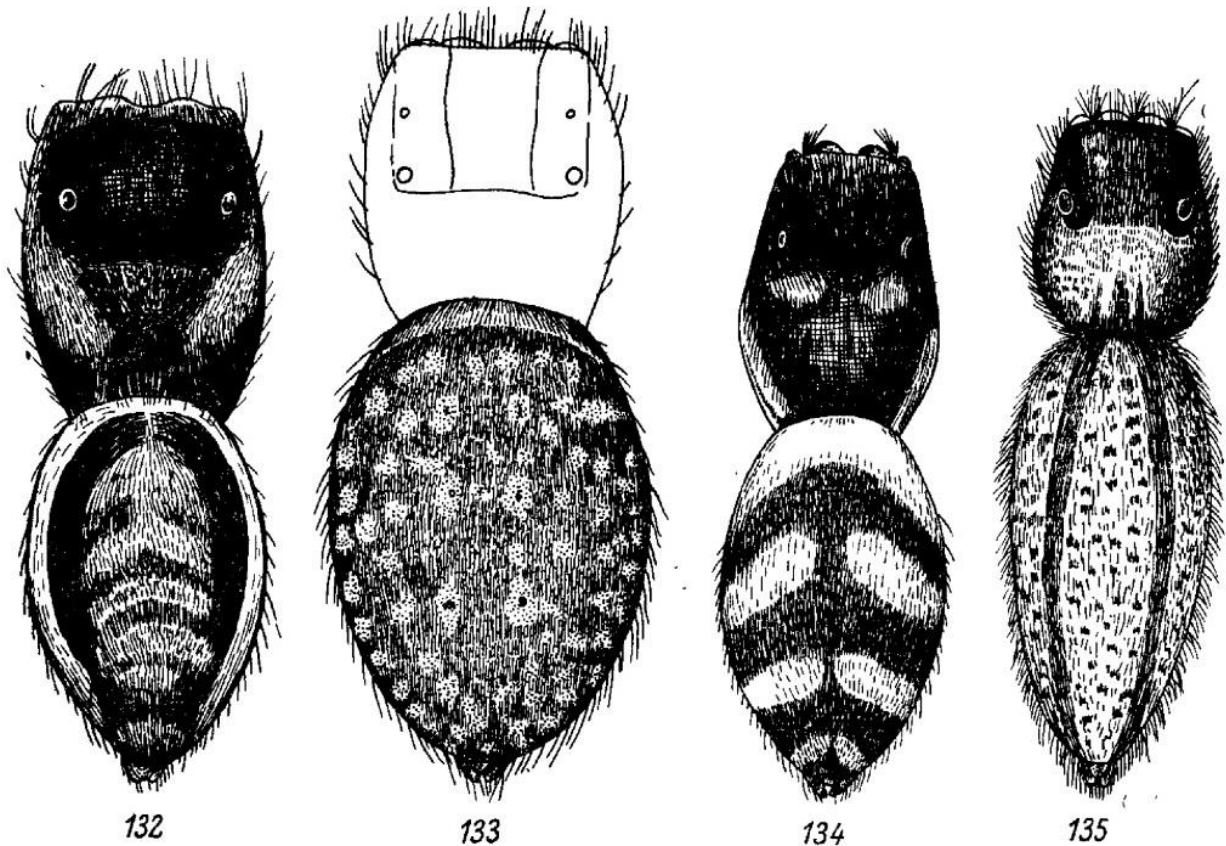


Рис. 206. Особливості морфології павуків-стрибунів. 132 – *Evarcha flammata* (Clerck, 1758) (= *Evarcha falcata* (Clerck, 1758)), ♂. 133 – *Evarcha flammata* (Clerck, 1758) (= *Evarcha falcata* (Clerck, 1758)), ♀. 134 – *Salticus scenicus* (Clerck, 1758), ♂. 135 – *Marpissa radiata* (Grube, 1859), ♀.

Більшість видів павуків-стрибунів стенохронні і розмножуються тільки весною або на початку літа. Але в деяких павуків-стрибунів (наприклад, в *Pseudeuophrys erratica* (Walckenaer, 1826)) є два періоди розмноження протягом теплого сезону – весною і на початку осені. Для видів *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757) та *Neon reticulatus* (Blackwall, 1853) характерні еврїхронні самки та стенохронні самці. Копуляція цих видів можлива тільки в квітні-травні. Вид *Evarcha flammata* (Clerck, 1758) має самців і самок, що здатні розмножуватись протягом всього теплого сезону.

Копуляція павуків-стрибунів супроводжується складними «шлюбними танцями». Під каміннями, в тріщинах скель, ґрунту, під корою запліднена самка влаштовує гніздо типу «покришки» і відкладає кладку яєць. Гніздо має житлову камеру і кокону з яйцями. У жилій камері розташовується самка, яка охороняє яйця. У гнізді може бути один або кілька коконів. *Sitticus floricola* (C. L. Koch, 1837) має самок, що гуртом влаштовують одне гніздо на всіх, але кожна самка охороняє свій кокон. В окремих випадках спільне гніздо будують 20 самок. Молоді павуки дві перші постембріональні линьки переживають в коконі і лише на третій стадії полишають гніздо. Павуки-стрибуни активні вдень, зустрічаються на траві, на деревах, на землі, на скелях, на каміннях, на сонячній стороні будівель.

Поширені павуки-стрибуни по всьому світу, зустрічаються навіть на крайній півночі – в Гренландії на па арктичних островах Канади. Відсутні тільки в Антарктиді.







Sinoinsula

Підродина Hisponinae

Hispo

Jerzego

Massagris

Tomobella

Tomocyriba

Tomomingi

Підродина Salticinae

Амускоїда

Асрагас

Адмєстуріус

Аїлуттікус

Аматоркулус

Амускус

Анаурус

Арахномура

Арнолісеус

Ателуріус

Атомосфїрус

Атїнєлла

Аттулус

Банксетоса

Бреда

Капєта

Карабєлла

Сєріомура

Колонус

Корковєтєлла

Котїнєса

Сїлїстєлла

Сїллоданїа

Друзїа

Енколпїус

Ерїка

Флуда

Фрєспєра

Гаварїлла

Гїпогїна

Хурїус

Хїєтусса

Хїрапєус

Жоллас

Лєтоїа

Макутула

Маєнола

Маго

Мартєлла

Матїнта

Нїлєкантє

Нєгус

Носфєраттус

Орвїлєус

Парафлуда

Паратїодїна

Проктонємєсія

Сарїнда

Скопосїра

Скотурїус

Сєміопїла

Сїмонурїус

Сїмпрїлла

Сїттїсакс

Сїнємосїна

Тартамура

Танїбєлус

Тїодїна

Тїтанаттус

Толоєлла

Томїс

Урупїу

Вїннїус

Зунїга

Абракадабрєлла

Адмєстїна

Аєлурїллус

Афрафлєцїлла

Афробєата

Афромарєнго

Агобардус

Агорїодєс

Агорїус

Ажаранєола

Акєла

Алємєна

Алфєнус

Ансієнулїна

Аллодєкта

Амфїдраус

Анарротус

Анасїтїс

Анїсїус

Анокопсїс

Антїллаттус

Афїрапє

Апрїсїа

Араєгєус

Аранєотанна

Арасїа

Артабрус

Аруаттус

Асфобєліс

Асаракус

Асїлтус

Асїтабула

Асїанєллус

Астїа

Астїлодєс

Атамас

Аттїдопс

Аугустєа

Аваруа

Авітус

Бакєларєлла

Бажєєра

Баллус

Балмацєда

Барраїна

Барїфас

Батїппус

Бавїа

Бавїола

Бавїрєкта

Бєата

Бєліппо

Бєлієна

Бєллота

Бїанор

Бїндакс

Бокус

Бранкус

Брїстовїа

Брїантєлла

Булолїа

Бурматтус

Бїтїокротус

Канамє

Капїдавє

Карїбаттус

Каррротус

Кємбалєа

Сєрїонєста

Халколєкта

Халколємїа

Халкоскїртус

Халкотропїс

Хапода

Харїппус

Хєлісєрїодєс

Хєліфєрїодєс

Хїнаттус

Хїнофрїс

Хїра

Хїротєкїа

Хрїсїлла

Клїнотїс

Кобанус

Коккорхєстєс

Колєкс

Колїттус

Комморїс

Компсодєкта

Копокросса

Корамбїс

Кортїкаттус

Корїфасїа

Корїталїа

Космофасїс

Курубїс

Кїнапєс

Кїтаєа

Дамоєтєс

Дарвіннєон

Дасїсїптус

Дєндрїфантєс

Дєскансо

Дєталїк

Дєкїппус

Дїолєнїус

Дїполкантїопода

Доналдїус

Дрїзїтїус

Ебурнєанєа

Ечєклус

Ехїнїсса

Ecuadattus	Huntiglennia	Mantius	Nimbarus
Edilemma	Hyllus	Manzuma	Nungia
Edwardsya	Hypoblemum	Maratus	Nycerella
Efate	Icius	Marchena	Ocrisiona
Emathis	Idastrandia	Marengo	Ogdenia
Emertonius	Ilargus	Margaromma	Ohilimia
Empanda	Imperceptus	Marma	Okinawicius
Encymachus	Indomarengo	Marpissa	Omoedus
Enoplomischus	Indopadilla	Marusyllus	Onofre
Epeus	Iona	Matagaia	Opisthoncana
Epocilla	Iranattus	Mburuvicha	Opisthuncus
Erasinus	Irura	Megafreya	Orcevia
Ergane	Itata	Megaloastia	Orientattus
Eris	Jacksonoides	Mendoza	Orienticius
Euochin	Jaluiticola	Menemerus	Orsima
Euophrys	Jotus	Messua	Orthrus
Euryattus	Judalana	Metacyrba	Osericta
Eustiromastix	Junxattus	Metaphidippus	Pachomius
Evarcha	Kakameganula	Mexcala	Pachyballus
Featheroides	Kalcerrytus	Mexigonus	Pachyonomastus
Festucula	Katya	Microbianor	Padilla
Foliabitus	Kima	Mikrus	Padillothorax
Frewena	Kupiuka	Mirandia	Panachraesta
Freya	Lagnus	Modunda	Pancorius
Frigga	Lakarobius	Mogrus	Papuamyr
Fritzia	Lamottella	Monaga	Papuaneon
Fuentes	Langelurillus	Mopiopia	Parabathippus
Furculattus	Langerra	Mopsolodes	Paradamoetas
Gastromicans	Langona	Mopsus	Paraharmochirus
Gedeia	Laufeia	Myrmage	Paraheliophanus
Ghelna	Lauharulla	Myrmagua	Parahelpis
Goleta	Leikung	Myrmanu	Parajotus
Gorgasella	Lepidemathis	Myrmapana	Paramaevia
Gramenca	Leptathamas	Myrmapeni	Paramarpissa
Habrocestoides	Leptofreya	Myrmaplata	Paraneaetha
Habrocestum	Leptorchestes	Myrmarachne	Paraphidippus
Habronattus	Leviea	Myrmatheca	Paraphilaeus
Hakka	Ligonipes	Myrmele	Paraplatoides
Harmochirus	Ligurra	Nagaina	Paraplexippus
Hasarina	Longarenius	Nandicius	Parasaitis
Hasarius	Lophostica	Nannenus	Parnaenus
Havaika	Lurio	Naphrys	Parvattus
Helicius	Lystrocteisa	Napoca	Peckhamia
Heliophanillus	Mabellina	Natta	Pelegrina
Heliophanus	Macaroeris	Naubolus	Pellenes
Helpis	Madhyattus	Neaetha	Pellolessertia
Helvetia	Maeota	Nebidia	Penionomus
Hentzia	Maevia	Neon	Pensacola
Heratemita	Magyarus	Neonella	Pensacolops
Hermosa	Maileus	Nepalicius	Peplometus
Hermotimus	Malloneta	Nicylla	Petemathis
Holoplatys	Mantisatta	Nigorella	Phanias

Phanuelus	Rhondes	Tasa	Adoxotoma
Pharacocerus	Rhyphelia	Tauala	Albionella
Phasmolia	Rishaschia	Telamonia	Ananeon
Phaulostylus	Rogmocrypta	Terralonus	Aruana
Phiale	Rudakius	Thammaca	Bokokius
Phidippus	Rudra	Theriella	Cavillator
Philaeus	Rumburak	Thiania	Epidelaxia
Philates	Saaristattus	Thianitara	Flacillula
Philira	Sadies	Thiratoscirtus	Gambaquezonina
Phintella	Saitidops	Thorelliola	Ghumattus
Phintelloides	Saitis	Thyene	Giuria
Phlegra	Saitissus	Thyenula	Grayenulla
Phyaces	Salticus	Tisaniba	Haplopsecas
Pignus	Sandalodes	Toxeus	Hasarinella
Piranthus	Saphrys	Triggella	Heliophanoides
Planiemen	Saraina	Trite	Hinewaia
Platycryptus	Saratus	Truncattus	Hisukattus
Platypsecas	Sassacus	Trydarssus	Homalattus
Plesiopiuka	Schenkeli	Tullgrenella	Iberattus
Plexippoides	Sebastira	Tulpus	Jajpurattus
Plexippus	Selimus	Tusitala	Lechia
Pochyta	Semnolius	Tutelina	Leuserattus
Pochytoides	Semora	Tuvaphantes	Ligdus
Poecilorchestes	Semorina	Tylogonus	Maddisonia
Polemus	Servaea	Udvardya	Maltecora
Popcornella	Sibianor	Ugandinella	Microhasarius
Porius	Sidusa	Uluella	Muziris
Poultonella	Sigytes	Ureta	Necatia
Pristobaeus	Siler	Uroballus	Pachypoessa
Prostheclina	Simaetha	Urogelides	Padillothorus
Proszynskia	Simaethula	Uxuma	Panysinus
Proszynskiana	Sobasina	Vailimia	Phausina
Psecas	Soesilarishius	Variratina	Pilia
Psenuc	Sondra	Viciria	Poessa
Pseudamycus	Spadera	Viribestus	Proszynellus
Pseudemathis	Spilargis	Viroqua	Pseudomaevia
Pseudeuophrys	Stagetillus	Wallaba	Pseudosynagelides
Pseudicius	Stenaelurillus	Wedoquella	Salpesia
Pseudocorythalia	Sertinius	Wesolowskana	Sarindoides
Pseudofluda	Stoidis	Xanthofreya	Simaethulina
Pseudomogrus	Sumampattus	Xenocytaea	Similaria
Pseudopartona	Synageles	Xuriella	Stergusa
Pseudoplexippus	Synagelides	Yacuitella	Tamigalesus
Ptocasius	Tacuna	Yaginumaella	Tatari
Pungalina	Taivala	Yepoella	Thyenillus
Pystira	Talavera	Yimbulunga	Toticoryx
Rafalus	Tanzania	Yllenus	Udalmella
Ragatinus	Tapsatella	Zabkattus	Yogetor
Rarahu	Tara	Zebraplatys	Zulunigma
Rhene	Tarkas	Zenodorus	
Rhetenor	Tarne	Zeuxippus	
Rhombonotus	Tarodes	Zygoballus	

Роди родини Salticidae неясного систематичного положення

Ancepitilobus  
Arachnotermes  
Ballagascar  
Ballognatha

Capecyorkia  
Ceglusa  
Clynotoides  
Dolichoneon

Dendroicius  
Hyctiota  
Stenodeza  
Thianella

Vatovia

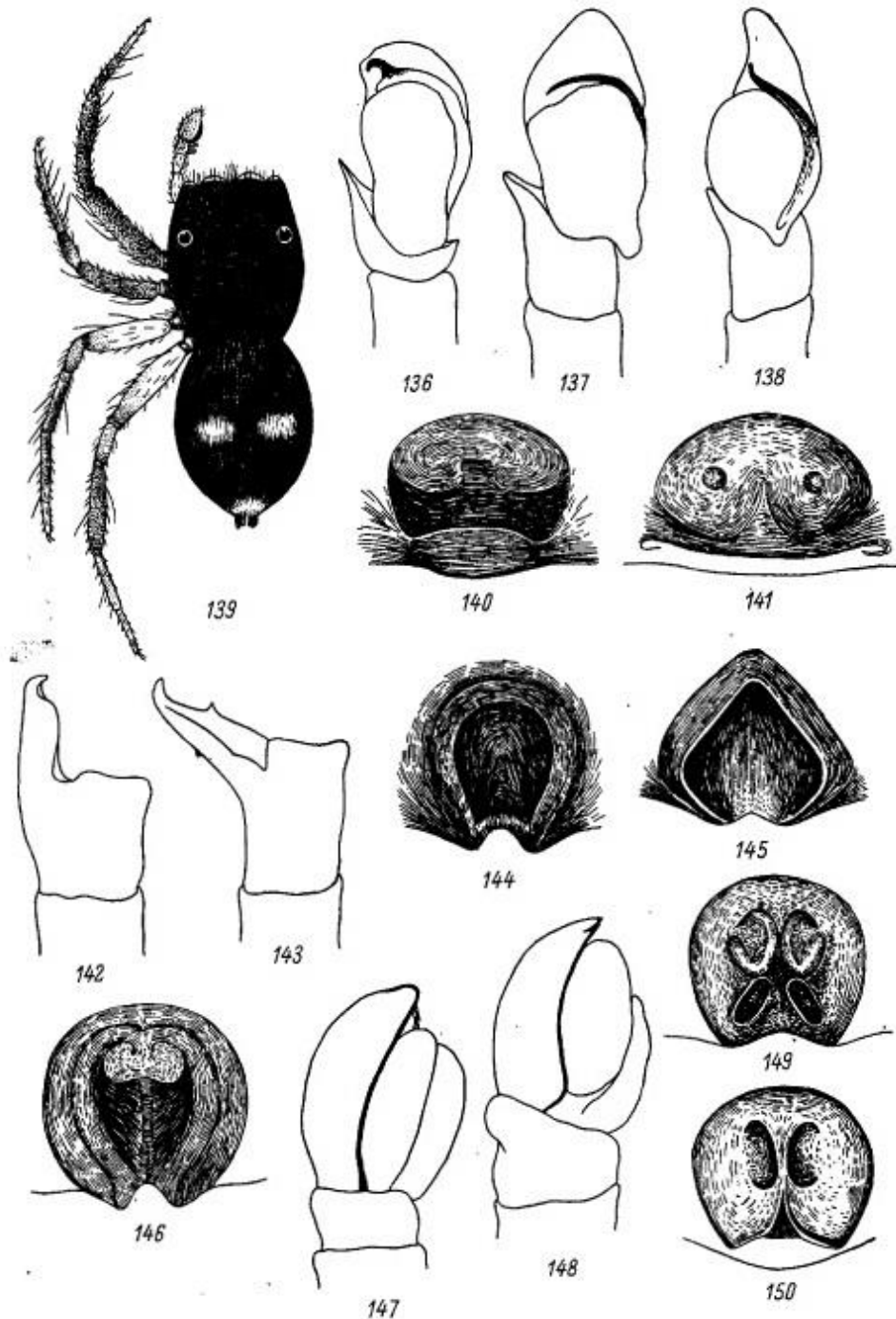


Рис. 208. Особливості морфології павуків родини Salticidae. Згідно робіт Ревера та Тищенко В. П. 136 – 138. Кінчики пальпи самців: 136 – *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757); 137 – *Evarcha falcata* (Clerck, 1758) (= *Evarcha flammata* (Clerck, 1758)); 138 – *Evarcha laetabunda* (C. L. Koch, 1846). 139 – *Evophrys aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871) (= *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871)), ♂. 140 – 141. Епігіна: 140 – *Evarcha falcata* (Clerck, 1758); 141 – *Evarcha*



*laetabunda* (C. L. Koch, 1846). 142 – 143. Гомілка пальпи самців: 142 – *Salticus zebraneus* (C. L. Koch, 1837); 143 – *Salticus cingulatus* (Panzer, 1797). 144 – 146. Епігіна: 144 – *Salticus zebraneus* (C. L. Koch, 1837); 145 – *Salticus cingulatus* (Panzer, 1797); 146 – *Salticus scenicus* (Clerck, 1757). 147 – 148. Кінчики пальпи самців: 147 – *Evophris erratica* (Walckenaer, 1826) (= *Pseudeuophris erratica* (Walckenaer, 1826)); 148 – *Euophris obsoleta* Šimon, 1868. 149 – 150. 149 – *Evophris erratica* (Walckenaer, 1826) (= *Pseudeuophris erratica* (Walckenaer, 1826)); 150 – *Euophris obsoleta* Šimon, 1868.

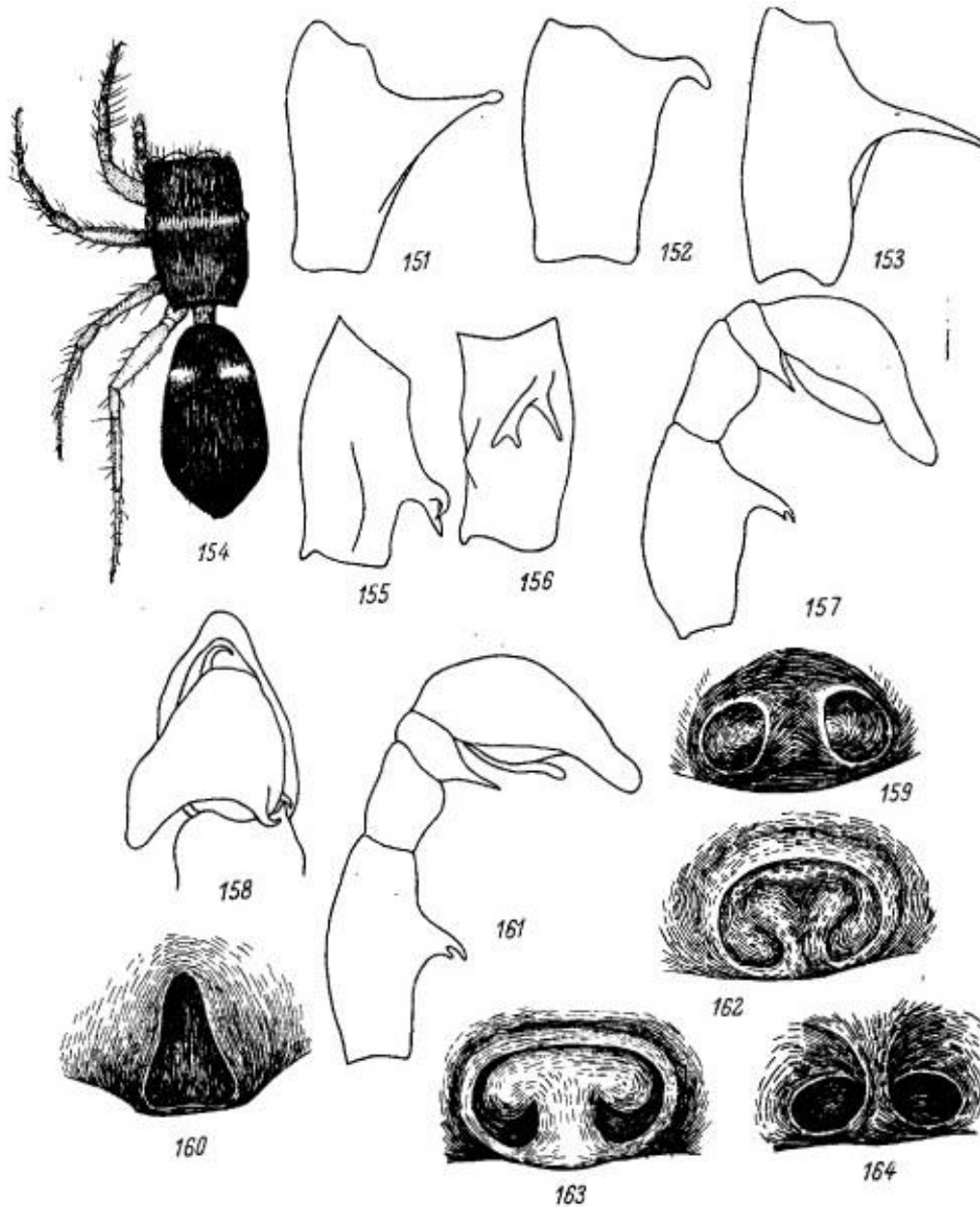


Рис. 209. Особливості морфології павуків родини Salticidae. Згідно робіт Даля, Ревера та Тищенко В. П. 151 – 153. Стегно пальпи самців: 151 – *Heliophanus patagiatus* Thorell, 1875; 152 – *Heliophanus dubius* (C. L. Koch, 1835); 153 – *Heliophanus aeneus* Hahn, 1832. 154 – *Synageles lepidus* Kulczynski, 1897, ♀. 155 – 156. Стегно пальпи самців: 155 – *Heliophanus melinus* L. Koch, 1867; 156 – *Heliophanus tribulosus* Simon, 1868. 157 – *Heliophanus auratus* C. L. Koch, 1835, ♂, пальпа. 158 – *Heliophanus kochi* Simon, 1868, ♂, останній членок пальпи. 159 – 160. Епігіна: 159 – *Heliophanus simplex* Simon, 1868; 160 – *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802). 161 – *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1832), ♂, пальпа. 162 – 164. Епігіна: 162 – *Heliophanus tribulosus* Simon, 1868; 163 – *Heliophanus dubius* C. L. Koch, 1835; 164 – *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1832).

**Родина Земляні павуки або Гнафозиди (Gnaphosidae)** – сьома за величиною родина павуків із понад 2000 описаними видами у понад 100 родах, поширених у всьому світі (крім Антарктиди і крайньої півночі). Існує 105 видів, відомих у Центральній Європі, а поширені роди включають *Gnaphosa*, *Drassodes*, *Micaria*, *Cesonia*, *Zelotes* та багато інших. Ці павуки тісно еволюційно пов'язані з родиною Clubionidae. Наразі не відомо жодного павука цієї родини який був би серйозно небезпечний своєю отрутою для людини.



Рис. 210. *Callilepis nocturna* (Linnaeus, 1758) з родини Gnaphosidae.

У цих павуків головогруді видовжені, спереду ледь звужені. Хеліцери суворо горизонтальні, іноді в самців злегка витягнуті вперед. Задній край жолоба хеліцер оснащений зубчиками, зазубреним кілем або крупною вистилаючою лопаттю з двома зубцями обабіч або не озброєний. Очі майже однакові по величині, розташовані в два поперечних ряди. Передні медіальні очі темні – «денні», інші світлі – «нічні». Наличник широкий, ширший, аніж відстань між передніми і задніми медіальними очима. Все тіло вкрите простими або перистими волосками, іноді білими або жовтими лусочками, що легко опадають. Павутинних бородавок 6. Передні павутинні бородавки широко розсунуті, тому маленькі серединні бородавки добре помітні. У всіх павутинних бородавок основний членок дуже крупний, а вершинний членок ледь помітний. Ноги довгі і сильні. Формула ніг 4.1.2.3. Кінчик лапки з двома кігтиками. Під кігтиками і на вентральній поверхні лапки завжди є скопула, що забезпечує павукам можливість вільного пересування гладкою поверхнею. У самців гомілка пальпи майже завжди з відростком. Земляні павуки характеризуються тим, що мають бочкоподібні передні прядки, розташовані на один діаметр одна від одної. Основним винятком із цього правила є представники роду *Micaria*, що імітують мурах. Іншою характеристикою цих павуків є заглиблення в ендитах (парні ротові апарати спереду та збоку від лабіуму – губи). Геніталії різноманітні і є хорошою моделлю для вивчення еволюції геніталій через їх особливий копулятивний механізм. Товстостінні яєчні мішечки охороняються матір'ю, поки павучки не вилупляться з яєць.

Ці павуки не майструють мисливських тенет, активні вночі, вдень відсиджуються в своєму лігвищі. Більшість представників родини виготовляють лігвища з павутини, що на період розмноження перетворюються в гнізда. Деякі види під час виготовлення сховища викопують в землі ямку і затягують її зверху павутиною. Павуки роду *Roecilochra* майструють

зі скріплених павутиною листків лігвище-трубку, що нагадує житлову трубку павуків роду *Clubiona*. Статевозрілі самці крім звичайних лігвищ іноді майструють ще спеціальні павутинні камери, в яких відбувається копуляція. Кокони павуків родини Gnaphosidae сплюснені, лінзовидні, білі або рожеві.

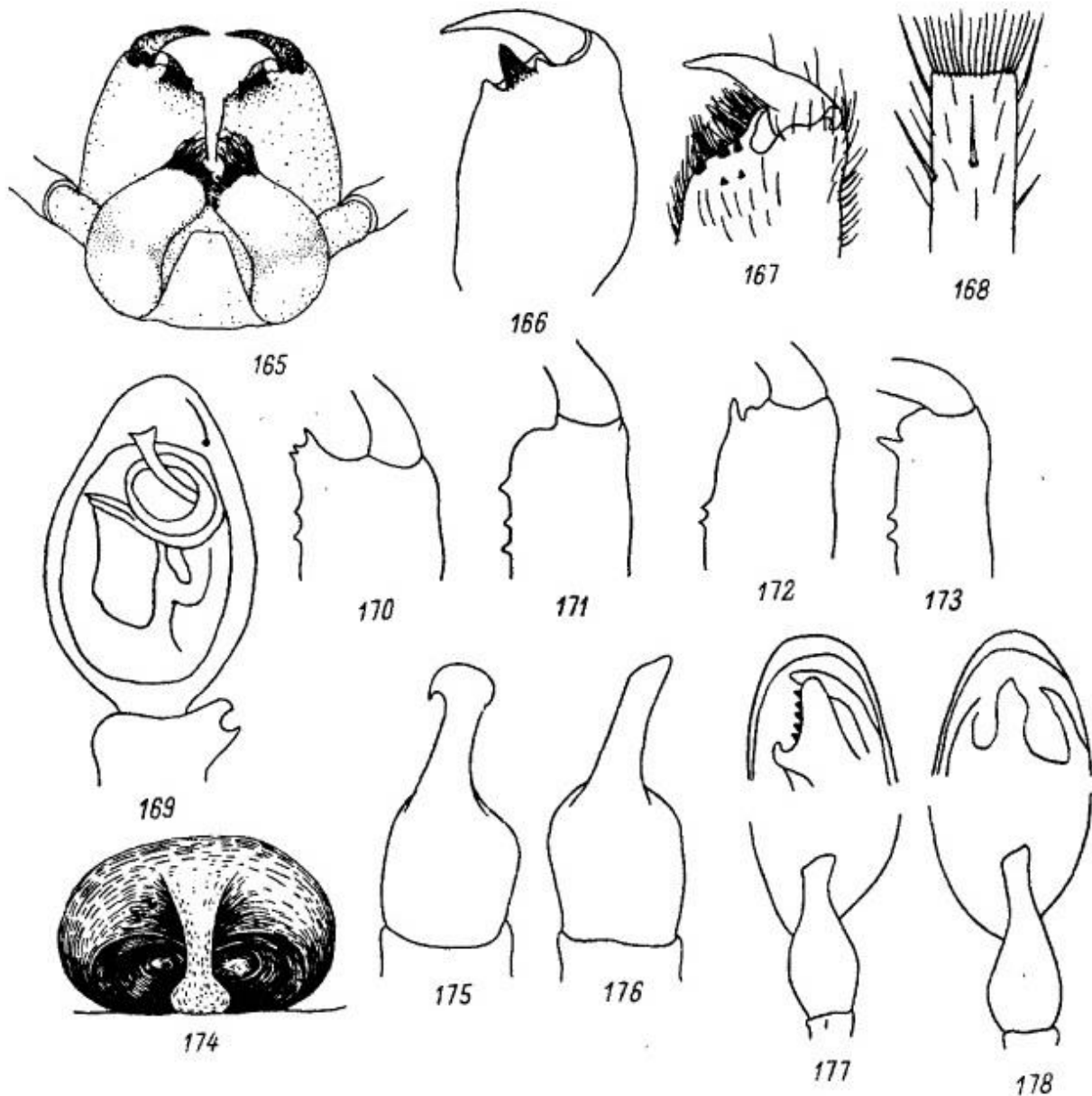


Рис. 211. Особливості морфології Gnaphosidae згідно робіт Кастана, Реймозера, Тищенко В. П. 165 – *Gnaphosa*, ротові органи. 166 – 167. Хеліцери, вид з внутрішньої сторони: 166 – *Callilepis nocturna* (Linnaeus, 1758); 167 – *Drassodes*. 168 – *Zelotes*, кінчик передлапки III. 169 – *Drassodes hypocrita* (Simon, 1878), ♂, кінчик пальпи. 170 – 173. Хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони: 170 – *Drassodes pubescens* (Thorell, 1856); 171 – *Drassodes villosus* (Thorell, 1856); 172 – *Drassodes lapidosus lapidosus* (Walckenaer, 1802); 173 – *Drassodes lapidosus macer* (Thorell, 1856); 174 – *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802), ♀, епігіна; 175 – 176. Гомілка пальпи самців: 175 – *Haplodrassus signifier* (C. L. Koch, 1839); 176 – *Haplodrassus dalmatensis* (L. Koch, 1866); 177 – 178. Кінчик пальпи самців: 177 – *Haplodrassus microps* Buchar et Zdárek, 1960; 178 – *Haplodrassus umbratilis* (L. Koch, 1866).

Майже у всіх європейських видів зимують молоді павуки. Зимівля відбувається в лігвищах під корою, серед моху, під каміннями. Всі Gnaphosidae розвиваються тільки в одному поколінні протягом року. Статевозрілі павуки з'являються в травні – червні. Лише в павуків видів *Scotophaeus scutulatus* (L. Koch, 1866) та *Scotophaeus blackwalli* (Thorell, 1871) статевозрілі самки зустрічають цілорічно.

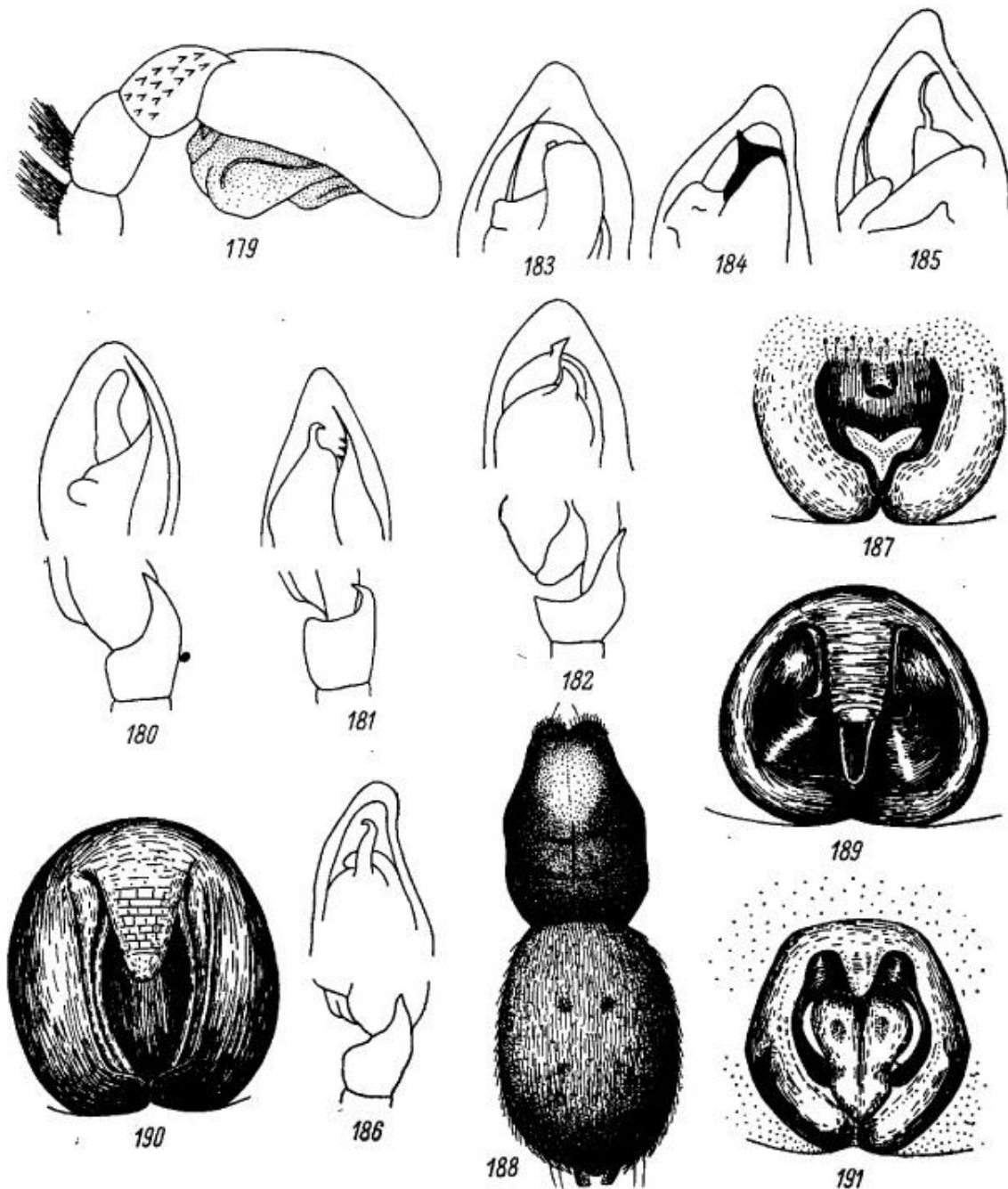


Рис. 212. Особливості морфології Gnaphosidae згідно робіт Реймозера та Тищенко В. П. 179 – *Gnaphosa bicolor* (Hahn, 1833), ♂, пальпа. 180 – 182. Кінчик пальпи самців: 180 – *Gnaphosa badia* (Koch, 1866); 181 – *Gnaphosa lucifuga* (Walckenaer, 1802); 182 – *Gnaphosa lugubris* (C. L. Koch, 1839). 183 – 185. Кінчик останнього членика пальпи самців; 183 – *Gnaphosa petrobia* L. Koch, 1872; 184 – *Gnaphosa leporina* (L. Koch, 1866); 185 – *Gnaphosa opaca* Herman, 1879. 186 – *Gnaphosa muscorum* (L. Koch, 1866), ♂, кінчик пальпи. 187 – *Gnaphosa taurica* Thorell, 1875, ♀, епігіна. 188 – *Gnaphosa muscorum* (L. Koch, 1866), ♀. 189 – 191. Епігіна: 189 – *Gnaphosa leporina* (L. Koch, 1866); 190 – *Gnaphosa petrobia* L. Koch, 1872; 191 – *Gnaphosa lugubris* (C. L. Koch, 1839).



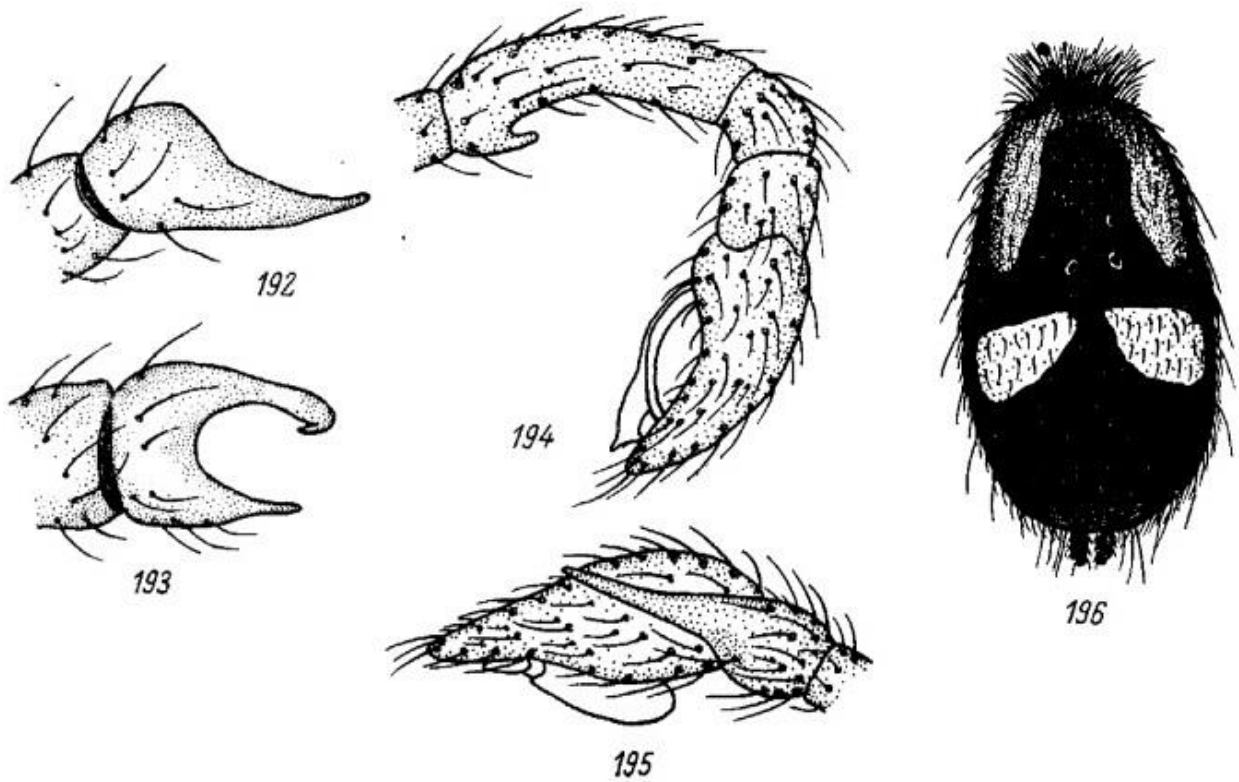


Рис. 213. Особливості морфології Gnaphosidae згідно робіт Реймозера та Тищенко В. П. 192 – 193. Гомілка пальпи самців: 192 – *Berlandina cinerea* (Menge, 1872); 193 – *Nomisia aussereri* (L. Koch, 1872). 194 – *Poecilochroa conspicua* (L. Koch, 1866), ♂, пальпа. 195 – *Poecilochroa variana* (C. L. Koch, 1839) ♂, кінчик пальпи. 196 – *Poecilochroa conspicua* (L. Koch, 1866, ♀, черевце, вид зверху.

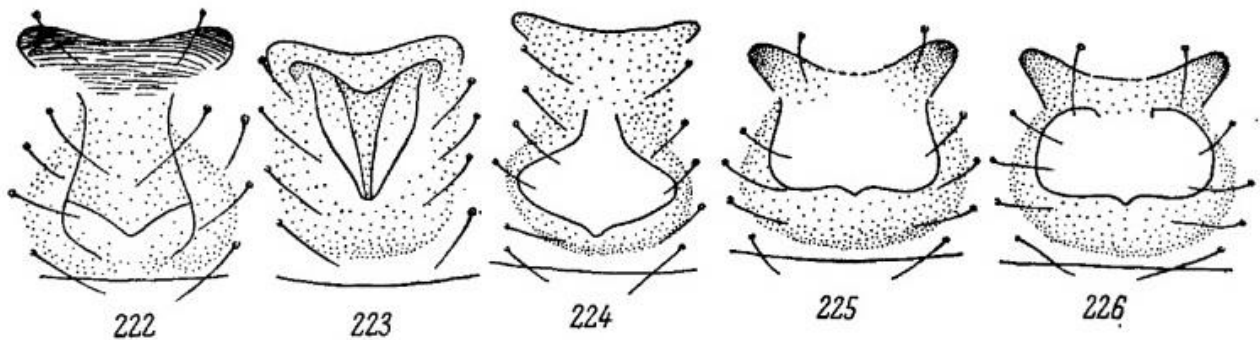


Рис. 214. Особливості морфології Gnaphosidae згідно робіт Тищенко В. П. 222 – 226. Епігіна. 222 – *Zelotes latreillei* (Simon, 1878). 223 – *Zelotes erebeus* (Thorell, 1871). 224 – *Zelotes clivicola* (L. Koch, 1870). 225 – *Zelotes subterraneus* (C. L. Koch, 1833). 226 – *Zelotes apicorum* (L. Koch, 1870).

Всі європейські види Gnaphosidae живуть під каміннями, серед моху, в лісовій підстилці, під корою. Крім єдиного виключення – виду *Poecilochroa conspicua* (Koch, 1866), що живе на деревах та кущах. Деякі види цієї родини випадково потрапляють в житло людини.

Земляні павуки полюють шляхом активного пошуку їжі, переслідування та захоплення здобичі. Вони пристосовані до полювання на велику та потенційно небезпечну здобич, у тому числі на інших павуків, яких вони захоплюють за допомогою своїх павутинних ниток. Під час

полювання земляні павуки виробляють товстий клейкий шовк зі своїх збільшених прядок і намагаються використати його, щоб заплутати свою здобич під час нападу, часто кидаючи павутину на ноги та рот жертви. Знерухомлюючи таким чином потенційну здобич, земляні павуки можуть захопити істот значно більшого за себе розміру, одночасно зменшуючи ризик травмування себе від спроб своєї жертви дати відсіч.

На сьогодні відомо 2583 види, що об'єднані в 164 роди:

Allomicythus	Cryptodrassus	Leptodrassex	Scotognapha
Allozelotes	Cryptoerithus	Leptodrassus	Scotophaeus
Almafuerte	Cubanopyllus	Leptopilos	Sergiolus
Amazoromus	Diaphractus	Litopyllus	Sernokorba
Ammoxenus	Drassodes	Macarophaeus	Setaphis
Amusia	Drassodex	Marinarozelotes	Shaitan
Anagraphis	Drassyllus	Marjanus	Shiragaia
Anagrina	Echemella	Matua	Sidyrassus
Aneplasa	Echemographis	Megamyrmaekion	Smionia
Anzacia	Echemoides	Micaria	Solitudes
Aphantaulax	Echemus	Microdrassus	Sosticus
Apodrassodes	Eilica	Microsa	Symphanodes
Apodrassus	Encoptarthria	Micythus	Synaphosus
Aponetius	Epicharitus	Minosia	Talanites
Apopyllus	Fedotovia	Minosiella	Talanitoides
Arauchemus	Gaviphosa	Molycria	Titus
Asemesthes	Gertschosa	Montebello	Trachyzelotes
Asiabodus	Gnaphosa	Myandra	Trephopoda
Australochemus	Haplodrassus	Nauhea	Trichothyse
Austrammo	Herpyllus	Neodrassex	Turkozalotes
Avstroneulanda	Heser	Nodocion	Urozelotes
Barrowammo	Hitobia	Nomindra	Verita
Benoitodes	Homoeothele	Nomisia	Wesmaldra
Berinda	Hongkongia	Notiodrassus	Wydundra
Berlandina	Hypodrassodes	Odontodrassus	Xerophaeus
Cabanadrassus	Ibala	Orodassus	Xizangiana
Callilepis	Intruda	Parabonna	Yoruba
Callipelis	Iranotricha	Parasyrisca	Zagrotis
Camillina	Kaitawa	Phaeocedus	Zelanda
Canariognapha	Kikongo	Poecilochroa	Zelominor
Ceryerda	Kishidaia	Pseudodrassus	Zelotes
Cesonia	Kituba	Pterotricha	Zelotibia
Chatzakia	Ladissa	Pterotrichina	Zelowan
Civizelotes	Laronius	Rastellus	Zimiromus
Cladothela	Lasophorus	Sanitubius	
Coillina	Latica	Scopoides	
Coreodrassus	Latonigena	Scotocesonia	

**Родина Мішечні павуки або Аніфеніди (Anurphaenidae)** – родина аранеоморфних павуків, відрізняються від павуків родини Clubionidae та інших павуків тим, що черевне дихальце розташоване на одну третину або половину шляху попереду павутинних бородавок у напрямку до епігастральної борони на нижній стороні черевця. У більшості павуків цієї родини дихальце розташоване попереду павутинних залоз. Подібно до павуків клубіонідів, аніфеніди мають вісім очей, розташованих у два ряди, конічну передню прядку і є мандрівними хижаками, які будують шовкові укриття або мішечки, переважно, на кінцях рослин, між листям, під корою або під камінням. Ці павуки поширені в Південній та Північній Америці,

в Європі, Центральній Азії, Індії, на півдні Австралії, на півдні Африки, в Японії, в Кореї. Деякі види цієї родини (такі як павуки роду *Anyphaena*) спеціалізуються на живленні яйцями комах.



Рис. 215. *Hibana incursa* (Chamberlin, 1919) з родини Anyphaenidae.

У цих павуків головогруди овальні, попереду широкі і тупі, з явною медіальною бороною. 8 очей розташовані в два ряди. Передній ряд очей прямий або ледь зігнутий. Передні медіальні очі переважно менші передніх латеральних. Задній ряд очей слабко зігнутий. Всі очі заднього ряду рівні по величині і стоять приблизно на рівних дистанціях одне від одного. Чотирикутник, утворений медіальними очима, спереду ледь звужений – довжина його перевищує ширину. Латеральні очі переднього та заднього рядів розсунуті менше, ніж на їх діаметр. Хеліцери прямовисні, задній край жолоба хеліцер з 3 – 5 зубцями. Нижня губа видовжена, максилі довгі та вузькі.

Лапки, а також основи передлапок всіх ніг з явною скопулою. Кінчики лапок з двома кігтками, під якими знаходяться пучки прикріплених волосків. Гомілки I та II з 2 – 3 парами вентральних щетинок. На передлапках передніх ніг вентральні щетинки також завжди наявні.

Черевце видовжене, переважно з чітким темним малюнком. Дихають за допомогою легень та трахей. Трахейне дихальце відсунуте від павутинних бородавок і розташоване приблизно на середині черевця. Останній членок задніх павутинних бородавок короткий і конічний. Колюлюс відсутній.

Живуть на деревах та кущах. Полюють вночі. Вдень сидять у сховищі, яке виготовляють зі скручених листків, що зтягнуті павутиною. Весною та на початку літа самки у сховищах охороняють кокони з яйцями. Зимують в лісовій підстилці.

Відомо 614 видів, що об'єднують в 58 родів:

Acanthoceto – 7 видів, Південна Америка	Lupettiana – 9 видів, Америка
Aljassa – 5 видів, Південна Америка	Macrophyes – 8 видів, Мексика, Південна та Центральна Америка
Amaurobioides – 12 видів, Африка, Чилі, Австралія, Нова Зеландія	Mesilla – 3 види, Колумбія, Еквадор
Anurphaena – 83 види, Азія, Америка, Європа, Алжир	Monapia – 13 видів, Чилі, Аргентина
Anurphaenoides – 20 видів, Південна і Центральна Америка	Negayan – 12 видів, Чилі, Аргентина, Перу
Arachosia – 21 вид, Америка	Osoriella – 4 види, Південна Америка
Araiya – 2 види, Чилі, Аргентина	Otoniela – 2 види, Південна Америка
Australaena – 2 види, Полінезія	Oxysoma – 8 видів, Чилі, Аргентина, Бразилія
Axuracrus – 1 вид, Чилі, Аргентина	Patrera – 48 видів, Південна та Центральна Америка
Aysenia – 9 видів, Чилі, Аргентина	Phidyle – 1 вид, Чилі
Aysenoides – 5 видів, Чилі, Аргентина	Philisca – 14 видів, Чилі, Аргентина
Aysha – 41 вид, Південна Америка, Панама	Pippuhana – 4 види, ЗСА, Панама, Бразилія
Bromelina – 3 види, Колумбія, Бразилія, Венесуела	Rathalos – 2 вид, Китай
Buckupiella – 1 вид, Бразилія, Аргентина	Sanogasta – 15 видів, Південна Америка
Coptoprepes – 12 видів, Чилі, Аргентина	Selknamia – 1 вид, Чилі, Аргентина
Ferrieria – 1 вид, Чилі, Аргентина	Shuyushka – 3 види, Еквадор
Gamakia – 1 вид, Чилі	Sillus – 10 видів, Мексика, Центральна Америка, Бразилія
Gayenna – 10 видів, Південна Америка, Мексика	Sinophaena – 2 види, Китай
Gayennoides – 2 види, Чилі	Tafana – 16 видів, Венесуела, Еквадор, Колумбія
Natitia – 6 видів, Еквадор, Перу, Колумбія	Tasata – 15 видів, Південна Америка
Nibana – 18 видів, Америка	Temnida – 2 види, Південна Америка
Iguarima – 2 види, Бразилія, Еквадор	Teudis – 27 видів, Південна та Центральна Америка
Posomba – 2 види, Колумбія	Thaloe – 3 види, Куба
Isigonia – 3 види, Південна Америка, Панама	Timbuka – 6 видів, Південна і Центральна Америка, Мексика
Italaman – 1 вид, Колумбія, Бразилія, Аргентина	Tomopisthes – 5 видів, Чилі, Аргентина
Jessica – 12 видів, Південна Америка	Umuara – 6 видів, Венесуела, Бразилія, Перу
Josa – 15 видів, Південна Америка, Коста-Ріка, Мексика	Wulfila – 43 види, Америка
Katissa – 10 видів, Центральна і Південна Америка	Wulfilopsis – 6 видів, Бразилія
Lerajan – 2 види, Еквадор, Панама	Xirwana – 17 видів, Південна Америка

**Родина Павуки-мисливці або Спарассіди (Sparassidae)** – родина аранеоморфних павуків. Більшість видів живуть в лісових екосистемах тропіків. Деякі групи цих павуків називають ще павуки-ящіркоїди, павуки дощу.

Характеризуються тим, що довжина головогрудей рівна або майже рівна її ширині. Головогруди сплюснені, з явною медіальною бороною. Радіальні борони добре помітні. Краї головогрудей без кутів. Очне поле, що містить 8 майже однакових по величині «денних» очей, займає всю ширину голови. Очі розташовані в два поперечних ряди. Хеліцери крупні, прямовисні або в деяких тропічних представників родини направлені вперед. Краї жолоба хеліцер озброєні великими зубцями. Довжина нижньої губи перевищує її ширину. Максيلي



довгі, більш або менш звужені на кінці і спереду, не зігнуті над нижньою губою. Краї максил оснащені густими розширеними волосками (типу скопули). Стернальний щит широкий, округлий або серцевидний.



Рис. 216. *Beregama aurea* (L. Koch, 1875) з родини Sparassidae.

Ноги довгі, товсті, направлені в сторони, як в павуків з родини Thomisidae. Відносна довжина ніг – 2.4.1.3. або 4.2.1.3. Лапки і передлапки вентрально оснащені скопулою. Кінчик передлапки переважно з трьохлопасною перепонкою. Лапки з 2 тарзальними кігтками. Останній членок пальпи самок також з тонким кігтиком.

Черевце в європейських видів видовжене, овальне, з виїмкою на передньому кінці. Покриви черевця переважно в темних точках. Є 6 павутинних бородавок. Передні павутинні бородавки тісно зближені, часто торкаються. Колюлюс відсутній. Площина епігіни щільна, склеротизована. Статевий диморфізм у забарвленні і величині тіла виражений слабо.

Ці павуки не майструють мисливських тенет. Вони пантрують на здобич в засідці, а потім після короткого стрибка швидко хапають її сильними передніми ногами. У період розмноження самка влаштовує тимчасове гніздо зі скрученого павутиною листка. У середині гнізда перебуває самка, що охороняє кокон зі світло-зеленими яйцями. Полишаючи гніздо, самка носить кокон в хеліцерах. Копуляція у виду *Micrommata roseum* (Clerck, 1758) відбувається в травні. Окремі види цієї родини, зокрема вид *Heteropoda venatoria* Linnaeus, 1767 видає звуки під час пошуку статевого партнера – звук видають самці, реагуючи на феромони самок, здійснюючи коливання черевцем. Самки, відповідно реагують на цей звук, якщо готові до спарювання. Цей звук нагадує цокання годинника.

Деякі з представників цієї родини досягають великих розмірів тіла. Так, У Лаосі мешкає вид *Heteropoda maxima* Jäger, 2001, що досягає розмаху ніг 30 см. Отрути павуків цієї родини не становлять серйозної загрози для людини. Проте укуси павуків родів *Palystes*, *Neosparassus* можуть викликати локальний набряк, біль, нудоту, головний біль, нерегулярний пульс, прискорене серцебиття. Проте ці ускладнення не потребують стаціонарного лікування в медичних закладах. Нападати на людину можуть самки цих павуків, що охороняють кокон з яйцями.

Багато видів цієї родини мають маскувальне забарвлення, проте багато видів мають нижню частину тіла плямисту: з чорно-білим візерунком. Деякі види роду *Holconia* смугасті. Ноги мають міцні щетинки, але решта тіла вкрита досить ніжними восками. Живуть переважно під каміннями, мертвими деревами чи іншими укриттями, інколи заповзають в житло людини чи інші людські споруди.

Поширені по всьому світі, крім Антарктиди, півночі Голарктики, Аравії. На сьогодні відомо 1363 види, які належать до 88 родів:

- |   |   |
|---|---|
| <i>Adcatomus</i> – 2 види, Венесуела, Перу                                  | <i>Heteropoda</i> – 189 видів, Океанія, Азія, Південна Америка, Греція  |
| <i>Anaptomecus</i> – 6 видів, Центральна і Південна Америка                 | <i>Holconia</i> – 9 видів, Австралія                                    |
| <i>Anchonastus</i> – 4 види, Камерун, Конго                                 | <i>Irileka</i> – 1 вид, Австралія                                       |
| <i>Arandisa</i> – 1 вид, Намібія  | <i>Isopeda</i> – 19 видів, Австралія, Філіпіни, Папуа – Нова Гвінея     |
| <i>Barylestis</i> – 10 видів, Африка, Азія, Європа                          | <i>Isopedella</i> – 18 видів, Австралія, Папуа – Нова Гвінея, Індонезія |
| <i>Beregama</i> – 4 види, Австралія, Папуа – Нова Гвінея                    | <i>Keilira</i> – 2 види, Австралія                                      |
| <i>Berlandia</i> – 2 види, Східна Африка                                    | <i>Leucorchestris</i> – 7 видів, Ангола, Намібія                        |
| <i>Bhutaniella</i> – 10 видів, Азія   | <i>Macrinus</i> – 6 видів, Південна Америка, Тобаго, ЗСА                |
| <i>Borniella</i> – 1 вид, Борнео  | <i>Martensopoda</i> – 3 види, Індія                                     |
| <i>Caayguara</i> – 12 видів, Бразилія                                       | <i>May</i> – 4 види, Намібія, Південна Африка                           |
| <i>Carparachne</i> – 2 види, Намібія  | <i>Megaloremnius</i> – 1 вид, Мадагаскар                                |
| <i>Cebrennus</i> – 19 видів, Африка, Азія, Мальта                           | <i>Menarik</i> – 1 вид, Борнео  |
| <i>Cerbalus</i> – 8 видів, Ізраїль, Іорданія, Єгипет                        | <i>Meri</i> – 1 вид, Південна Америка                                   |
| <i>Chrosioderma</i> – 9 видів, Мадагаскар                                   | <i>Micrommata</i> – 6 видів, Іспанія, Африка, Азія                      |
| <i>Clastes</i> – 1 вид, Індонезія, Папуа – Нова Гвінея                      | <i>Micropoda</i> – 1 вид, Папуа – Нова Гвінея                           |
| <i>Curicaberis</i> – 32 види, Північна і Центральна Америка, Бразилія       | <i>Microrchestris</i> – 2 види, Намібія                                 |
| <i>Damastes</i> – 16 видів, Мадагаскар, Мозамбик, Сейшели                   | <i>Neosparassus</i> – 19 видів, Австралія                               |
| <i>Decaphora</i> – 5 видів, Північна і Центральна Америка, Кариби, Колумбія | <i>Neostasina</i> – 34 види, Кариби                                     |
| <i>Deelemanikara</i> – 1 вид, Мадагаскар                                    | <i>Nolavia</i> – 8 видів, Бразилія                                      |
| <i>Defectrix</i> – 1 вид, Панама  | <i>Nungara</i> – 4 види, Бразилія, Еквадор                              |
| <i>Delena</i> – 11 видів, Австралія, Нова Зеландія                          | <i>Olios</i> – 165 видів, Азія, Америка, Африка, Океанія                |
| <i>Dermochrosia</i> – 1 вид, Бразилія                                       | <i>Orchestrella</i> – 2 види, Намібія                                   |
| <i>Diminutella</i> – 1 вид, Куба  | <i>Origes</i> – 3 види, Аргентина, Перу, Еквадор                        |
| <i>Eusparassus</i> – 33 види, Африка, Азія, Європа, Перу                    | <i>Paenula</i> – 1 вид, Еквадор   |
| <i>Echoralystes</i> – 1 вид, Папуа – Нова Гвінея                            | <i>Palystella</i> – 4 види, Намібія                                     |
| <i>Extraordinarius</i> – 4 види, Бразилія                                   | <i>Palystes</i> – 20 видів, Африка, Індія, Австралія                    |
| <i>Geminia</i> – 1 вид, Бірма   | <i>Panaretella</i> – 5 видів, Південна Африка                           |
| <i>Gnathopalystes</i> – 11 видів, Азія, Океанія                             | <i>Pandercetes</i> – 16 видів, Азія, Африка, Океанія                    |
| <i>Guadana</i> – 12 видів, Бразилія, Перу, Еквадор                          | <i>Parapalystes</i> – 5 видів, Південна Африка                          |
|   | <i>Pediana</i> – 9 видів, Індонезія, Австралія                          |
|   | <i>Platnickopoda</i> – 1 вид, Східна Африка                             |

† *Pleorotus* – 1 вид, Сейшели  
*Polybetes* – 15 видів, Південна Америка  
*Prusias* – 4 види, Бразилія, Мексика, Панама  
*Ptychia* – 5 видів, Папуа- Нова Гвінея, Фіджі, Філіпіни  
*Pseudomicrommata* – 5 видів, Африка  
*Pseudopoda* – 247 видів, Азія  
*Quemedice* – 2 види, Бразилія, Аргентина  
*Remmius* – 5 видів, Африка  
*Rhacocnemis* – 2 види, Сейшели  
*Rhitymna* – 21 вид, Азія, Африка  
*Sadala* – 10 видів, Південна Америка  
*Sagellula* – 2 види, Японія, Китай  
*Sarotesius* – 1 вид, Східна Африка  
*Sinopoda* – 138 видів, Азія  
*Sivalicus* – 1 вид, Індія  
*Sparianthina* – 11 видів, Південна та Центральна Америка, Тобаго  
*Sparianthis* – 13 видів, Колумбія  
*Spariolenus* – 13 видів, Азія  
*Staianus* – 1 вид, Мадагаскар

*Stasina* – 9 видів, Південна Америка, Габон, Азія, Куба  
*Stasinoides* – 1 вид, Ефіопія  
† *Stipax* – 1 вид, Сейшели  
*Strandiellum* – 1 вид, Пауа – Нова Гвінея  
*Theleticopis* – 51 вид, Азія, Океанія, Африка  
† *Thomasettia* – 1 вид, Сейшели  
*Thunberga* – 29 видів, Мадагаскар  
*Tibellomma* – 1 вид, Венесуела  
*Tiomaniella* – 1 вид, Малайзія  
*Tychicus* – 5 видів, Філіпіни, Папуа – Нова Гвінея, Індонезія  
*Tyrostola* – 4 види, Австралія, Папуа – Нова Гвінея  
*Uaiuara* – 7 видів, Південна Америка, Панама  
*Vindullus* – 8 видів, Південна Америка, Гватемала  
*Yiinthis* – 8 видів, Австралія, Папуа – Нова Гвінея  
*Zachria* – 2 види, Австралія

**Родина Павуки-краби або Павуки-бокоходи або Томізиди (*Thomisidae*)** – родина аранеоморфних пауків. Павуки-краби отримали свою назву завдяки манері пересуватися боком.

У цих павуків головогруди широкі. Тільки у павуків з родів *Tibellus*, *Thanatus*, *Monaeses* довжина головогрудей перевищує ширину. В інших випадках довжина головогрудей майже рівна її ширині. Радіальні борони явні. Передній край голови широкий, усічений, ледь заокруглений. Наличник вертикальний, по нижньому краю його з рядом волосків або щетинок. Очей 8, розташовані вони двома поперечними рядами. Всі очі гомогенні, «денні». Іноді очі майже рівні по величині, але частіше медіальні очі менші латеральних, переважно задній ряд очей ширші переднього ряду. Латеральні очі обох рядів широко розставлені, рідко зближені. Хеліцери вертикальні, їх базальні членики тісно зближені і зовні сильно сплюснені. Внутрішня поверхня базального членика з широкою поздовжньою смугою з м'яких прилягаючих волосків. Краї жолоба хеліцер з довгими густими волосками або щетинками, без зубчиків або з 1 – 2 маленькими зубчиками. Кігтики хеліцер товсті, але короткі. Отруйні залози великі, займають більшу частину головогрудей і закінчуються позаду від мозку. Нижня губа плоска і видовжена. Максيلي також довгі, широкі, біля основи по зовнішньому краю з виїмкою, в якій розміщуються вертлюги пальпи. У представників підродини *Philodrominae* максилы сильно зменшені. Останній членик пальпи самок з одним кігтиком. Пальпа самців перетворена в копулятивний апарат, має чашоподібний останній членик, оснащений порівняно простим, слабо виступаючим бульбусом і довгим (іноді вкороченим) емболюсом. Гомілка пальпи переважно з 1 – 3 відростками. Лише у виду *Oxyptila horticola* (C. L. Koch, 1837) є 4 відростки на цьому членику, а в павуків видів *Tibellus martimus* (Menge, 1875) та *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802) відростки на гомілці пальп взагалі відсутні (нині рід *Tibellus* перенесено до іншої родини – *Philodromidae*). На колінному членику пальпи самців самотній відросток є тільки в павуків видів *Oxyptila nigrita* (Thorell, 1875) (= *Oxyptila claveata* (Walckenaer, 1837)) та *Oxyptila scabricula* (Westring, 1851). Стегно пальпи у всіх випадках без відростків. Стернальний щит у павуків цієї родини широкий спереду, але вузький ззаду, переважно овальний, серцевидний або трикутний.

Ноги довгі, направлені в сторони, завдяки чому павуки можуть легко пересуватися боком. Ноги I та II значно довші і товстіші ніж III та IV, але в павуків під родини Philodrominae (що нині виділяють в окрему родину) всі ноги майже однакові.

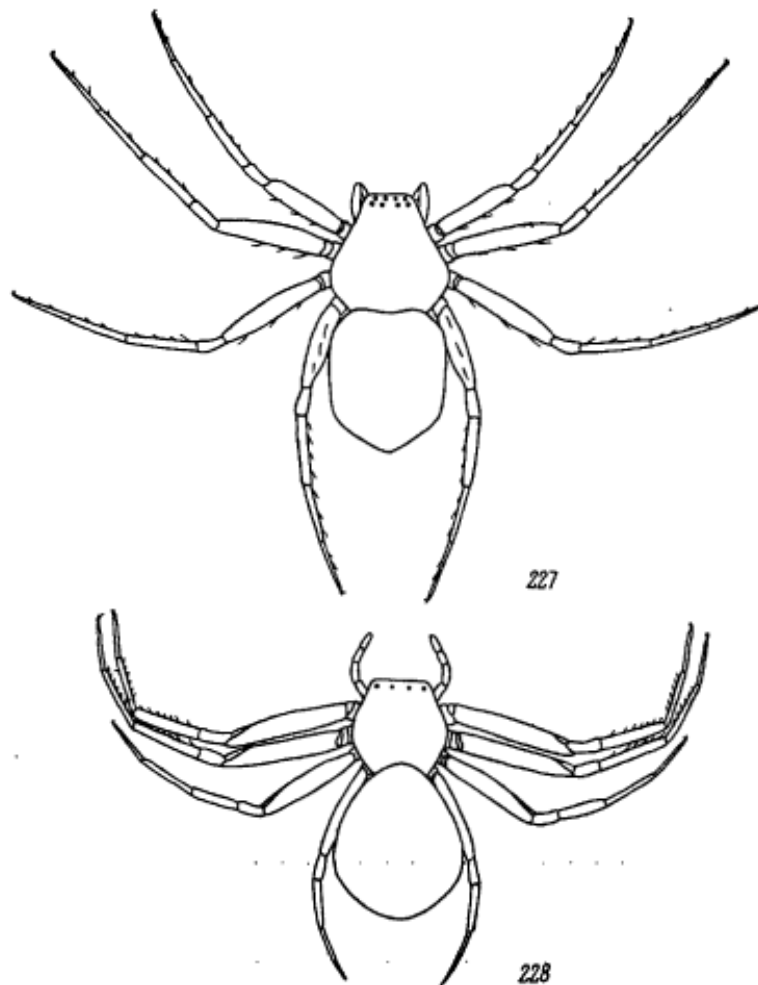


Рис. 217. Форма тіла павуків-крабів. 227 – *Philodromus*; 228 – *Xystus*.

Ветлуги короткі, без апікальної виїмки. Стегна товсті, дуже рухомі в стегново-тазиковому з'єднанні, по формі злегка булавовидні. Колінця дуже довгі, але тонші за стегна. Гомілки майже циліндричні, переважно на передніх парів ніг з двома рядами великих вентральних шипів і з більш дрібними латеральними шипиками. Подібні є на передніх передлапках. Лапки відносно довгі, іноді навіть довші передлапок, завершуються двома кігтками. Кігтики оснащені зубчиками: на зовнішньому 3 – 5, на внутрішньому 8 – 15. У павуків роду *Philodromus* та близьких родів під кігтками є 1 – 2 пучки розширених на кінці волосків. У більшості інших павуків родини *Thomisidae* подібні волоски на лапках всіх ніг відсутні.

Черевце різної форми, переважно округле чи овальне, задній край його заокруглений (у багатьох *Thomisinae*) або клиновидне, загострене (в багатьох *Philodrominae*). Іноді черевце сильно витягнуте в довжину або оснащене ззаду 1 – 2 кутовидними виступами. Виїмка на передньому краї черевця переважно добре помітна. Павутинні бородавки розташовані на нижній поверхні черевця. Перед передніми павутинними бородавками є добре розвинений колююс. Передні і задні павутинні бородавки майже однакові по величині, але медіальні бородавки маленькі, ледве помітні.

Тіло павуків цієї родини вкрите шовковистими, прилягаючими по покривів тіла і більш жорсткими стирчачими волосками. В самця виду *Heriaeus horridus* Tyschchenko, 1965 головогруді і черевце вкриті дуже довгими чорними зігнутими шипами. Рід *Oziptila*



характеризується булавовидними щетинками, що вкривають більшу частину тіла і членики ніг. У природі ці щетинки утримують частки ґрунту та пилу, що чудово маскує павука. Серед інших Thomisidae зустрічаються яскраво забарвлені види з чітким контрастним малюнком на черевці (павуки роду *Synaema*).



Рис. 218. *Misumena vatia* (Clerck, 1757) з родини Thomisidae.

Статевий диморфізм у цих павуків добре виражений в підродині Thomisinae (в родах *Misumena*, *Diaea* та ін.), але слабкий в підродині Philodrominae. Самець має більш яскраве забарвлення, більш чіткий дорзальний малюнок черевця та головогрудей, але менші розміри тіла. Копуляція супроводжується примітивними шлюбними танцями самця, специфічними для кожного виду.

Більшість видів є хижаками засідки – підстерігають на своїх жертв на квітах або в травостої. Лише деякі види трапляються в лісовій підстилці або на рослинних залишках, не роблять мисливських тенет. Забарвлення павуків-крабів надзвичайно різноманітне. Види травостою часто мають різні відтінки зеленого забарвлення, види, що полюють на квітах мають різне забарвлення яскравих кольорів в залежності від квітів які вони обирають для місця засідки. Тіло вкрито шовковистими прилягаючими волосками.

Більшість видів стенохронні і мають один період копуляції на рік – весною або на початку літа. Тільки деякі види спарюються восени чи наприкінці літа, окремі види диплохронні і мають два періоди розмноження на рік – весною і наприкінці літа. У деяких видів родів *Xysticus* та *Philodromus* самки еврихронні, а самці стенохронні. Тільки вид *Oxyptila brevipes* (Hahn, 1826) має еврихронних і самців, і самок, і спарювання відбувається все літо.

Після спарювання самка починає робити кокон – видовжений, іноді відкритий, іноді підвішений на павутинних нитках, іноді в гнізді зі скручених листків – в залежності від виду. Кокон павуків підродини Thomisinae відкритий. Проте іноді (у павуків роду *Xysticus*) кокон підвішується на павутинних нитках в простому гнізді, зробленому зі скручених листків. У павуків підродини Philodrominae кокон закріплюється однією своєю стороною на листях, на

стовбурах дерев, на каміннях та ін. У деяких представників цієї підродини кокон багатокамерний.

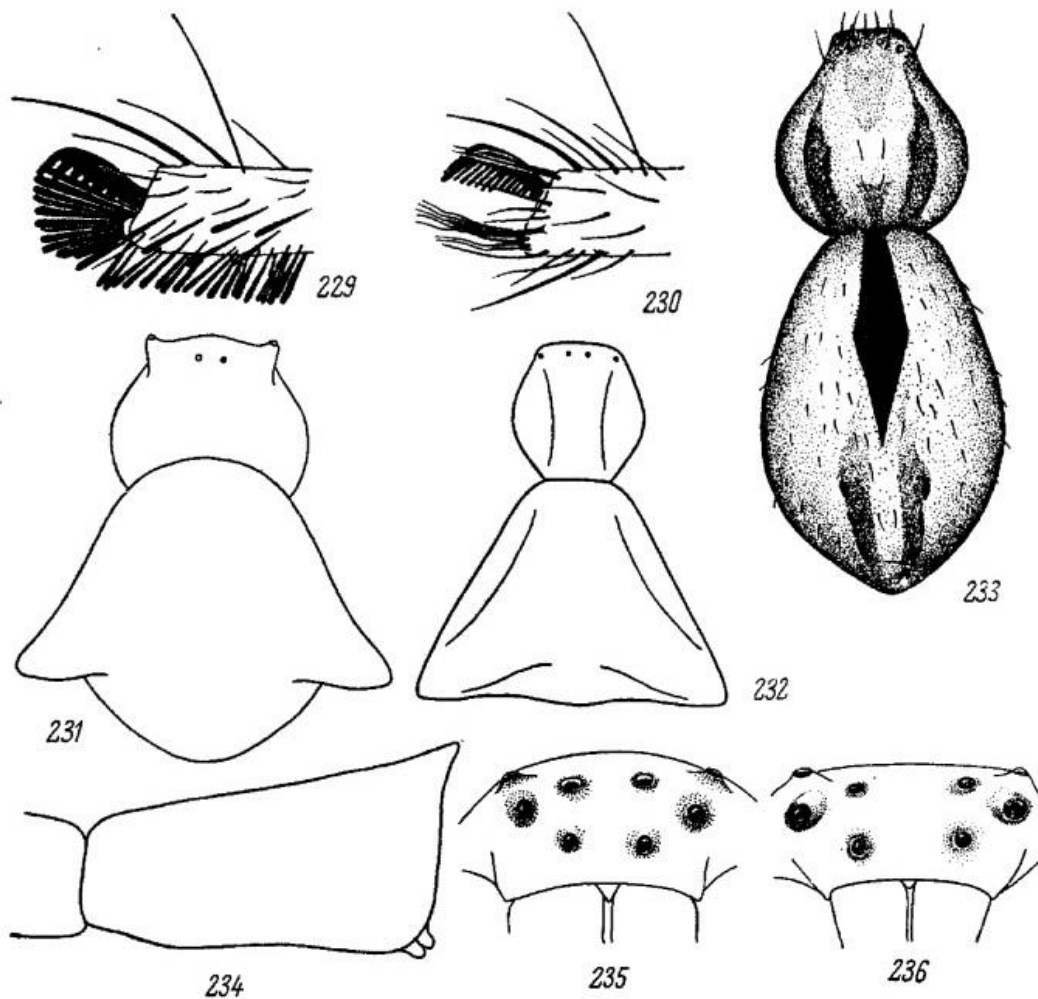


Рис. 219. Особливості морфології павуків родин Thomisidae та Philodromidae згідно робіт Кастона, Ревера та Тищенко В. П. 229 – 230. Кінчик лапки I: 229 – *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802); 230 – *Synaema ornatum* (Thorell, 1875). 231 – 233. Форма тіла: 231 – *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805; 232 – *Pistius truncates* (Pallas, 1772); 233 – *Thanatus arenarius* L. Koch, 1872. 234 – *Tmarus piger* (Walckenaer, 1802), черевце збоку. 235 – 236. Розташування очей: 235 – *Xysticus canadensis* Gertsch, 1934; 236 – *Coriarachne depressa* (C. L. Koch, 1837).

Павуки-краби не майструють мисливських тенет і відносяться до блукаючих форм. Полюють на квітах, на траві, на стовбурах дерев, на каміннях, на ґрунті. Здобич павуки-краби ловлять за допомогою довгих і сильних передніх ніг. Основна здобич – попелиці (для молодих павуків *Xysticus*), жуки-слоники, двокрилі, клопи (для павуків роду *Thanatus*), бджоли (для павуків роду *Misumena* та *Thomisus*) чи навіть метелики (дорослі *Xysticus*). Майже повна нерухомість цих павуків під час засідки, маскувальне забарвлення на фоні відповідних квітів чи імітація багатьох нерухомих предметів (гілкам, брунькам, посліду птахів) значно полегшує пантрування та ловіння здобичі.

Багато видів Thomisidae – еврибіонти і зустрічаються в найрізноманітніших біотопах, але деякі види Thomisidae мають дуже вузькі екологічні ніші. Так, наприклад, вид *Psammitis sabulosus* (Hahn, 1832) = *Xysticus sabulosus* (Hahn, 1832) живе тільки на лишайниках роду *Cladonia* або на низькій траві на відкритих і дуже сухих ділянках лісу, а вид *Ozyptila horticola*

(С. L. Koch, 1837) (= *Ozyptila atomaria* (Panzer, 1801)) – під камінням на пісках соснових лісів.  
 Види роду *Aphantochilus* імітують мурах *Cephalotes*, на яких вони полюють.

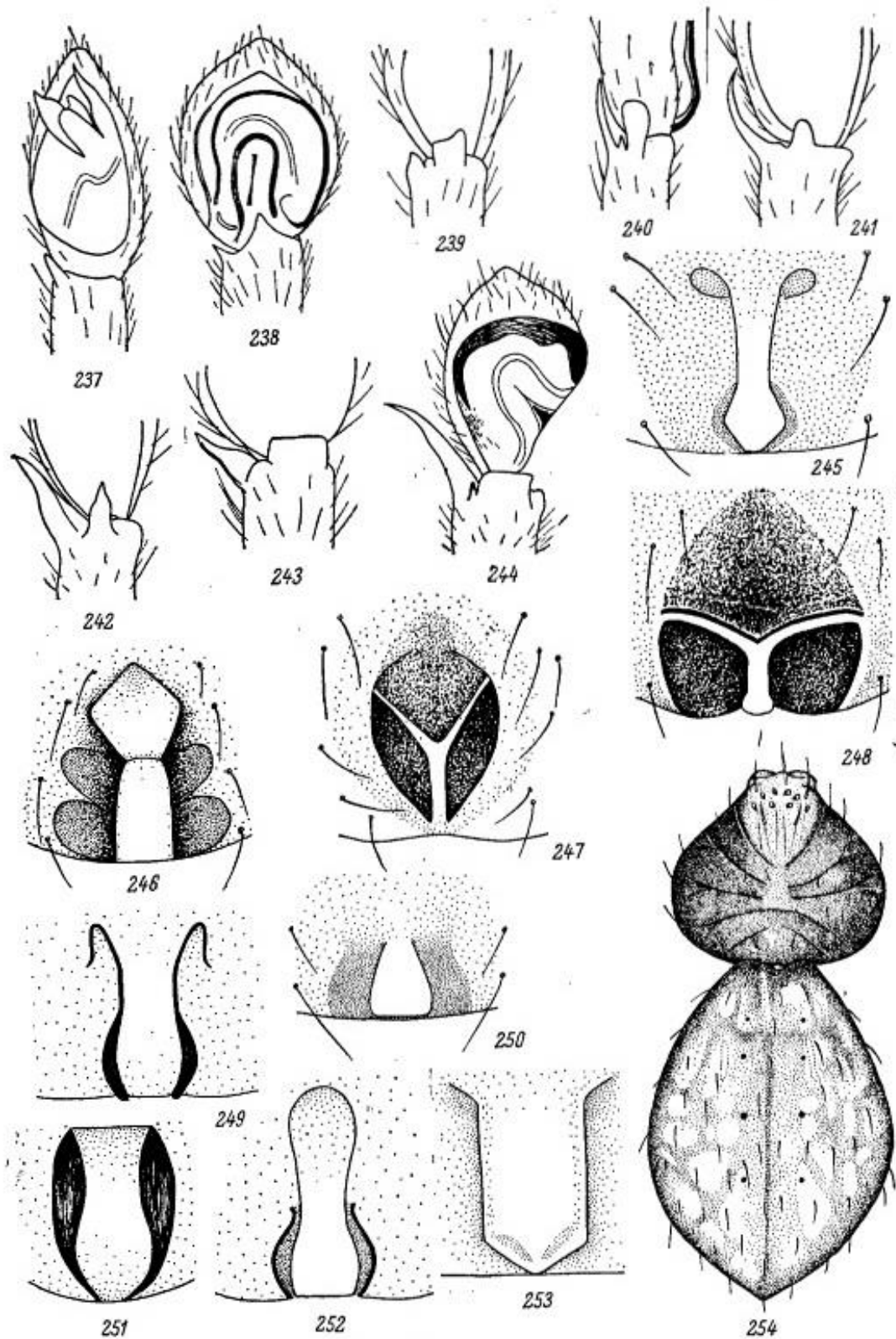


Рис. 219. Особливості морфології павуків родини Philodromidae згідно робіт Ревера та Тищенко В. П. 237 – 238. Кінчик пальпи самців: 237 – *Philodromus historio* Latreille, 1832; 238 – *Philodromus dispar* (Walckenaer, 1805). 239 – *Philodromus vagulus* Simon, 1886, ♂, вершина

останнього членика пальпи. 240 – *Philodromus rufus* (Walckenaer, 1805), ♂, вершина гомілки пальпи. 241 – *Philodromus falax* (Sundevall, 1833) (= *Rhysodromus fallax* (Sundevall, 1833)), ♂, вершина останнього членика пальпи. 242 – 244. Вершина гомілки пальпи самців: 242 – *Philodromus collinus* C.L.Koch, 1835; 243 – *Philodromus aureoles* (Clerck, 1757); 244 – *Philodromus fuscomarginatus* (De Geer, 1778). 245 – 253. Епігіна: 245 – *Philodromus histrio* Latreille, 1832; 246 – *Philodromus albomaculatus* (Bösenberg, 1899) = *Philodromus buxi* Simon, 1884; 247 – *Philodromus emarginatus* (Schrank, 1803); 248 – *Philodromus marginatus* Walckenaer, 1837; 249 – *Philodromus rufus* Walckenaer, 1826; 250 – *Philodromus collinus* C.L.Koch, 1835; 251 – *Philodromus aureoles* (Clerck, 1757); 252 – *Philodromus vagulus* Simon, 1875; 253 – *Philodromus boesenbergi* Tystshenko, 1971. 254 – *Philodromus poecilus* (Thorell, 1872), головогруді і черевце.

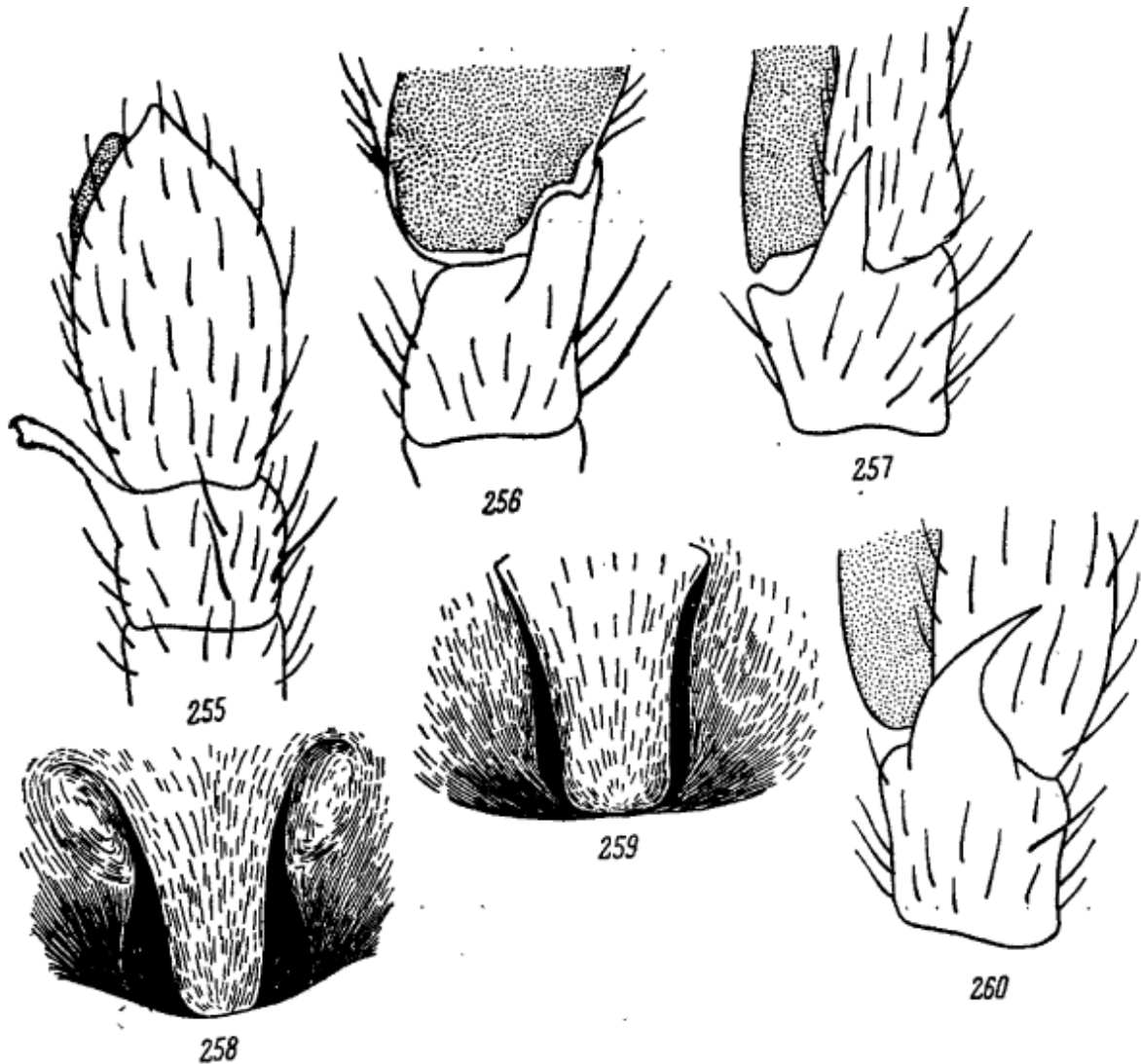


Рис. 220. Особливості морфології павуків родин Philodromidae згідно робіт Тищенко В. П. 255 – *Thanatus arenarius* L.Koch, 1872, ♂, кінчик пальпи. 256 – 257. Гомілка пальпи самців: 256 – *Thanatus pictus* L. Koch, 1881; 257 – *Thanatus formicius* (Clerck, 1758). 258 – 259. Епігіна: 258 – *Thanatus formicius* (Clerck, 1758); 259 – *Thanatus pictus* L. Koch, 1881; 260 – *Thanatus sabulosus* (Menge, 1875), ♂, гомілка пальпи.

Павуки-краби поширені в усьому світі, крім Антарктиди. Жоден вид павуків-крабів не становить ніякої небезпеки для людини.

В усьому світі відомо 171 рід і 2168 видів павуків-крабів. Згідно сучасної систематики рід *Philodromus* прийнято виділяти в окрему родину *Philodromidae*.



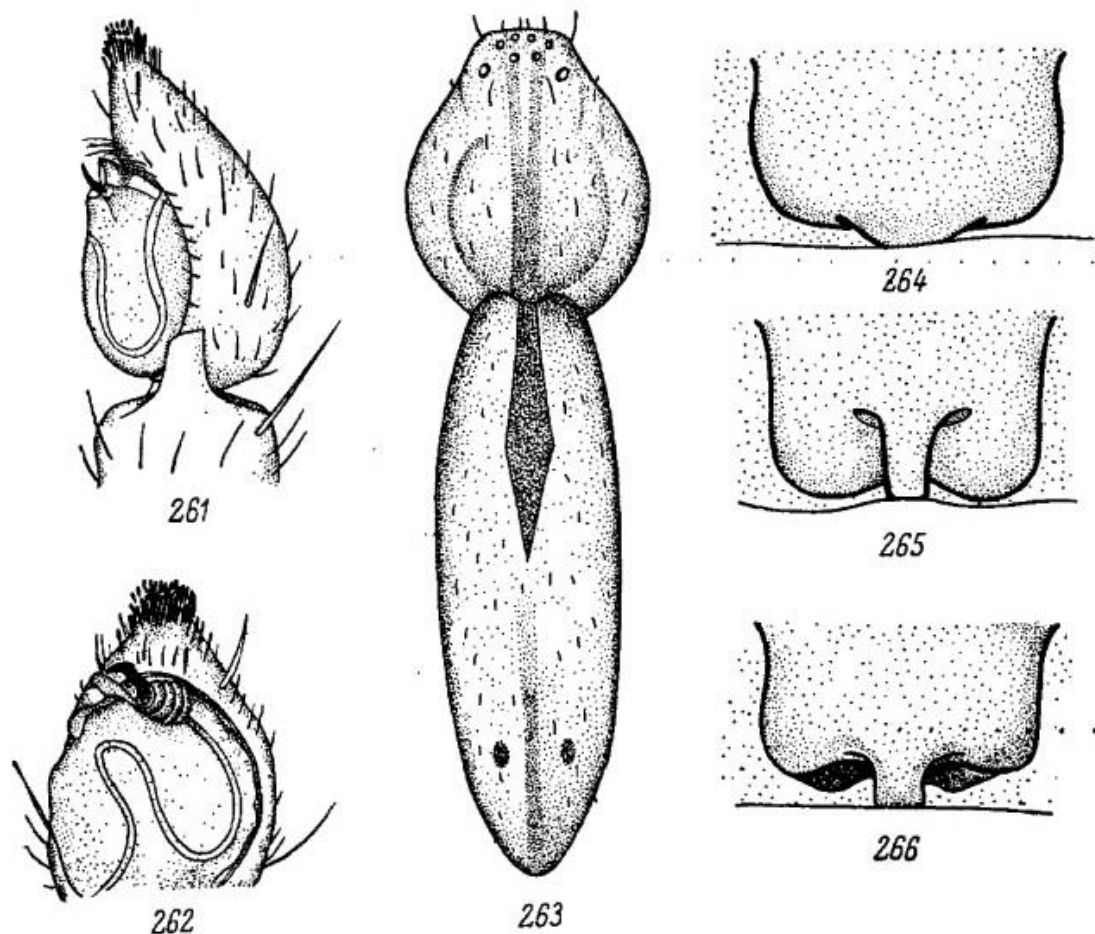


Рис. 221. Особливості морфології павуків родин Philodromidae згідно робіт Тищенко В. П. 261 - *Tibellus macellus* Simon, 1875, ♂, кінчик пальпи. 262 - *Tibellus maritimus* (Menge, 1875), ♂, вершина останнього членика пальпи. 263 - *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802), ♀, головогруди і черевце. 264 - 266. Епігіна: 264 - *Tibellus macellus* Simon, 1875; 265 - *Tibellus maritimus* (Menge, 1875); 266 - *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802).

Згідно сучасної класифікації виділяють наступні роди родини Thomisidae:

Acentroscelus	Bucranium	Diaea	Haedanula
Acrotmarus	Camaricus	Dietopsa	Haplotmarus
Alcimochthes	Carcinarachne	Dimizonops	Hedana
Amyciaea	Cebrennius	Diplotychus	Henriksenia
Angaeus	Ceraarachne	Domatha	Herbessus
Ansiea	Cetratus	Ebelingia	Heriaesynaema
Aphantochilus	Coenypha	Ebrechtella	Heriaeus
Apyretina	Coriarachne	Emplesiogonus	Heterogriffus
Australomisidia	Corynethrix	Epicadinus	Hewittia
Avelis	Cozyptila	Epicadus	Hexommulocymus
Bassaniana	Crockeria	Epidius	Holopelus
Bassaniodes	Cymbacha	Erissoides	Ibana
Boliscus	Cymbachina	Erissus	Indosmodicinus
Bomis	Cynathea	Felsina	Indoxysticus
Bonapruncinia	Cyriogonus	Firmicus	Iphoctesis
Boomerangiana	Deltoclita	Geraesta	Isala
Borboropactus	Demogenes	Gnoerichia	Isaloides

Kryptochroma	Ocyllus	Poecilothomisus	Strigoplus
Lampertia	Onocolus	Porropis	Strophius
Latifrons	Ostanes	Prepotelus	Sylligma
Ledouxia	Oxytate	Pseudamyciaea	Synaemops
Leroya	Ozyptila	Pseudoporrhopis	Synalus
Loxobates	Pactactes	Pycnaxis	Synema
Loxoporetus	Pagida	Pyresthesis	Tagulinus
Lycopus	Parabomis	Reinickella	Tagulis
Lysiteles	Parasmodix	Rejanellus	Talaus
Massuria	Parastrophius	Rhaebobates	Tarrocanus
Mastira	Parasynema	Runcinia	Taypaliito
Mecaphesa	Pasias	Runcinioides	Tharpyna
Megapyge	Pasiasula	Saccodomus	Tharrhalea
Metadiaea	Phaenopoma	Scopticus	Thomisops
Micromisumenops	Pharta	Sidymella	Thomisus
Misumena	Pherecydes	Simorcus	Titidiops
Misumenoides	Philodamia	Sinothomisus	Titidius
Misumenops	Philogaeus	Smodicnodes	Tmarus
Misumessus	Phireza	Smodicinus	Trichopagis
Modysticus	Phrynarachne	Soelteria	Ulocymus
Monaeses	Physoplatys	Spilosynema	Uraarachne
Musaeus	Pistius	Stephanopis	Wechselia
Mystaria	Plastonomus	Stephanopoides	Xysticus
Narcaeus	Platyarachne	Stiphropella	Zametopina
Nyctimus	Platythomisus	Stiphropus	Zygomētis

**Родина Рівноногі бокоходи або Філодроміди (Philodromidae)** – родина аранеоморфних павуків. вперше описана арахнологом Тордом Тамерланом Теодором Тореллом у 1870 році (тоді це було описано як підродина Philodrominae у родині Thomisidae). Найбільш поширеним родом у цій родині є рід Philodromus, який широко поширений у всьому світі, подібний до роду Ebo. Інші поширені роди включають довгоногі види з роду Tibellus і широко поширений рід Thanatus, що включає домашнього павука-краба, який зазвичай ловить мух в житлі людини. Філодроміди мають крабоподібну форму через те, що перші дві пари ніг орієнтовані вбік (латериградні). Зовні вони схоже на «справжніх» павуків-крабів (Thomisidae), таких як *Misumena vatia* (Clerck, 1757), але ці родини не так тісно пов'язані, як вважалося раніше. На відміну від павуків-крабів, ноги філодромід загалом схожі за розміром, хоча друга пара ніг може бути значно довшою за першу. Це найбільш очевидно у павуків роду Ebo, де у деяких видів друга пара ніг вдвічі довша за першу. Філодроміди мають скопули лише на кінчиках лапок (на відміну від спарасид), а очі розташовані у два вигнутих ряди, причому задній ряд ширший за передній. Що стосується забарвлення, вони зазвичай від кремового до світло-коричневого і мають слабкі поздовжні смуги. Philodromidae є активними хижаками і часто зустрічаються на стеблах і листках рослин. Деякі зустрічаються лише на листяних деревах, а інші – лише на хвойних. Невелика кількість видів живе в пустелях. Замість того, щоб будувати мережі, для ловлення здобичі, вони полюють із засідки. Поширені в усьому світі крім Антарктиди, Гренландії, Крайньої півночі Голарктики та деяких віддалених островів. На сьогодні відомо 648 видів, що об'єднують в 30 родів:

Apollophanes – 14 видів, Північна Америка, Азія, Тринідад, Панама, Еквадор  
 Bacillocnemis – 1 вид, Аргентина  
 Berlandiella – 8 видів, Бразилія, Аргентина  
 Cleocnemis – 8 видів, Південна Америка

Ebo – 13 видів, Азія, Північна Америка, Аргентина  
 Eminella – 1 вид, Аргентина  
 Fageia – 6 видів, Бразилія  
 Gephyrellula – 1 вид, Бразилія

Gephyrina – 5 видів, Південна Америка,  
 Кариби  
 Gephyrota – 7 видів, Азія, Африка,  
 Австралія  
 Halodromus – 6 видів, Іспанія, Азія, Африка  
 Hirriusa – 3 види, Намібія, Південна Африка  
 Metacleosnemis – 8 видів, Бразилія  
 Ragiopalus – 4 види, Гаваї  
 Paracleosnemis – 2 види, Аргентина  
 Pedinopistha – 5 видів, Гаваї  
 Petrichus – 14 видів, Південна Америка  
 Philodromops – 1 вид, Бразилія  
 Philodromus – 250 видів, Америка, Азія,  
 Африка, Океанія, Європа  
 Procleosnemis – 1 вид, Бразилія  
 Psellonus – 1 вид, Індія  
 Pseudopsellonus – 1 вид, Папуа – Нова  
 Гвінея

Pulchellodromus – 13 видів, Алжир, Європа,  
 Азія  
 Rhysodromus – 28 видів, Азія, Північна  
 Америка  
 Suemus – 5 видів, С'єра-Леоне, В'єтнам,  
 Південна Африка  
 Thanatus – 100 видів, вся Америка Азія,  
 Європа  
 Tibellus – 51 вид, практично весь світ  
 Tibitanus – 2 види, Намібія, Гвінея-Бісау,  
 Гвінея  
 Titanebo – 14 видів, ЗСА, Мексика  
 Vacchellia – 1 вид, Каракорум  
 † Euthanatus – 1 вид, балтійський бурштин,  
 еоцен  
 † Filiolella – 1 вид, балтійський бурштин,  
 еоцен  
 † Medela – 1 вид, балтійський бурштин,  
 еоцен



Рис. 222. *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802) з родини Philodromidae.

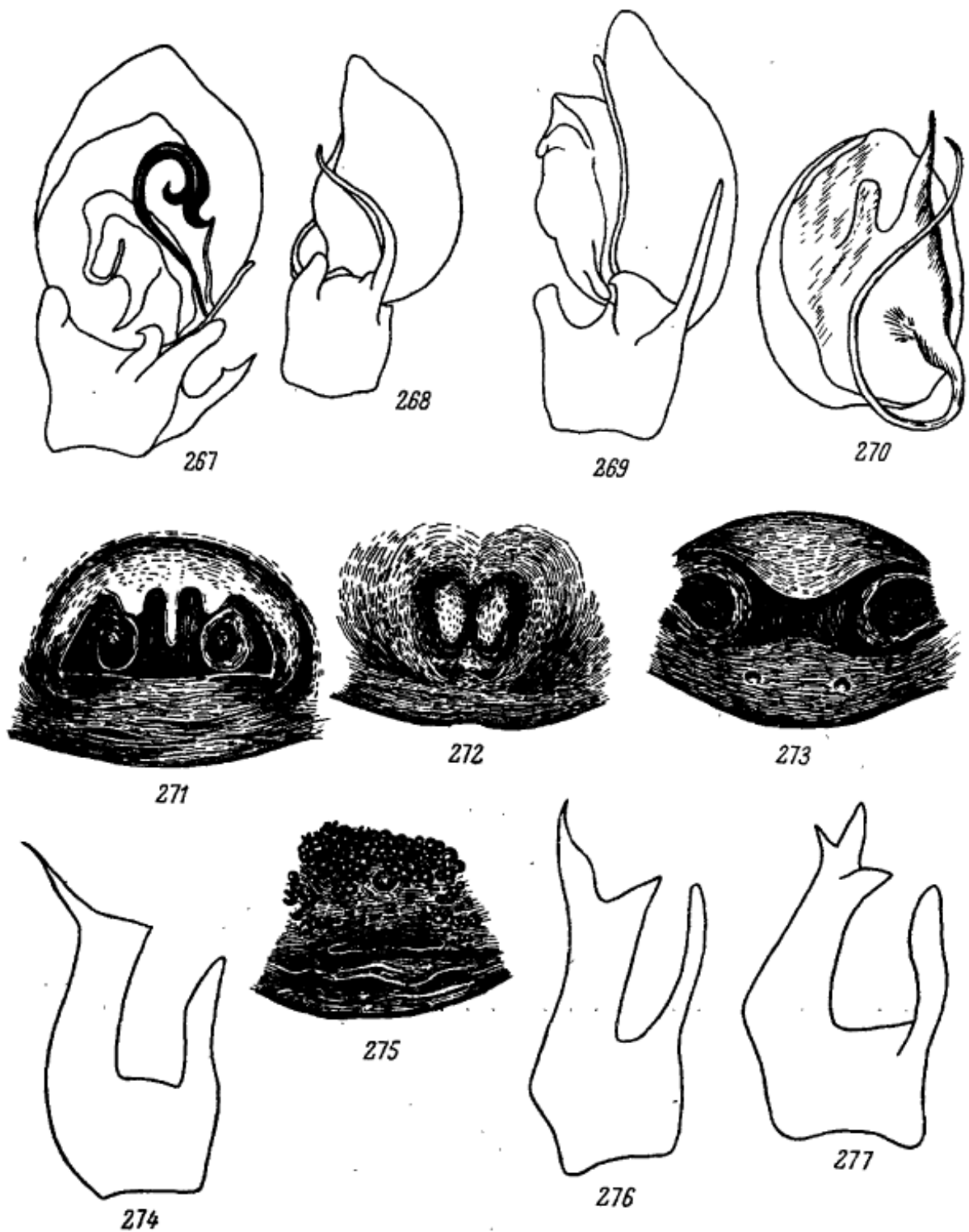


Рис. 223. Особливості морфології павуків родин Thomisidae згідно робіт Симона, Ревера та Тищенка В. П. 276 – 269. Кінчик пальпи самців: 267 – *Ozyptila horticola* C. L. Koch, 1837; 268 – *Ozyptila brevipes* (Hahn, 1826); 269 – *Oxyptila simplex* (O. Pickard-Cambridge, 1862). 270 – *Ozyptila atomaria* (Panzer, 1801), ♂, останній членок пальпи. 271 – 274. Епігіна: 271 – *Ozyptila horticola* C. L. Koch, 1837; 272 – *Cozyptila blackwalli* (Simon, 1875); 273 – *Ozyptila trux* (Blackwall, 1846); 274 – *Ozyptila scabricula* (Westring, 1851). 275 – 277. Гомілка пальпи самців: 275 – *Heriaeus oblongus* Simon, 1918; 276 – *Heriaeus setiger* (O. Pickard-Cambridge, 1872); 277 – *Heriaeus hirtus* (Latreille, 1819).



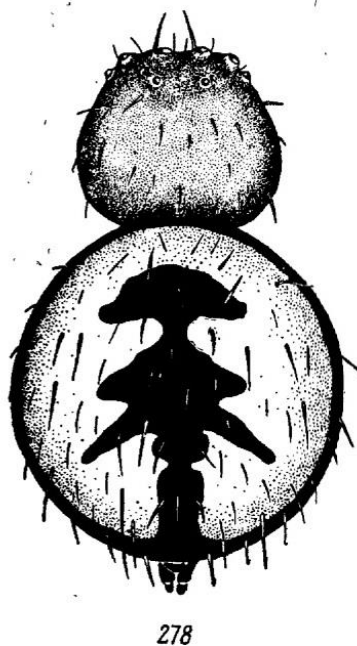


Рис. 224. Особливості морфології павуків родин Thomisidae згідно робіт Тищенка В. П. Головогруді і черевце *Syneta ornatum* (Thorell, 1875).

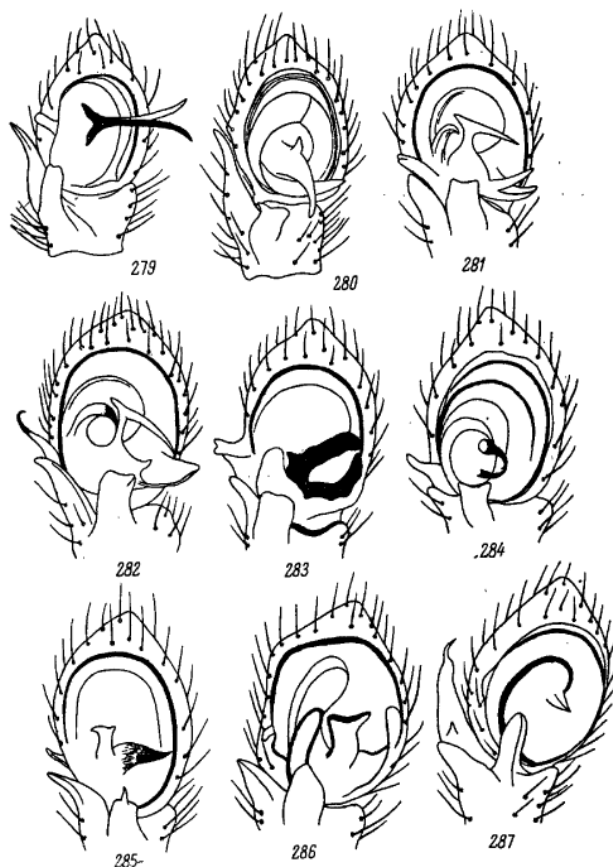


Рис. 225. Особливості морфології павуків родин Thomisidae згідно робіт Тищенка В. П. 279 – 287. Кінчик пальпи самців. 279 – *Xysticus bifasciatus* (C. L. Koch, 1837). 280 – *Xysticus viduus* Kulczynski, 1898. 281 – *Xysticus ferrugineus* Menge, 1876. 282 – *Xysticus cristatus* (Clerck, 1757). 283 – *Xysticus kochi* Thorell, 1872. 284 – *Xysticus ulmi* (Hahn, 1831). 285 - *Xysticus erraticus* (Blackwall, 1834). 286 - *Xysticus gallicus* Simon, 1875. 287 - *Xysticus robustus* (Hahn, 1832).

**Родина Павуки-мішкопряди або Нічні мисливці або Клубіоніди (Clubionidae)** – родина аранеоморфних павуків.

Характеризуються тим, що головогруди в них видовжено-овальні, з припіднятою ділянкою голови, медіальна борона явна. У більшості випадків очі однакові або майже однакові по величині, розташовані в два поперечних ряди (по 4 ока в кожному ряду). Але в представників підродини *Zorinae* очі різко відрізняються щодо розмірів і розташовуються в три ряди. Передні медіальні очі переважно світлі, інші темні. Хеліцери вертикальні, біля вершини затемнені, в самців іноді збільшені і сильно зігнуті біля основи кігтика. Внутрішній край жолоба хеліцер з кількома (частіше всього з 2), а зовнішній – з 2 – 6 зубцями. Максيلي видовжені з вирізкою по зовнішньому краю (підродини *Clubioninae* та *Corinninae*) або вкорочені, без вирізки (підродини *Liocraninae* та *Micariinae*).



Рис. 226. *Clubiona trivialis* C. L. Koch, 1843 з родини Clubionidae.

Ширина стернального щита більша за його довжину, старнальний щит часто з темною каймою. Ноги на кінці з двома кігтиками (додатковий кігтик відсутній) і пучком прикріплювальних волосків, що дозволяють павукам вільно пересуваються гладкою вертикальною поверхнею. Остання пара ніг найдовша. Формула ніг 4.1.2.3. Тільки у павуків роду *Chigasanthium* найдовша перша пара ніг (формула ніг 1.4.2.3). Темні кільця на ногах відсутні. Майже всі членики ніг (за виключенням лапки) з шипами або щетинками. Копулятивний апарат самців складний, з добре розвиненим виступаючим бульбусом. Гомілки пальпи самців з 1 – 2 відростками, іноді цимбіум теж з видовженим тонким відростком. Черевце видовжене, посередині в деяких *Micariinae* з поперечним звуженням (імітація тіла мурах!). Епігіна відносно проста, в типовому випадку представлена 1 – 2 або кількома ямками. Павутинні бородавки розташовані в три ряди, в кожному ряді по 1 парі бородавок. Задні павутинні бородавки мають другий членик дуже довгий (підродини *Clubioninae* та *Liocraninae*) або вкорочений, ледве помітний (підродини *Corinninae* та *Micariinae*). У передньому ряду павутинні бородавки тісно зближені. Коллюлюс відсутній.

Забарвлення тіла переважно бліде – жовтувате, жовто-зелене, світло-брунатне, інколи тільки чорне. Черевце переважно одноколірне, але інколи з малюнком. У представників родини *Micariinae* тіло в лусковидних волосках, з яскравим металевим блиском (зеленим, синім, червоним чи бронзовим). Головогруди і черевце в цих павуків переважно з білими плямами і

смугами. Вторинний статевий диморфізм різко виражений: самці переважно більш яскраво забарвлені, з довгими вузькими хеліцерами і товстими шипами на члениках ніг. Але розміри самців і самок приблизно однакові.

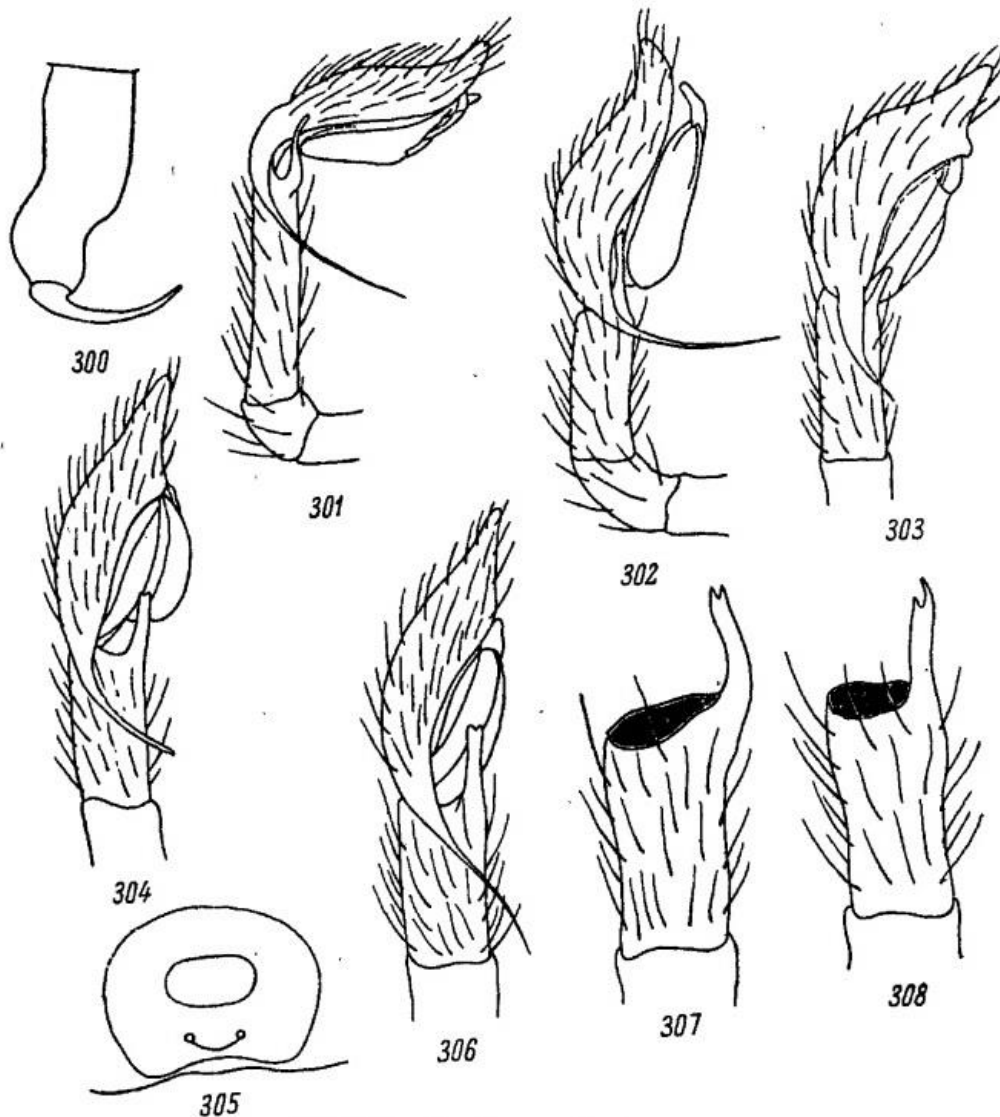


Рис. 227. 300 – 308. Особливості морфології павуків родини Cheiracanthiidae згідно робіт Ревера, Реймозера та Тищенка В. П. 300 – *Cheiracanthium oncognathum* Thorell, 1871, хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони. 301 – *Cheiracanthium effosum* Herman, 1879; 302 – *Cheiracanthium oncognathum* Thorell, 1871; 303 – *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802); 304 – *Cheiracanthium pennyi* O. Pickard-Cambridge, 1873; 305 – *Cheiracanthium mildei* L. Koch, 1864, ♀, епігіна. 306 – *Cheiracanthium montanum* L. Koch, 1877, ♂, кінчик пальпи. 307 – 308. Гомілка пальпи самців: 307 – *Cheiracanthium punctorium* (Villers, 1789); 308 – *Cheiracanthium virescens* (Sundevall, 1833).

Павуки цієї родини не майструють мисливських тенет. Полюють переважно вночі: вдень ховаються в лігвищах, які є типовими житлові трубки, що відкриті з обох кінців. Лігвища павуки будують в скручених листях дерев і кущів, в траві, під корою, серед моху, в лісовій підстилці і під каміннями. Копуляція супроводжується шлюбними танцями і відбувається в лігвищі самки. Кокон плететься там же і охороняється самкою. Молоді німфи вилуплюються з яєць і живуть деякий час в материнському лігві, але потім розповзаються і майструють власні житлові трубки. Павучки стають статевозрілими після 4 линьок в травні – червні. У більшості

видів еврихронні самки і стенохронні самці. Іноді (як у виду *Agroeca proxima* (Pickard-Cambridge, 1871)) статевозрілі самки зустрічаються навіть взимку.

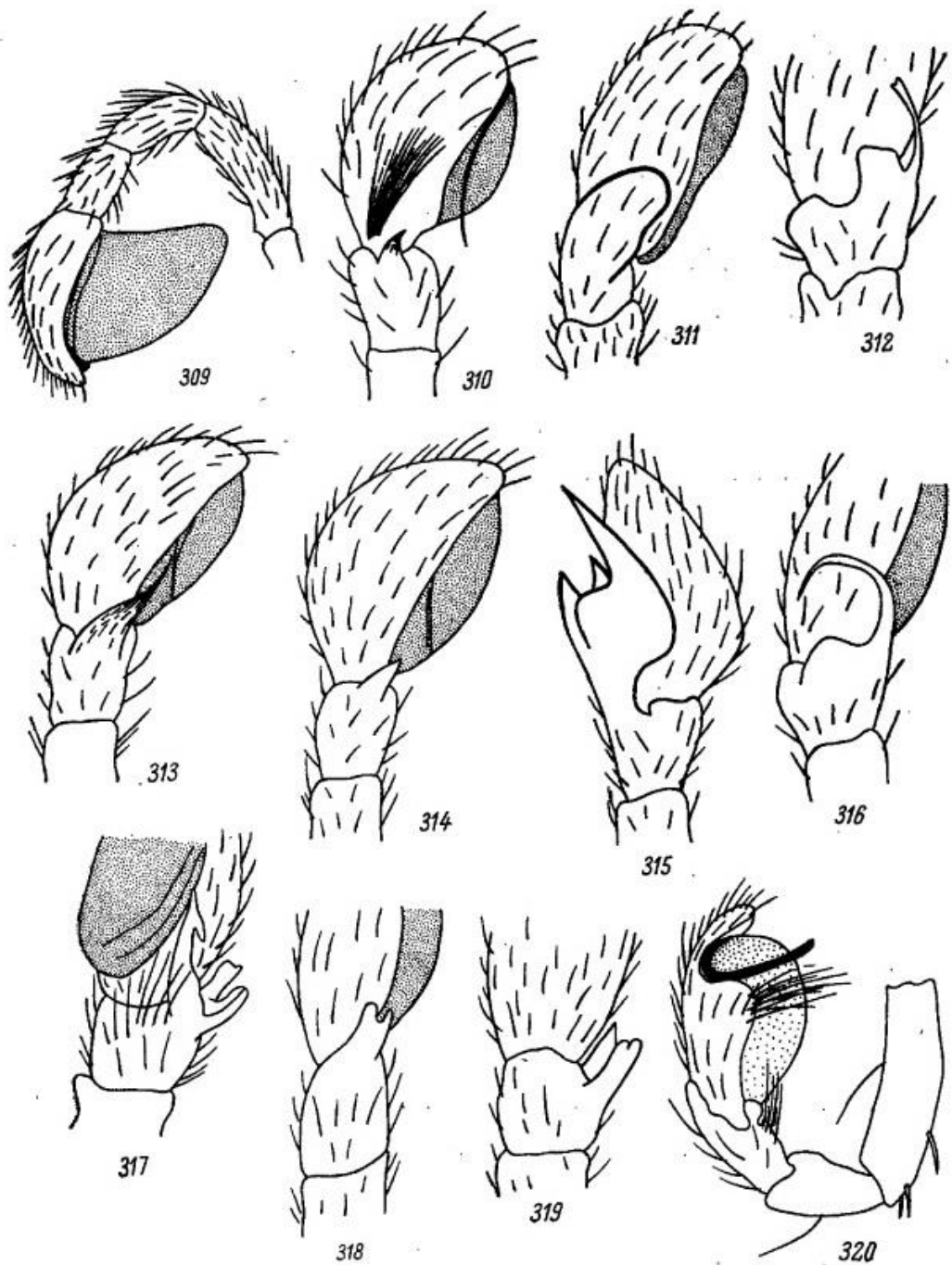


Рис. 228. Особливості морфології павуків родини Clubionidae згідно робіт Ревера, Реймозера та Тищенко В. П. 309. - *Clubiona corticalis* (Walckenaer, 1802), ♂, пальпа. 310 – 311. Кінчик пальпи самців: 310. *Clubiona decora* Blackwall, 1859; 311. - *Clubiona marmorata* L. Koch, 1866. 312. - *Clubiona brevipes* Blackwall, 1841, ♂, гомілка пальпи. 313 – 315. Кінчик пальпи самців: 313. - *Clubiona subtilis* L. Koch, 1867; 314. – *Clubiona diversa* O. Pickard-Cambridge, 1862; 315. – *Clubiona caerulescens* L. Koch, 1867. 316 – 319. Гомілка пальпи самців: 316 – *Clubiona compta* C. L. Koch, 1839; 317 – *Clubiona reclusa* O. Pickard-Cambridge, 1863; 318 – *Clubiona phragmitis* C. L. Koch, 1843; 319 - *Clubiona pallidula* (Clerck, 1757). 320 – *Clubiona lutescens* Westring, 1851, ♂, пальпа.



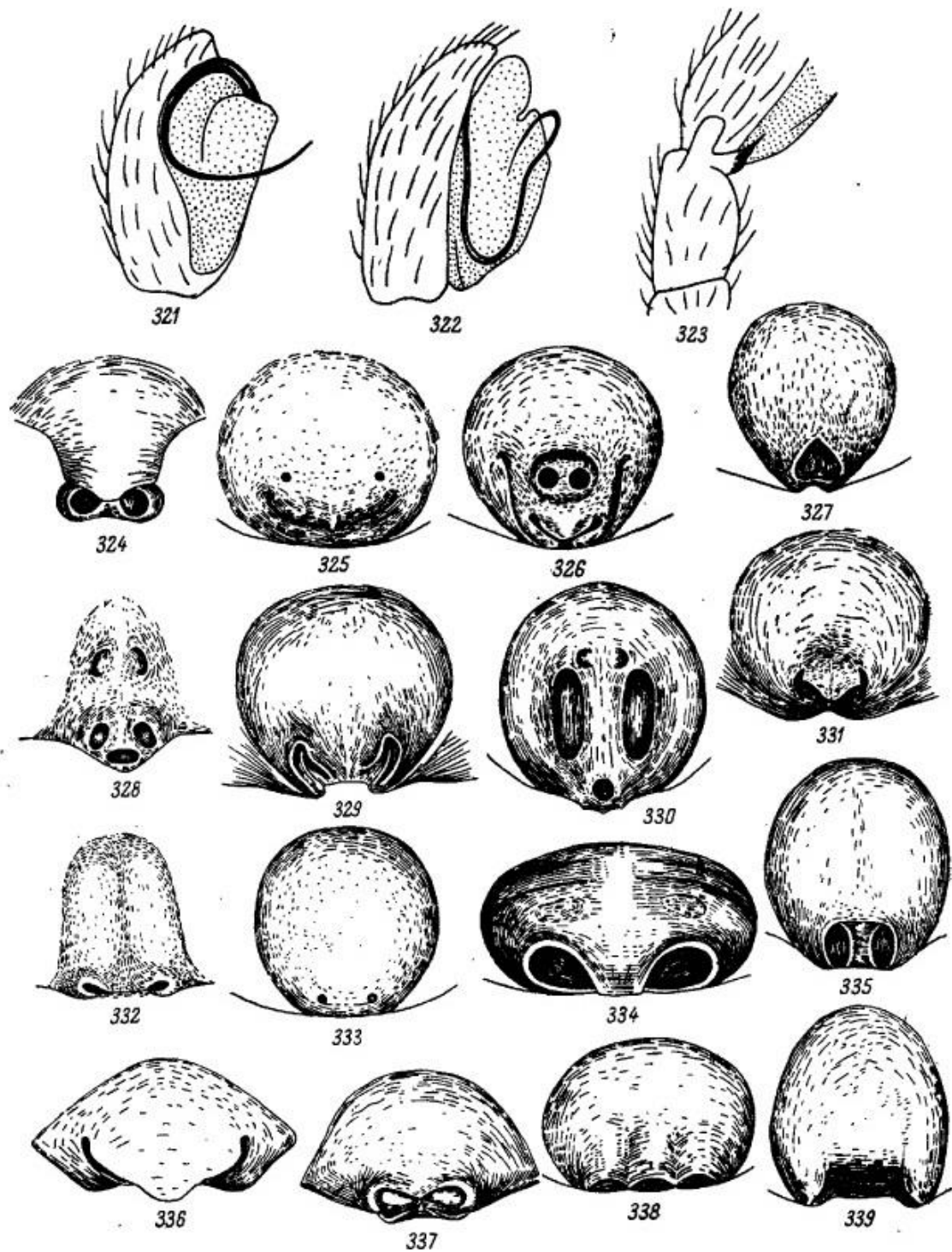


Рис. 229. Особливості морфології павуків родини Clubionidae згідно робіт Тищенко В. П. 321 – 322. Останній членок пальпи самців: 321 – *Clubiona similis* L. Koch, 1867; 322 – *Clubiona neglecta* O. Pickard-Cambridge, 1862. 323 – *Clubiona germanica* Thorell, 1871, ♂, гомілка пальпи. 324 – 339. Епігіна: 324 – *Clubiona caerulescens* L. Koch, 1867; 325 – *Clubiona compta* C. L. Koch, 1839; 326 – *Clubiona marmorata* L. Koch, 1866; 327 – *Clubiona decora* Blackwall, 1859; 328 – *Clubiona subilis* L. Koch, 1867; 329 – *Clubiona pallidula* (Clerck, 1757); 330 – *Clubiona trivialis* C. L. Koch, 1843; 331 – *Clubiona lutescens* Westring, 1851; 332 – *Clubiona phragmitis* C. L. Koch, 1843; 333 – *Clubiona terrestris* Westring, 1851; 334 – *Clubiona neglecta* O. Pickard-Cambridge, 1862; 335 – *Clubiona germanica* Thorell, 1871; 336 – *Clubiona similis* L. Koch, 1867; 337 – *Clubiona subsultans* Thorell, 1875; 338 – *Clubiona stagnatilis* Kulczyński, 1897; 339 – *Clubiona frutetorum* L. Koch, 1867.

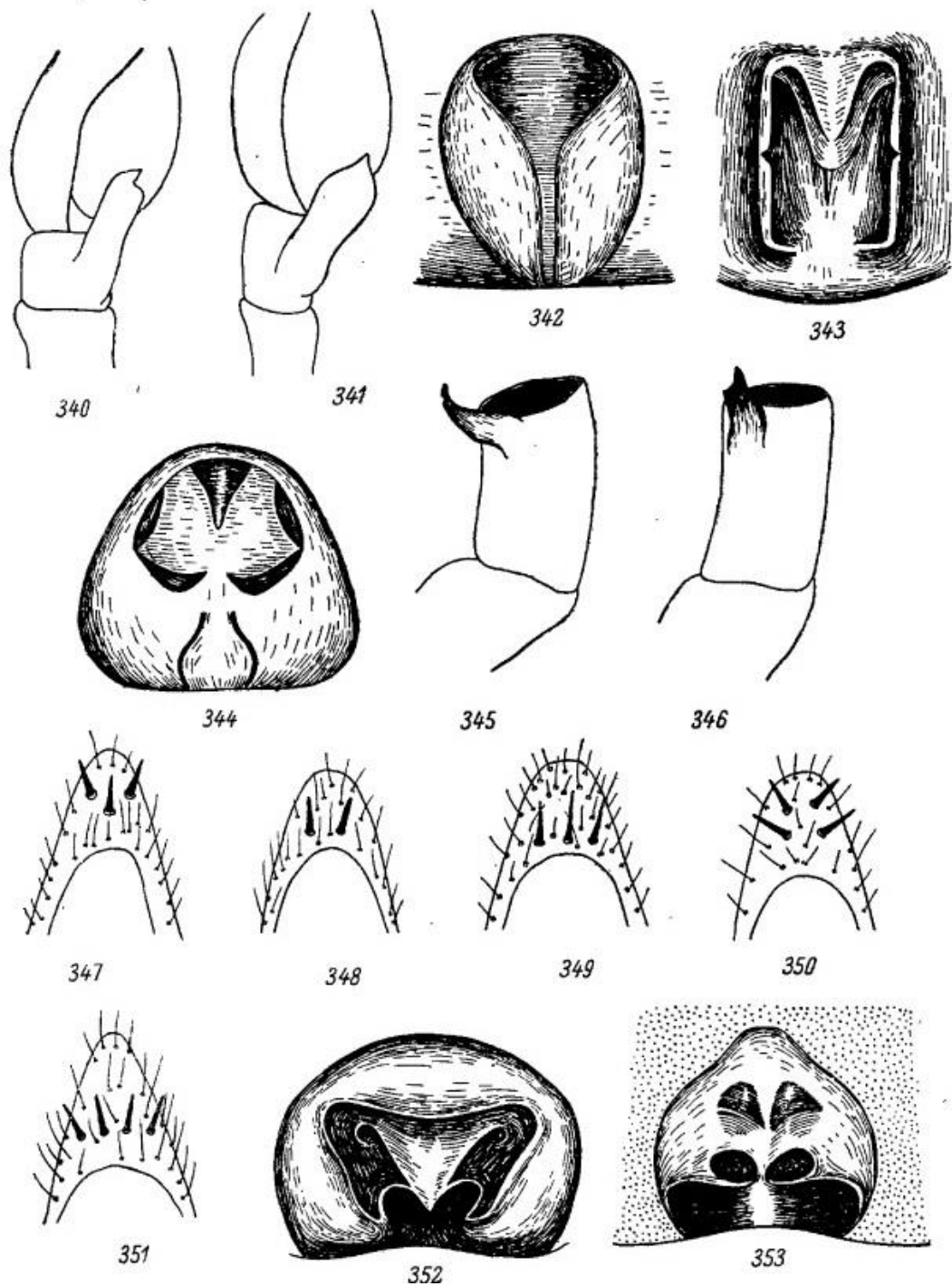


Рис. 230. Особливості морфології павуків родин Phrurolithidae, Liocranidae, Gnaphosidae згідно робіт Роймезера та Тищенко В. П. 340, 341. Кінчик пальпи самців: 340 – *Phrurolithus festivus* (C. L. Koch, 1835); 341 – *Phrurolithus pullatus* Kulczyński, 1897. 342 – 344. Епігіна: 342 – *Agroeca brunnea* Blackwall, 1833; 343 – *Agroeca pullata* Thorell, 1875; 344 – *Agroeca proxima* (O. Pickard-Cambridge, 1871); 345, 346. Гомілка пальпи: 345 – *Agroeca brunnea* Blackwall, 1833; 346 – *Agroeca pullata* Thorell, 1875; 347 – 351. Вершина цимбіума, вид з вентральної сторони: 347 – *Micaria fulgens* (Walckenaer, 1802); 348 – *Micaria albostrigata* L. Koch, 1877 (= *Micaria subopaca* Westring, 1861); 349 – *Micaria scenica* Simon, 1878 (= *Micaria rossica* Thorell, 1875); 350 – *Micaria formicaria* (Sundevall, 1831); 351 – *Micaria pulicaria* (Sundevall, 1831). 352, 353. Епігіна: 352 – *Micaria fulgens* (Walckenaer, 1802); 353 – *Micaria scenica* Simon, 1878 (= *Micaria rossica* Thorell, 1875).

Систематика і класифікація цих павуків має дуже довгу і заплутану історію. Колись родина Clubionidae була величезною родиною, що включала дуже різних павуків з невеликим числом спільних ознак. Але зараз систематика цих павуків переглянута, родина була розділена на кілька великих родин, які нині вважаються такими, що навіть не близькі еволюційно, а ближчі до таких груп павуків як павуки вовки (Lycosidae) та павуки-рисі (Oxyopidae). Загалом з родини Clubionidae в різний час були виділені наступні окремі родини павуків:

Anypaenidae	Miturgidae	Cheiracanthiidae
Corinnidae	Tengellidae	Phrurolithidae
Liocranidae	Zorocratidae	Gnaphosidae

Поширені по всьому світу, крім деяких районів Африки, Антарктиди та крайньої Півночі. На сьогодні родина Clubionidae включає 659 видів і 18 родів:

Arabellata – 2 види, Нова Гвінея

Bucliona – 3 види, острів Святої Єлени, Кенія, Корея, Японія, Китай, Тайвань, схід Палеарктики

Clubiona – 493 види, Африка, Азія, Америка, Європа, Океанія

Clubionina – 1 вид, острів Святого Павла (Індійський океан)

Elaver – 53 види, Америка, Філіпіни

Femorbiona – 3 види, Китай, В'єтнам

Invexillata – 3 види, Нова Гвінея

Malamatidia – 5 видів, Індонезія, Лао, Малайзія

Matidia – 17 видів, Азія, Нова Гвінея

Nusatidia – 14 видів, Азія

Porrhoclubiona – 13 видів, Азія, Африка, Європа

Pristidia – 6 видів, Індонезія, Таїланд, Малайзія

Pteroneta – 8 видів, Азія, Австралія

Ramosatidia – 1 вид, Китай

Scopalio – 1 вид, Індонезія

Simalio – 8 видів, Азія, Таїланд

Sinostidia – 2 види, Китай

Tixosoba – 1 вид, Мексика

**Родина Хейракантіди (Cheiracanthiidae)** — родина аранеоморфних павуків, що вперше описана Володимиром Вагнером у 1887 році. Синонім назви цієї родини Eutichuridae використовувався протягом тривалого часу, але Cheiracanthiidae має пріоритет. Найбільший рід, визнаний наразі належним до цієї родини, — Cheiracanthium, який раніше відносили як до Clubionidae, так і до Miturgidae. Пекка Т. Лехтінен у 1967 році спочатку описав цю групу як підродину Eutichurinae родини Miturgidae. Монофілія групи була вказана як «достатньо суперечлива», але цю групу відносили то до родини Miturgidae, то до родини Clubionidae. Аналіз, проведений Мартіном Х. Раміресом у 2014 році, дозволив припустити, що цю групу павуків розглядати як окрему родину. На сьогодні відомо 363 види і 14 родів цієї родини:

Calamoneta – 2 види, Індонезія

Calamopus – 2 види, Таїланд, Індонезія

Cheiracanthium – 212 видів, Європа, Азія, Африка, Океанія, Аргентина

Cheiramiona – 50 видів, Африка

Ericaella – 4 види, Бразилія, Панама, Перу

Eutichurus – 32 види, Південна і Центральна Америка, Індія

Eutittha – 9 видів, Азія, Австралія

Lessertina – 2 види, Південна Африка

Macerio – 8 видів, Чилі, Аргентина

Radulphius – 15 видів, Бразилія

Sinocanthium – 1 вид, Китай

Strotarchus – 20 видів, Пакистан, Бразилія, Північна Америка

Summacanthium – 2 види, Індонезія

Tecution – 3 види, острів Святої Єлени



Рис. 231. *Cheiracanthium punctorium* (Villers, 1789) з родини Cheiracanthiidae.

**Родина Павуки-охоронці або Фруролітиди (Phrurolithidae)** - родина павуків-аранеоморфів, відомих як павуки-охоронці. Родина була вперше описана Натаном Бенксом у 1892 році. Спочатку ці павуки включені до родини Corinnidae як підродина Phrurolithinae, пізніше філогенетичні дослідження виправдали виділення цих павуків в окрему родину. На сьогодні відомо 360 видів та 24 роди цієї родини:

Abdosetae – 5 видів, Індонезія

Aculithus – 7 видів, Китай

Alboculus – 1 вид, Китай

Bosselaerius – 3 види, Азія

Coreolithus – 2 види, Азія

Dorymetaecus – 1 вид, Австралія

Edelithus – 5 видів, Азія

Grandilithus – 30 видів, Китай

Labialithus – 2 види, Азія

Lingulatus – 11 видів, Азія

Liophrurillus – 1 вид, Європа, Північна Африка

Lunalithus – 1 вид, Японія

Otacilia – 123 види, Азія

Pennalithus – 4 види, Азія

Phonotimpus – 32 види, Мексика

Phrurolinillus – 2 види, Португалія, Іспанія

Phrurolithus – 57 видів, Північна Америка, Азія, Європа, Куба

Phruonellus – 5 видів, ЗСА

Phrurotimpus – 26 видів, ЗСА, Канада

Piabuna – 6 видів, ЗСА, Мексика

Plynnon – 3 види, Індонезія

Scotinella – 24 види, ЗСА, Канада

Xiaoliguang – 1 вид, В'єтнам

Xilithus – 22 види, Китай, Японія

**Родина Ліокраніди (Liocranidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1897 році. Ці павуки є однією з кількох груп павуків, як називаються «мішкові павуки». Голарктичний рід *Agroeca* є найвідомішим родом цієї родини, але ця родина також включає різні роди незрозумілої досі еволюційної спорідненості. Два види північноамериканського роду *Neoanagraphis* зустрічаються в надзвичайно сухих умовах



пустель Мохаве, Сонора та Чіуауа. Самки живуть у норах тварин, а самці блукають і найчастіше потрапляють у пастки.



Рис. 232. *Phrurolithus festivus* (C. L. Koch, 1835) з родини Phrurolithidae.

Павуки родини Liocranidae поширені в Північній Америці, Європі, Азії, зустрічаються в деяких регіонах Південної Америки та Африки. На сьогодні відомо 296 видів цієї родини, що належать до 34 родів:

Agraecina – 6 видів, Європа, Африка, Казахстан  
Agroeca – 34 види, Америка, Азія, Європа, Африка  
Andromma – 23 види, Африка  
Apostenus – 13 видів, Африка, ЗСА, Європа  
Arabelia – 1 вид, Греція, Туреччина  
Argistes – 1 вид, Цейлон  
Coryssiphus – 3 види, Південна Африка  
Steniogaster – 7 видів, Танзанія, Кенія  
Cybaeodes – 13 видів, Європа, Алжир  
Dopuea – 5 видів, Мадагаскар  
Hesperocranum – 1 вид, ЗСА  
Jacaena – 11 видів, Азія  
Korre – 13 видів, Азія, Нова Гвінея  
Laudetia – 3 види, Домініка

Liocranoeca – 4 види, ЗСА, Палеарктика  
Liocranum – 15 видів, Європа, Ефіопія, Нова Гвінея, Азія, Куба  
Liparochrysis – 1 вид, Австралія  
Mesiotelus – 16 видів, Європа, Азія, Кенія  
Mesobria – 1 вид, Сен-Вінсент і Гренадіни  
Neoanagraphis – 2 види, ЗСА, Мексика  
Oedignatha – 37 видів, Азія, Океанія, Сейшели  
Paratus – 5 видів, Азія  
Platnick – 1 вид, Таджикистан  
Rhaeboctesis – 7 видів, Ангола, Намібія, Південна Африка  
Sagana – 1 вид, Європа, Кавказ  
Scotina – 4 види, Алжир, Мальта, Азія  
Sesieutes – 13 видів, Азія

Sestakovaia – 1 вид, Європа, Іран  
Sphingius – 27 видів, Азія  
Sudharmia – 3 види, Індонезія  
Teutamus – 25 видів, Азія

Toxoniella – 5 видів, Кенія  
Vankeeria – 1 вид, Греція  
Xenoplectus – 1 вид, Аргентина



Рис. 233. *Liocranum rupicola* Walckenaer, 1830 з родини Liocranidae.



Рис. 234. Кокон з кладкою яєць павука *Agroeca brunnea* (Blackwall, 1833) з родини Liocranidae.

**Родина Павутинники або Павуки-гребінці або Терідіїди (Theridiidae)** – велика родина аранеоморфних павуків, родина була вперше описаних арахнологом Карлом Якобом Сандеваллом у 1833 році. Це дуже різноманітна родина павуків, це найпоширеніші членистоногі у житлах людини по всьому світу.

Ці павуки мають 8 очей, що розташовані в 2 ряди. Очі гетерогенні: передні медіальні – темні, інші – світлі. Наличник переважно широкий. Максили паралельні, або сходяться. Нижня губа відділена бороною від стернального щита. Хеліцери вертикальні і не дуже великі, тільки у самців роду *Euplognatha* і в деяких видів роду *Theridium* збільшені. У більшості представників родини краї жолоба хеліцер або без зубців, або тільки з одним маленьким зубчиком. У самців роду *Euplognatha* основний членок хеліцер має великі зубовидні відростки. Останній членок пальпи в самок з одним кігтикком.



Рис. 235. *Theridion pictum* (Walckenaer, 1802) з родини Theridiidae.

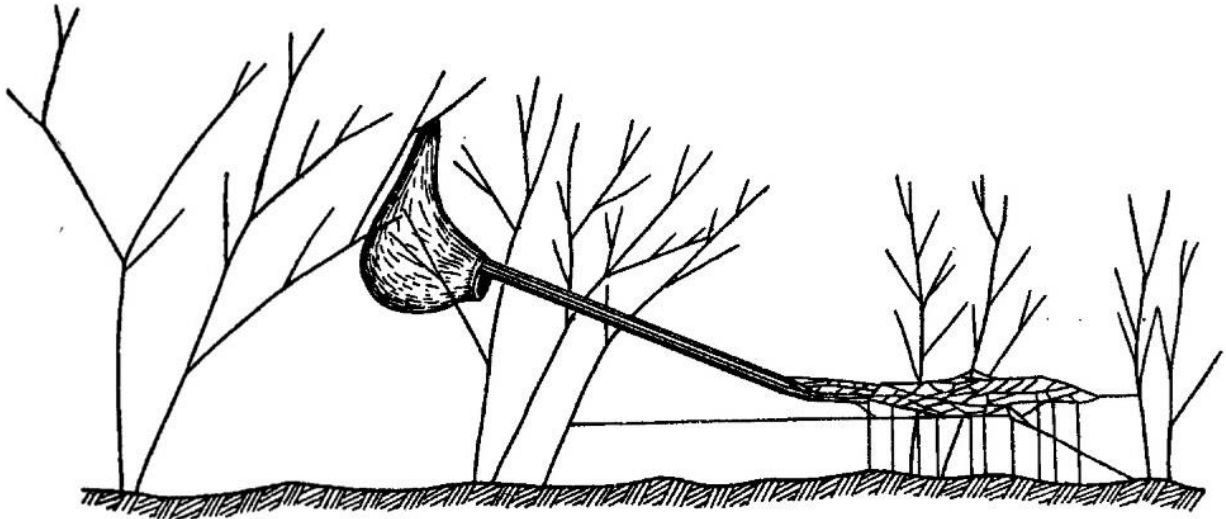
Ноги без товстих шипів, але з чисельними щетинками. Колінця I – IV завжди з 1 великою щетинкою, гомілки I та II з 1 – 2 такими щетинками. Всі гомілки мають два ряди чутливих волосків. Лапки з 3 кігтиками: основні кігтики зубчаті або гладкі, додатковий кігтик простий, сильно зігнутий. Лапки IV на вентральній стороні з пильчастими шипами. Черевце різної форми, часто округле або навіть кульковидне. У павуків роду *Pholcomma* на черевці є skutum. Самці, а іноді і самки мають стридуляційний орган, що дуже часто недорозвинений і майже непомітний. Органи дихання представлені однією парою легневих мішків і однією парою трахей. На кінці черевця 6 добре розвинених павутинних бородавок. Копулятивний апарат самців порівняно простий, гомілка і колінце пальпи завжди без відростків, парацимбіум відсутній. У статевозрілих самок епігіна проста, переважно з однією ямкою.

Павуки цієї родини зустрічаються в найрізноманітніших біотопах – у лісах, в агроценозах різного типу, у степах та пустелях. Часто живуть у печерах та в житлі людини. Серед синантропних видів найбільш відомі космополіти – *Theridium tepidariorum* (C. L. Koch, 1841) (= *Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841)) та *Teutana grossa* (C. L. Koch, 1838) (= *Steatoda grossa* (C. L. Koch, 1838)).

Для європейських видів родини Theridiidae відомі дві різновидності мисливських тенет. Неправильна мисливська мережа, що зустрічається переважно в основному у видів роду *Theridium*, представлена нитками, що йдуть в різних напрямках. Багато з цих ниток оснащені крапельками клейкої речовини. Мережа пристосована для полювання на дрібних літаючих та



стрибаючих комах (комарів, мух, цикадок). В упорядковані мережі, що характерна для родів *Diploena*, *Steatoda*, *Teutana* та інших, клейкі мисливські нитки направлені тільки до поверхні ґрунту, а покрива тенет утворена звичайними павутинними нитками, що позбавлені липких крапельок. Мереживо цього типу пристосоване для полювання на нелітаючих комах – мурах, жуків, личинок прямокрилих та ін. Деякі павуки, що майструють мисливські тенета другого типу, живляться виключно мурахами (*Teutana triangulosa* (Walckenaer, 1802) (= *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802)), *Theridium riparium* (Blackwall, 1834) (= *Cryptachaea riparia* (Blackwall, 1834)), німфи каракурта та ін.).



354

Рис. 236. Мисливські тенета *Latrodectus pallidus* O. P.-Cambridge, 1872 згідно робіт Уточкіна.

У багатьох павуків родини Theridiidae мисливські тенета одночасно служать і лігвом. Але іноді в мереживі майструються спеціальні лігва, що маскуються хвоєю, часточками ґрунту та піщинками. У мешканця пустель Центральної Азії «білого каракурта» (*Latrodectus pallidus* O. Pickard-Cambridge, 1872) лігво виглядає як порожній конус і сполучається з мисливським мереживом довгими сигнальними нитками.

Копуляція відбувається в тенетах, які майструють самки. Тут же на спеціальній сперматичній сіточці самці заповнюють спермою бульбус пальпи. Копуляції передують «шлюбні танці» самців. У каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* Rossi, 1790 самець, обережно підкрадаючись до самки, робить своєрідні присідання і трясє нитками павутини. Самки під час копуляції впадають в стан каталепсії, після копуляції з'їдають самця, якщо він не встигає втекти.

Кокони білі або сірувато-коричневі, грушовидні або округлі. Самка виготовляє або тільки один, або кілька коконів. Якщо кокон один, то в ньому 30 – 100 яєць, якщо коконів кілька, то в кожному коконі величезна кількість яєць (500 – 700). Самка постійно охороняє кокони і тримає їх у лігві або на мисливських тенетах. Самки павуків виду *Theridium bamaculatum* (Linnaeus, 1767) (= *Neottiura bimaculata* (Linnaeus, 1767)) можуть переносити кокон, прикріплюючи його до павутинних бородавок. Перша линька молодих павучків відбувається завжди в коконі. Потім німфи II виповзають з кокона, але ще деякий час лишаються в лігві материнського мережива. Самка продовжує охороняти молодих павучків і в деяких випадках підгодовує їх спеціальним секретом – «молочком». Кількість вікових груп німф відрізняється в різних видів. У каракурта, наприклад, самці мають 7, а самки 9 линьок.

Більшість видів Theridiidae стенохронні і утворюють тільки одну генерацію протягом року. Зимують переважно німфи різних вікових груп або в коконі, або зовні від нього. Самки восени гинуть, самці гинуть одразу після копуляції.



Павуки-теридіїди є як ентелегінами (самки мають статеву пластинку), так і екрібеллатами (прядуть липкий шовк замість шерстистого шовку). Вони мають гребінець із зубчастих щетинок на лапці четвертої ноги.

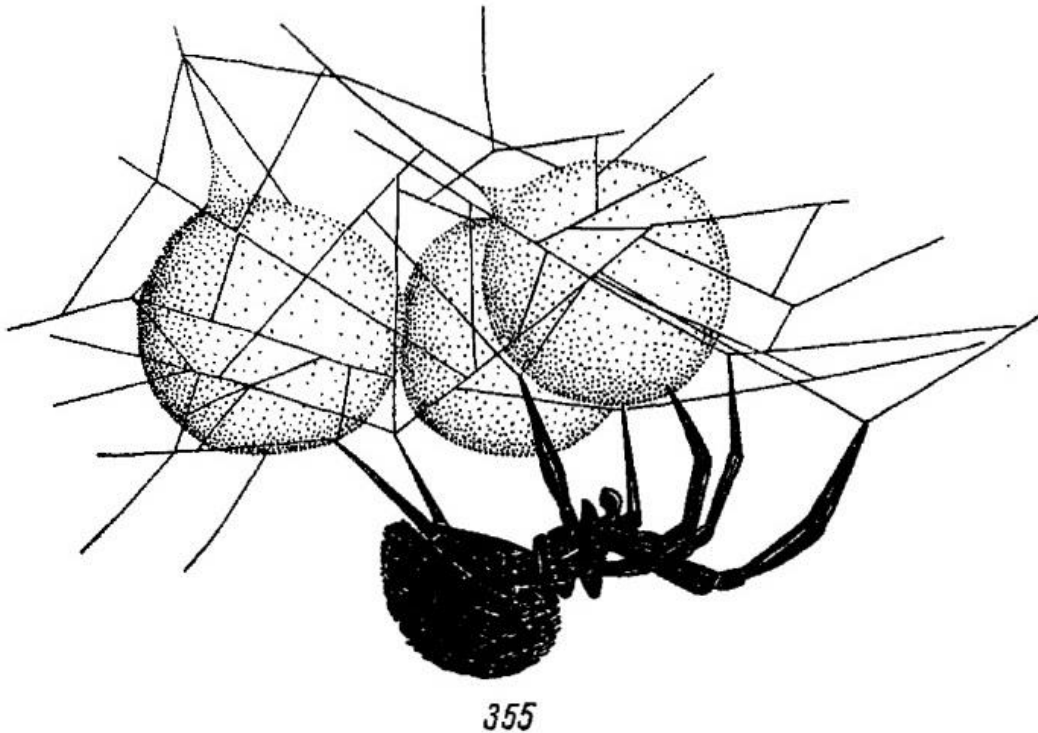


Рис. 237. 355 – Самка павука *Latrodectus tredecimguttatus* Rossi, 1790 у лігвищі біля коконів. Згідно робіт Мариковського.

Родина включає деякі модельні організми для дослідження, включно з медичними важливими павуками (павук Чорна вдова). Вони важливі для вивчення їхньої отрути та її клінічних проявів, але павуки-вдови також використовуються в дослідженнях павутинного шовку та статевої біології, включаючи статевий канібалізм. Павуки роду *Anelosimus* також є модельними організмами, які використовуються для вивчення соціальності, тому що ці павуки еволюціонували в межах роду від павуків самітників до соціальних павуків. Ці павуки також є багатообіцяючою моделлю для вивчення інбридингу, оскільки всі постійно соціальні види є високоінбредними.

Ці павуки часто будують дуже заплутані, просто космічні мережі, звідси і їх загальні назви, але Theridiidae має велику різноманітність форм павутини. Багато пасток для мурах та інших наземних комах майструються з еластичних липких шовкових пасток, що ведуть до поверхні ґрунту. Полотна залишаються на місці протягом тривалого періоду часу, їх розширюють і ремонтують, але регулярної моделі заміни павутини не спостерігається.

Добре вивчені представники клептопаразитів з підродина *Argyrodinae* (роди *Argyrodus*, *Faiditus* і *Neospintharus*), що живуть у мережах більших павуків і крадуть дрібну здобич, спійману мережею господаря. Вони їдять здобич, вбиту павуком-господарем, споживають шовк з павутини-господаря, а іноді нападають і з'їдають самого господаря.

Павутиння Theridiidae складається з каркасних ліній, які кріпляться до навколишнього середовища, і опорних ниток, які мають в'язкий шовк. Вони можуть мати центральний отвір в павутині (тип павутини *Achaearanea*) або периферійний отвір (тип павутини *Latrodectus*). Майстрування ліній павутини є унікальним, обумовлене стереотипною поведінкою, і, ймовірно, є гомологічною для Theridiidae та їх сестринської родини Nesticidae. Серед площин павутини без липких ниток є ділянки, що містять липкі нитки (тип павутини *Theridion*), а деякі

майструють листовидні тенета, які не містять липких ниток (тип павутини Coleosoma). Однак існує багато неописаних форм павутинного мережива.

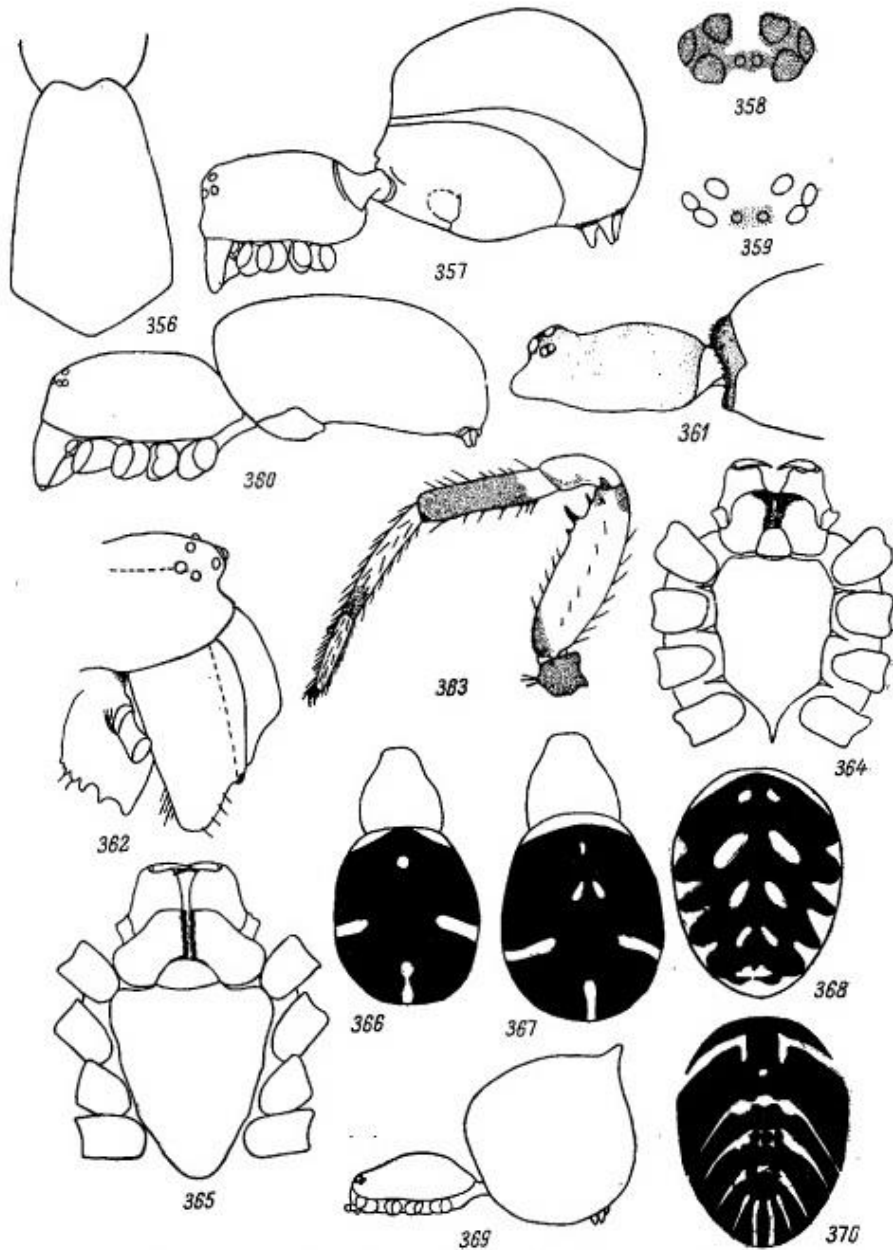


Рис. 238. Особливості морфології павуків родини Theridiidae згідно робіт Віле, Кастона, Локета, Міллідже, Тищенко В. П. 356 – *Episinus truncatus* Latreille, 1809, черевце. 357 – *Pholcomma gibbum* (Westring, 1851), черевце та головогруди. 358, 359. Розташування очей: 358 – *Pholcomma gibbum* (Westring, 1851); 359 – *Theonoe minutissima* (O. Pickard-Cambridge, 1879). 360 – *Robertus neglectus* (O. Pickard-Cambridge, 1871), черевце і головогруди. 361 – *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758), ♂, головогруди і стидуляційний апарат. 362 – *Lithyphantes albomaculatus* Kaston, 1948, голова і хеліцери. 363 – *Asagena phalerata* (Panzer, 1801), ♂, нога II. 364, 365. Стернальний щит: 364 – *Enoplognatha oelandica* (Thorell, 1875); 365 – *Theridion albipes* L. Koch, 1878; 366, 367. *Asagena phalerata* (Panzer, 1801), два типи малюнок черевця. 368 – *Lithyphantes albomaculatus* Kaston, 1948, ♀, малюнок черевця. 369 – *Theridula opulenta* (Walckenaer, 1842), черевце та головогруди. 370 – *Lithyphantes paykullianus* (Walckenaer, 1806) (= *Steatoda paykulliana* (Walckenaer, 1806)), ♀, малюнок черевця.

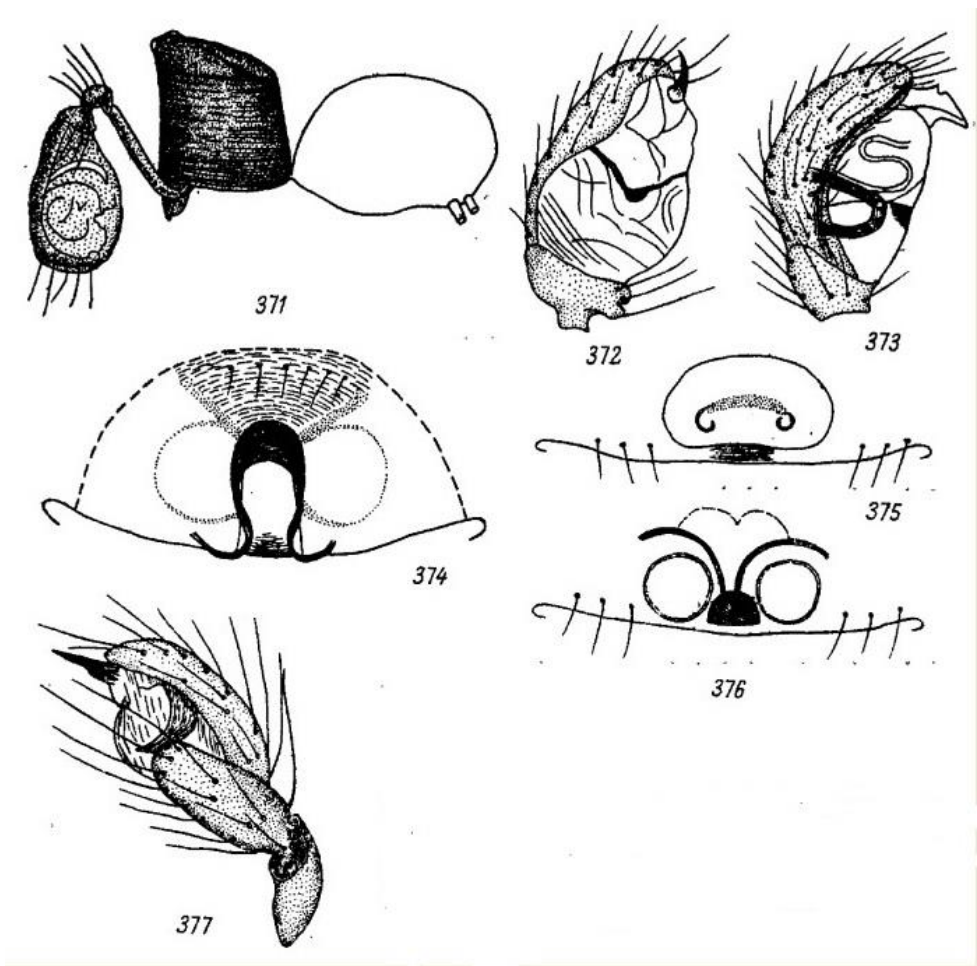


Рис. 239. Особливості морфології павуків родини Theridiidae згідно робіт Віле, Тищенко В. П. 371. *Dipoena torva* (Thorell, 1875), ♂, форма тіла, вид збоку. 372, 373. Кінчик пальпи самців: 372 – *Dipoena prona* (Menge, 1868) (= *Lasaeola prona* (Menge, 1868)); 373 – *Dipoena inornata* (O. Pickard-Cambridge, 1861) (= *Phycosoma inornatum* (O. Pickard-Cambridge, 1861)). 374 – 376. Епігіна: 374 - *Dipoena torva* (Thorell, 1875); 375 - *Dipoena prona* (Menge, 1868); 376 - *Dipoena inornata* (O. Pickard-Cambridge, 1861); 377 – *Theonoe minutissima* (O. Pickard-Cambridge, 1879), ♂, кінчик пальпи.

Гавайський вид *Theridion grallator* Simon, 1900 використовується як модель для розуміння селективних сил і генетичної основи кольорового поліморфізму в середині видів. Цей вид відомий ще як «щасливий» павук, оскільки деякі морфи мають візерунок, що нагадує смайлик або усміхнене обличчя клоуна на їх жовтому тілі. Павуки Терідіїди поширені по всьому світу крім Антарктиди та крайньої півночі. Серед них є як ендемічні види, що наприклад, зустрічаються тільки на острові Святої Єлени і види-космополіти. Відомо 35 викопних родів Theridiidae. Найдавніші викопні знахідки належать до роду *Cretotheridion* і виявлені в бірманському бурштині сеноманського ярусу.

Відомо на сьогодні 3028 видів та 124 роди:

Achaearanea	Anatolidion	Asygyna	Cameronidion
Achaearypa	Anelosimus	Audifia	Campanicola
Achaeridion	Argyrodella	Bardala	Canalidion
Allothymoites	Argyrodus	Borneoridion	Carniella
Ameridion	Ariamnes	Brunepisinus	Cephalobares
Anatea	Asagena	Cabello	Cerocida

Chikunia	Hadrotarsus	Nesopholcomma	Seycellesa
Chorizopella	Helvibis	Nesticodes	Simitidion
Chrosiothes	Helvidia	Nihonhimea	Spheropistha
Chryso	Hentziectypus	Nipponidion	Spinembolia
Coleosoma	Heterotheridion	Nojimaia	Spintharus
Coscinida	Hetschkia	Ohlertidion	Steatoda
Craspedisia	Histagonia	Okumaella	Stemmops
Crustulina	Icona	Paidiscura	Stoda
Cryptachaea	Jamaitidion	Parasteatoda	Styposis
Cyllognatha	Janula	Paratheridula	Takayus
Deelemanella	Keijiella	Pholcomma	Tamanidion
Dipoena	Kochiura	Phoroncidia	Tekellina
Dipoenata	Landoppo	Phycosoma	Theonoe
Dipoenura	Lasaeola	Phylloneta	Theridion
Echinotheridion	Latrodectus	Platnickina	Theridula
Emertonella	Macaridion	Proboscidula	Thwaitesia
Enoplognatha	Magnopholcomma	Propostira	Thymoites
Episinus	Meotipa	Pycnoepisus	Tidarren
Euryopis	Molione	Rhomphaea	Tomoxena
Eurypoena	Moneta	Robertus	Wamba
Exalbidion	Montanidion	Ruborridion	Wirada
Faiditus	Nanume	Rugathodes	Yaginumena
Gmogala	Neopisus	Sardinidion	Yoroa
Grancanaridion	Neospintharus	Selkirkiella	Yunohamella
Guaraniella	Neottiura	Sesato	Zercidium



Рис. 240. *Pholcomma nigromaculatum* Yoshida, 1987 з родини Theridiidae.



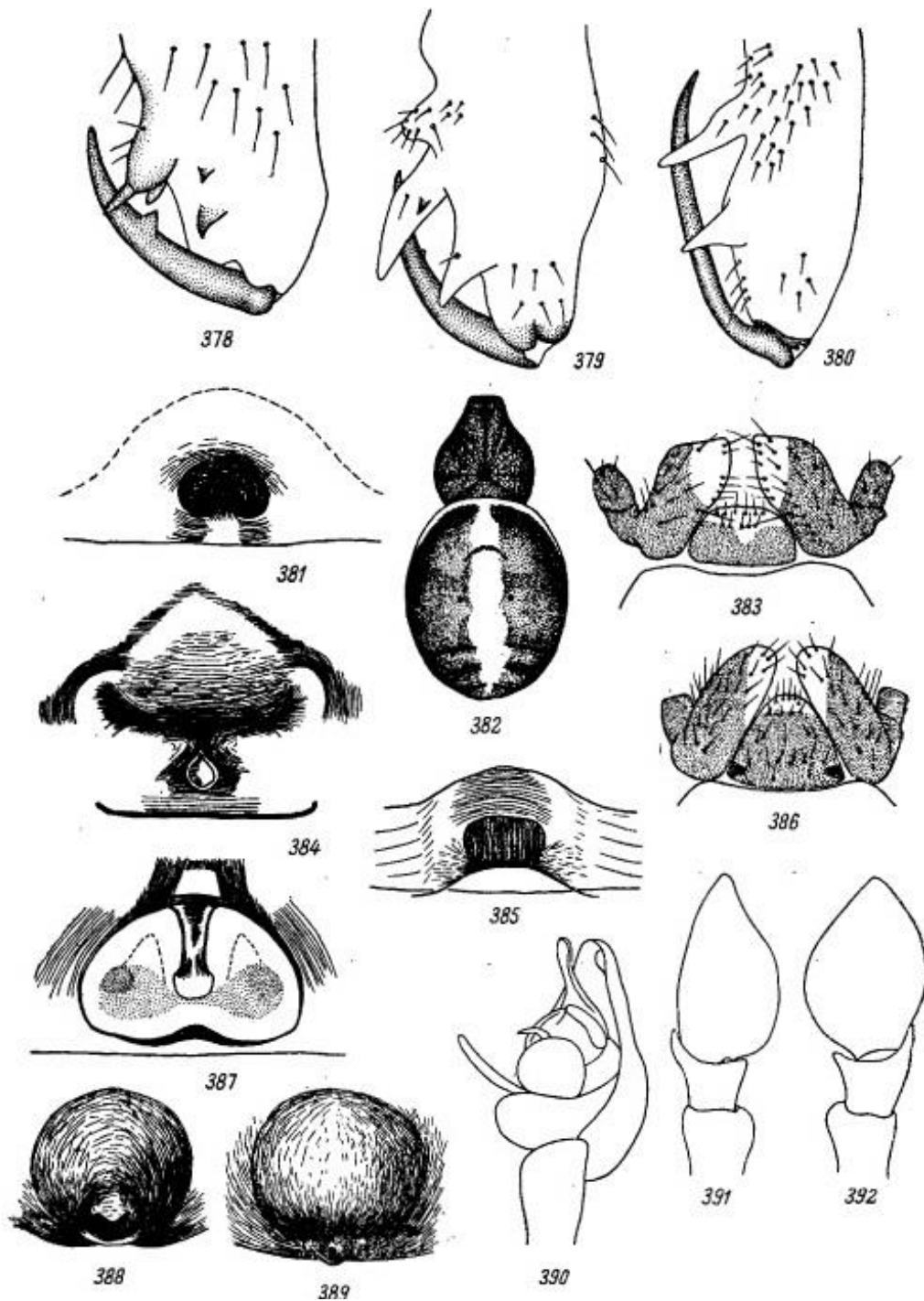


Рис. 241. Особливості морфології павуків родини Theridiidae згідно робіт Віле, Тищенко В. П. 378 – 380. Хеліцери самців, вигляд з внутрішньої сторони: 378 – *Enoplognatha thoracica* (Hahn, 1833); 379 – *Enoplognatha maritima* Simon, 1884 (= *Enoplognatha mordax* (Thorell, 1875)); 380 – *Enoplognatha mandibularis* (Lucas, 1846). 381 - *Enoplognatha maritima* Simon, 1884, ♀, епігіна. 382 – *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758), головогруді та черевце. 383 – *Teutana grossa* (C. L. Koch, 1838) (= *Steatoda grossa* (CL Koch, 1838)), максилі та нижня губа. 384, 385. Епігіна: 384 – *Teutana castanea* (Clerck, 1757) (= *Steatoda castanea* (Clerck, 1757)); 385 – *Enoplognatha oelandica* (Thorell, 1875); 386 – *Teutana triangulosa* (Walckenaer, 1802) (= *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802)), максилі та нижня губа. 387 – 389. Епігіна: 387 - *Teutana grossa* (C. L. Koch, 1838); 388 – *Robertus lividus* (Blackwall 1836); 389 – *Robertus arundineti* (O. Pickard-Cambridge, 1871). 390 – 392. Кінчик пальпи самців: 390 – *Robertus neglectus* (O. P.-Cambridge, 1871); 391 – *Robertus lividus* (Blackwall 1836); 392 - *Robertus arundineti* (O. Pickard-Cambridge, 1871).

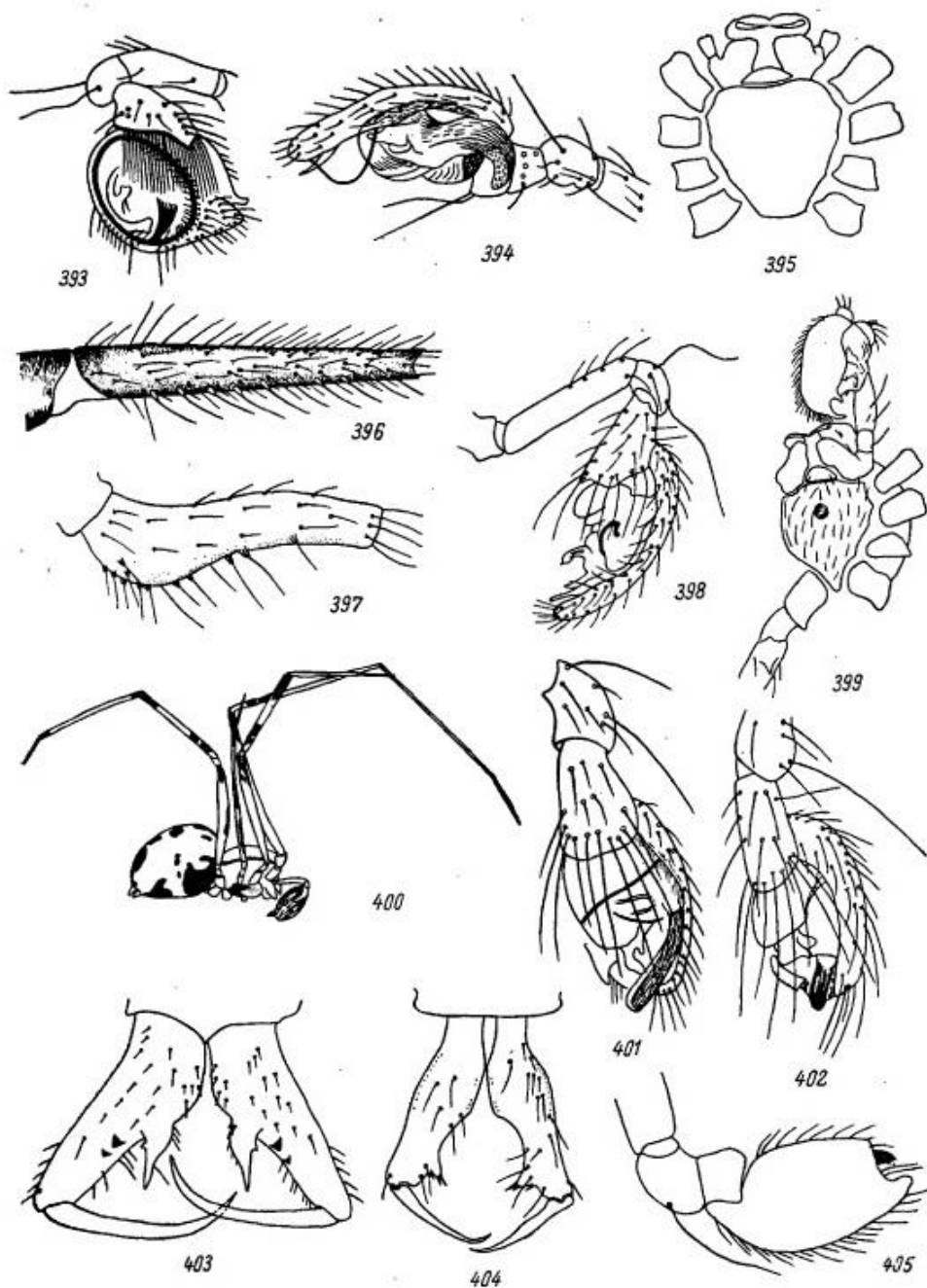


Рис. 242. Особливості морфології павуків родини Theridiidae згідно робіт Віле. 393, 394. Кінчик пальпи самців: 393 – *Theridium aulicum* (C. L. Koch, 1838) (= *Kochiura aulica* (C. L. Koch, 1838)); 394 – *Theridium vittatum* (C. L. Koch, 1836) (= *Anelosimus vittatus* (C. L. Koch, 1836)). 395 – *Theridium pallens* (Blackwall, 1834) (= *Paidiscura pallens* (Blackwall, 1834)), стернальний щит. 396 – *Theridium vittatum* (C. L. Koch, 1836), ♂, передлапка. 397 – *Theridium sisyphium* (Clerck, 1757) (= *Phylloneta sisyphia* (Clerck, 1757)), ♂, стегно пальпи. 398 – *Theridium pulchellum* (Walckenaer, 1802) (= *Anelosimus pulchellus* (Walckenaer, 1802)), ♂, пальпа. 399 – *Theridium bimaculatum* (Linnaeus, 1767) (= *Neottiura bimaculata* (Linnaeus, 1767)), ♂, головогруди і пальпа, вигляд знизу. 400 – *Theridium nigrovariegatum* Simon, 1873, форма тіла, вигляд збоку. 401, 402. Кінчик пальпи самців: 401 – *Theridium impressum* L. Koch, 1881; 402 – *Theridium sisyphium* (Clerck, 1757). 403, 404. Хеліцери самців, вигляд спереду: 403 – *Theridium ovatum* (Clerck, 1757) (= *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757)); 404 – *Theridium bellicosum* (Simon, 1873) (= *Rugathodes bellicosus* (Simon, 1873)). 405 – *Theridium riparium* (Blackwall, 1834) (= *Cryptachaea riparia* (Blackwall, 1834)), ♂, кінчик пальпи із зовнішньої сторони.

**Родина Павуки-рисі або Оксіопіди (Oxyopidae)** – родина аранеоморфних павуків. Ця родина була виділена та описана арахнологом Тамерланом Тореллом у 1870 році. Ці павуки не будують мисливські тенет і взагалі мало використовують павутину. Полюють на жертв на траві та квітах, поведінкою та способом полювання подібні до павуків-крабів (Thomisidae) чи павуків-стрибунів (Salticidae). Павуки-рисі переважно терпимо ставляться до павуків свого виду (на відміну від інших павуків, що схильні до канібалізму), а деякі види павуків-рисей мають соціальну поведінку – живуть сім'ями-колоніями.



Рис. 243. *Oxyopes scalaris* Hentz, 1845 з родини Oxyopidae.

У цих павуків головогруді видовжено-овальні, ззаду округлі, спереду звужені і витягнуті. Медіальна борона головогрудей довга, з неглибоким радіальними боронами, що розходяться. Голова виступає вперед, майже трикутна. Ширина поля очей більша його довжини. Всі очі «денні», розташовані в 3 ряди: два передніх ряди на лицевій частині голови, а третій ряд – на дорзальній стороні голови. Очі переднього ряду менші всіх інших очей. Шість із восьми очей утворюють шестикутник на помітному горбику в передньому верхньому куті просоми. Ще два ока – маленькі, малопомітні, розташовані попереду та нижче інших шести. Висота наличника переважно перевищує очного поля. Зір у них добре розвинений – під час полювання ці павуки використовують для пошуку жертви виключно зір. Хеліцери довгі, вертикальні, їх базальні членики витончені на кінці і сплюснені біля основи. Базальні частини хеліцер більшості видів великі, вертикальні та паралельні, які поєднуються з загостреним переднім кінцем, «високим чолом» до просоми, що надає більшості видів своєрідний «плосколикий» вигляд. Довжина нижньої губи більша її ширини, з паралельними або майже паралельними боковими краями. Максили вузькі і довгі. Грудний щит плоский, усічений на передньому краї, ширина його більша довжини. Пальпи самців тонкі і довгі, останній членик пальп самок з коротким тонким кігтиком.

Ноги довгі, однакові по товщині, але не однакові по довжині. Стегна, коліна, гомілки і передлапки всіх ніг з дуже довгими шипами. На лапках шипи завжди відсутні. Лапки завершуються трьома кігтиками і не мають скопули. У багатьох видів щетинки на ногах

утворюють кошикоподібну структуру, що допомагає утримувати здобич. Більшість видів родів *Oxyopes* і *Namataliwa* мають малий або середній розмір. Швидко бігають та стрибають.

Черевце овальне або яйцевидне, на кінці витягнуте або загострене. Покрова черевця в темних густих плямах. Шість павутинних бородавок розташовані в три ряди. Бородавки першого ряду одночленикові, тісно зближені і дуже товсті. Задні павутинні бородавки двочленикові, довші і тонкіші, розсунуті приблизно на їх діаметр.

Витончені, дуже рухомі павуки цієї родини ведуть денний спосіб життя. Вони не виготовляють мисливських тенет, сидять переважно на листях та на квітах квіткових рослин, очікуючи на здобич. Під час появи здобичі павуки швидко наздоганяють її, іноді здійснюючи стрибки, як павуки-стрибуни (*Salticidae*). Павуки роду *Peucetia* мають зелений камуфляж – полюють серед листя. У час розмноження самка охороняє кокон і постійно сидить в якомусь прихистку. Кокон дискоїдальний, білий, ніколи не оточений павутинним мереживом, ніколи не маскується сторонніми частками. Самці і самки мають однакові розміри, але відрізняються забарвленням. Павуки роду *Tarinillus* ведуть соціальний спосіб життя, живуть колоніями, в яких спільно доглядають та вигодовують наступне покоління. Вид *Peucetia viridans* (Hentz, 1832) відрізняється тим, що при нападі хижаків або при захисті коконів павуки плюються отрутою.

*Oxyopidae* – типові ксерофіли і особливо чисельні в степах, саванах, пампасах та пустелях, де вони зустрічаються на траві та кущах. Різні роди відрізняються своєю поведінкою та адаптаціями до життя блукаючих мисливців.

Поширені по всьому світу крім Антарктиди, крайньої півночі, деяких районів Сахари та Аравійського півострова. Всього відомо 521 вид, що включені в 9 родів:

*Namadruas* – 9 видів, Азія

*Namataliwa* – 83 види, вся Америка, Азія, Австралія, Африка

*Hostus* – 1 вид, Мадагаскар

*Oxyopes* – 300 видів, майже весь світ

*Peucetia* – 47 видів, майже весь світ

*Pseudohostus* – 1 вид, Австралія

*Schaenicoscelis* – 7 видів, Бразилія, Гвіана

*Tarinillus* – 3 види, Бразилія

*Tarponia* – 1 вид, Малайзія, Індонезія

**Родина Павуки-мурахоїди або Зорадіди (*Zodariidae*)** – родина аранеоморфних павуків. Це восьмиокі павуки малого та середнього розміру, які зустрічаються у всіх тропічних і субтропічних регіонах Південної та Центральної Америки, Африки, Мадагаскару, Австралії та Нової Гвінеї, Нової Зеландії, Аравії, Індокитаю та індійського субконтиненту, деякі види живуть у помірних областях Європи. Більшість видів – денні мисливці, живуть разом з мурахами, імітуючи їхню поведінку, а іноді навіть їхні хімічні властивості. Хоча про більшість видів Павуків-мурахоїдів мало що відомо, представники роду *Zodarium* харчуються лише мурахами; низка інших родів родини також є спеціалізуються на живленні мурахами або термітами.

Це маленькі темнозабарвлені павучки з відносно довгими тонкими ногами і округлим черевцем, що сильно височіє над просомою. Очі розташовані в три ряди: у першому ряді 4, у другому та третьому ряді – по 2 ока. Очі другого ряду сильно наближені до передніх латеральних очей. Передні медіальні очі крупніші інших. Хеліцери з дуже коротким, але товстим кігтикком і виступаючими зубцями на передньому краї. Останній членок пальпи самця видозмінений в доволі складний копулятивний апарат. Гомілка пальпи з відростком. Всі ноги приблизно однакової довжини. Членики ніг, особливо лапка, оснащені своєрідні пильчастими волосками. Число павутинних бородавок різне – 2, 4 або 6. У павуків роду *Zodarium* павутинні бородавки довгі,, сидять на спільному виступі. Перед павутинними бородавками розташований ряд товстих, але коротких щетинок. Епігіна самок проста.





Рис. 244. *Storena cyanea* Walckenaer, 1805 з родини Zodariidae.

Ці павуки майструють трубчастий сховок, який обклеюють ззовні шматочками ґрунту, дрібними камінцями, хвоїнками. Дозвілля павуки марнують у сховку. Полюють вночі, але інколи вдень. Живляться виключно мурахами, деякі види живуть постійно в мурашниках чи термітниках.

Копуляція відбувається влітку (з травня аж до вересня включно). Яйцевий кокон розташований в прихистку, постійно охороняється самкою. По формі кокон нагадує горошину, зовнішня стінка кокона обкладається піщинками. У коконі 20 – 50 дуже дрібних яєць.

Відомо 1259 видів та 90 родів:

Acanthinozodium	Cyrioctea	Lutica	Platnickia
Akyttara	Diores	Malayozodarion	Procydrela
Amphiledorus	Dusmadiores	Mallinella	Psammoduon
Antillorena	Epicratinus	Mallinus	Psammorygma
Asceua	Euasteron	Masasteron	Pseudasteron
Aschema	Euryeidon	Mastidiores	Ranops
Asteron	Forsterella	Microdiores	Rotundrela
Australutica	Habronestes	Minasteron	Selamia
Ballomma	Heliconilla	Murphydrela	Spinasteron
Basasteron	Heradida	Neostorena	Spinozodium
Caesetius	Heradion	Nostera	Storena
Cambonilla	Hermippus	Nosterella	Strenomorpha
Capheris	Hetaerica	Notasteron	Storosa
Cavasteron	Holasteron	Omucukia	Subasteron
Chariobas	Indozodion	Palaestina	Suffascar
Chilumena	Ishania	Palfuria	Suffasia
Cicynethus	Lachesana	Palindroma	Suffrica
Colima	Laminion	Parazodarion	Systemoplacis
Cryptothele	Leprolochus	Pax	Tenedos
Cybaeodamus	Leptasteron	Pentasteron	Thaumastochilus
Cydrela	Leviola	Phenasteron	Tropasteron

Tropizodium  
Trygetus

Workmania  
Zillimata

Zodariellum  
Zodarion

**Родина Воронкові ткалі або Агеленіди (Agelenidae)** – велика родина аранеоморфних павуків. Родина включає так званих Трав'яних павуків – павуків з роду *Agelenopsis*. Майже всі павуки цієї родини нешкідливі для людини, але укуси павука-волоцюги (*Eratigena agrestis* (Walckenaer, 1802)) і деяких інших видів може викликати некротичні враження тканин тіла людини.

У цих павуків очей майже завжди 8. Тільки в павуків роду *Iberina* очі відсутні. Розташовані очі двома рядами і переважно мало відрізняються по величині.



Рис. 245. *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757) з родини Agelenidae.

Довжина тіла найменших павуків родини Agelenidae становить близько 4 мм, не рахуючи довжину ніг, більші види досягають довжини тіла 20 мм. Деякі надзвичайно великі види, такі як *Eratigena atrica* (C. L. Koch, 1843), можуть досягати розмірів до 10 см загального розмаху ніг. Агеленіди мають вісім очей у двох горизонтальних рядах по чотири. Їх головогруди звужуються вперед до очей. Їхнє черевце більш-менш овальне, зазвичай прикрашене двома рядами ліній і плям. Деякі види мають поздовжні смуги на дорсальній поверхні головогрудей, а інші види не мають ніяких ні плям, ні смуг, павук-волоцюга не має таких характерних плям, що допомагає відрізнити його від схожих на вигляд видів.

Хеліцери павуків цієї родини вертикальні, біля основи часто розширені. Передній край жолоба хеліцер має 2 – 5, задній 2 – 8 зубці. Пальпи самок з одним кігтиком. Гомілка пальпи самців з однією або кількома відростками. Емболіос переважно довгий. Ноги оснащені шипами, що особливо чисельні на III та IV парах. Лапка з додатковим кігтиком, завжди без скопули. Чутливі волоски на лапках всіх ніг розташовані в один ряд. Черевце овальне, з додатковими павутинними бородавками, що завжди наявні у вигляді 3 пар, що розташовані в три ряди (підродина Ageleninae та Cybaeinae) або в один поперечний ряд (підродина Nahninae). Трахейне дихальце розташоване перед павутинними бородавками або, в одному випадку (рід *Argyroneta*), одразу після епігастральної щілини. Павуки забарвлені в темні (чорнувато-сірі, темно-коричневі, червонувато-коричневі), вряди-годи в світлі (жовті) кольори. Малюнок на черевці та головогрудях, переважно, відсутній. Самці по забарвленню і величині майже не відрізняються від самок.

Живуть в траві, в лісовій підстилці, під каміннями, під корою дерев. Один вид – *Argyroneta aquatica* Clerk, 1757 (що нині відноситься вже до іншої родини - Dictynidae)

приспонувався до життя у воді. Види *Tegenaria taurica* Charitonov, 1947 та *Tegenaria pontica* Charitonov, 1947 зустрічаються виключно в печерах. Деякі види роду *Tegenaria* синантропи.

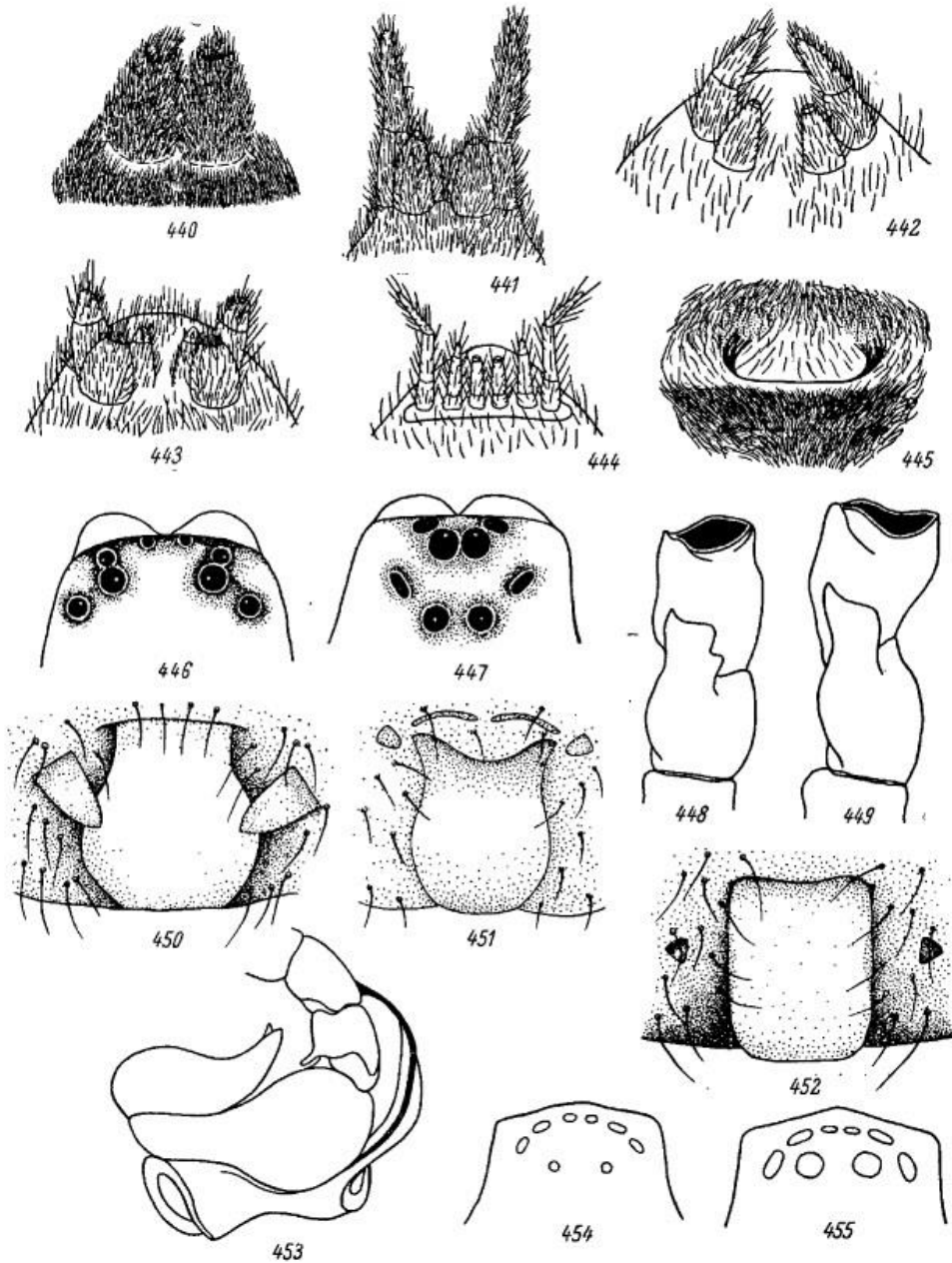


Рис. 246. Особливості морфології павуків родин Agelenidae, Dictynidae, Hahniidae згідно робіт Локета, Міллідже, Тищенко В. П. 440 – 444. Павутинні бородавки: 440 – *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1758); 441 – *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757); 442 – *Tegenaria longimana* Simon, 1898; 443 – *Cicurina cicurea* (Fabricius, 1793); 444 – *Hahnia corticicola* Bösenberg et Strand, 1906. 445 – *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1758), ♀, епігіна. 446, 447. Розташування очей: 446 – *Textrix vestita* (C. L. Koch, 1841) (= *Maimuna vestita* (C. L. Koch, 1841)); 447 – *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757). 448, 449. Коліно і гомілка пальпи самців: 448 – *Coelotes atropos* (Walckenaer, 1830); 449 – *Coelotes terrestris* (Wider, 1834). 450 – 452. Епігіна: 450 – *Coelotes terrestris* (Wider, 1834); 451 – *Coelotes pastorirolensis* (Kulczyński, 1906); 452 – *Coelotes atropos* (Walckenaer, 1830). 453 – *Tuberta maerens* (O. Pickard-Cambridge, 1863), кінчик пальпи. 454, 455. Розташування очей: 454 – *Tetrilus arietinus* (Thorell, 1871) (= *Mastigusa arietina* (Thorell, 1871)); 455 – *Tetrilus macrophythalmus* (Kulczyński, 1897) (= *Mastigusa macrophthalma* (Kulczyński, 1897)).

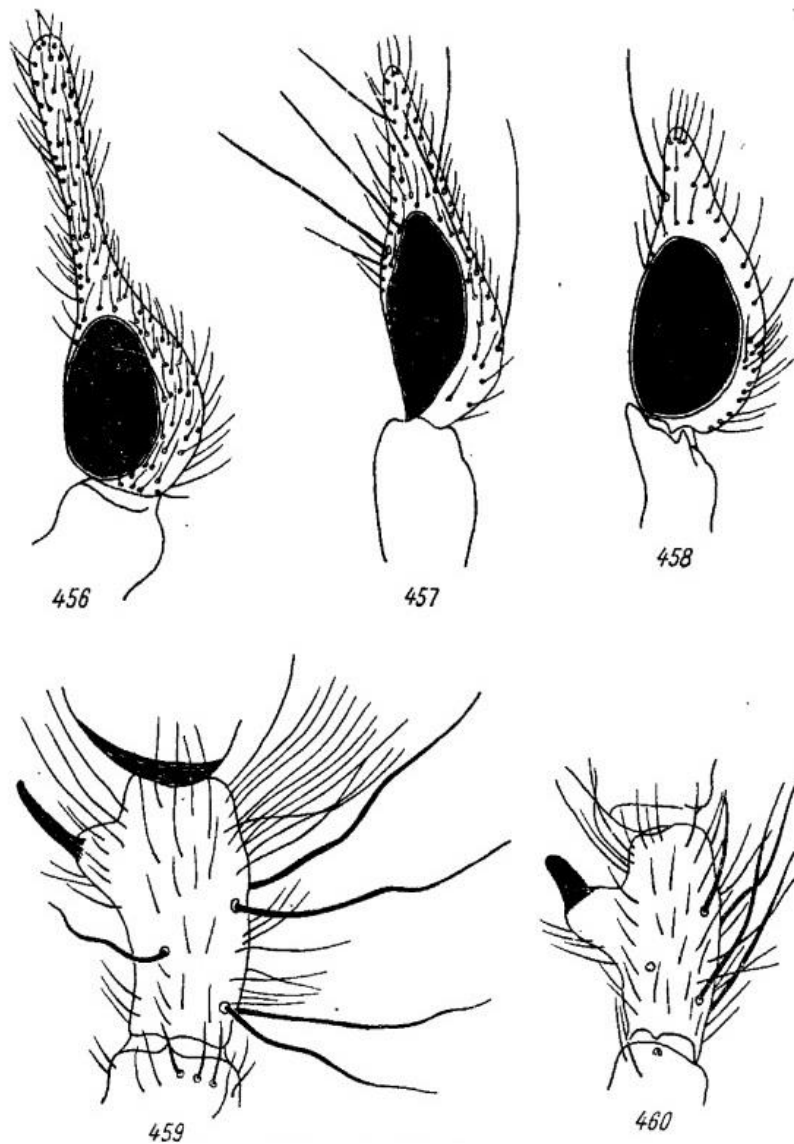


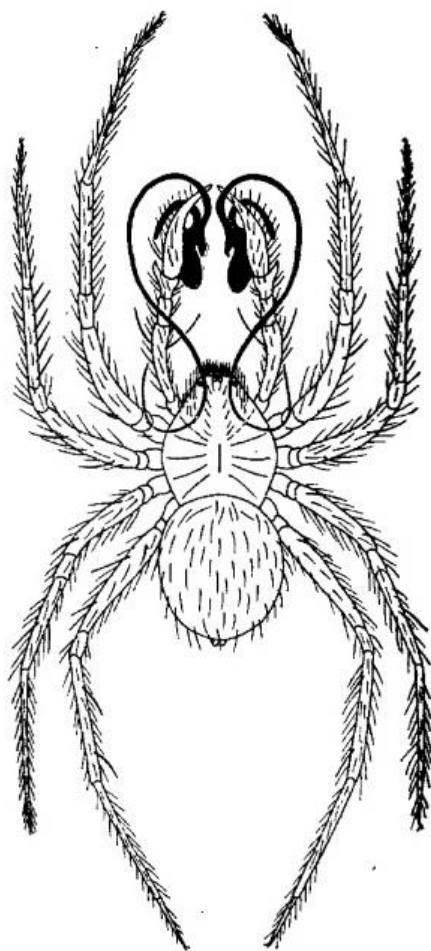
Рис. 247. Особливості морфології павуків родини Agelenidae згідно робіт Віле, Тищенко В. П. 456 – 458. Форма останнього членика пальпи самців: 456 – *Tegenaria parietina* (Fourcroy, 1785); 457 – *Tegenaria domestica* (Clerck, 1757); 458 – *Tegenaria pagana* C. L. Koch, 1840. 459, 460. Гомілка пальпи самців: 459 – *Tegenaria atrica* (C. L. Koch, 1843) (= *Eratigena atrica* (C. L. Koch, 1843)); 460 – *Tegenaria saeva* Blackwall, 1844 (= *Eratigena atrica* (C. L. Koch, 1843)).

Для павуків цієї родини характерні воронкоподібні мисливські тенета. Трубка цих тенет служить сховищем, в якій павук марнує дозвілля. Під час пантрування здобичі павук очікує біля входу в трубку. Коли здобич падає на горизонтальні тенета, павук швидко вибігає зі сховку і вбиває жертву отрутою. Потім тягне жертву до сховища, де і споживає. Тенета не липкі, але заплутані. Павутина пружна і павук миттєво реагує на її коливання. Отрута цих павуків досить добре вивчена. Під час розмноження сховище тенет перетворюється в гніздо. У дрібних форм мережа має простішу будову, що наближається до неправильної мережі. Водяний павук майструє особливий вид сховища – підводний дзвін, являє собою, що являє собою вторинну модифікацію воронкоподібної мережі. Яйцевий кокон у всіх представників родини сочевицеподібний, часто обкладений зовні шматочками деревини, травою та дрібними піщинками. У коконі переважно 50 – 60 яєць. Кокон охороняється самкою.

Склад здобичі змінюється в залежності від місця проживання і розмірів павука. У великих видів роду *Agelena* основну частину раціону складають прямокрилі і метелики. Павуки роду *Argyroneta* нападають на ракоподібних - водяних віслучків (*Asellus*), також на



моллюсків і личинок водних комах. Вид *Cybaeus tetricus* (C. L. Koch, 1839) живиться короїдами (Scolytinae) та личинками жуків-вусачів (Cerambycidae).



461

Рис. 248. 461 – *Tetrilus arietinus* (Thorell, 1871) (= *Mastigusa arietina* (Thorell, 1871)), ♂ - павук з родини Hahniidae.

Більшість видів цієї родини швидкі бігуни, особливо на поверхні павутини. Деякі павуки бігають зі швидкістю 0,53 м/с, що є рекордом для павуків. Цей рекорд був зафіксований для гігантського домашнього павука (*Agelena labirintica* (Clerck, 1757)) і цей рекорд був внесений в «Книгу рекордів Гіннеса» в 1987 році. Павуки цієї родини мають хороший зір. Самці схильні до міграцій. Вільноживучі види інколи шукають місце для зимівлі в будинках людини.

Деякі види роду *Agelena* парасоціальні – живуть колоніями і спільно годують дитинчат, але не мають кастовості.

Агеленіди майструють горизонтальну плоску нелипку павутину з воронкоподібним відступом з одного боку або іноді посередині, залежно від умов середовища та виду. Відповідно, «воронковидні ткалі» є найпоширенішою загальною назвою павуків цієї родини, але їх не слід плутати з так званими «воронковидними павуками», що належать до мігаломорфових павуків.

Більшість видів павуків цієї родини еврихронні, мають розтягнутий в часі (точніше в часопросторі) період розмноження (від кінця травня до жовтня включно). Але статевозрілі особини *Agelena labirintica* (Clerck, 1757) зустрічаються виключно восени – в часи холодного вітру та безнадії, а статевозрілі особини виду *Cryphoeca silvicola* (C. L. Koch, 1834) зустрічаються протягом всього року.

Павуки родини Agelenidae поширені по всьому світу, крім Антарктиди і крайньої півночі. На сьогодні відомо 1374 види, що належать до 92 родів:

Acutipetala	Dichodactylus	Lineacoelotes	Pireneitega
Aeolocoelotes	Draconarius	Longicoelotes	Platocoelotes
Agelena	Eratigena	Lycosoides	Porotaka
Agelenella	Femoracoelotes	Mahura	Pseudotegenaria
Agelenopsis	Flexicoelotes	Maimuna	Robusticoelotes
Ageleradix	Gorbiscape	Malthonica	Rothilena
Agelescape	Griseidraconarius	Melpomene	Rualena
Ahua	Guilotes	Mistaria	Sinocoelotes
Allagelena	Hadites	Neorepukia	Sinodraconarius
Alloclubionoides	Hengconarius	Neotegenaria	Spiricoelotes
Asiascape	Himalcoelotes	Neowadotes	Tamgrinia
Aterigena	Histopona	Nesiocoelotes	Tararua
Azerithonica	Hoffmannilena	Notiocoelotes	Tegecoelotes
Bajacalilena	Hololena	Novalena	Tegenaria
Barronopsis	Huangyuania	Nuconarius	Textrix
Benoitia	Huka	Olorunia	Tikaderia
Bifidocoelotes	Hypocoelotes	Oramia	Tonsilla
Cabolena	Inermocoelotes	Oramiella	Tortolena
Calilena	Iwogumoa	Orumceki	Troglocoelotes
Callidalena	Jishiyu	Papiliocoelotes	Tuapoka
Coelotes	Kidugua	Paramyro	Urocoras
Coras	Lagunella	Persilena	Vappolotes
Curticoelotes	Leptocoelotes	Persiscape	Wadotes

**Родина Карликові листові павуки або Ганліди (Hahniidae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Філіпом Берткау в 1878 році. Їхнє тіло має довжину близько 2 міліметрів, і вони майструють надзвичайно тонку мережу у формі аркуша. На відміну від багатьох павуків, павутина не веде до якогось сховища. Шовк, що використовується в цих павутинах, настільки тонкий, що їх важко помітити, якщо ця павутина не вкрита росою. Ці павуки дуже люблять жити поблизу води або біля моху, і часто зустрічаються в листовому опаді та детриті або на листі кущів та дерев. Павуки цієї родини характеризуються розташування шести павутинних бородавок в поперечний ряд. Останній сегмент зовнішніх павутинних бородавок довгий і виділяється. Поширені по всьому світу. Павуки Ганліди північної півкулі сильно відрізняються від павуків Ганлідів південної півкулі. Вважається, що Ганліди південно-східної Азії вкрай погано вивчені, і що там буде в майбутньому описано багато нових видів. Рід *Hahnia* і сама родина *Hahniidae* названі на честь німецького зоолога Карла Вільгельма Гагна (1786 – 1835).

В усьому світі на сьогодні відомо 395 видів цієї родини і 23 роди:

Alistra – 21 вид, Океанія, Азія	Hahnia – 102 види, майже весь світ
Amaloxenops – 2 види, Аргентина	Hahniharmia – 1 вид, Європа
Antistea – 2 види, Північна Америка, Азія	Harmiella – 1 вид, Бразилія
Asiohahnia – 8 видів, Казахстан, Киргизстан, Китай	Iberina – 6 видів, Азія, Європа
Austrohahnia – 3 види, Аргентина	Intihuatana – 1 вид, Аргентина
Chorizomma – 1 вид, Іспанія, Франція	Karanga – 10 видів, Нова Зеландія
Cicurina – 136 видів, Північна Америка, Азія	Lizarba – 1 вид, Бразилія
Cybaeolus – 3 види, Чилі, Аргентина	Mastigusa – 3 види, Франція, Угорщина
	Neoantistea – 25 видів, Північна Америка, Азія

Neoaviola – 1 вид, Австралія  
Neohahnia – 4 види, Південна Америка,  
Кариби  
Rasifantistea – 1 вид, північ Євразії, Японія

Porioides – 2 види, Нова Зеландія  
Rinawa – 4 види, Нова Зеландія  
Scotospilus – 9 видів, Австралія, Нова  
Зеландія, Індія



Рис. 249. *Iberina montana* (Blackwall, 1841) з родини Hahniidae.

**Родина Павуки-вовки або Лікозиди (Lycosidae)** – родина мандрівних аранеоморфних павуків. Назва родини походить від давньогрецького λύκος – вовк. Ці павуки – спритні мисливці-блукальці з прекрасним зором. Живуть усамітнено, полюють наодинці, не роблять мережива. Деякі види активно переслідують здобич, інші види чатують на здобич біля нори.

У цих павуків просома овальна, але звужена в районі II пари ніг. Голова суттєво піднята над грудьми. Загальна довжина головогрудей помітно більша її ширини. Медіальна борона тонка, видовжена. Радіальні борони більш-менш явні і широкі. Завжди є 8 «денних» очей, що розташовані в три ряди: у першому ряду 4 ока, у другому та третьому по 2. Очі другого ряду помітно більші інших. У чотирьох очах є спеціальна світловідбиваюча тканина - *tapetum lucidum*. Очі в них відбивають світло в напрямку джерела світла. Зір у них один із найкращих серед усіх павуків. Хеліцери великі, вертикальні в представників обох статей. Задній край жолоба хеліцер з 2 – 4 зубцями, рідше з 1 зубцем або взагалі не озброєний. Стернальний щит головогрудей переважно майже трикутний, довжина його більша за ширину. Максилі видовжені, завжди без вирізки по зовнішньому краю. Нижня губа коротша максил. Пальпи довгі, часто оснащені міцними щетинками. У статевозрілих самців останній членок пальпи перетворений в доволі складний копулятивний апарат, що має короткий емболос. Гомілки та інші членики пальп завжди позбавлені будь-яких відростків.

Ноги відносно довгі і сильні, оснащені чисельними волосками, щетинками або шипами. Шипи переважно розташовані на стегнах, гомілках, передлапках, іноді на колінці, але завжди відсутні на лапці. Лапка, і, як мінімум, частина передлапки оснащені скопулами. Відносна довжина ніг постійна у всіх видів: IV пара завжди довшя. Вертлюги ніг з внутрішньої сторони на дистальному краю з напівкруглою вирізкою. Кінчики лапок з 3 кігтками – з 2 основними і

одним додатковим. Число зубчиків на основних кігтиках майже завжди менше 10, переважно 7 – 8.

Черевце округле або яйцевидне, переважно потовщене і вкрите чисельними волосками. У самців черевце майже завжди менше, аніж у самок. Епігіна плоска. У багатьох випадках є медіальна пластинка, що прикриває неглибокі ямки епігіни. Павутинних бородавок 6, вони добре розвинені і розташовуються в три ряди. Безпосередньо перед павутинними бородавками розташована ледве помітна непарна стигма трахей.



Рис. 250. *Hogna lenta* (Hentz, 1844) з родини Lycosidae.

Забарвлення, розміри і форма тіла самців і самок павуків-вовків більш-менш однакові. Переважно тіло павуків забарвлене в темні кольори – під колір ґрунту.

Розміри тіла (без ніг) до 35 мм. Павуки-вовки унікальні тим, що самки постійно носять з собою кладку яєць. Кокон – яєчний мішечок, кругла шовкова куля, прикріплена до павутинних бородавок на кінці черевця самки, що дозволяє павуку носити з собою невилуплених дитинчат. Черевце при цьому тримається в піднятому положенні, щоб кокон з яйцями не тягнувся по землі. Незважаючи на це самки продовжують полювати. Ще один аспект, унікальний для павуків-вовків, — це їхній спосіб догляду за дитинчатами. Одразу після того, як павучки вилазять із свого захисного шовкового кокона, вони піднімаються на ноги своєї матері та скупчуються на спині її живота. Мати носить павучат кілька тижнів, поки вони не виростуть достатньо, щоб розбігтися й могли подбати про себе.

Павуки-вовки не майструють мисливських тенет, багато видів павуків-вовків навіть не роблять лігвищ та гнізд. По способу полювання їх можна розбити на дві групи: павуки-



волоцюги та павуки нір. Павуки-волоцюги полюють вдень і надзвичайно жваві. Під час полювання вони покладаються переважно на органи зору: помітивши комаху павук швидко її наздоганяє стрибками. До числа таких хижаків-волоцюг належать павуки родів *Pardosa*, *Trochosa*, а також деякі *Alopecosa*. Павуки нір у дорослому стані постійно живуть в норі і полюють вночі, орієнтуючись завдяки добре розвиненим тактильним рецепторам. Під час полювання павук сидить біля входу в нору і ловить здобич, що пробігає мимо. Типові представники павуків-нірників – тарантул *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) та інші види роду *Lycosa*. Види роду *Arctosa* фбо виготовляють невеликі заглиблення в ґрунті чи під каміннями (*Arctosa cinerea* Fabricius, 1777), або риють справжні нори у вологому прибережному піску (*Arctosa leopardus* (Sundevall, 1833)). Істинними ботріофілами є деякі види роду *Alopecosa*, що закривають вхід до нори акуратною, прикріпленою до шарніра кришечкою. Така закрита нора недоступна для ворогів і зовсім непомітна на поверхні землі.



Рис. 251. Очі павука *Hogna lenta* (Hentz, 1844) з родини Lycosidae.

Більшість павуків-волоцюг мають однорічний життєвий цикл і копулюють раною весною. Тільки *Trochosa terricola* (Thorell, 1856) та *Trochosa ruricola* (De Geer, 1778) мають два періоди копуляції на рік: восени (у вересні) і весною (в квітні). Зимують молоді павуки, рідше субімаго або дорослі.

Розвиток павуків-нірників відбувається протягом 2 років. Копуляція відбувається восени, зимують молоді павучки і запліднені самки. Самці не переживають другої зими і пізньої осені після копуляції гинуть.

Павуки-вовки живуть у найрізноманітніших умовах: заселяють пустелі, вологі тропічні ліси, кам'янисті розсипи на берегах північних морів. Павуки цієї родини полюють на землі і майже не зустрічаються на траві, на деревах та кущах. Різні види віддають перевагу різним типам ґрунту. Одні з них (*Pirata hygrophilus* Thorell, 1872, *Arctosa alpigena lamperti* Dahl, 1908, *Pardosa riparia* (C. L. Koch, 1833)) живуть тільки на сирих торф'яниках, інші (*Trochosa spinipalpis* (F. O. Pickard-Cambridge), 1895), *Pardosa prativaga* (L. Koch, 1870)) віддають перевагу сухим торф'яникам або (такі як *Pirata latitans* (Blackwall, 1841)) болотам, що поросли травою. На прибережній гальці на берегах водойм зустрічається *Pirata knorri* (Scopoli, 1763), *Pardosa walgeri* (Hahn, 1822), *Pardosa morosa* (L. Koch, 1870), а *Pardosa monticola* (Clerck, 1757), *Pardosa amentata* (Clerck, 1757) та деякі інші види цього роду зустрічаються на зораних полях, серед посівів польових культур. Багато видів павуків-вовків тісно пов'язані з водою, живуть на

берегах водойм, можуть бігати поверхнею води, іноді пересуваються під водою поверхнею водних рослин або по дну. Деякі види пристосувались до амфібіотичного життя на берегах морів. Деякі види живуть в горах на висотах до 3 000 м над рівнем моря – такі види як *Acantholycosa rupicola* (Dufour, 1821) (= *Pyrenecosa rupicola* (Dufour, 1821)), *Pardosa agrestis* (Westring, 1861), *Pardosa nigra* (C. L. Koch, 1834).

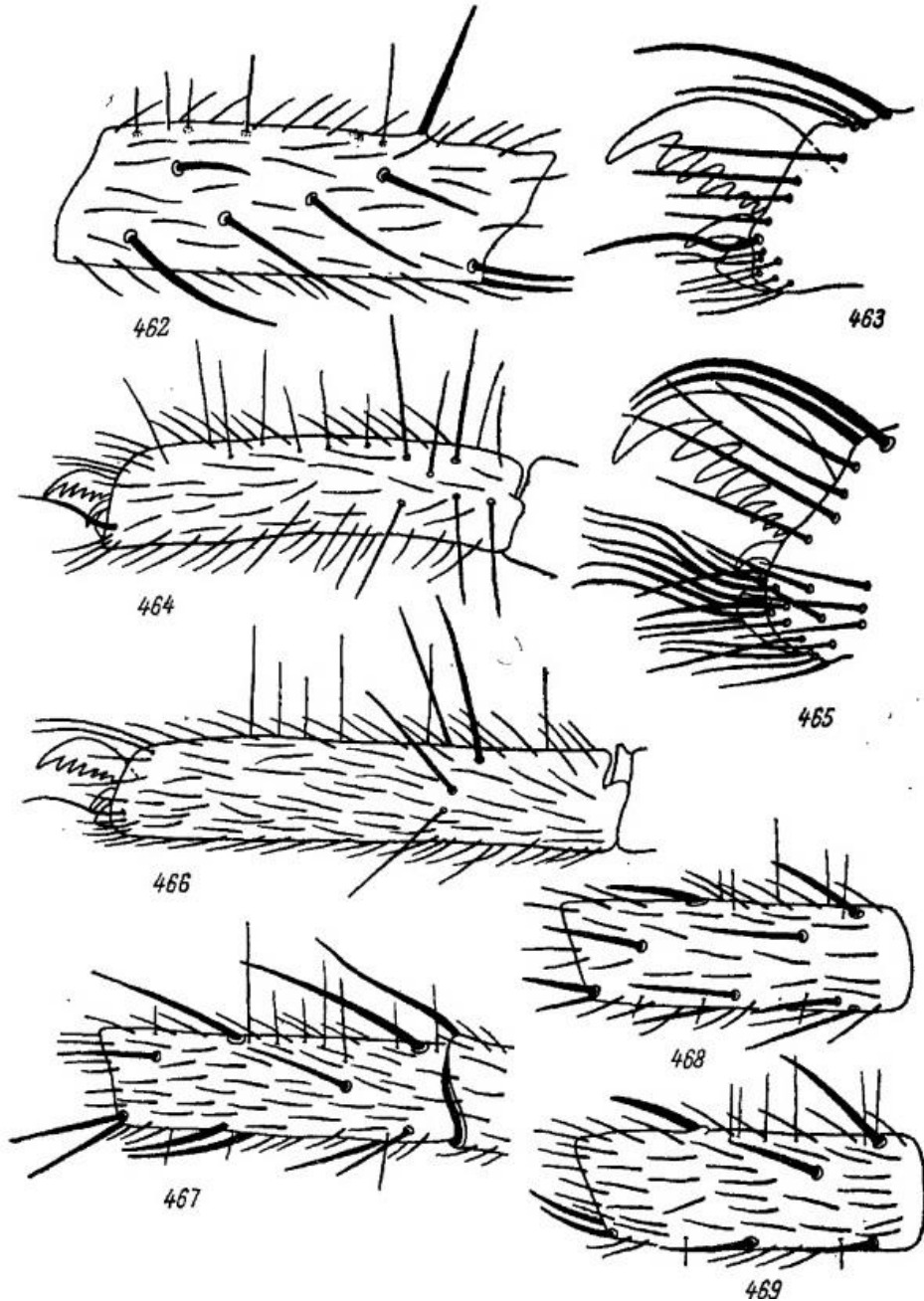


Рис. 252. Особливості морфології павуків родини Lycosidae згідно робіт Тищенко В. П. 462 – *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865), гомілка I. 463 – *Pardosa alacris* (C. L. Koch, 1833), кінчик лапки I. 466 – *Arctosa alpigena* (Doleschall, 1852), лапка I. 467 – 469. Гомілка III: 467 – *Pardosa agrestis* (Westring, 1861); 468 – *Trochosa robusta* (Simon, 1876), ♂; 469 – *Trochosa robusta* (Simon, 1876), ♀.

Павуки-вовки потребують камуфляжного маскування, тому вони не мають яскравого забарвлення. Самці павуків-норників блукають у пошуках самок і можуть потрапити в житло людини. Отрута деяких видів павуків-вовків у людини після укусу викликає набряки, свербіж,

біль, некроз, хоча повідомлення про отруйні укуси саме павуками-вовками часто не підтверджуються – виявляється, що ці укуси були здійснені павуками інших родин.

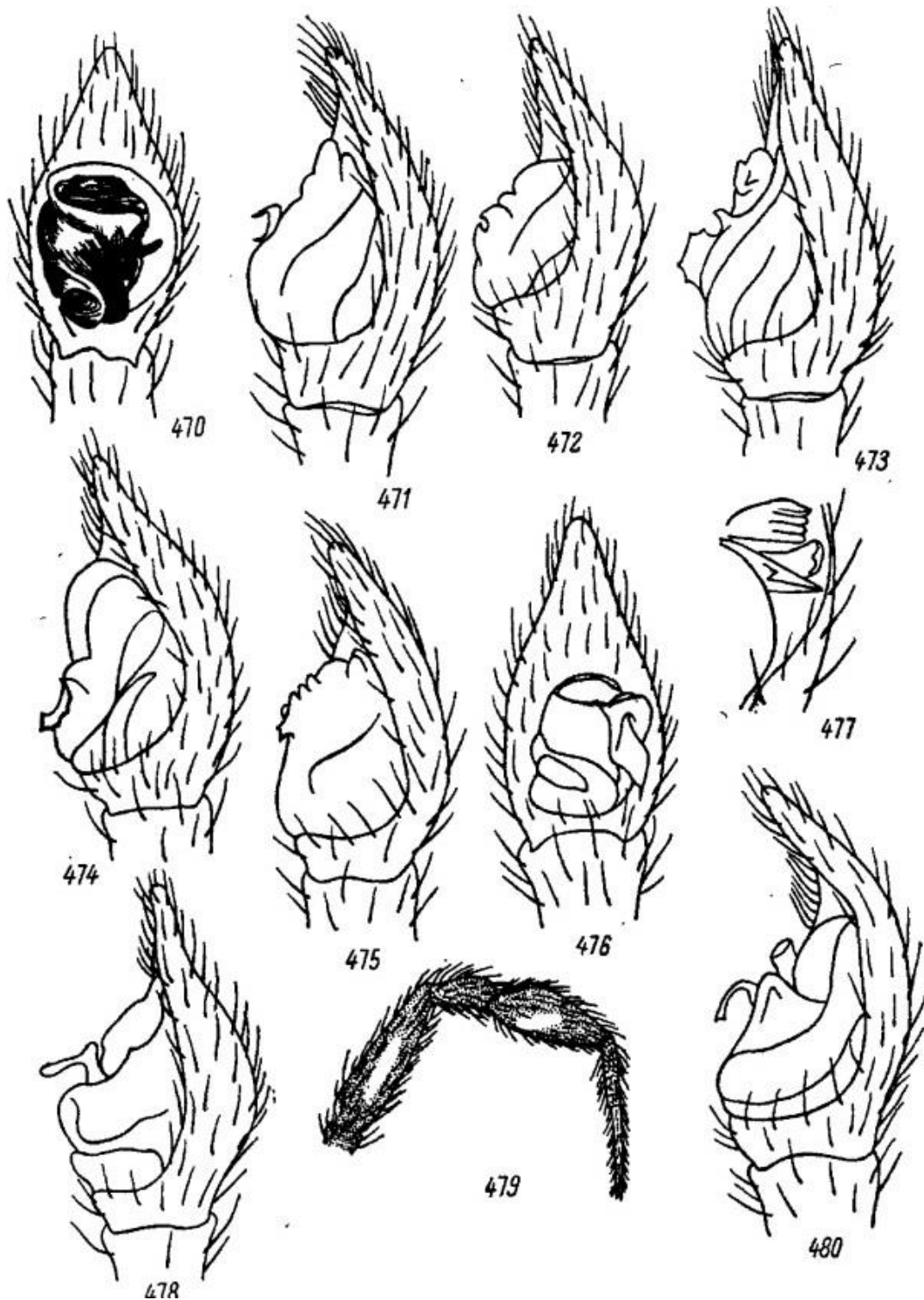


Рис. 253. Особливості морфології павуків родини Lycosidae згідно робіт Ревера та Тищенко В. П. 470 – 476. Кінчик пальпи самців: 470 – *Alopecosa inquilina* (Clerck, 1757); 471 – *Alopecosa striatipes* (C. L. Koch, 1839); 472 – *Alopecosa mariaae* (Dahl, 1908); 473 – *Alopecosa fabrilis* (Clerck, 1757); 474 – *Alopecosa pinetorum* (Thorell, 1856); 475 – *Alopecosa schmidti* (Hahn, 1835); 476 – *Alopecosa solitaria* (Herman, 1879); 477, 478. Кінчик бульбуса пальпи самців: 477 – *Alopecosa trabalis* (Clerck, 1757); 478 – *Alopecosa cursor* (Hahn, 1831); 479 – *Alopecosa cuneata* (Clerck, 1757), ♂, передня нога. 480 – *Alopecosa accentuata* (Latreille, 1817), ♂, кінчик пальпи.

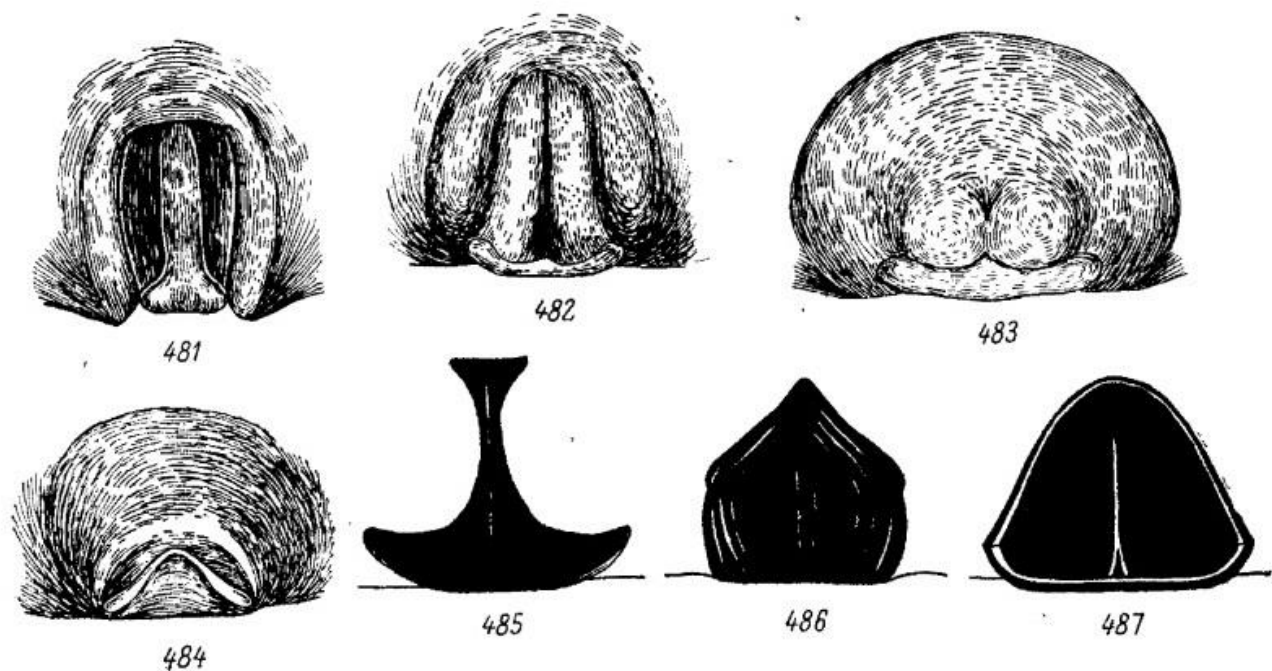


Рис. 254. Особливості морфології павуків родини Lycosidae згідно робіт Тищенко В. П. 481 – 484. Епігіна: 481 - *Alopecosa pinetorum* (Thorell, 1856); 482 - *Alopecosa inquilina* (Clerck, 1757); 483 - *Alopecosa mariae* (Dahl, 1908); 484 - *Alopecosa schmidti* (Hahn, 1835); 485 – 487. Медіальна пластинка епігіни: 485 - *Alopecosa accentuata* (Latreille, 1817); 486 - *Alopecosa cursor* (Hahn, 1831); 487 - *Alopecosa solitaria* (Herman, 1879).

Живуть по всьому світу, крім Антарктиди і деяких районів крайньої півночі.

Вважається, що павуки-вовки виникли в ранньому палеоцені після крейдово-палеогенового вимирання. Деякі роди виникли в еоцені та олігоцені.

Павуки-вовки – це одна з найбільших родин павуків: на сьогодні відомо 2457 видів та 129 родів:

Acantholycosa	Birabenia	Edenticosa	Lobizon
Adelocosa	Bogdocosa	Evippa	Loculla
Agalenocosa	Brevilabus	Evippomma	Lycosa
Aglaoctenus	Bristowiella	Foveosa	Lycosella
Algidus	Camptocosa	Geolycosa	Lysania
Allocosa	Caporiaccosa	Gladicosa	Mainosa
Allotrochosina	Caspicosa	Gnatholycosa	Malimbosa
Alopecosa	Costacosa	Gulocosa	Margonia
Amblyothele	Crocodilosa	Hesperocosa	Megarctosa
Anomalomma	Cynosa	Hippasa	Melecosa
Anomalosa	Dejerosa	Hippasella	Melocosa
Anoteropsis	Deliriosa	Hoggicosa	Minicosa
Arctosa	Diahogna	Hogna	Molitorosa
Arctosippa	Diapontia	Hognoides	Mongolicosa
Arctosomma	Dingosa	Hyaenosa	Mustelicosa
Artoria	Dolocosa	Hygrolycosa	Navira
Artoriellula	Donacosa	Karakumosa	Notocosa
Artoriopsis	Dorjulopirata	Kangarosa	Nukuhiva
Aulonia	Draposa	Katableps	Oculicosa
Auloniella	Dzhungarocosa	Knoelle	Ocyale



Orinocosa	Prolycosides	Tasmanicosa	Venatrix
Ovia	Pseudevippa	Tetralycosa	Venonia
Paratrochosina	Pterartoria	Tigrosa	Vesubia
Pardosa	Pyrenecosa	Trabea	Wadicosa
Pardosella	Rabidosa	Trabeops	Xerolycosa
Passiena	Satta	Trebacosa	Zantheres
Pavocosa	Schizocosa	Tricassa	Zenonina
Phonophilus	Shapna	Trochosa	Zoica
Pirata	Sibirocosa	Trochosippa	Zyuzicosa
Piratula	Sosippus	Tuberculosa	
Portacosa	Syroloma	Varacosa	
Proevippa	Tapetosa	Venator	

**Родина Павуки-волоцюги або Павуки-розплідники або Пізауріди (Pisauridae)** – родина аранеоморфних павуків. Вперше описана Еженом Сімоном у 1890 році. Самки цієї родини павуків відомі тим, що вони майструють спеціальні дитячі мережі. Коли їхні яйця збираються вилупитися, самка павука будує павутину, схожу на намет, поміщає всередину свій кокон і стоїть на сторожі зовні, звідси й загальна назва родини. Однак, як і павуки-вовки, ці павуки — мисливці волоцюги, які не використовують павутину для відлову здобичі. Павуки цієї родини зустрічаються по всьому світу, за винятком надзвичайно сухих або холодних середовищ, і поширені майже всюди на планеті Земля. Багато видів павуків цієї родини можуть ходити поверхнею нерухомих водойм і навіть може тимчасово пірнати під поверхню, щоб уникнути ворогів. Вони можуть стрибати на відстань до 150 мм, але їм важко лазити по дуже гладких поверхнях, таких як скло.

У павуків цієї родини довжина головогрудей більша її ширини. Медіальна смуга головогрудей тонка, видовжена; радіальні борони явні. Очі денні, розташовані в два ряди: передній ряд – у вигляді прямої лінії, задній – у вигляді зігнутої лінії. Очі другого ряду не більші або лише трохи (в павуків роду *Pisaura*), а іноді значно (в павуків роду *Dolomedes*) більші передніх латеральних очей. Висота наличника рівна ширині очного поля. Хеліцери вертикальні в особин обох статей. Висота наличника рівна ширині очного поля. Краї жолоба хеліцер із зубцями. Ширина стерального приблизно рівна її довжині. Черевце овальне. Довгі і товсті ноги, що мало відрізняються по розмірам, оснащені великими шипами на стегнах, колінах, гомілках і передлапках. Лапки і вершини передлапок оснащені скопулами. Тіло і ноги часто з перистими волосками. Амфібіотичні види (європейські павуки роду *Dolomedes* і тропічні павуки роду *Thalassius*) мають гідрофобні волоски, що забезпечують гідрофобність покривів під час занурення у воду. Кінчики лапок всіх ніг з трьома кігтиками.

Пальпи самців більші головогрудей; гомілка пальпи з відростком. Копулятивний апарат самців з явним виступаючим бульбусом, але, переважно, з вкороченим емболусом. Епігіна доволі складна, переважно сильно склеротизована.

У помірних широтах копуляція павуків цієї родини відбувається весною (квітень – травень). Вид *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757) має перед копуляцією наступний ритуал: самець приносить самці «весільний подарунок» у вигляді здобичі, що обплутана павутиною. Якщо подарунку немає, то самка після копуляції з'їдає самця. Іноді подарунок фальшивий – самець приносить порожній кокон без здобичі, і поки самка второпає що до чого, самець тікає. Але іноді самки виявляють, що кокон порожній і припиняють спарювання доти, доки самець не принесе справжній подарунок. Через 3 – 4 тижні після спарювання самка відкладає яйця в кокон, який вона перед тим виготовляє. У павуків роду *Dolomedes* кокон жовто-брунатний, великий, містить 500 – 600 яєць, а в павуків роду *Pisaura* кокон світло-сірий або жовтий, дрібний, містить 100 – 300 яєць. Протягом 1 місяця, аж до вилуплення молодих павучків, самка ретельно охороняє кокон і постійно носить його з собою, тримаючи в хеліцерах.

До родини Pisauridae належать як «сидячі» павуки, що виготовляють мисливське мереживо, що схоже на мереживо павуків з родини Agelenidae, так і мисливці-волоцюги. Але в Палеарктиці зустрічаються тільки мисливці-волоцюги, що ніколи не майструють мисливських тенет і переслідують свою здобич так само як павуки-вовки.



Рис. 255. *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757) з родини Pisauridae, самка з нащадками.

Серед Pisauridae поширений амфібіотичний спосіб життя, що властивий як європейським видам роду *Dolomedes*, так і багатьом тропічним формам (*Thalassius*, *Trechalea*, *Hesydrus*, *Hygropoda* та ін.). Але низка видів цієї родини живе в ксерофітних умовах (наприклад, *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757) часто зустрічається серед відкритого степу).

У самців ноги довші, ніж у самок, але загалом статевий диморфізм виражений слабо. Поширені по всьому світу, окрім Антарктиди, крайньої півночі та деяких районів пустелі Сахара та пустелі Аравійського півострова. Викопні види відомі з еоцену, зокрема з балтійського бурштину.

На сьогодні у світовій фауні відомо 508 видів і 51 рід:

Afropisaura	Dendrolycosa	Ornodolomedes	Tapinothele
Archipirata	Dolomedes	Papakula	Tapinothelella
Architis	Eucamptopus	Paracladycnis	Tapinothelops
Blandinia	Euprostenops	Perenethis	Tasmomedes
Bradystichus	Euprostenopsis	Phalaeops	Tetragonophthalma
Caledomedes	Hala	Pisaura	Thalassiopsis
Caripetella	Hygropoda	Pisaurina	Thaumasia
Charminus	Pipula	Polyboea	Tinus
Chiasmopes	Inola	Qianlingula	Tolma
Cispinilus	Mangromedes	Rothus	Voraptipus
Cispus	Maupacius	Sphedanus	Vuattouxia
Cladycnis	Megadolomedes	Stoliczka	Walrencea
Conakrya	Nilus	Tallonia	Paraecomolomedes

Meglaomedes  
Inosalptoneus

Kilokilptous  
Megnatoplus

Eopatinus  
† Eopisaurella

† Palaeoperenethis

**Родина Павуки-колопряди (Araneidae)** – родина аранеоморфних павуків, що отримала назву свою завдяки характерному мереживу, яке вони плетуть колом. Це одна з найвідоміших, найпоширеніших і найбільших родин павуків.

Павуки-колопряди характеризуються тим, що головогруді в них широкі, з припіднятою і досить окремішною головою з глибокою медіальною ямкою. Радіальні борони слабкі. Очі розташовані в два прямих чи трохи зігнутих ряди. Латеральні очі обох рядів сильно зближені, медіальні очі утворюють трапецієвидну фігуру, розташовуються по її кутам. При цьому очі передньої пари переважно лежать далі одне від одного, аніж очі задньої пари. Всі очі мають приблизно однакові розміри і сидять на невеликих горбиках.

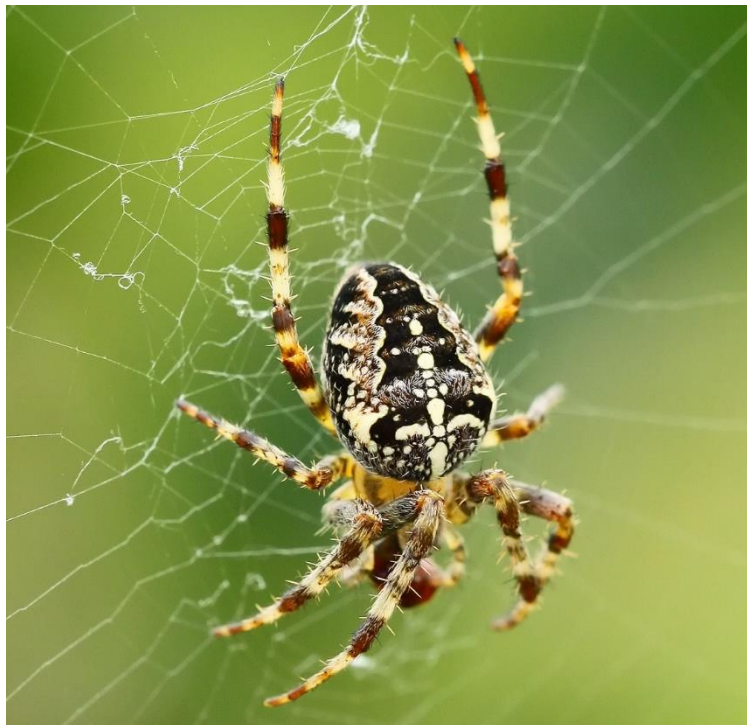


Рис. 256. *Araneus diadematus* Clerck, 1758 з родини Araneidae.

Наличник вузький. Стернальний щит ззаду звужений, збоку з неглибокими вирізками біля тазиків всіх ніг. Хеліцери вертикальні, з темними міцними кігтиками і з короткими товстими зубцями на краях жолоба. Максили короткі і широкі, тільки в павуків роду *Meta* сильно видовжені. Пальпа в самок закінчується коротким кігтиком. У самців останній членник пальп являє собою дуже складний копулятивний орган.

Ноги товсті, з чисельними крупними шипами. На кінці лапок розміщені три кігтика і перед ними – ряд зазубрених прядильних щетинок, які особливо добре розвинені на останній парі ніг.

Стебельце прикривається широкою основою черевця і зверху непомітне. Черевце переважно округле, яйцевидне, вряди-годи видовжене, а в тропічних видів іноді з дивовижними виростами. У павуків роду *Cyclosa* та в деяких павуків роду *Araneus* черевце оснащено 2 – 3 виступаючими горбиками. У самок черевце завжди значно більше головогрудей. Дорзальний малюнок черевця вкрай різноманітний: в павука *Agriope bruennichi* (Scopoli, 1772) у вигляді широких поздовжніх червоних або жовтих смуг, а в павука *Araneus*



*diadematus* Clerck, 1758 і в деяких інших представників цього роду у вигляді хрестоподібно розташованих білих плям на темно-брунатному сітчастому фоні.



Рис. 257. *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758) з родини Araneidae.

Інколи (як, наприклад, у павука *Araneus angulatus* Clerck, 1757) черевце одноколірне. У деяких видів світло-зелене. Епігастральна борона широка з явними легеневиими стигмами. Трахейна стигма непарна, ледве помітна. Павутинні бородавки представлені парами. Передні і задні бородавки крупні, середні – дрібні. Безпосередньо перед павутинними бородавками рощений добре розвинений колюлюс. Бородавки оснащені чисельними павутинними трубочками різних типів.

Павуки родини Araneidae називаються ще павуками-колопрядами, хоча не тільки вони виготовляють велике колесовидне мисливське мереживо, що складається з прямокутної рами і радіальних ниток, що розходяться від центру. Число радіальних ниток (радіусів) мережі відрізняються в різних видів Araneidae (від 14 – 20 в павука *Meta merianae* (Scopoli, 1763) (= *Metellina merianae* (Scopoli, 1763)) до 50 – 60 в павука *Zilla diodia* (Walckenaer, 1802) та *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802). Центр мережі густо заплітається павутинними нитками, що утворюють центральну сіточку. Тільки у видів роду *Meta* центральна сіточка відсутня. Радіуси мережі з'єднуються клейкими мисливськими нитками, що розташовуються по спіралі. Між центральною сіточкою і мисливськими нитками розташована особлива зона, що інколи (у видів *Zygiella atrica* (C. L. Koch, 1845), *Zygiella montana* (C. L. Koch, 1834), *Meta merandi* (Latreille, 1804)) може бути відсутня. Іноді мисливська мережа має стабілімент у вигляді широких прямих або зигзагоподібних білих стрічок, що служать для маскуванню павука, що сидить в центрі тенет. Особливо добре розвинений стабілімент мають мережі деяких тропічних Araneidae. Мережа павука *Cyrtophora citricola* (Forskål, 1775) не має стабілімента, але павук маскується залишками їжі. Колесовидні тенета павуків цієї родини переважно розташовуються вертикально, але бувають і горизонтальні тенета (в павуків роду *Meta*). Тенета пристосовані для полювання на різних літаючих комах, переважно на двокрилих, що складають основу раціону павуків-колопрядів.

Статевий диморфізм у цих павуків виражений переважно слабо. Це в першу чергу стосується павуків-колопрядів помірних широт. Але в тропічних павуків-колопрядів з родів *Gasteracantha*, *Micrathena*, особливо в *Nephila* є суттєві відмінності в розмірах самця та самки. У деяких видів павуків роду *Nephila* самка в 1500 разів більша за самця по об'єму і в 60 разів більша по масі.



Дорослі самці павуків-колопрядів не майструють мисливських тенет. Копуляція завжди відбувається на тенетах самки і супроводжується специфічними для кожного виду «шлюбними танцями» самців. Перед копуляцією самець обережно наближається до самки, торкається ногами її черевця і швидко тікає. Іноді самець примушує коліватись мисливські тенета самка і цим викликає її збудження. Під час копуляції самка впадає в заціпеніння і тому самцю не загрожує загибель.

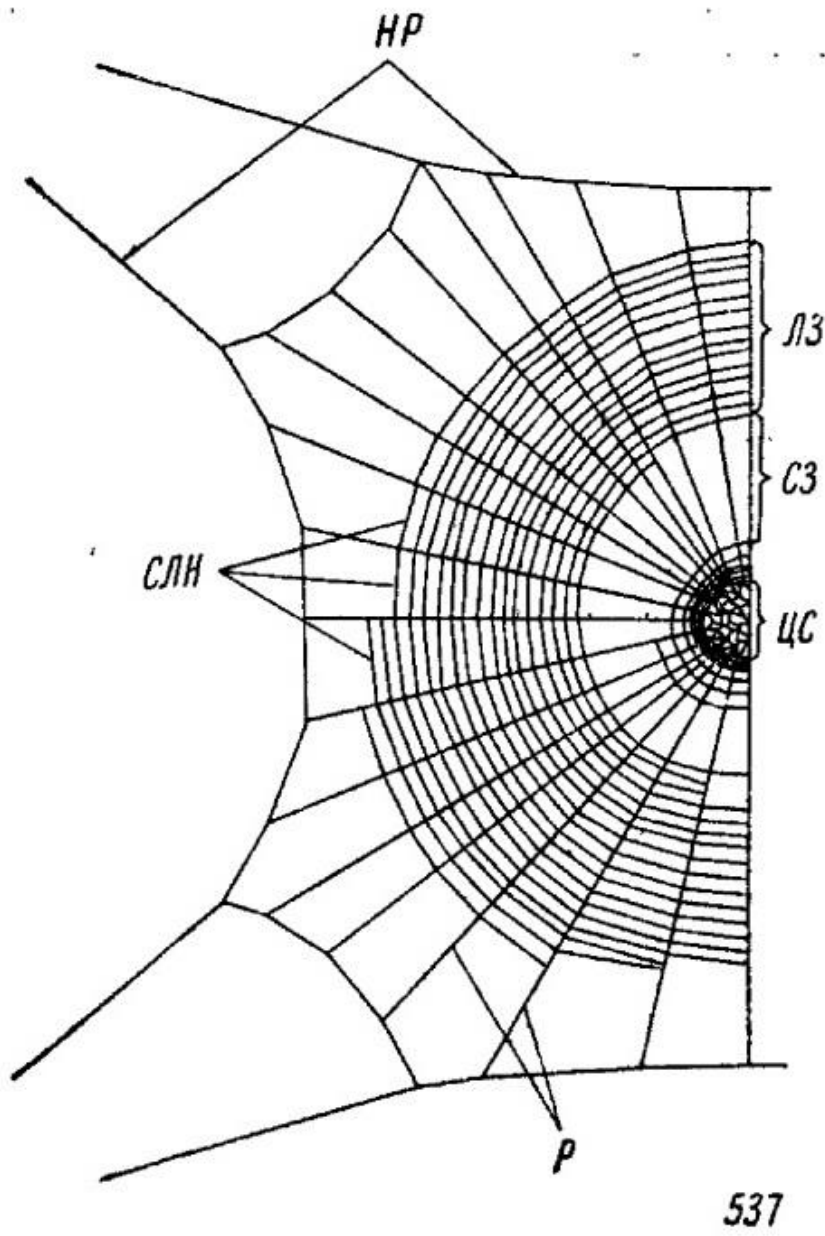
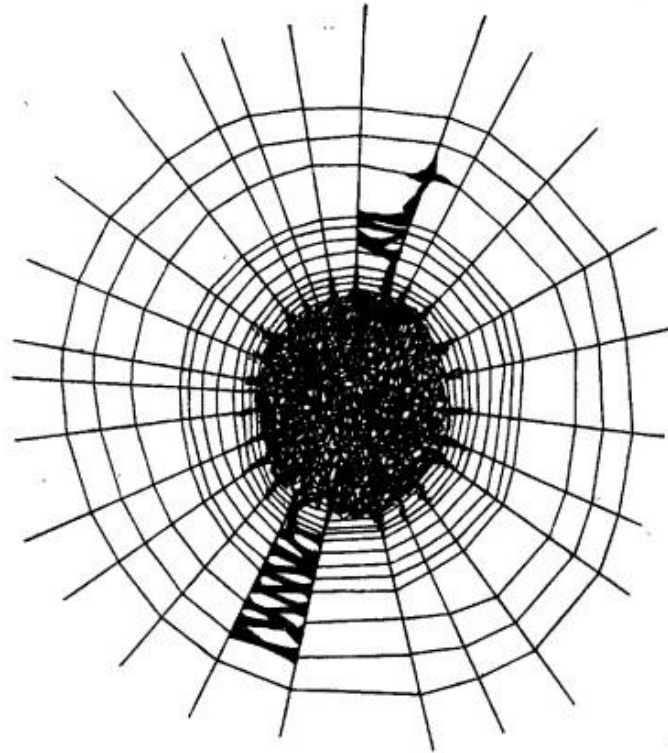


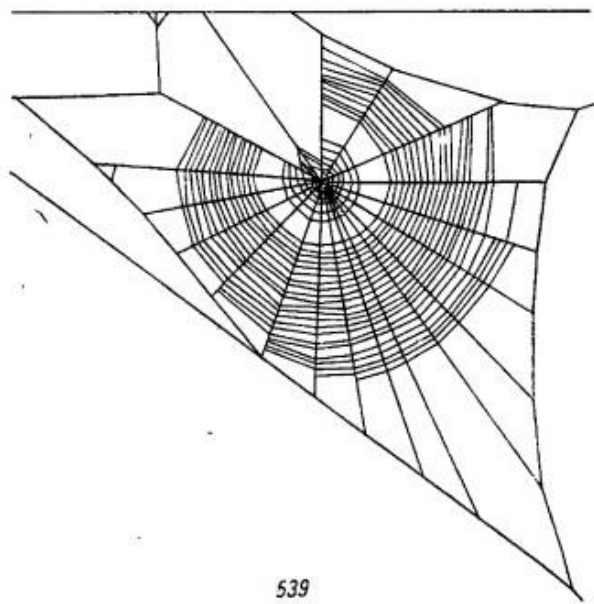
Рис. 258. Схема будови мисливських тенет павуків родини Araneidae згідно робіт Віле. ЛЗ – мисливська зона; HP – нитки рами; Р – радіуси; СЛН – спіральні мисливські нитки; СЗ – вільна зона; ЦС – центральна сіточка.

Але в деяких видів павуків-колопрядів поширений статевий канібалізм. Так у павука *Agriore bruennichi* (Scopoli, 1772) статевий процес поліандричний і в 80 % випадків копуляції самець буває з'їдений після статевого акту. У інших видів роду *Agriore* самці гинуть після другої копуляції. При цьому імовірність загибелі самців залежить від часу копуляції. Самці, які здійснюють копуляцію протягом 5 секунд виживають, встигаючи втекти, а самці в яких копуляція триває 10 секунд незмінно бувають з'їдені самкою. Але тривала копуляція, не

зважаючи на подальшу загибель, сприяє більшій імовірності запліднення. Було відмічено, що тривалість копуляції самців з неспорідненими самками більша – це можна розглядати як один із механізмів уникнення інбридингу. Є версія, що різкий статевий диморфізм деяких видів павуків-колопрядів (карликовість самців) виник як спосіб уникнення статевого канібалізму – карликовий самець становить малу цінність для живлення, а величезна самка більш продуктивна щодо розмноження.

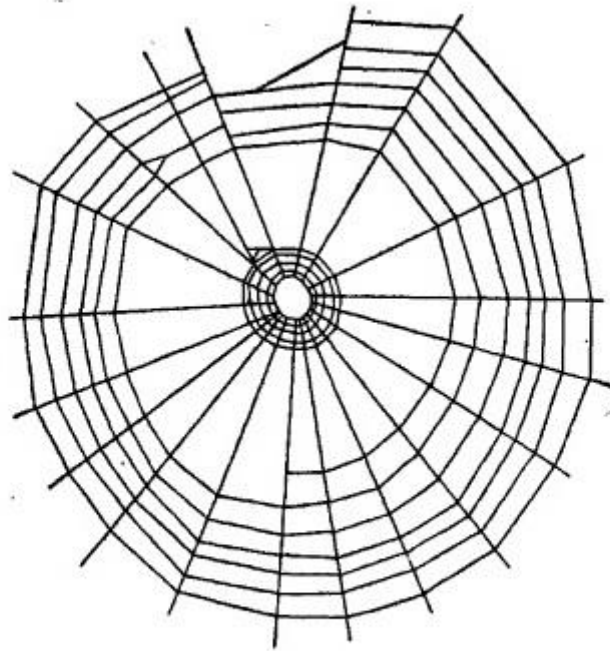


538

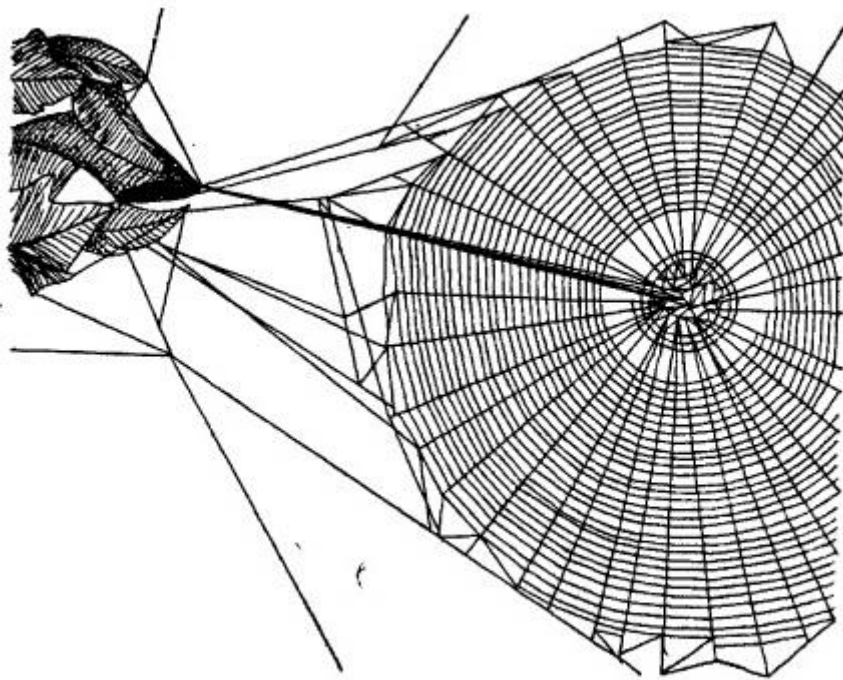


539

Рис. 259. Будова мисливських тенет різних видів павуків-колопрядів згідно робіт Віле. 538 – тенета *Agriope bruennichi* (Scopoli, 1772), центр мисливських тенет зі стабіліментом. 539 – *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757), мисливські тенета.



540



541

Рис. 260. Будова мисливських тенет різних видів павуків родин Araneidae та Tetragnathidae згідно робіт Віле та Тищенка В. П. 540 – *Meta segmentata* (Clerck, 1757) (= *Metellina segmentata* (Clerck, 1757)), центр мисливських тенет. 541 – *Araneus marmoreus* Clerck, 1757, мисливські тенета.

Переважно під час розмноження самки павуків-колопрядів виготовляють 5 – 6 коконів і охороняють їх тільки протягом перших кількох днів. Потім самки гинуть або просто полишають ретельно замасковані кокони, що розташовані в гніздах під корою дерев, в тріщинах стін або в сховищах мисливських тенет. Кокон кульовидний (рід *Araneus*),

веретеновидний (рід *Cyrtarachne*), грушовидний (рід *Argiope*) або лінзовидний (*Singa*). Забарвлення зовнішньої павутинної оболонки кокона теж різноманітна: в павуків з родів *Araneus*, *Cyrtarachne*, *Nephila* – золотисто-жовта або біла, в павуків роду *Cyrtophora* – зеленувата, в павуків роду *Singa* – фіолетова. Кокон павука *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) оснащений поздовжніми темно-зеленими смугами на яскраво-жовтому фоні. Число яєць в коконі від 15 в павука *Cercidia prominens* (Westring, 1851) до 1000 в деяких павуків роду *Araneus*.

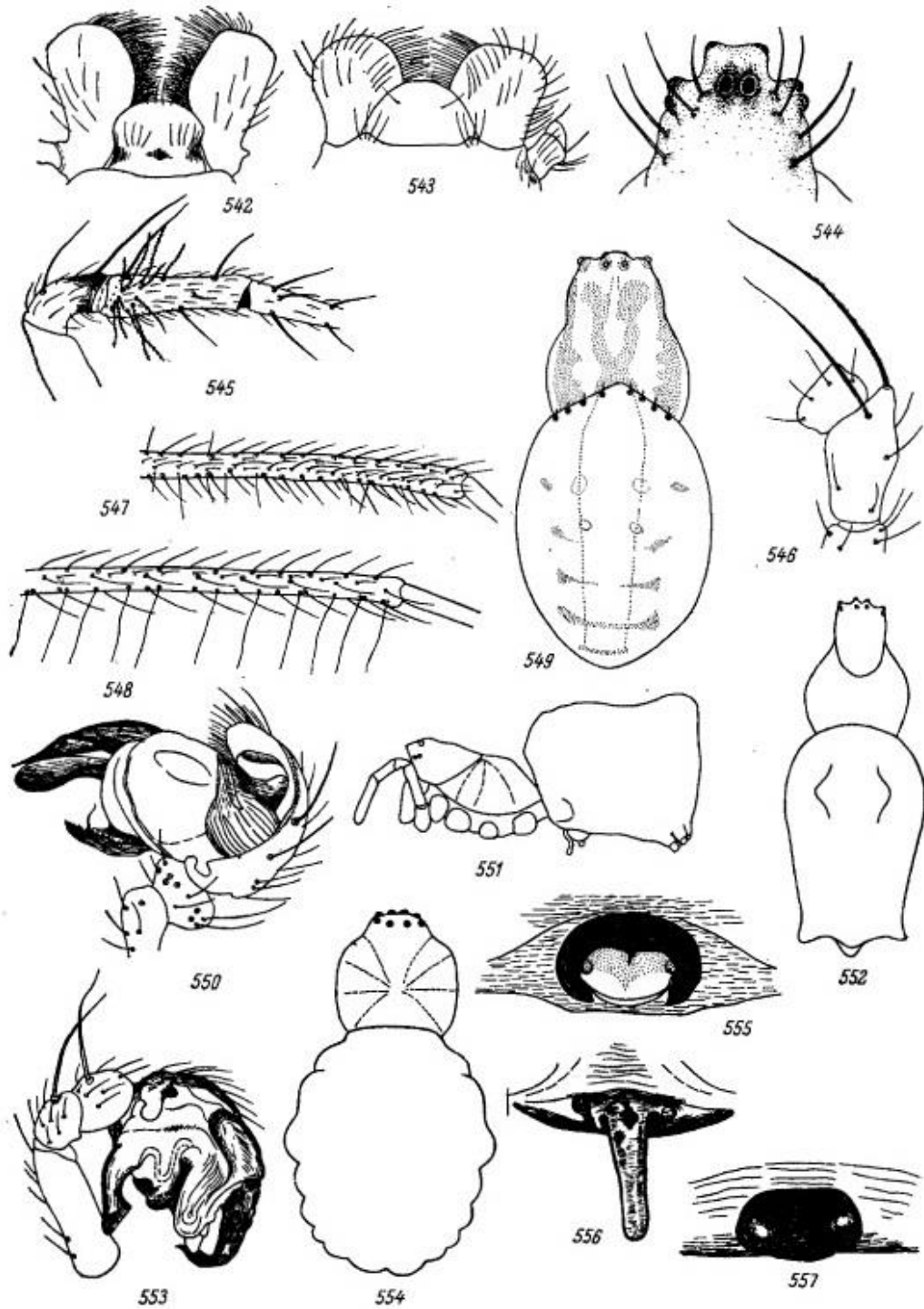


Рис. 261. Особливості морфології павуків родин Araneidae та Tetragnathidae згідно робіт Віле та Тищенка В. П. 542, 543. Максيلي та нижня губа: 542 – *Meta* (= *Metellina*). 543 – *Araneus*. 544 – *Cyclosa*, голова зверху. 545 – *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802), гомілка III. 546 – *Hypsosinga*, ♂, коліно та гомілка пальпи. 547, 548. Передлапка I самців: 547 - *Meta segmentata*



(Clerck, 1757) (= *Metellina segmentata* (Clerck, 1757)). 548 - *Meta mengei* (Blackwall, 1869) (= *Metellina mengei* (Blackwall, 1869)). 549 – *Cercidia prominens* (Westring, 1851), головогруді та черевце, вигляд зверху. 550 - *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772), ♂, кінчик пальпи. 551, 552. Головогруді і черевце: 551 – *Cyclosa conica* Pallas, 1772, вигляд зверху; 552 – *Cyclosa oculata* (Walckenaer, 1802), вигляд зверху. 553 – *Zygiella stroemi* (Thorell, 1870) (= *Leviellus stroemi* (Thorell, 1870)), пальпа. 554 – *Argiope lobata* (Pallas, 1772), ♀, головогруді і черевце зверху. 555 – 557. Епігіна: 555 – *Zygiella atrica* (C. L. Koch, 1845); 556 – *Zygiella stroemi* (Thorell, 1870) (= *Leviellus stroemi* (Thorell, 1870)); 557 – *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757).

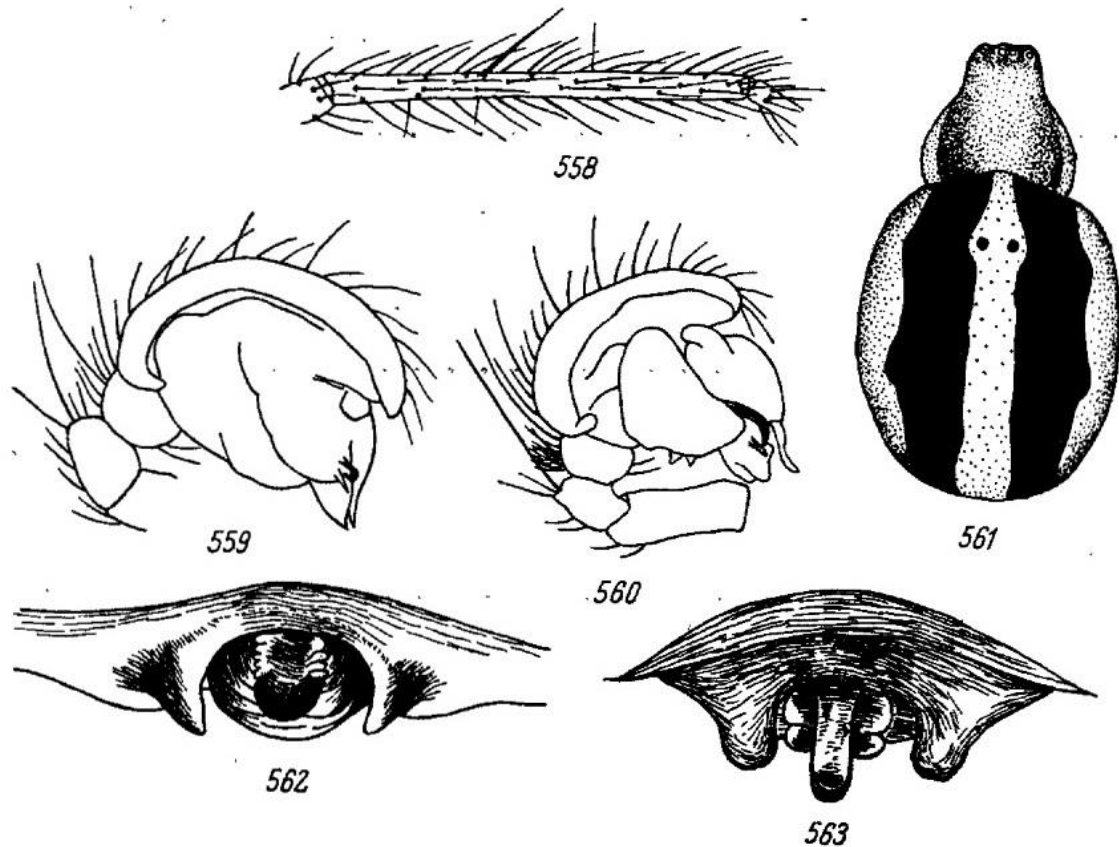


Рис. 262. Особливості морфології павуків родин Araneidae та Tetragnathidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 558 – *Hysosinga heri* (Hahn, 1831), ♂, передлапка I. 559, 560. Пальпа самців: 559 – *Singa hamata* (Clerck, 1757); 560 – *Singa nitidula* C. L. Koch, 1844. 561 – *Hysosinga pygmaea* (Sundevall, 1831), ♀, головогруді і черевце, вигляд зверху. 562, 563. Епігіна: 562 – *Singa hamata* (Clerck, 1757); 563 – *Singa nitidula* C. L. Koch, 1844.

У більшості видів родини зимують яйця або німфи в коконі. Але в павуків роду *Cyclosa* зимуюча стадія – субімаго, а в павуків роду *Mangora* – нестатевозрілі павучки III та IV віку. Молоді павучки, що вилупились на початках тримаються групами поблизу кокона, але потім розповзаються і починають будувати власні мисливські тенета.

Павуки-колопряди зустрічаються в найрізноманітніших умовах. Одні павуки цієї родини розкидують мережу над водою на прибережних рослинах, інші – зустрічаються на торфовищах та болотах або живуть на деревах в лісах та садах. Серед видів роду *Meta* є мешканці печер – троглобіонти. Вид *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757) постійно зустрічається на стінах будинків і належить до факультативних синантропів.

До родини Araneidae раніше відносили ще дві групи павуків, що теж майструють колесовидні тенета. Потім їх виділили в окремі родини – Tetragnathidae та Arkyidae.

Деякі види Araneidae не плетуть мисливських тенет, а полюють дуже своєрідним чином. Зокрема, павуків родів *Mastophora* з Америки, *Cladomelea* з Африки та *Ordgarius* з Австралії

виготовляють липкі кульки, що містять феромони і підвішуються на шовковій нитці. Ці феромони приваблюють самців метеликів лише кількох видів. Вони прилітають до липкої кульки, де і стають жертвами павуків.

Araneidae плетуть свої павутини по певній схемі, конструкції павутин видоспецифічні, але на структуру павутини впливають такі фактори середовища як вітер, температура, вологість. І один і той же павук плете павутину дещо різної конструкції в різних умовах середовища. Тропічні колючі павуки з родини Araneidae з родів *Gasteracantha* та *Micrathena* зовні виглядають як насіння рослин або колючки рослин на яких вони живуть і плетуть мережу.

Є різні оцінки часу виникнення павуків родини Araneidae, але різке збільшення різноманітності Araneidae спостерігається в Крейдовий період, коли виникають і поширюються квіткові рослини і в зв'язку з цим різко зростає різноманітність літаючих комах, що еволюціонували під впливом еволюції квіткових рослин. Найдавнішим відомим викопним павуком родини павуків-колопрядів є вид *Mesozysiella dunlopi* Penney et Ortuño, 2006 з Крейдового періоду. Але судячи по всьому вони виникли набагато раніше, коли розділилися три гілки еволюції павуків: Araneidae, Tetragnathidae та Uloboridae. Можливо, Araneidae як окрема родина павуків виникла в Юрському періоді.

Деякі види роду *Meteriera* є напівсоціальними і живуть колоніями зі спільними мисливськими тенетами.

Поширені павуки-колопряди по всьому світу, крім Антарктиди, Гренландії та деяких островів Арктики. У світовій фауні відомо 3108 видів та 186 родів:

Acacesia	Bertrana	Eriovixia	Lariniophora
Acantharachne	Bijoaraneus	Eustacesia	Leviana
Acanthepeira	Caerostris	Eustala	Leviellus
Acroaspis	Carepalxis	Exechocentrus	Lewispeira
Acrosomoides	Celaenia	Faradja	Lipocrea
Actinacantha	Cercidia	Friula	Macracantha
Actinosoma	Chorizopes	Galaporella	Madacantha
Aculepeira	Chorizopesoides	Gasteracantha	Mahembea
Acusilas	Cladomelea	Gastroxya	Mangora
Aethriscus	Clitaetra	Gea	Mangrovia
Aethrodiscus	Cnodalia	Gibbaranea	Manogea
Aetrocantha	Coelossia	Glyptogona	Mastophora
Afracantha	Colaranea	Gnolus	Mecynogea
Agalenatea	Collina	Guizygiella	Megaraneus
Alenatea	Colphepeira	Herennia	Melychiopharis
Allocyclosa	Courtaraneus	Heterognatha	Metazygia
Alpaida	Cryptaranea	Heurodes	Metepeira
Amazonpeira	Cyclosa	Hingstepeira	Micrathena
Anepsion	Cyphalonotus	Hortophora	Micrepeira
Aoaraneus	Cyrtarachne	Hypognatha	Micropoltys
Arachnura	Cyrtobill	Hypsacantha	Milonia
Araneus	Cyrtophora	Hypsosinga	Molinaranea
Araniella	Deione	Ideocaira	Nemoscolus
Aranoethra	Deliochus	Indoetra	Nemosinga
Argiope	Dolophones	Isoxya	Nemospiza
Artifex	Dubiepeira	Kaira	Neogea
Artonis	Edricus	Kapogea	Neoscona
Aspidolasius	Enacrosoma	Kilima	Nephila
Augusta	Encyosaccus	Larina	Nephilengys
Austracantha	Epeiroides	Lariniaria	Nephilingis
Backobourkia	Eriophora	Larinioides	Nicolepeira

Novakiella	Pitharatus	Salsa	Togacantha
Novaranaea	Plebs	Scoloderus	Trichonephila
Nuctenea	Poecilarcys	Sedasta	Umbonata
Oarces	Poecilopachys	Singa	Ursa
Ocrepeira	Poltya	Singafrotypa	Verrucosa
Ordgarius	Popperaneus	Siwa	Wagneriana
Paralarinia	Porcataraneus	Socca	Witica
Paraplectana	Pozonia	Spilasma	Wixia
Paraplectanoides	Prasonica	Spinepeira	Xylethrus
Pararaneus	Prasonicella	Spintharidius	Yaginumia
Paraverrucosa	Pronoides	Taczanowskia	Zealaranea
Parawixia	Pronous	Talhybia	Zilla
Parmatergus	Pseudartonis	Tatepeira	Zygiella
Pasilobus	Pseudopsyllo	Telaprocera	Venomius
Perilla	Psyllo	Testudinaria	
Pherenice	Pycnacantha	Thelacantha	
Phonognatha	Rubrepeira	Thorellina	

**Родина Довгощелепні або Тетрагнатіди (Tetragnathidae)** – родина аранеоморфних павуків. Ця родина була перше описана арахнологом Антоном Менге в 1866 році. Ці павуки мають видовжені тіла, ноги та хеліцери та будують невеликі колоподібні мисливські тенета з відкритою втулкою з кількома широкими радіусами та спіралями без сигнальної лінії, часто з порожнечою в центрі. Виключенням є гавайський рід *Doryonychus*, що не майструє мисливських тенет, а ловить здобич за допомогою довгих кігтиків. Деякі види часто зустрічаються в густій рослинності поблизу води. Самці мають великі хеліцери із чисельними виростами.

У цих павуків тіло видовжене, іноді майже паличковидне (підродина *Tetragnathinae*), або вкорочене, з округлим черевцем (підродина *Pachygnathinae*). Очі однакові по величині, розташовані в два майже паралельних ряди. Хеліцери, особливо в самців, великі, іноді сильно витягнуті паралельно поздовжньої осі тіла. Базальний членик хеліцер переважно з чисельними зубцями або зубовидними відростками. Озброєння хеліцер самця має значення як вторинна статевознака і використовується для утримування хеліцер самки під час копуляції. Кігтик хеліцер довгий, сильно зігнутий. Максили теж довгі, майже рівні по довжині стернальному щиту (як у павука виду *Tetragnata extensa* (Linnaeus, 1758)) або як мінімум рівні половині його довжини (у видів роду *Pachygnatha*). Ноги тонкі і довгі, озброєні чисельними шипами, в стані спокою витягнуті вздовж тіла (в павуків підродини *Tetragnathinae*) або нормальної довжини, без шипів, в стані спокою тісно притиснуті до тіла (в павуків підродини *Pachygnathinae*). Стегна всіх ніг біля основи з 1 або кількома чутливими волосками.

Копулятивний апарат самців з виступаючим бульбусом, а в павуків роду *Pachygnatha* також з довгим парацимбіумом. Гомілки та інші членики пальпи самців без відростків. Епігіна в статевозрілих самок відсутня, тільки у видів роду *Pachygnatha* статевий отвір прикритий хітиною площиною, що утворює щось схоже на епігіну. На відміну від багатьох інших павуків у самок роду *Tetragnatha* три, а не два сім'яприймача.

У більшості випадків павуки родини *Tetragnathidae* майструють округлі мисливські тенета, що позбавлені центральної сіточки, але оснащені добре вираженою вільною зоною (мереживо типу *Meta*). Під час виготовлення мережива спочатку виготовляється центральне плетиво, але потім павук відкусує його нитки, згортає їх та викидає. Число радіусів різне у представників різних видів; найбільше число радіусів (10 – 13) характерно для мисливських тенет павуків родів *Arundognatha* та *Eucta*. Мисливські тенета павуків роду *Tetragnatha* переважно зустрічаються на траві біля водойм. Іноді павуки розгортають свої тенета над водою

на прибережних рослинах. Статевозрілі самці і самки роду *Rachygnatha* взагалі не виготовляють мисливських тенет і живуть на ґрунті, в траві або на стовбурах дерев.



Рис. 263. *Metellina mengei* (Blackwall, 1870) з родини Tetragnathidae.

Копуляція переважно відбувається в червні-липні і не супроводжується «шлюбними танцями». У павука *Arundognatha striata* L. Koch, 1862 два періоди копуляції протягом року – на початку червня та в серпні. Під час заповнення бульбуса спермою самці використовують спрощену сперматичну сіточку, занурюючи одночасно обидві пальпи в краплю сперми на сіточці. Тривалість копуляції від 10 – 12 до 30 – 40 хвилин (неймовірно!).

Самки виготовляють напівкруглий кокон, що містить 60 – 150 яєць. Кокон прикріплюється на стеблах трав'янистих рослин, ретельно маскується і, переважно, не охороняється самкою. Молоді павучки розселяються повітрям на павутинках. Розселення павуків спостерігається восени (в павуків роду *Tetragnatha*), рідше весною (в павуків роду *Rachygnatha*).

Поширені по всьому світу, крім Антарктиди, Нової Зеландії, Гренландії, деяких районів Аравії та північної частини Північної Америки. Високі види відомі починаючи з Крейдового періоду, чисельні в еоценовому балтійському бурштині. На сьогодні у світовій фауні відомо 989 видів та 50 родів цієї родини:

Allende – 4 види, Чилі, Аргентина  
Antillognatha – 1 вид, острів Гаїті  
Atelidea – 2 види, Цейлон  
Azilia – 11 видів, майже вся Америка  
Chrysometa – 146 видів, майже вся Америка

Cyrtognatha – 21 вид, майже вся Америка  
Dianleucauge – 1 вид, Китай  
Diphya – 18 видів, Азія, Південна Америка, Африка  
Dolichognatha – 32 види, майже весь світ



*Doryonychus* – 1 вид, Гаваї  
*Dyschiriognatha* – 4 види, Індонезія, Бразилія, Самоа  
*Glenognatha* – 36 видів, майже весь світ  
*Guizuyiella* – 6 видів, Азія  
*Harlanethis* – 2 види, Квінсленд (Австралія)  
*Hispanognatha* – 1 вид, острів Гаїті  
*Homalometa* – 3 види, майже вся Америка  
*Iamarra* – 1 вид, Квінсленд (Австралія)  
*Leucauge* – 167 видів, майже весь світ  
*Mesida* – 13 видів, Океанія, Африка, Азія  
*Meta* – 26 видів, Азія, Північна Америка, Африка, Океанія, Європа  
*Metabus* – 4 види, Центральна і Південна Америка, Кариби  
*Metellina* – 15 видів, Африка, Азія, Канада  
*Metleucauge* – 8 видів, ЗСА, Азія  
*Mitoscelis* – 1 вид, Індонезія  
*Mollemeta* – 1 вид, Чилі  
*Nanningia* – 1 вид, Китай  
*Nanometa* – 15 видів, Австралія  
*Neoprolochus* – 1 вид, Індонезія  
*Okileucauge* – 9 видів, Китай, Японія  
*Orsinome* – 13 видів, Азія, Океанія, Мадагаскар  
*Rachygnatha* – 42 види, Африка, Азія, Європа, Північна Америка, Кариби  
*Parameta* – 1 вид, Ефіопія, Сомалі, С'єра-Леоне

*Parazilia* – 1 вид, Конго  
*Pholcipes* – 1 вид, Коморські острови  
*Pickardinella* – 1 вид, Мексика  
*Pinkfloydia* – 2 види, Австралія  
*Sancus* – 2 види, Кенія, Танзанія  
*Schenkeliella* – 1 вид, Цейлон  
*Taraire* – 2 види, Нова Зеландія  
*Tawhai* – 1 вид, Нова Зеландія  
*Tetragnatha* – 320 видів, майже весь світ  
*Timonoe* – 1 вид, Бірма  
*Tylorida* – 8 видів, Азія, Африка, Океанія  
*Wolongia* – 11 видів, Китай  
*Zhinu* – 2 види, Тайвань, Корея, Японія  
*Zygiometella* – 1 вид, Ізраїль  
 † *Anameta* – Палеоген, балтійський бурштин  
 † *Balticgnatha* – Палеоген, балтійський бурштин  
 † *Corneometa* – Палеоген, балтійський бурштин  
 † *Eometa* – Палеоген, балтійський бурштин  
 † *Huergnina* – Крейдяний період  
 † *Macryphantes* – Крейдяний період  
 † *Palaeometa* – Палеоген  
 † *Palaeopachygnatha* – Палеоген  
 † *Priscometa* – Палеоген, балтійський бурштин  
 † *Samlandicmeta* – Палеоген, балтійський бурштин

**Родина Трикутні павуки або Аркіїди (*Arkyidae*)** – родина аранеоморфних павуків. Ця група павуків вперше описана арахнологом Людвігом Карлом Крістіаном Кохом у 1872 році як підродина родини *Araneidae*, але пізніше ця підродина піднесена до окремої родини у 2017 році. Поширені в Австралії, Новій Гвінеї, Індонезії та Океанії. У світовій фауні відомо 2 роди - *Arkys* та *Demadiana* та 43 види павуків цієї родини.

**Родина Променеві павуки або Теридіостоматіди (*Theridiosomatidae*)** – родина аранеоморфних павуків, що вперше описаних арахнологом Еженом Сімоном у 1881 році. Павуки виготовляють характерну і своєрідну конусоподібну павутину.

Ці павуки мають гетерогенні очі: передні медальні темні («денні»), інші світлі («нічні»). Задні медальні очі крупніші латеральних. Латеральні очі обох рядів тісно зближені, майже торкаються. Ширина наличника перевищує відстань між передніми і задніми медальними очима. Хеліцери довгі, прямовисні і паралельні. Краї жолоба хеліцер в дрібних зубчиках. Довжина нижньої губи менша її ширини.

Ноги відносно товсті і короткі. Передня пара ніг переважно довша задньої пари. Членики ніг циліндричні, без справжніх шипів, але з довгими щетинками. Передлапки довші гомілок, на кінці з добре розвиненим ліровидним органом. Лапки тонкі; лапка IV з окремими, слабо зігнутими прядильними щетинками. На кінці членика ці щетинки розташовані так само, як у павуків родини *Araneidae*. Основні кігтики лапок слабо зігнуті і приблизно в середині оснащені 3 дрібними зубчиками. Додатковий кігтик дуже сильно зігнутий і на кінці витягнутий у довге тонке вістря.

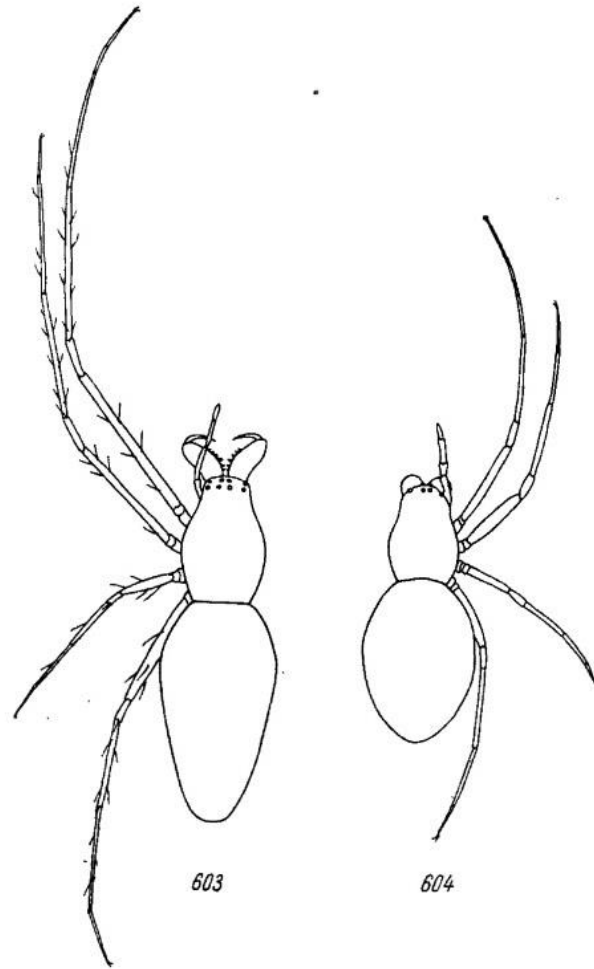


Рис. 264. Форма тіла павуків родини Tetragnathidae. 603 – Tetragnatha. 604 – Pachygnatha.

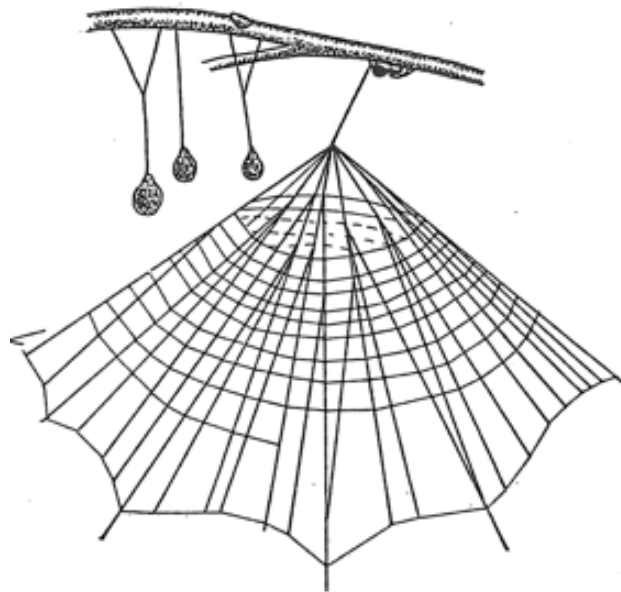


Рис. 265. Характерна конусовидна павутина павуків родини Theridiosomatidae.

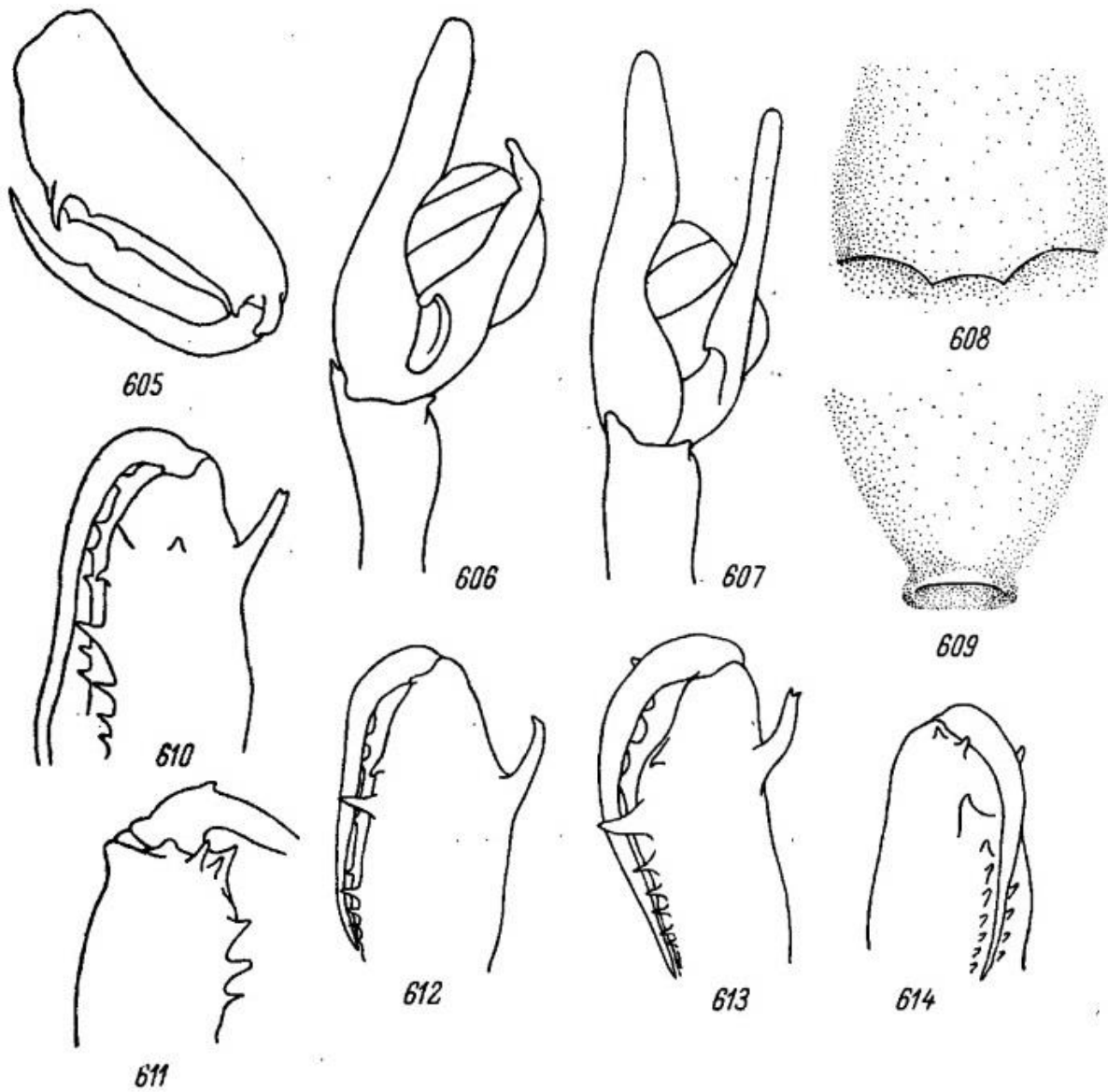


Рис. 266. Особливості морфології павуків родини Tetragnathidae згідно робіт Локета, Мілліджа, Тищенка В. П. 605 – *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823, ♂, ліва хеліцера, вид із зовнішньої сторони. 606, 607. Кінчик пальпи самців: 606 – *Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830; 607 – *Pachygnatha degeri* Sundevall, 1830. 608, 609. Статева щілина самок: 608 - *Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830; 609 - *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823; 610 - *Tetragnatha montana* Simon, 1874, ♂, права хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони; 611 – *Tetragnatha nigrita* Lendl, 1886, ♀, ліва хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони. 612, 613. Права хеліцера самця, вигляд із зовнішньої сторони: 612 - *Tetragnatha pinicola* L. Koch, 1870; 613 – *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758); 614 - *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758), ♀, права хеліцера, вигляд із внутрішньої сторони.

У павуків родини Theridiosomatidae черевце без скутума, переважно округле і високе. Крізь покриву черевця просвічуються перламутрові пігментні плями, що утворюють неправильний малюнок. У самок епігіна дуже велика, виступаюча. Павутинні бородавки розташовані в три ряди, але середній ряд сильно наближений до бородавок переднього ряду. Є добре розвинений колюлюс.

Живуть ці павуки на водних і прибережних рослинах. Виготовляють вертикальні мисливські тенета, центр яких на висоті 10 – 25 см над поверхнею води. Мереживо схоже на

колесовидні мережива павуків роду *Aganeps*, але центральна сіточка відсутня. Сигнальна нитка підходить майже перпендикулярно до центру мережива і утримується павуком, що сидить там.



Рис. 267. *Arkys cornutus* L. Koch, 1872 з родини Arkyidae.

Павук, тримаючись за сигнальну нитку, підтягує всі тенета на себе так, що надає тенетам форму зігнутої воронки. Під час потрапляння здобичі павук відкидає тенета назад, що падають на жертву і щільно утримують її.

Зимують статевозрілі павуки. Період розмноження триває з квітня до кінця травня. Копулятивна поведінка така сама як в павуків роду *Aganeps*. Яйцевий кокон білий, округлий або грушовидний, підвішується на довгій павутинній нитці до гілок дерев, як в павуків з роду *Ego*. Одна самка виготовляє кілька коконів, в кожному з них 20 – 35 яєць. Молоді павучки виходять з кокона через 14 – 20 днів.

Поширені в деяких районах північної та Південної Америки, в Євразії – від Європи до Індії, в деяких районах Індонезії, в Японії та на північному сході Китаю, деяких районах Африки та Австралії. Високі види відомі починаючи з Крейдяного періоду.

В усьому світі відомо 132 види та 20 родів:

*Andasta* – 4 види, Сейшели, Малайзія, Цейлон

*Baalzebub* – 7 видів, Центральна Америка, Бразилія, Австралія, Китай

*Chthonopes* – 3 види, Лаос

*Chthonos* – 5 видів, Еквадор, Перу, Бразилія

*Coddingtonia* – 6 видів, Малайзія, Лаос

*Suacuba* – 2 види, Бразилія

*Epeirotypus* – 3 види, Мексика, Коста-Ріка

*Epilineutes* – 1 вид, Мексика, Бразилія

*Karstia* – 5 видів, Китай

*Menglunia* – 1 вид, Китай

*Naatlo* – 7 видів, Центральна та Північна Америка



Ogulnius – 18 видів, Південна Америка, Панама, Кариби, Азія  
 Parogulnius – 1 вид, ЗСА  
 Plato – 9 видів, Південна Америка, Тринідад  
 Sennin – 1 вид, Японія  
 Sinoalaria – 4 види, Китай  
 Tagalogonia – 2 види, Філіпіни  
 Theridiosoma – 33 види, Південна Америка, Африка, Океанія, Північна Америка, Азія, Кариби  
 Wendilgarda – 13 видів, Азія, Сен Томе та Принсіпі, Центральна Америка, Бразилія, Кариби, Мексика  
 Zoma – 3 види, Сейшели, Китай  
 † Eoereirotypus – Еоцен, балтійський бурштин  
 † Eotheridiosoma – Еоцен, балтійський бурштин  
 † Palaeoereirotypus – Міоцен, Домініканський бурштин  
 † Umerosoma – Еоцен, балтійський бурштин  
 † *Baalzebub mesozoicum* Penney, 2014 – Туронський ярус Крейдяного періоду, вандейський бурштин



Рис. 268. *Theridiosoma gemmosum* (L. Koch, 1877) з родини Theridiosomatidae.

**Родина Печерні павутинники або Ешафотні павутинники або Нестициди (Nesticidae)** – родина аранеоморфних павуків. Мають гребінь із зубчатою щетиною на лапках для витягування павутинної нитки з павутинних бородавок.

У павуків цієї родини головогруди світлі, переважно із затемненим краєм. Очей 8, розташовані вони в два поперечних ряди. Латеральні очі обох рядів тісно зближені. Наличник широкий, перевищує відстань між передніми і задніми медіальними очима. Краї жолобу хеліцер з великими зубцями. Пальпа самок з довгим останнім члеником (рівним по довжині колінцю та гомілці пальпи разом взятими). На вершині останнього членика пальпи розміщений

великий зігнутий кігтик. Пальпа самця перетворена в складний копулятивний апарат. Цимбіум овальний, біля основи з великим парацимбіумом. Бульбус з виступаючими відростками. Стегно, колінце, гомілка пальпи без відростків.



Рис. 269. *Nesticus cellulanus* (Clerck, 1757) з родини Nesticidae.

Ноги довгі, тонкі, без шипів. У павука *Nesticus cellulanus* (Clerck, 1757) стегна і гомілки всіх ніг з чорними кільцями. Лапки задньої пари ніг на вершині з невеликими зігнутими щетинками, зовні схожими на такі ж щетинки представників родини Theridiidae. Всі лапки з 3 кігтиками. Черевце високе, іноді кульовидне, ззаду загострене. Епігіна слабо склеротизована. Є 6 добре розвинених павутинних бородавок, що розташовані в три ряди.

До родини Nesticidae належать гігрофільні види павуків, що зустрічаються у вологих печерах, штольнях та тріщинах скель. Павуки майструють мисливські тенета, що нагадують мисливські тенета деяких представників родини Theridiidae. Так, мережа павука *Nesticus cellulanus* (Clerck, 1757) має горизонтальні тенета і вертикальні клейкі нитки, що служать полювання на повзаючих комах. Спійману здобич павук заплітає павутинними нитками і вражає здобич кількома укусами хеліцер.

Перед копуляцією самець заповнює бульбус спермою за допомогою невеликої трикутної сперматичної сіточки. Наближаючись до самки, самець з високою частотою смикає передніми ногами. Самка відповідає на такий «танець» повільним гойданням тіла та ніг.

Кокон павуків родини Nesticidae округлий, містить до 100 коричневих яєць. Самка прикріплює кокон до павутинних бородавок і постійно носить його з собою. Молоді павучки після вилуплення деякий час живуть зовні на порожній оболонці кокона.

Викопні види Nesticidae відомі з еоцену. Павуки родини Nesticidae поширені по всій планеті Земля крім Антарктиди та крайньої півночі. На сьогодні відомо 288 видів та 16 родів цієї родини:

Aituaria – 2 види, Україна, Сакартвело, Північна Євразія.

Canarionesticus – 1 вид, Канарські острови.

Carpathonesticus – 21 вид, Євразія

Cyclocarcina – 2 види, Японія

Daginesticus – 1 вид, Сакартвело, Північна Євразія

Domitius – 7 видів, Іспанія, Португалія, Італія

Eidmannella – 8 видів, Північна Америка, Іспанія, Японія

Новаіа – 1 вид, Азія, Європа, Океанія, острів Святої Єлени.  
 Круptonesticus – 9 видів, Європа, Нова Зеландія  
 Nesticella – 72 види, Азія, Африка, Океанія, Бразилія  
 Nesticus – 125 видів, Азія, Африка, Куба, Північна Америка, Південна Америка, Європа  
 Pseudonesticus – 6 видів, Китай  
 Sacarum – 1 вид, Північна Євразія

Speleoticus – 5 видів, Китай, Японія  
 Typhlonesticus – 5 видів, Європа  
 Wraios – 1 вид, Китай  
 † Balticonesticus – Еоцен, балтійський бурштин  
 † Eoropino – Еоцен, балтійський бурштин  
 † Heteronesticus – Еоцен, балтійський бурштин  
 † Hispanonesticus – Неоген, Домініканський бурштин

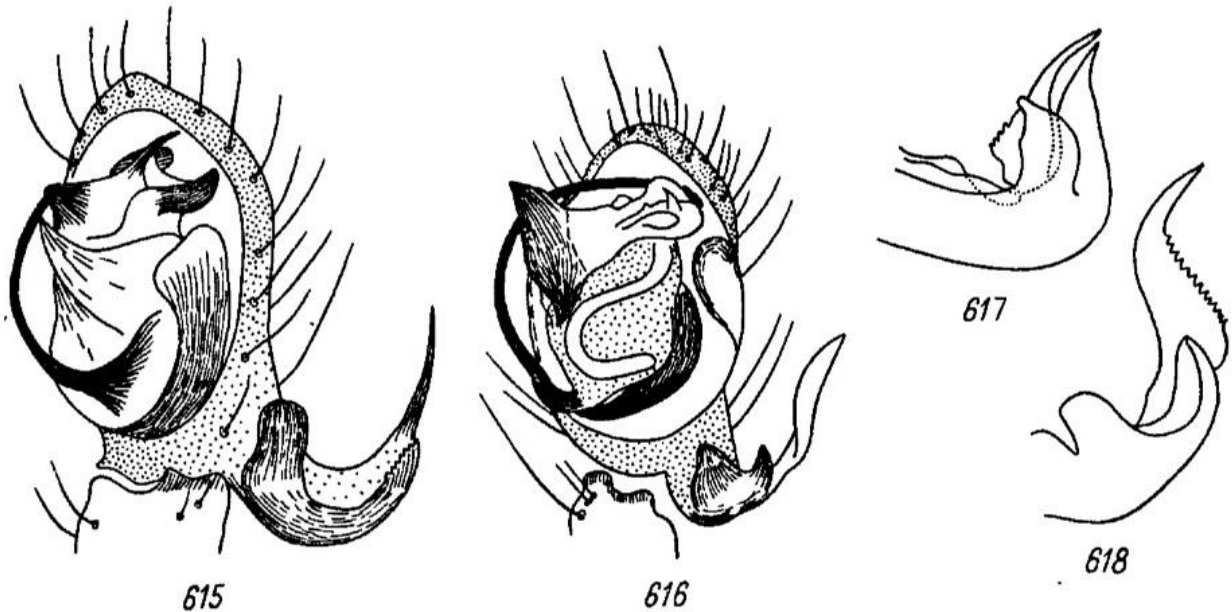


Рис. 270. Особливості будови павуків родини Nesticidae згідно робіт Харітонова, Реймозера, Пічке, Тищенка В. П. 615 – 616. Кінчик пальпи самців: 615 – *Nesticus fodinarum* Kulczyński, 1894 (= *Carpathonesticus fodinarum* (Kulczyński, 1894)); 616 – *Nesticus borutzkyi* Reimoser, 1930 (= *Carpathonesticus borutzkyi* (Reimoser, 1930)). 617, 618. Парацімбіум: 617 – *Nesticus birsteini* Charitonov, 1947 (= *Carpathonesticus birsteini* (Charitonov, 1947)); 618 – *Nesticus caucasicus* (Charitonov, 1947) (= *Carpathonesticus caucasicus* (Charitonov, 1947)).

**Родина Листові ткачі або Грошові павуки або Лініфіїди (Linyphiidae)** – величезна родина аранеоморфних павуків. Друга по чисельності видів після павуків-стрибунів. Досліджена погано, тому не виключено, що видів цих павуків набагато більше, аніж відомо. Назва Листові павуки виникла завдяки формі їх павутини. А назва Грошові павуки виникла в результаті марновірства. В Ірландії вважають, що якщо людина побачить цього павука, то це принесе йому багатство або прибуток.

Павуки цієї родини мають 8 очей, що розміщені в два ряди. Задній ряд очей більш або менш зігнутий. Передні і задні латеральні очі тісно зближені, часто торкаються. У печерних видів очі частково або повністю редуковані (наприклад, у павука *Porrhomma rosenhaueri* (L. Koch, 1872)). Наличник переважно за розмірами перевищує відстань між переднім і задніми медіальними очима. Хеліцери на передньому і задньому краях жолоба з 2 – 6 зубцями. Зовнішні зубці більші. Внутрішні краї максил з рідкими м'якими волосками. Ширина нижньої губи переважно перевищує її довжину. Останній членик пальпи самок з 1 маленьким кігтикком. У самців останній членик пальпи перетворений в складний копулятивний апарат з добре

розвиненим парацимбіумом і великим бульбусом, що оснащений чисельними придатками та виростами.



Рис. 271. *Linyphia triangularis* (Clerck, 1758) з родини Linyphiidae.

Гомілка пальпи самців переважно без відростків, на інших члениках пальпи відростки завжди відсутні. Головогруди без явної борони, що відокремлює голову від грудей. У самців деяких видів явно припіднята чи навіть сильно виступаюча.

Членики ніг (особливо передлапки) тонкі і довгі. Стегна, коліна, гомілки, а іноді і перелапки всіх ніг часто зі щетинками, лише на передніх ногах ці щетинки можуть бути відсутні. Гомілка IV з двома дорзальними щетинками, якщо з однією, то короткі щетинки є також на перелапках I та II. Передлапки I – III завжди оснащені сенсорними волосками. На передлапці IV сенсорний волосок є або відсутній.

Черевце поздовжньо-овальне. Висота його ніколи не перевищує довжини. Верхня сторона черевця сіра, сірувата, жовта або біла, часто з темним малюнком. Низ черевця переважно більш темний. Епігіна переважно проста, оснащена T-подібною або трикутною криючою пластинкою. У павуків роду *Vathyphantes* епігіна з добре вираженим скапусом.

Павуки цієї родини виготовляють покривні мисливські тенета. Тенета майструються безпосередньо безпосередньо на ґрунті в траві або на гілках дерев чи кущів. Головну частину покривної мережі складає горизонтальна покрива, що знизу та зверху підтримується вертикальними павутинними нитками. Павук сидить з нижньої сторони покриви черевною стороною догори. Деякі види (наприклад, *Linyphia montana* (Clerck, 1757) (= *Neriere montana*



Clerck, 1757, види роду *Labulla*) постійно перебувають в спеціальному сховищі і полишають його тільки під час полювання на здобич, що потрапила до тенет.

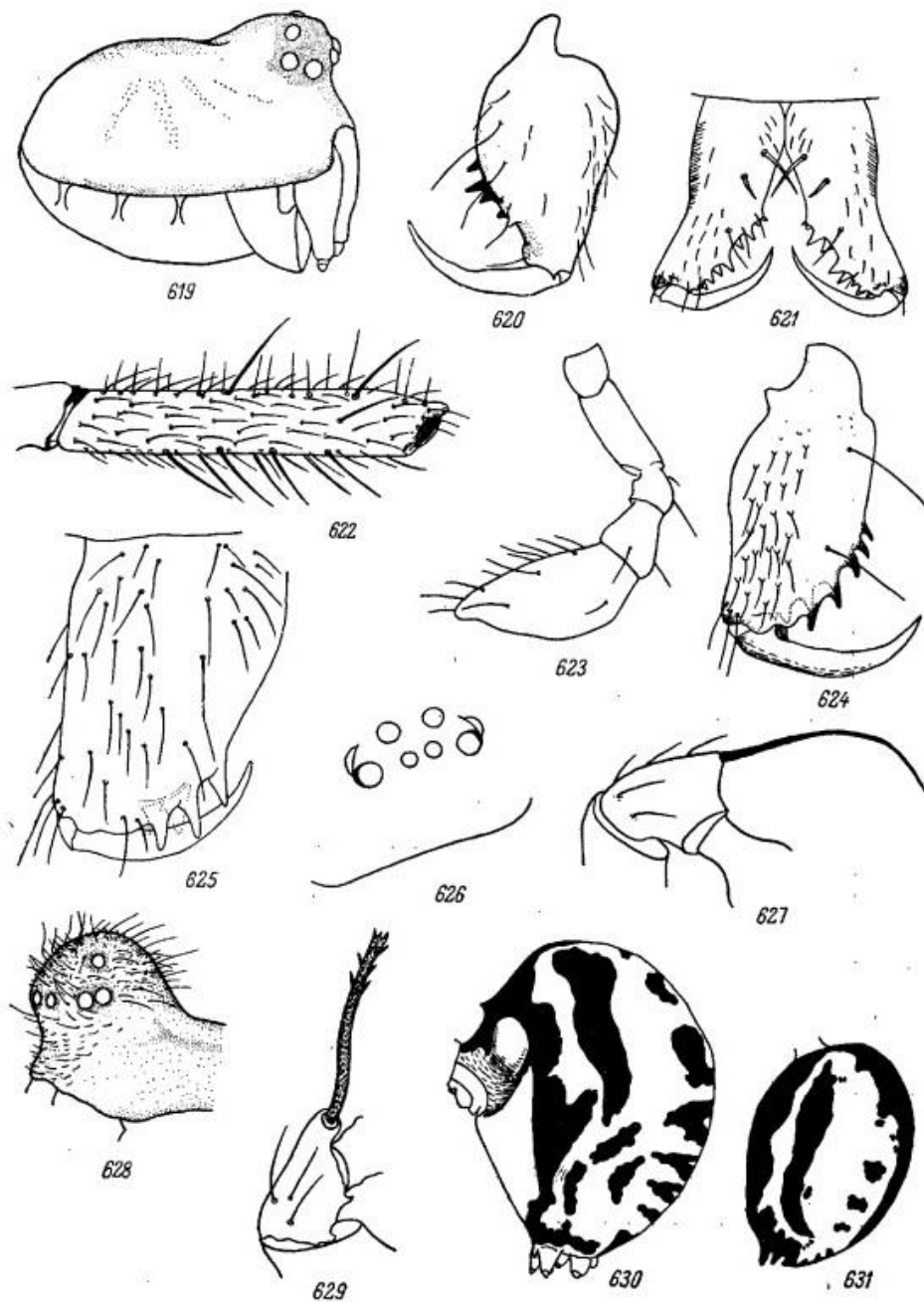


Рис. 272. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 619. *Agyneta conigera* (O. P. - Cambridge, 1863), головогруди, вигляд збоку. 620. *Macrargus rufus* (Wider, 1834), ♂, ліва хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони. 621. *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833), ♂, хеліцери. 622. *Centromerita bicolor*, ♀, гомілка I. 623. *Agyneta subtilis* (O.P.-Cambridge, 1863), ♀, пальпа. 624, 625. Права хеліцера, вигляд із зовнішньої сторони: 624 – *Donacochara speciosa* (Thorell, 1875); 625 – *Stemonyphanes lineatus* (Linnaeus, 1758). 626. *Microneta viaria* (Blackwall, 1841), ♂, розташування очей. 627. *Leptyphantès angulipalpis* (Westring, 1851) (= *Anguliphantes angulipalpis* (Westring, 1851)), ♂, колінце пальпи. 628. *Floronia bucculenta* (Clerck, 1758), ♂, передня частина головогрудей, вигляд збоку. 629. *Bolyphantès luteolus* (Blackwall, 1833), ♂, колінце пальпи. 630, 631. Черевце самки, вигляд збоку: 630 – *Labulla thoracica* (Wider, 1834); 631 – *Leptyphantès mughī* (Fickert, 1875) (= *Mughiphantes mughī* (Fickert, 1875)).

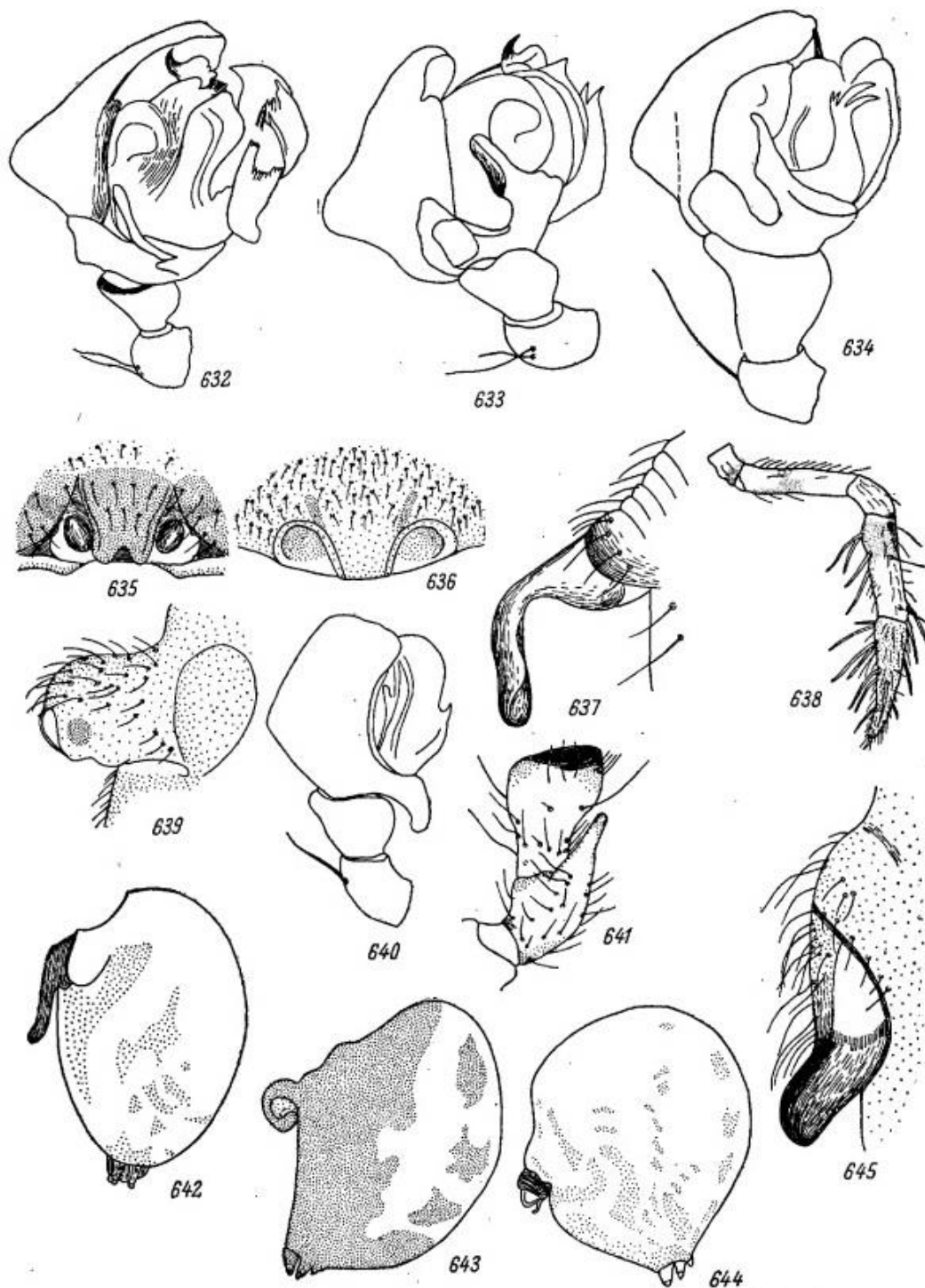


Рис. 273. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 632 – 634. Кінчик пальпи самців: 632 – *Agyneta cauta* (O. P. - Cambridge, 1902); 633 – *Agyneta subtilis* (O. Pickard-Cambridge, 1863); 634 – *Meioneta fuscipalpis* (C. L. Koch, 1836). 635 – 635. Епігіна: 635 – *Agyneta cauta* (O. P. - Cambridge, 1902); 636 – *Agyneta subtilis* (O. Pickard-Cambridge, 1863); 637 – *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833). 638. *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833), ♂, пальпа. 639. *Meioneta rurestris* (C. L. Koch, 1836), ♀, епігіна. 640. *Meioneta gulosa* (L. Koch, 1869), ♂, кінчик пальпи. 641. *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. Koch, 1836), ♂, колінце та гомілка пальпи. 642 – 644. Черевце самок, вигляд збоку: 642 – *Helophora insignis* (Blackwall, 1841); 643 – *Tapinopa longidens* (Wider, 1834); 644 – *Floronia bucculenta* (Clerck, 1757). 645. *Pityohyphantes phrygianus* (C. L. Koch, 1836), ♀, епігіна, вигляд збоку.

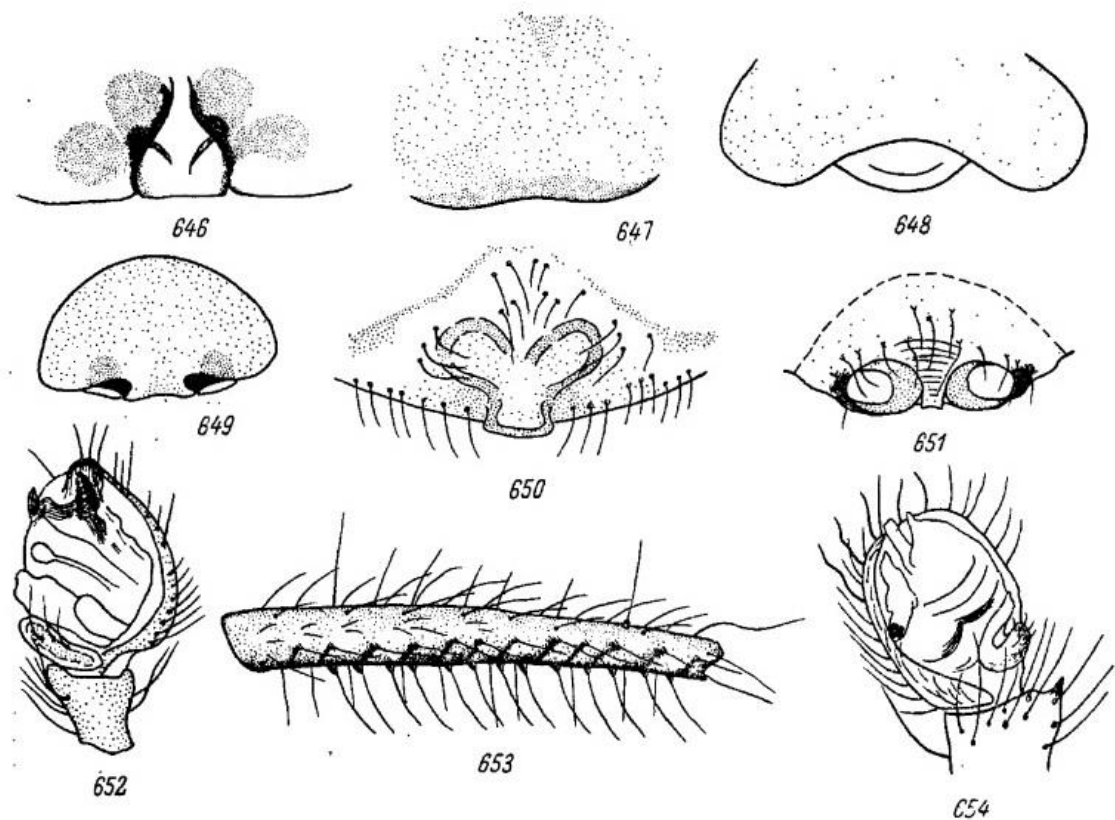


Рис. 273. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 646 – 651. Епігіна: 646 – *Donacochara speciosa* (Thorell, 1875); 647 – *Leptorhoptrum huthwaiti* (O. Pickard-Cambridge, 1861); 648 – *Phaulothrix hardyi* (Blackwall, 1850); 649 – *Hilaira excisa* (O. Pickard-Cambridge, 1871); 650 – *Drepanotylus uncutus* (O. Pickard-Cambridge, 1873); 651 – *Hylyphantes nigrinus* (Simon, 1881). 652. *Hylyphantes nigrinus* (Simon, 1881), ♂, кінчик пальпи. 653. *Phaulothrix hardyi* (Blackwall, 1850), ♂, передлапка I. 654. *Donacochara speciosa* (Thorell, 1875), ♂, кінчик пальпи.

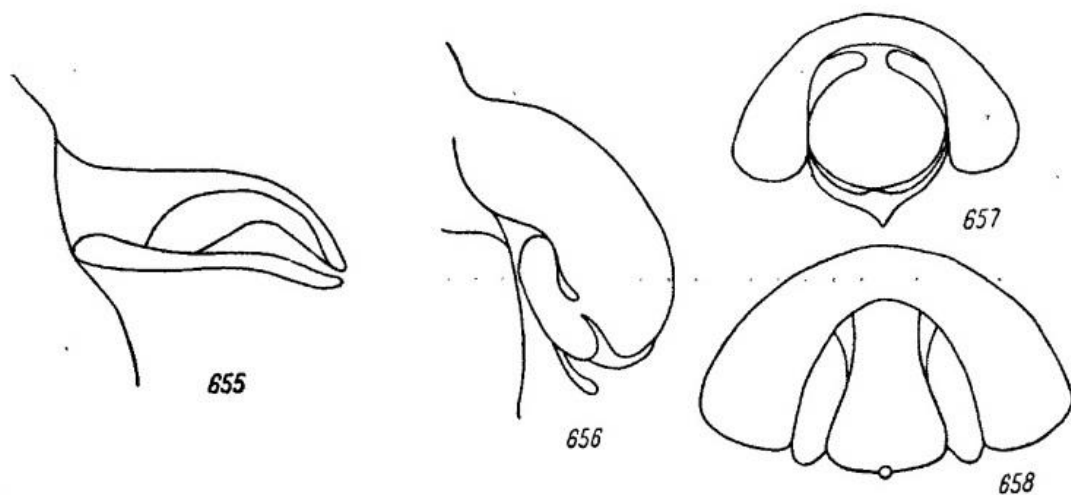


Рис. 273. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Дренського та Тищенко В. П. Епігіна: 655. *Troglolyphantes rhodopensis* (Drensky, 1931) (= *Antrohyphantes rhodopensis* (Drensky, 1931)) (вигляд збоку). 656. *Troglolyphantes herculanus* (Kulczyński, 1894) (вигляд збоку). 657. *Troglolyphantes bureschi* Drensky, 1931. 658. *Troglolyphantes croaticus* (Chyzer, 1894).

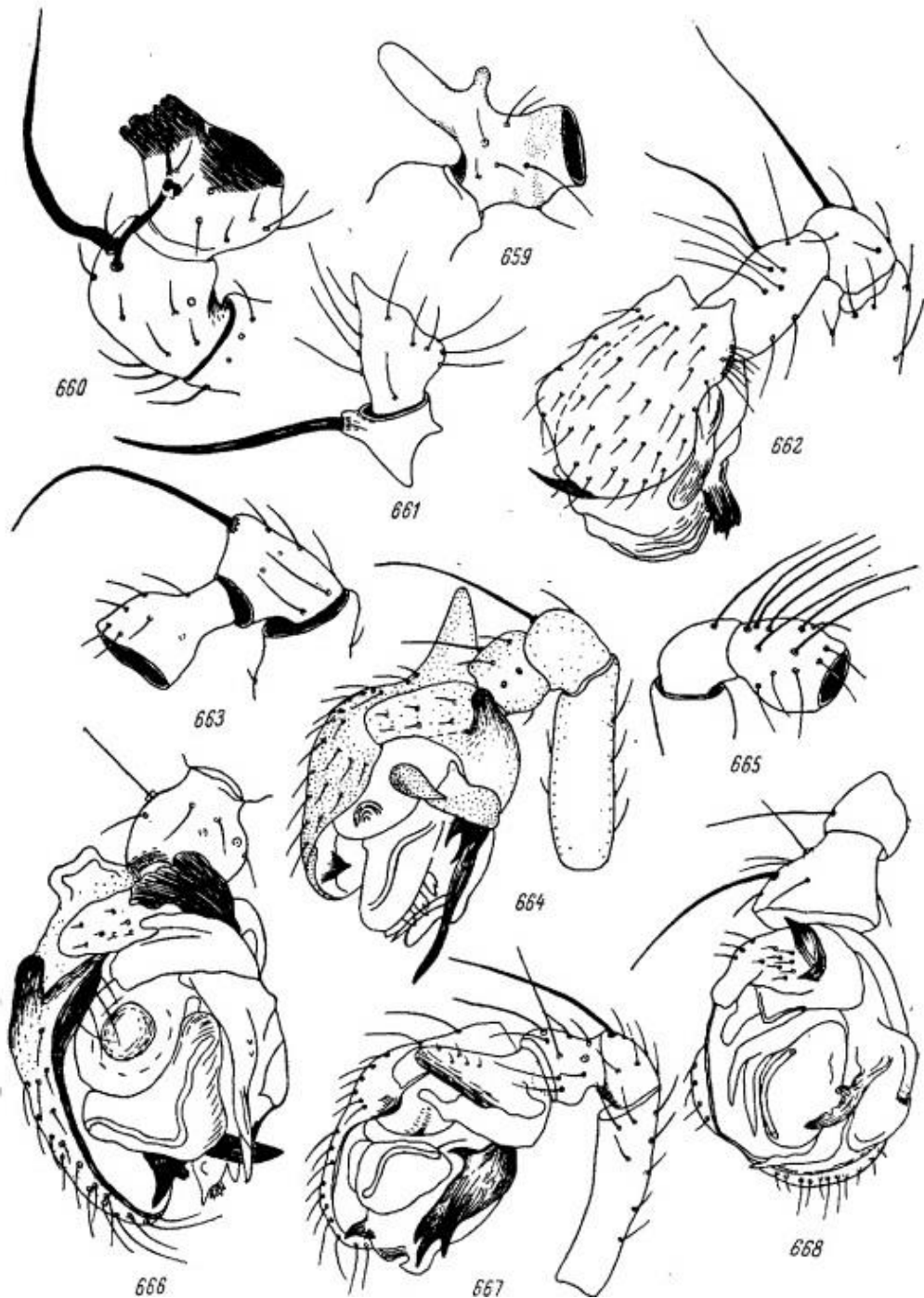


Рис. 274. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенка В. П. 659. *Leptyphantes collinus* (L. Koch, 1872) (= *Megaleptyphantes collinus* (L. Koch, 1872)), ♂, гомілка пальпи. 660, 661. Коліно та гомілка пальпи: 660 – *Leptyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830) (= *Megaleptyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830)); 661 – *Leptyphantes minutus* (Blackwall, 1833). 662. *Leptyphantes alacris* (Blackwall, 1853) (= *Tenuiphantes alacris* (Blackwall, 1853)), ♂, пальпа. 663. *Leptyphantes angulipalpes* (Westring, 1851), ♂, коліно та гомілка пальпи. 664. *Leptyphantes obscurus* (Blackwall, 1841) (= *Obscuriphantes obscurus* (Blackwall, 1841)), ♂, пальпа. 665. *Leptyphantes cristatus* (Menge, 1866) (= *Tenuiphantes cristatus* (Menge, 1866)), ♂, коліно та гомілка пальпи. 666. *Leptyphantes expunctus* (O. P.-Cambridge, 1875) (= *Agyphantes expunctus* (O. P.-Cambridge, 1875)), ♂, кінчик пальпи. 667. *Leptyphantes mughii* (Fickert, 1875), ♂, пальпа. 668. *Leptyphantes tenuis* (Blackwall, 1852) (= *Tenuiphantes tenuis* (Blackwall, 1852)), ♂, кінчик пальпи.



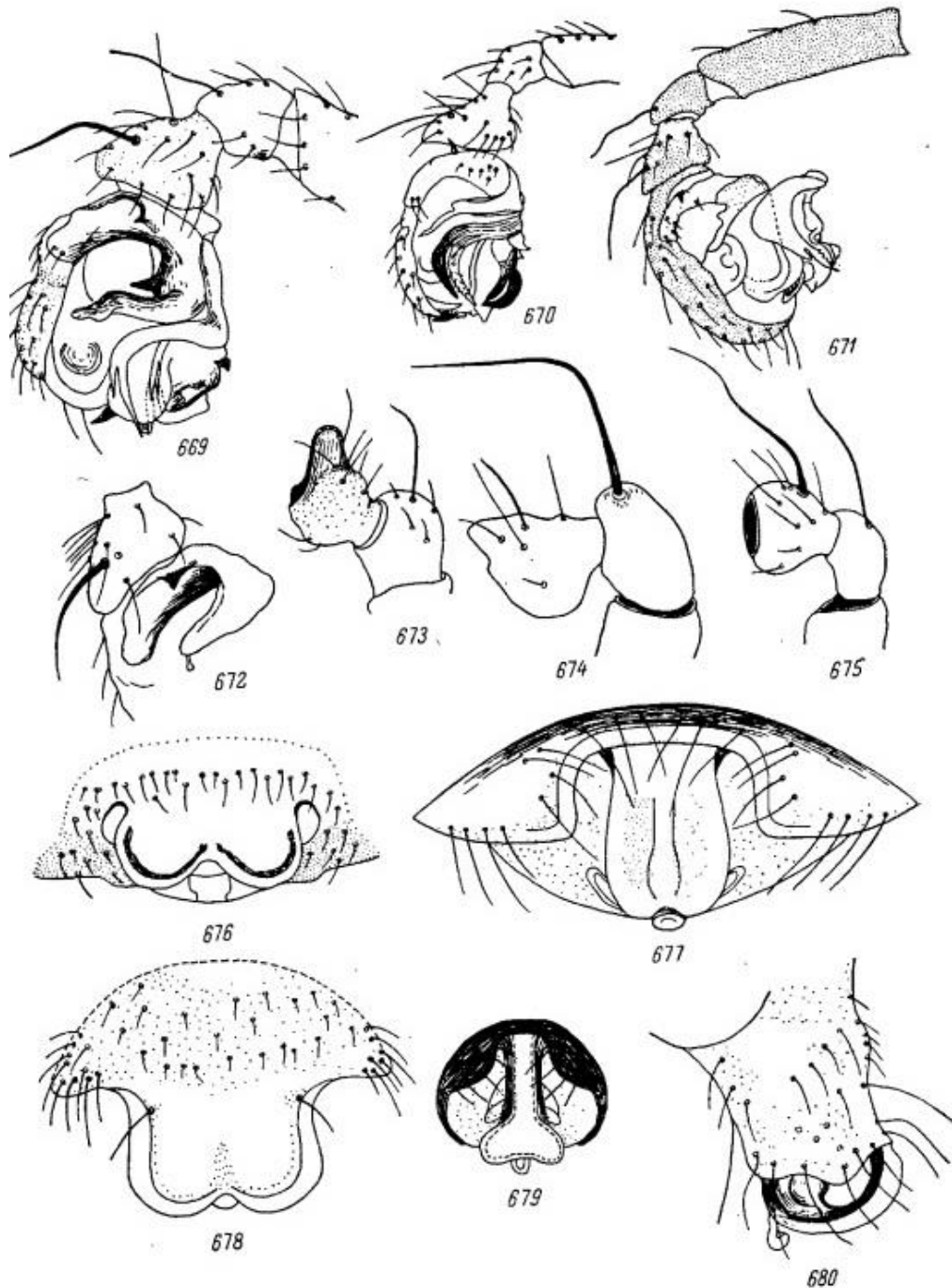


Рис. 275. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 669 – 671. Пальпа самців: 669 – *Leptyphantes tenebricola* (Wider, 1834) (= *Tenuiphantes tenebricola* (Wider, 1834)); 670 – *Lepthyphantes zimmermanni* (Bertkau, 1890) (= *Tenuiphantes zimmermanni* (Bertkau, 1890)); 671 – *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall, 1854) (= *Tenuiphantes flavipes* (Blackwall, 1854)). 672. *Lepthyphantes mengei* (Kulczyński, 1887) (= *Tenuiphantes mengei* (Kulczyński, 1887)), ♂, гомілка пальпи і парацимбіум. 673 – 675. Коліно та гомілка пальпи: 673 – *Lepthyphantes mansuetus* (Thorell, 1875) (= *Mansuphantes mansuetus* (Thorell, 1875)); 674 – *Lepthyphantes monticola* (Kulczynski, 1881) (= *Anguliphantes monticola* (Kulczyński, 1881)); 675 – *Lepthyphantes pallidus* O. Pickard-Cambridge, 1871) (= *Palliduphantes pallidus* (O. Pickard-Cambridge, 1871)). 676 – 680. Епігіна: 676 – *Lepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830) (= *Megalepthyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830)); 677 – *Lepthyphantes minutus* Blackwall, 1833; 678 – *Lepthyphantes collinus* (L. Koch, 1872) (= *Megalepthyphantes collinus* (L. Koch, 1872)); 679, 680 – *Lepthyphantes alacris* (Blackwall, 1853) (= *Tenuiphantes alacris* (Blackwall, 1853)).

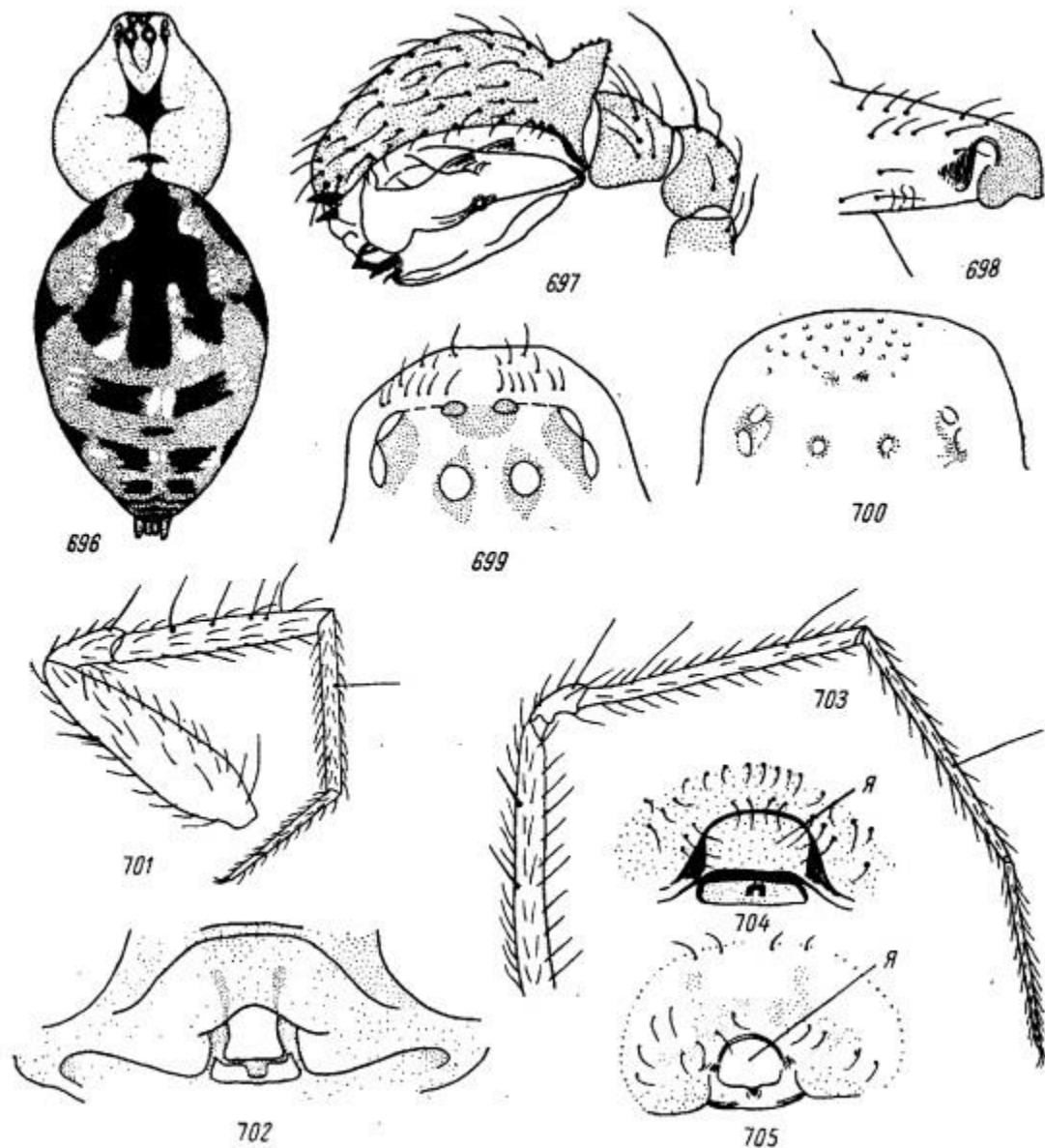


Рис. 275. Особливості морфології павуків родини Linyphiidae згідно робіт Віле та Тищенка В. П. 696. *Poeciloneta variegata* (Blackwall, 1841), ♂, головогруди та черевце, вигляд зверху. 697. *Poeciloneta variegata* (Blackwall, 1841), ♂, кінчик пальпи. 698. *Poeciloneta variegata* (Blackwall, 1841), ♀, епігіна. 699, 700. Розташування очей: 699 – *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834); 700 – *Porrhomma rosenhaueri* (L. Koch, 1872). 701. *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834), ♀, передня нога. 704, 705. Епігіна: 704 – *Porrhomma microphthalmum* (O. Pickard-Cambridge, 1871); 705 – *Porrhomma pallidum* Jackson, 1913. Я – ямка епігіни.

Здобич цих павуків – цикадки, крилаті попелиці, дрібні двокрилі. Комаха, що летить над тенетами затримується вертикальними нитками і падає на тенета, викликаючи їх коливання. Павук підбігає до місця падіння здобичі, прокусує тенета, захоплює здобич знизу кігтками хеліцер. Тенета виготовляються із звичайних павутинних і спеціальних мисливських ниток, що утримують здобич, яка потрапляє в мережу. Мисливські тенета складаються з основного еластичного тяжу, що вкритий окремими крапельками клейкої речовини. Рідкі нижні вертикальні нитки прикріплюють мережу до субстрату (до ґрунту або до гілок дерев). Відтягуючи тенета вниз, вони іноді надають їм воронкоподібну форму. Мисливські тенета окремих представників родини однотипні. Визначення виду павука по будові мисливських тенет неможливе.

Дрібні павуки цієї родини живуть в лісовій підстилці, на ґрунті, серед моху, в грибах, в мурашниках. Більші види (з родів *Linyphia*, *Lepthyphantes*, *Floronia* та ін.) живуть в траві, на кущах і на гілках дерев. Ті види, що живуть в лісовій підстилці, так само як представники родини *Micrurhantidae*, розмножуються пізньої осені або взимку. Період розмноження для інших павуків припадає на весну та осінь.

Перед копуляцією самець виготовляє сперматичну сіточку, за допомогою якої самець наповнює спермою бульбус останнього членика пальпи. Копуляція відбувається на тенетах самки. Самець, хитаючись зі сторони в сторону, робить кроки в напрямку до самки. Самка спочатку злякано тікає в сторону, але потім сама наближається до самця, широко розсунувши передні ноги. Коли ноги партнерів торкаються, самка згинає головогруди так, що головогруди утворюють з покривою тенет кут в 45°. Самець спрямовує пальпи донизу та занурює копулятивний апарат в епігину самки. Обидві пальпи використовуються почергово. Триває копуляція 3 – 5 годин (!).

Поширені павуки цієї родини по всьому світу, крім Антарктиди (і то туди їх інколи заносить повітряними течіями). У Норвегії є види, що активні на снігу при температурі – 7°C. Поширюються повітряними течіями використовуючи павутину. Різноманітні в помірних широтах, найбільш різноманітні і чисельні в лісовій зоні Палеарктики, менш чисельні у тропіках, у пустелях трапляються рідко – тільки деякі види. В усьому світі відомо 4724 види, що належать до 624 родів:

Abacoproeces	Araeoncus	Bursellia	Cirrosus
Aberdaria	Archaraeoncus	Caenonetria	Claviphantes
Abiskoa	Arcterigone	Callitrichia	Cnephalocotes
Acanoides	Arcuphantes	Callosa	Collinsia
Acanthoneta	Ascetophantes	Camafroneta	Colonus
Acartauchenius	Asemostera	Cameroneta	Comorella
Acorigone	Asiafroneta	Canariellanium	Concavocephalus
Acroterius	Asiagone	Canariphantes	Conglin
Adelonetria	Asiceratinops	Capsulia	Connithorax
Afribactus	Asiophantes	Caracladus	Coreorgonal
Afromynoglenes	Asperthorax	Carorita	Cornicephalus
Afroneta	Asthenargellus	Cassafroneta	Cornitibia
Agyphantes	Asthenargoides	Catacercus	Cresmatoneta
Agyneta	Asthenargus	Catonetria	Crispiphantes
Agyphantes	Atypena	Caucasopisthes	Crosbyarachne
Ainerigone	Australolinyphia	Cautinella	Crosbylonia
Algarveneta	Australophantes	Caviphantes	Cryptolinyphia
Alioranus	Bactrogyna	Centromerita	Ctenophysis
Allomengea	Baryphyma	Centromerus	Curtimeticus
Allotiso	Baryphymula	Centrophantes	Cyphonetria
Anacornia	Bathylinyphia	Ceraticelus	Dactylopisthes
Anguliphantes	Bathyphantes	Ceratinella	Dactylopisthoides
Anibontes	Batueta	Ceratinops	Deciphantes
Annapolis	Bifurcia	Ceratinopsidis	Deelemania
Anodoration	Birgerius	Ceratinopsis	Dendronetria
Anthrobia	Bisetifer	Ceratocyba	Denisiphantes
Antrohyphantes	Bishopiana	Cheniseo	Diastanillus
Aperturina	Blestia	Chenisides	Dicornua
Aphileta	Bolephthyphantes	Cherserigone	Dicymbium
Apobrata	Bolyphantes	Chiangmaia	Didectoprocnemis
Aprifrontalia	Bordea	Chthiononetes	Diechomma
Arachosinella	Brachycerasphora	Cinetata	Diplocentria

Diplocephaloides	Floricomus	Hypselistes	Limoneta
Diplocephalus	Florinda	Hypselocara	Linyphantes
Diplopecta	Floronia	Hypsocephalus	Linyphia
Diplostyla	Formiphantes	Ibadana	Locketidium
Diplothyron	Frederickus	Iberoneta	Locketiella
Disembolus	Frontella	Icariella	Locketina
Dismodicus	Frontinella	Idionella	Lomaita
Doenitzius	Frontinellina	Improphantes	Lophomma
Dolabritor	Frontiphantes	Incestophantes	Lotusiphantes
Donacochara	Fusciphantes	Indophantes	Lucrinus
Drapetisca	Gibbafroneta	Intecymbium	Lygarina
Drepanotylus	Gibbothorax	Ipa	Machadocara
Dresconella	Gigapassus	Ipaoides	Macrargus
Dubiaranea	Gladiata	Islandiana	Maculoncus
Dumoga	Glebala	Ivielum	Malkinola
Dunedinia	Glomerosus	Jacksonella	Mansuphantes
Eborilaira	Glyphesis	Jalapyphantes	Maorineta
Eldonna	Gnathonargus	Janetschekia	Maro
Emenista	Gnathonarium	Javagone	Martensinus
Emertongone	Gnathonaroides	Javanaria	Masikia
Enguterothrix	Gonatium	Javanyphia	Maso
Entelecara	Gonatoraphis	Jilinus	Masoncus
Eordea	Goneatara	Johorea	Masonetta
Epibellowia	Gongylidiellum	Juanfernandezia	Mecopisthes
Epiceraticelus	Gongylidioides	Kaestneria	Mecynargoides
Epigyphantes	Gongylidium	Kagurargus	Mecynargus
Epigytholus	Grammonota	Kalimagone	Mecynidis
Episolder	Graphomoa	Karita	Megafroneta
Epiwubana	Gravipalpus	Kenocymbium	Megalepthyphantes
Eridantes	Habreuresis	Ketambea	Mermessus
Erigokhabarum	Halorates	Kikimora	Mesasigone
Erigomicronus	Haplinis	Knischatiria	Metafroneta
Erigone	Haplomaro	Koinothrix	Metaleptyphantes
Erigonella	Helophora	Kolymocyba	Metamynoglenes
Erigonoploides	Helsdingenia	Kratochviliella	Metapanamomops
Erigonoplus	Herbiphantes	Labicymbium	Metopobactrus
Erigonops	Heterolinyphia	Labulla	Micrargus
Erigophantes	Heterotrichoncus	Labullinyphia	Microbathyphantes
Eskovia	Hilaira	Labullula	Microctenonyx
Eskovina	Himalafurca	Laetesia	Microcyba
Esophyllas	Himalaphantes	Lamellasia	Microlinyphia
Estrandia	Holma	Laminacauda	Microneta
Eulaira	Holmelgonia	Laminafroneta	Microplanus
Eurymorion	Holminaria	Laogone	Midia
Evansia	Horcotes	Laperousea	Miftengris
Exechopsis	Houshenzinus	Lasiargus	Millidgea
Exocora	Hubertella	Lepthyphantes	Millidgella
Fageiella	Hybauchenidium	Leptorhoptrum	Minicia
Falklandoglenes	Hybocoptus	Leptothrix	Minyriolus
Fissiscapus	Hylyphantes	Lessertia	Mioxena
Fistulaphantes	Hyperafroneta	Lessertinella	Mitrager
Flagelliphantes	Hypomma	Lidia	Moebelia



Moebelotinus	Oreoneta	Pocadicnemis	Selenyphantes
Molestia	Oreonetides	Pocobletus	Semljicola
Monocephalus	Oreophantes	Poecilafroneta	Sengletus
Monocerellus	Orfeo	Poeciloneta	Shaanxinus
Montilaira	Origanates	Porrhomma	Shanus
Moreiraxena	Orsonwelles	Praestigia	Sibirocyba
Moyosi	Oryphantes	Primerigonina	Silometopoides
Mughiphantes	Ostearius	Prinerigone	Silometopus
Murphydium	Ouedia	Priperia	Simplicistilus
Mycula	Pachydelphus	Procerocymbium	Singatrichona
Myrmecomelix	Pacifiphantes	Proelauna	Sinolinyphia
Mythoplastoides	Pahangone	Proislandiana	Sinopimoa
Napometa	Paikiniana	Promynoglenes	Sintula
Nasoonia	Palaeohyphantes	Pronasoonia	Sisicottus
Nasoonaria	Palliduphantes	Prosoponoides	Sisicus
Nematogmus	Panamomops	Protoerigone	Sisis
Nenilinium	Paracornicularia	Pseudafroneta	Sisyrbes
Nentwigia	Paracymboides	Pseudocarorita	Sitalcas
Neocautinella	Paraeboria	Pseudocyba	Smerasia
Neodietrichia	Parafroneta	Pseudohilaira	Smermisia
Neoeburnella	Paraglyphesis	Pseudomaro	Smodix
Neomaso	Paragongyliidium	Pseudomaso	Solenysa
Neonesiotes	Paraletes	Pseudomicrargus	Soucron
Nerienne	Parameioneta	Pseudomicrocentria	Souessa
Neserigone	Parapelecopsis	Pseudoporrhomma	Souessoula
Nesioneta	Parasisis	Pseudotyphistes	Sougambus
Nihonella	Paratapytocyba	Pseudowubana	Souidas
Nippononeta	Paratmeticus	Psilocymbium	Soulgas
Nipponotusukuru	Parawubanoides	Racata	Spanioplanus
Nispa	Parbatthorax	Rhabdogyna	Sphecozone
Notholephyphantes	Parhypomma	Ringina	Spiralophantes
Nothophantes	Paro	Russocampus	Spirembolus
Notiogyne	Parvunaria	Ryojius	Stemonyphantes
Notiohyphantes	Patagoneta	Saaristoa	Sthelota
Notiomaso	Pecado	Sachaliphantes	Stictonanus
Notioscopus	Pelecopsis	Saitonia	Strandella
Notolinga	Pelecopsis	Saloca	Strongyliceps
Novafroneta	Peponocranium	Satilatlas	Styloctetor
Novafrontina	Perlongipalpus	Sauron	Subbekasha
Novalaetesia	Perregrinus	Savignia	Syedra
Nusoncus	Perro	Savigniorrhipis	Symmigma
Oaphantes	Phanetta	Scandichrestus	Tachygyna
Obrimona	Phlattothrata	Sciastes	Taibainus
Obscuriphantes	Phyllarachne	Scirites	Taibaishanus
Oculocornia	Piesocalus	Scironis	Tallusia
Oedothorax	Piniphantes	Scolecurea	Tanasevitchia
Oia	Pityohyphantes	Scolopembolus	Tapinocyba
Oilinyphia	Plaesianillus	Scotargus	Tapinocyboides
Okhotigone	Platyspira	Scotinotylus	Tapinopa
Onychembolus	Plectembolus	Scutpelecopsis	Tapinotorquis
Ophrynia	Plesiophantes	Scylaceus	Taranucus
Oreocyba	Plicatiductus	Scyletria	Tarsiphantes

Tchatkalophantes	Tmeticus	Turbinellina	Vietnagone
Tegulinus	Tojinium	Turinyphia	Viktorium
Tennesseeillum	Toltecaria	Tusukuru	Vittatus
Tenuiphantes	Tomohyphantes	Tutaibo	Wabasso
Ternatus	Toschia	Tybaertiella	Walckenaeria
Tessamoro	Totua	Typhistes	Walckenaerianus
Thainetes	Trachyneta	Typhlonyphia	Wiehlea
Thaiphantes	Traematosisis	Typhochrestinus	Wiehlenarius
Thaleria	Trematocephalus	Typhochrestoides	Wubana
Thapsagus	Trichobactrus	Typhochrestus	Wubanooides
Thaumatocncus	Trichoncoides	Uahuka	Xim
Theoa	Trichoncus	Uapou	Yakutopus
Theoneta	Trichoncyboides	Ulugurella	Yuelushannus
Theonina	Trichopterna	Ummeliata	Zerogone
Thyreobaeus	Trichopternoides	Uralophantes	Zhezhoulinyphia
Thyreosthenius	Triplogyna	Ussurigone	Zilephus
Tibiaster	Troglohyphantes	Uusitaloia	Zornella
Tibioploides	Troxochrota	Vagiphantes	Zygottus
Tibioplus	Troxochrus	Venia	
Tiso	Tubercithorax	Vermontia	
Tmeticodes	Tunagyna	Vesicapalpus	

**Родина Павуки-пігмеї або Мікріфантиди (Micriphantidae)** – нині, в сучасній класифікації такої родини павуків немає. Цю родину об'єднали з родиною Linyphiidae. Але історично таку родину виділяли, тому варто про неї поговорити і описати цю групу павуків, які є досить своєрідною групою, чисельні і різноманітні в помірних широтах, в тому числі в Україні. Це дрібні і дуже дрібні павуки з криптичним забарвленням – переважно сірих, брунатних, чорних кольорів. Вкрай рідко ці павуки забарвлені червоними та помаранчевими кольорами, але і в цьому випадку без чітких малюнків на тілі. Навіть тоді, коли цих павуків виділяли в окрему родину, всі дослідники відмічали, що вони дуже схожі на павуків родини Linyphiidae. Всі представники родини Micriphantidae мають 8 очей, що розташовані в два ряди, дуже маленькі павутинні бородавки, більш-менш виражену епігіну і складний копулятивний апарат самців на останньому членику пальпи. Черевце в павуків-пігмеїв, особливо в самців, іноді має скutum.

Виділяли їх в окрему родину в тому числі виходячи з дуже мініатюрних розмірів цих павуків: довжина тіла більшості павуків-пігмеїв 1 – 2 мм, хоча деякі види мають розміри 3 мм. Багато видів (наприклад, *Glyphesis cottonae* (La Touche, 1946), *Tapinocyba praexox* (O.Pickard-Cambridge, 1873), *Minyriolus pusillus* (Wider, 1834), види роду *Saloca*) взагалі належать до найменших європейських павуків. Самці менші самок, але різкого статевого диморфізму щодо цієї ознаки переважно немає.

Сильний статевий диморфізм у павуків-пігмеїв проявляється в формі головогрудей. Самки павуків-пігмеїв дуже часто мають голову, що різко відокремлена від грудей і оснащена різними підвищеннями. Виступами, відростками, рижками, пучками щетинок та ін. Наявність таких утворів головогрудей пов'язана зі своєрідним способом копуляції цих павуків, при якому самка захоплює розсунутими кігтками хеліцер виступ на голові самця. Кінчики кігтків хеліцер при цьому заходять в заглибину під виступом.

Вряди-годи самці сильно відрізняються від самок щодо посиленого озброєння хеліцер (як в павуків роду *Erigone*) чи щодо потовщення певного членика передньої ноги (павуки роду *Erigonoptera*, павук *Gonatium rubens* (Blackwall, 1833)). Щодо забарвлення самців і самок помітних відмінностей немає.

Пальпа самця, перетворена в копулятивний апарат, може бути оснащена відростками та зубчиками на стегнах і гомілках (павуки роду *Erigone*) і майже завжди – на гомілках. Емболіос

копулятивного органу довгий, вільний або сильно вкорочений, часто навіть зовсім непомітний. Перший тип емболюсу, що називається «ввідного емболюсу», характерний для підродини *Walckenaerinae*. Під час копуляції емболюс цього типу вводиться до вхідного отвору вульви, досягаючи іноді сім'яприймачів. Представники підродини *Erigoninae* мають «приєднувальний емболюс» у вигляді простої короткої трубочки. Значення емболюсу під час копуляції в цьому випадку обмежується лише замиканням вхідного отвору вульви. Сперма привноситься в сім'яприймачі з потоком рідини.

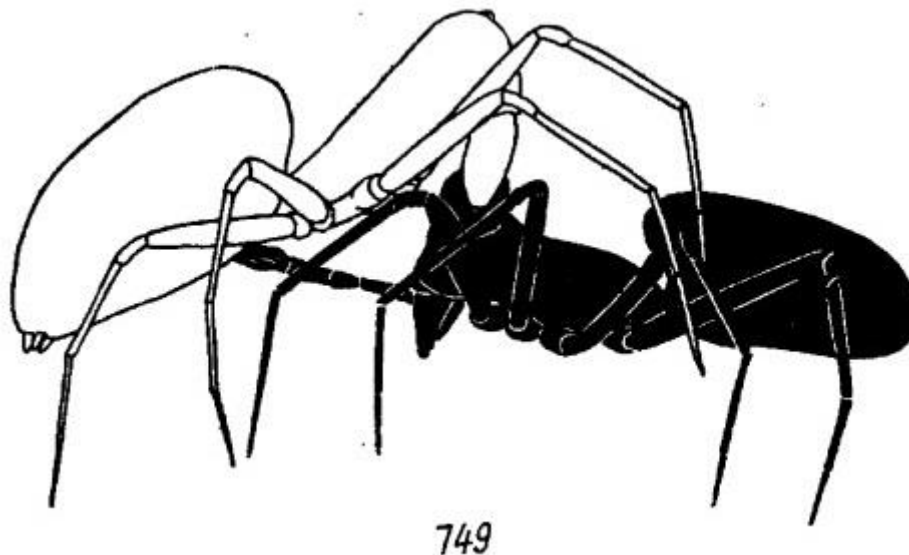


Рис. 276. *Hymomma bituberculatum* (Wider, 1834). Положення особин різної статі під час копуляції. Самець позначений чорним кольором. Згідно робіт Віле.

Два типи будови і функціонування статевого апарату самців павуків-пігмеїв, що стали основою систематики родини, пов'язані з різними модифікаціями щодо будови зовнішніх і внутрішніх копулятивних органів самок. У павуків підродини *Erigoninae*, наприклад, спостерігається посилений розвиток вхідних шляхів сім'яприймачів.

Статева поведінка павуків-пігмеїв переважно не ускладнена «шлюбними танцями» і «шлюбними подарунками». Лише в окремих випадках (наприклад, у павука *Erigonidium graminicolum*) спостерігається вкрай примітивний «шлюбний танок» у вигляді ритмічних коливань припіднятих передніх лапок. Самець перед копуляцією заповнює бульбус спермою, використовуючи чотирикутну павутинну сіточку.

Крім будови копулятивного апарату в систематиці родини павуків-пігмеїв використовувались такі ознаки, як наявність та розміщення чутливого волоска на передлапці і щетинок на гомілці. Розташування чутливого волоска або щетинок оцінюється числом до довжини відповідного членика. Під час визначення видів павуків цієї родини (тепер уже групи) використовується окуляр-мікрометр.

Павуки-пігмеї, як і всі павуки родини *Linyphiidae*, найбільш різноманітні і чисельні в країнах помірного клімату. У тропіках, а особливо в пустелях, видове різноманіття павуків-пігмеїв сильно зменшене. Багата видами павуків-пігмеїв фауна лісів помірного поясу Палеарктики, у зоні лісотундри та тундри. На півночі, в Арктиці павуки-пігмеї складають найбільш характерну і суттєву частину аранеофауни. Багато видів павуків-пігмеїв описано в Гренландії, на островах Арктики. У горах павуки цієї родини зустрічаються на висотах 3000 м над рівнем моря і вище.



Рис. 276. *Hypomma bituberculatum* (Wider, 1834), що раніше відносили до родини Micriphantidae.

Переважає більшість павуків-пігмеїв гігрофіли, живуть на болотах, на берегах водойм, серед моху, на вологих луках, у лісовій підстилці. Серед павуків-пігмеїв немає справжніх водних форм, але деякі з них живуть у зоні приливів на берегах морів, здатні довго лишатися під водою і навіть будувати там мисливські тенета.

У помірних широтах павуки-пігмеї мають одну генерацію протягом року. Розвиток однієї генерації в природі триває біля трьох місяців і починається дуже рано – копуляція і відкладання яєць для переважної більшості видів припадає на квітень – травень. Якщо є друга генерація, то нова кладка яєць спостерігається наприкінці літа і на початку осені. Протягом зими розвиток не зупиняється, але сильно сповільнюється. Випадки зимівлі яєць для павуків-пігмеїв невідомі. Переважно зимують нестатевозрілі павуки. У деяких видів при цьому статеве дозрівання відбувається вже взимку, або зимують вже дорослі павуки, і тоді спостерігається дивовижне для пойкилотермних тварин розмноження в зимовий період (іноді навіть в грудні – лютому). Відомо, що види *Wideria nodosa* (O. Pickard-Cambridge, 1873) (= *Walckenaeria nodosa* O. Pickard-Cambridge, 1873) та *Prosopotheca monoceros* (Wider, 1834) (= *Walckenaeria monoceros* (Wider, 1834)) здійснюють копуляцію і відкладають яйця тільки взимку. Ці види утворюють одну генерацію протягом року, при цьому влітку зустрічаються тільки нестатевозрілі особини. Види *Wideria fugax* (Wider, 1834) (= *Walckenaeria dysderoides* (Wider, 1834)) та *Prosopotheca cornicularis* (O. Pickard-Cambridge, 1875) (= *Walckenaeria corniculans* (O. Pickard-Cambridge, 1875)) мають дві морфологічні невідмінні генерації – зимову та літню.

Яйцевий кокон павуків-пігмеїв влаштований дуже просто: округла павутинна площина прикрита зверху тонкою випуклою кришечкою. У коконі знаходиться 5 – 7 відносно великих яєць. Павуки по ходу розвитку переживають 5 линьок, при цьому перша линька спостерігається ще в яйцевому коконі.



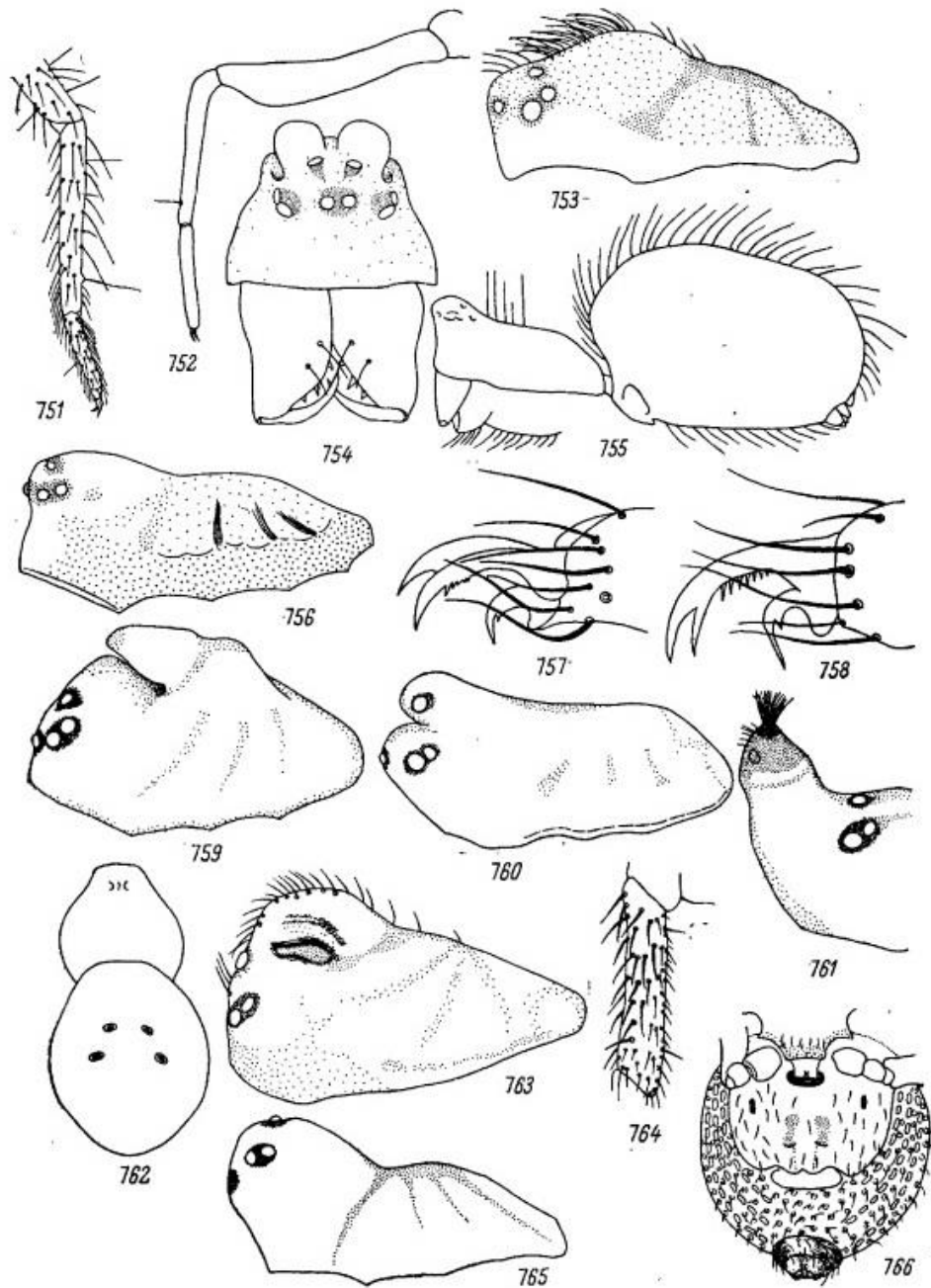


Рис. 277. Особливості морфології павуків родини Micriphantiidae (нині належать до Linyphiidae) згідно робіт Віле та Тищенко В. П. 751. *Lasiargus hirsutus* (Menge, 1869), передлапка IV. 752. *Gonatium rubellum* (Blackwall, 1841), нога I. 753. *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834), ♂, головогруді, вигляд збоку. 754. *Hypomma fulvum* (Bösenberg, 1902), ♂, голова та хеліцери, вигляд спереду. 755. *Lasiargus hirsutus* (Menge, 1869), ♂, головогруді та черевце, вигляд збоку. 756. *Trachynella acuminata* (Blackwall, 1833) (= *Walckenaeria acuminata* Blackwall, 1833), ♂, головогруді, вигляд збоку. 757, 758. Кігтик на кінчику лапки I: 757 – *Dicymbium nigrum* (Blackwall, 1834); 758 – *Anacotyle stativa* Simon, 1926 (= *Styloctetor compar* (Westring, 1861)). 759, 760. Головогруді самців, вигляд збоку: 759 – *Notioscopus sarcinatus*; 760 – *Diplocephalus cristatus* (Blackwall, 1833). 761. *Savignia frontata* Blackwall, 1833, ♂, передня частина головогрудей, вигляд збоку. 762. *Cnephalocotes obscurus* (Blackwall 1834), ♂, головогруді і черевце, вигляд зверху. 763. *Typhochraestus digitatus* (O. Pickard-Cambridge, 1873), ♂, головогруді, вигляд збоку. 764. *Araeoncus crassiceps* (Westring, 1861), ♂, гомілка II. 765. *Araeoncus crassiceps* (Westring, 1861), ♂, головогруді, вигляд збоку. 766. *Comaroma simoni* Bertkau, 1889, ♀, черевце, вигляд знизу.

Будівельні інстинкти в павуків-пігмеїв розвинуті слабо. Тільки деякі види (*Erigonidium graminicolum* (Sundevall, 1830) (= *Hylyphantes graminicola* (Sundevall, 1830)), *Gongylidium rufipes* (Linnaeus, 1758), види роду *Erigone*) майструють горизонтальні мисливські тенета лінійного типу. Павук постійно перебуває на нижній стороні тенет, повернений догори червону стороною тіла (види роду *Erigone*), або на тенетах, спиною догори (види роду *Gongylidium*).

Павуки-пігмеї живляться переважно подурами (колемболами) та іншими первиннобезкрилими комахами (Apterigota). Мірмекофільні види (*Thyreostenius biovatus* (O. Pickard-Cambridge, 1875), *Evansia merens* O. Pickard-Cambridge, 1901 та ін.) живляться різними дрібними комахами, що живуть в гніздах мурах. *Erigone dentipalpis* (Wider 1834), *Erigone longipalpis* (Sundevall, 1830), *Erigone arctica* (White, 1852), що зустрічаються на берегах морів і великих озер, полюють на дрібних ракоподібних.

Багато видів родини належать до числа аеронавтів, при цьому здатністю розселення за допомогою павутини повітряними потоками володіють не тільки молоді павучки, але і статевозрілі, або тільки самки (*Tapinocyba praecox* (O. Pickard-Cambridge, 1873)), або і самці (*Savignia frontata* Blackwall, 1833). Мандрі на павутинках найчастіше спостерігаються весною, але іноді навіть взимку.

Павуки-пігмеї являють собою групу павуків багату видами в помірних широтах. Але ця група вивчена вкрай недостатньо і фрагментарно. Тому щодо цієї групи, що вже не становить окремої родини павуків, можливі нові відкриття.

Згідно старої класифікації до родини павуків-пігмеїв (*Micriphantidae*) відносили, зокрема, такі роди павуків:

Abacopraeces	Erigonidium	Micrargus	Styloctetor
Acartauchenius	Erigonopterna	Minicia	Tapinocyba
Anacotyle	Evansia	Minyrioloides	Tapinocyboides
Araeoncus	Gnathonarium	Miniryolus	Thyreostenius
Asthenargus	Gonatium	Moebelia	Tigellinus
Ceratinella	Gongylidiellum	Monocephalus	Tiso
Cnephalocotes	Gongylidium	Nematogmus	Tmeticus
Comaroma	Hypomma	Notioscopus	Trachynella
Colobocyba	Lasiargus	Oedothorax	Trematocephalus
Cornicularia	Latithorax	Panamomops	Trichoncus
Dicymbium	Lessertiella	Pelecopsis	Trichopterna
Diplocephalus	Lochkovia	Pocadicnemis	Troxochrota
Dismodicus	Lophomma	Prosopotheca	Troxochrus
Entelecara	Maso	Rhaebothorax	Tychochraestus
Erigone	Mecopisthes	Savignya	Walckenaera
Erigonella	Metopobactrus	Silometopus	Wideria

**Родина Анапіди (Anapidae)** — родина досить дрібних аранеоморфних павуків. Нині родина включає колишню родину *Microrhynchommatidae* як підродину *Microrhynchommatinae* і колишню родину *Holarchaeidae*. Більшість видів мають довжину тіла менше 2 міліметрів. Зазвичай павуки цієї родини живуть у лісовій підстилці, серед моху, на нижніх ярусах тропічного лісу. Багато видів цієї родини будують кульові павутинні мережива діаметром менше 3 сантиметрів. У деяких видів, таких як *Pseudanapis parocula* (Simon, 1899), педіпальпи самки зменшені до мініатюрних коксальних виростів.

Павуки цієї родини не мають крібеллюма. Вони можуть мати шість або вісім очей, задні серединні очі або зменшені, або відсутні. Головогруді модифіковані таким чином, що очі підняті вище, ніж зазвичай. Колір тіла може коливатися від червоно-коричневого до жовтуватого-коричневого. Обидва краї хеліцер мають зубці. Ноги короткі, без шипів. Губа має шпору, яка стирчить між хеліцерами, і її можна побачити, коли хеліцери розсунуті.



Рис. 278. *Conculus lyugadinus* (Kishida, 1940) з родини Anapidae.

Anapidae зустрічаються по всьому світу, але не суцільним ареалом – плямисто. Зокрема зустрічаються в Південній Америці, Африці, Азії, Австралії та Новій Зеландії. Кілька родів зустрічаються в Північній Америці та Європі. Тільки види *Comaroma simoni* Bertkau, 1889 і три види роду *Zanherella* зустрічаються в Європі. Види *Gertschanapis shantzi* Platnick et Forster, 1990 та *Comaroma mendocino* (Levi, 1957) зустрічаються в ЗСА.

У цій родині у світовій фауні відомо 232 види і 58 родів:

- |   |  |
|---|--|
| Acrobleps – 1 вид, Австралія                                | Gertschanapis – 1 вид, ЗСА   |
| Algidiella – 1 вид, Нова Зеландія                           | Gigiella – 2 види, Австралія, Чилі   |
| Anapis – 29 видів, Південна і Центральна Америка, Кариби    | Guiniella – 1 вид, Нова Гвінея   |
| Anapisona – 13 видів, Південна і Центральна Америка, Кариби | Hickmanapis – 2 види, Австралія  |
| Austropholcomma – 2 види, Австралія                         | Holarchaea – 2 види, Австралія, Нова Зеландія  |
| Borneanapis – 1 вид, Індонезія                              | Mandanapis – 1 вид, Нова Каледонія   |
| Caledanapis – 6 видів, Нова Каледонія                       | Maханapis – 9 видів, Австралія   |
| Chasmocerphalon – 8 видів, Австралія                        | Metanapis – 5 видів, Африка, Непал   |
| Comaroma – 6 видів, Азія, ЗСА                               | Micropholcomma – 8 видів, Австралія  |
| Conculus – 5 видів, Азія, Нова Гвінея                       | Minanapis – 5 видів, Чилі, Китай, Аргентина  |
| Crassanapis – 5 видів, Чилі, Аргентина                      | Montanapis – 1 вид, Нова Каледонія   |
| Crozetulus – 4 види, Африка                                 | Normplatnicka – 3 види, Австралія, Чилі  |
| Dippenaaria – 1 вид, Південна Африка                        | Nortanapis – 1 вид, Австралія  |
| Elanapis – 1 вид, Чилі                                      | Novanapis – 1 вид, Нова Зеландія   |
| Enielkenie – 1 вид, Тайвань                                 | Octanapis – 2 види, Австралія  |
| Eperiella – 2 види, Чилі, Австралія                         | Olgania – 5 видів, Австралія   |
| Erigastrina – 3 види, Австралія                             | Paranapis – 2 види, Нова Зеландія  |
| Eterosonycha – 4 види, Австралія                            | Patelliella – 1 вид, Австралія   |
| Forsteriola – 2 види, Бурунді, Руанда, Конго                | Pecanapis – 1 вид, Чилі  |
| Gaiziapis – 2 види, Китай                                   | Pseudanapis – 12 видів, Азія, Європа, Південна і Центральна Америка, Африка, Нова Гвінея |
|   | Rua – 1 вид, Нова Зеландія   |

Queenslanapis – 1 вид, Австралія  
 Raveniella – 9 видів, Австралія  
 Rayforstia – 12 видів, Нова Зеландія, Австралія  
 Risdonius – 3 види, Австралія  
 Sheranapis – 3 види, Чилі  
 Sinanapis – 4 види, Китай, Індокитай  
 Sofanapis – 1 вид, Чилі  
 Spinanapis – 9 видів, Австралія  
 Taliniella – 2 види, Нова Зеландія

Taphiassa – 7 видів, Австралія, Нова Зеландія, Цейлон  
 Tasmanapis – 1 вид, Австралія  
 Teutoniella – 2 види, Чилі, Бразилія  
 Tynytrella – 1 вид, Нова Зеландія  
 Tricellina – 1 вид, Чилі  
 Victanapis – 1 вид, Австралія  
 Zangherella – 3 види, Європа, Алжир, Туреччина  
 Zealanapis – 10 видів, Нова Зеландія

**Родина Павуки-ассасіни або Павуки-пелікани або Археїди (Archaeidae)** – родина аранеоморфних павуків. Це невеликі павуки довжиною від 2 до 8 міліметрів, які полюють виключно на інших павуків. Звідси і пішла їхня назва – ассасіни – від назви войовничої фанатичної секти мусульман, що практикували вбивства своїх політичних і релігійних супротивників. Павуки цієї родини незвичайні тим, що мають так звані «шиї» - різні, від довгих і тонких до коротких і товстих. Назва «павук-пелікан» виникла від видовжених хеліцер і «шиї», за допомогою яких вони ловлять здобич. Нині Archaeidae зустрічаються в Південній Африці, на Мадагаскарі та в Австралії, а сестринська родина Mescysmaucheniidae зустрічається в південній частині Південної Америки та в Новій Зеландії.



Рис. 279. *Austrarchaea griswoldi* Rix et Harvey, 2012 з родини Archaeidae.

Павуки-ассасіни раніше були відомі тільки зі скам'янілостей – з еоценового балтійського бурштину віком 40 мільйонів років, які були знайдені в Європі в 1840-х роках і не були відомі живі види до 1881 року, коли на Мадагаскарі було знайдено першого живого павука-ассасіна.

Скам'янілі рештки павуків цієї родини вперше були ідентифіковані з балтійського бурштину, датованого еоценом, хоча багато таксонів із цих відкладень були перевизначені як Mescysmaucheniidae, Malkaridae та Anaridae. На сьогодні відомі види з балтійського бурштину включають *Archaea levigata* Koch et Berendt, 1854 і *Archaea paradoxa* C. L. Koch et Berendt, 1854. У 2003 році *Afarchaea grimaldii* (Penney, 2003) була описана з крейдяного бірманського бурштину віком від 88 до 95 мільйонів років, що значно розширює дані про цю групу. Найстарішою відомою скам'янілістю групи є *Pataarchaea muralis* Selden, 2008 із середньої юри (оксфорд/келловій) з Внутрішньої Монголії та Китаю.

Родина Archaeidae була описана і виділена в 1854 році арахнологом Карлом Людвігом Кохом і його колегою Берендтом щодо одного роду *Archaea*, в якому було відомо 3 вимерлих види, що були знайдені в балтійському бурштині. Існуючі види на той час були невідомі.

На сьогодні відомо в сучасній фауні нині живих 90 видів і 5 родів:



Afrarchaea – 14 видів, Південна Африка  
Austrarchaea – 27 видів, Австралія  
Eriauchenus – 20 видів, Мадагаскар  
Madagascarchaea – 18 видів, Мадагаскар  
Zephyrarchaea – 11 видів, Австралія

Вимерлих родів відомо 11:

† Archaea – Еоцен, балтійський бурштин  
† Archaeomesys – Шарантський бурштин, Сеноман, Крейдяний період  
† Baltarchaea – Еоцен, балтійський бурштин  
† Burmesarchaea – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період  
† Eoarchaea – Еоцен, балтійський бурштин  
† Eomysmauchenius – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період  
† Lacunauchenius – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період  
† Murmesarchaea – Еоцен, балтійський бурштин  
† Patarchaea – Келловій, Юрський період, Китай  
† Planarchaea – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період  
† Saxonarchaea – Еоцен, балтійський бурштин

**Родина Архолептонетіди (Archoleptonetidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. На сьогодні відомо 2 роди та 8 видів павуків родини Archoleptonetidae. Ці види відомі із заходу ЗСА, півдня Мексики, з Гватемали та Панами. Ця родина раніше була підродиною родини Leptonetidae. Відомі роди: Archoleptoneta – 2 види та Darkoneta – 6 видів.



Рис. 280. *Archoleptoneta schusteri* Gertsch, 1974 з родини Archoleptonetidae.

**Родина Австрохіліди (Austrochilidae)** – невелика родина аранеоморфних павуків, що складається з 9 видів у 2 родах. Роди *Austrochilus* і *Thaïda* є ендеміками андських лісів центральної та південної частини Чилі та прилеглої частини Аргентини. Павуки цієї родини мають як архаїчні, так і прогресивні ознаки: збереження чотирьох «книжкових» легень, як ознака примітивності, і в той же час сам синтез павутини має прогресивні ознаки. Тому філогенія цієї родини дискусійна.

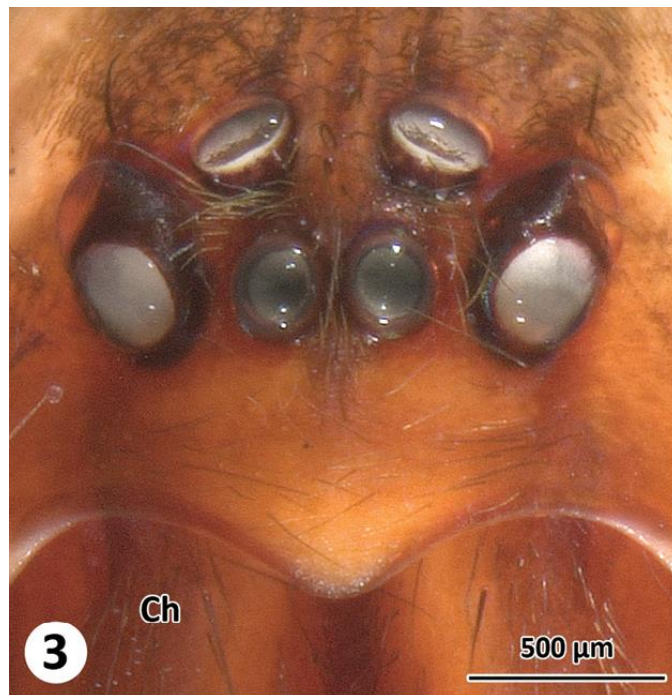


Рис. 281. Очі павука *Thaïda chepu* Platnick, 1987 з родини Austrochilidae.

**Родина Капоніїди (Caroniidae)** – родина аранеоморфних павуків-гаплогінів, незвичайних у багатьох відношеннях. Вони відрізняються від інших павуків відсутністю книжкових легень і тим, що задні серединні павутинні бородавки зміщені вперед, утворюючи поперечний ряд із передніми бічними павутинними бородавками. Більшість видів мають лише два ока, що також незвично серед павуків. Деякі види Caroniidae мають чотири, шість або вісім очей. У деяких видів кількість очей збільшується, коли павук линяє в міру дорослішання.

Цих павуків розміром приблизно від 2 до 5 міліметрів рідко помічають. Ці павуки блідих кольорів, полюють переважно на інших павуків, зокрема на павуків з роду *Dysdera*. У павуків родини Caroniidae просома помаранчевого кольору, а черевце (опістосома) світло-сіре. У двооких видів два ока знаходяться в передній середині панцира.

Caroniidae незвичайні за рівнем зміни кількості очей. У цьому вони перевершують навіть сімейство Cybaeidae, в якому деякі види мають два ока, деякі шість, а деякі вісім. У деяких видів Caroniidae парні очі зустрічаються по середній лінії, що дає павуку фактично непарну кількість очей. У представників різних родів будова очей різна:

8 очей: *Calponia*, *Caronia* (можуть мати 2, 3, 4, 5 очей)

6 очей: *Iraponia*

4 ока: *Nopsides*, *Notnops*

2 ока: *Cubanops*, *Diploglena*, *Laoponia*, *Medionops*, *Nops*, *Nopsma*, *Nyetenops*, *Orthonops*, *Taintnops*, *Tarsonops*, *Tisentnops*.

Поведінка і спосіб життя для багатьох видів невідомі. Відомо тільки, що багато видів полюють на інші види павуків.



Рис. 282. *Tarsonops irataylori* Bond et Taylor, 2013 з родини Caponiidae.

Той факт, що ці павуки екрібелатні та гаплогінні, свідчить про те, що вони можуть бути відносно примітивними. Вид *Calponia harrisonfordi* Platnick, 1993 з Каліфорнії вважається найбільш примітивним представником родини. Філогенетичні зв'язки родини Caponiidae довгий час були загадковими, але на початку 1990-х років було встановлено, що вони, ймовірно, є сестринською групою родини Tetrablemmidae і ще чотирьох родин надродина Dysderoidea.

Підродина Nopinae складається з родів Nops, Nopsides, Orthonops і Tarsonops. Решта родів навряд чи утворюють монофілетичну групу.

Ці павуки зустрічаються в Південній та Східній Африці та в Америці – від Аргентини до З'єднаних Штатів.

Відомо 124 види, що належать до 19 родів:

- |  |   |
|--|---|
| Aamunops – 1 вид, Мексика                                | Nops – 38 видів, Південна і Центральна Америка, Кариби  |
| Calponia – 1 вид, ЗСА                                    | Nopsides – 1 вид, Мексика                               |
| Caponia – 10 видів, Африка                               | Nopsma – 7 видів, Південна і Центральна Америка         |
| Caponina – 12 видів, Південна та Центральна Америка      | Notnops – 1 вид, Чилі                                   |
| Carajas – 1 вид, Бразилія                                | Nyctnops – 2 види, Бразилія, Еквадор                    |
| Cubanops – 12 видів, Куба                                | Orthonops – 10 видів, ЗСА, Мексика                      |
| Diploglena – 6 видів, Південна Африка, Намібія, Ботсвана | Roddenberryus – 5 видів, Коста-Ріка, Мексика, Гватемала |
| Iraponia – 1 вид, Іран                                   | Taintnops – 2 види, Чилі                                |
| Laoponia – 2 види, Лаос, В'єтнам                         | Tarsonops – 7 видів, Куба, Центральна Америка, Мексика  |
| Medionops – 7 видів, Південна Америка                    | Tisentnops – 3 види, Чилі, Бразилія                     |
| Nasutonops – 3 види, Бразилія                            |   |

**Родина Цітероніди (Cithaeronidae)** – невелика родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Саймоном у 1893 році. Самки павуків цієї родини мають довжину приблизно від 5 до 7 міліметрів, самці — приблизно 4 міліметри. Це блідо-жовтуваті павуки, що швидко рухаються, активно полюють вночі та відпочивають вдень, будують шовкові притулки під скелями. Вони віддають перевагу дуже жарким сухим кам'янистим місцям.

Рід *Inthaeron* зустрічається лише в Індії, представники роду *Cithaeron* зустрічаються в Африці, Індії та деяких частинах Євразії. Три дорослих самки *Cithaeron praedonius* O. Pickard-Cambridge, 1872 були знайдені в Терезіні, Піауї, Бразилія. Оскільки вони були знайдені в людських житлах і поблизу них, вони, імовірно, були завезені випадково. Ймовірно, це також стосується знахідок на Північній території Австралії. Ще одна популяція *Cithaeron praedonius* O. Pickard-Cambridge, 1872 була виявлена у Флориді, США, є інформація про стабільну популяцію та розмноження. (Особисте повідомлення Джозефа Стайлза).

На сьогодні відомо 11 видів, що належать всього до 2 родів – *Inthaeron* та *Cithaeron*.



Рис. 283. *Cithaeron praedonius* O. P.-Cambridge, 1872 з родини Cithaeronidae.

**Родина Корінніди (Corinnidae)** – родина аранеоморфних павуків. Ця родина, як і деякі інші споріднені родини, має заплутану таксономічну історію. Колись ця родина була частиною великого всеохоплюючого таксону Clubionidae, тепер значно меншого. Оригінальні представники родини Corinnidae схожі лише тим, що вони мають вісім очей, розташованих у два ряди, конічні передні павутинні залози, які торкаються і, переважно, є ці павуки мандрівними хижаками, що будують свої шовкові укриття або мішечки, переважно, на кінцях рослин, між листям, під корою або під скелями.

У 2014 році арахнолог Мартін Рамірес визначив цю родину у вузькому значенні, включаючи лише підродини Corinninae і Castianeirinae. Дві колишні підродини Corinnidae тепер розглядаються як окремі родини: Phrurolithidae і Trachelidae. На сьогодні вважається, що Corinnidae містить 71 рід і понад 800 видів по всьому світу. Поширені по всьому світу, крім Антарктиди та крайньої півночі.

Представники роду *Castianeira* імітують мурах. Інші коринідні мурахоподібні роди включають *Mazax*, *Murgessium* і *Murgessotyrus*. Рід *Corinna* є типовим родом для родини і включає маленьких бігаючих павуків. Роди:



Abapeba	Crinopseudoa	Mazax	Procopius
Aetius	Cycais	Medmassa	Pronophaea
Allomedmassa	Disnyssus	Megalostrata	Psellocoptus
Apochinomma	Echinax	Melanesotypus	Pseudocorinna
Arushina	Ecitocobius	Merenius	Scoreccia
Attacobius	Erendira	Messapus	Septentrinna
Austrophaea	Falconina	Methesis	Serendib
Battalus	Fluctus	Myrmecium	Simonestus
Brachyphaea	Graptartia	Myrmecotypus	Sphecotypus
Cambalida	Griswoldella	Nucastia	Spinirta
Castianeira	Hortipes	Nyssus	Stethorrhagus
Castoponera	Humua	Olbus	Tapixaua
Coenoptychus	Ianduba	Ozcopa	Ticopa
Copa	Iridonyssus	Parachemmis	Tupirinna
Copuetta	Kolora	Paradiestus	Vendaphaea
Corinna	Leichhardtus	Paramedmassa	Wasaka
Corinnomma	Leptopicia	Poecilipta	Xeropigo
Creugas	Mandaneta	Pranburia	



Рис. 284. *Copa flavoplumosa* Simon, 1886 з родини Corinnidae.

**Родина Мандрівні павуки або Ктеніди (Ctenidae)** – родина аранеоморфних павуків, що включає бразильських мандрівних павуків. Ці павуки мають характерну поздовжню борозенку у верхній і задній частині овального панцира головогрудей, подібну до аналогічної структури павуків родини Amaurobiidae. Ці павуки – нічні мисливці з добре розвиненими отруйними залозами. Мандрівні павуки полюють в тому числі на велику здобич, в тому числі на земноводних, наприклад, на такі види земноводних як *Dendropsophus branneri* (Cochran, 1948). Незважаючи на те, що ці павуки відомі як небезпечні для людини, лише деякі представники

роду *Phoneutria* мають отруту, яка є небезпечною для людини, але хімічний склад отрути павуків цієї родини погано досліджений, тому до всіх великих ктенід слід ставитися з обережністю.



Рис. 285. *Phoneutria nigriventer* (Keyserling, 1891) з родини Stenidae.

Ці павуки поширені в Північній Америці (крім крайньої півночі), У тропіках Південної Америки, в Африці – в Сахарі та на південь від неї, в Індії, Індокитаї, на Далекому Сході – в Японії та Кореї, В Індонезії та Австралії.

Всього в світовій фауні відомо 533 види павуків-ктенід з 49 родів:

Acantheis – 9 видів, Азія	Stenus – 157 видів, Африка, вся Америка, Океанія, Азія, Кариби
Acanthoctenus – 13 видів, Південна і Центральна Америка, Кариби	Diallomus – 2 види, Цейлон
Africastenus – 21 вид, Африка, Індія	Eporoctenus – 8 видів, Південна Америка, Кариби
Afroneutria – 6 видів, Африка	Gephyroctenus – 9 видів, Бразилія, Перу
Amauropelma – 24 види, Азія, Австралія	Isoctenus – 15 видів, Бразилія, Аргентина
Amicactenus – 4 види, Африка	Janusia – 1 вид, Австралія
Anahita – 29 видів, Африка, Азія, ЗСА	Kiekie – 11 видів, Колумбія, Центральна Америка, Мексика
Ancylometes – 11 видів, Південна та Центральна Америка	Leptoctenus – 6 видів, Австралія, Північна і Центральна Америка
Arolania – 1 вид, Сейшели	Macroctenus – 5 видів, Гвінея
Arctenus – 1 вид, Кенія	Mahafalytenus – 7 видів, Мадагаскар
Asthenoctenus – 6 видів, Південна Африка	Montescueia – 1 вид, Аргентина
Bengalla – 1 вид, Австралія	Nimbanahita – 1 вид, Гвінея
Vulboctenus – 3 види, Бразилія	Nothroctenus – 9 видів, Бразилія, Болівія, Парагвай
Califorctenus – 1 вид, Каліфорнія (ЗСА)	Ohvida – 9 видів, Куба
Caloctenus – 6 видів, Ефіопія, Південна Африка	Parabatinga – 1 вид, Південна Америка
Celaetycheus – 10 видів, Бразилія	Perictenus – 1 вид, Гвінея
Centroctenus – 11 видів, Південна Америка	Petaloctenus – 5 видів, Африка
Chococtenus – 15 видів, Еквадор, Колумбія	
Siba – 2 види, Куба, Гаїті	



Phoneutria – 9 видів, Південна Америка  
 Phymatoctenus – 3 види, Бразилія, Гвіана,  
 Коста-Ріка  
 Piloctenus – 4 види, Гвінея, Того, Берег Слової  
 Кістки  
 Sinoctenus – 1 вид, Китай  
 Spinoctenus – 11 видів, Колумбія

Thoriosa – 4 види, С'єра-Леоне, Екваторіальна  
 Гвінея  
 Tosa – 2 види, Бразилія  
 Trogloctenus – 2 види, Конго  
 Trujillina – 3 види, Кариби  
 Tuticanus – 2 види, Еквадор, Перу  
 Viracucha – 7 видів, Південна Америка  
 Wiedenmeyera – 1 вид, Венесуела

**Родина Ціатоліпіді (Cyatholipidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана Еженом Сімоном у 1894 році. Більшість живе у вологих гірських лісах, хоча деякі види, включаючи *Scharffia rossi* Griswold, 1997, живуть у сухих регіонах савани. Вони зустрічаються в Африці, включаючи Мадагаскар, в Новій Зеландії та в Австралії, а також один вид (*Pokennips dentipes* (Simon, 1894)) на Ямайці. Більшість представників цієї родини живе на нижній поверхні горизонтальних тенет, що мають форму листка. Викопні види трапляються в еоценових біттерфільдському і балтійському бурштині, що свідчить про ширше географічне поширення цієї родини в минулому.



Рис. 286. *Haneea raturau* Forster, 1988 з родини Cyatholipidae.

На сьогодні відомо 59 видів, що належать до 23 родів:

Alaranea – 4 види, Мадагаскар  
 Buibui – 5 видів, Африка  
 Cyatholipus – 6 видів, Південна Африка  
 Forstera – 1 вид, Австралія  
 Haneea – 1 вид, Нова Зеландія  
 Ilisoa – 3 види, Південна Африка  
 Isicabu – 5 видів, Танзанія, Південна Африка  
 Kubwa – 1 вид, Танзанія  
 Lordhowea – 1 вид, Австралія

Matilda – 1 вид, Австралія  
 Pematatu – 3 види, Кенія  
 Pokennips – 1 вид, Південна Африка  
 Scharffia – 4 види, Танзанія, Кенія, Малаві  
 Teemenaarus – 1 вид, Австралія  
 Tekella – 5 видів, Нова Зеландія  
 Tekellatus – 1 вид, Австралія  
 Tekelloides – 2 види, Нова Зеландія  
 Ubacisi – 1 вид, Південна Африка

Ulwembua – 7 видів, Мадагаскар, Південна Африка, Танзанія  
 Umwani – 2 види, Малаві, Танзанія  
 Uvik – 1 вид, Конго, Уганда  
 Vazaha – 1 вид, Мадагаскар  
 Wanzia – 1 вид, Камерун, Екваторіальна Гвінея

† Balticolipus – Еоцен, Балтійський бурштин  
 † Cyathosuccinus – Еоцен, Балтійський бурштин  
 † Erigolipus – Еоцен, Балтійський бурштин  
 † Spinilipus – Еоцен, Балтійський бурштин  
 † Succinilipus – Еоцен, Балтійський бурштин

**Родина Цібеніди (Cybaeidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана Натаном Бенксом у 1892 році. Поширені переважно в Голарктиці, деякі види зустрічають в південно-східній Азії, Індонезії, на півночі Південної Америки.



Рис. 287. *Blabomma californicum* (Simon, 1895) з родини Cybaeidae.

Всього в світовій фауні відомо 282 види, що належать до 19 родів:

Allocybaeina – 1 вид, ЗСА  
 Blabomma – 11 видів, ЗСА, Корея  
 Calymmaria – 31 вид, ЗСА, Канада, Мексика  
 Cedicoides – 4 види, Туркменістан, Таджикистан, Узбекистан  
 Cedicus – 5 видів, Азія  
 Curyphoesa – 12 видів, Азія, Європа, Північна Америка  
 Curyphoesina – 1 вид, Чорногорія  
 Cybaeina – 3 види, ЗСА  
 Cybaeota – 4 види, ЗСА, Канада  
 Cybaeozuga – 1 вид, ЗСА

Cybaeus – 198 видів, Азія, Північна Америка, Європа, Перу  
 Dirksia – 2 види, ЗСА, Франція  
 Ethobuella – 2 види, ЗСА, Канада  
 Neocuryphoesa – 2 види, ЗСА  
 Paracedicus – 7 видів, Азія  
 Symposia – 6 видів, Венесуела, Колумбія  
 Tuberta – 2 види, Азербайджан, Італія  
 Vagellia – 1 вид, Індонезія  
 Willisus – 1 вид, ЗСА  
 Yorima – 6 видів, ЗСА, Куба  
 † Vectaraneus – 1 вид, Еоцен, острів Вайт



**Родина Циклоктеніди (Cycloctenidae)** – родина аранеоморфних павуків, що вперше була описана і описана арахнологом Еженом Сімоном у 1898 році. Живуть виключно в Австралії, Індонезії та Новій Зеландії. Рід *Cycloctenus* живе в Австралії та Новій Зеландії, вперше описаний арахнологом Л. Кохом у 1878 році. Спочатку цей рід віднесли до родини Pisauridae, потім перенесли до родини Тохорідає через характерне розташування очей, зокрема збільшених задньобочкових очей. Потім цей рід виділили разом з іншими спорідненими родами в окрему родину Cycloctenidae у 1967 році.



Рис. 288. *Cycloctenus abyssinus* Urquhart, 1890 з родини Cycloctenidae.

На сьогодні відомо 80 видів, що належать до 8 родів:

<i>Cycloctenus</i> – 17 видів, Австралія, Нова Зеландія	<i>Paravoca</i> – 2 види, Нова Зеландія
<i>Galliena</i> – 1 вид, Індонезія	<i>Plectrophanes</i> – 5 видів, Нова Зеландія
<i>Ogerukia</i> – 24 види, Нова Зеландія	<i>Toxopsiella</i> – 12 видів, Нова Зеландія
<i>Rakeha</i> – 18 видів, Нова Зеландія	<i>Uzakia</i> – 1 вид, Нова Зеландія

**Родина Сіткові ловці або Дейнопіди (Deinopidae)** – родина аранеоморфних крібелітних павуків. Ця родина павуків вперше описана арахнологом Карлом Людвігом Кохом у 1850 році. Павуки цієї родини паличкоподібні – з видовженим тілом. Вони мають дуже своєрідний спосіб полювання: ловлять здобич, натягуючи павутину на передніх ногах, перш ніж кинути цю сітку на здобич вперед. Ці незвичайні павутини розтягуються вдвічі або втричі, від своїх розмірів в розслабленому стані, обплутуючи будь-яку здобич, яка їх торкнеться. Задні серединні очі

характеризуються досконалим нічним зором, що дозволяє їм точно закидати сіті на жертву в умовах слабкого освітлення. Ці очі більші за інші, тому іноді здається, що ці павуки мають лише два ока. Павуки з роду *Deinopis*, яких ще називають «павуки з обличчям огра» (міфічна істота, людоджер) – найвідоміший рід цієї родини. Дослідникам справді голова цього павука нагадала обличчя тої казкової істоти. До цієї родини також входять так звані «горбаті павуки» – павуки з роду *Menneus*.



Рис. 289. Голова павука *Deinopis spinosa* Marx, 1889 з родини Deinopidae.



Рис. 290. Полювання павука *Deinopis spinosa* Marx, 1889 з родини Deinopidae.

Павуки Дейнопіди поширені в тропіках по всьому світу від Австралії до Африки та Америки. У Флориді дейнопіси вдень часто висять вниз головою на шовковій нитці під листям. Вночі вони з'являється, щоб практикувати свій незвичайний метод полювання на безхребетних – накидання на жертву сітки, яку вони плетуть між передніми ногами. Очі цих павуків здатні збирати доступне світло ефективніше, ніж очі котів і сов, ці очі більше ніж у 2000 разів світлочутливіші ніж очі людини, ці очі здатні вловлювати світло, незважаючи на відсутність відбивного шару (*taretum lucidum*); натомість у цих павуків щоночі в очах утворюється велика ділянка світлочутливої мембрани, і оскільки в очах павукоподібних немає райдужки, на світанку вона знову швидко руйнується. При цьому мембрана перетворюється на везикули, які потім лізуються в міжрабдонеуральній цитоплазмі. Чутливі волоски та рецептори дозволяють цим павукам вловлювати звуки.

Павуків роду *Deinopis* ще називають павуками-гладіаторами – за різновидністю гладіаторів у давньому римі, що були озброєні сіткою, яку вони кидали на ворога. Цей рід павуків-дейнопід вперше описав арахнолог В. С. МакЛі в 1839 році. Рід широко поширений в тропіках і субтропіках. Свою здобич вони ловлять за допомогою спеціально сплетеної «сітки». Назва роду походить від грецького *δεινός* (*deinos*), що означає «страшний», і *opis*, що означає «зовнішній вигляд» - це стосується їхніх «обличчя огра».

На сьогодні відомо 67 видів та 3 роди:

*Asianopis* – 33 види, Азія, Океанія, Африка

*Deinopis* – 20 видів, Всі континенти, крім півночі Голарктики та Антарктиди

*Menneus* – 14 видів, Африка, Океанія

**Родина Літоральні павуки або Дезіди (*Desidae*)** – родина аранеоморфних павуків. Родина названа по типовому роду *Desis*, представники якого живуть у дуже незвичайному місці – у зоні припливів та відпливів, на літоралі. Останніми роками систематика родини була переглянута, і тепер ця родина павуків також включає такі роди як *Vadumna* та *Phryganoporus*, що не мають стосунку до літоралі. У 2017 році родина *Amphinectidae* була об'єднана з родиною *Desidae*. Натомість була виділена окремо родина *Toxoridae*. Ті приливні павуки, які справді є морськими видами, зазвичай живуть у мушлях молюсків та в мушлях вусоногих, які вони вкривають павутинним шовком. Це дозволяє їм підтримувати повітряний міхур в мушлі під час припливу. Вони виходять вночі, щоб поживитися різними дрібними членистоногими, які мешкають у припливно-відливній зоні.

Павуки родини *Desidae* переважно зустрічаються в Південній Америці та Австралазії, а деякі види досягають півночі Малайзії. Павук *Metaltella simoni* (Keyserling, 1878) був інтродукований на більшій частині півдня З'єднаних Штатів (виявлений в Каліфорнії, Луїзіані, Міссісіпі та Флориді) і вважається інвазивним видом у Флориді. Є побоювання, що це може знищити місцевий вид титаноєцидів (*Titanoecidae*) *Titanoeca brunnea* Emerton, 1888.

На сьогодні відомо 330 видів, що належать до 60 родів:

*Akatorea* – 2 види, Нова Зеландія

*Amphinecta* – 11 видів, Нова Зеландія

*Austmusia* – 3 види, Австралія

*Vadumna* – 16 видів, Океанія, Азія, Північна Америка, Уругвай

*Baiami* – 9 видів, Австралія

*Bakala* – 1 вид, Австралія

*Barahna* – 8 видів, Австралія

*Buuyina* – 2 види, Австралія

*Calacadia* – 7 видів, Чилі

*Cambridgea* – 31 вид, Нова Зеландія

*Canala* – 3 види, Нова Каледонія

*Cicirra* – 1 вид, Австралія

*Colcarteria* – 3 види, Австралія

*Corasoides* – 10 видів, Нова Гвінея, Австралія

*Cunnawarra* – 2 види, Австралія

*Desis* – 14 видів, Африка, Еквадор, Азія, Океанія

*Dunstanoides* – 9 видів, Нова Зеландія

*Eprimecinus* – 4 види, Австралія

*Forsterina* – 9 видів, Австралія

*Goyenia* – 10 видів, Нова Зеландія

Nelsonia – 1 вид, Нова Зеландія  
Holomamoëa – 1 вид, Нова Зеландія  
Huara – 12 видів, Нова Зеландія  
Ischalea – 3 види, Мадагаскар, Маврикій, Нова  
Зеландія  
Jalkaraburra – 1 вид, Австралія  
Keera – 1 вид, Австралія  
Lathyarcha – 3 види, Австралія  
Magua – 1 вид, Австралія  
Makora – 5 видів, Нова Зеландія  
Mamoëa – 19 видів, Нова Зеландія  
Mangareia – 2 види, Нова Зеландія  
Maniho – 10 видів, Нова Зеландія  
Manjala – 3 види, Австралія  
Matachia – 5 видів, Нова Зеландія  
Mesudus – 3 види, Нова Зеландія  
Metaltella – 6 видів, вся Америка  
Namandia – 1 вид, Австралія  
Nanocambridgea – 1 вид, Нова Зеландія  
Neororea – 2 види, Нова Зеландія  
Notomatachia – 3 види, Нова Зеландія

Nuisiana – 1 вид, Нова Зеландія  
Oparara – 2 види, Нова Зеландія  
Panoa – 4 види, Нова Зеландія  
Paramamoëa – 10 видів, Нова Зеландія  
Paramatachia – 5 видів, Австралія  
Penaoola – 2 види, Австралія  
Phryganoporus – 5 видів, Австралія  
Pitonga – 1 вид, Північна Австралія  
Poaka – 1 вид, Нова Зеландія  
Porteria – 1 вид, Чилі  
Quemusua – 4 види, Австралія  
Rangitata – 1 вид, Нова Зеландія  
Rapua – 1 вид, Нова Зеландія  
Reinga – 5 видів, Нова Зеландія  
Rorea – 2 види, Нова Зеландія  
Syrorisa – 1 вид, Австралія  
Tanganoides – 6 видів, Австралія  
Taurongia – 2 види, Австралія  
Tuakana – 2 види, Нова Зеландія  
Waterea – 1 вид, Нова Зеландія



Рис. 291. *Badumna insignis* L. Koch, 1872 ♀ з родини Desidae.



**Родина Конусопрядильні або Дігуетіди (Diguetaeidae)** — це шестиокі павуки-гаплогіни, які живуть у заплутаних у порожнистих тенетах, створюючи конусоподібне центральне місце, де вони ховаються та відкладають яйця. Це невелика родина, що складається лише з двох родів, що мають розірваний (диз'юнктивний ареал) – частина ареалу на південному заході З'єднаних Штатів і Мексики та частиною ареалу в Південній Америці. Види роду *Digueta* зазвичай будують свої мережі в чагарниках або між кактусами. Вони мають таке ж розташування очей, як і отруйні павуки-відлюдники (родина *Sicariidae*), але жоден з них не є небезпечним для людини.



Рис. 292. *Digueta canities* (McCook, 1899) з родини Diguetaeidae.

Цю групу павуків вперше виділив та описав арахнолог Ф. О. Пікард-Кембридж у 1899 році як підродину *Diguetiinae* родини *Scytodidae*. Ця група була виділена як окрема родина аранеоморфних павуків Віллісом Дж. Герчем і отримала назву «*Diguetaeidae*». Використання подвійного «і» Пікарда-Кембриджа є правильним відповідно до статті 29.3 Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури, оскільки назва заснована на роді *Digueta*. У 2004 році арахнолог Йорг Вондерліх запропонував понизити статус родини до підродини, цього разу родини *Plectreuridae*.

На сьогодні відомо 16 видів, що належать до 2 родів: *Digueta* (12 видів), *Segestrioides* (4 види).

**Родина Дрімусиди (Drymusidae)** — родина аранеоморфних павуків. Вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1893 році та піднесена статусу родини Пеккою Т. Лехтіненом у 1986 році. На сьогодні до родини *Drymusidae* належать 2 роди:

*Drymusa* — 12 видів, Кариби, Коста-Ріка, Південна Америка

*Izithunzi* — 5 видів, Південна Африка

Рід *Drymusa* ще називають несправжніми павуками-скрипачами. Рід був описаний арахнологом Еженом Сімоном у 1892 році. Ці павуки морфологічно нагадують павуків-скрипалів (*Loxosceles*), але їхні укуси не вважаються небезпечними з медичної точки зору. Спочатку рід був віднесений до павуків-плювак, у 1981 році цей рід перемістили до родини

Loxoscelidae (тепер це синонім родини Sicariidae), потім до окремої родини Drymusidae у 1986 році.



Рис. 293. *Drymusa nubila* Simon, 1892 з родини Drymusidae.



Рис. 294. *Galianoella leucostigma* (Mello-Leitão, 1941) з родини Gallieniellidae.

**Родина Галлієнієлліди (Gallieniellidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана Дж. Мілло в 1947 році. Спочатку вважалося, що ця родина ендемічна для Мадагаскару, поки види цієї родини не були виявлені також у південній Кенії, північно-східній Аргентині та в Австралії. Рід *Drassodella* був переведений з родини Gnaphosidae до родини Gallieniellidae у 1990 році. Павуки цієї родини спеціалізуються на полюванні на мурах. На сьогодні відомо 68 видів, що належать до 10 родів:

*Austrachelas* – 10 видів, Південна Африка  
*Drassodella* – 19 видів, Південна Африка  
*Galianoella* – 1 вид, Аргентина  
*Gallieniella* – 4 види, Мадагаскар, Коморські острови  
*Legendrena* – 7 видів, Мадагаскар

*Meedo* – 13 видів, Австралія  
*Neato* – 7 видів, Австралія  
*Oreo* – 5 видів, Австралія  
*Peeto* – 1 вид, Австралія  
*Questo* – 1 вид, Австралія

**Родина Великопазурні павуки або Градунгуліди (Gradungulidae)** – родина аранеоморфних павуків, ендемічних для Австралії та Нової Зеландії. Це середні та великі павуки-гаплогіни з трьома кігтями та двома парами книжкових легень, схожих на легені павуків групи *Megalomorphae*. Деякі види майструють розгалужені павутинні тенета з верхнім відступаючим клубком і з'єднувальними нитками з риштуваннями. Це підтримує приклеєну до землі платформу для захоплення здобичі, подібну до сходів. Павуки роду *Progradungula* - великі павуки з довгими ногами. На сьогодні відомо 16 видів, що належать до 7 родів:

*Gradungula* – 1 вид, Нова Зеландія  
*Kaiya* – 4 види, Австралія  
*Macrogradungula* – 1 вид, Австралія  
*Piapoa* – 1 вид, Нова Зеландія

*Progradungula* – 2 види, Австралія  
*Spelungula* – 1 вид, Нова Зеландія  
*Tarlina* – 6 видів, Австралія



Рис. 295. *Gradungula sorenseni* Forster, 1955 з родини Gradungulidae.



**Родина Двохвості павуки або Стовбурові павуки або Герсіліїди (Hersiliidae)** – родина тропічних і субтропічних аранеоморфних павуків. Ця група павуків була вперше описана Тамерланом Тореллом у 1869 році. Цих павуків називали ще ко відомих як стовбурні павуки за їх схильність полювати на стовбурах дерев.



Рис. 296. *Hersilia savignyi* Lucas, 1836 з родини Hersiliidae.

Ці павуки мають дві видовжені павутинні бородавки, які майже такі ж завдовжки, як їхнє черевце, за що ці павуки отримали ще одну назву — «двохвості павуки». Розмір цих павуків коливається від 10 до 18 мм. Замість того, щоб використовувати павутину, яка безпосередньо захоплює здобич, вони накладають легкий шар ниток на ділянку кори дерева та чекають, поки комаха заблукає на цю ділянку. Коли це відбувається, вони оплітають жертву павутиною. Коли комаха знерухомлена, вони прокушують її через новоутворений кокон.

Поширені в тропіках і субтропіках на південь від 40° північної широти. Лише кілька видів долають на північ цю межу. Ці павуки є акрібеллятними – у цих павуків відсутні крібелли (перфоровані пластини, які виробляють численні, винятково тонкі нитки шовку), і їх можна впізнати за парою надзвичайно довгих павутинних бородавок, розташованих на кінчику черевця. Ці павуки мають вісім очей, що розташовані двома вигнутими рядами. Це павуки малих або середніх розмірів, активні вдень і вночі. Вони дуже добре маскуються на стовбурах дерев – забарвленням схожі на кору дерев. Випокні види відомі починаючи з Сенманської епохи Крейдяного періоду – з бірманського бурштину.

На сьогодні відомо 206 видів, що належать до 16 родів:

- |  |   |
|--|---|
| Bastanius – 2 види, Іран                                 | Iviraiva – 2 види, Південна Америка                         |
| Deltshevia – 2 види, Туркменістан, Узбекистан, Казахстан | Murrcicia – 6 видів, Азія, Африка                           |
| Duninia – 4 види, Туркменістан, Іран                     | Neotama – 9 видів, Південна Африка, майже вся Америка, Азія |
| Hersilia – 78 видів, Африка, Азія, Океанія               | Ovtsharenkoia – 1 вид, Центральна Азія                      |
| Hersiliola – 12 видів, Азія, Африка, Іспанія             | Prima – 1 вид, Мадагаскар                                   |



Promurrigia – 1 вид, Цейлон  
Tama – 1 вид, Іспанія, Португалія, Алжир  
Tamopsis – 50 видів, Австралія, Індонезія,  
Нова Гвінея  
Tutotama – 8 видів, Африка  
Yabisi – 2 види, ЗСА, Кариби  
Yruuera – 3 види, Південна Африка

† Burmesiola – бірманський бурштин,  
Сеноман, Крейдяний період  
† Fictotama – домініканський бурштин, Еоцен  
† Gerdia – балтійський бурштин, Еоцен  
† Gerdiopsis – балтійський бурштин, Еоцен  
† Gerdiorum – балтійський бурштин, Еоцен

**Родина Гомалоніхіди (Homalonychidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. До цієї родини належить всього один рід *Homalonychus*. Цей рід вперше описав арахнолог Георг Маркс у 1891 році. Станом на жовтень 2023 року цей рід містить лише два види: *Homalonychus selenopoides* Marx, 1891 і *Homalonychus theologus* Chamberlin, 1924. Ці види зустрічаються на півдні З'єднаних Штатів Америки і в Мексиці: *Homalonychus theologus* Chamberlin, 1924 здебільшого зустрічається на захід від річки Колорадо, тоді як *Homalonychus selenopoides* Marx, 1891 здебільшого зустрічається на сході, з деякими популяціями в Долині Смерті та поблизу Мерк'юрі, Невада. Ці павуки не майструють павутини і зазвичай ховаються під камінням або під мертвою рослинністю. Принаймні два північноамериканські види живуть у пустелях, до яких вони пристосовані за кольором і спеціалізованими щетинками, які дозволяють їм прикріплювати до себе пісок і дрібний ґрунт. Вони також частково зариваються в пісок.



Рис. 297. *Homalonychus selenopoides* Marx, 1891 з родини Homalonychidae.

**Родина Гуттоніїди (Huttoniidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків-екрібеллатів. Родина включає всього один рід *Huttonia*, що містить тільки один вид - *Huttonia palpimanoides* O. Pickard-Cambridge, 1880, що живе в Новій Зеландії. Живуть на мертвих листках папороті. Вперше цей вид і цю родину описав арахнолог Октавіус Пікард-Кембридж у 1880 році. Спочатку вид був віднесений до родини павуків-мурахоїдів, у 1984 році цей вид був виділений в окрему родину Huttoniidae, в надродині Palpimanoidea. Найдавніші викопні рештки павуків родини Huttoniidae знайдені в кампанському бурштині Крейдяного періоду з Альберти та Манітоби, Канада. Це подовжило відомий геологічний вік існування родини Huttoniidae на

приблизно на 80 мільйонів років, підтверджуючи теорію, що стверджує, що вид *Huttonia palpimanoides* O. Pickard-Cambridge, 1880 - витіснений реліктовий вид. Ймовірно, ці павуки найбільш тісно пов'язані з нині вимерлою родиною Spatiatoridae. Хоча описано лише один вид, вважається, що існує ще близько двадцяти неописаних видів.



Рис. 298. *Huttonia palpimanoides* O. Pickard-Cambridge, 1880 з родини Huttoniidae.

**Родина Лампоніди (Lamponidae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1893 році. Родина містить близько 198 описаних видів у 23 родах, більшість з яких є ендемічними для Австралії, з родом *Centrocavia*, ендемічним для Нової Каледонії, і два види з роду *Lampona* - *Lampona cylindrata* (L. Koch, 1866), *Lampona murina* L. Koch, 1873, які також зустрічаються в Новій Зеландії, де він загальновідомий як павук «Білий хвіст». *Lampona rapua* Platnick, 2000 є ендеміком Нової Гвінеї, де також зустрічаються два австралійських види (*Centrothele mutica* (Simon, 1897), *Lamponova wau* Platnick, 2000). На сьогодні відомі наступні роди цієї родини:

Підродина *Centrothelinae*

Рід *Asadipus* – 20 видів, Австралія  
 Рід *Bigenditia* – 2 види, Австралія  
 Рід *Centrocavia* – 3 види, Нова Каледонія  
 Рід *Centroina* – 11 видів, Австралія  
 Рід *Centrothele* – 10 видів, Австралія  
 Рід *Centsymplia* – 1 вид, Австралія

Рід *Graycassis* – 10 видів, Австралія  
 Рід *Longeri* – 8 видів, Австралія  
 Рід *Notsodipus* – 18 видів, Австралія  
 Рід *Prionosternum* – 3 види, Австралія  
 Рід *Queenvic* – 4 види, Австралія

Підродина Lamponinae

Рід Lampona – 57 видів, Австралія  
Рід Lamponata – 1 вид, Австралія  
Рід Lamponoga – 3 види, Австралія  
Рід Lamponella – 10 видів, Австралія  
Рід Lamponicta – 1 вид, Австралія  
Рід Lamponina – 6 видів, Австралія

Рід Lamponoides – 1 вид, Австралія  
Рід Lamponova – 1 вид, Австралія, Нова  
Зеландія  
Рід Lamponusa – 1 вид, Австралія  
Рід Platylampona – 1 вид, Австралія

Підродина Pseudolamponinae

Рід Paralampona – 8 видів, Австралія

Рід Pseudolampona – 12 видів, Австралія



Рис. 299. *Lampona cylindrata* (L. Koch, 1866) з родини Lamponidae.

До цієї родини належать так звані Білохвості павуки — це павуки з роду *Lampona*, що походять із південної та східної Австралії, і названі так через білуваті кінчики на кінці їхніх черевців. Розмір тіла до 18 мм, розмах ніг 28 мм. Поширеними видами є *Lampona cylindrata* (L. Koch, 1866) і *Lampona murina* (L. Koch, 1873). Обидва ці види були завезені в Нову Зеландію. Білохвості павуки — бродячі мисливці, які шукають і отруюють здобич, а не плетуть павутину, щоб її зловити; їх улюбленою здобиччю є інші павуки. Повідомляється, що вони кусають людей, викликаючи такі наслідки, як поява червоних плям на шкірі, місцевий свербіж, набряк і біль. У рідкісних випадках укуси можуть викликати нудоту, блювоту, нездужання або головний біль. Хоча виразки та некроз приписують укусам цих павуків, наукові дослідження Ісбістера та Грея (2003) показали, що ці наслідки мали інші причини, переважно інфекції. Дослідження 130 укусів білохвостого павука не виявило некротичних виразок або підтверджених інфекцій.



**Родина Лептонетіди (Leptonetidae)** — родина маленьких аранеоморфних павуків, пристосованих жити в темних і вологих місцях, в тому числі в печерах. Родина є відносно примітивною і виникла приблизно в середньому юрському періоді. Вперше вони були описані Еженом Сімоном у 1890 році. Лептонетиди невеликі павуки, більшість з них має загальну довжину від 2 до 5 мм. Зазвичай вони мають блідий колір і мають зеленуватий або блакитний блиск через мікроскопічну текстуру кутикули їхнього екзоскелету.



Рис. 300. *Taushaneta anopica* (Gertsch, 1974) з родини Leptonetidae.

Ті види, які зберегли свої очі, мають 6 очей, розташованих характерним візерунком, із задньою парою, віддаленою від інших. Якщо павук з цієї родини втрачає ногу, вона зазвичай відділяється від решти тіла у з'єднанні між колінною чашечкою та великогмілковою кісткою, а не в з'єднанні тазика/вертлюга. Живуть у Північній та Центральній Америці, у Середземномор'ї, на сході Китаю, в Кореї та в Японії. Всього на сьогодні відомо 365 видів, що належать до 21 роду:

- |   |                                       |
|---|---------------------------------------|
| Appaleptoneta – 7 видів, ЗСА                    | Montanineta – 1 вид, ЗСА              |
| Barusia – 5 видів, Чорногорія, Хорватія, Греція | Neoleptoneta – 8 видів, Мексика       |
| Calileptoneta – 9 видів, ЗСА                    | Ozarkia – 9 видів, ЗСА                |
| Cataleptoneta – 7 видів, Азія, Європа           | Paraleptoneta – 2 види, Алжир, Італія |
| Chisoneta – 4 видів, ЗСА, Мексика               | Protoleptoneta – 4 види, Європа       |
| Falcileptoneta – 49 види, Японія, Корея         | Rhyssoleptoneta – 2 види, Китай       |
| Jingneta – 9 видів, Китай                       | Sulcia – 8 видів, Європа              |
| Leptoneta – 50 видів, Європа, Азія, Алжир       | Taushaneta – 19 видів, ЗСА            |
| Leptonetela – 118 видів, Греція, Азія           | Teloleptoneta – 1 вид, Португалія     |
| Longileptoneta – 14 видів, Корея                | Yueleptoneta – 1 вид, Китай           |
| Masirana – 23 види, Японія, Корея               |                                       |



**Родина Малькариди (Malkaridae)** — невелика родина аранеоморфних павуків, вперше описана Валері Тоддом Девісом у 1980 році. У 2017 році родина Pararchaeidae стала синонімом родина Malkaridae. Ці павуки поширені в Австралії, Новій Зеландії, Чилі та Аргентині. На сьогодні відомо 46 видів, що належать до 11 родів:

Anarchaea – 4 види, Австралія  
 Carathea – 2 види, Австралія  
 Chilenodes – 1 вид, Чилі, Аргентина  
 Flavarchaea – 8 видів, Австралія  
 Forstrarchaea – 1 вид, Нова Зеландія  
 Malkara – 1 вид, Австралія  
 Nanarchaea – 2 види, Австралія

Ozarchaea – 16 видів, Австралія, Нова Зеландія  
 Pararchaea – 1 вид, Нова Зеландія, Океанія  
 Perissopmeros – 7 видів, Австралія  
 Westrarchaea – 3 види, Австралія  
 Whakamoke – 7 види, Нова Зеландія



Рис. 301. *Malkara loricata* Davies, 1980 з родини Malkaridae.

**Родина Мецісмаухеніїди (Mecysmaucheniidae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1895 році. Більшість родів зустрічається в Південній Америці (Чилі та Аргентина), а два роди є ендемічними для Нової Зеландії. Відомо 25 видів, що належать до 7 родів:

Aotearoa – 1 вид, Нова Зеландія  
 Chilarchaea – 1 вид, Чилі, Аргентина  
 Mecysmauchenioides – 2 види, Чилі, Аргентина

Mecysmauchenioides – 17 видів, Чилі, Аргентина  
 Mesarchaea – 1 вид, Чилі  
 Semysmauchenioides – 1 вид, Чилі  
 Zearchaea – 2 види, Чилі

**Родина Мегадіктиніди (Megadictynidae)** — маленька родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Пеккою Т. Лехтіненом у 1967 році. Ці павуки є ендеміками Нової Зеландії. На сьогодні відомо 2 види, що належать до 2 родів: рід Forstertyna з видом *Forstertyna marplei* (Forster, 1970) та рід Megadictyna з видом *Megadictyna thilenii* Dahl, 1906.



Рис. 302. *Zearchaea clypeata* Wilton, 1946 з родини Месусмаученіідає.



Рис. 303. *Megadictyna thilenii* Dahl, 1906 з родини Мегадіктинідає.

**Родина Мітургіди (Miturgidae)** — родина аранеоморфних павуків, яка включає майже 167 видів у 29 родах по всьому світу. Вперше ця родина була описана арахнологом Еженом Симоном у 1886 році. Систематика і класифікація цієї родини були суттєво переглянуті і включають тепер інші родини: Zoridae (назва використовується як синонім) і Xenostenidae. Кілька родів також були видалені з цієї родини, наприклад великий рід Cheiracanthium, який виділений в окрему родину Cheiracanthiidae. Ці павуки живуть в Австралії, Океанії, Південній та Північній Америці, Південній Африці, Індонезії, Середземномор'ї. На сьогодні відомі наступні роди:

Argoctenus – 12 видів, Нова Зеландія, Австралія, Нова-Гвінея	Pseudoceto – 1 вид, Бразилія
Diaprogarta – 5 видів, Австралія	Simonus – 1 вид, Австралія
Elassoctenus – 1 вид, Австралія	Syrisca – 9 видів, Південна Америка, Африка
Eupogarta – 2 види, Австралія	Syspira – 6 видів, ЗСА, Мексика
Hestimodema – 2 види, Австралія	Systaria – 26 видів, Азія, Океанія
Israzorides – 1 вид, Ізраїль	Tamin – 2 види, Індонезія
Mituliodon – 1 вид, Австралія, Тимор	Teminius – 5 видів, вся Америка
Miturga – 17 видів, Австралія	Thasyraea – 2 види, Австралія
Mitzoruga – 3 види, Австралія	Tuxoctenus – 3 види, Австралія
Nuliodon – 1 вид, Австралія	Voraptus – 6 видів, Африка, Індонезія
Odomasta – 1 вид, Австралія	Xantharia – 3 види, Індонезія
Pacificana – 1 вид, Нова Зеландія	Zealocetus – 1 вид, Нова Зеландія
Palicanus – 1 вид, Азія, Сейшели	Zora – 16 видів, Азія, Європа, Північна Америка
Parapostenus – 1 вид, Південна Африка	Zoroidea – 1 вид, Нова Каледонія
Prochora – 2 види, Італія, Азія	



Рис. 304. *Miturga albopunctata* Hickman, 1930 з родини Miturgidae.

**Родина Мірмецікульторіди (Mymecicultoridae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. Включає всього один рід і всього один вид. Рід *Mymecicultor* — монотипний рід північноамериканських павуків родини Mymecicultoridae. Він містить єдиний вид, *Mymecicultor chihuahuensis* Ramírez, Grismado et Ubick, 2019, і вперше був описаний арахнологами М. Х. Раміресом, С. Х. Крісмадо та Д. Убіком у 2019 році. Цей вид поширений



у пустелі Чіуауа, від регіону Біг-Бенд у Техасі до Коауїли та Агуаскальєнтес у Мексиці. Зібрані екземпляри були знайдені в пастках, де найчастіше траплялися три види мурах-жениць: *Pogonomyrmex rugosus* Emery, 1895, *Novomessor albisetosis* Mayr, 1886 і *Novomessor cockerelli* (André, 1893). Ця родина складається з павуків-екрибелят підгрупи Entelegynae. Вони мають два тарзальних кігтики без кігтикових пучків, а самці мають ретролатеральний апофіз гомілки педипальпи. Хоча деякі морфологічні характеристики вказують на спорідненість із родиною Zodariidae або родиною Prodidominae, молекулярно-філогенетичний аналіз показує окрему лінію в межах Entelegynae, і тому цей вид був виділений в окрему родину.

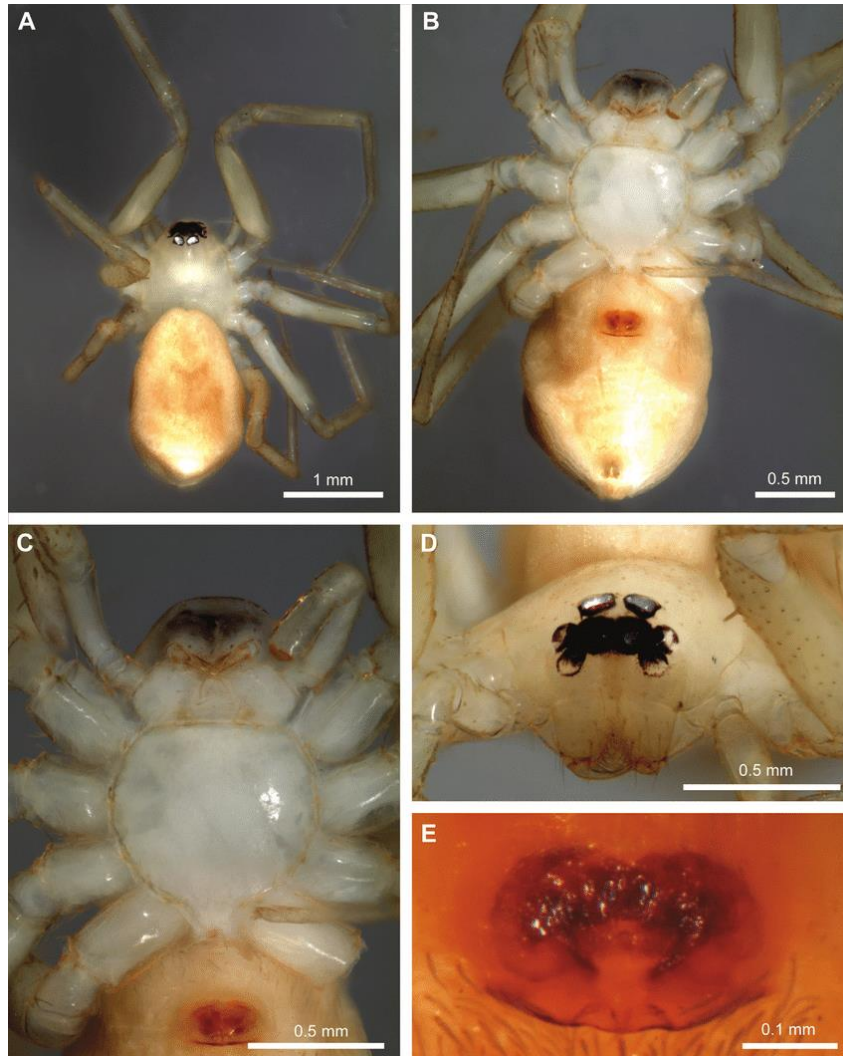


Рис. 305. *Myrmecicultor chihuahuensis* Ramírez, Grismado et Ubick, 2019 з родини Myrmecicultoridae.

**Родина Місменіди (Mysmenidae)** – родина аранеоморфних павуків, що включає 188 описаних видів у 17 родах. Родина є однією з найменш відомих, найменш досліджених павуків, що плетуть мережу у вигляді кола. Це павуки дуже малих розмірів - 0,76 – 3 мм і загадкову поведінку. Ці павуки зустрічаються у вологому середовищі існування, у лісовій підстилці, в печерах. Види зустрічаються в Америці, Африці, Азії, Європі, Новій Гвінеї та на кількох островах Тихого океану. На сьогодні описані наступні роди:

Brasilionata – 1 вид, Бразилія  
 Chanea – 2 види, Китай  
 Chimena – 1 вид, Китай

Drungena – 1 вид, Китай  
 Gaoligonga – 3 види, Китай, В'єтнам  
 Isela – 2 види, Кенія, Південна Африка



Maumena – 13 видів, Північна і Центральна Америка, Кариби, Перу  
 Mengmena – 1 вид, Китай  
 Microdiploena – 21 вид, Африка, ЗСА, Парагвай, Азія, Океанія  
 Mosu – 8 видів, Китай  
 Mysmena – 48 видів, Океанія, Азія, вся Америка, Алжир, Іспанія

Mysmeniola – 1 вид, Венесуела  
 Mysmenopsis – 52 види, вся Америка  
 Phricotelus – 1 вид, Цейлон, Китай  
 Simaoa – 4 види, Китай  
 Trogloneta – 12 видів, Бразилія, Азія, ЗСА  
 Yamaneta – 2 види, Китай



Рис. 306. *Mysmena wawuensis* Lin et Li, 2013 з родини Mysmenidae.

**Родина Нікодаміди (Nicodamidae)** — родина аранеоморфних павуків, що включає близько 31 вид у 7 родах. Це маленькі та середні павуки, які зустрічаються біля землі евкаліптового лісу в невеликих павутинах. Види цієї родини зустрічаються лише в Австралії та Папуа-Новій Гвінеї. У більшості видів головогруди і ноги однорідно червоні, а черевце чорне, за що цю родину іноді називають «червоно-чорними павуками». Родина Nicodamidae була описана і виділена арахнологом Еженом Сімоном у 1897 році для описаного ним в той час виду *Nicodamus dimidiatus* Simon, 1897 (нині *Dimidamus dimidiatus* (Simon, 1897)). Марк Харві опублікував великий огляд родини в 1995 році. На момент публікації огляду родина включала лише два роди: *Nicodamus* з Австралії та Нової Гвінеї та *Megadictyna* з Нової Зеландії. На основі морфологічного кладистичного аналізу Гарві розділив родину на дві підродини, *Nicodaminae* і *Megadictyninae*, і виділив сім нових родів. У 1967 році Пекка Т. Лехтінен припустив, що *Megadictynidae* становлять окрему родину, але це не було прийнято Харві. На основі молекулярно-філогенетичного аналізу Dimitrov et al. Відновили родину *Megadictynidae* у 2017 році, зменшивши *Nicodamidae* до семи родів:

*Ambicodamus* – 11 видів, Австралія

*Dimidamus* – 6 видів, Австралія, Нова Гвінея

*Durodamus* – 1 вид, Австралія

*Litodamus* – 3 види, Австралія

*Nicodamus* – 2 види, Австралія

*Novodamus* – 2 види, Австралія

*Oncodamus* – 2 види, Австралія



Рис. 307. *Dimidamus dimidiatus* (Simon, 1897) з родини Nicodamidae.

**Родина Охіроцерати (Ochyroceratidae)** – родина аранеоморфних шестиоких павуків, що включає 165 описаних видів у 10 родах. Ці павуки є звичайними мешканцями печер і лісової підстилки тропічних лісів Південної Африки, Карибського басейну, Азії та Південної Америки. Види, що належать до цієї родини вважаються екологічними аналогами павуків родини Linyphiidae, що живуть в північній помірній зоні, і особливо різноманітні в Індо-Тихоокеанському регіоні. Павуки родини Ochyroceratidae створюють невеликі, неправильної форми або трикутної форми мисливські тенета в темних, вологих місцях і зазвичай самки носять кокон з яйцями в своїх хеліцерах, поки вони не вилупляться. Це зовсім мініатюрні павучки - довжина тіла у цих павуків від 0,6 до 3,0 міліметрів, а деякі види з дуже довгими ногами (павуки родів *Altherpus*, *Leclercera* – зараз ці роди перенесені до родини *Psilodercidae*) зовні схожі на представників *Pholcidae*. Відмінності між самцями та самками у цих павуків погано вивчені, але принаймні один вид у роду *Theotima* - *Theotima minutissima* (Petrunkevitch, 1929) виявся партеногенетичним. Систематика цих павуків нині переглядається і деякі роди віднесли до родини *Psilodercidae*. На сьогодні відомо наступні роди:

*Dundocera* – 3 види, Ангола

*Euso* – 1 вид, Сейшели

*Fageicera* – 3 види, Куба, Колумбія

*Lundacera* – 1 вид, Ангола

*Ochyrocera* – 56 видів, Кариби, Південна Америка, Мексика, Гватемала, Самоа

*Ouette* – 2 види, Китай, Сейшели

*Psiloochyrocera* – 2 види, Еквадор

*Roche* – 1 вид, Сейшели

*Spreocera* – 89 видів, Південна Америка, Африка, Океанія, Куба

*Theotima* – 16 видів, Панама, Мексика, Кариби, Південна Америка, Африка, Німеччина

† *Priscaleclercera* – 8 видів, бірманський бурштин, Сенноманська епоха, Крейдяний період



Рис. 308. *Theotima minutissima* (Petrunkevitch, 1929) з родини Ochyroceratidae.

**Родина Орсолобіди (Orsolobidae)** – родина аранеоморфних шестиоких павуків, що включає 188 описаних видів у 30 родах. Вперше ця група павуків була описана арахнологом Дж. А. Л. Куком у 1965 році, а в 1985 році ця група павуків була підвищена статусу родини і була виділена з родини Dysderidae. Більшість родів є ендеміками Нової Зеландії та Австралії, але кілька родів зустрічаються в південній Африці та Південній Америці. Станом на квітень 2019 року Всесвітній каталог павуків включає до цієї родини такі роди:

Afrilobus – 3 види, Південна Африка, Малаві	Mallecolobus – 4 види, Чилі
Anopsolobus – 1 вид, Нова Зеландія	Maoriata – 3 види, Нова Зеландія
Ascuta – 14 видів, Нова Зеландія	Orongia – 3 види, Нова Зеландія
Australobus – 1 вид, Австралія	Orsolobus – 9 видів, Чилі, Аргентина
Azaniolobus – 1 вид, Південна Африка	Osornolobus – 17 видів, Чилі
Basibulbus – 3 види, Чилі	Paralobus – 1 вид, Нова Зеландія
Bealeyia – 1 вид, Нова Зеландія	Pounamuella – 8 видів, Нова Зеландія
Calculus – 1 вид, Південна Африка	Subantarctia – 9 видів, Нова Зеландія
Chileolobus – 1 вид, Чилі	Tangata – 17 видів, Нова Зеландія
Cornifalx – 1 вид, Австралія	Tasmanoopops – 30 видів, Австралія
Dugdalea – 1 вид, Нова Зеландія	Tautukua – 1 вид, Нова Зеландія
Duripelta – 17 видів, Нова Зеландія	Turretia – 1 вид, Нова Зеландія
Falklandia – 1 вид, Фолклендські острови	Waiporia – 12 видів, Нова Зеландія
Hickmanolobus – 5 видів, Австралія	Waipoua – 8 видів, Нова Зеландія
Losdolobus – 5 видів, Аргентина, Бразилія	Wiltonia – 9 видів, Нова Зеландія

**Родина Пакулліди (Pacullidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше була описана арахнологом Еженом Сімоном у 1894 році. Цю родину об'єднали з родиною Tetrablemmidae у 1958 році, але потім повернули до статусу родини після великого філогенетичного дослідження в 2017 році. Родина Pacullidae – це трикігтеві павуки з шістьма очима, без крібеллюму. У деяких аспектах вони нагадують павуків з родини Tetrablemmidae, але набагато більші, завжди



перевищують 5 мм в довжину, мають дуже зморшковату кутикулу, а самки не мають великих мембранних судин.



Рис. 309. *Duripelta borealis* Forster, 1956 з родини Orsolobidae.



Рис. 310. *Perania armata* (Thorell, 1890) з родини Pacullidae.



Родина Pacullidae належить до клади Synspermiata, клади павуків-гаплогінів з так званою «синспермою» - інкапсульованими групами з 2 – 4 злитих сперматозоїдів. У межах цієї клади родина Pacullidae об'єднується з чотирма іншими родинами, включаючи Tetrablemmidae, але суттєво відрізняється від цієї родини, будучи найбільш тісно пов'язаною з родиною Diguetidae. Разом із Pholcidae ці чотири родини поміщені в «кладу павуків з втраченими трахеями», групу родин, які втратили задню дихальну систему. На сьогодні відомо 39 видів і 4 нинішніх роди і 1 вимерлий:

Lamania – 8 видів, Камбоджа, Таїланд, Борнео, Малайзія, Сулавесі

Paculla – 8 видів, Малайзія, Нова Гвінея, Борнео

Pegania – 20 видів, В'єтнам, Індонезія, Малайзія, Таїланд, Китай

Sabaha – 2 види, Борнео

† Furcembolus – бірманський бурштин, Сенманська епоха, Крейдяний період

**Родина Пальпоногі (Palpimanidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Тамерланом Тореллом у 1890 році. Ці павуки широко поширені в тропічних і субтропічних регіонах світу, Середземномор'ї, в Узбекистані, але цих павуків немає в Австралії. Ці павуки мають дуже оригінальну морфологію, мають високий ступінь ендемізму.

Найбільш характерними ознаками Palpimanidae є будова передніх ніг, які непропорційно потужні та сильно склеротизовані. Черевце від округлого до овального, рівномірно всипане короткими прямими волосками, які у деяких видів досить щільні, щоб утворити щільно прилягаючу покриву, хоча більшість видів виглядають майже гладкими. Зазвичай головогруді дещо менш волосисті. Черевце рівномірно заокруглене без помітної скульптури, а у багатьох видів витягнуте в форму оливки, вдвічі довше головогрудей, що надає павуку нечітко торпедоподібного вигляду. Замість шести павутинних залоз, як у більшості павуків, у Palpimanidae лише дві. Кольорові візерунки на тілі переважно стримані та прості. Кілька родів, наприклад Diaphorocellus, мають світлі плями на темному черевці. Більшість інших мають коричневий або червонуватий або темний загальний колір, але, переважно просома сильніше склеротизована і темніша за черевце, а також більш глянцева. Існує вісім очей у два ряди по чотири, але у деяких видів зовнішні передні та задні очі розташовані близько один до одного, що змусило деяких дослідників в минулому думати, що очей лише шість. У деяких видів хеліцери мають стимулюючі органи, мікроскопічні вип'ячування з кілочками, які видають звуки, коли павуки труть хеліцерами одна одну. Ймовірна функція полягає в тому, щоб подавати сигнали самцям і самкам під час спаровування, хоча це також може відігравати певну захисну роль.

Поведінка Palpimanidae загалом мало досліджена. Усі види виробляють екрібеллятну шовкову павутину. Вони, звичайно, є мешканцями поверхні землі і не плетуть мисливські тенета, хоча багато з них плетуть собі притулки в норах або під камінням. Принаймні вид *Palpimanus gibbulus* Dufour, 1820 живе в лісовій підстилці або під камінням у сухих ґрунтах. Багато або більшість видів блукають вночі, або полюючи, або шукаючи пару. Під час повільної ходьби вночі вони зазвичай тримають свої дуже сильні перші ноги піднятими попереду, і, зустрівши можливу здобич, вони можуть обережно її відчутти, перш ніж схопити її дуже швидко й сильно.

Відомо 155 видів, що належать до 18 родів:

Anisaedus – 6 видів, Танзанія, Південна Африка

Badia – 1 вид, Сенегал

Boagrius – 2 види, Танзанія, Малайзія, Індонезія

Chedima – 1 вид, Марокко

Chedimanops – 2 види, Конго

Diaphorocellus – 6 видів, Африка

Fernandezina – 15 видів, Південна Африка

Hybosida – 4 види, Сейшели

Hybosidella – 1 вид, Камерун

Ikuma – 2 види, Намібія

*Levumanus* – 2 види, Ізраель, Аравія  
*Notiothops* – 8 видів, Чилі  
*Otiothops* – 48 видів, Кариби, Південна  
 Америка, Панама, Індія  
*Palpimanus* – 36 видів, Азія, Африка,  
 Аргентина, Європа

*Sarascelis* – 7 видів, Африка, Сингапур  
*Scelidocteus* – 7 видів, Африка  
*Scelidomachus* – 1 вид, Ємен  
*Steriphopus* – 4 види, Азія, Сейшели  
 † *Cretaralpus* – Аптіанська епоха, ранній  
 Крейдовий період



Рис. 311. *Palpimanus gibbulus* Dufour, 1820 з родини Palpimanidae.

**Родина Пенестоміди (Penestomidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків, що включає лише один рід *Penestomus* і 9 відомих видів. Рід *Penestomus* — рід африканських аранеоморфних павуків родини Penestomidae, вперше описаний арахнологом Еженом Луї Симоном у 1902 році. Раніше цей рід входив до родини Eresidae, але в 2010 році цей рід був піднесений до рівня окремої родини. Тепер цей рід і родина вважається ближчою до родини Zodariidae.



Рис. 312. *Penestomus egazini* Miller, Griswold et Haddad, 2010 з родини Penestomidae.

**Родина Перієгопіді (Periegopidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків, включає тільки один рід *Periegops* і тільки три види. Рід *Periegops* — рід павуків із шістьма очима замість звичайних восьми. Довгий час цей рід вважався належним до родини Sicariidae або Segestriidae, доки арахнолог Реймонд Форстер не підняв цей рід до рівня окремої родини в 1995 році. Рід *Periegops* був вперше описаний у 1893 році арахнологом Еженом Саймоном описавши вид *Periegops hirsutus* (Urquhart, 1892) (= *Periegops suterii* (Urquhart, 1892)). Цей рід павуків має всього шість очей, на відміну від багатьох інших павуків, що мають вісім очей, що характерно для павуків. Довжина тіла павуків роду *Periegops* варіює від 5,9 мм до 109 мм залежно від виду та статі. Карапакс помаранчевого кольору і темніший на передній стороні. Черевце коричневе або кремово-коричневе і зазвичай має шевронний малюнок. Цю родину можна відрізнити від інших павуків за схемою розташування очей, що складається з трьох кластерів двох очей. Ці павуки ендеміки північно-східної Австралії та Нової Зеландії.



Рис. 313. *Periegops suterii* (Urquhart, 1892) з родини Periegopidae.

**Родина Фізогленіди (Physoglenidae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Олександром Петрункевичем у 1928 році як підродина родини Pholcidae. Пізніше цю групу павуків перемістили до родини Synotaxidae, доки дослідження 2016 року не показали, що ці павуки становлять окрему кладу аранеоморфних павуків. Живуть ці павуки в Австралії, Новій Зеландії, Чилі. Всього відомо 73 види і 13 родів цих павуків:

Calcarsynotaxus – 2 види, Австралія  
 Chileotaxus – 1 вид, Чилі  
 Mangua – 14 видів, Нова Зеландія  
 Meringa – 9 видів, Нова Зеландія  
 Microsynotaxus – 2 види, Австралія  
 Nomaua – 12 видів, Нова Зеландія  
 Pahora – 9 видів, Нова Зеландія

Pahoroides – 8 видів, Нова Зеландія  
 Paraturua – 1 вид, Австралія  
 Physoglenes – 4 види, Чилі  
 Runga – 5 видів, Нова Зеландія  
 Turua – 4 види, Австралія  
 Zeaturua – 1 вид, Нова Зеландія





Рис. 314. *Pahoroides courti* Forster, 1990 з родини Physoglenidae.

**Родина Фікселіди (Phyxelididae)** — родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Пеккою Т. Лехтіненом у 1967 році як підродина родини Amaurobiidae, а пізніше була підвищена в статусі до рівня родини як сестринська група родини Titanoecidae. Поширені в східній та південній Африці, на Мадагаскарі, в Малій Азії, в Індонезії. На сьогодні відомо 68 видів та 14 родів:

Ambohima – 10 видів, Мадагаскар  
 Kulalania – 1 вид, Кенія  
 Lamaika – 1 вид, Південна Африка  
 Malaika – 2 види, Південна Африка  
 Manampoka – 1 вид, Мадагаскар  
 Matundua – 1 вид, Південна Африка  
 Namaquarachne – 5 видів, Південна Африка

Phyxelida – 17 видів, Африка, Азія  
 Pongolania – 2 види, Південна Африка  
 Rahavavy – 3 види, Мадагаскар  
 Themacrys – 5 видів, Південна Африка  
 Vidole – 5 видів, Південна Африка  
 Vytfutia – 2 види, Індонезія  
 Xevioso – 11 видів, Африка

**Родина Пімові або Пімоїди (Pimoidae)** — невелика родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Дж. Вундерліхом у 1986 році. Згідно з повторним описом родини у 2021 році, ця родина є монофілетичною і містить 85 видів у 2 родах. Ця родина тісно пов'язана з родиною Linurhiidae і іноді розглядається як синонім цієї родини. Вид *Pimoa cthulhu* Hormiga, 1994, описаний Густаво Гормігою в 1994 році, названий на честь міфологічного божества Ктулху з романів Говарда Філіпса Лавкрафта. Вважається, що предки цієї родини були широко поширені в Палеарктичному, Неарктичному та китайсько-японському регіонах, але зараз види мають більш фрагментарне поширення. На сьогодні відомо тільки 2 роди: *Nanoa* – 1 вид, ЗСА, та *Pimoa* – Північна Америка, Азія, Європа. Назва роду *Pimoa* походить від мови індіанського племені госіути – одне з племен шошонів в Юті і означає «великі ноги».





Рис. 315. *Vidole capensis* (Pocock, 1900) з родини Phyxelididae.



Рис. 316. *Pimoa altiocularata* (Keyserling, 1886) з родини Pimoidae.

**Родина Плектревриди (Plectreuridae)** – невелика родина павуків, яка мешкає в південно-західній частині З’єднаних Стейтів Америки, Мексиці та в Карибському басейні (на островах). Відомо лише два живих роди — номінальний рід *Plectreurys* і рід *Kibranoa*. У минулому ця родина була більш поширена: відомі юрський рід *Eoplectreurys* з Китаю, еоценовий вид †*Palaeoplectreurys baltica* Wunderlich, 2004 з балтійського бурштину та міоценовий вид †*Plectreurys pittfieldi* Penney, 2009 з домініканського бурштину. Ці гаплогінні павуки-екрібелляти майструють безладні тенета під камінням і мертвими кактусами. Дорослих самців можна знайти блукаючими вночі. Відносно мало відомо про їхню біологію. На відміну від

сикариїд, скітодід і дигетид, до яких вони найбільш близькі, Plectreuridae мають вісім очей. За зовнішнім виглядом самки Plectreurys нагадують самки більших видів крибеллят Filistatidae. Ці павуки відрізняються від інших павуків в тому числі розташуванням очей і тим, що стегна на першій парі ніг зігнуті. Крім того, відносно розміру тіла вони мають найбільші отруйні залози, при цьому їхні багаточасткові залози займають до 50 % тіла. На сьогодні відомо 32 види, 2 нинішніх роди і 2 вимерлих:

Kibramoa – 7 видів, ЗСА, Мексика

Plectreurys – 23 види, Північна і Центральна Америка, Кариби

† Eoplectreurys – 1 вид

† Palaeoplectreurys – 1 вид



Рис. 317. *Plectreurys tristis* Simon, 1893 з родини Plectreuridae.

**Родина Ґрунтови довгопрядкові павуки або Продідоміди (Prodidomidae)** – родина аранеоморфних павуків. Раніше ця родина вважалася підродиною родини Gnaphosidae, але в 2022 році ця група павуків отримала статус окремої родини. Павуків цієї родини легко впізнати за сильно витягнутою основою шипів грушоподібної залози. Принаймні частини їх тіла вкриті блискучою лускою або щетинками. Задні серединні очі плоскі та сріблясті, мають трикутну, яйцеподібну або неправильну прямокутну форму. Павуки родини Prodidomidae є наземними мешканцями. Більшість видів ведуть нічний спосіб життя і вдень ховаються в лісовій підстилці, але види роду *Myandra*, які імітують мурах, активні вдень. Рід *Zimiris* є синантропним і поширений у тропіках. Загалом павуки цієї родини поширені в тропіках та субтропіках по всьому світу, але багато родів мають або ендемічні або диз'юнктивні ареали. Насьогодні відомо 240 видів і 32 роди:

Anagrina – 2 види, Африка

Austrodomus – 4 види, Південна Африка

Brasilomma – 1 вид, Бразилія

Caudalia – 1 вид, Куба

Chileomma – 7 видів, Чилі

Chileuma – 3 види, Чилі

Chilongius – 5 видів, Чилі

Cryptoerithus – 19 видів, Австралія

Eleleis – 9 видів, Південна Африка

Encoptarthria – 5 видів, Австралія

Indiani – 1 вид, Бразилія

Katumbea – 1 вид, Танзанія

Lygromma – 19 видів, Південна і

Центральна Америка, Галапагоси

Lygrommatoides – 1 вид, Японія

Moreno – 6 видів, Чилі, Аргентина

Myandra – 4 види, Австралія

Namundra – 5 видів, Африка

Neozimiris – 9 видів, Північна Америка,  
Галапагоси, Багами  
Nomindra – 16 видів, Австралія  
Nopyllus – 2 види, Бразилія  
Oltacloea – 3 види, Бразилія, Аргентина  
Paracymbiomma – 6 видів, Бразилія  
Plutonodomus – 1 вид, Танзанія  
Prodida – 2 види, Філіпіни, Сейшели  
Prodidomus – 53 види, Середземномор'я,  
Африка, Австралія, Азія, Венесуела, Гаваї

Purcelliana – 4 види, Південна Африка  
Theuma – 25 видів, Південна Африка  
Theumella – 2 види, Ефіопія  
Tivodrassus – 4 види, Мексика  
Tricongius – 3 види, Південна Америка  
Zimirina – 15 видів, Іспанія, Алжир, Канари,  
Південна Африка  
Zimiris – 2 види, у тропіках по всьому світу



Рис. 318. *Zimiris doriae* Simon, 1882 родини Prodidomidae.

**Родина Псехриди (Psechridae)** — родина аранеоморфних павуків, що налічує близько 70 видів у 2 родах. Це одні з найбільших павуків-крібеллят з довжиною тіла до 2 сантиметрів, що майструють мисливські тенета воронкоподібної павутини розміром більше 1 метра в діаметрі.

Родина належить до клади RTA, оскільки всі вони мають ретролатеральний апофіз великогомілкової кістки на педіпальпі самця. Нещодавній філогенетичний аналіз дозволив помістити родину Psechridae до близьких родичів павуків-рисей, павуків-вовків і павуків-розплідників.

Psechridae характеризуються декількома характеристиками, якими зазвичай володіють павуки-екрібелати, наприклад догляд за потомством і колюлюс без видимої функції. Вони мають сильно видовжені ноги, причому останній елемент дуже гнучкий. Самки цих павуків несуть кокон з яйцями в хеліцерах, подібно до своїх родичів, екрібеллят Pisauridae. Види роду *Psechrus* майструють горизонтальні мисливські тенета, тоді як павуки роду *Fescenia* будують так звані псевдо-кулі, подібні до кульових мереж павуків Orbiculariae, як приклад еволюційної конвергенції.



Ці павуки зустрічаються в південно-східній Азії, починаючи від Індії на заході до Соломонових островів на сході, досягаючи на півдні північної Австралії та на півночі центрального Китаю. Вони зустрічаються в лісах, скелястих районах і печерах від низин до висот понад 2000 метрів над рівнем моря.

На сьогодні відомо 77 видів, що належать до 2 нинішніх родів і 1 вимерлого:

*Fecenia* – 4 види, Азія, Австралія

*Psechrus* – 72 види, Азія, Австралія

† *Eomatachia* – Олігоцен



Рис. 319. *Fecenia cylindrata* Thorell, 1895 з родини Psechridae.

**Родина Псилодерциди (Psilodercidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана арахнологом Мачадо в 1951 році як підродина Ochyroceratidae. Ця група павуків була підвищена до рангу родини арахнологом Дж. Вундерліхом у 2008 році. Цих павуків можна відрізнити за своєрідним так званим «сегестрийдним розташуванням» їх шести очей, відсутністю щетинок на ногах, сильних верхівкових щетинок на цимбіумі та кількох пар сперматек у самок. Класифікація цієї родини нині ґрунтовно переглядається. На сьогодні відомо 120 видів та 11 родів:

*Altherpus* – 33 види, Азія

*Flexicrurum* – 3 види, Китай

*Leclercera* – 43 види, Азія

*Luzonacera* – 5 видів, Філіпіни

*Merizocera* – 35 видів, Азія

*Priscaleclercera* – 8 вимерлих видів, 1

існуючий, Бірма, Індонезія

*Psiloderces* – 38 видів, Азія

*Qiongocera* – 1 вид, Китай

*Relictocera* – 5 видів, В'єтнам

*Sinoderces* – 12 видів, Китай

*Thaiderces* – 18 видів, Таїланд



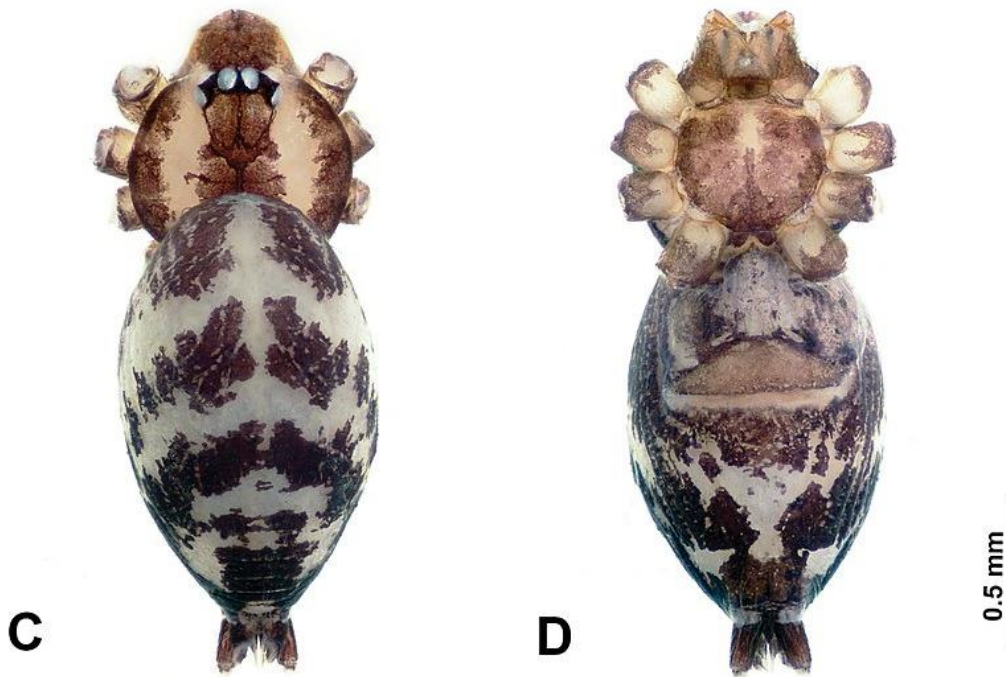


Рис. 320. *Flexicrurum minutum* Tong et Li, 2007 з родини Psilodercidae. Просома та черевце, вигляд зверху і знизу.

**Родина Місячні павуки або Стінники або Селенопіді (Selenopidae)** – родина нічних павуків-аранеоморфів, що ведуть спосіб життя блукальців, вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1897 році. Ця родина містить понад 281 вид у 9 родах, з яких рід *Selenops* є найвідомішим. Цих павуків часто називають «плоскими» через їхній сплюснений профіль спини. Назва цих павуків на африкаанс — «Muurspinnekop», що перекладається безпосередньо як «стінний павук». Назва *Selenopidae* походить від імені грецької богині місяця Селени, оскільки їхні очі нагадують місяць.

Ці павуки різноманітні за кольором, включаючи відтінки сірого, коричневого, жовтого та помаранчевого, з темнішими плямами на головогрудях і плямами на черевці та кільцями на ногах більшості видів. Забарвленням ці павуки імітують як лишайники, так і скелі на поверхні яких вони живуть. Вони сильно сплюснені в дорзовентральній площині тіла, мають два тарзальних кігті на задніх ногах. Кожна з їхніх ніг спрямована в інший бік. Як і більшість інших ентелегін, вони мають вісім очей, розташованих у два ряди; один з шістьма очима і один з двома.

Хоча вони зазвичай малорухливі, але здатні швидко бігати і по цьому параметру вони є одними з найшвидших тварин у світі, тому їх важко зловити, а завдяки криптичному забарвленню їх важко помітити на фоні поверхні. Їхній напад на жертву є рекордним по швидкості серед тварин – вони здатні нанести враження жертві за одну восьму частку секунди (втричі швидше, ніж моргання).

Ці павуки поширені по всьому світу, від рівня моря до висоти понад 2500 метрів над рівнем моря, це переважно тропічні та субтропічні види, кілька видів зустрічаються в пустелях. Зазвичай ці павуки живуть на стінах або під камінням. Павуки роду *Selenops* є найбільш поширеним, а павуки роду *Anyrhops* зустрічається по всій Африці на південь від Сахари. Решта родів мають більш специфічне поширення. Принаймні один (можливо, вимерлий) вид роду *Garcorops* – *Garcorops jadis* Bosselaers, 2004, відомий лише з викопних решток – з мадагаскарського бурштину.

На сьогодні відомі наступні роди:

Amamanganops – 1 вид, Філіпіни  
Anuphops – 64 види, Африка  
Garcorops – 3 види, Коморські острови,  
Мадагаскар  
Godumops – 1 вид, Нова Гвінея  
Novops – 11 видів, Мадагаскар

Karaops – 54 види, Австралія  
Makdiops – 6 видів, Індія, Непал  
Selenops – 132 види, Азія, вся Америка,  
Африка  
Siamspinops – 6 видів, Малайзія, Таїланд,  
Тайвань



Рис. 321. *Selenops insularis* Keyserling, 1881 з родини Selenopidae.

**Родина Сенокуліди (Senoculidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків, містить всього 1 рід і 32 види. Рід *Senoculus* вперше був описаний арахнологом Владиславом Тачановським у 1872 році. Живуть ці павуки в Центральній та Південній Америці – від Мексики до Патагонії.

**Родина Стенохіліди (Stenochilidae)** — маленька родина павуків-аранеоморфів південно-східної Азії та Океанії, які виробляють екрібеллатний шовк. Вперше ця родина описана арахнологом Тамерланом Тореллом у 1873 році, зараз він містить 13 описаних видів у 2 родах: *Colorea* – 10 видів, Бірма, Китай, В'єтнам, Таїланд, Малайзія, Філіппіни, Індонезія, Океанія, Нова Гвінея  
*Stenochilus* – 3 види, Бірма, Камбоджа, Індія

**Родина Павуки-листоноші або Стіфідіїди (Stiphidiidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше виділена та описана у 1917 році арахнологом Далмасом. Більшість видів середнього розміру (павук *Stiphidion facetum* E. Simon, 1902 має довжину близько 8 міліметрів) і мають коричневі плями з довгими ногами. Усі представники цієї родини поширені в Новій Зеландії та Австралії, за винятком павуків роду *Asmea*, що живуть на острові Нова Гвінея. Ці павуки майструють горизонтальну павутину під камінням, що нагадує листи, звідси й назва «павуки-листоноші».



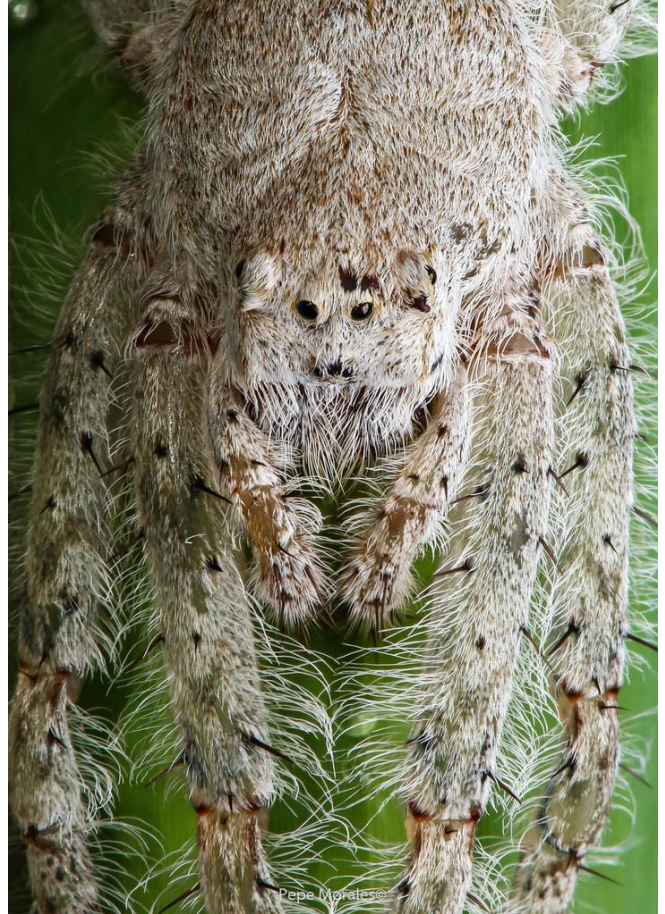


Рис. 322. *Senoculus maronicus* Taczanowski, 1872 з родини Senoculidae.



Рис. 323. *Stenochilus hobsoni* O. Pickard-Cambridge, 1871 з родини Stenochilidae.

Найбільшим із видів Нової Зеландії є павук *Cambridgea foliata* (Koch, 1872) з довжиною тіла до 2,5 сантиметрів і розмахом ніг до 15 сантиметрів. Необачні туристи та волоцюги-безхатьки часто знаходять їхні павутини, схожі на листи, діаметром до 1 метра, але сам павук веде нічний спосіб життя, ховаючись вдень у своєму павутинному тунелі. Цього павука також можна знайти в садах, а самці можуть заповзати в людські домівки. Їх великий розмір, включаючи ротові органи довжиною до 1 сантиметра, може викликати страх у меланхолійних людей, але цей павук вважається нешкідливим для людини, і укуси трапляються надзвичайно рідко.



Рис. 324. *Cambridgea foliata* (Koch, 1872) Stiphidiidae.

На сьогодні відомо 126 видів і 20 родів цієї родини:

- |                                    |  |
|------------------------------------|--|
| Aorangia – 16 видів, Нова Зеландія | Neolana – 3 види, Нова Зеландія                    |
| Asmea – 4 види, Нова Гвінея        | Neoramia – 22 види, Нова Зеландія                  |
| Borrata – 4 види, Австралія        | Pillara – 4 види, Австралія                        |
| Carbinea – 4 види, Австралія       | Procambridgea – 12 видів, Австралія, Нова Зеландія |
| Couranga – 2 види, Австралія       | Stiphidion – 4 види, Австралія, Нова Зеландія      |
| Elleguna – 2 види, Австралія       | Tartarus – 4 види, Австралія                       |
| Jamberoo – 4 види, Австралія       | Therlinya – 11 видів, Австралія                    |
| Kababina – 9 видів, Австралія      | Tjurunga – 1 вид, Австралія                        |
| Karriella – 2 види, Австралія      | Wabua – 11 видів, Австралія                        |
| Malarina – 4 види, Австралія       |  |
| Marplesia – 2 види, Нова Зеландія  |  |



**Родина Сімфітогнатида (Symphytognathidae)** — родина аранеоморфних павуків із 90 описаними видами у 8 родах. Зустрічаються в тропіках Центральної та Південної Америки, в Австралії та Океанії. Винятками є види *Anapistula benoiti* Forster et Platnick, 1977, *Anapistula caecula* Baert et Jocqué, 1993 та *Symphytognatha imbulunga* Griswold, 1987, що знайдені в Африці, виду *Anapistula ishikawai* Ono, 2002, що знайдений в Японії, виду *Anapistula jerai* Harvey, 1998, що знайдений в Південно-Східній Азії. Вид *Patu digua* Forster et Platnick, 1977 вважається одним із найменших павуків у світі з розміром тіла 0,37 міліметра. Symphytognathidae - це чотириокі павуки, які, переважно, мають невеликі розміри. Опістосома цих павуків вкрита довгими волосками. На сьогодні відомі наступні роди:

Анапістула – 25 видів, Азія, Океанія, вся Америка, Португалія, Африка	Іардініс – 2 види, Непал, Індія
Анарогонія – 1 вид, Індонезія	Пату – 18 видів, Азія, Колумбія, Океанія, Сейшели
Крассігнафа – 28 видів, Індонезія, Малайзія	Сімфітогнафа – 15 видів, Океанія, Південна і Центральна Америка, Південна Африка
Сурімагуа – 2 види, Панама, Венесуела	
Глобігнафа – 2 види, Бразилія, Беліз	

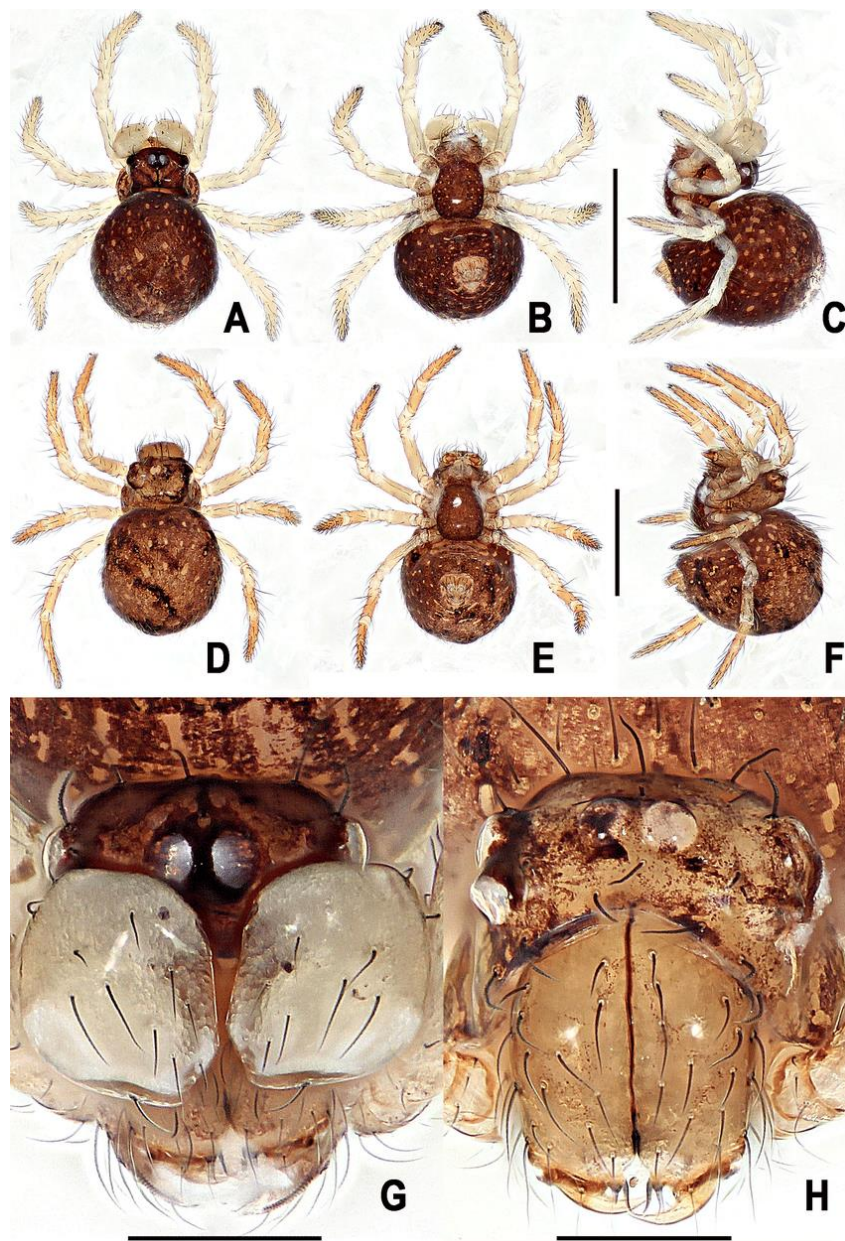


Рис. 325. *Symphytognatha milleri* Lin, 2019 з родини Symphytognathidae.

**Родина Синафриди (Synaphridae)** — родина аранеоморфних павуків із 13 описаними видами у 3 родах. Спочатку цю родину було описано як підродину родини Anaridae, але згодом цю групу павуків було виділено в окрему родину. На сьогодні відомі роди:

Africerpheia – 1 вид, Мадагаскар

Serpheia – 1 вид, Південна Європа

Synaphris – 11 видів, Хорватія, Азія, Мадагаскар

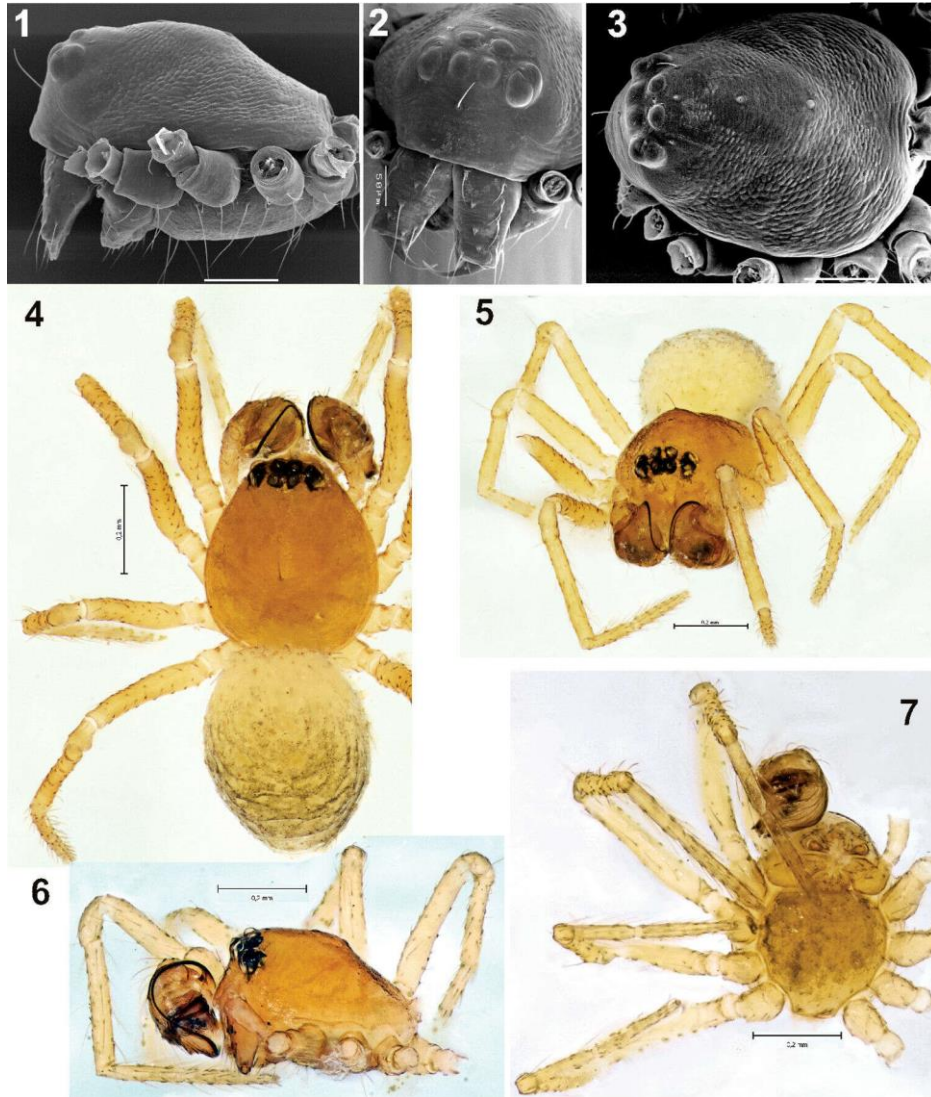


Рис. 326. *Synaphris wunderlichi* Marusik et Zonstein, 2011 з родини Synaphridae.

**Родина Синотаксиди (Synotaxidae)** – родина аранеоморфних павуків із 34 описаними видами 5 родів. Вперше ця родина павуків була описана арахнологом Еженом Сімоном у 1895 році. Відомі наступні роди:

Gauselmus – 6 видів, Північна і Центральна

Америка

Namus – 5 видів, Азія

Nescina – 2 види, Азія

Synotaxus – 11 видів, Південна Америка

Tekellina – 9 видів вся Америка, Азія





Рис. 327. *Synotaxus turbinatus* Simon, 1895 з родини Synotaxidae. Голова, хеліцери, педипальпи, ноги.



Рис. 327. *Synotaxus turbinatus* Simon, 1895 з родини Synotaxidae.

**Родина Довгоногі печерники або Телеміди (Telemidae)** – родина аранеоморфних малих гаплогінних павуків. Більшість видів цієї родини є печерними павуками з шістьма очима, хоча деякі взагалі не мають очей. Відомо 104 описаних видів у 16 родах. Ноги довгі, тонкі, відносно безостисті, не мають трихоботрій. Вони мають три пари павутинних бородавок, найдовша з яких звернена в напрямку до голови. Замість книжкових легень у них є дві пари дихалець і трахеї. Видовжене черевце має затверділий «кіль» над ніжною, що проходить зигзагом, який чіткіше виражений у самців, ніж у самок. Педипальпи у самців овальні, мішкоподібні з тонким сперматофором. Багато видів мають ендемічний ареал. Педипальпи самок не мають кігтиків.



Рис. 328. *Telema tenella* Simon, 1882 з родини Telemidae.

Відомі наступні роди:

Arneumonella – 3 види, Азія, Африка  
 Burmalema – 28 видів, Бірма  
 Sangoderges – 6 видів, Камерун, Берег  
 Слонової Кості, Конго, Південна Африка  
 Guhua – 1 вид, Кенія  
 Josquella – 2 види, Нова Гвінея  
 Kinku – 1 вид, Еквадор  
 Mekonglema – 5 видів, Китай, Таїланд, Лаос  
 Microlema – 1 вид, Таїланд, В'єтнам

Pinelema – 55 видів, Китай, В'єтнам  
 Seychellia – 5 видів, Африка  
 Siamlema – 2 види, Таїланд  
 Sundalema – 4 види, Таїланд, Індонезія  
 Telema – 6 видів, Азія, Європа, Гватемала  
 Telemofila – 2 види, Індонезія, Малайзія, Нова  
 Каледонія  
 Usofila – 4 види, З'єднані Штати Америки  
 Zhuanlema – 1 вид, Лаос

**Родина Броньовані павуки або Тетраблемміди (Tetrablemmidae)** – родина тропічних аранеоморфних павуків, вперше описана Октавіусом Пікардом-Кембриджем у 1873 році. Ця родина містить 126 описаних видів у 29 родах з південно-східної Азії, з деякими видами, що зустрічаються в Африці, Центральній і Південній Америці. Родину Rasullidae було включено до цієї родини в 1981 році, але пізніше родину Tetrablemmidae було відновлено як окрему родину під час філогенетичного дослідження 2016 року. Більшість видів було знайдено в лісовій підстилці та в ґрунті, на епіфітах. Деякі види живуть у печерах і демонструють типові адаптації до печерного способу життя, такі як втрата очей і слабка склеротизація. Павуки роду Tetrablemma мають лише чотири ока, це властиво лише цим павукам та деяким видам родини Caponiidae. Відомо 27 нинішніх родів, 11 вимерлих родів, 142 види. Роди:



Ablemma – 27 видів, Азія, Нова Гвінея	Maijana – 1 вид, Індонезія
Afroblemma – 1 вид, Ангола, Танзанія, Конго	Mariblemma – 1 вид, Сейшели
Anansia – 1 вид, Ангола	Matta – 10 видів, Бразилія, Мексика
Bacillemma – 1 вид, Таїланд	Micromatta – 1 вид, Беліз
Borneomma – 2 види, Індонезія	Monoblemma – 4 види, Південна Америка, Панама, Мадагаскар
Brignoliella – 24 види, Азія, Океанія	Pahanga – 4 види, Малайзія, Цейлон, Індонезія
Caraimatta – 4 види, Мексика, Кариби, Центральна Америка	Rhinoblemma – 1 вид, острів Каролайн (Полінезія)
Choiroblemma – 2 види, Індія	Shearella – 4 види, Індія, Китай, Цейлон
Cuangoblemma – 1 вид, Ангола	Sinamma – 1 вид, Китай
Fallablemma – 2 види, Індонезія, Океанія	Singalanga – 1 вид, Індонезія
Gunasekara – 1 вид, Цейлон	Singaporemma – 8 видів, Азія
Hexablemma – 1 вид, Кенія	Sulaimania – 2 види, Малайзія
Indicoblemma – 4 види, Китай, Індокитай, Індія	Tetrablemma – 27 видів, Океанія, Африка, Азія
Lehtinenia – 3 види, Китай	

Викопні:

- † *Balticoblemma* – балтійський бурштин, Еоцен
- † *Bicornoculus* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Brignoliblemma* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Cymbiolemma* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Electroblemma* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Eogamasomorpha* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Longissithorax* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Longithorax* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Palpalpaculla* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Saetosoma* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період
- † *Uniscutosoma* – бірманський бурштин, Сеноманський ярус, Крейдяний період

**Родина Токсопід (Toxoridae)** – невелика родина аранеоморфних павуків, вперше описана в 1940 році. Протягом багатьох років ця група павуків належала до родини Desidae як підродина, хоча висловлювалися сумніви щодо правильності цього. Масштабне молекулярно-філогенетичне дослідження в 2016 році призвело до відновлення Toxoridae в якості окремої родини. Ці павуки поширені в Австралії та Новій Зеландії. Павуки роду *Mugo* були знайдені на субантарктичних островах – островах Крозе, Кергелені, МакКварі, Маріоні – види, які є ендеміками цих островів. На сьогодні відомо 85 видів, що належать до 14 родів:

<i>Gasparia</i> – 22 види, Нова Зеландія	<i>Midgee</i> – 9 видів, Австралія
<i>Gohia</i> – 4 види, Нова Зеландія	<i>Mugo</i> – 7 видів, Нова Зеландія, Австралія
<i>Haropa</i> – 13 видів, Нова Зеландія	<i>Neomugo</i> – 3 види, Нова Зеландія
<i>Hulua</i> – 4 види, Нова Зеландія	<i>Ommatauxesis</i> – 1 вид, Австралія
<i>Jamara</i> – 1 вид, Австралія	<i>Otagoa</i> – 3 види, Нова Зеландія
<i>Laestrygones</i> – 6 видів, Нова Зеландія, Австралія	<i>Toxops</i> – 1 вид, Австралія
<i>Lamina</i> – 4 види, Нова Зеландія	<i>Toxopsoides</i> – 4 види, Нова Зеландія, Австралія

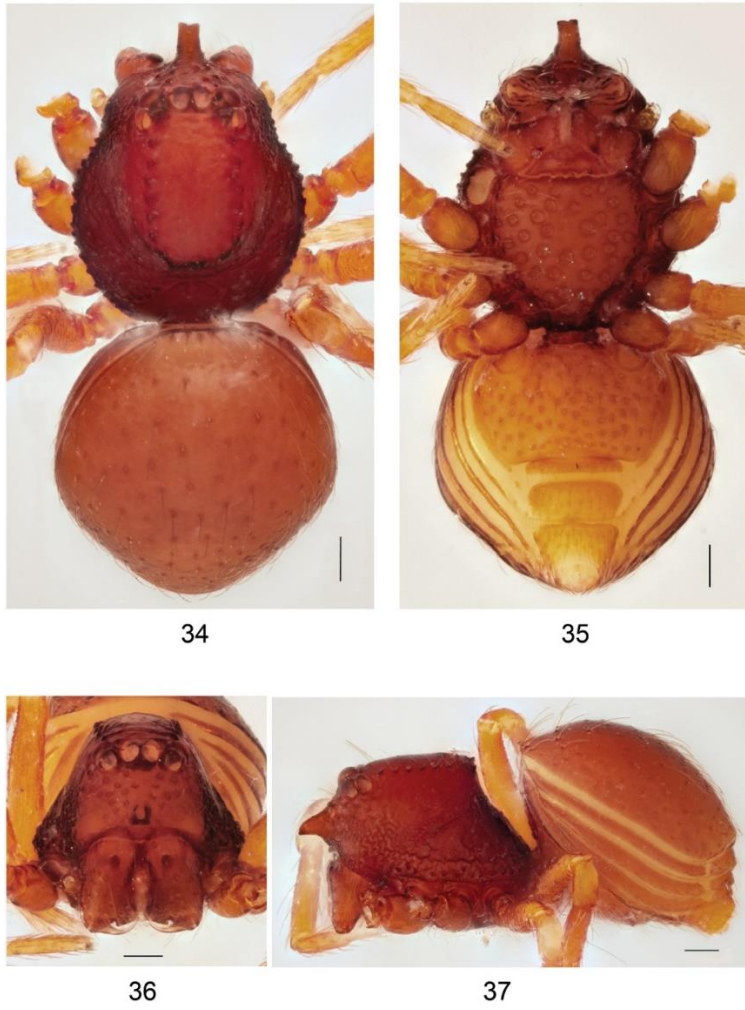


Рис. 329. *Brignoliella patmae* Fardiansah et Dupérré, 2019 з родини Tetrablemmidae.



Рис. 330. *Lamina minor* Forster, 1970 з родини Тохорідає.

**Родина Павуки-мішечки або Трахеліди (Trachelidae)** – родина аранеоморфних павуків, що вперше описана арахнологом Еженом Сімоном у 1897 році як підродина під назвою «Tracheleae» або «Trachelinae». Родина Trachelidae належить до групи павуків, відомої як клада RTA, до якої входять переважно мандрівні павуки, які не використовують павутину для полювання. Павуки з родини Trachelidae довжиною 3-10 мм, з червоною просомою та жовто-коричневим черевцем. Вони переважно зустрічаються в закритих приміщеннях. Цю родину в якості підродини спочатку помістили до родини Clubionidae, а потім до Corinnidae, коли Clubionidae були розділені. Перше дослідження, яке припускало, що Trachelidae слід вважати окремою родиною, було проведено Ділеманом-Рейнгольдом у 2001 році в рамках аналізу павуків клади RTA Clade. Аналіз, проведений Мартіном Х. Раміресом у 2014 році, показав, що родина Trachelidae не є тісно пов'язана з іншими представниками родини Corinnidae, і цю групу павуків краще розглядати як окрему родину. Потім родину Trachelidae було поміщено в кладу СТС павуків (кладу Claw Tuft Clasper), яка є групою павуків, які мають два тарзальних кігті з пучками волосків.



Рис. 331. *Trachelas pacificus* Chamberlin et Ivie, 1935 з родини Trachelidae.

Основною синапоморфією Trachelidae є редукція шипів на ногах. Інші синапоморфії родини включають відсутність лусочок, відсутність епіандрального вістря, лише одну велику ампулярну залозу у самок, відсутність середнього апофіза, а вторинні сперматеки такого ж розміру, як і первинні. На сьогодні відомо 271 вид у 20 родах:

Afroseto – 16 видів, Африка  
 Capobula – 5 видів, Південна Африка  
 Cetonana – 5 видів, Бразилія, Кавказ  
 Fuchiba – 6 видів, Африка  
 Fuchibotulus – 3 види, Південна Африка, Мозамбік  
 Jocquestus – 7 видів, Африка  
 Meriola – 24 види, вся Америка  
 Metatrachelas – 3 види, Алжир, Європа  
 Orthobula – 20 видів, Азія, Африка

Raccius – 8 видів, Мадагаскар, Сейшели  
 Paraceto – 2 види, Китай, Корея  
 Paratrachelas – 5 видів, Азія, Алжир, Європа  
 Patelloseto – 3 види, Ефіопія  
 Planochelas – 3 види, Гана, Уганда, Берег Слонової Кості  
 Roachelas – 4 види, Південна Африка, Зімбабве  
 Spinotrachelas – 5 видів, Південна Африка



Thysanina – 6 видів, Південна Африка,  
Намібія, Танзанія  
Trachelas – 88 видів, Азія, вся Америка,  
Африка, Іспанія

Trachelopachys – 15 видів, Південна Америка  
Utivarachna – 17 видів, Азія

**Родина Трахікосміди (Trachycosmidae)** – родина павуків інфраряду Araneomorphae. Їх можна розпізнати за бічними павутинними бородавками, які розділені довжиною їх діаметра та мають повну дистальну частину без надувної області, за наявністю двох головок ампулярної залози та епігінального поля, утвореного нерозділеною пластинкою. Кришталик передніх бокових очей є опуклим, піднятим над навколишньою кутикулою, яка у Trochanteriidae плоска. Ці павуки поширені в Австралії, на Новій Гвінеї, в Індонезії, на острові Різдва (Індійський океан) та на деяких островах Океанії.



Рис. 332. *Platorish gelorup* Platnick, 2002 з родини Trachycosmidae.

На сьогодні відомо 148 видів, що належать до 20 родів:

Boolathana – 2 види, Австралія  
Desognanops – 1 вид, Австралія  
Desognaphosa – 26 видів, Австралія,  
Соломонові острови  
Fissarena – 9 видів, Австралія  
Hemicloeina – 9 видів, Австралія, Нова Гвінея  
Longrita – 10 видів, Австралія  
Meedo – 13 видів, Австралія  
Morebilus – 13 видів, Австралія  
Neato – 7 видів, Австралія  
Olin – 1 вид, Індонезія, острів Різдва

Oreo – 5 видів, Австралія  
Peeto – 1 вид, Австралія  
Platorish – 5 видів, Австралія  
Purnus – 9 видів, Австралія, Нова Каледонія  
Questo – 1 вид, Австралія  
Rebilus – 17 видів, Австралія  
Tinytrema – 5 видів, Австралія  
Trachycosmus – 4 види, Австралія  
Trachyspina – 8 видів, Австралія  
Trachytrema – 2 види, Австралія



**Родина Павуки-рибалки або Трехаліди (Trechaleidae)** – родина аранеоморфних павуків, вперше описана Еженом Сімоном у 1890 році. Він включає близько 140 описаних видів у 16 родах. Усі вони живуть у Центральній та Південній Америці, за винятком виду *Shinobius orientalis* (Yaginuma, 1991), який є ендеміком Японії. Інші назви родини – довгоногі водяні павуки та павуки-рибалки (хоча представників роду пізаурід *Dolomedes* також зазвичай називають павуками-рибалками). Родина Trechaleidae тісно пов'язана з родиною Pisauridae (Павуки-волоцюги) і родиною Lycosidae (Павуки-вовки), і ці три родини іноді називають групою лікозидів.



Рис. 333. *Syntrechalea tenuis* F. O. Pickard-Cambridge, 1902 з родини Trechaleidae.

Відомі наступні роди:

Amaralea – 1 вид, Бразилія	Neostenus – 4 види, Бразилія, Гвіана, Перу
Barrisca – 2 види, Південна Америка, Панама	Paradossenus – 13 видів, Південна Америка, Нікарагуа
Caricelea – 3 види, Перу	Paratrechalea – 7 видів, Бразилія, Аргентина, Уругвай
Cupiennius – 11 видів, Мексика, захід ЗСА	Rhoicinus – 10 видів, Південна Америка
Dossenus – 3 види, Південна Америка	Shinobius – 1 вид, Японія
Тринідад	Syntrechalea – 12 видів, Південна Америка, Мексика
Dyrines – 4 види, Південна Америка, Панама	Trechalea – 9 видів, вся Америка
Enna – 40 видів, Південна і Центральна Америка	Trechaleoides – 2 види, Південна Америка
Heidrunea – 3 види, Бразилія	
Hesydrus – 7 видів, Південна і Центральна Америка	

**Родина Трохантеріїди (Trochanteriidae)** – родина аранеоморфних павуків, що була вперше описана арахнологом Фердинандом Каршем у 1879 році. Родина включає близько 52 види у 6 родах. Більшість видів є ендемічними для Австралії, хоча роди *Doliomalus* і *Trochanteria* поширені в Південній Америці, а рід *Plator* в Азії. Види роду *Platyoides* живуть у південній та

східній Африці, на Мадагаскарі та на Канарських островах, а один вид – *Platyoides walteri* (Karsch, 1886) був завезений до Австралії. На сьогодні відомі наступні роди:

*Doliomalus* – 1 вид, Чилі

*Hemicloea* – 13 видів, Австралія, Нова Зеландія

*Plator* – 17 видів, Азія

*Platyoides* – 16 видів, Африка, завезений до Австралії

*Trochanteria* – 3 види, Аргентина, Парагвай, Бразилія

*Vectius* – 1 вид, Аргентина, Парагвай, Бразилія



Рис. 334. *Platyoides walteri* (Karsch, 1886) з родини Trochanteriidae.

**Родина Троглоорапторіди (Trogloraptoridae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. Включає тільки один рід і тільки один вид - *Trogloraptor marchingtoni* Griswold, Audisio et Ledford, 2012. Цей вид живе в печерах південно-західного Орегону. Ці павуки переважно жовто-коричневого кольору з максимальним розмахом ніг 7,6 см. Ці павуки примітні – одна з архаїчних ознак – гачкоподібні кігті на останніх сегментах ніг. Троглоорапторіди належать до однієї з трьох нових родин павуків, описаних після 1990 року. Видову назву вид отримав на честь спелеолога та біолога, заступника шерифа Ніла Марчінгтона. Ці павуки були вперше знайдені в 2010 році спелеологами Гео Гренінгом, Нілом Марчінгтоном, Роном Девісом і Деніелом Снайдером з товариства захисту печер «Охорона печер Заходу». Ця родина була описана в 2012 році дослідницькою групою, що складається з арахнологів Чарльза Грісволда, Трейсі Аудісіо та Джоела Ледфорда з Каліфорнійської академії наук. Самці були знайдені у печері M2 поблизу Грантс-Пасс, штат Орегон, 29 липня 2010 року. Самки були знайдені в печері в окрузі Джоєфін, штат Орегон, 16 вересня 2010 року. Провідний дослідник Грісволд стверджував, що Троглоораптор може пояснити легенди про гігантських печерних павуків у цьому районі. Це відкриття також примітно тим, що з 1990 року було описано лише дві нові родини павуків. Американський арахнолог Норман Платнік прокоментував, що це «...так само захоплююче для арахнологів, як відкриття нового динозавра для палеонтологів».

Спочатку припускали, що рід троглоораптор є примітивним представником надродини шестиюких павуків *Dysderoidea*. Проте троглоораптор демонструє кілька унікальних



особливостей, у тому числі примітивну дихальну систему, що і послужило основою виділення цього павука в окрему родину. Ця родина відокремилася від інших павуків близько 130 мільйонів років тому, що зробило б його ще одним помітним реліктовим таксоном з Північної Америки. Дослідження 2014 року, засноване на рибосомній ДНК, показало, що троглораптор не належить до Dysderoidea, і ці дослідження привели до висновку, що його не слід включати в цю групу павуків.



Рис. 335. *Trogloraptor marchingtoni* Griswold, Audisio et Ledford, 2012 ♂ з родини Trogloraptoridae.



Рис. 336. *Trogloraptor marchingtoni* Griswold, Audisio et Ledford, 2012 ♀ з родини Trogloraptoridae.

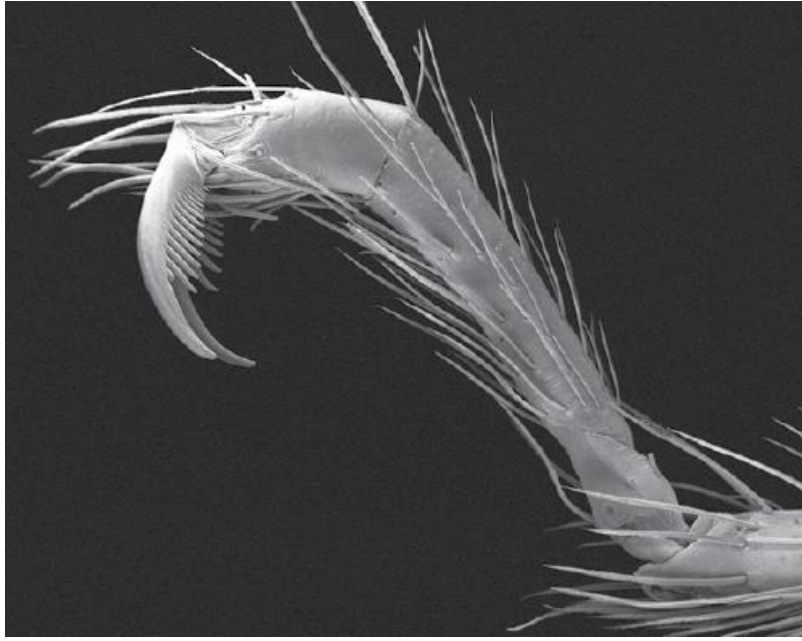


Рис. 337. Будова гачкоподібних лапок павука *Trogloraptor marchingtoni* Griswold, Audisio et Ledford, 2012 ♀.

Назва *Trogloraptor* означає «печерний розбійник» у зв'язку з місцем проживання павука та гачкуватою хижою лапкою.

Додаткові живі зразки, знайдені в 2010 і 2011 роках в Орегоні, були знайдені глибоко в печерах. За винятком одного молодого екземпляра, вилученого з уламків підліску старих лісів секвої північно-західної Каліфорнії, жодного не було знайдено за межами печер. Цей зразок має інші ознаки, ніж *Trogloraptor marchingtoni* Griswold, Audisio et Ledford, 2012, і може представляти новий ще не описаний вид.

Родина Trogloraptoridae, можливо, мала ширше поширення, враховуючи, що секвої охоплювали набагато більшу територію в Північній Америці в пліоцені (приблизно 5 млн. років тому). Інші види цієї родини все ще можуть жити в інших печерах Північної Америки.

Дорослий троглораптор має шість очей і довжину тіла приблизно від 7 до 10 мм у самців і від 8 до 10 мм у самок. З витягнутими ногами павук може досягати 7,6 см у довжину.

Все тіло цього павука жовто-коричневе, за винятком темно-коричневої V-подібної позначки на головогрудях, оранжево-коричневих хеліцер і пурпурно-коричневого черевця (опістосоми) з серією слабких світлих шевронних відміток. Панцир головогрудей грушоподібної форми з серцеподібною грудиною. Черевце овальне і негусто вкрите дрібними волосками. Самці мають збільшені грушоподібні педипальпи.

Ці павуки унікальні своїми гнучкими кігтями, схожими на зуби, на останніх сегментах (тарсусах) ніг. Ці подовжені кігті нагадують кігті павуків родини Gradungulidae з Австралії та Нової Зеландії, але ці дві родини дуже віддалені від цих павуків еволюційно. Гачкуваті тарзальні кігті також присутні в меншій мірі у неспоріднених родів *Doryonychus* з Tetragnathidae, *Hetrogriffus* з Thomisidae і *Celaenia* з Araneidae.

Троглораптори плетуть прості павутини лише з кількох ниток, які звисають з дахів печер. Грісворд вважає, що кігті можуть відігравати значну роль у захопленні здобичі. Подібно до печерного павука Нельсона з Нової Зеландії (*Spelungula cavernicola* Forster, 1987), троглораптор, ймовірно, бовтається вниз головою на своїй павутині, хапаючи кігтями пролітаючих повз нього комах. Однак точно про їх здобич досі не довідались. Виловлені живі екземпляри були вирощені в лабораторних умовах з контрольованим кліматом, щоб з'ясувати це. Цим екземплярам пропонували мотиля, цвіркунів та інших павуків як їжу; але вони були відхилені, і екземпляри голодували два тижні. Це може вказувати на перевагу дуже конкретної здобичі. Як і більшість павуків, троглораптор має отруйні залози. Однак відомо, що отрута не



є шкідливою для людини. Самі павуки дуже полохливі і неагресивні. Вони негайно тікають від освітлення.

**Родина Удубіди (Udubidae)** – родина аранеоморфних павуків, більшість видів якої раніше належали до родини Zorocratidae, але потім систематична належність цих павуків була переглянута. Дослідження, які вивчали філогенетичні зв'язки лікозоїдних павуків, прийшло до висновку, що роди, які раніше входили до родини Zorocratidae, поділяються на дві групи. Найбільша група утворила сестринську кладу «решітчастої тапетумної». Типовий рід, Zorocrates, виділений із Zoropsis має пластини тапетуму у формі решітки. Деякі попередні дослідження також поставили під сумнів монофілію зорократид. Дослідження 2003 року показало, що роди Raecius, Uduba, Zorodictyna утворюють кладу, дещо відокремлену від роду Zorocrates. Дослідження 2014 року, яке включало дослідження родів Zorocrates і Raecius, не виявило, що ці роди можуть бути згруповані разом. Переміщення типового роду до іншої родини означало, що для решти родів і видів потрібна нова родова назва. Арахнологи Грісворт та Полотов запропонували виділити родину Udubidae з типовим родом Uduba. Станом на листопад 2015 року Всесвітній каталог павуків визнав окремішність цієї родини.

Павуки цієї родини поширені в центральній та східній Африці, на Цейлоні та на Мадагаскарі. На сьогодні відомо 51 вид, що належать до 4 родів:

- Campostichomma – 4 види, Цейлон
- Raecius – 6 видів, центральна і східна Африка
- Uduba – 39 види, Мадагаскар
- Zorodictyna – 2 види, Мадагаскар



Рис. 338. *Uduba madagascariensis* (Vinson, 1863) з родини Udubidae.

**Родина Вірідазіїди (Viridasiidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. Включає всього два роди і 7 видів:

- Рід Viridasius – 1 вид, Мадагаскар
- Рід Vulsor – 6 видів, Бразилія, Мадагаскар, Коморські острови

Рід Viridasius — монотиповий рід східноафриканських аранеоморфних павуків із родини Viridasiidae, що містить єдиний вид *Viridasius fasciatus* (Lenz, 1886). Вперше цей рід був описаний арахнологом Еженом Симоном у 1889 році і був знайдений лише на Мадагаскарі. У

цих павуків біле тіло з чорними плямами і довгі чорно-білі смугасті ноги. Самки можуть виростати до 2 - 2,5 сантиметрів у довжину, але самці, переважно, менші.



Рис. 339. *Viridasius fasciatus* (Lenz, 1886) з родини Viridasiidae.

**Родина Ксеноктеніди (Xenoctenidae)** – маленька родина аранеоморфних павуків. Ця родина була виділена з родини Miturgidae у 2017 році. Відомо всього 33 види, що належать до 4 родів:  
Incasoctenus – 1 вид, Перу  
Odo – 27 видів, Південна Америка, Кариби  
Paravulsor – 1 вид, Бразилія  
Xenoctenus – 4 види, Аргентина



Рис. 340. *Xenoctenus unguiculatus* Mello-Leitão, 1938 з родини Xenoctenidae.

## Ряд Фрини (Amblypygi)

Ряд Фрини (Amblypygi) – невеликий ряд тропічних павукоподібних середньої величини або великих. Забарвлення темне, червонувате або жовте. Головогруді вкриті цілісним щитом, більш-менш округлим, з парою медіальних і 2 – 3 парами бокових очей. Членисте черевце компактне, без абдомену і хвостової нитки, з'єднане з головогрудьми рухомо передстатевим сегментом, що звужений в стебельце. Легень дві пари, на другому та третьому сегментах черевця. Хеліцери короткі, з гачковидним кінцевим члеником, що згинається донизу. Педипальпи великі, хапальні, озброєні шипами, їх кінцеві членики кігтевидні.

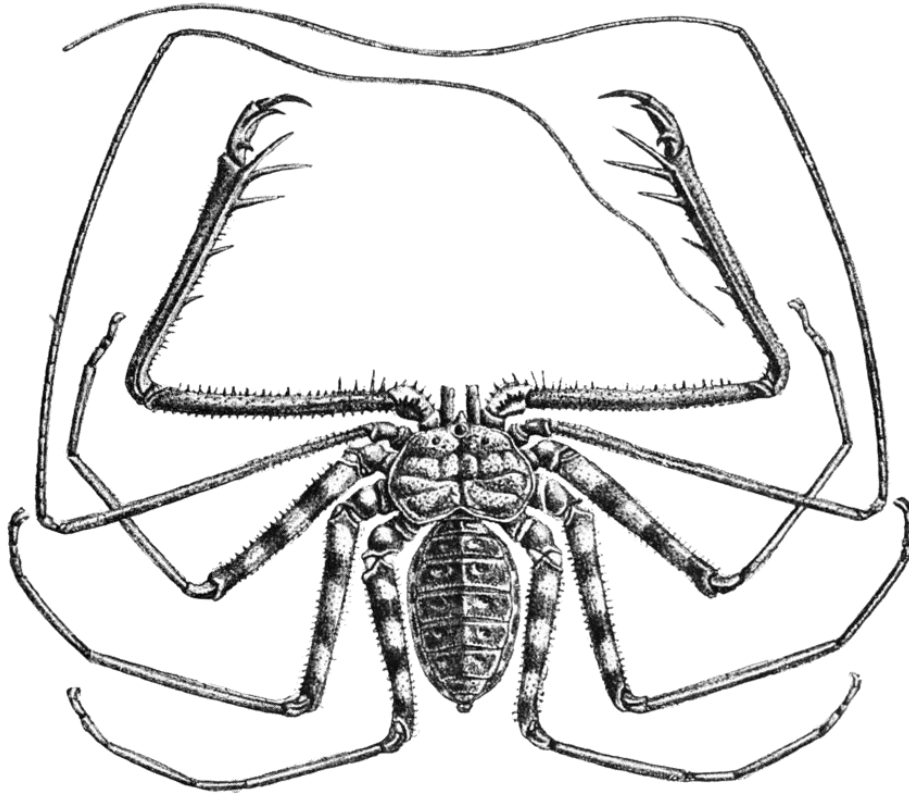


Рис. 341. *Damon johnstonii* (Роскок, 1894) з родини Phrynichidae ряду Amblypygi.

Ноги довгі, плоско розташовані, з членистими тонкими лапками. У деяких форм, крім пари кігтиків, на кінці лапок розвинені присоски, що дозволяють пересуватися гладенькими поверхнями. Особливо довгими є передні ноги, їх лапки виглядають як дуже довгі гнучкі багаточленикові джгутики, схожі на антени комах. Фрини мають багато спільних ознак з павуками і явно споріднені з ними (розчленування тіла, будова черевця, будова хеліцер, число і розташування легень). Але фрини не мають ні отруйних, ні павутинних залоз, цей бідний видами ряд арахнід дає можливість уявити, якими були б павуки, якби вони не мали ні отрути, ні павутини.

Типові місця проживання фрин – вологі тропічні ліси. Це нічні хижаки вдень ховаються під мертвою деревиною, під корою, в тріщинах скель, під камінням, віддаючи перевагу сховкам у вигляді плоских поверхонь. Потрапляючи на яскраве світло, фрин завмирає, розпластується на субстраті, але якщо його зачепити, швидко втікає. Пересуваються фрини боком, як краби. При цьому вони постійно промацують дорогу в напрямку руху. Живляться фрини комахами, деякі види живляться переважно термітами, що такі чисельні в тропіках. Здобич хапають педипальпами і розривають кігтевидними члениками хеліцер та педипальп. Фрини можуть довго голодувати, охоче шукають воду та п'ють. Самки відкладають до 60 яєць,

які носять під черевцем в пергаментній оболонці, що утворюється з особливих виділень статевих шляхів. Черевце самки при цьому сплющується і у вигляді вкриває зверху в пакет з яйцями. Молодь малорухома, з прозорими покривами тіла, кілька днів лишається під черевцем самки, линяє, потім розбігається. Статеве дозрівання відбувається тільки на третій рік життя.

Поширені переважно в тропічному поясі, вологолюбиві, тільки інколи живуть за межами лісів. Є печерні види, які втратили бокові очі. Деякі види живуть в термітниках. Деякі види ведуть підземний спосіб життя. Більшість видів активні вночі. Деякі види заповзають в житло людини. У багатьох людей фрини викликають жах, хоча ніякої небезпеки для людини вони не становлять.

Фрин інколи називають батовими павуками або безхвостими скорпіонами, що невдало. Латинська назва фрин перекладається як «тупий хвіст», що натякає на відсутність джгутика чи «хвоста», як у скорпіонів. Інколи педипальпами або хеліцерами вони можуть кусати шкіру людини, але це не становить якоїсь суттєвої небезпеки. Станом на 2023 рік описано 5 родин, 17 родів та 260 видів фрин.

Викопні види фрин відомі з пізнього Кам'яновугільного періоду, зокрема види роду *Weygoldtina*. З відкладів Кам'яновугільного періоду описано 5 видів фрин. Хоча у відкладах Девонського періоду знаходять відбитки, які, можливо, належать фринам, але це не доведено і сумнівно. Фрини відомі із відкладів раннього Крейдяного періоду, з бірманського бурштину Крейдяного періоду, з камбейського бурштину Еоцену, з домініканського та мексиканського бурштину Міоцену.

Як і всі павукоподібні фрини мають два сегменти тіла; просому та опістосому (які ще інколи називаються головогруди та черевце), чотири пари ніг, педипальпи та хеліцери. Їхні тіла широкі та сильно сплющені, з твердою просомою та сегментованою опістосомою.

Розміри тіла фрин коливаються від 5 до 16 сантиметрів в розмаху ніг. Більшість видів мають вісім очей; пара серединних очей у передній частині панцира над хеліцерами та 2 менших кластери з трьох очей у кожному позаду з кожного боку. Перша пара ніг виконує роль органів чуття і не використовується для ходьби. Сенсорні ніжки дуже тонкі та подовжені, мають численні сенсорні рецептори та можуть витягуватися в кілька разів більше, ніж тіло.

Фрини мають хижацькі педипальпи, модифіковані для захоплення та утримання здобичі, подібно до передніх лап богомолів. Педипальпи, переважно, вкриті шипами, які використовуються для пронизування та захоплення здобичі. Вони зберігаються складеними перед просомою, коли не використовуються. Останні дослідження показують, що педипальпи демонструють статевий диморфізм у розмірі та формі.

Анатомія педипальп сильно відрізняється залежно від виду, конфігурація часто відповідає певному стилю захоплення здобичі. Педипальпи деяких родів, таких як *Euphryniscus*, надзвичайно довгі та вільні від шипів аж до крайнього дистального кінця придатку.

Фрини мають вісім ніг, але використовують лише шість для ходьби, пересуваються часто подібно до краба, боком. Передня пара ніг модифікована для використання як щупи, схожі на вусики, з багатьма тонкими сегментами, які створюють вигляд «батога». Коли підходяща здобич виявляється за допомогою вусеподібних ніг, амбліпігид хапає свою жертву великими колючками на халпальних педипальпах, наколюючи та знерухомлюючи здобич. Зазвичай це робиться, піднімаючись на край вертикальної поверхні та дивлячись вниз на свою здобич. Потім кліщоподібні хеліцери подрібнюють і пережовують здобич перед проковтуванням. Голодувати фрини можуть більше місяця. Часто це пов'язано з попередньою линькою. Через відсутність отрути фрини дуже нервові і лякливі, тікають, якщо відчувають найменшу небезпеку чи загрозу.

Під час розмноження фрини здійснюють доволі складний шлюбний ритуал. Залицання полягає в тому, що самець відкладає на землю стеблинчасті сперматофори, які мають один або кілька сперматозоїдів на кінчику, і використовує свої педипальпи, щоб змусити самку ходити над ними. Самка підбирає сперматофори і відкладає запліднені яйцеклітини в мішечок під черевцем (опістосомою). Коли дитинчата вилуплюються, вони піднімаються на спину матері. Ті, які падають зі спини матері до першої линьки, не виживають.



Деякі види фрин, зокрема *Phrynus marginemaculatus* C. L. Koch, 1841 і *Damon diadema* (Simon, 1876), можуть бути одними з небагатьох прикладів павукоподібних, які демонструють соціальну поведінку. Дослідження, проведені в Корнельському університеті, свідчать про те, що самки фрин спілкуються зі своїми дитинчатами за допомогою своїх антеноформних передніх лап, а потомство відповідає взаємністю як матері, так і братам і сестрам. Кінцева функція цієї соціальної поведінки залишається невідомою. Фрини утримують території, які вони захищають від інших особин.

Дієта фрин в основному складається з членистоногих, але ці умовно-патогенні хижаки також харчуються і дрібними хребетними. Фрини зазвичай не харчуються до, під час і після линьки. Як і інші павукоподібні, фрини кілька разів линяють протягом свого життя. Линька відбувається з підвішуванням тіла до нижньої сторони горизонтальної поверхні, щоб за допомогою сили тяжіння допомогти відокремити і скинути старий екзоскелет.

Деякі види фрин продаються та утримуються як домашні тварини, включаючи фрин з родів *Acanthophrynus*, *Charinus*, *Charon*, *Damon*, *Euphrynichus*, *Heterophrynus*, *Phrynus*, *Paraphrynus* і *Phrynichus*. Фрин тримають у високих вольєрах із деревними поверхнями для лазіння, щоб забезпечити дві речі: достатньо вертикального простору для лазіння та линяння, а також достатньо місця для розсіювання тепла, щоб утримувати вольєр при температурах від 21°C до 24°C. 5 сантиметрів субстрату на дні вольєра, переважно, достатньо для того, щоб фринам можна було копати нори, а також служить для утримання води, щоб підтримувати вологість вище 75%. Фрини живуть 5 – 10 років, хоча описані випадки, коли в неволі фрини доживали до віку 16 років. Харчування може включати дрібних комах, таких як цвіркуни, борошняні хробаки, таргани.

У зв'язку з моторошним виглядом фрин використовували в фільмах жахів, фільмах жанру фентезі, зокрема в серіалі про Гаррі Потера.

Виділяють два підряди і наступні п'ять родин:

Підряд *Palaeoamblypygi*

Родина *Paracharontidae*

Родина † *Weygoldtinidae*

Підряд *Euamblypygi*

Родина *Charinidae*

Родина *Charontidae*

Родина *Phrynichidae*

Родина *Phrynidae*

**Родина Парахароніди (*Paracharontidae*)** включає два роди: рід *Paracharon*, що містить один вид *Paracharon caecus* Hansen, 1921 з Гвінеї-Бісау в Західній Африці, і рід *Jorottui* з одним видом *Jorottui ipuanai* Moreno-González et al, 2023 з Колумбії на півночі Південної Америки. Рід *Paracharonopsis* із еоценового (іпрського) камбейського бурштину з Індії спочатку був віднесений до цієї родини, але пізніше це було поставлено під сумнів, і з тих пір його включили до підряду *Euamblypygi*. Обидва живі види є троглобітами (жителями печер), не мають очей, причому *Paracharon caecus* Hansen, 1921 живе в термітниках, що теж нагадують печери, тоді як *Jorottui ipuanai* Moreno-González et al, 2023 мешкає виключно в печерах.

**Родина † Вейгольдтініди (*Weygoldtinidae*)** включає тільки один рід – *Weygoldtina* – вимерлий рід фрин, відомих з відкладів кам'яновугільного періоду. Відомо два види, описаних у Північній Америці та Англії та спочатку описаних як рід *Graeophonus*, що зараз вважається *nomen dubium* (сумнівною назвою). У свій час одна закам'янілість фрин з острова Кейп-Бретон була інтерпретована як виковна личинка бабки та помилково описана Семюелем Хаббардом Скаддером у 1876 році як *Libellula carbonaria*. Скам'янілість була дуже неповною, складалася з окремої опістосоми. З відкриттям більш повних скам'янілостей у Мейзон-Крік, Іллінойс, і Джогінс, Нова Шотландія, Семюел Скаддер переописав ці скам'янілості як фрин та переніс

вид до нового роду Graeophonus як вид *Graeophonus carbonarius*. Описуючи британський вид, *Graeophonus anglicus* Росоць, 1911, Реджинальд Іннес Покок відзначив значні відмінності між новошотландськими та більш повними скам'янілостями Мейзон-Крік. У результаті він виділив вид *Graeophonus scudderi* Росоць, 1911 для розміщення зразка Mazon Creek, а вид *G. carbonarius* обмежив канадськими зразками. Пізніше Реджинальд Покок у 1913 році припустив, що ці два види, *G. carbonarius* і *G. scudderi*, дійсно були однаковими, і це призвело до плутанини як щодо назви, яка буде використовуватися, так і щодо кількості видів, присутніх у Північній Америці. *Graeophonus anglicus* було знайдено в англійських середньовугільних відкладах Козлі, Стаффордшир. Відомо десятки зразків, які зараз зберігаються в Британському музеї.



Рис. 342. *Paracharon caecus* Hansen, 1921 з родини Paracharontidae.

Однак у 2018 році дослідники визнали рід *Graeophonus* недійсним, оскільки голотипний екземпляр *G. carbonarius* (= *Libellula carbonaria*) погано зберігся і його важко ідентифікувати як фрину. Навіть у 1911 році Покок вважав, що голотип, можливо, не належав до фрину. Більш заплутаним є те, що у 1913 році Петрункевич запропонував використати як голотип інший більш повний зразок, хоча оригінальний зразок голотипу на той час не був втрачений. Щоб вирішити проблеми, викликані цим, Джейсон А. Данлоп створив новий рід, *Weygoldtina*, і визначив більшість зразків *G. carbonarius* і *G. scudderi* як *Weygoldtina scudderi* Росоць, 1911, а вид *G. anglicus* перейменовано на *Weygoldtina anglica* Росоць, 1911.

*Weygoldtina scudderi* Росоць, 1911 мала довжину тіла близько 17 міліметрів. Довжина тіла *Weygoldtina anglica* Росоць, 1911 складала від 11 - 13 міліметрів для повних екземплярів, а частково повний зразок довжиною 18 міліметрів демонструє виразний грушоподібний очний горбок на панцирі. Дослідження підтвердили наявність бічних очних горбків. У центрі дорсального щита є глибоке поглиблення, яке, ймовірно, служило місцем прикріплення м'язів смоктального апарату. Рапторіальні педипальпи не мали богомолородної форми, як

більшість сучасних фрин, а були подібні до педипальп сучасного роду *Paracharon*. Головною відмінністю педипальп цих викопних фрин від педипальп роду *Paracharon* є орієнтація. У той час як шипи педипальпа у *Paracharon* здаються майже паралельними та злегка нахиленими назовні, у *Weygoldtina anglica* Roscock, 1911 кут між шипами видається більшим, щонайменше 90 градусів. Цей характер свідчить про те, що *Weygoldtina anglica* Roscock, 1911 використовував свої педипальпи не зовсім так, як сучасний *Paracharon*. Дослідження 2021 року виявило два помітні шипи на кожному педипальпі, які раніше не розпізнавали. Хоча перші пари ніг не повністю збереглися, вони, ймовірно, довгі та схожі на антени, як і в сучасних фрин. Основною відмінністю двох видів є передня проекція просомального дорсального щитка. Щиток *Weygoldtina anglica* Roscock, 1911 трохи ширший, коротший і більш дифузний у *Weygoldtina scudderi* Roscock, 1911.

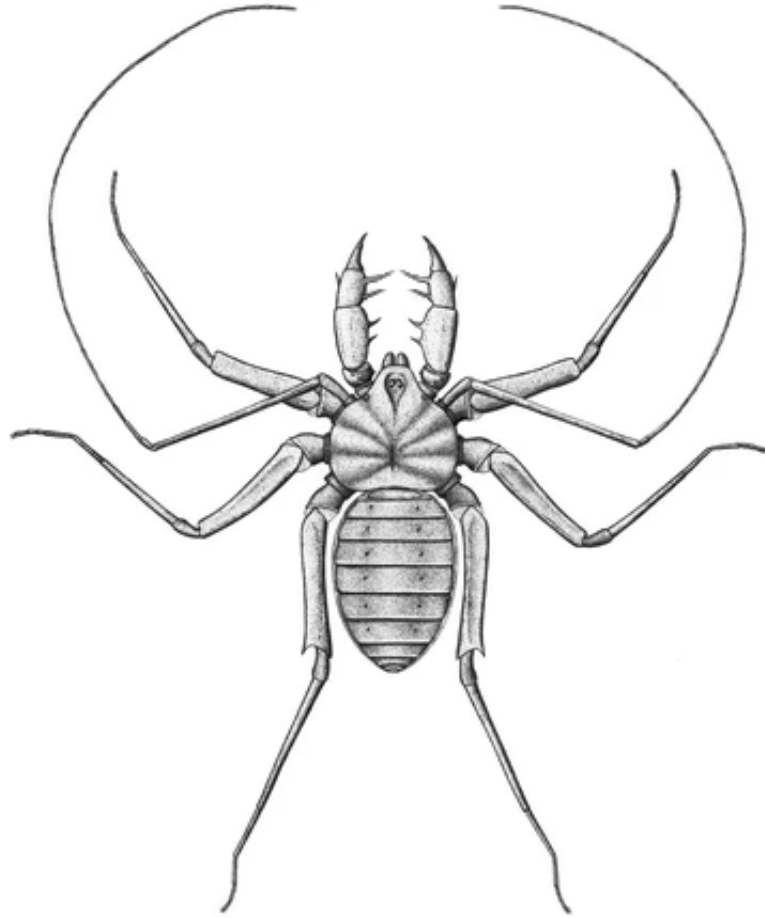


Рис. 343. Реконструкція вигляду *Weygoldtina anglica* Roscock, 1911 з родини † Weygoldtinidae.

**Родина Харініди (Charinidae)** містить 4 роди:

*Catageus* – 9 видів, Індокитай

*Charinus* – 107 видів, Австралія

*Sarax* – 17 видів, Камбоджа, Малайзія, Філіпіни, Індонезія, Індія, В'єтнам, Лаос, Нова Гвінея, Океанія, андаманські острови.

*Weygoldtia* – 3 види, В'єтнам, Лаос, Китай

**Родина Харонтіди (Charontidae)** включає всього один рід *Charon* та 6 видів, що живуть в південно-східній Азії, Індонезії, Австралії, Океанії, на острові Різдва (Індійський океан), на Новій Гвінеї. Рід був описаний арахнологом Фердинандом Каршем у 1879 році. Більшість видів живуть в печерах.





Рис. 344. *Charinus pescotti* Dunn, 1949 з родини Charinidae.



Рис. 345. *Charon gervaisi* Harvey et West, 1998 з родини Charontidae.



**Родина Фриніхіди (Phrynichidae)** - родина павукоподібних ряду фрини (Amblypygi). Відрізняється від інших родин фрин закругленою передньою частиною карапаксу, відсутністю пульвілл на ходильних ногах, роздвоєними зубцями на основі хеліцер (причому верхній зубець більший за нижній). Представники родини зустрічаються в основному в Африці, також на Аравійському півострові, у Південній та Південно-Східній Азії (деякі види роду *Phrynichus*) та у Бразилії (рід *Trichodamon*). На сьогодні відомо 2 підродини і 7 родів:

Рід *Xerophrynus* – 1 вид, Ангола, Намібія

Підродина *Damoninae*

Рід *Damon* – 11 видів, Африка, Аравія

Рід *Musicodamon* – 1 вид, Алжир, Марокко

Рід *Phrynichodamon* 1 вид, Африка

Підродина *Phrynichinae*

Рід *Euphrynichus* – 2 види, Африка

Рід *Phrynichus* – 20 видів, Африка

Рід *Trichodamon* – 1 вид, Бразилія



Рис. 346. *Damon medius* (Herbst, 1797) з родини Phrynichidae.

**Родина Фринові (Phrynidae)** – родина павукоподібних з ряду фрини. Включає 59 сучасних та 3 вимерлих види. Представники родини мають довгі схожі на ноги щупальця із шипами та з кігтем на кінці. Джгутик першої пари ніг дуже довгий, багаточлениковий. Головогруди розширені в поперечному напрямку, черевце коротке, яйцеподібне, 11-членикове, без хвостової нитки. Довжина тіла від 0,5 до 6 см. Джгутик може досягати довжини 60 см. На сьогодні виділяють 2 підродини і 6 родів:

Підродина Heterophryninae

Рід Heterophrynus – 17 видів, Південна Америка

Підродина Phryninae

Рід Acanthophrynus – 1 вид, Мексика

Рід Paraphrynus – 18 видів, тропіки і субтропіки Північної Америки, Кариби

Рід Phrynus – 38 видів (3 вимерлі), тропіки і субтропіки по всьому світу

† Рід Electrophrynus – мексиканський бурштин, Міоцен

† Рід Britorugus – формація Крато, Бразилія, Аптіанська епоха, Крейдяний період



Рис. 347. *Phrynus marginemaculatus* C. L. Koch, 1841 з родини Phrynidae.

## Підклас Кліщі (Acari)

Кліщі (Acari) – це дрібні павукоподібні. Традиційно кліщів вважали єдиним підкласом, що охоплював два великих надряди павукоподібних: Acariformes і Parasitiformes, які історично об'єднувалися в підклас Acari. Однак найновіші генетичні дослідження показують, що ця група павукоподібних далеко не монофілетична і класифікація кліщів потребує принципового перегляду. З усіх павукоподібних (і, зрештою, усіх членистоногих) кліщі найменш досліджена група і щодо еволюції кліщів дуже багато чого неясного. Більшість кліщів крихітні, менше 1 мм у довжину, і мають простий несегментований план тіла. Через невеликий розмір більшості видів їх легко не помітити. Деякі види живуть у воді, багато живуть у ґрунті як сапрофіти, інші живуть на рослинах, іноді створюючи галли, тоді як треті є хижаками або паразитами. Цей останній екологічний тип кліщів включає небезпечних шкідників бджільництва – кліщів роду *Varroa*, а також коростяних кліщів – небезпечних паразитів людини. Більшість видів кліщів нешкідливі для людини, але деякі з них пов'язані з алергією або можуть передавати вірусні та бактеріальні хвороби. Наукова дисципліна, присвячена вивченню кліщів, називається акарологією.

Нині є розуміння, що насправді кліщі не є єдиним таксоном, але філогенія кліщів на сьогодні ще мало вивчена. Продовжуються роботи щодо дослідження філогенії кліщів з використанням аналізу рибосомної ДНК, в тому числі гену 18 S рРНК, гену 28 S рРНК для визначення зв'язку між різними групами кліщів.

На сьогодні найбільш визнаною є наступна класифікація підкласу кліщів (Acari):

Надряд Акариформні кліщі (Acariformes)

Ряд Тромбідіформні (Trombidiformes)

Ряд Саркоптіформні (Sarcoptiformes)

Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)

Ряд Опіліокардіди (Opilioacarida)

Ряд Голотириди (Holothyrida)

Ряд Іксодові (Ixodida)

Ряд Мезостигмати (Mesostigmata)

Викопні рештки кліщів рідкісні через їх невеликий розмір і низьку імовірність збереження в геологічних породах. Найдавніші скам'янілості акариформних кліщів походять із відкладів Ріні-Черт, Шотландія, які датуються раннім Девонієм, приблизно 410 мільйонів років тому, тоді як найдавніші скам'янілості Parasitiformes відомі зі зразків бурштину, датованих серединою Крейди, близько 100 мільйонів років тому. Більшість викопних видів акарид не старші третинного періоду (до 65 млн років тому).

На сьогодні вважається, що ці два надряди – Акариформні та Паразитоформні не споріднені між собою, давно розійшлися на еволюційному дереві. Акариформні еволюційно більш близькі до Сольпуг (Solifugae), тоді як Паразитоформні більш близькі до Псевдоскорпіонів (Pseudoscorpiones).

Кліщі є крихітними представниками класу павукоподібних. Більшість із них має розміри від 250 до 750 мкм, але деякі більші, а деякі не перевищують 100 мкм у дорослому віці. План тіла складається з двох областей: головогрудей (без окремої голови) або просоми та опістосоми або черевця. Сегментація тіла майже повністю втрачена, а просома та опістосома злиті, лише положення кінцівок вказує на розташування сегментів.

На передній частині тіла знаходиться гнатосома або капітулум. Це не голова, ця структура не містить очей або мозку, це висувний живильний апарат, що складається з хеліцер, педипальп і ротової порожнини. Зверху гнатосома вкрита розширенням панцира тіла і з'єднана з тілом гнучкою ділянкою кутикули. Двосегментні хеліцери є вихідною формою для Acariformes, але в більш еволюційно змінених групах вони односегментні. Трисегментні хеліцери є вихідною формою для Parasitiformes, але були зменшені лише до двох сегментів у більш еволюційно змінених групах. Педипальпи відрізняються між таксонами залежно від способу живлення. У

деяких видів відростки нагадують ноги, тоді як у інших вони видозмінені в хеліцероподібні структури. Ротова порожнина з'єднується ззаду з ротом і глоткою.

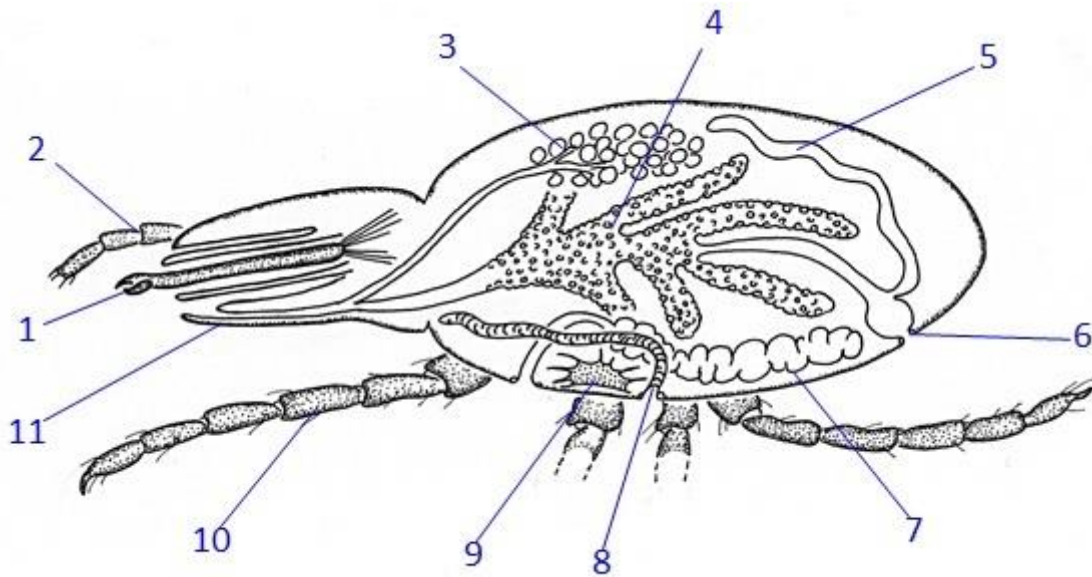


Рис. 348. Схема анатомії тіла кліщів. 1 – хеліцери, 2 – щупики, 3 – слинні залози, 4 – кишківник, 5 – судини Мальпігі, 6 – анус, 7 – яєчник або сім'яники, 8 – дихальні трубки (трахеї), 9 – центральний ганглії, 10 – ноги, 11 – гіпостом.

Більшість кліщів мають чотири пари ніг (як виняток дві пари зберіглося тільки у кліщів ряду *Etiophyoidea*), кожна з яких має шість сегментів, які можуть бути модифіковані для плавання чи інших цілей. Дорсальна поверхня тіла вкрита затверділими тергітами, а черевна поверхня — затверділими склеритами; іноді вони утворюють поперечні гребені. Гонопор (статевий отвір) розташований на вентральній поверхні між четвертою парою ніжок. Деякі види мають від одного до п'яти середніх або бічних очей, але багато видів сліпі, а органи відчуття – рецептори, що в тому числі зосереджені в щілинах та ямках. І тіло, і кінцівки мають щетинки та волоски (хети), які можуть бути простими, сплюсненими, булавовидними або сенсорними. Кліщі переважно забарвлені у різні відтінки коричневого, але деякі види червоні, помаранчеві, чорні або зелені, або мають комбінацію цих кольорів.

Багато кліщів мають стигми (отвори, що використовуються для дихання). У деяких кліщів стигми пов'язані з перитремами – парними, трубчастими, складними розширеннями трахейної системи. Вищі таксони кліщів визначаються такими структурами:

- **Oribatida**, раніше відомі як *Cryptostigmata* (крипто – приховані) і **Endeostigmata** (endeo – внутрішні), не мають первинних стигм і перитрем, але можуть мати вторинні дихальні системи. Наприклад, орібатиди підряду *Brachyruilina* мають стигми на черевній частині тіла, які важко побачити (тому колишня назва *Cryptostigmata*).
- **Астигмати** (а – без) не мають стигм і дихають через кутикулу.
- **Простигмати** (про – перед/попереду) мають стигми в передній частині тіла, зазвичай на бічних краях або між хеліцерами. Вони пов'язані з перитремами, які можуть бути на продорсумі біля хеліцеральних основ, або бути схожими на риг і виникати, або утворювати лінію чи мережу на спинці гнатосомної капсули.
- **Opilioacaridae** мають чотири пари дорзолатеральних стигм, які послідовно додаються під час розвитку.
- Інші три ряди **Parasitiformes**, **Holothyrida**, **Ixodida** та **Mesostigmata** (мезо – середній), мають лише одну пару стигм в області четвертої пари ніг. У них також є перитреми: у *Ixodida* вони складаються з парних оточуючих пластинок навколо стигм, тоді як перитреми у



Mesostigmata та Holothyrida є борозенками, що відходять від стигмат спереду (іноді також ззаду).

Травна система кліща має слинні залози, які відкриваються в передротовий простір, а не в передній кишківник. Більшість видів мають від двох до шести пар слинних залоз, які впадають у різні точки в субхеліцеральний простір. Деякі види кліщів не мають анального отвору: вони не випорожнюються протягом свого короткого життя. Кровоносна система складається з мережі синусів, і у більшості кліщів немає серця, рух рідини відбувається за рахунок скорочення м'язів тіла. Але деякі з більших видів кліщів мають дорсальне, поздовжнє серце. Газообмін здійснюється по всій поверхні тіла, але багато видів додатково мають від однієї до чотирьох пар трахей. Видільна система включає нефридій і одну або дві пари мальпігієвих судин. Кілька родин кліщів, таких як Tetranychidae, Eriophyidae, Camerobiidae, Cunaxidae, Trombidiidae, Trombiculidae, Erythraeidae та Bdellidae, мають шовкові залози, які використовуються для виробництва шовку для різних цілей. Крім того, водяні кліщі (Hydrachnidia) виробляють довгі тонкі нитки, які можуть бути шовковими.

Всі кліщі роздільностатеві. У самців є пара сім'яників в середній частині тіла, кожен сім'яник з'єднаний з гонопором сім'явидною протокою, а у деяких видів є хітиновий пеніс (суворо, але прогресивно). Самки мають один яєчник, з'єднаний з гонопором яйцепроводом, а також сім'яприймач для зберігання сперми. У більшості кліщів сперма передається самці опосередковано: самець або відкладає сперматофор на поверхню, з якої його підбирає самка, або самець використовує свої хеліцери або третю пару ніг, щоб вставити сперматофор в гонопор самки. У деяких видів надряду Acariformes запліднення відбувається безпосередньо за допомогою пенісу. Сперматофори у всіх кліщів є джгутиковими.

Яйця відкладаються на субстрат або там, де живе кліщ. Яйцям потрібно до шести тижнів розвитку, щоб вилупилася молодь залежно від виду. Наступною стадією є шестиногі личинки. Після трьох линьок личинки стають німфами з вісьмома ногами, а після наступних трьох линьок німфи стають дорослими. Час життя залежить від виду, але тривалість життя кліщів коротка порівняно з багатьма іншими павукоподібними.

Кліщі займають широкий спектр екологічних ніш. Наприклад, кліщі Oribatida є важливими розкладачами органіки в багатьох середовищах існування. Вони харчуються різноманітними матеріалами, включаючи живі та мертві рослини та гриби, лишайники та мертвих тварин; деякі є хижакми, хоча жоден орібатидний кліщ не є паразитичним. Кліщі належать до найрізноманітніших і найуспішніших груп безхребетних щодо адаптації до різних умов існування. Кліщі використовували широкий спектр середовищ, і через свій невеликий розмір залишаються майже непоміченими. Кліщі зустрічаються у прісній (наприклад, водяні кліщі або Hydrachnidia) і солоній воді (більшість Halacaridae), у ґрунті, у лісах, пасовищах, сільськогосподарських культурах, декоративних рослинах, термальних джерелах і печерах. Кліщі живуть у всіх видах органічних залишків та надзвичайно численні в опалому листі, відіграють важливу роль в ґрунтоутворенні. Кліщі харчуються тваринами, рослинами та грибами, а деякі є паразитами рослин і тварин, в тому числі людини. На сьогодні описано близько 48 200 видів кліщів, але кліщів, імовірно, може бути більше мільйона видів, переважна більшість видів ще не описані. Тропічний вид *Archegozetes longisetosus* Aoki, 1965 є однією із найсильніших тварин у світі – відносно маси його тіла (100 мкг): він піднімає вагу, що в 1182 рази перевищує його власну вагу, що в п'ять разів більше, ніж можна було б очікувати від такої маленької тварини. Також кліщі є рекордсменом швидкості, враховуючи довжину їх тіла, кліщ *Paratarsotomus macropalpis* (Banks, 1916) є найшвидшою твариною на Землі.

Кліщі, що живуть у ґрунті, включають ряд таксонів. Oribatida і Prostigmata більш численні в ґрунті, ніж Mesostigmata, і мають більше видів. Коли ґрунт зазнає впливу екологічних порушень, таких як сільське господарство, більшість кліщів (Astigmata, Mesostigmata та Prostigmata) повторно колонізують його протягом кількох місяців, тоді як для Oribatida період колонізації триває кілька років.

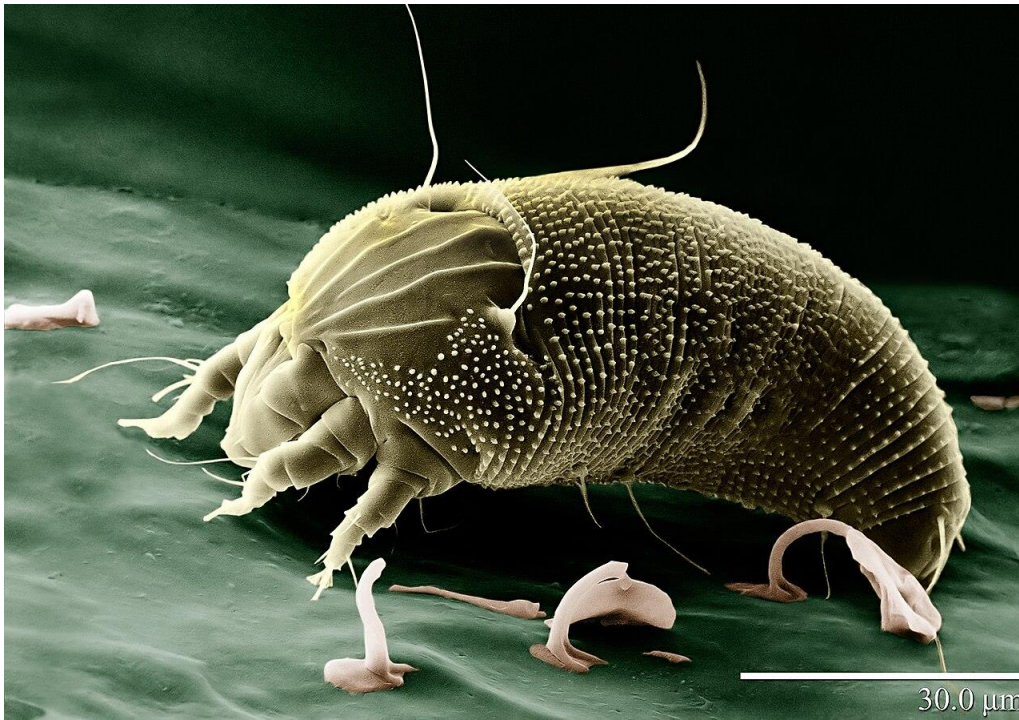


Рис. 349. Червоний кліщ *Aceria anthocoptes* (Nalera, 1892), зустрічається на інвазійному бур'яні *Cirsium arvense* (L.) Scop. – канадському будяку. Цього кліща можна використовувати як біологічний засіб для боротьби з бур'янами.

Багато кліщів паразитують на рослинах і тваринах. Одна родина кліщів, Pyroglyphidae, або гніздових кліщів, живе переважно в гніздах птахів та інших тварин. Ці кліщі в основному паразитують і споживають кров, шкіру та кератин птахів та ссавців. Пилові кліщі, які живляться здебільшого мертвою шкірою та волоссям, які втрачають люди, не споживають їх безпосередньо з організму, еволюціонували від цих паразитичних предків. Серед кліщів є особлива група членистоногих, що паразитують на хребетних тваринах, переважно на ссавцях і птахів, харчуючись кров'ю за допомогою спеціалізованого ротового апарату.

Іноді паразитичні кліщі вражають комах. Кліщ *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000 прикріплюється до тіла медоносних бджіл, а кліщ *Acarapis woodi* (Rennie, 1921) (родина Tarsonemidae) живе в трахеях бджіл. Сотні видів пов'язані з іншими бджолами, здебільшого ці види кліщів погано описані. Вони прикріплюються до бджіл різними способами. Наприклад, у робочих бджіл виду *Trigona corvina* Cockerell, 1913 були знайдені кліщі, прикріплені до зовнішньої сторони їхніх задніх гомілок. Деякі з них вважаються паразитами, а інші – нахлібниками, нідиколами або корисними симбіонтами. Кліщі також паразитують на деяких видах мурах, таких як *Eciton burchellii* Westwood, 1842. Більшість личинок кліщів Parasitengona є ектопаразитами членистоногих, тоді як на більш пізніх стадіях життя кліща з цієї групи переважно перетворюється на хижаків.

До шкідників рослин належать так звані павутинні кліщі (родина Tetranychidae), ниткоподібні кліщі (родина Tarsonemidae) і жовчні кліщі (родина Eriophyidae). Серед видів, які нападають на тварин, є представники саркоптозових кліщів (родина Sarcoptidae), які вгризаються під шкіру. Кліщі роду *Demodex* (сімейство Demodecidae) є паразитами, які живуть у волосяних фолікулах або поблизу них у ссавців, включаючи людину.

Оскільки кліщі не можуть літати, вони потребують інших засобів розселення. У невеликому масштабі кліщі використовують ноги для пересування, але це можливо лише на невеликій відстані. Деякі види підіймаються на високу точку, приймають відповідну позу та захоплюються вітром, тоді як інші використовують нитку шовку як парашут, щоб перелетіти з вітром на нове місце.

Паразитичні кліщі використовують своїх господарів для розповсюдження та поширюються від господаря до господаря шляхом прямого контакту. Іншою стратегією є форезія; кліщ, часто оснащений відповідними застібками або присосками, чіпляється за комаху чи іншу тварину та переноситься в інше місце. Форетичний кліщ просто мандрує автостопом і не харчується, поки його транспортує тимчасовий господар. Ці мандрівні кліщі здебільшого є видами, які швидко розмножуються та швидко заселяють нові місця проживання.



Рис. 350. Галли на листках липи (*Tilia*), спричинені кліщем *Eriophyes tiliae* (Н. А. Pagenstecher, 1857).

Кліщі крихітні і мало вивчені, окрім тих, які мають економічне чи медичне значення для людини. Більшість з них корисні, живуть у ґрунті або водному середовищі та допомагають у розкладанні органічного матеріалу, беруть участь у кругообігу елементів в біосфері.

Два види паразитичних кліщів часто живуть на людині, а саме *Demodex folliculorum* (Simon, 1842) і *Demodex brevis* Akbulatova, 1963 – обидва види часто називаються кліщами вії.

Більшість видів кліщів нешкідливі для людей і домашніх тварин, але деякі види можуть безпосередньо колонізувати ссавців, діючи як паразити, переносять захворювання і спричиняють розвиток алергічних реакцій. Кліщі, які поселяються на шкірі людини, є причиною кількох типів вкрай неприємних шкірних захворювань, таких як гамазоїдоз, кліщовий дерматит, зерновий свербіж, бакалійний свербіж і короста. Кліщ *Sarcoptes scabiei* (Linnaeus, 1758) – це паразитичний кліщ, що викликає коросту, яка є одним із трьох найпоширеніших захворювань шкіри у дітей. Кліщі демодекс, які є поширеною причиною корости у собак та інших домашніх тварин, також були причетні до захворювання шкіри людини, що називається розацея, хоча механізм, за допомогою якого кліщ демодекс сприяє виникненню захворювання, неясний. Відомо, що кліщі є переносниками хвороб, таких як хвороба Лайма, плямиста лихоманка Скелястих гір та багатьох інших небезпечних захворювань.



Кліщі роду *Trombicula* відомі насамперед своїм сверблячим укусом, але вони також можуть поширювати захворювання, такі як, наприклад, висипний тиф. Хатній мишачий кліщ *Liponyssoides sanguineus* (Hirst, 1914) є єдиним відомим переносником хвороби, що називається рикетсіальна віспа. Кліщі домашнього пилу, які зустрічаються в теплих і вологих місцях, таких як ліжка, викликають кілька форм алергічних захворювань, включаючи сінну лихоманку, астму та екзему, і, як відомо, загострюють atopічний дерматит (атопічну екзему).

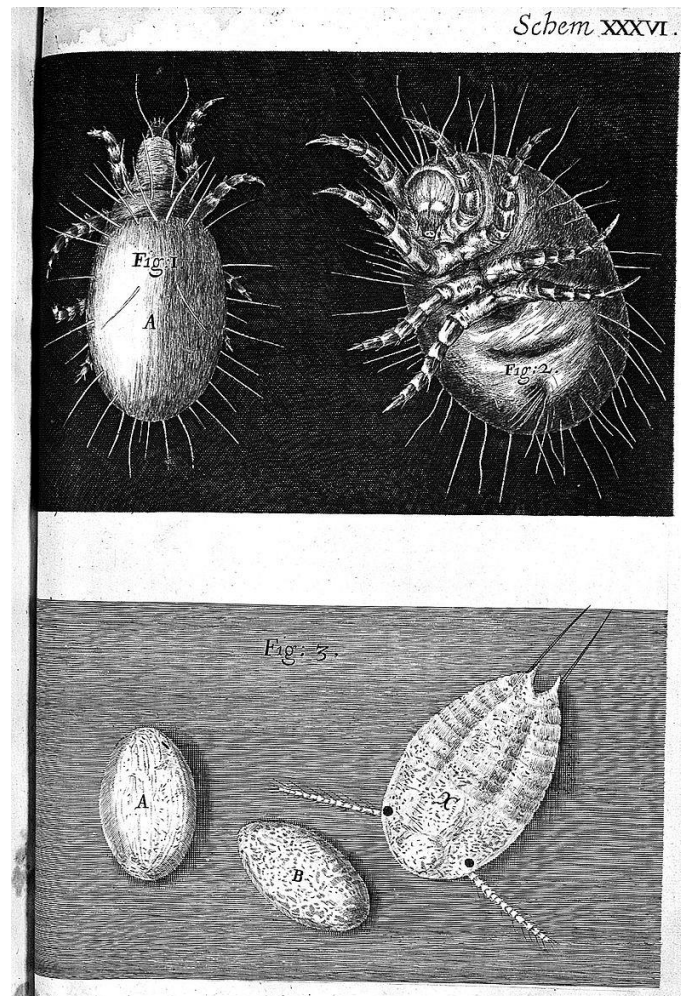


Рис. 351. Перші малюнки мікроскопічних кліщів зроблені Робертом Гуком у 1665 році і опубліковані в його книзі «Мікрографія».

Серед свійських тварин овець уражає кліщ *Psoroptes ovis* (Hering, 1838), який живе на шкірі, спричиняючи гіперчутливість і запалення. Сінний кліщ є ймовірним резервуаром скрепі (почесухи) – пріонної хвороби овець.

Кліщ *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000 є серйозним шкідником медоносних бджіл, часто викликає загибель цілих пасік. Цей мікроскопічний кліщ є облігатним зовнішнім паразитом, здатним розмножуватися тільки в бджолиних сім'ях. Він безпосередньо послаблює свого хазяїна, поглинаючи клітини жирового тіла бджоли, може поширювати РНК-віруси, включаючи вірус деформованих крил. Сильне зараження призводить до загибелі колонії, переважно, протягом зими. У 2006 року було втрачено понад 10 мільйонів вуликів внаслідок зараження цим кліщем.

Різноманітні кліщі полюють на інших безхребетних, в тому числі на інші види кліщів, і можуть використовуватися для контролю чисельності їхніх популяцій. Кліщі родини Phytoseiidae, особливо види родів *Amblyseius*, *Metaseiulus* і *Phytoseiulus*, використовуються для боротьби з такими шкідниками, як павутинний кліщ. Серед кліщів родини Laelapidae види



*Gaeolaelaps aculeifer* (G. Canestrini, 1884) і *Stratiolaelaps scimitus* (Womersley, 1956) використовуються для боротьби з грибковими комарами, червоними кліщами домашньої птиці та різними ґрунтовими шкідниками.

Вперше мікроскопічних кліщів під мікроскопом спостерігав англійський науковець Роберт Гук. У своїй книзі «Мікрографія» 1665 року він стверджував, що ці мікроскопічні кліщі не були спонтанно породжені з бруду, а були «комахами дуже гарної форми». У 1898 році Артур Конан Дойл написав сатиричну поему «Притча», де зобразив пихатість сирних кліщів, які заперечують походження круглого сиру сорту чеддер, у якому вони всі жили. Перший у світі науковий документальний фільм показав сирних кліщів, побачених під мікроскопом – короткометражний фільм був показаний в лондонському музичному залі Альгамбра в 1903 році, викликавши бум продажів простих мікроскопів.

## Надряд Акариформні кліщі (Acariformes)

Надряд Акариформні кліщі (Acariformes), також відомі як Актинотрихіди (Actinotrichida), є більш різноманітні, ніж інший – другий з описаних і відомих надрядів кліщів. На сьогодні відомо понад 32 000 описаних видів Acariformes, що включені в 351 відому родину. Але на планеті Земля видів акариформних кліщів набагато більше, ніж наразі відомо. За різними оцінками, загальна кількість видів акариформних кліщів за різними оцінками становить від 440 000 до 1 000 000, а можливо і більше.

Acariformes можна розділити на дві основні групи – Sarcoptiformes і Trombidiformes. Крім того, парафілетична група, що містить примітивні форми, Endeostigmata, раніше також вважалася окремою таксономічною одиницею. Група Endeostigmata складається лише з 10 родин маловивчених дрібних кліщів з м'яким тілом, які ковтають тверду їжу, таку як гриби, водорості та безхребетних з м'яким тілом, таких як нематоди, коловертки та тихохідні. Ці клади раніше вважалися підрядами, але зараз класифікація переглядається, з врахуванням сучасних методів молекулярного аналізу. Деякі дослідники вважають, що Endeostigmata утворюють окремий ряд чи підряд. Інші дослідники відносять Endeostigmata до Sarcoptiformes, і вважають обидві групи Sarcoptiformes і Trombidiformes монофілетичними. Надродина Eriophyoidea, яка традиційно вважається належною до Trombidiformes, нині розглядається як окрема класа, що розвивалась незалежно від Sarcoptiformes і Trombidiformes.

Інша група кліщів, навколо якої точаться дискусії, це Actinedida. Нині цю групу прийнято ділити між Sarcoptiformes і Trombidiformes (яка містить основну частину «Actinedida»), оскільки по останнім даним це збірна штучна група, що складається з видів, які не вписувались в інші групи. Систематика Trombidiformes теж проблематична і викликає багато дискусій. Невелика група Sphaerolichida, мабуть, є найдавнішою еволюційною лінією серед них. Проте, Prostigmata по-різному поділяються на Anystina, Eleutherengona та Eupodina. Розмежування та взаємовідносини цих груп зовсім нечіткі. Всі існуючі гіпотези класифікації цієї групи кліщів недостатньо аргументовані.

Найдавніші закам'янілості акариформних кліщів походять із відкладів Ріні-Черт, Шотландія, які датуються раннім девонам, приблизно 410 мільйонів років тому. Вид з крейдяного періоду – *Immensmaris chewbaccei* Dunlop, 2015 мав ідіосому понад 8 мм у довжину та був найбільшим викопним акариформним кліщем, а також найбільшим еритреїдним кліщем, коли-небудь знайденим.

Sarcoptiformes ковтають тверду їжу, будучи в основному мікротравоїдними, грибоїдними та детритоїдними. Деякі Astigmatina та Psoroptidia поселилися в гніздах комах, птахів та норах ссавців, в тому числі в житлі людини. Деякі види стали паразитами тварин та людини. До цих груп кліщів належать добре відомі кліщі домашнього пилу, коростяні кліщі та кліщі, що поселяються в хутряних чи пір'яних виробках. Взаємовідносини між їхніми основними групами не вирішені й підлягають перегляду. Зокрема, за деякими даними Oribatida потрібно розділити на дві частини, оскільки Astigmatina ближчі до деяких з них (наприклад, певних Desmonomata), ніж останні до інших кліщів з групи Oribatida.

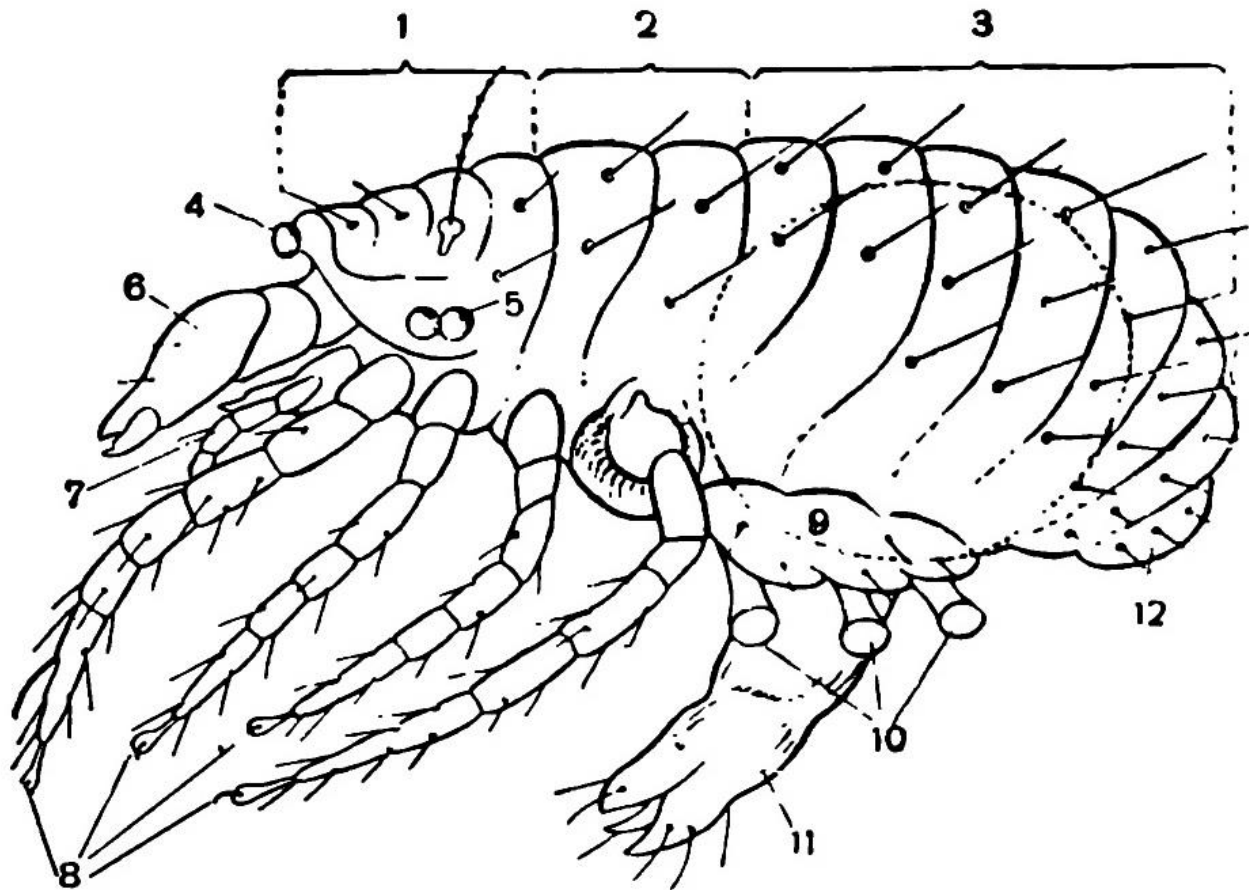


Рис. 352. Схема морфології акариформних кліщів підряду Endeostigmata (вигляд збоку). 1 – протеросома (1 – 4 сегменти); 2 – сегменти ніг третьої та четвертої пар; 3 – черевце (7 – 13 сегменти); 4 – медіальне око; 5 – бокові очі; 6 – хеліцери; 7 – педипальпи; 8 – ноги; 9 – статеві кришечки; 10 – коксальні кришечки; 11 – статевий конес; 12 – анальні клапани.

Trombidiformes найбільш відомі економічною шкодою яку вони завдають – серед них дуже багато шкідників сільського і лісового господарства. Усі найважливіші шкідники рослин серед Acari – це тромбідиформи, такі як павутинні кліщі (Tetranychidae) та Eriophyidae. Багато видів також є хижаками, грибоїдними і паразитами тварин. Одними з найбільш помітних видів вільноживучих кліщів є відносно великі та яскраво-червоні оксамитові кліщі, які належать до родини Trombidiidae.

Орибатидні кліщі та значно меншою мірою інші кліщі є джерелом алкалоїдів отруйних жаб (а саме дрібних видів, таких як полунична отруйна жаба *Oophaga pumilio* Boulenger, 1886). Такі жаби, вирощені без цих орибатид у своєму раціоні, не виробляють сильних отрут, як це відбувається в дикій природі.

У надряді Акариформних кліщів по ходу еволюції неодноразово виникали партеногенетичні види. На противагу загальноприйнятій думці про те, що партеногенетичні лінії недовговічні, чотири багатовидові партеногенетичні кластери ряду Oribatida є дуже давніми і, ймовірно, виникли 400 - 300 мільйонів років тому. У деяких партеногенетичних видів, які піддаються аутоміксису (виду самозапліднення, що зберігає мейоз), статеве розмноження відновилося.

По плану будови примітивні Акариформні кліщі відповідають арахнідам взагалі, чим заперечується думка про те, що всі кліщі вкрай сильно видозмінилися і деградували. Більше, кліщі зберегли низку таких примітивних рис, які давно були втрачені іншими арахнідами. Ці кліщі дуже малих розмірів, переважно 0,2 – 0,3 мм. Покрова тіла тонка, позбавлена щитків.

Тулуб добре почленований, при цьому сегментовано не тільки черевце, але і головогруди. Сегменти хеліцер, педипальп та двох передніх пар ніг розділені спинними боронами, як у кененій та сольпут, утворюють передній відділ, що відповідає голові трилобітів і називається в кліщів **протеросоною**. На сторонах цього відділу є бокові очі, а спереду парне (щодо походження) медіальне око. Сегменти двох задніх пар ніг почленовані.

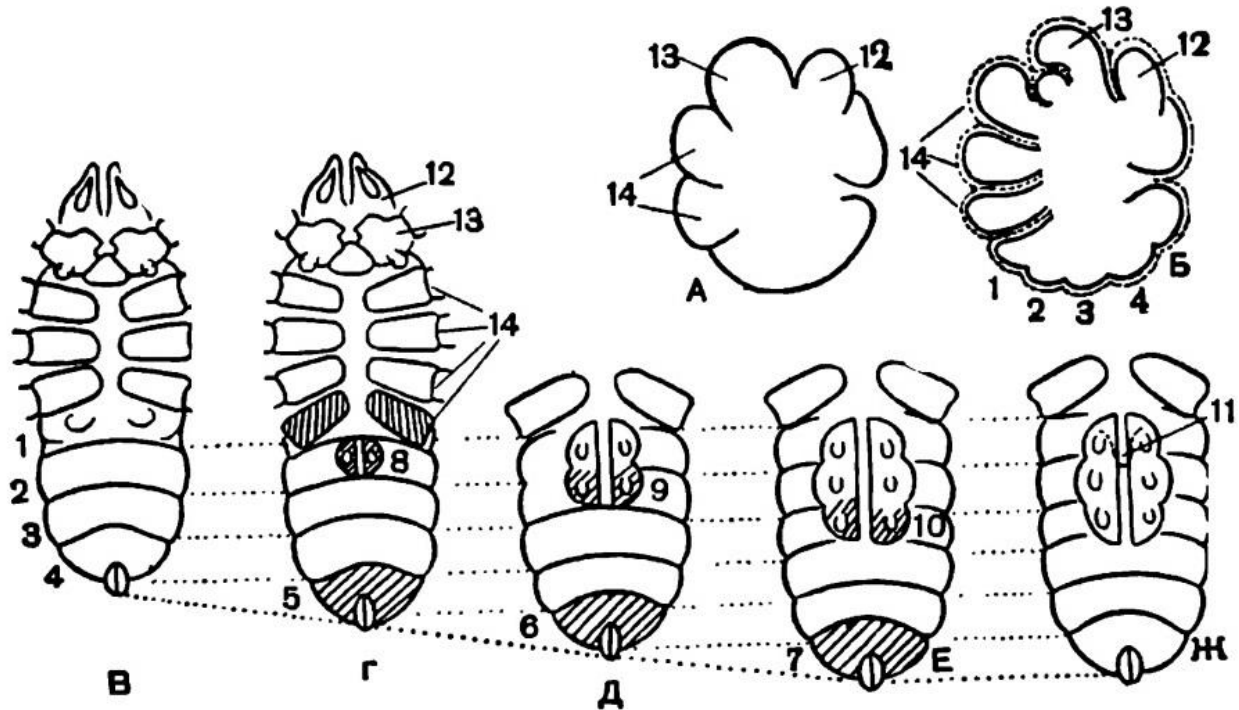


Рис. 353. Індивідуальний розвиток акариформних кліщів (вихідний тип): А – зародок на чотирьохсегментній стадії, вигляд збоку; Б – шестиногий зародок з неповним числом черевних сегментів в момент виділення першої кутикули (передличинка); В – личинка; Г – Е – прото-, дейто- та тритонімфа; Ж – доросла фаза; 1 – 7 – сегменти черевця; 8 – 10 – статеві кришки з коксальними органами під ними; 11 – статевий конус; 12 – хеліцери; 13 – педипальпи; 14 – ноги (четверта пара намічається вже в личинки). Післязародкові фази зображені з черевної сторони, кінцеві відділи ніг не показані, сегменти й придатки, що знову утворюються на кожній фазі, заштриховані.

Членисте черевце складається з шести сегментів і з'єднується з головогрудьми добре розвиненим передстатевим сегментом. В інших акариформних кліщів сегментація переважно зникає. Зберігається борона між протеросоною і заднім відділом тулубу, що утворюється шляхом приєднання сегментів двох задніх пар ніг до черевця і називається гістеросоною. Такий тип почленування тіла дуже характерний для всього надряду.

Важливу роль відіграють волоски, щетинки та інші шкіряні органи. Завдяки малим розмірам тіла кліщів ці органи в них бувають відносно дуже великі та переважно мають суворо постійне число і розташування на сегментах тулуба та придатках. Частина з них виконує функції органів чуття – тактильних, ті що сприймають коливання (трихоботрії на передньому кінці тіла), органів хімічного відчуття (представлені ліровидними органами і так званими соленідіями на ногах. Це тонкостінні замкнуті на кінці трубочки зі спіральною борonoю, що пронизана дрібнесенькими каналцями. В середину соленідію заходить відросток чутливої нервової клітини). Щетинки часто служать додатковим захистом, особливо в тонкошкірих форм, бувають дуже різноманітні по величині і формі – шиповидні, перисті, плоскі, такі, що вкривають кліща як черепаця та ін.

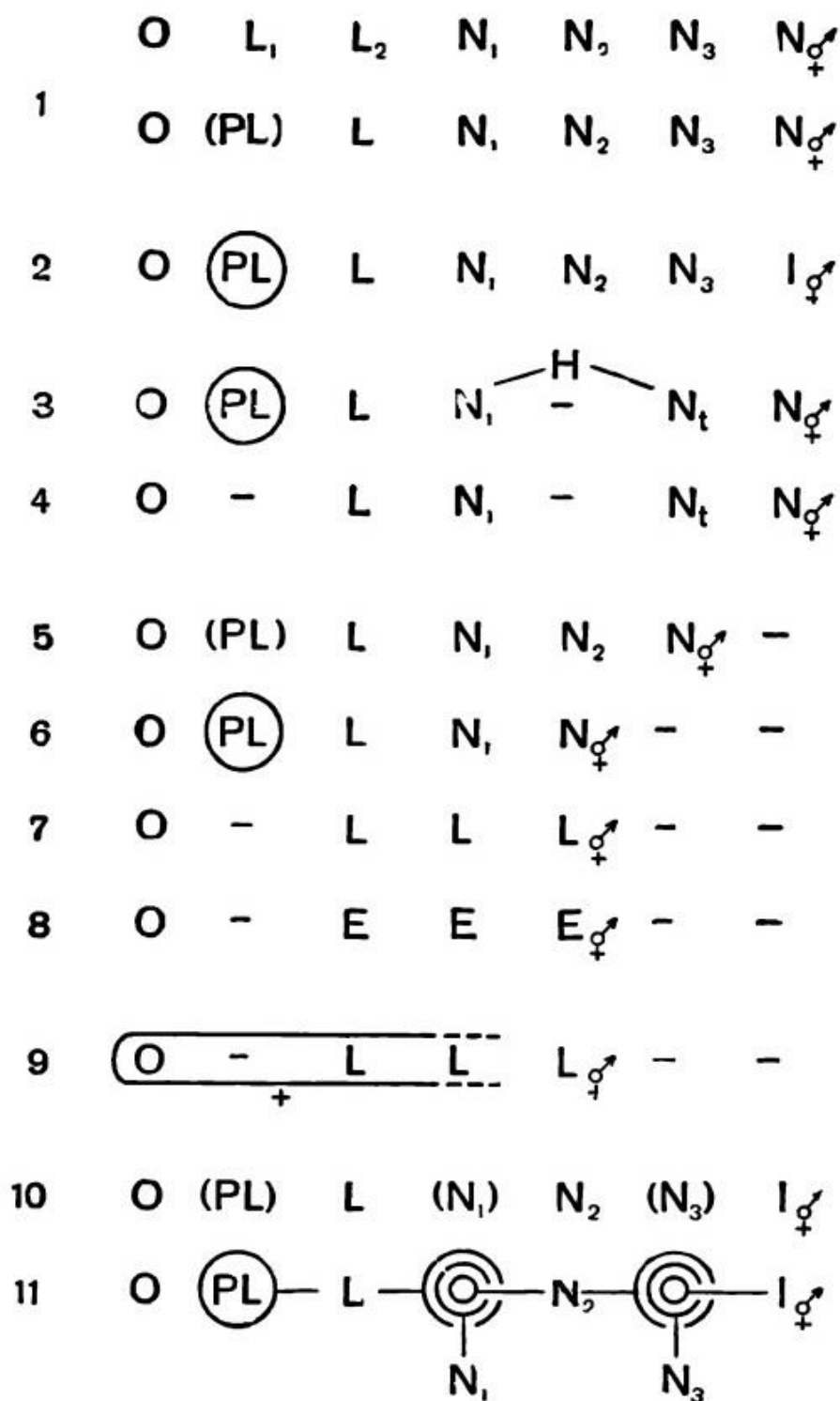


Рис. 354. Еволюція індивідуального розвитку кліщів надряду Acariformes: 1 – вихідні цикли (Endostigmata, Palaeacaridae); 2 – панцирні кліщі (імагінація дорослої фази); 3 – тірогліфоїдні кліщі (перетворення дейтонімфи в гіпопуса); 4 – паразитичні акаридії; 5 – ґрунтові протистигматичні кліщі; 6 – тетраніхові кліщі; 7 – шестиногі кліщі; 8 – галоутворюючі кліщі; 5 – 8 – ряд збільшення неотенії – розмноження в набагато ранньому віці; 9 – тарсонеміди (утробний розвиток, живонародження); 10 – червонотілі кліщі (повторний гістологічний метаморфоз); 11 – водяні кліщі гідракаріни (подвійні линьки); O – яйце; L – личинка; PL в дужках – жовточне живлення передличинки; PL в колі – передличинка в яйці; N<sub>1</sub> – N<sub>2</sub> – прото-, дейто- та тритонімфа; N<sub>1</sub>, N<sub>3</sub> – німфи в стані спокою; H – гіпопус; E – напівембріональний стан; I – імаго; - - - - випадання фаз; знаками ♂♀ позначені фази, що розмножуються.



Хеліцери та педипальпи в нижчих *Asariformes* вільні, не з'єднуються в «головку», що характерно для всіх кліщів. Хеліцери переважно трьохчленикові, з клешнями, але є форми, в яких можна розрізнити до шести члеників хеліцер, чим вони дуже схожі на ноги. Тазики педипальп рухомі і мають жувальні лопаті. Ноги з одним кігтеподібним емподієм, ще позбавлені додаткових кігтиків, що потім утворюються з щетинок.

Будова ротових органів в деталях доволі різноманітне вже в нижчих форм. Як вдалося виявити, це пов'язане з різноманітністю живлення. Одні з них, що жують рослинну їжу, вживають гіфи та спори грибів, ґрунтові водорості, дріжджі та ін. Інші акариформні кліщі ловлять колембол (подур), інших кліщів, проколюють їх хеліцерами та висмоктують. Треті висмоктують яйця колембол та ін.

Дивовижною є структура зовнішнього статевого апарату – складного утвору, що займає більшу частину нижньої поверхні черевця і схоже по будові в представників обох статей. До його складу входять кінцівки трьох передніх кінцівок черевця. Статевий отвір відкривається на кінці великого статевого конусу, що вип'ячується на восьмому сегменті. Ніжки восьмого, дев'ятого й десятого сегментів зростаються і утворюють статеві кришечки, що прикривають статевий конус. Коксальні органи черевних ніжок, що мають вигляд мішечків, що вип'ячуються і заповнені гемолімфою. Ці коксальні органи в числі трьох пар розташовані під кришечками, що називаються статевими присосками. Це органи відчуттів, що відіграють певну роль під час сперматофорного запліднення і відкладання яєць, судячи по всьому сприймають вологість середовища. Завдяки мікроскопічним розмірам нижчих кліщів їх сперматофори і особливо яйця, абсолютно мініатюрні, дуже великі відносно дорослої особини, з чим і пов'язана складність і великі розміри зовнішнього статевого апарату. Яйця дозрівають і відкладаються по одному, бо в тілі самки може розміститися тільки одне готове до відкладення яйце.

Примітивні *Asariformes* позбавлені спеціальних органів дихання і дихають через шкіру. У поєднанні зі структурою черевних ніжок, це наштотує на думку про відсутність легень у предків цього надряду кліщів: з води вони прямо перейшли до життя у вологому ґрунті і шкіряному диханню, чим вони схожі з кененіями. Під час подальшого розвитку в акариформних кліщів утворились трахеї, при цьому в різних групах незалежно, в різних місцях. Примітивні риси, що виявляються у внутрішній будові нижчих форм, наприклад, є три пари видільних коксальних залоз, що функціонують у дорослих кліщів, зберігається сегментація черевця та ін.

Індивідуальний розвиток нижчих *Asariformes* особливо цікавий з точки зору вивчення еволюції членистоногих. Запліднення сперматофорне. Самець залишає на субстраті клейкі сперматофори на ніжці, а самка захоплює їх зовнішніми статевими органами. Але в деяких видів немає навіть ще сперматофору, просто виділяються краплі сперми, які самка, слідує за самцем засмоктує їх статевим конусом. Яйця *Asariformes* дуже маленькі (0,1 – 0,2 мм) і бідні дейтоплазмою (жовтком). Завдяки цьому індивідуальний розвиток зберіг архаїчні риси, що втрачені іншими арахнідами. Дроблення повне або майже повне, рівномірне, нагадує дроблення кільчастих червів. Зародок проходить чотирьохсегментну стадію, що схожа на личинку трилобітів – протаспіса.

Кліщі цього надряду виходять з яйця на значно більш ранній стадії розвитку, ніж всі інші арахніди. Утворення кутикули і підготовка до вилуплення починається в той час, коли в зародка ще не розвинута четверта пара ніг, немає зачатків черевних ніжок і не вистачає кінцевих сегментів черевця. Тому вилуплюється шестинога личинка з коротким черевцем, що позбавлене трьох останніх сегментів і статевих стулок. Перша кутикула, що одягає зародок оснащена шипиками або пружними щетинками («яйцевими зубами»), які служать для розриву яйцевих оболонок. Це так звана передличинка. У більшості *Asariformes* під цією першою кутикулою в яйці незабаром утворюється кутикула власне личинки, що вилуплюючись, скидає яйцеві оболонки і передличиночні покриви. Але в нижчих представників цього надряду личинки вилуплюється сама, хоча, переважно, буває нерухома. Хоча в деяких нижчих

Acariiformes передличинка рухома і швидко бігає – зберіглись дві активних личиночних стадії, що розділені линькою.

Личинка перетворюється в німфу, що тричі линяючи, перетворюється в дорослого кліща. Відповідно розрізняють три німфальні вікових групи: протонімфи, дейтонімфи, тритонімфи. Протягом німфального періоду з'являються сегменти черевця і кінцівки, яких бракує в личинки. Цікаво, що нові сегменти утворюються один за одним попереду від анальної зони росту і одночасно на сегментах, що лежать попереду з'являються кінцівки. Тобто, тут частково зберігся анаморфоз – первинний спосіб розвитку, що був у предків хеліцерових – трилобітів. Під час перетворення личинки в протонімфу з'являються ноги четвертої пари, ще не зовсім розвинуті і майже позбавлені щетинок; на кінці черевця, перед стулками, що прикривають анальний отвір, утворюється новий, одинадцятий сегмент. На восьмому сегменті з'являються видозмінені ніжки – зачатки статевих клапанів з парою коксальних органів під ними. У дейтона тритонімфи послідовно з'являються дванадцятий і тринадцятий сегменти черевця, а на дев'ятому і десятому сегментах – видозмінені ніжки, що одні за одними прирастають ззаду до тих, що з'явилися раніше, утворюючи статеві кришки з трьома парами коксальних органів під ними. Під час останньої линьки і перетворення тритонімфи у дорослого кліща нових сегментів і кінцівок вже не з'являється, а утворюється статевий конус.

Життєва форма нижчих Acariiformes дуже своєрідна і не змінюється від личинки до дорослого кліща. Все життя ці кліщі живуть у вологому ґрунті, в рослинних залишках, в часопросторі між частками субстрату, не виробляють якихось спеціальних фаз для розселення, як це властиво іншим кліщам. Вони надзвичайно вологолюбиві і можуть жити тільки в середовищі з повітрям, що насичене водяним паром. Вийняті з ґрунту ці кліщі швидко висихають та гинуть. Але для них небезпечною є і вода в краплях. Якщо такий кліщ потрапляє у водяну краплю або хоча б до поверхневої плівки води, він швидко змокає і гине. Умови життя цих крихітних істот, що дихають шкірою лежать у вузькому діапазоні вологості. З одного боку небезпека висохнути, з іншого – небезпека змокнути. Ці кліщі настільки малі, що сили поверхневого натягу води переважають сили гравітації Землі. Їх стихія – сили молекулярного зчеплення. Тому зрозумілі і деякі адаптації – гідрофобність кутикули і стрибальні задні ноги в деяких видів. Своєрідність спеціалізації мезосомних кінцівок (прегеніталій) – свідчення самостійного виходу кліщів на сушу.

Роль малих розмірів тіла в еволюції цього ряду кліщів двозначна. З одного боку, завдяки малим розмірам тіла ці найдавніші кліщі зупинились на низькому еволюційному рівні, ніж інші арахніди. Збагачення яєць жовтком, характерне для хеліцерових взагалі, тут зупинене малими розмірами самок. У результаті цього зберігся архаїчний спосіб розвитку (шестинога личинка, анаморфоз) і примітивні риси будови (повна сегментація та ін.), про що власне, свідчать нижчі представники ряду.

Але з іншого боку, акариформні кліщі протягом тривалого часу їхнього життя на суші максимально використали адаптивні можливості, що відкрилися перед ними завдяки малим розмірам. Ці кліщі насичено заселили ґрунт і різноманітні пористі субстрати, з ґрунту заселили рослини і тварин в якості паразитів, знову освоїли водойми. Тут дивовижно, що архаїчний метаморфоз став тою основою, на основі якої виникли адаптації до нових умов життя. По ходу адаптацій окремі фази метаморфозу брали на себе ті чи інші життєві функції: одні стали живильними фазами, інші розселювальними чи такими, що переживають несприятливі умови. Навіть розмноження, в залежності від умов життя, виявилось можливим і доцільним на різних фазах індивідуального розвитку. Завдяки малим розмірам дорослого кліща і відсутності необхідності тривалого росту виникли форми, що надзвичайно швидко розмножуються – швидкісний тип розвитку та розмноження.

Величезна різноманітність акариформних кліщів виникла на основі різних адаптаційних змін їх життєвого циклу, при цьому ця адаптивність утворювалась на більш низькому еволюційному рівні, ніж той, на якому знаходились інші арахніди. На дорозі еволюції, по якій йшли хеліцерові, акариформні кліщі раніше інших зупинились і розійшлися на бічні стежки.

Оскільки в основі еволюції лежать адаптаційні зміни індивідуального розвитку, необхідно розглядати систематику і класифікацію кліщів з врахуванням їх індивідуального розвитку: спеціалізацію окремих фаз розвитку, ускладнення метаморфозу, живонародження, схожість дорослих фаз і молодих (педоморфоз), зсув статевої зрілості на ранні фази циклу і відпадання пізніх фаз (неотенія), випадання проміжних фаз, надзвичайно раннє вилуплення з яйця (дезембріонізація), розмноження в напівембріональному стані.

Існують різні точки зору на класифікацію акариформних кліщів. Одна точка зору полягає в тому, що існує два ряди цих кліщів – Sarcoptiformes та Trombidiformes, які в свою чергу діляться на підряди, інфраряди, надродина, родини та ін. Інша точка зору полягає в тому, що Sarcoptiformes та Trombidiformes це клади, які включають кілька рядів. Тут ми розглянемо систематику, по якій Sarcoptiformes та Trombidiformes і двома рядами акариморфних кліщів.

### Ряд Саркоптиформні (Sarcoptiformes)

Саркоптиформні (Sarcoptiformes) – це ряд кліщів, що включає понад 15 000 описаних видів у 266 описаних родин. Раніше цей ряд поділяли на два підряди – Oribatida та Astigmatina, але зараз систематика цих кліщів суттєво переглядається. Є думка, що цей ряд включає 3 підряди: Astigmata, Endeostigmata, Oribatida, які інколи розглядають не як підряди, а як окремі ряди.

Представників ряду Саркоптиформні (Sarcoptiformes) можна назвати гризучими чи жуучими кліщами, бо більшість з них має кліщовидні хеліцери з міцними клешнями жуучого типу. Живляться ці кліщі переважно твердою рослинною їжею, а ті види, що перейшли до паразитизму живляться шкірою, пір'ям, шерстю, волоссям, виділеннями шкірних залоз. Історично виділяли дві еволюційні лінії Sarcoptiformes – орібатид та акаридій. В орібатид доросла фаза розвитку стає панцирною, і, крім розмноження, виконує функцію розселення і переживання несприятливих умов середовища. У вільноживучих акаридій такою фазою (що розселюється і переживає несприятливі часи) є дейтонімфа – так званий **гіпопус**. Зокрема це властиво кліщам з надродина Acaroidea. У паразитичних акарид стадія дейтонімфи переважно випадає. Це властиво, наприклад, пір'євим кліщам (надродина Analgesoidea), коростяним кліщам (надродина Sarcoptoidea) та деяким іншим групам.

Виділяють наступні родини Саркоптиформних:

Acaridae	Astegistidae	Charassobatidae	Dermationidae
Acaronychidae	Atopochthoniidae	Chetochelacaridae	Dermoglyphidae
Achipteriidae	Atopomelidae	Cheylabidae	Drymobatidae
Adelphacaridae	Autognetidae	Chirodiscidae	Echimyopodidae
Adhaesozetidae	Avenzoariidae	Chirorhynchobiidae	Elliptochthoniidae
Aeroglyphidae	Basilobelbidae	Chortoglyphidae	Eniochthoniidae
Aleurodamacidae	Belboidae	Collohmanniidae	Epactozetidae
Algophagidae	Brachychthoniidae	Cosmochthoniidae	Epidermoptidae
Alicorhagiidae	Caleremaeidae	Crotoniidae	Epilohmanniidae
Alloptidae	Caloppiidae	Crypturoptidae	Epilohmanniidae
Alycidae	Canestriniidae	Ctenacaridae	Epimerellidae
Ameridae	Canestriniidae	Ctenobelbidae	Eremaeidae
Amerobelbidae	Carabodidae	Cuneoppiidae	Eremaeozetidae
Ameronothridae	Carpoglyphidae	Cymbaeremaeidae	Eremellidae
Ametroproctidae	Caudiferidae	Cytoditidae	Eremobelbidae
Analgidae	Ceratokalummidae	Damaeidae	Eremulidae
Apionacaridae	Ceratoppiidae	Damaeolidae	Euglycyphagidae
Arborichthoniidae	Ceratozetidae	Dameolidae	Eulohmanniidae
Arceremaeidae	Cerocephidae	Dampfelliidae	Euphthiracaridae
Aribatidae	Chaetodactylidae	Decoroppiidae	Eustathiidae
Ascouracaridae	Chamobatidae	Dendroeremaeidae	Eutegaeidae

Falculiferidae	Licnodamaeidae	Otocepheidae	Rosensteiniidae
Fortuyniidae	Liebstadiidae	Oxyameridae	Salvidae
Freyanidae	Limnozetidae	Pachygnathidae	Sarcoptidae
Gabuciniidae	Linobiidae	Palaearcaridae	Scatoglyphidae
Galumnellidae	Listrophoridae	Papillonotidae	Scheloribatidae
Galumnidae	Lobalgidae	Parakalummidae	Schizoglyphidae
Gastronyssidae	Lohmanniidae	Parakalumnidae	Scutoverticidae
Gaudiellidae	Lyropiidae	Parhypochthoniidae	Selenoribatidae
Gaudoglyphidae	Machadobelbidae	Passalozetidae	Sphaerochthoniidae
Gehypochthoniidae	Machuellidae	Pedetopodidae	Spinozetidae
Genavensiidae	Mahuellidae	Pediculochelidae	Staubatidae
Glyccaridae	Malaconothridae	Peloppiidae	Sternoppiidae
Glycyphagidae	Maudheimiidae	Pelopsidae	Suctobelbidae
Grandjeanicidae	Meliponocoptidae	Perlohmanniidae	Suidasiidae
Granuloppiidae	Mesoplophoridae	Phenopelopidae	Symbioribatidae
Guanolichidae	Micreremidae	Pheroliodidae	Synichotritiidae
Gustaviidae	Micropsammidae	Phthiracaridae	Syringobiidae
Gymnodamaeidae	Microtegeidae	Pirnodidae	Tectocepheidae
Haplochthoniidae	Microzetidae	Plasmobatidae	Tegeocranellidae
Haplozetidae	Mochlozetidae	Plateremaeidae	Tegoribatidae
Hemileiidae	Mucronothridae	Platyameridae	Tenuialidae
Hemisarcoptidae	Multoribulidae	Pneumocoptidae	Teratoppiidae
Hermannelliidae	Myocoptidae	Podacaridae	Terpnacaridae
Hermannidae	Nanhermanniidae	Podopterotegeidae	Tetracondylidae
Heterobelbidae	Nanhermanniidea	Polypterozetidae	Thoracosathesidae
Heterochthoniidae	Nanohystricidae	Proctophyllodidae	Thyrisomidae
Heterocoptidae	Nanorchestidae	Proteonematalycidae	Thysanocercidae
Histiostomatidae	Nehypochthoniidae	Proterorhagiidae	Tokunocepheidae
Humerobatidae	Nematalycidae	Prothoplophoridae	Trhypochthoniellidae
Hungarobelbidae	Neoliodidae	Protoplophoridae	Trhypochthoniidae
Hyadesiidae	Nesozetidae	Protoribatidae	Trichthoniidae
Hydrozetidae	Niphocepheidae	Psammochthoniidae	Trizetidae
Hypochthoniidae	Nippobodidae	Pseudoppiidae	Trouessartiidae
Hypoderatidae	Nodocepheidae	Psoroptidae	Tubulozetidae
Kiwilichidae	Nosybeidae	Psoroptoididae	Tumerozetidae
Knemidokoptidae	Nothridae	Pterolichidae	Tuparezetidae
Kodiakellidae	Ochrolichidae	Pteronyssidae	Turbinoptidae
Kramerellidae	Oconnoriidae	Ptiloxenidae	Unduloribatidae
Lamellareidae	Oehserchestidae	Ptyssalgidae	Vexillariidae
Laminosioptidae	Oppidae	Punctoribatidae	Winterschmidtidae
Lardoglyphidae	Oppiidae	Pyroglyphidae	Xenillidae
Lemanniellidae	Oribatellidae	Quadropiidae	Xolalgidae
Lemurnyssidae	Oribatulidae	Rectijanuidae	Zetomotrichidae
Liacaridae	Oribellidae	Rhynchoribatidae	Zetorchestidae
Licneremaeidae	Oribotritiidae	Rhyncoptidae	
Licnobelbidae	Oripodidae	Rioppiidae	

**Підряд Панцирні кліщі або Орібатида (Oribatida)**, також раніше були відомі як Cryptostigmata – підряд або ряд (є різні точки зору на це питання) кліщів ряду або класу Sarcoptiformes. Розмір цих кліщів коливається від 0,2 до 1,4 міліметра. На сьогодні виявлено 12 000 видів, але дослідники вважають, що їх у всьому світі може бути від 60 000 до 120 000 видів. Орібатида кліщі є найбільш поширеними з усіх членистоногих у лісових ґрунтах і



мають важливе значення для розщеплення органічного детриту та розповсюдження грибів. Це найбільш різноманітна група ґрунтових кліщів, що включає 200 родин та 1200 родів.

Головна особливість орібатид, завдяки якій вони поширилися повсюди і досягли величезної видової різноманітності, полягає в тому, що в цих кліщів у дорослій фазі утворюється твердий панцир і трахеї, дорослий кліщ стає стійким до зовнішніх дій, довговічним і здатним активно переселятися. Попередні частини життєвого циклу збереглися при цьому майже без змін. Личинка та німфи позбавлені панцира і трахей, вимушені жити у вологому повітрі і в товщі субстрату.

Розміщене в панцир тіло дорослого кліща розділене на протеросому та гістеросому, що переважно зрощені нерухомо. Але в групі *Ptyctima* протеросома може підгинатися, під нею ховаються ноги і панцир замикається у вигляді гладенької кульки. Ротові органи – короткі хеліцери з гризучими клешнями і невеликі педипальпи – сховані в заглибленні, що утворюється краями щита, і можуть прикріплюватися знизу тазиками педипальп, що зрослися в пластинку. Ноги міцні, їх членики іноді вервечковидні, на лапках 1 – 3 кігтика. Тазики ніг зростаються з панциром. Знизу на гістеросомі два отвори, що герметично закриваються парними стулками. Задній – анальний, з переднього вип'ячуються зовнішній статевий апарат. Статевий конус самки переважно перетворений у великий яйцеклад, у самця статевий конус служить для виведення сперматофорів.

Біля основи конуса під стулками є три пари пальчатих коксальних органів. Добре розвинені покривні органи відчуттів (щетинки, соленідії на ногах). Очей немає. Характерна пара видозмінених, нерідко булавовидних щетинок – трихоботрій на протеросомі. З їхньою допомогою сприймаються коливання, при цьому орібатиди чутливо реагують на дотик і струс субстрату, відповідаючи завмиранням (танатозом). Дихають дорослі кліщі трахеями, які мають вигляд тонких трубочок, що не галузяться і відкриваються чотирма парами стигм в місцях приєднання ніг.

Дорослу фазу панцирних кліщів називають імаго – терміном, що застосовується до багатьох таксонів членистоногих щодо дорослих фаз. Термін «імаго» в буквальному перекладі означає «істинний вигляд». Основна ознака стадії імаго – здатність розмноження статевим способом. Імаго часто бере на себе функцію розселення та переживання несприятливих умов. Вважається, що імагінізація є проявом еволюційного процесу, що пов'язаний в членистоногих з освоєнням суші. Панцирна імагінальна фаза формується в низці груп кліщів. У кліщів, що перейшли до паразитичного способу життя (як на тваринах, так і на рослинах) спостерігається зворотній процес – втрата імагінальних властивостей дорослої фази (дезімагінізація), аж до її зникнення і розмноження на більш ранніх фазах розвитку.

Формування панцирного імаго простежується в орібатид. У більш примітивних форм (родина *Hypochthoniidae*), що близькі до кліщів-палеакрид, панцир яких не такий міцний, жовтуватий чи рожевий і складається з окремих щитків, зберігає сліди сегментації. У більшості орібатид щити суцільні, темно-бурі або чорні, тверді, блискучі. У низці випадків панцир прикріплюється і ускладнюється додатковими утворами. Панцир буває надзвичайно міцним і вкритий скульптурним орнаментом (родина *Carabodidae*). На протеросомі переважно є кілевидні підвищення, а над основами ніг – тверді виступи. Часто на боках тіла утворюються криловидні вирости (птероморфи). Переважно вони нерухомі, але в так званих «крилатих кліщів» (родина *Galumnidae*) причленовані рухомо і спонукаються до руху спеціальними м'язами. Під час пересування кліщ махає ними наче крилами, а під час танатозу прикриває підтиснуті ноги. Ці утвори навіть порівнюють з боковими (паранотальними) виростами грудей давніх комах, від яких і виникли крила.

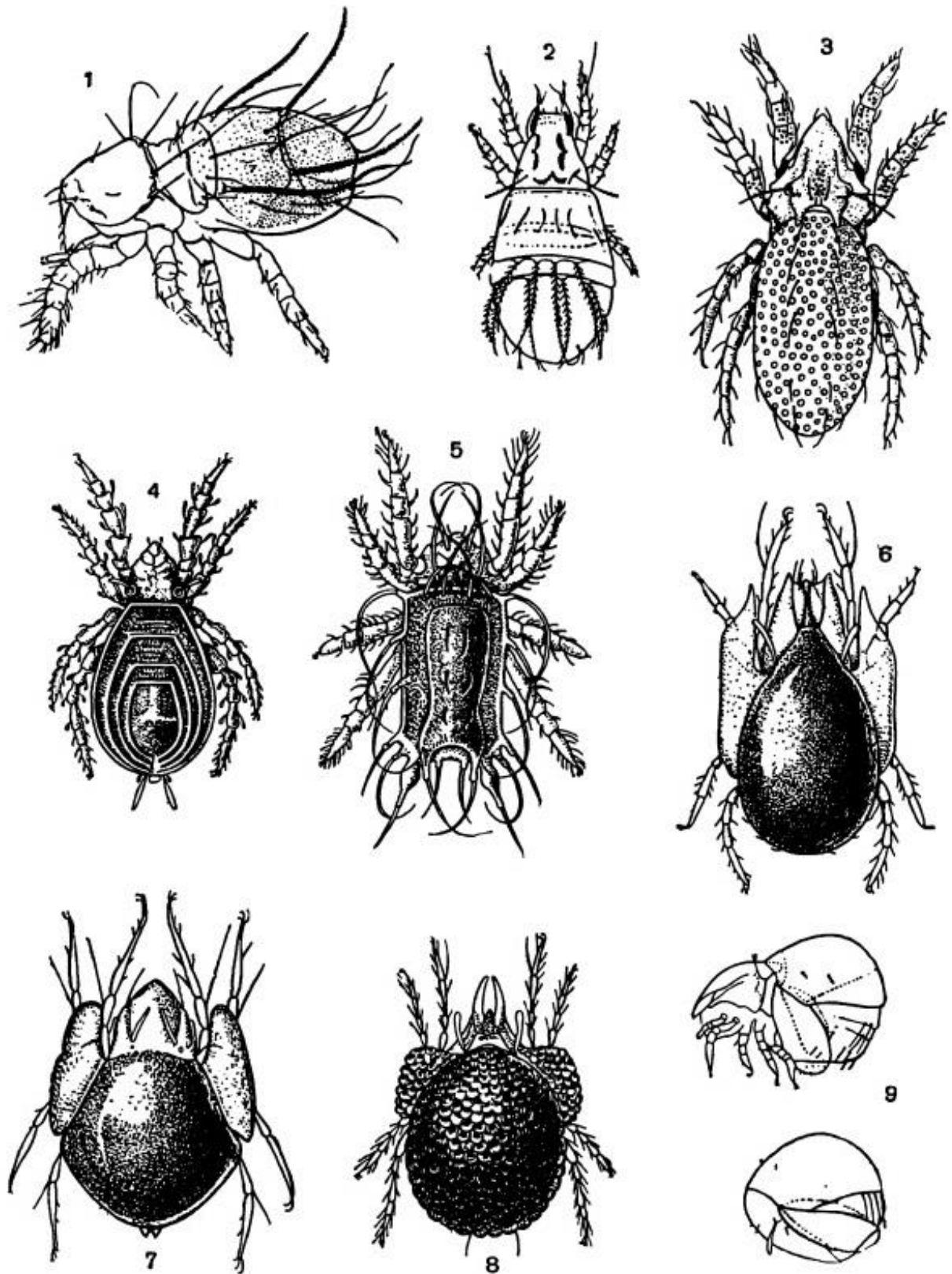


Рис. 355. Панцирні кліщі (Oribatida). 1 – *Beklemishevia galeodula* Zachvatkin, 1945; 2 – *Cosmochthonius plumatus* Berlese, 1910; 3 – *Eulohmannia ribagai* (Berlese, 1910); 4 – *Camisia spinifer* (C. L. Koch, 1839); 5 – *Platyliodes daderleinii* (Berlese, 1916); 6 – *Notaspis nicoletii* Berlese, 1883; 7 – *Galumna mucronata* (Berlese, 1914); 8 – *Phatyliodes daderleinii* (Berlese, 1914); 9 – *Aedoplophora glomerata* Grandjean, 1932; справа кліщ з підібною протеросою.

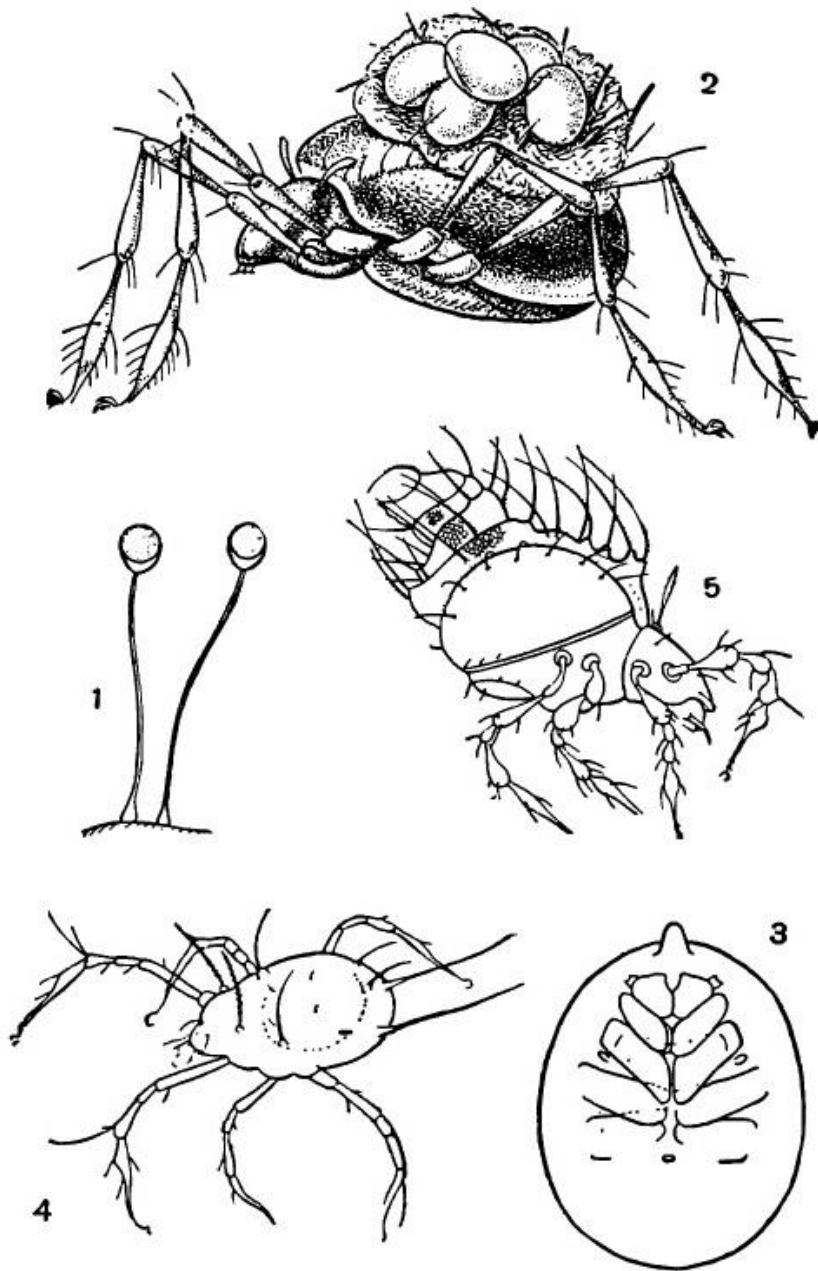


Рис. 356. Розмноження і розвиток панцирних кліщів: 1 – сперматофори; 2 – самка *Damaeus* з яйцями на спині; 3 – передличинка; 4 – личинка; 5 – *Damaeus jacoti* (Evans, 1952) з личиночними шкірками на спині.

По ходу розвитку імагінальних ознак доросла форма орібатид стає все більше стійкою та довговічною. Якщо субстрат висихає, дорослі орібатиди частіше лишаються живими, ніж більшість інших кліщів, а час життя імаго в сприятливих умовах складає 15 – 18 місяців і більше. Відмінними є і характер розміщення орібатид в товщі субстрату, і здатності до розселення. У видів зі слабкорозвинутим панциром доросла фаза намагається перебувати в пласті вологого субстрату так само як личинки і німфи. У більшості орібатид дорослі форми переважають у верхніх шарах ґрунту і рослинних залишках, а якщо вологість повітря підвищена, або в час дощів, роси, туману, виходять на поверхню і піднімаються по рослинності. Є серед орібатид форми, що добре пристосовані до активного розселення, наприклад, довгоногі кліщі родини Damaeidae, що по морфології дивовижно схожі на дрібних панцирних косариків, зокрема роду *Nemastoma*. Ці також заковані в панцир, дихають трахеями, крокують, здатні тривалий час перебувати поза товщі вологих субстратів.

Орібатиди зустрічаються у всіх ландшафтно-кліматичних зонах, але найбільш чисельні і різноманітні в лісових ґрунтах і лісовій підстилці, особливо у вологих лісах. Чисельність орібатид в таких місцях величезна – десятки тисяч екземплярів в одному кубічному дециметрі субстрату. Орібатиди тісно пов'язані з мікробіотою. По типу живлення це жуючі сапрофаги, споживачі гниючих рослинних залишків з чисельною мікробіотою. Разом з детритом вони споживають бактеріальні плівки, дріжджі, гіфи і спори грибів, ґрунтові водорості та ін. На тулубах і ногах деяких видів орібатид часто утворюються цілі сади з грибних міцеліїв і бактеріальних колоній. Ці наростання корисні для кліщів, особливо для тонкошкірих німф, захищають їх від втрати вологи.

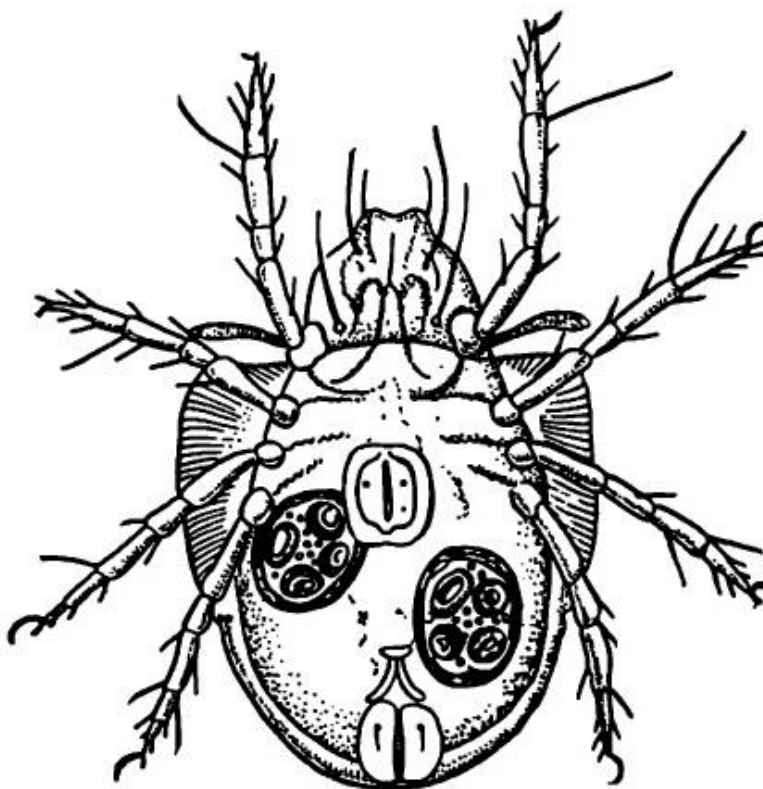


Рис. 357. Панцирний кліщ *Schelorbates* з цистцеркоїдами монієзії в порожнині тіла.

Цикл розвитку тривалий, переважно більше місяця, а загальна тривалість життя, рахуючи час життя імаго, складає не менше року, а іноді й кілька років. Запліднення сперматофорне, при цьому будова сперматофорів доволі складна. На довгому стержні є чашоподібний утвір, в якому розміщується мішечок зі сперміями, часто оснащений додатковими придатками. Яйця відкладаються за допомогою яйцекладу (статевого конусу) в товщину субстрату, але інколи самки носять яйця на собі. У деяких видів спостерігається дуже своєрідне явище, що отримало назву посмертного живонародження. Самка гине, не відклавши яєць, що потім розвиваються в мертвому тілі матері. Личинки, що вилупились, виходять назовні, переважно, розкриваючи анальні стулки або вигризаючи і виштовхуючи з панциру ротові органи. Плодючість при цьому невисока, але яйця, що розвиваються, захищені материнським панциром. Личинки і німфи тонкошкірі, позбавлені трахей і живуть у вологих субстратах. У деяких випадках шкірки личинки не скидаються повністю, а лишаються прикріпленими до спини кліща і служать додатковим захистом. У результаті цього до моменту утворення імаго на спині є ціла гірка шкірок: зверху личинкова, нижче прото-, дейто-, та тритонімфальна.

Практичне значення орібатид різноманітне. Масово споживаючи органічні залишки, що розкладаються, вони відіграють величезну роль в ґрунтоутворенні, що підтверджено



експериментально. Тісний зв'язок орібатид з мікробіотою і здатність мандрувати з ґрунту рослинами дозволяє припускати, що орібатида серйозний фактор поширення фітопатогенних мікроорганізмів та грибів, що, в тому числі, вражають деревину.

Найбільш суттєва роль орібатид в біоті – це роль проміжних господарів стрічкових гельмінтів – цестод групи Anoplocerphalata, що вражають худобу і цінних промислових тварин. Серед цих гельмінтозів особливо поширений монієзійоз жуйних парнокопитних, головним чином молоді, що викликаний паразитуванням в кишківнику цестоди *Moniezia expansa* Rudolphi, 1810. Хворі тварини погано ростуть, знижується продуктивність молока і якість м'яса, часто молоді тварини гинуть. Цикл розвитку монієзії тривалий час не могли розшифрувати, лише в 1937 році американський гельмінтолог Стенкард встановив, що проміжними господарями цих гельмінтів є орібатида. Яйця монієзії потрапляють з екскрементами в ґрунт і поїдаються орібатидами. У кишківнику кліща з яєць гельмінта виходять личинки – онкосфери, що проходять в порожнину тіла і перетворюються в цистицеркоїда – інвазивну стадію, що здатна вражати кінцевого господаря – травоядну тварину, які поїдають кліщів разом з травою. У кишківнику жуйних панцирі кліщів руйнуються, з них виходять цистицеркоїди, що проходять в тонкий кишківник і тут присмоктуються до стінки, поступово виростаючи в дорослого паразита.

Дослідження ветеринарного та медичного значення орібатид стимулює вивчення цих кліщів. Гельмінтологами розшифровані цикли розвитку цілої низки видів аноплочефалат, встановлені види орібатид, які є проміжними господарями різних гельмінтів, розроблена система захисту сільськогосподарських тварин, раціональна система випасу з врахуванням поширення кліщів на пасовиськах. Відомо більше 50 видів орібатид, що поширюють гельмінтів. Серед них крилаті кліщі роду *Galumna* (родина Galumnidae) та багато інших кліщів.

### Підряд Астігматини (*Astigmata*)

*Astigmata* – клада кліщів надряду *Acariformes*. У минулому *Astigmata* класифікувалися то як ряд, то як підряд, але зараз до в'яснення істинного рангу і положення цієї групи кліщів їх відносять до неранжованої класифікації класу *Arachnida* класу *Desmonomatida* (синонім *Desmonomata*) у ряді *Sarcoptiformes*. *Astigmata* тепер складається з двох груп *Acaridia* та *Psoroptidia*, які в минулому були підрядами ряду *Astigmata*. *Astigmata* містить близько 10 надродів і 76 родин груп *Acaridia* і *Psoroptidia*. *Astigmata* належить до ряду *Sarcoptiformes*, який містить так звані «кусючі» *Acariformes*. Багато видів є паразитами хребетних. Найбільш сумнозвісними серед них є *Psoroptidia*, які містять такі значні таксони, як пір'яні кліщі та паразита людини *Sarcoptes scabiei* (Linnaeus, 1758). Ця клада містить на сьогодні більше 3400 описаних видів, більше 1000 описаних родів, 76 описаних родин. Загалом класифікація класу *Astigmata* нині виглядає так:

#### Парворяд *Acaridia*

Надродина *Acaroidea*  
Надродина *Canestrinioidea*  
Надродина *Glycyphagoidea*  
Надродина *Hemisarcoptoidea*

Надродина *Histiostomatoidea*  
Надродина *Hypoderoidea*  
Надродина *Schizoglyphoidea*

#### Парворяд *Psoroptidia*

Надродина *Analgoidea*  
Надродина *Freyanoidea*  
Надродина *Psoroptoidea*

Надродина *Pterolichoidea*  
Надродина *Pyroglyphoidea*

Кліщі *Astigmata* зазвичай мають м'яке тіло і від білого до коричневого кольору (рідко коричневі та добре склеротизовані) і мають довжину тіла від 0,15 до 2,00 мм. У них відсутні

стигматальні отвори (звідси назва клади), перитреми або продорзальна сенсилла. Зазвичай оголюється гнатосома (ротовий апарат). Вони мають пару хеліцер, які є 2-сегментованими і зазвичай хелатно-зубчастої форми (у кліщів родини *Histiostomatidae* вони подібні до батога). Опістосомальні залози наявні та зазвичай добре розвинені. Деякі особливості цієї групи кліщів змінюються залежно від етапу та способу життя. Личинки мають шість ніг (шестиногі), тоді як німфи та дорослі особини мають вісім ніг (восьминогі). Статевий отвір має одну пару генітальних виростів у протонімфи (перша стадія німфи), але дві пари у тритонімфи (остання стадія німфи) і дорослого кліща. Деякі астигмати мають стадію дейтонімфи, яка дуже відрізняється від інших стадій (гетероморфна). Зазвичай ці дейтонімфи пристосовані для форезії (прикріплення до більшої тварини для поширення), добре склеротизовані (щоб протистояти висиханню), із зменшеною гнатосомою та твердою, нефункціональною передньою кишкою (оскільки дейтонімфи зазвичай не харчуються) і, як правило, задньо-вентральним органом прикріплення. Деякі групи мають два можливі типи гетероморфної дейтонімфи, причому інша є мішкоподібною та нерухомою (нерухома гетероморфна дейтонімфа). Метою цього типу дейтонімф є переживання несприятливих умов навколишнього середовища протягом тривалого часу.

У самців едеагус зазвичай знаходиться в посткоксальному положенні. Самки мають вторинну структуру, що сприймає сперматозоїди, з сумкою копуляції (*bursa copulatrix*).

На відміну від своїх предків орібатид, які здебільшого обмежуються ґрунтом як середовищем для життя, *Astigmatina* демонструє широкий спектр екологічних стратегій. *Histiostomatoidea* живуть у різних вологих субстратах, таких як гнилі рослинні тканини, гній, детрит і дупла дерев, і харчуються органічними рештками. *Glycophagoidea* живуть у гніздах птахів та норах ссавців, людських будинках і продуктах, що зберігаються. *Ryoglyphoidea* живуть у будинках як кліщі домашнього пилу. Багато *Acaroidea* живуть у продуктах, що зберігаються, але надродина також включає шкідників рослин і мешканців гнізд хребетних або комах. Більшість *Hemisarcoptoidea* є клептопаразитами. *Canestrinoidea* — паразити, що харчуються ексудатами жуків. Також ектопаразити з надродини *Sarcoptoidea* живуть у хутрі та шкірі ссавців. Кілька надродин пов'язані виключно з птахами (надродини *Pterolichoidea*, *Freyanoidea* та *Analgoidea*) або пташиними гніздами (надродина *Hypoderatoidea*).

Серед кліщів, що зустрічаються в ґрунті, *Astigmatina* є найменш поширеною групою, хоча вони можуть бути звичайними в деяких місцях проживання. Їх популяції в сільськогосподарських ґрунтах збільшуються після збирання врожаю або внесення органічних добрив. Більшість *Astigmatina*, що живуть у ґрунті, живляться бактеріями, хоча види з хелатними хеліцерами можуть жувати рослинний матеріал, гриби та водорості.

Кілька родин астигматів є облігатними співжителами бджіл, що харчуються в бджолиних гніздах та вуликах. Рід *Chaetodactylus* може утворювати як форетичні дейтонімфи (для заселення нових гнізд на дорослих бджолах), так і нерухомі дейтонімфи (для виживання в старих гніздах бджіл, для зараження бджіл, які повторно використовують ці гнізда).

Астигматини поселяючись в житлі людини пошкоджують продукти, що зберігаються, поширюють шкідливі бактерії та інші шкідливі для людини мікроорганізми та сприяють алергічним реакціям. Паразитарні види викликають такі захворювання, як короста. Кілька видів астигмат є шкідниками сільськогосподарських культур.

Існують і корисні види *Astigmatina*. Гемісаркопти (родина *Hemisarcoptidae*) — паразити панцирних щитівок, які є шкідниками сільськогосподарських рослин і відповідно контролюють чисельність цих шкідників.

Акароїдні (тірогліфоїдні) кліщі (надродина *Acaroidea*) називаються також амбарними кліщами, бо серед них є багато видів, що пошкоджують зерно у сховищах, борошно та інші продукти харчування. Тірогліфіди по числу видів не такі різноманітні як орібатиди, але їх чисельність на складах чи в запасах продуктів буває просто величезна.

Найбільш характерна особливість акарид – перетворення дейтонімфи в стадію, що переживає несприятливі умови – гіпопус, що дуже стійкий до різних негативних факторів середовища.

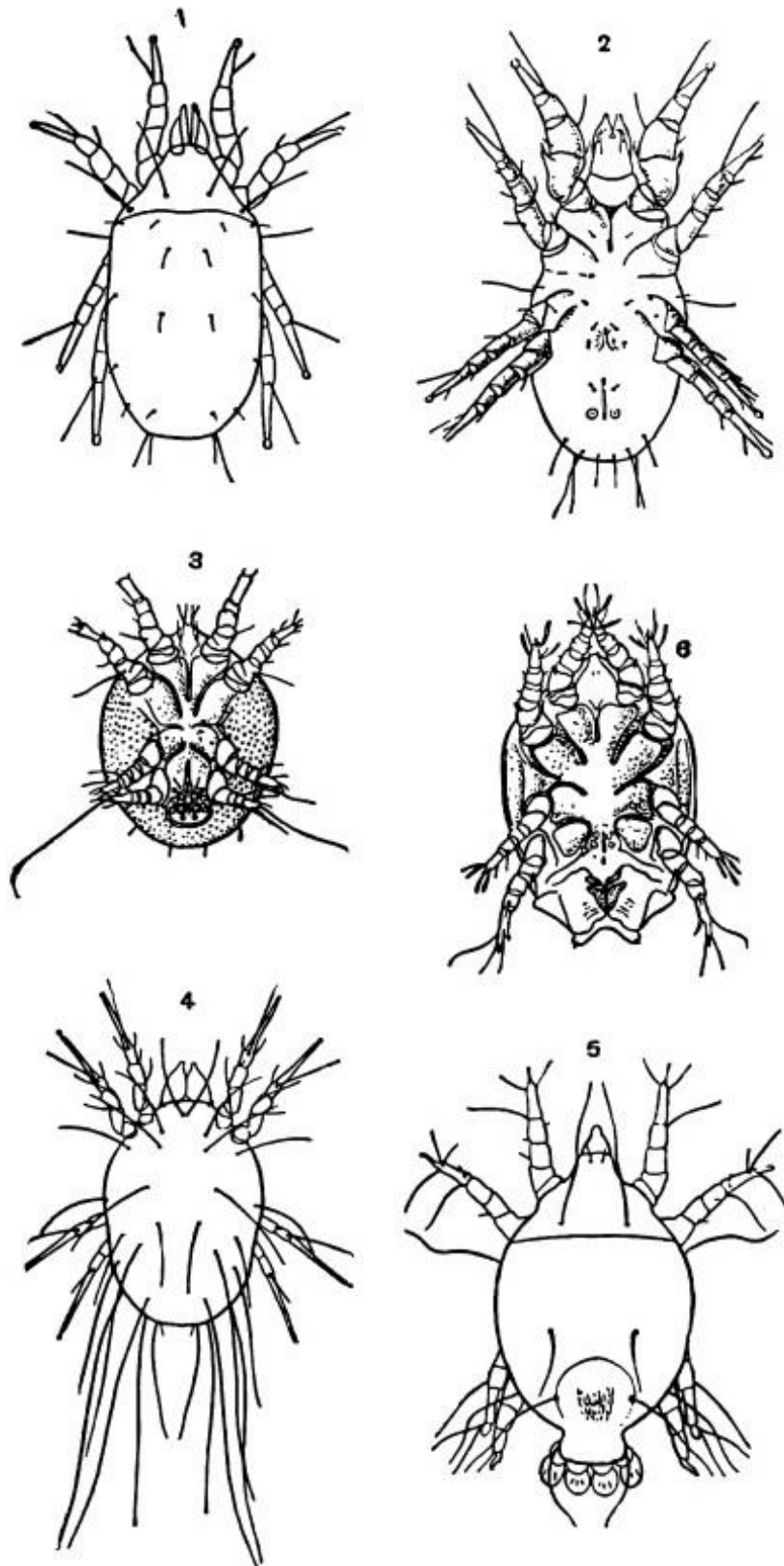


Рис. 358. Акароїдні кліщі з підряду Astigmatina. 1 – мучний кліщ (*Acarus siro* Linnaeus, 1758), ♀; 2 - мучний кліщ (*Acarus siro* Linnaeus, 1758), ♂ з черевної сторони; 3 - мучний кліщ (*Acarus siro* Linnaeus, 1758), ентомохорний гіпопус з черевної сторони; 4 – *Glycyphagus destructor* (Schrank, 1781); 5 – винний кліщ (*Histiogaster bacchus* Zachvatkin, 1941), ♂; 6 – терохорний гіпопус кліща *Labidophorus desmanae* (A. Zachvatkin, 1941) з нори хохулі.

Завдяки цьому виник своєрідний і дуже досконалий ритм життя. Акариди легко заселяють найрізноманітніші органічні субстрати і завдяки багатодності та інтенсивному розмноженню швидко досягають величезної чисельності. У час настання несприятливих умов всі активні фази гинуть, але лишаються гіпопуси, що не живляться, не бояться сухості, потрапляючи в сприятливі умови, започатковують нову колонію кліщів. Тому акариди надзвичайно життєздатні і широко поширені, буквально повсюдні. Де є хоч трохи вологи і органіки, там обов'язково опиняються якісь види цих кліщів.

Будова фаз, що живляться і гіпопусів сильно відмінні. Дорослі кліщі переважно розміром 0,3 – 0,5 мм довжиною, тулуб овальний, покриви тонкі, глянцеві, гідрофобні завдяки виділенням жирових залоз, що відкриваються на боках тіла. Забарвлення білувате, крізь покрови просвічується запасна тканина, що багата жиром. Ноги і ротові органи більш темні, аніж інше тіло. На тілі є щетинки, число їх постійне, вони дуже різні по довжині. Очей немає. Основні членики коротких педипальп зрослися в пластинку, хеліцери мають клешні гризучого типу. Зовнішній статевий апарат видозмінений у зв'язку зі своєрідним способом копуляції. Під статевими клапанами в самки відкривається яйцекладний отвір, а в самців розташований копулятивний орган. Під час спарювання самець прикріплюється до самки ззаду під кутом, сперма вводиться в копулятивну пору, що розташована в самки позаду анального отвору і зв'язана каналцем з її статевими шляхами.

Плодовитість сильно варіює в різних видів, вона залежить від кількості поглинутої самкою їжі і переважно складає 20 – 30 яєць, але іноді, в окремих випадках більше 600. При сприятливих умовах середовища весь цикл розвитку займає менше тижня. Дуже дрібна личинка розміром всього 0,1 – 0,2 мм перетворюється в протонімфу, що при високій вологості повітря і надлишку їжі, минає фазу гіпопуса, одразу перетворюється в тритонімфу, що потім перетворюється в імаго. У зв'язку з тим, що фаза дейтонімфи (гіпопус) у цьому випадку випадає тритонімфа в тирогліфід отримала особливу назву – **телеонімфа**.

Гіпопуси акарид можуть бути такими, що перебувають в стані спокою, а можуть бути такими, що розселяються. Ті, що перебувають в стані спокою лишаються в субстраті і «очікують» зміну умов середовища до кращого. Такі гіпопуси майже позбавлені придатків і зовні схожі на яйце або цисту в щільній оболонці. Гіпопуси, які розселяються мають щитоподібне тіло, твердий панцир, короткі ноги, недорозвинені ротові органи і мають прикріплювальні пристосування. Розрізняють ентомохорних гіпопусів – вони розселяються за допомогою комах, і терохорних, що розселяються за допомогою хребетних тварин – переважно за допомогою гризунів. У ентомохорних гіпопусів знизу є прикріплювальний диск з кількома парами присосок – видозмінених щетинок. За їх допомогою гіпопус прикріплюється до гладкої кутикули комах, ця присоска діє пневматично. У терохорних гіпопусів на місці диску є дві пари хітинових зачепок, що затискають волосину тварини-транспортера. Гіпопуси розселяються на тих видах комах, що розвиваються на субстратах, які заселені кліщами, і на випадкових відвідувачах. Вони вичікують на транспортера на поверхні субстрату і миттєво прикріплюються до рухомого предмету. Варто піднести голку, як ці крихітні істоти миттєво обліплюють її кінець. На гризунах розселяються види, що живуть в їх гніздах і запасах. Гіпопуси акарид, що живуть в мурашниках, термітниках, бджолиних вуликах, розселяються на відповідних комах-господарях. При цьому на тілі комах може бути кілька сотень гіпопусів.

Механізм появи гіпопусів до кінця не розгаданий і ховає важливі загальнобіологічні закономірності. Явище це нагадує настання діпаузи в комах, але відрізняється тим, що в комах стан діпаузи приурочений до звичайних фаз циклу – до яйця, личинки, лялечці, імаго, а в акарид виражається в утворенні особливої фази – гіпопуса. Схожі з діпаузою і варіанти утворення гіпопусів. В одних випадках низка поколінь розвивається без гіпопусів, а потім, коли умови середовища погіршуються – настає посуха, недолік їжі та ін. – протонімфи починають перетворюватись не в телеонімф, а в гіпопусів, при цьому подальше перетворення гіпопусів в телеонімф в подальшому відбувається доволі швидко, як тільки умови змінюються на краще. У інших видів гіпопуси з'являються наперед, ніби «знаючи», що надалі умови стануть несприятливими і для них перетворення в телеонімф потребує тривалого часу, вже не



залежно від того, є умови для подальшого розвитку чи немає. Нарешті є види, в яких гіпопус утворюється в кожному поколінні.

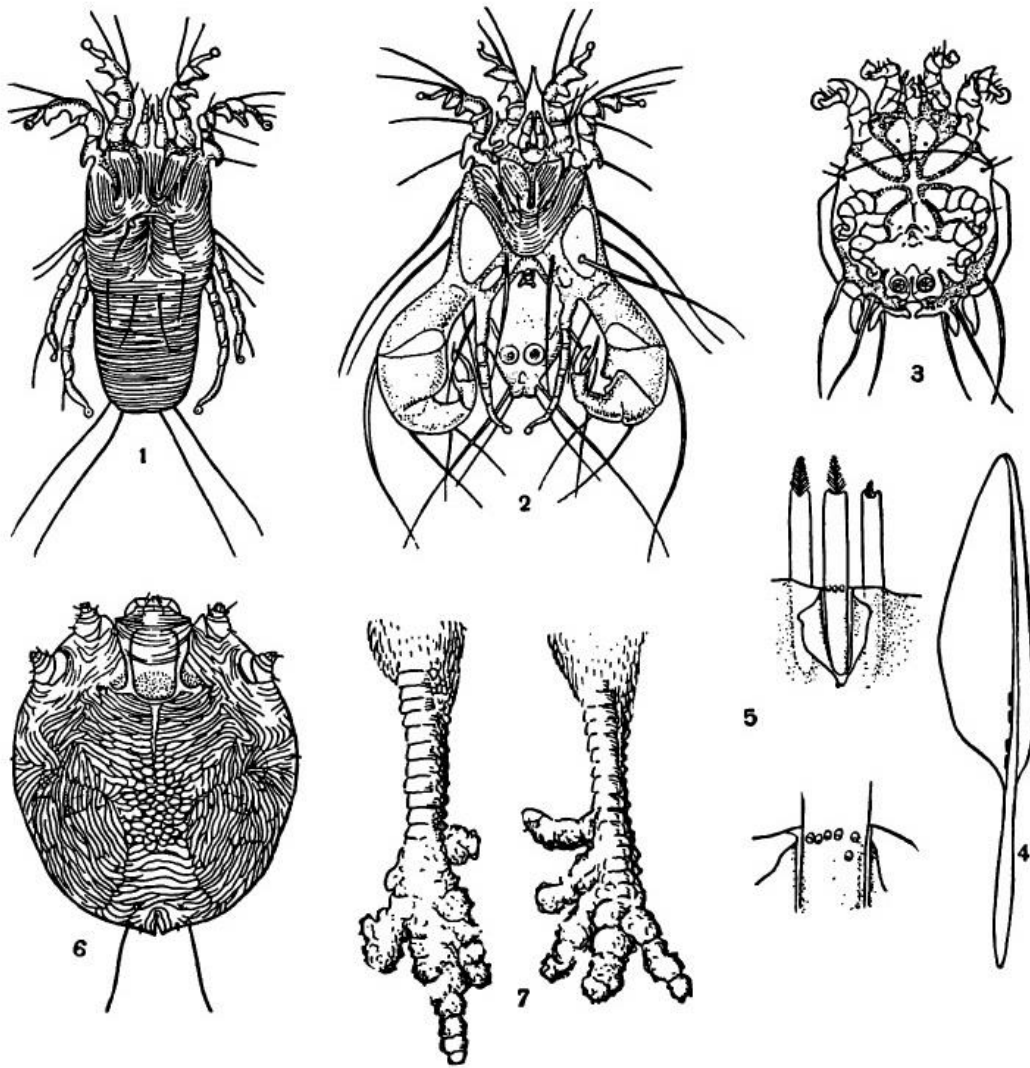


Рис. 359. Пір'єві кліщі. 1 – *Analgopsis passerinus* (Linnaeus, 1758) з пір'я горобця, ♀; 2 – *Analgopsis passerinus* (Linnaeus, 1758) з пір'я горобця, ♂; 3, 4 – пір'євий кліщ качок *Freyana anatina* (Koch, 1844) та його локалізація на пері; 5 – кліщі, що спустилися в пір'єву сумку старого пера, що випало під час линьки і ті, що залізли в очин нового пера; 6 – зудень ноги птахів *Knemidocoptes mutans* Robin & Lanquentin, 1859 ; 7 – важке кнемідозне враження ноги курки з відпаданням фаланг пальців.

Стійкість гіпопусів вражаюча і обумовлена, крім захисту панцирним покривом, заниженим рівнем обміну речовин. Гіпопуси витримують висушування, виморожування, дію токсинів, високі дози іонізуючого випромінювання, смертельні для інших живих організмів.

Порівнюючи цикли розвитку акарид та орібатид, легко помітити, що ті функції розселення і переживання, які в орібатид бере на себе фаза імаго, в акарид виконує гіпопус. Тому в акарид доросла фаза не має характеру імаго, це по суті німфа, що отримала здатність статевого розмноження. При цьому, коли фаза гіпопусу випадає, число линьок скорочується на одну, порівнюючи з вихідним циклом.

Акариди поширюються не тільки в фазі гіпопуса. Деякі види з довгими щетинками піднімаються з потоками повітря на величезні висоти. Яйця тірогліфід, які проковтнули

гризуни, не гинуть, а розсіюються з екскрементами. Особливо сприяє поширенню цих кліщів людина під час транспортування продуктів.

Місця проживання акарид дуже різноманітні: ґрунт, лісова підстилка, скупчення рослинних залишків, гниюча деревина, сік дерев, гриби, лишайники, мох, коріння, кореневища та зелені частини рослин, гнізда птахів, нори ссавців, гнізда комах, мурашники, термітники і таке інше. Характерний набір видів заселяє зерно в елеваторах і на складах, куди кліщі випадково заносяться з полів після збирання урожаю. Якщо вологість зерна біля 17%, кліщі виїдають зародок, до якого проникають через пошкодження оболонки, а при більш високій вологості починається їх масове розмноження в зерні, при цьому вони живляться ендоспермом. Крім безпосереднього пошкодження, кліщі знижують проростання зерна, засмічують його екскрементами та кутикулою після лінки, викликають склеювання зерна і самозігрівання, заражують зерно шкідливими мікроорганізмами.

Найбільш небезпечні шкідники зерна – мучний кліщ (*Acarus siro* Linnaeus, 1758), видовжений кліщ (*Tyrophagus noxius* (Schrank, 1781) = *Acarus siro* Linnaeus, 1758), *Tyrophagus perniciosus* Zakhvatkin, 1941. Борошну сильно шкодить *Aleuroglyphus ovatus* Troupeau, 1879.

Захист зерна від амбарних кліщів включає низку заходів. Розселення здатності акарид не дозволяє повністю запобігти їх потраплянню на сховища. Тому особливе значення має режим зберігання, що включає розмноження кліщів: охолодження зерна і підтримка низької вологості, усування факторів, що викликають самозволоження зерна і самонагрівання, аерацію та ін. Існує низка препаратів – акарицидів, що знищують цих кліщів.

Кліщі шкодять також багатьом іншим продуктам. Сирний кліщ (*Tyrolichus casei* (Oudemans, 1910)) розмножується в сирі. Кліщ *Carpoglyphus lactis* (Linnaeus, 1767) живе на речовинах, що містять молочну, оцтову, янтарну кислоти – на сухих фруктах, кислому молоці, старому сирі, пиві, овочах та ін. Винний кліщ (*Histiogaster bacchus* Zakhvatkin, 1941) іноді масово розмножується на поверхні вина (особливо в процесі виробництва) і псує вино. Види цього роду живуть в природі на витікаючому соці дерев, особливо на дубі. Ці кліщі потрапляли на винарні з дубовими діжками. Цибулинний кліщ (*Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze et Robin, 1868)) живе на коренях рослин і сильно пошкоджує цибулини, коренеплоди, бульби та інші овочі в схронах.

Акариди патогенні для людини. Якщо людина випадково разом з їжею поглине кліщів, це може спричинити шлунково-кишківникові захворювання, а якщо людина під час дихання поглинає кліщів легеньми, то це може викликати катар дихальних шляхів і астматичні явища. З тирогліфідами пов'язано і багато курйозних випадків в медицині. Оскільки кліщі всюдисущі, їх виявляють у найнесподіваніших місцях і випадках. У лабораторіях кліщів інколи виявляли в крові людей та в інших біологічних субстанціях людини в результаті випадкового потрапляння під час лабораторних досліджень. Але деякі види акаридних кліщів регулярно в аналізах сечі, судячи по всьому вони можуть заселяти сечостатевої шляхи людини.

Багато видів акарид живе в пилюці житла людини, з чим пов'язують чисельні випадки алергії, в тому числі астми, кон'юктивітів та дерматитів. У багатьох людей є висока чутливість до екстрактів кліщів. Особливо сильно впливають на людину кліщі роду *Dermatophagoides* (родина Pyroglyphidae), особливо широко поширений вид *Dermatophagoides pteronyssinus* (Trouessart, 1897), що живуть в матрацах, подушках, живляться епідермісом шкіри людини, як на білизні так і на тілі людини.

Паразитичні акариди представлені кількома надродинами: пір'єві кліщі птахів (надродина Analgesoidea), паразити ссавців – волосяні кліщі (надродина Listrophoroidea) та коростяні кліщі (надродина Sarcoptoidea), деякі паразити комах та ін. Всі вони перейшли до паразитизму через гніздовий нідиолізм. Ці паразитичні кліщі – постійні зовнішні або внутрішньошкірні паразити з гризучими ротовими органами, що живляться пір'ям, волоссям, шкірою, виділенням шкірних залоз та іншим. Перехід до постійного паразитизму супроводжується виробленням низки пристосувань. Дейтонімфа, що розселяється (гіпопус) зникла по причині непотрібності. У ектопаразитів, яких господар намагається усунути фізично, виникли захисні пристосування: сплющене тіло, що вкрите щитками, міцні ноги з

великими присосками на лапках, вирости і різноманітні прикріплювальні щетинки, прикріплювальний апарат для фіксації на волосині та інше.

Найбільш різноманітними є пір'єві кліщі (надродина Analgesoidea), яких тільки на птахів Палеарктики виявили більше 19 родин і більше 1000 видів.

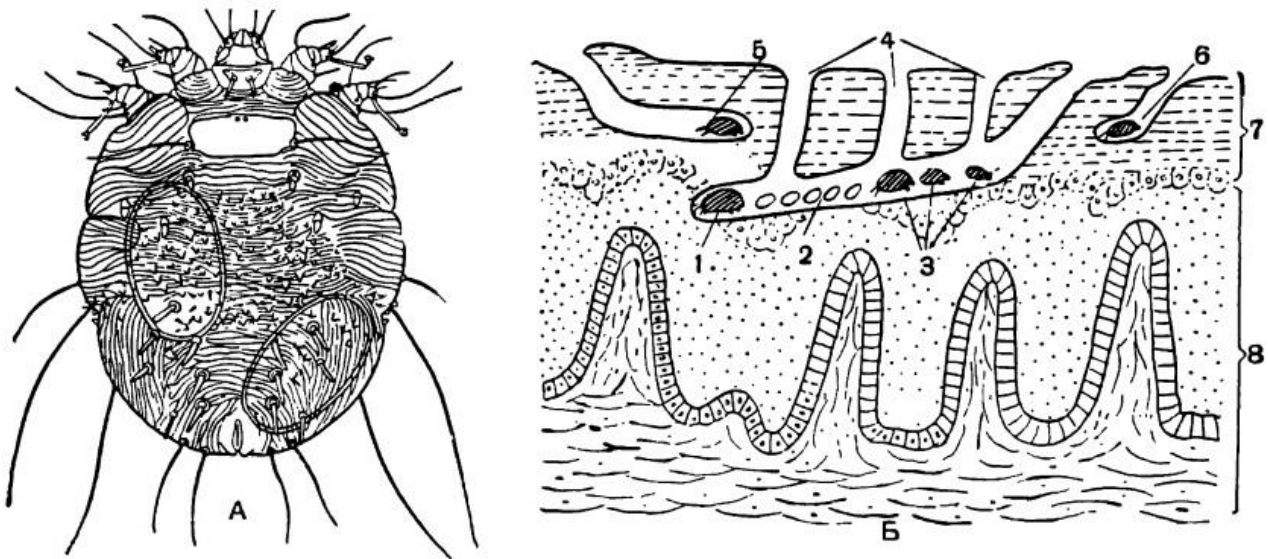


Рис. 360. Коростяний кліщ *Sarcoptes scabiei* De Geer, 1778. А - ♀; Б - схема розташування в шкірі в маточному ході (в середині), хід самця (справа), хід телеонімфи (зліва). 1 - самка; 2 - яйця; 3 - личинки і німфи; 4 - вентиляційні отвори; 5 - запліднена телеонімфа; 6 - самець; 7 - зроговілий шар шкіри; 8 - живі клітинні шари шкіри.

Ці високоспеціалізовані паразити живуть на боронах пір'їн та на шкірі птахів. На одному виді птахів зустрічається кілька специфічних видів пір'євих кліщів, кожен вид живе на різних ділянках оперення, інколи тільки на певних пір'ях, з цим пов'язана різна форма тіла кліщів і будова причепних пристосувань. Пір'єві кліщі живляться відмерлими частками епідермісу шкіри та пір'я, але головним чином жировим мастилом оперення птахів, що виділяється куприковою залозою. Самець спарюється з телеонімфою, в якій є копулятивний канал і яка після цього линяє, перетворюючись в запліднену самку. Яйця прикріплюється до борони пера. У більшості випадків, крім шетинової личинки, є дві німфальні фази – прото- та телеонімфа, але в деяких видів буває ще дейтонімфа в стані спокою, що відповідає гіпопусу і з'являється при несприятливих умовах, наприклад в час линьки птаха-господаря. Життєвий цикл і поведінка пір'євих кліщів підпорядковані життєвому ритму птахів-господарів і закономірно змінюються в залежності від віку птаха, настання і характер линьки пір'я, осінніх перельотів і такого іншого.

Більшість пір'євих кліщів не завдають птахам помітної шкоди, але є види, які викликають важкі враження шкіри. Таким, наприклад, є зудень ноги птахів *Knemidocoptes mutans* Robin & Lanquentin, 1859, що живе під лускою неопереної частини ноги птахів і викликає важку патологію яку ще називають «вапнякова нога». При цьому луска ноги відшаровується, ноги вкриваються білими горбистими кірками, під якими відбувається некроз тканин, і птах гине.

Коростяні кліщі (надродина Sarcoptoidea) представлені невеликим числом видів, що паразитують на ссавцях та людині, є збудниками різних форм корости. У людини коросту викликає коростяний свербіж *Sarcoptes scabiei* De Geer, 1778.

Самки коростяного свербіжу 0,3 мм довжиною, тіло округле з короткими ногами. Самець вдвічі дрібніший. Покрови тіла шкірясті, з боровами. Самки живляться шкірою, прогризаючи в її зроговілому шарі звивисті ходи до 25 мм довжиною, які простежуються через поверхню

шкіри у вигляді сіруватих ліній. Зараження відбувається під час дотику до хворого на коросту, рідше через одяг хворого. Найчастіше місцем первинної локалізації коростяних кліщів є міжпальцевий простір на руках, де досвідчений дерматолог під час діагностики виявляє ходи та кліщів у цих ходах. По ходу самка протягом 30 – 40 днів життя відкладає до 30 яєць поздовжнім рядом. З яєць вилуплюються личинки, яка одна за одною виходять на поверхню, розповзаються по тілу хворого і заглиблюються в шкіру. У місці заглиблення утворюється маленьке ущільнення (папула) або міхурець з тканинною рідиною (везикула), де личинка, линяючи, перетворюється в німфу, яка перетворюється потім в самку чи самця. Спарюються кліщі на поверхні шкіри. Запліднена самка знову починає прогризати маточний хід, при цьому під час розвитку корости ходи можуть бути розташовані на різних ділянках тіла. Характерний симптом корости – нестерпний свербіж, особливо вночі, що пов'язане не тільки з вигризанням ходів, а з наявністю в кліщів речовин гострої алергічної дії. Людину можуть вражати і саркоптеси, що паразитують на інших тваринах: собаках, вівцях, конях, свинях та ін. Але в цих випадках самки кліщів, що потрапили на шкіру людини, переважно ходів не роблять, яєць не кладуть, а ознаки корости при знищенні джерела зараження – хворої тварини поступово зникають. Коростяні свербуні з родів *Sarcoptes*, *Psoroptes*, *Chorioptes* сильно шкодять тваринництву.

### Підряд Ендеостигмати (*Endeostigmata*)

Підряд Ендеостигмати (*Endeostigmata*) – невеликий підряд саркоптиформних кліщів. Відомо 108 видів, включно з 2 викопними видами: *Protospeleorchestes pseudoprotacarus* Dubinin, 1962 (девонський період) та *Archaeacarus dubinini* Kethley et Norton, 1989 (девон). Поширені по всьому світу. Знайдені навіть в Антарктиді та на крайній півночі Голарктики. Це мікроскопічного розміру кліщі, наприклад, представники родини *Oehserchestidae* мають довжину тіла 200 – 300 мкм, а види родини *Grandjeanicidae* мають розміри тіла 400 – 600 мкм. Хеліцери 2-3-сегментні, генітальні пластинки несклеротизовані, покриті численними щетинками та 3 (зрідка 2) парами генітальних папіл. Кутикула тіла зазвичай складчаста, іноді із середньою орнаментациєю. Це безбарвні (білі) до блідо-лілового, яскраво-рожевого або жовтуватого-коричневого кольору кліщі. Існує велика підозра, що це угруповання кліщів є парафілетичним, і що воно містить неспоріднені ранні дивергентні лінії кліщів. На сьогодні розрізняють 4 інфраряди: *Alicorhagiida*, *Bimichaliida*, *Nematalycina*, *Terpnacarida*, 5 надродин, 10 родин, 27 родів, 108 видів (вимерлих 3 роди та 5 видів):

#### Інфраряд *Bimichaliida*

##### Надродина *Alycoidea*

Родина *Alycidae* - 6 родів, 29 видів

Родина *Nanorchestidae* – 5 родів, 45 видів

Родина *Proterorhagiidae* – 1 рід, 1 вид

#### Інфраряд *Nematalycina*

##### Надродина *Nematalycoidea*

Родина *Micropsammidae* – 1 рід, 1 вид

Родина *Nematalycidae* – 4 види, 4 види

Родина *Proteonematalycidae* – 1 рід, 1 вид

#### Інфраряд *Terpnacarida*

##### Надродина *Oehserchestoidea*

Родина *Oehserchestidae* – 1 рід, 4 види

Родина *Grandjeanicidae* – 1 рід, 3 види

##### Надродина *Terpnacaroida*

Родина *Terpnacaridae* – 2 роди, 11 видів

#### Інфраряд *Alicorhagiida*

##### Надродина *Alicorhagioidea*

Родина *Alicorhagiidae* – 5 родів, 9 видів

Родина *Lordalychidae* – 1 рід, 2 види



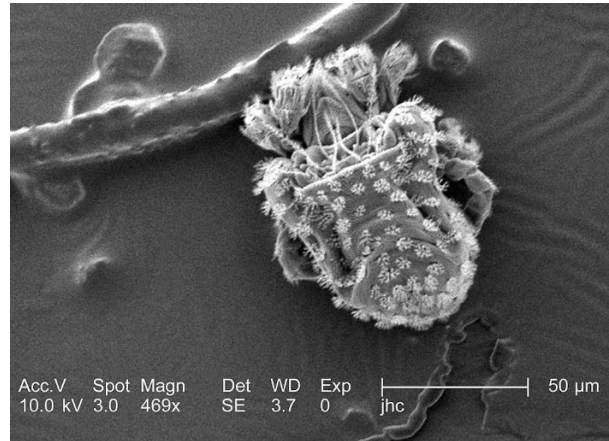
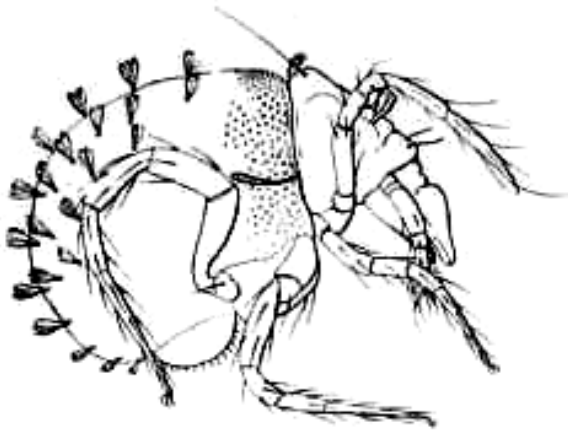


Рис. 361. *Hybolicus flabelliger* Berlese, 1913 з підряду Ендостигмати (Endeostigmata) (зліва) та мікроскопічний кліщ з роду *Nanorchestes* з цього ж підряду.

### Ряд Тромбідіформні (Trombidiformes)

Представників цього ряду, на відміну від попередніх розглянутих рядів, можна назвати смоктальними акариморфними кліщами, бо переважна більшість з них живиться рідкою тваринною або рослинною їжею, хеліцери пристосовані для проколювання. Для цих кліщів характерний розвиток пари трахей, що відкриваються назвні стигмами біля хеліцер. Класифікація тромбідіформних кліщів складна і дискусійна. У 1998 році ряд Trombidiformes було розділено на 2 підряди: Sphaerolichida та Prostigmata. Цей ряд кліщів має кілька синапоморфій, за якими її можна визначити, на відміну від іншої основної групи акариформних кліщів, Sarcoptiformes. Ряд Тромбідіформні (Trombidiformes) включає кліщів, важливих для медицини (таких як демодекс), а також багато важливих для сільського господарства видів, включаючи павутинних кліщів (Tetranychidae). Надродина Eriophyoidea, яка традиційно вважається належною до ряду Trombidiformes, виявилася в геномному аналізі базальними кліщами, сестринською кладою, що містить Sarcoptiformes і Trombidiformes. Класифікація 2004 року зберегла два підряди, що включають близько 125 родин і понад 22 000 описаних видів. У переглянутій класифікації 2011 року ряд тепер містить 151 родину, 2235 родів і 25 821 вид, і було відомо ще 10 вимерлих родів із 24 видами, які представлені лише як закам'янілості.

Підряд Sphaerolichida – нині містить лише дві родини.

Підряд Prostigmata – найбільша гілка ряду з чотирма інфрарядами та 40 надродинами.

Різноманітні форми кліщів цього ряду включають ґрунтових кліщів, різноманітних мешканців рослин, паразитів тварин, жителів водойм та багатьох інших. Судячи по характеру життєвих циклів, все це на перший погляд неймовірно різноманіття являє собою два еволюційних напрямки, що ведуть від примітивних Endeostigmata. Один із цих напрямків характеризується скороченням життєвого циклу, пізні фази розвитку стають схожі на ранні (педоморфоз), число линьок скорочується, розмноження відбувається в більш ранньому віці (неотенія), що обумовлене монотонністю умов і прихованим способом життя протягом циклу розвитку. Такими є чисельні родини ґрунтових Trombidiformes, що об'єднують в групу Prostigmata, в яких дорослі особини відповідають тритонімфам вихідного циклу і пов'язані з ними щодо походження мешканці рослин – тетраніхові та галоутворючі кліщі, а також ника паразитів тварин. Інший напрямок представляють кліщі-червонотілки і прісноводні кліщі, в яких виник личиночний паразитизм, різка зміна способу життя протягом циклу і пов'язаний з цим складний метаморфоз.

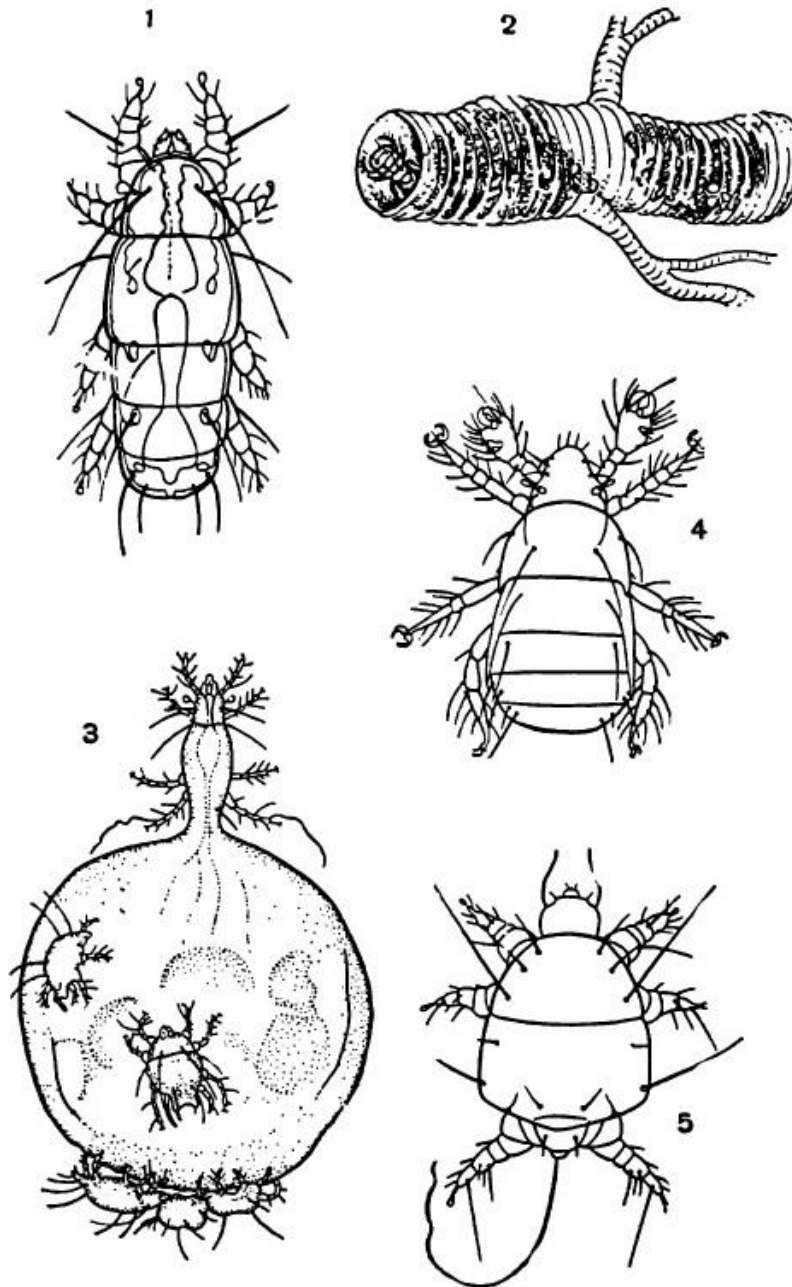


Рис. 362. Кліщі-тарсонеміди: 1 – шкідник злаків *Siteroptes granium* (Reuter, 1900); 2 – трахея бджоли хворої акарозом, в середині трахеї кліщі *Acarapis woodi* (Rennie, 1921); 3 – пузатий кліщ *Pyemotes ventricosus* (Newport, 1850), вагітна самка з роздутим черевцем, на якому тримаються самці; 4 – паразит гризунів *Pygmephorus forcipatus* Willmann, 1952; 5 – *Locustacarus trachealis* Ewing, 1924, що живе в трахеях сарани, личинкоподібна самка.

Грунтові Trombidiformes надзвичайно різноманітні. Їх досліджують спеціальними методами за допомогою термоеклектора та воронки. При дослідженні ґрунту виявляються величезна кількість мікроскопічних видів орібатид, акарид, гамазоїдних кліщів, але особливо велика кількість видів виявляється тромбідіформних кліщів. Багато є різних Prostigmata. Поверхнею бігають крихтіні білуваті кліщі родини Tudeidae, швидкі кліщі родини Eupodidae. Інколи трапляються великі для мікрофауни ґрунту (до 0,3 мм) лилові кліщі з гострим «носом» і витягнутими зімкненими хеліцерами. Це кліщ бделла з родини Bdellidae – хижак, що пронизує наче списом комах ногохвісток та інших кліщів різних родин. Бделла ненажера, її можна побачити з насадженою на хеліцери подурою, яку вона висмоктує на ходу. Інший хижак

– рагідія (родина Rhagidiidae), що схожа на сольпугу в мініатюрі, дуже рухома, ніжна, але з величезними клешнями хеліцер, житель глибоких ґрунтових мікропечер. Оксамитово-червона червонотілка (родина Trombidiidae), що здається гігантом у порівнянні з іншими кліщами. Дивовижно ніжна істота з надзвичайно довгими ногами, схоже на мініатюрного косарика – кліщ *Linopodes*, що живе на грибах. Поверхня води всяяна кліщами-тарсонемідами (*Tarsonemini*), що схожі на дрібних черепашок, дивними кліщами криптогнатидами (родина *Cryptognathidae*) з капюшоном над ротовими органами, що викидаються на довгій «шийці», і багато інших форм.

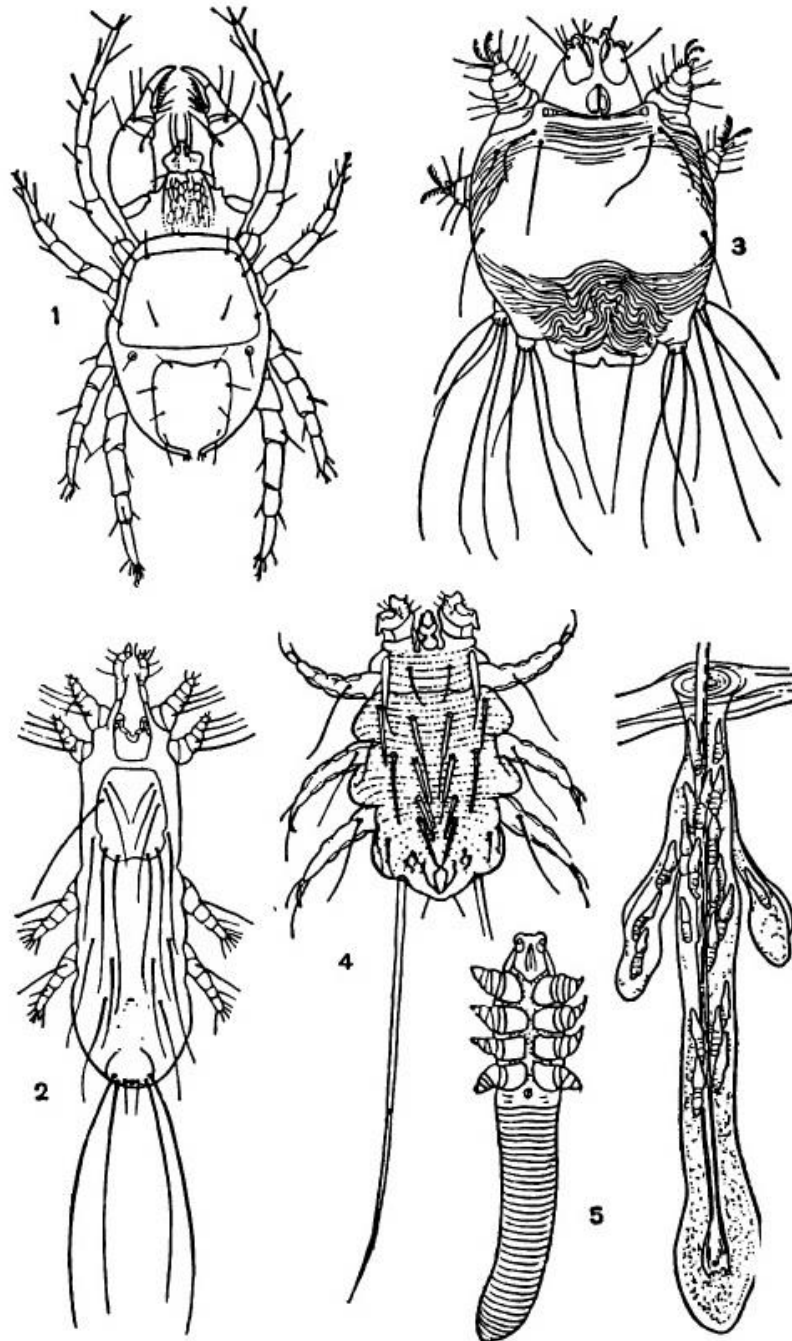


Рис. 363. Кліщі хейлетоїди та кліщі-залозиці: 1 – хижий кліщ *Cheyletus eruditus* (Schrank, 1781); 2 – *Syringophilus bipectinatus* Heller, 1880, що живе в на пір'ї птахів; 3 – *Harpyrhynchus nidulans* (Nitzsch, 1818), що паразитує в піхвах пір'я птахів; 4 – волосяний кліщ гризунів *Myobia muris-musculi* (Schrank, 1781); 5 – кліщ-залозиця вугорна *Demodex folliculorum* (Simon, 1842)), справа – кліщі-залозиці у волосяній сумці.

Ґрунтові Trombidiformes започаткували багато груп кліщів, чисельних і малочисельних видами. Своєрідна група кліщі-тарсонеміди (надродина Tarsonemini), дуже відмінні по способу життя. Ці дрібні форми зі смоктальними ротовими органами у вигляді «головки» і щитками у вигляді черепиці часто живуть в ґрунті, частково перейшли на рослини, комах, хребетних в якості паразитів. Розмноження на ранніх фазах (неотенія) поєднується в них з внутрішньоутробним розвитком нового покоління, геть а до народження дорослих кліщів, іноді личинкоподібних. Злаковий кліщ (*Siteroptes granium* (Reuter, 1900)) пошкоджує злаки і переносить спори фітопатогенних мікроскопічних грибів. Бджолиний кліщ (*Acarapis woodi* (Rennie, 1921)) паразитує в трахеях бджіл і сильно шкодить бджільництву. Кліщі роду *Pugmephorus* живуть в шерсті гризунів. Пузатий кліщ (*Pyemotes ventricosus* (Newport, 1850)) паразитує на комах, але може нападати на людину, викликаючи уколами сильне подразнення шкіри. Самка народжує дорослих кліщів. У період розмноження її черевце сильно здуте і на ньому тримаються крихітні самці, які смокчуть гемолімфу матері і запліднюють самок, яких народжує мати.

Інший приклад переходу до паразитизму – простигматичні кліщі **надродини Cheyletoidea**. Хижі кліщі (родина Cheyletidae), з великими хапальними педипальпами, живуть в ґрунті, рослинних залишках, гніздах комах і хребетних, часто перебираються на тварин в гонитві за кліщами-паразитами. З цією родиною пов'язані походженням кілька родин своєрідних паразитів хребетних. Кліщі родин Syringophilidae та Harpyrhynchidae живуть в порожнинах очинів пир'я птахів, на шкірі і в підшкірній клітковині птахів. Волосяні кліщі (родина Myobiidae) паразитують на дрібних ссавцях. Вони тримаються на волосинах і висмоктують вміст волосяного фолікула, лімфу та плазму крові. Від міобіїд виникли колись кліщі-залозиці (родина Demodicidae), що живуть в сальних залозах і волосяних сумках ссавців і завдяки ендопаразитизму змінилися до невпізнанності. Вони настільки малі, що їх можна побачити тільки під великим збільшенням мікроскопу. Тіло в цих кліщів червоподібне, кутикула кільчаста, ноги короткі, ніби обрубані, ротові органи смоктального типу. Ці кліщі яйцекладні. Личинки, німфи і дорослі по морфології схожі. Види роду *Demodex* – паразити різних савців, диких і домашніх тварин, деякі види сильно шкодять тваринництву, викликаючи залозисту коросту (демодекоз). У людини демодекоз викликає кліщ демодекс або залозник, або вугрева залозниця (*Demodex folliculorum* (Simon, 1842)), що паразитує в сальних залозах.

Смоктальні рослиноїдні кліщі також пов'язані щодо свого походження з ґрунтовими Prostigmata. Навіть серед них є форми, що висмоктують ґрунтові водорості, соки мохів, але найбільш поширені і різноманітні тетраніхові та галоутворюючі кліщі, що заселили вищі рослини.

Тетраніхові кліщі (**надродина Tetranychoidae**) представлені кількома родинами, серед яких найбільш поширені павутинні кліщі (**родина Tetranychidae**) і плоскотілки (**родина Tenuipalpidae**). Тіло тетраніхид овальне, цільне, в плоскотілок сплюснене і розділене на протеро- та гістеросому. Це дрібні кліщі, розміром 0,2 – 1 мм у довжину. Кутикула тонка, в плоскотілок ущільнена, зерниста, сітчаста. Характерне забарвлення різних відтінків зеленого, жовтого, червоного кольорів. Щетинки голчасті, але бувають листовидні, перисті. Ротові органи пристосовані для проколювання епідермісу і смоктання соку. Основні членики хеліцер зрослися, в них розміщуються два висувних стилети – змінені кінцеві членики хеліцер. В середині коротких педипальп, що зрослися біля основи, в павутинних кліщів розміщені павутинні залози, протоки яких відкриваються на кінцевому членику. Біля хеліцер відкриваються стигми трахей. Ноги тонкі, на лапках є складний кігтиковий апарат, за допомогою якого кліщі тримаються на листках рослин. Середній кігтик (емподій) іноді з придатками. Пара бічних кігтиків з двома булавовидними волосками кожний. Зовнішній статевий апарат спрощений, немає ні клапанів, ні статевих присосок. У самок статевий отвір прикритий шкіряною складкою, у самців є копулятивний орган на задньому кінці тіла.

Запліднення внутрішнє, без сперматофорів, відомий партеногенез. Яйця округлі, іноді з нитковидними придатками, приклеюються до поверхні листків. Зимують яйця в тріщинах кори, серед опалого листя. Цикл розвитку включає схожі по способу життя личинку, дві стадії



німфи, дорослу фазу, що схожа морфологічна на німф (неотенія). Під час розвитку самців у деяких видів стадія німфи тільки одна. Кожній ліньці передують більш-менш тривалий спокій. Періодичність розмноження різна. Багато тропічних видів, а також видів, що живуть в оранжереях розмножують безперервно, утворюють по 20 поколінь щороку. Види помірних широт розмножуються під час теплої сезону, деякі види встигають утворити кілька генерацій, інші тільки одну. Зимують або яйця, або запліднені самки, переважно під час діпаузи.

Коло кормових рослин тетраніхових кліщів широке. Павутинні кліщі живуть переважно на листяних породах дерев, але чимало видів живе на трав'янистих рослинах. Зокрема, кліщі-бріюбії (підродина *Bryobiinae*) живуть на травах.

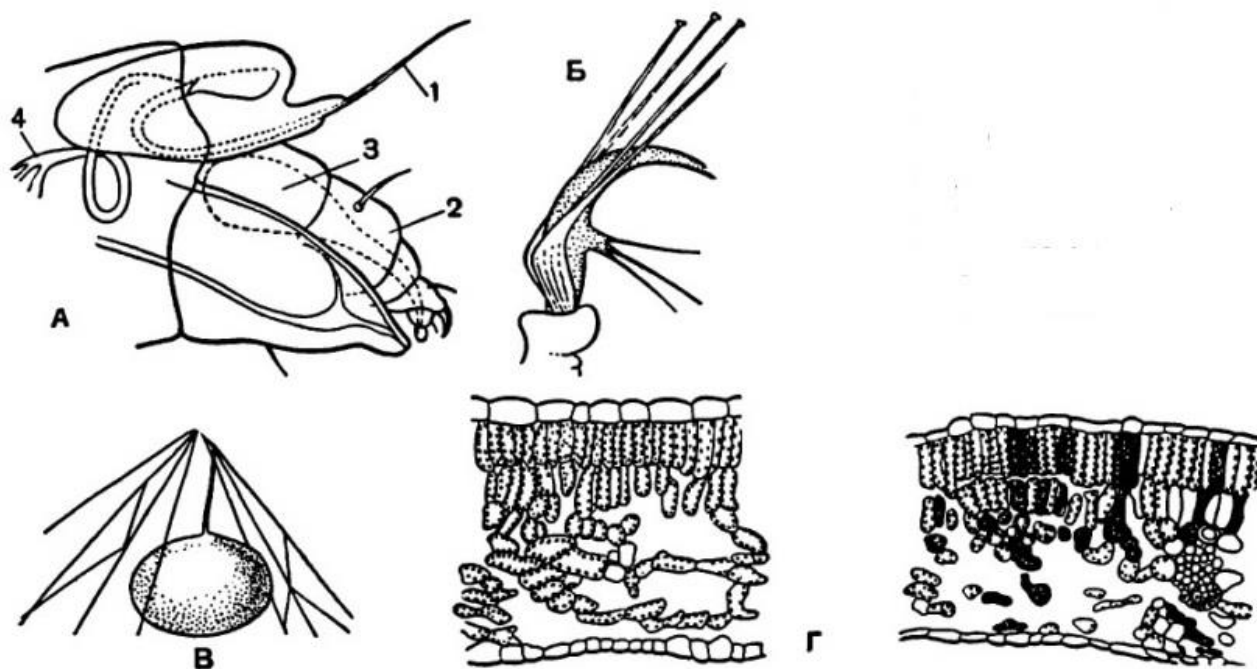


Рис. 364. Павутинні кліщі: А – ротовий апарат павутинного кліща; Б – кігтиковий апарат лапки; В – яйце; Г – поперечні розрізи здорового і пошкодженого листка рослини; 1 – колючі стилети хеліцер; 2 – педипальпи; 3 – павутинна залоза; 4 – трахеї.

На хвойних деревах зустрічаються тільки деякі види. Кліщі-плоскотілки також в основному жителі падолистових дерев, але є види, які живуть на хвойних, є види, які живуть на злаках. Більшість видів мають вельми обмежений набір кормових рослин (олігофаги), деякі живуть тільки на одному виді рослин (монофаги), але є такі, що можуть жити на сотнях видів рослин, як деревних, так і трав'янистих (поліфаги).

Більшість видів родини *Tetranychidae* виділяють павутину, якою вкривають листя та інші частини рослин. Павутинна покрива служить захистом кліщам і особливо характерна для видів, що живуть великими колоніями. На павутинках кліщі розселяються, підхоплені потоками повітря.

Всі види пошкоджують рослини, іноді дуже суттєво. Під час живлення кліщі утворюють на рослині чисельні ранки, через які висмоктують вміст рослинних клітин. Руйнуються хлоропласти, клітини асиміляційної паренхіми стають брунатними і зморшкуватими. Зовнішні пошкодження виглядають по різному. Листя жовкнуть, вкриваються плямами, плями зливаються, листя висихають, опадають. Іноді листя червоніють, стають бронзовими або мармуровими, іноді деформуються. Під час масового розмноження цих кліщів рослини гинуть. Особливо страждає бавовна, плодові дерева, овочеві культури, декоративні рослини у відкритому ґрунті та в оранжереях. Крім безпосередньої шкоди, кліщі переносять вірусні та бактеріальні захворювання рослин.

Найбільш небезпечним шкідником є звичайний павутинний кліщ (*Tetranychus telarius* (Linnaeus, 1758) = *Tetranychus urticae* Koch, 1836 = *Tetranychus vitis* (Boisduval, 1867) та ін. – нині низку видів вважають різними формами і підвидами цього виду кліщів). Цей вид дуже широко поширений, інколи масово розмножується, широкий поліфаг. Відмічений на дуже багатьох рослинах, крім хвойних. Кліщі, що живляться бувають зеленими, жовтими, утворюють колонії на нижній стороні листя, вкриваючи її павутиною. Самка протягом 2 – 3 тижнів відкладає більше 100 яєць. Час генерації: 2 – 3 тижні, покоління накладаються в часі. У колонії кліщів можна знайти всі фази – яйця, личинок, німф, самок, самців.

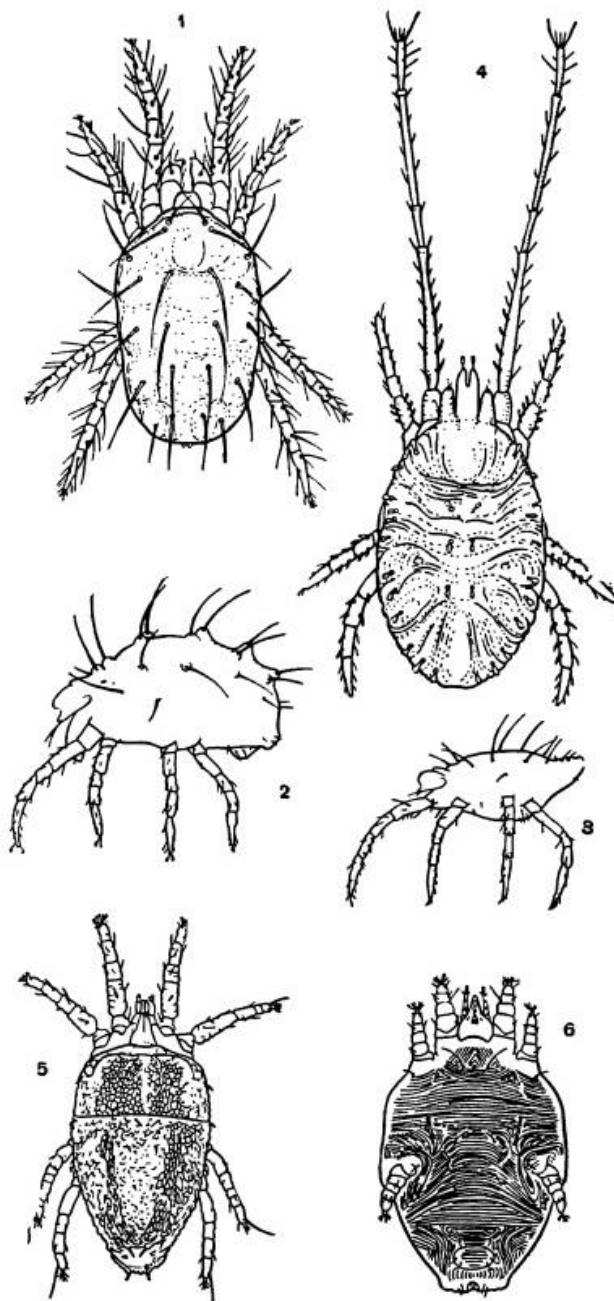


Рис. 365. Павутинні кліщі і плоскі кліщі: 1 – звичайний павутинний кліщ (*Tetranychus urticae* Koch, 1836), ♀; 2, 3 – червоний плодовий кліщ (*Panonychus ulmi* (Koch, 1836)), ♀, ♂, вигляд збоку; 4 – *Bryobia redikorzevi* Reck, 1947; 5 – плоский кліщ *Brevipalpus obovatus* Donnadieu, 1875; 6 – шестиногий кліщ *Phytoptipalpus paradoxus* Trägårdh, 1904.



Рис. 366. Червоний плодовий кліщ (*Panonychus ulmi* (Koch, 1836)) з родини Tetranychidae.

Зимує запліднена самка в стані діапаузи, що починається під впливом скорочення довжини світлового дня. У другій половині літа, коли умови ще сприятливі для розмноження кліщів, в колоніях починають з'являтися до зимівлі самки. Вони перестають живитися, отримують помаранчевий колір і полишають рослини, виділяючи на шляху чимало павутини. Зимують вони в рослинних залишках, у ґрунті, збираючись в щільні скупчення. Часто самки ще на рослинах збираються в клубочки, що звішуються на павутинних тяжках. У теплих зонах та в оранжереях ці кліщі розмножуються безперервно, утворюючи щороку до 20 поколінь. Потенціал розмноження величезний. Якби серед нащадків кожної самки виживало б 50 особин, то 15 поколінь протягом року від одної самки утворилось би  $6 \cdot 10^{35}$  особин, які вкрили б всю планету Земля шаром товщиною в 2,5 м. Тому спалахи масового розмноження виникають раптово при дуже низькій початковій чисельності кліщів.

Звичайний павутинний кліщ сильно шкодить бавовні, плодовим культурам, гарбузовим, оранжереям, огіркам. Особливу шкоду цей кліщ завдає бавовні. Листя бавовни вкриваються брунатно-червоними плямами і відпадають. Відмирають бутони, урожай знижується на 30 – 50 %. Цю характерну картину пошкодження бавовни в Центральній Азії називають «угрумчак», «канаси», а на південному Кавказі – «чор».

Яблуням, сливам та іншим плодовим культурам шкодить червоний плодовий кліщ (*Panonychus ulmi* (Koch, 1836)). Цей кліщ розміром до 0,45 мм, темно-червоний, спинні щетинки великі, сидять на горбиках. Цей вид поширений на півдні Палеарктики. Зимують яйця в тріщинах кори, личинки з'являються навесні, кори тріскаються бруньки, південніше буває кілька поколінь щороку. Крім плодових дерев кліщ живе на інших рослинах, особливо на розоцвітих.

Захист рослин від кліщів складний. Хімічний захист не завжди приносить результати. Обробка акарицидами часто призводить до подальшого спалаху чисельності шкідливих

кліщів, що ці препарати в тому числі діють на хижих кліщів, які контролюють чисельність рослинноїдних кліщів.

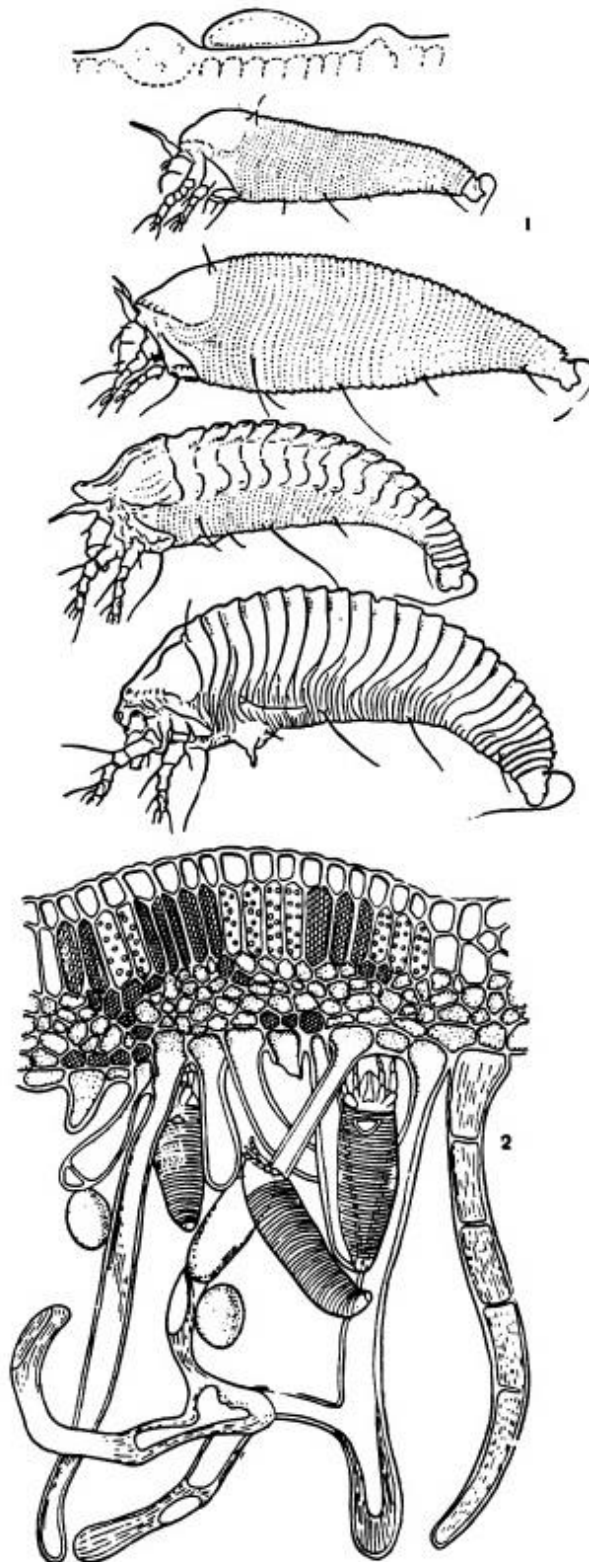


Рис. 367. Галоутворюючі кліщі. 1 – розвиток чотириноногого кліща *Oxypleurites aesculifoliae* (Keifer, 1939); зверху вниз – яйце, нестатевозрілі фази: личинка, протонімфа, протогінна самка, дейтогінна самка; 2 – виноградний галовий кліщ (*Eriophyes vitis* (Н. А. Pagenstecher, 1859)) серед волосків листка, що розрослися.



Галоутворюючі або чотириногі кліщі (**родина Eriophyidae**, надродина Eriophyoidea або Tetrapodili) – вкрай спеціалізовані паразити рослин. Ці дуже дрібні істоти (розміри тіла 0,1 – 0,2 мм) висмоктують вміст рослинних клітин і викликають у рослин у рослин появу потворних утворень, пухлин, морфозів, наростів, спотворених пагонів, квітів, плодів, плям, волосистих подушок (ерінеумів), різноманітних галів. Частина видів живе на поверхні рослин (підродини Eriophyinae та Phytoptinae).

Тіло еріофіїд видовжене, в галоутворюючих форм червоподібне, з м'яким тонкокілчастим покровом, у відкритоживучих видів плоске та лускате. Ніг є тільки дві передні пари. Хеліцери колючого типу, очей і трахей немає. Статевий отвір зсунутий вперед і прикритий клапаном. Яйця дуже великі відносно розмірів самок. У постембріональному розвитку є тільки дві линьки, при цьому всі фази розвитку дуже схожі. Розмноження в ранньому віці (неотенія), характерне для простигматичних кліщів, зокрема тетраніхид, у цих кліщів дійшло до крайніх меж. Будова, морфологія особин різних фаз розвитку еріофіїд таке, що їх неможливо назвати ні личинками, ні німфами в тому сенсі, як в інших кліщів. Перед нами, по суті, ембріони, що вилупились передчасно, в яких навіть немає двох задніх пар ніг, але вони вдяглися кутикулою і здатні розмножуватись. Структури і процеси, властиві постембріональному розвитку вихідних форм, тут в значній мірі втрачені, зберіглося тільки те, що необхідне для прихованого, ендopазаритичного життя при наявності необмеженої кількості їжі. Це явище надраннього вилуплення, що називається дезембріонізацією, зустрічається і в інших ендopазаритів, що живуть в живому харчовому субстраті, наприклад у дивовижних личинок їздців-яйцеїдів, що розвиваються в живому жовтку. Тільки там личинка при подальшому розвитку заляльковується і вилітає з лялечки нормальна комаха. У цьому ж випадку і розмноження відбувається в стані напівембріона, бо весь розвиток відбувається в галах і обірваний завдяки неотенії.

Походженням еріофіїди пов'язані з тетраніховими кліщами. Проміжною ланкою служать схожі на кліщів-плоскотілок шестиногі кліщі (родина Phytoptipalidae), що живуть на рослинах і розмножуються на личиночній фазі розвитку. Простежується еволюційний ряд від ґрунтових Prostigmata до тетраніхид, шестиногим та галовим кліщам. Впадає в око зовнішня схожість галових кліщів та демодексів. Обидві групи – кінцеві етапи паразитичної спеціалізації різних гілок Prostigmata, одні ендopазарити тварин, інші – рослин.

Життєві цикли еріофіїд суворо узгоджені із сезонними явищами в житті рослин і в деталях різноманітні. Для низки видів характерне утворення двох типів самок – літніх (протогінних), які живуть і розмножуються в галах, і зимових (дейтогінних), які з'являються восени, йдуть з галів і зимують в бруньках, тріщинах кори, в стерні. Весною вони переходять на зелені частини рослин і служать засновницями колоній кліщів у знову утворених галах.

Нараховується кілька сотень видів еріофіїд. Кожен вид, переважно, живе на одному або на декількох небагатьох видах рослин-господарів і викликає характерні ушкодження. Деякі види утворюють кілька варієтетів відповідно до видів рослин, при цьому варіює і характер ушкоджень. Найбільш чисельні галові кліщі на деревних породах. В усьому світі відомо 240 родів та 3500 видів галових кліщів родини Eriophyidae і то вважається, що це тільки 10% видів еріофіїд які живуть у біосфері. Одні види викликають утворення на листях подушок і втиснень, що вкриті білим войлоком з густих волосків, або загинання країв листкової пластинки, інші – різні бляшкоподібні, соскоподібні чи інші гали, треті – потворні розростання бруньок, пагонів. Майже кожен вид дерев має свій характерний набір галових кліщів. Особливо помітні червоні та жовті гали у вигляді невеликих витягнутих сосків. На листях вільхи гали викликає вільховий галовий кліщ (*Eriophyes laevis* (Nalepa, 1889)), на листях липи – липовий галовий кліщ (*Eriophyes tilie* (Pagenstecher, 1857)), на листях черемхи – черемховий галовий кліщ (*Eriophyes padi* Nalepa, 1890), на інших видах дерев – інші види кліщів. Деякі види галових кліщів викликають на деревах утвори, відомі як «відьмині мітла». Наприклад на вербі утворює «відьмину мітлу» кліщ *Eriophyes triradiatus* (Pagenstecher, 1857). Кліщі живуть в бруньках і під впливом кліщів бруньки виростають вкороченими пагонами, але поява нових пагонів з пазух листків прискорюється. У результаті цього протягом короткого терміну виростає стільки

пагонів, скільки при нормальних умовах утворитись може тільки протягом багатьох років. Маса потворних переплутаних пагонів утворює структуру схожу на мітлу.

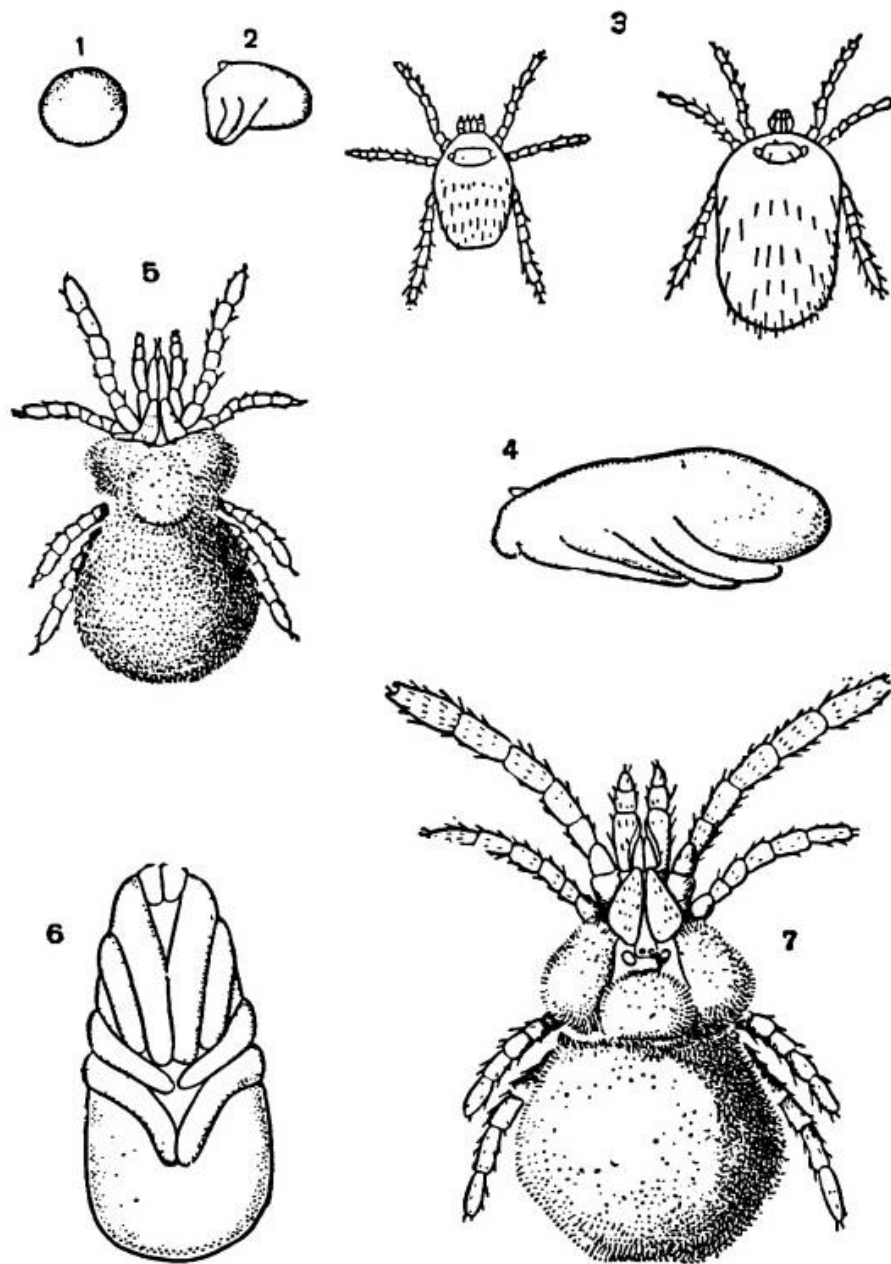


Рис. 368. Кліщ-червонотілка *Eutrombicula batatas* (Linnaeus, 1758): 1 – яйце; 2 – передличинка; 3 – паразитична личинка, голодна і сита; 4 – протонімфа в спокої; 5 – хижа дейтонімфа; 6 – тритонімфа в спокої; 7 – хижа самка.

Багато видів галових кліщів шкодять культурним рослинам. Виноградний повстятий кліщ (*Eriophyes vitis* (Pagenstecher, 1857)) викликає на нижній стороні листя винограду утворення волосяних плям, спочатку білих, потім брунатних. Шкода від цих кліщів особливо суттєва в часи посухи. Грушевий кліщ (*Eriophyes piri* (Pagenstecher, 1857)) викликає утворення бляшкоподібних випуклостей на листях груші, яблуні та інших плодкових культур. Смородиновий бруньковий кліщ (*Eriophyes ribis* (Westwood, 1869) = *Cecidophyopsis ribis* (Westwood, 1869)) викликає здуття бруньок смородини. Кліщ *Aceria tulipae* (Keifer, 1938) живе під лушпиною цибулі, часника, тюльпанів, викликаючи зморщування та висихання цибулин. Галові кліщі переносять віруси рослин.

**Надродина Кліщі-червонотілки (*Trombea*)** – це кліщі, що мають форми зі складним метаморфозом, що виник в результаті того, що одні фази розвитку взяли на себе функцію живлення, інші перетворились у формоутворюючі фази в стані спокою (схожі на лялечки комах). Але на відміну від комах, в яких лялечка одна, в кліщів-червонотілок фази живлення і формоутворення чергуються. З яєць, що відкладаються в ґрунт, вилуплюються нерухомі передличинки, що перетворюються в личинок, використовуючи запас дейтоплазми в кишківнику. Личинки паразитують на комаха або хребетних тваринах.



Рис. 369. *Trombidium holosericeum* (Linnaeus, 1758) з родини Trombidiidae.

Ці личинки пантрують тварин, переважно на рослинності (так званий пасовищний паразитизм), присмоктуються до жертв надовго, висмоктують відносно велику кількість гемолімфи або лімфи, сильно збільшуються в розмірах і відпадають. Подальше перетворення відбувається вже поза зв'язком з твариною-господарем. Личинка, що запаслася поживними речовинами, перетворюється в протонімфу, що перебуває в стані спокою, за якою слідує активна дейтонімфа, потім тритонімфа, що не живиться і активна доросла фаза. Дейтонімфа і дорослі кліщі-червонотілки – хижаки, що висмоктують дрібних членистоногих, часто яйця членистоногих, і є дуже ненажерливі. Надлишкове живлення активних фаз, в першу чергу личиночний паразитизм, було тою основою, на якій виник метаморфоз в кліщів-червонотілок. Личинки перейшли до паразитизму від живлення дрібними членистоногими (ентомофагія), почавши присмоктуватись до більших форм комах (кліщі родини Trombidiidae) і до хребетних (родина Trombiculidae).

Виникли і різкі відмінності в морфології фаз розвитку. Нерухомі фази мають тонкі гладенькі покриви, придатки у вигляді чохлів, нефункціонуючі ротові органи. На цих фазах відбувається гістоліз значної частини органів і тканин і з клітинних зачатків утворюються нові органи і тканини. Паразитичні личинки мають мішковидне тіло, що вдягнуте еластичною кутикулою, що розтягується з поодинокими щетинками, кігтики, що причеплюються, ротові органи у вигляді «головки», що пристосована для проколу і фіксації на покровах господаря. Дейтонімфа і особливо дорослі кліщі набагато більші голодних личинок (до 3 – 5 мм), тулуб розділений на протеро- і гістеросому густо опушений оксамитовими волосками і часто яскраво забарвлені в різні відтінки червоного, звідки і пішла назва. Ротові органи відокремлені, хеліцери з кігтевидним пальцем, кігтевидний виріст є і на педипальпах. Біля ротових органів відкриваються дихальця трахей. Добре розвинені трихоботрії і подвійні бокові очі на

протеросомі. Міцні бігальні ноги щедро оснащені різними шкіряними органами відчуттів, особливо передні. Зовнішній статевий апарат схожий в представників обох статей (статеві кришки, конус, що вип'ячується, три пари статевих щупалець), що пов'язано зі збереженням в кліщів-червонотілок сперматофорним заплідненням без копуляції.



Рис. 370. Водяні кліщі. 1 – *Hydrarachna geographica* O. F. Müller, 1776; 2 – *Arrhenurus neumani* (Piersig, 1895), ♂; 3 – 5 – кладки яєць водяних кліщів; 6 – паразитична личинка *Piona*; 7 – личинки водяних кліщів, що присмоктались до клопа – водяного скорпіона; 8 – личинка кліща *Eulais*, що насмокталася, під шкірою якої утворюється німфа; зліва – відносний розмір голодної личинки.



Якщо відволіктися від личиночного паразитизму, складного метаморфозу і збільшення розмірів кліщів-червонотілок, то легко можна побачити їх схожість з примітивними *Endeostigmata*, що знаходяться біля витоків утворення цього ряду кліщів.

Яскраво-червоні великі види родини *Trombidiidae* (рід *Trombidium* та інші) часто знаходяться на вологому ґрунті, а їх дрібні личинки на комах, до яких вони присмокталися. Кліщі-червонотілки родини *Trombiculidae* дрібніші, їхні личинки часто в великій кількості зустрічаються на дрібних ссавцях і птахах, особливо на вухах гризунів. Личинки тромбікулід нападають на людину, викликаючи захворювання шкіри тромбідіоз, особливо в теплих країнах.

Тромбікуліди є переносниками небезпечного захворювання людини – лихоманки цуцугамусі. Хвороба викликається рикетсіями, якими личинки кліщів заражаються від гризунів і комах. Личинка живиться тільки один раз, але рикетсії зберігаються в організмі кліща протягом метаморфозу і передаються через яйце – трансваріально голодним личинкам наступного покоління, що заражають людину.

Водяні кліщі представлені двома неспорідненими групами: прісноводні кліщі – **гідрахнелли (група *Hydrachnellae*)** та морськими кліщами – **галакаріди (родина *Halacaridae*)**. Гідрахнелли – це велика група кліщів, що включає 8 надродин, 57 родин і більше 6000 відомих видів. У тропічних країнах ця група вивчена погано, тому цих кліщів набагато більше видів ніж досі відомо. Водяні кліщі такий самий життєвий цикл як і інші кліщі *Parasitengona*: активна личинка, неактивна (каліптостазна) протонімфа, активна дейтонімфа, неактивна тритонімфа та активна доросла особина. Переважно, личинки є паразитами, а дейтонімфи та дорослі особини – хижакими. Відомі наступні надродини:

*Arrenuroidea*  
*Eylaoidea*  
*Hydrachnoidea*

*Hugrobatoidea*  
*Hydrovolzioidea*  
*Hydryphantoidea*

*Lebertioidea*  
*Stygothrombidioidea*

Це переважно добре плаваючі форми, частина видів живе на водній рослинності. Дорослі переважно 1 – 2 мм довжиною тіла, але і значно крупніші види до 3 – 5 мм і навіть до 8 мм. Це найбільші представники цього ряду. Тіло цільне, округле, покрити тіла шкірясті, щільні, часто вкриті шипами, сітчастою скульптурою або щитками різної величини та форми. Забарвлення різноманітне – червоне, помаранчеве, жовте, брунатне, зелене, синє, іноді строкате. Розвинута пара подвійних очей. Ноги оснащені плавальними волосками. Тазики ніг великі, зрослися з тілом у вигляді коксальних щитків. Ротові органи об'єднані в «головку», хеліцери з кігтевидними кінцевими члениками, кігтевидний виріст на педипальпах іноді утворює з їх останнім члеником свого роду хватальні клешні. Біля ротових органів відкриваються дихальця добре розвинених розгалужених трахей. Статевий конус прикритий статевими стулками, у самок виконує роль яйцекладу, у самців – органу, що виділяє сперматофори. Статеві присоски варіюють в числі.

Гідрахнелли споріднені кліщам-червонотілкам, про що свідчить їх будова і особливо метаморфоз. Сперматофорне запліднення ускладнене різними способами спарювання, під час якого самець переносить слизовий сперматофор за допомогою третьої пари ніг, підтягує самку до сперматофору, що прикріплений до субстрату та інше. Гідрахнелли відкладають яйця на поверхню підводних предметів. Плодовитість самки може досягати кількох сотень яєць. Яйця оточені набрякаючим секретом, часто тисячі кладок зливаються в суцільний слизовий шар. Передличиночна фаза триває в яйці. Личинки гідрахнелл – паразити водних комах (переважно). Морфологічно личинки гідрахнелл нагадують личинок кліщів-червонотілок. Ці личинки або шукають комах, плаваючи в товщі води, або спливають і пантрують комах, що плавають поверхнею води. Комахи-господарі різноманітні: водяні жуки, клопи, бабки, одноденки, веснянки, волохокрилі, двокрилі. Кліщі роду *Unionicola* не тільки в личиночній фазі, але і на всіх наступних паразитують в мантийній порожнині і на зябрах пластинчастозяберних молюсків. Личинки присмоктуються до комах надовго, ніби

зростаючись ротовими органами, смокчуть гемолімфу і поступово дуже сильно збільшуються, по масі в сотні разів.



Рис. 371. *Hydrachna cruenta* Muller, 1776 з родини Hydrachnidae.

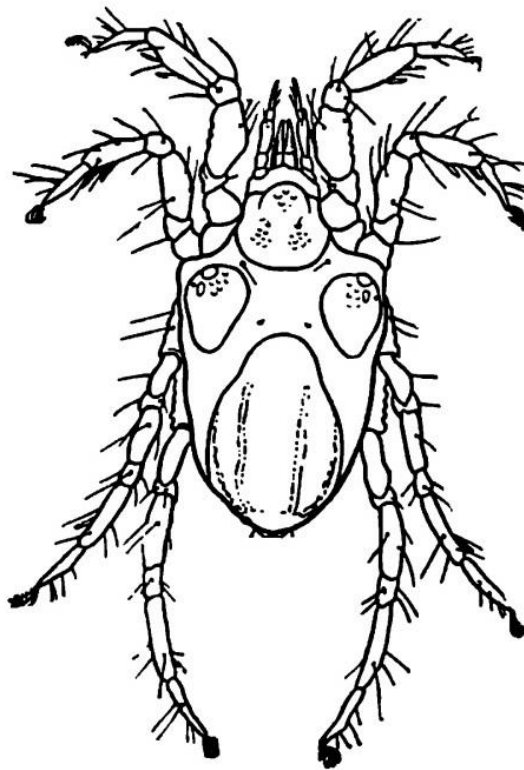


Рис. 372. Морський кліщ *Copidognathus fabricii* (Lohmann, 1889) з родини Halacaridae.

Паразитизм, крім живлення, відіграє значну роль в розселенні, личинки цих кліщів заносяться комахами в нові водойми. Подальший розвиток являє собою гістолітичний метаморфоз, так само як і в кліщів-червонотілок. Але фази, що перебувають у стані спокою – прото- і тритонімфи тривають під оболонкою попередніх. Шкіри линьки скидуються по дві одночасно. Під покривом личинки утворюється кутикула протонімфи (аподерма), під нею кутикула дейтонімфи, і вже потім шкіри личинки та протонімфи скидаються одразу. Те саме відбувається при перетворенні дейтонімфи в дорослого кліща. Тому зовні линьок ніби тільки дві. У час метаморфозу кліщ причеплюється до підводного предмету і переходить в стан спокою – утворюється свого роду лялечка.

Дейтонімфи і дорослі кліщі – хижакі, живляться дрібними рачками, личинками водних комах. Дорослу фазу гідрахнелл часто називають імагінальною. Дійсно, щільний покрив, розвинуті трахеї, збільшення розмірів, складні форми спарювання, довговічність (чимало видів живуть більше року), здатність активно розселятися – все це ознаки імаго, схожі з тими, які спостерігаються в орібатид, з тою відмінністю, що тут імаго живе у воді і спосіб його формування зовсім інший. Імагінальність гідрахнелл особливо чітка, якщо порівняти дорослу фазу цих кліщів з тим, що спостерігається в примітивних *Acariiformes* і в особливості в неотенічних представників ряду.

У водоймах різних типів видовий склад гідрахнелл відмінний. Найбільш чисельні і різноманітні ці кліщі серед водної рослинності в ставках і озерах, де поширені багато видів родів *Eulais*, *Hydrachna*, *Piona*, *Arrhenurus* та інші. Бідніша фауна річок, струмків, тимчасових водойм. Специфічні види знайдені в підземних водах і гарячих джерелах.

**Галактриди (родина *Halacaridae*)** переважно морські форми, але є і прісноводні. Це найбільша родина морських павукоподібних. Своїм походженням вони пов'язані з *Prostigmata*. Це дрібні кліщі (0,2 – 1,7 мм). На спині часто є чотири щитки, на черевній стороні – два і на боках пластинчасті тазика ніг, що зрослися. Ноги не пристосовані до плавання, плоско розставлені, кліщі живуть на поверхні підводних предметів. Ротові органи у вигляді «головки», хеліцери колючі. Статевий конус самки перетворений в яйцеклад, в самців – в копулятивний орган. Яйця відкладаються на підводні предмети, іноді самки носять яйця на задніх ногах. Розвиток – як в більшості *Prostigmata*: яйце, личинка, прото-, дейтонімфа, фаза, що розмножується. Галактриди висмоктують соки водоростей, залишків мертвих тварин, дрібних безхребетних та їх яєць. Паразитизм трапляється як виняток. Відомі паразити морських і жаків, хітонів, річкових раків.

Галактриди широко поширені в морях та океанах, аж до полярних широт, живуть в прибережній зоні на глибинах до 40 м, особливо на ділянках, що багаті водоростями. На сьогодні відомо більше 1100 видів галактрид у 64 родах:

<i>Acanthohalacarus</i>	<i>Coloboceras</i>	<i>Lobohalacarus</i>
<i>Acanthopalpus</i>	<i>Colobocerasides</i>	<i>Lohmannella</i>
<i>Acarochelopodia</i>	<i>Copidognathides</i>	<i>Metarhombognathus</i>
<i>Acaromantis</i>	<i>Copidognathus</i>	<i>Mictognathus</i>
<i>Acarothrix</i>	<i>Corallihalacarus</i>	<i>Parasoldanellonyx</i>
<i>Actacarus</i>	<i>Enterohalacarus</i>	<i>Parhalixodes</i>
<i>Agaue</i>	<i>Halacarellus</i>	<i>Pelacarus</i>
<i>Agauides</i>	<i>Halacaroides</i>	<i>Peregrinacarus</i>
<i>Agauopsis</i>	<i>Halacaropsis</i>	<i>Plegadognathus</i>
<i>Anomalohalacarus</i>	<i>Halacarus</i>	<i>Porohalacarus</i>
<i>Arhodeoporus</i>	<i>Halixodes</i>	<i>Porolohmannella</i>
<i>Astacopsiphagus</i>	<i>Hamohalacarus</i>	<i>Rhombognathides</i>
<i>Bathyhalacarus</i>	<i>Himejacarus</i>	<i>Rhombognathus</i>
<i>Bradyagaue</i>	<i>Isobactrus</i>	<i>Ropohalacarus</i>
<i>Camactognathus</i>	<i>Limnohalacarus</i>	<i>Scaptognathides</i>

Scaptognathus  
Simognathus  
Soldanellonyx  
Spongihalacarus  
Stygohalacarus

Thalassacarus  
Thalassarachna  
Thalassophthirius  
Troglomalacarus  
Tropihalacarus

Werthella  
Werthelloides  
Winlundia  
Xenohalacarus

## Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)

Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes) менший по чисельності ніж розглянутий вище підряд акариформних, але відомо вже більше 12000 описаних видів, прогнозована чисельність видів на планеті Земля становить 200 000. Найдавніші закам'янілості Parasitiformes відомі з Крейдяного періоду з бурштину віком понад 100 млн. років – у бурштині того часу знайдені закам'янілості трьох з чотирьох сучасних груп Parasitiformes – Ixodida, Mesostigmata та Opilioacarida, і судячи по всьому виникли вони набагато раніше.

Сучасна класифікація Parasitiformes доволі складна і включає наступні таксони, одні з яких чисельні і різноманітні, а інші невеликі:

### Ряд Іксодові кліщі (Ixodida)

Родина Аргасові кліщі (Argasidae)  
Родина Іксодові кліщі (Ixodidae)  
Родина Nuttalliellidae  
Родина † Deinocrotonidae  
Родина † Khimairidae

### Ряд Голотридові (Holothyrida)

Родина Allothyridae  
Родина Holothyridae  
Родина Neothyridae

### Ряд Кліщі-косарики (Opilioacarida)

Родина Opilioacaridae

Ряд Мезостигмати (Mesostigmata) - 130 родин, 900 родів, більше 8000 видів

Для надряду Parasitiformes загалом характерно утворення складного імагінального панциру, при цьому вивчення індивідуального розвитку та еволюційних рядів форм дозволяє зрозуміти як цей панцир утворився. У вихідному стані зовнішній скелет представлений багатьма посеgmentованими склеритами. Головогруди вкрита щитом, передній відділ якого відповідає трьом переднім сегментам і відділений швом. Знизу між рухомо причленованими тазиками ніг розташовані стерніти, що зливаються у більш розвинених форм в цільну грудину. Судячи по всьому, найближчі предки Parasitiformes мали почленоване черевце з невеликими парними тергітами та стернітами – місцями прикріплення посеgmentованих спинно-черевних м'язів. Злиття сегментів починається з заднього кінця черевця, тергіти, що зливаються утворюють спочатку невеликий пігидіальний щиток, що потім розростається вперед, перетворюючись в суцільний черевний щит (нотогастер). У багатьох форм черевний щит зливається з щитом головогрудей в загальний щит і сліди розділення головогрудей і черевця зникають.

На нижній стороні черевця у вихідних форм є невеликий анальний щиток з анальним отвором, що прикритий клапанами, а на восьмому сегменті – статевий щиток, що прикриває статевий отвір. У подальшому еволюційному розвитку нижня поверхня черевця ущільнюється двома способами: або анальний щиток розростається вперед, утворюючи так званий вентраль-анальний щит, або статевий щиток розростається назад, утворюючи генітально-вентральний щит. У самців у зв'язку з утворенням своєрідного способу копуляції статевий отвір зміщується вперед, до основи гнатеми, отримує вигляд невеликої воронки. У самок низки



форм у зв'язку з відносно великими розмірами яєць і особливо при живонародженні статевий щиток збільшується, займає простір між третьою і четвертою парами ніг, а під ним навколо великої поперечної статевої щілини утворюється складний внутрішній скелет, що широко розсувається, коли виходять нащадки. У форм, що відкладають дрібні яйця відносно розмірів самки, статевий отвір маленький.

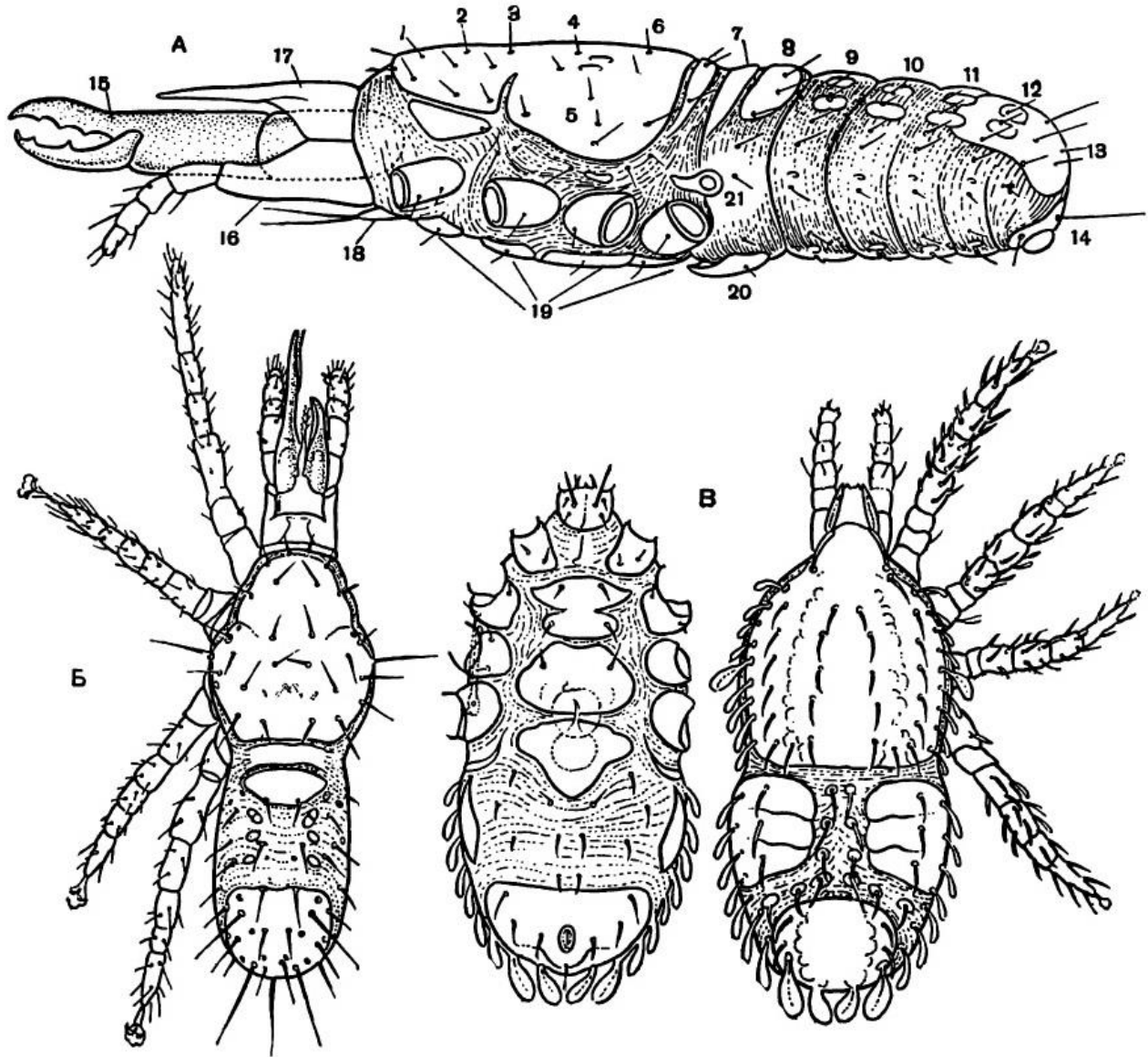


Рис. 373. Морфологія кліщів надряду Parasitiformes: А – будова гіпотетичної вихідної форми, вигляд збоку, кінцеві частини ніг не показані; Б – протонімфа кліща роду *Rhodacarus* зі спинної сторони, будова близька до вихідної; В – самка кліща роду *Microsejus* з черевної сторони, збереження розчленування щитків у дорослому стані; 1 – 6 – сегменти головогрудей, що злилися; 7 – передстатевий сегмент; 8 – статевий сегмент; 9 – 13 – інші сегменти черевця; 14 – анальний щиток з анальними клапанами, де злилися 14-й, 15-й і анальний сегменти; 15 – хеліцери; 16 – педипальпи; 17 – тектум; 18 – тактильний придаток; 19 – стерніти головогрудей; 20 – статевий клапан; 21 – стигми трахей.

На боках тіла утворюються стрічковидні або округлі так звані перитремальні склерити, на яких відкриваються дихальця трахей, а часто ще й набір бокових (плеїральних) склеритів.

У багатьох вільноживучих форм у дорослому стані частини скелету зливаються в суцільний твердий панцир. У паразитичних кліщів, що смокчуть багато крові, навпаки, спостерігається редукція скелету і звільнення тіла від щитків.

Хеліцери і педипальпи входять до складу гнатеми або «головки», будова якої в Parasitiformes інша, ніж в акариформних кліщів. Тазики педипальп зростаються не тільки один з одним, але і з передньою частиною головної лопаті (так званої тектум), утворюючи склеритне кільце (основу гнатеми), з якого висуваються хеліцери і в якому розміщується смоктальний конус (епістом) з жолобком, що веде до глотки. На боках основи ротового апарату причленовуються щупальця педипальп, а знизу видозмінені жувальні лопаті. Гнатема приєднується перетинчастою шийкою і вельми рухома як ціле. Хеліцери видовжені, трьохчленикові, втягуються в шкірясті піхви. У багатоїдних і хижих форм вони кліщовидні, часто дуже потужні, у паразитів-гематофагів вони перетворюються в колючі стилети або більш складні утвори, що служать для фіксації в шкірі господаря. У низці хижих форм, що висмоктують свою здобич або фітофагів, що смокчуть соки рослин, хеліцери також довгі, стилетовидні. У самців хеліцери переважно служать копулятивними органами і видозмінені. На кінцевих члениках клешні є щілини або джгутикові придатки – сперматодактилі, що служать для переносу сперматофору в статевий отвір самки. У деяких форм ці придатки пронизані каналами, що наповнюються спермою, а в самок є спермоприймачі. Спосіб копуляції в цих випадках до кінця не досліджений, але не виключено, що він схожий з тим, який є в павуків, тільки копулятивними органами служать не педипальпи, а хеліцери.

Ноги несуть на кінці лапок еластичний придаток з парою кігтиків і присоскою між ними. У гамазових кліщів (гамазид – Gamasina) з ряду Mesostigmata ноги переважно довгі, вільноживучі форми – швидко бігаючі хижаки. Передні ноги тонші інших і виконують функції вусиків, на кінці лапок є складно утворений тарзальний орган, в якому, крім довгий тактильних щетинок, є органи хімічного відчуття. У кліщів з інфраряду уроподи (Uropodina) з ряду Mesostigmata ноги короткі, вкладаються в спеціальні ямки під час завмирання. У постійних паразитів ноги товсті, з потужними кігтками і шиповидними щетинками, служать для прикріплення до господаря.

Дихають паразитоморфні кліщі за допомогою трахей, які відкриваються парою стигм на боках тіла над основами третьої-четвертою пар ніг або позаду останньої пари ніг. Трахеї добре розвинені, галузяться і мають спіральні опорні потовщення. Стигми відкриваються на перитремальних щитках, частіше стрічковидних. По цим щиткам вперед від стигм тягнеться трубка – перитрема, яка пронизана порами, через яку відбувається дихання при закриванні стигм. В іксодових кліщів цих трубок немає і стигми відкриваються на округлих або заплямованих щитках, при цьому їх апарат зачинення теж добре розвинений.

По внутрішній будові Parasitiformes нагадують косариків. Характерні кілька пар великих сліпих виростів середнього кишківника, судини Мальпігі, скорочення коксальних залоз до однієї не завжди функціонуючої пари, невелике серце, вкрай концентрована нервова система.

Біологія розмноження дуже своєрідна. Переважно особини торкаються черевними сторонами і самець за допомогою хеліцер вводить сперматофор в статевий отвір самки або приклеює сперматофор біля статевого отвору. Більшість уропод (Uropodina) з ряду Mesostigmata та іксодові кліщі відкладають яйця, серед гамазових кліщів (гамазид – Gamasina) з ряду Mesostigmata всі переходи від яйцекладних до живородних, при цьому є форми, що народжують личинок та німф. У більшості форм яйця малі абсолютно і великі відносно розмірів самки, в зв'язку з чим вони відкладаються по одному. Але в іксодових кліщів, великих гематофагів-ектопаразитів, всі дозрілі яйця знаходяться в статевих шляхах самки і відкладаються однією кладкою, переважно по декілька тисяч.

Індивідуальний розвиток надзвичайно своєрідний. Визначення сегментованого складу тіла і його змін в постембріональний період у поєднанні з ембріологічними процесами дозволяє зрозуміти складні явища індивідуального розвитку цієї групи кліщів. Ембріональний розвиток в цьому надряді доволі однотипний, при цьому немає і слідів тих примітивних рис,

які спостерігаються в акариформних кліщів. Не дивлячись на малі розміри яєць, дроблення поверхнєве, порядок сегментації зародка вторинно змінений, як і в більшості арахнід.

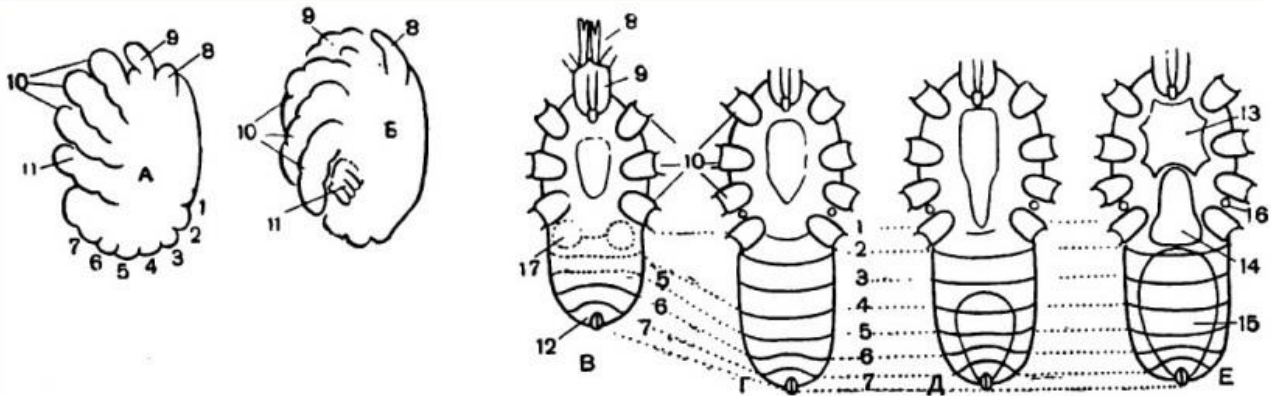


Рис. 374. Індивідуальний розвиток кліщів надряду Parasitiformes (схема): А – зародок з повним набором придатків і сегментів черевця; Б – зародок перед виділенням личиночної кутикули; В – личинка; Г – протонімфа, відновлення сегментів і ніг четвертої пари; Д – дейтонімфа; Е – доросла самка; 1 – 7 – сегменти черевця; 8 – хеліцери; 9 – педипальпи; 10 – ноги першої-третьої пар; 11 – ноги четвертої пари; 12 – анальна область; 13 – грудний щиток; 14 – статевий щиток; 15 – вентрально-анальний щиток; 16 – стигми трахей; 17 – ноги четвертої пари, сховані під покриви.

Найбільш характерно, що до кінця ембріонального розвитку зародок отримує будову типову для арахнід взагалі. Є не шість, а вісім пар розвинених почленованих ніг і повний склад сегментів черевця, що властиве дорослим кліщам цього ряду. Але далі, в цілком розвиненого зародку відбуваються незвичайні явища. Протягом кількох годин (що вдається спостерігати *in vivo*, наприклад в прозорих яйцях гамазових кліщів (гамазид – *Gamasina*)) відбувається скорочення кількох сегментів в області з'єднання головогрудей та черевця. По мірі росту зародок ніби стискається в серединній частині. При цьому ноги четвертої пари деградують і зменшуються до невеликих клітинних скупчень і ховаються під покриви. У результаті утворюється шестинога личинка зі «схованими» до часу ногами четвертої пари і з вкороченим черевцем. У такому вигляді личинка вкривається кутикулою і незабаром виходить назовні. Передличиночної фази тут взагалі немає.

Післязародковий розвиток, крім шестиногої личинки, включає німфальні фази і дорослу. Нім в цьому випадку називають пронімфою та дейтонімфою, але вони абсолютно не відповідають таким фазам акариформних кліщів, в їх назвах відображена послідовність линьок. При перетворенні личинки в протонімфу тимчасово «сховані» сегменти та ноги четвертої пари ніби розгортаються і нормальна організація кліща відновлюється. Протонімфа дивовижна тим, що вона чітко відображає еволюційних предків цього надряду. Все, що тимчасово змінено в личинки, в протонімфи відновлено, але в той же час у личинки ще мінімальні вторинні зміни, що настають на більш пізніх фазах по ходу ускладнення імагінального панцира. Тому протонімфа служить ключем, який дозволяє зрозуміти організацію Parasitiformes. Почленований скелет, невеликий щит головогрудей, маленький пігідій на кінці черевця, посеgmentовані склерити перед ним, стигми без перитрем – все це прототипові риси цього надряду. Під час перетворення в дейтонімфу в основних рисах формується вторинний зовнішній скелет, розвиваються перитреми, посеgmentовані набори щетинок доповнюються до кінцевого складу. Під час перетворення в дорослого кліща утворюється статевий отвір, у самок – статевий щиток, в самців – копулятивні органи хеліцер. Відбувається кінцеве, часто дуже сильне ущільнення всього панцира.

Такі загальних рисах особливості будови і розвитку цього надряду кліщів. Порівнюючи цей наряд з нарядом акариморфних кліщів легко помітити наскільки суттєві відмінності між

ними. Ці надряди знаходяться на зовсім різних еволюційних рівнях і гілках, на протилежних кінцях загальної системи павукоподібних.

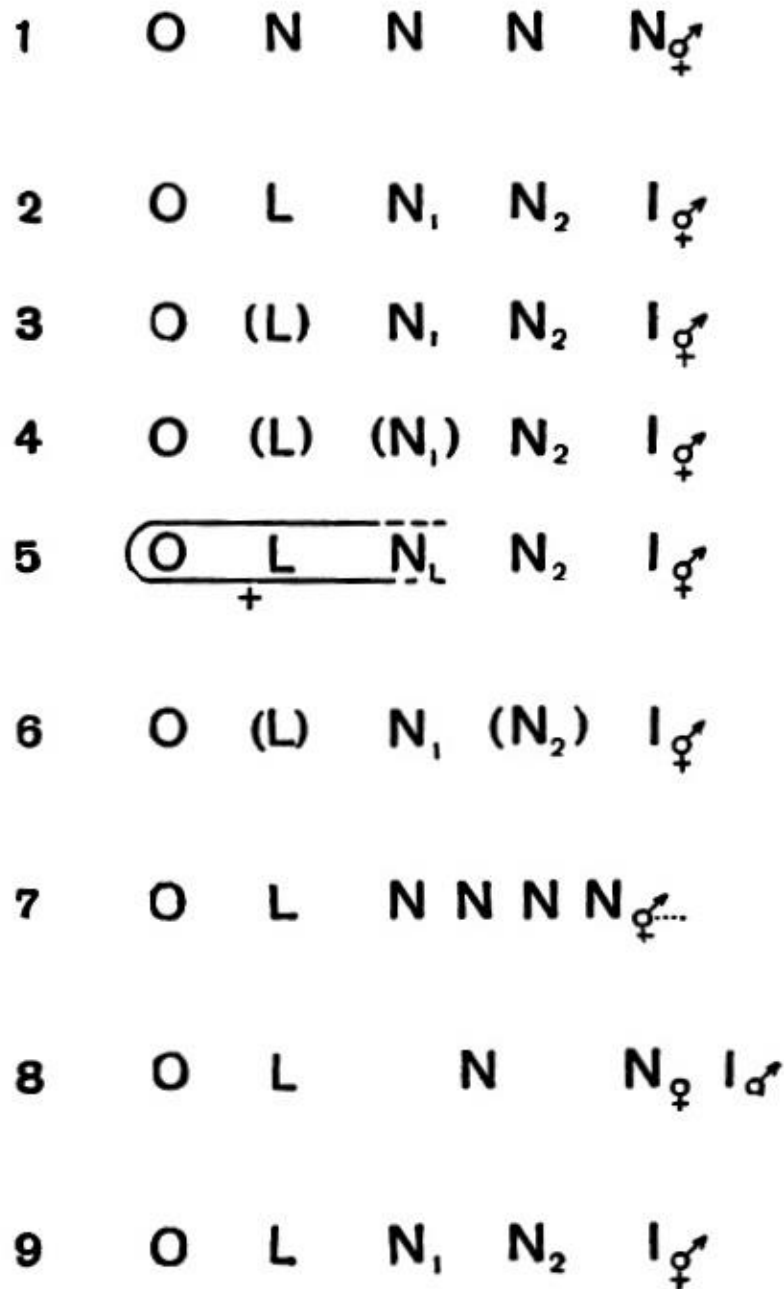


Рис. 375. Еволюція індивідуального розвитку кліщів наряду Parasitiformes (схема): 1 – гіпотетичний вихідний цикл (прямий розвиток, як в більшості арахнід); 2 – більшість вільноживучих гамазових кліщів (гамазид – Gamasina) з ряду Mesostigmata; 3 – факультативні гематофаги родини Laelaptidae та ін.; деякі вільноживучі гамазові кліщі (гамазиди – Gamasina) з ряду Mesostigmata; 4 – родина Haemogamasidae, частина видів роду Hirtionyssus; 5 – родина Spinturnicidae, частина видів роду Hirtionyssus та ін. (утробний розвиток, живонародження); 6 – рід Ornithonyssus, частина порожнинних паразитів родини Rhinonyssidae та ін.; 7 – родина Argasidae; 8 – родина Ixodidae; 9 – надродина Uropodoidea; O – яйце; L – личинка; (L) – жовточне живлення личинки; N – німфа; N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> – протонімфа та дейтонімфа; I – імаго; (N<sub>1</sub>) – жовточне живлення протонімфи; (N<sub>2</sub>) – дейтонімфа, що не живиться активно. Значком самка та самець позначаються фази, що розмножуються.



Порівняння Parasitiformes з іншими арахнідами дозволяє зробити висновок, що вони виникли від якихось косарикоподібних форм, що близькі до деяких викопних рядів арахнід кам'яновугільного періоду (Architarbi та інші), деякі з них дихали легенями. Раніше Parasitiformes були більш схожі на арахнід споріднених рядів, але потім завдяки зменшенню розмірів їх будова змінилась (злиття сегментів, утворення так званої «головки»), а індивідуальний розвиток глибоко спотворився, зовні став нагадувати розвиток інших кліщів. Ембріологічні дані свідчать про те, що предки Parasitiformes не мали шестиногої личинки, з яйця виходила восьминога форма, як і в більшості арахнід.

Малі розміри тіла теж відчинили перед цим надрядом великі еволюційні можливості: заселення ґрунту та різних органічних субстратів, перехід до паразитизму. Але характер еволюції Parasitiformes інший, ніж в попереднього надряду. Серед непаразитуючих форм панують хижаки, що розривають здобич хеліцерами, при цьому хижацтво поєднано зі споживанням тваринних залишків і рослинної їжі, як це спостерігається в косариків. Інший характер паразитизму – перехід від хижацтва до смоктання крові наземних хребетних. При цьому різноманітність паразитів тут утворюється не по причині різноманітності джерел живлення, а завдяки різним стосункам з тваринами-господарями. У цьому надряді можна розрізнити кілька типів паразитів-гематофагів, що походять один від одного: пантруючі тимчасові паразити – мешканцеві паразити, тобто такі, що нападають на господаря в гнізді чи в норі, і позаешанцеві або пасовищні паразити, ті, що підстерігають тварин на відкритій місцевості; постійні паразити – зовнішні, які живуть і розмножуються на тілі господаря, і порожнинні паразити, що перейшли до ендopазитизму в дихальних органах тварин та ін. Кожен з цих типів характеризується цілим комплексом адаптивних змін будови. Спеціалізація індивідуального розвитку йде при цьому або шляхом живонорадження, або шляхом збільшення чи зменшення числа німфальних линьок.

Живлячись кров'ю хребетних, паразитоформні кліщі стали тісно пов'язані зі збудниками різних захворювань тварин і людини – вірусами, рикетсіями, бактеріями, одноклітинними еукаріотами і стали їх специфічними переносниками і свого роду депо. Найбільш важливі щодо цього іксодові кліщі по числу захворювань, які вони переносять, займаючи перше місце серед усіх гематофагів. Вони переносять такі вкрай небезпечні захворювання як енцефаліти, тифи, туляремію, чуму, бруцельоз, гемоспоридальні захворювання та ін. Ці кліщі є важливим об'єктом медичної та ветеринарної акарології та паразитології взагалі. Їх вивченням і розробкою заходів захисту людини і тварин займаються багато паразитологів у всьому світі.

## **Ряд Іксодові кліщі (Ixodida)**

Дорослі кліщі ряду Ixodida мають довжину тіла приблизно від 3 до 5 мм залежно від віку, статі, виду та «повноти». Кліщі — зовнішні паразити, живуть за рахунок крові ссавців, птахів, іноді рептилій і земноводних. Час походження цих кліщів невідомий, хоча найдавніші відомі викопні рештки цих кліщів належать до крейдяного періоду, їм близько 100 мільйонів років. Іксодові кліщі широко поширені по всьому світу, особливо в теплому вологому кліматі.

Іксодові кліщі належать до двох основних родин: Ixodidae або твердих кліщів, і Argasidae або м'яких кліщів. Nuttalliella, рід кліщів з південної Африки, є єдиним представником родини Nuttalliellidae і представляє найпримітивнішу живу лінію іксодових кліщів. Дорослі особини мають яйцеподібні або грушоподібні тіла (ідіосоми), які наповнюються кров'ю під час годування, і вісім ніг. Головогруді і черевце у них повністю зрощені. Окрім твердого щитка на спині, відомого як скутум, у твердих кліщів є дзьобоподібна структура спереду, що містить ротовий апарат, тоді як у м'яких кліщів ротовий апарат знаходиться на нижній стороні тіла. Кліщі знаходять потенційних господарів, відчуваючи їх запах, тепло тіла, вологість та вібрацію в навколишньому середовищі.

Іксодові кліщі мають чотири стадії свого життєвого циклу, а саме: яйце, личинку, німфу та дорослу особину. Кліщі, що належать до родини Ixodidae, проходять життєвий цикл з одним, двома або трьома господарями. Аргасидні кліщі мають до семи німфальних стадій, кожна з

яких потребує заковтування крові, і тому аргасидні кліщі проходять життєвий цикл зі зміною багатьох господарів. Завдяки своєму живленню способом гематофагії іксодові кліщі є переносниками багатьох серйозних захворювань, які вражають людей та тварин.

Іксодові кліщі найбільш тісно еволюційно пов'язані з рядом Holothyrida, невеликою групою вільноживучих падальщиків із 32 описаними видами, приурочених до масивів суші, які колись становили суперконтинент Гондвана.

Скам'янілі іксодові кліщі були виявлені у відкладах ранньої крейди і далі, найчастіше зустрічаються в бурштині. Найдавніші виявлені скам'янілості кліщів – це аргасовий пташиний кліщ з пізньої крейди (туронський ярус – 94 – 90 мільйонів років тому), знайдений у бурштині зі стейту Нью-Джерсі, а також різні кліщі, знайдені в бірманському бурштині, включаючи бурштини з місцевостей Хімайра та Дейнокротон – ці кліщі не належать до жодного з нині живучих родин іксодових кліщів. У цих бурштинах також були знайдені іксодові кліщі з нині існуючих родів *Amblyomma*, *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Bothriocroton* і *Archaeocroton*, що датуються сеноманською епохою пізньої крейди, приблизно 99 мільйонів років тому. Неописаний молодий кліщ відомий з пізнього альбського іспанського бурштину, датованого 105 мільйонами років тому. Молодші балтійські та домініканські бурштини також зберегли чимало закам'янілостей іксодових кліщів, що живуть і нині. Філогенетичний аналіз показує, що останній загальний предок усіх живих іксодових кліщів, ймовірно, жив близько 195 мільйонів років тому в Південній півкулі, на території тогочасної Гондвани. Тобто, іксодові кліщі, імовірно, виникли на початку Юрського періоду.

Іксодові кліщі належать до трьох різних родин. Більшість видів кліщів належать до двох родин: *Ixodidae* (тверді кліщі) та *Argasidae* (м'які кліщі). Третя нині живуча родина *Nuttalliellidae*, назване на честь бактеріолога Джорджа Наттолла. Ця родина складається з одного виду – *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931, є монотиповим таксоном. *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931 зустрічається на півдні Африки від Танзанії до Намібії та Південної Африки.

У іксодових кліщів відсутня первинна соматична сегментація черевця (опістосоми), ці паразитичні павукоподібні представляють лінію еволюції в представників якої наявне подальше злиття черевця з просомою. Тагми, типові для інших *Chelicerata*, розвинулися в гнатосому (голову), яка висувається і містить ротовий апарат, і ідіосому (тіло), яка містить ноги, травний тракт і репродуктивні органи. Гнатосома — це живильна структура з ротовим апаратом, пристосованим для проколювання шкіри та смоктання крові; це передня частина голови і не містить ні мозку, ні очей. Гнатосома включає дві пальпи, дві хеліцери та гіпостом. Гіпостом діє як стабілізатор і допомагає прикріпити ротовий апарат кліща до господаря. Хеліцери — це спеціалізовані придатки, які використовуються для надрізання та проколювання шкіри хазяїна, тоді як пальпи – ніжкоподібні придатки, які мають сенсорну функцію.

Черевна сторона ідіосоми несе склерит, а гонопор розташований між четвертою парою ніжок. За відсутності сегментації розташування очей, кінцівок і гонопору на ідіосомі є єдиним орієнтиром щодо частин тіла.

Більшість іксодових кліщів мають брунатний або червонувато-брунатний колір тіла. Однак деякі види вишукано прикрашені та мають характерні білі візерунки на щитку.

Личинки кліщів вилуплюються з шістьма ногами, але потім у них утворюються дві інші ноги після того, як вони починають житися кров'ю і линяють до стадії німфи. На стадії німфи та дорослої стадії кліщі мають вісім ніг, кожна з яких має сім сегментів і закінчується парною кігтиків. Ноги іноді прикрашені і зазвичай мають сенсорні або тактильні волоски. Крім того, що ноги використовуються для пересування, лапки ніг I пари містять унікальну сенсорну структуру – орган Галлера, який може виявляти запахи та хімічні речовини, що виходять від господаря, а також відчувати зміни температури та повітряних потоків. Кліщі також можуть використовувати органи Галлера, щоб сприймати інфрачервоне світло, що виходить від господаря. У нерухомому стані їхні ноги залишаються щільно притиснутими до тіла.

Іксодові кліщі надзвичайно витривалі. Вони можуть виживати у вакуумі перебуваючи там до півгодини. Їхній повільний метаболізм під час періодів спокою дозволяє їм робити тривалі перерви між прийомами їжі. Під час посухи вони можуть витримувати зневоднення та голодування протягом вісімнадцяти тижнів, однак деякі іксодові кліщі можуть витримувати такий режим тридцять шість тижнів. Щоб уникнути зневоднення, кліщі ховаються у вологих місцях на лісовій підстилці або поглинають воду з недостатньо насиченого повітря, виділяючи гігроскопічну рідину, що виробляється слинними залозами, на зовнішній ротовий апарат, а потім знову заковтують збагачену водою рідину.

Іксодові кліщі можуть витримувати температуру трохи вище  $-18^{\circ}\text{C}$  більше двох годин і можуть виживати при температурах від  $-7$  до  $-2^{\circ}\text{C}$  принаймні два тижні. Іксодових кліщів навіть знайшли в Антарктиді, де вони харчуються кров'ю пінгвінів.

Іксодові кліщі є ектопаразитами і споживають кров, щоб задовольнити всі свої харчові потреби. Вони є облігатними гематофагами, їм потрібна кров, щоб вижити та перейти з однієї стадії життя на іншу. Іксодові кліщі можуть голодувати протягом тривалого періоду часу, але зрештою гинуть, якщо не можуть знайти господаря. Гематофагія виникла і розвивалася незалежно щонайменше шість разів у членистоногих різних груп, що жили в пізньому крейдяному періоді; в іксодових кліщів гематофагія розвинулася 120 мільйонів років тому. Ця поведінка також розвивалася незалежно в різних родинах кліщів, з різними взаємодіями господар-кліщ, що спричинило значні еволюційні зміни.

Деякі іксодові кліщі швидко прикріплюються до господаря, а інші блукають у пошуках тоншої шкіри, наприклад у вухах ссавців. Залежно від виду та стадії життя підготовка до годування може тривати від десяти хвилин до двох годин. Виявивши відповідне місце для живлення кров'ю, кліщ хапається за шкіру господаря і вривається в поверхню. Він витягує кров, прорізаючи отвір в епідермісі господаря, в який він вставляє свій гіпостом і запобігає згортанню крові, виділяючи антикоагулянт або інгібітор агрегації тромбоцитів.

Кліщі знаходять своїх господарів, виявляючи дихання тварин і запахи тіла, відчуваючи тепло тіла, вологість або вібрацію. Поширене помилкове уявлення про кліщів полягає в тому, що вони стрибають на свого господаря або падають з дерев, однак вони не здатні літати чи стрибати, хоча було показано, що статична електрика від їхніх господарів здатна перетягнути кліща на відстань, у кілька разів більшу за його тіло. Багато видів кліщів, зокрема *Ixodidae*, підстерігають у положенні, відомому як «пантрування». Під час очікування і пантрування кліщі чіпляються за листя та трави третьою та четвертою парами ніг. Вони тримають першу пару ніг витягнутими, очікуючи, щоб схопити будь-якого господаря, що проходить повз, і піднятися на нього. Висота пантрування корелює з розміром бажаного господаря; німфи та дрібні види прагнуть шукати господаря близько до землі, де вони можуть зустріти дрібних ссавців або птахів; дорослі особини піднімаються вище в рослинність, де можна зустріти більших господарів. Деякі види є мисливцями і ховаються поблизу місць, де господарі можуть відпочивати. Отримавши нюховий подразник або іншу вказівку з навколишнього середовища, вони повзають або бігають поверхнею в пошуках.

Деякі іксодові кліщі, головним чином *Argasidae*, є вогнищевими паразитами, знаходять господарів у їх гніздах, норах або печерах. Вони використовують ті самі подразники, що й інші види, щоб ідентифікувати господарів, при цьому тепло тіла та запахи часто є основними факторами. Багато видів таких кліщів харчуються в основному птахами, хоча деякі види *Ornithodoros*, наприклад, харчуються дрібними ссавцями. Обидві групи м'яких кліщів харчуються швидко, зазвичай боляче кусаючи і наїдаючись за кілька хвилин. На відміну від *Ixodidae*, які не мають постійного місця проживання, окрім хазяїна, вони живуть у піску, у щілинах поблизу тваринних лігвищ чи гнізд, або в людських житлах, куди вони виходять щонаочі, щоб напасти на птахів, що ночують, або з'являються, коли виявляють вуглекислий газ у подих їхніх господарів.

Іксодові кліщі залишаються на місці до повного наповнення їхньої травної системи кров'ю господаря. Їх вага може збільшуватися в 200 – 600 разів порівняно з вагою до годування. Щоб пристосуватися до цього розширення, відбувається поділ клітин, що сприяє

збільшенню кутикули. У кліщів родини Argasidae кутикула розтягується, щоб вмістити проковтнуту рідину, але не вирощує нових клітин, при цьому вага кліща збільшується в п'ять-десять разів у порівнянні з голодним станом. Потім кліщ відривається від господаря і зазвичай залишається в гнізді або в норі, доки господар не повернеться, щоб забезпечити його наступним прийомом їжі.

Слина кліща містить від 1500 до 3000 різних білків, залежно від виду кліща. Білки з протизапальними властивостями, які називаються евазинами, дозволяють кліщам харчуватися протягом восьми-десяти днів, не викликаючи реакції господаря. Дослідники вивчають ці евазини з метою розробки препаратів для нейтралізації хемокінів, які викликають міокардит, інфаркт та інсульт.

Іксодові кліщі не використовують жодного іншого джерела їжі, окрім крові хребетних, і тому споживають велику кількість білка, заліза та солі, але мало вуглеводів, ліпідів і вітамінів. Геноми кліщів розвинули великий набір генів, пов'язаних із цією харчовою спеціалізацією, але вони самі не можуть синтезувати важливі вітаміни, яких бракує в крові. Щоб подолати ці харчові дефіцити, кліщі розвинули облігатні взаємодії з трофічними ендосимбіонтами. Перша поява кліщів і їх подальша диверсифікація були значною мірою зумовлені цим харчовим ендосимбіозом, що тривав мільйони років. Найпоширеніші з цих харчових ендосимбіонтів належать до бактерій родів *Coxiella* та *Francisella*. Ці внутрішньоклітинні симбіотичні мікроорганізми специфічно пов'язані з кліщами та використовують трансваріальну передачу. Незважаючи на те, що ендосимбіонти *Coxiella* та *Francisella* є віддалено спорідненими бактеріями, вони зійшлися до аналогічного харчового мутуалізму на основі вітаміну В з кліщами. Їх експериментальна ліквідація зазвичай призводить до зниження виживаності кліщів, сповільнення линьки, зменшення плодючості та життєздатності яєць, а також до фізичних аномалій, які повністю відновлюються пероральним прийомом вітамінів групи В. Секвенування геному ендосимбіонтів *Coxiella* та *Francisella* підтвердило, що вони постійно виробляють три типи вітамінів групи В: біотин (вітамін В7), рибофлавін (В2) і фолієву кислоту (В9). Оскільки вони необхідні для життєвого циклу іксодових кліщів, ці облігатні ендосимбіонти присутні в усіх особинах виду кліщів, яких вони інфікують, принаймні на ранніх стадіях розвитку, вони можуть бути вторинно втрачені у самців під час розвитку німфи. Оскільки ендосимбіонти *Coxiella* та *Francisella* тісно пов'язані з патогенами, існує значний ризик неправильної ідентифікації між ендосимбіонтами та патогенами, що призводить до переоцінки ризиків інфікування, пов'язаних із кліщами.

Іксодові кліщі широко поширені по всьому світу. Вони, переважно, більше поширені у теплому, вологому кліматі, тому що їм потрібна певна кількість вологи в повітрі, щоб зазнати метаморфозу, а низькі температури гальмують їх розвиток з яєць до личинок. Поширеність кліщів і кліщових хвороб серед людей в останні десятиліття зростає по всьому світі. Популяції іксодових кліщів поширюються на нові території, частково через підвищення температури внаслідок зміни клімату. Разом з іксодовими кліщами поширюються хвороби, які вони переносять.

Паразитизм кліщів широко поширений серед таксонів господарів, включаючи сумчастих і плацентарних ссавців, птахів, рептилій (змій, ігуан і ящірок) і амфібій. Кліщі домашніх тварин завдають значної шкоди худобі через переносачи патогенні мікроорганізми, викликаючи анемію у тварин через крововтрату, пошкодження вовни та шкіри. Тропічний кліщ Бонт (*Amblyomma variegatum* (Fabricius, 1794)) сіє хаос серед худоби та диких тварин в Африці, Карибському басейні та кількох інших країнах через поширення хвороб, зокрема поширюючи ерліхіоз – хворобу, яку викликає збудник бактерія *Ehrlichia ruminantium* (Cowdry 1925). Патологію ще називають серцева лихоманка та серцева водянка – патологія важка, вражає як тварин, так і людину. Шиповидний вушний кліщ (*Otobius megnini* (Dugès, 1884)) поширений у всьому світі, молоді кліщі паразитують у вухах великої рогатої худоби та різних диких тварин.

Іксодові кліщі віддають перевагу таким середовищам існування, як межа між галявиною та лісом – екотону узлісь, який є перехідним місцем існування між лісами та відкритими місцевостями. Тому одна із стратегій боротьби з кліщами полягає у видаленні листя, кущів і



бур'янів на узліссях. Кліщі люблять тіньову вологу підстилку з дерев або кущів, і навесні вони відкладають свої яйця в такі місця, дозволяючи личинкам з'явитися восени та заповзти в низинну рослинність. Трьохметрова межа, найближча до краю газону, є зоною міграції кліщів, де знаходяться 82% кліщових німф на газонах.

Загалом іксодові кліщі зустрічаються скрізь, де зустрічаються їхні господарі. Перелітні птахи несуть із собою кліщів під час своїх міграцій. Дослідження перелітних птахів, що пролітають через Єгипет, виявило, що більше половини досліджених видів птахів є носіями кліщів. Було також помічено, що види кліщів змінювалися залежно від сезону міграції, у цьому дослідженні це весняна та осіння міграції, вважається, що це відбувається через сезонну періодичність різних видів.

Щоб екосистема підтримувала існування кліщів, вона повинна задовольняти двом вимогам: щільність популяції видів-господарів у цьому районі має бути достатньо великою, і тут має бути досить волого, щоб кліщі могли успішно виживати. Через їх роль у передачі хвороби Лайма іксодові кліщі, зокрема північноамериканський *Ixodes scapularis* Say, 1821, були вивчені за допомогою систем географічної інформації для розробки прогнозних моделей для ідеальних середовищ існування кліщів. Згідно з цими дослідженнями, певні особливості певного мікроклімату, такі як піщаний ґрунт, листяні дерева, річки та присутність оленів, були визначені як хороші провісники щільної популяції кліщів.

Інші кліщі та нематоди харчуються іксодовими кліщами, які також можуть бути другорядним харчовим ресурсом для птахів. Що ще важливіше, іксодові кліщі діють як переносники захворювань і ведуть себе як основні господарі багатьох різних патогенів, таких як спірохети. Кліщі переносять різні виснажливі захворювання, тому кліщі можуть допомогти контролювати популяцію тварин і запобігати надмірному випасу.

Кліщі можуть переносити низку інфекційних захворювань, які вражають людей та інших тварин. Кліщі, які є носіями зоонозних збудників, часто мають широке коло господарів. Збудники інфекції можуть міститися не тільки в дорослому кліщі, але і в яйцях, які у великій кількості виділяють самки. Багато видів кліщів розширили свої ареали внаслідок пересування людей, домашніх тварин і худоби. Зі зростанням популярності туризму в дикі віддалені ненаселені куточки планети зростає небезпека враження людей та домашніх тварин кліщами і хворобами, які вони переносять.

**Родина Тверді іксодові кліщі або Іксодиди (Ixodidae)** – одна з трьох нині існуючих родин ряду іксодових кліщів, містить 702 види і 14 родів. Вони відомі як «тверді кліщі», тому що вони мають твердий склеротизований щиток, якого не має інша велика родина кліщів – так звані «м'які іксодові кліщі» (Argasidae). Ixodidae є ектопаразитами багатьох видів тварин, а деякі види є переносниками небезпечних патогенів, які можуть спричинити захворювання людини – вірусні, бактеріальні, паразитарні.

Ixodidae відрізняються від Argasidae наявністю skutumu. І в німфи, і в дорослої особини виступає вперед від тіла тварини велика гнатосома (або капітулум, рот і частини, що живляться). У Argasidae, навпаки, гнатосома прихована під тілом.

Ці дві родини також відрізняються за життєвим циклом. Ixodidae, які прикріплюються до хазяїна, проколюють його шкіру безболісно і, як правило, лишаються непоміченими, і вони залишаються на місці, поки не набухнуть, не наберуть достатньо крові господаря, цей процес може зайняти дні або тижні. Деякі види кидають хазяїна, щоб линяти в безпечному місці, тоді як інші залишаються на тому ж хазяїні й кидають лише тоді, коли вони готові відкласти яйця.

Розрізняють наступні роди:

Africaniella – 2 види

Amblyomma – 130 видів

Anomalohimalaya – 3 види

Archaeocroton – 1 вид

Bothriocroton – 7 видів

Cosmiomma – 1 вид

Cornupalpatum – 1 вид

Compluriscutula – 1 вид

Dermacentor – 34 види

Haemaphysalis – 166 видів

Hyalomma – 27 видів

Ixodes – 246 видів

Margaropus – 3 види

Nosomma – 2 види

† Compluriscutula – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період

† Cornupalpatum – бірманський бурштин, Сеноман, Крейдяний період

Rhipicentor – 2 види

Rhipicephalus – 82 види

Robertsicus – 1 вид



Рис. 376. *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) з родини Ixodidae.

Багато Ixodidae мають значне медичне значення, виступаючи переносниками хвороб, викликаних бактеріями, найпростішими та вірусами, у тому числі рикетсіями та борреліями. Слина самок Ixodidae токсична, спричиняє висхідний параліч у тварин і людей, відомий як кліщовий параліч. Види Ixodidae, які можуть викликати кліщовий параліч – це *Dermacentor andersoni* Stiles, 1908, *Dermacentor occidentalis* Marx, 1892, *Dermacentor variabilis* Say, 1821 та *Ixodes holocyclus* Neumann, 1899. Інші захворювання, що передаються кліщами, включають хворобу Лайма, бабезіоз, ерліхіоз, плямисту лихоманку Скелястих гір, анаплазмоз, хворобу південного кліщового висипу, кліщову рецидивну лихоманку, туляремію, колорадську кліщову лихоманку, енцефаліт Повассана та лихоманку Ку.

Іксодиди зустрічаються в різних ландшафтно-кліматичних зонах. Переважна більшість іксодидів – пасовищні паразити, що пантрують на господаря на рослинності у відкритих біотопах або екотонах. При такому способі життя ймовірність зустрічі паразита з господарем невелика і підтримка чисельності паразита забезпечується низкою спеціальних пристосувань. Коло тварин-покровителів, переважно, дуже широкий. Дорослі кліщі більшості видів живляться на великих тваринах – копитних, хижаках, а личинки і німфи – на гризунах, комах, дрібних хижаках, птахах, ящірках. Дорослі кліщі багатьох видів можуть смоктати кров людини. Іксодиди здатні довго голодувати, переважно протягом декількох місяців, деякі види можуть голодувати до двох років. Іксодиди заповзають на господаря із землі або з рослинності. Вони підстерігають тварин на низькорослих рослинах, сидячи в характерній позі з

виставленими вперед передніми ногами, на лапках є органи відчуття – органи Галлера). Причепившись до тварини, кліщ відшукує потрібне йому місце і присмоктується.

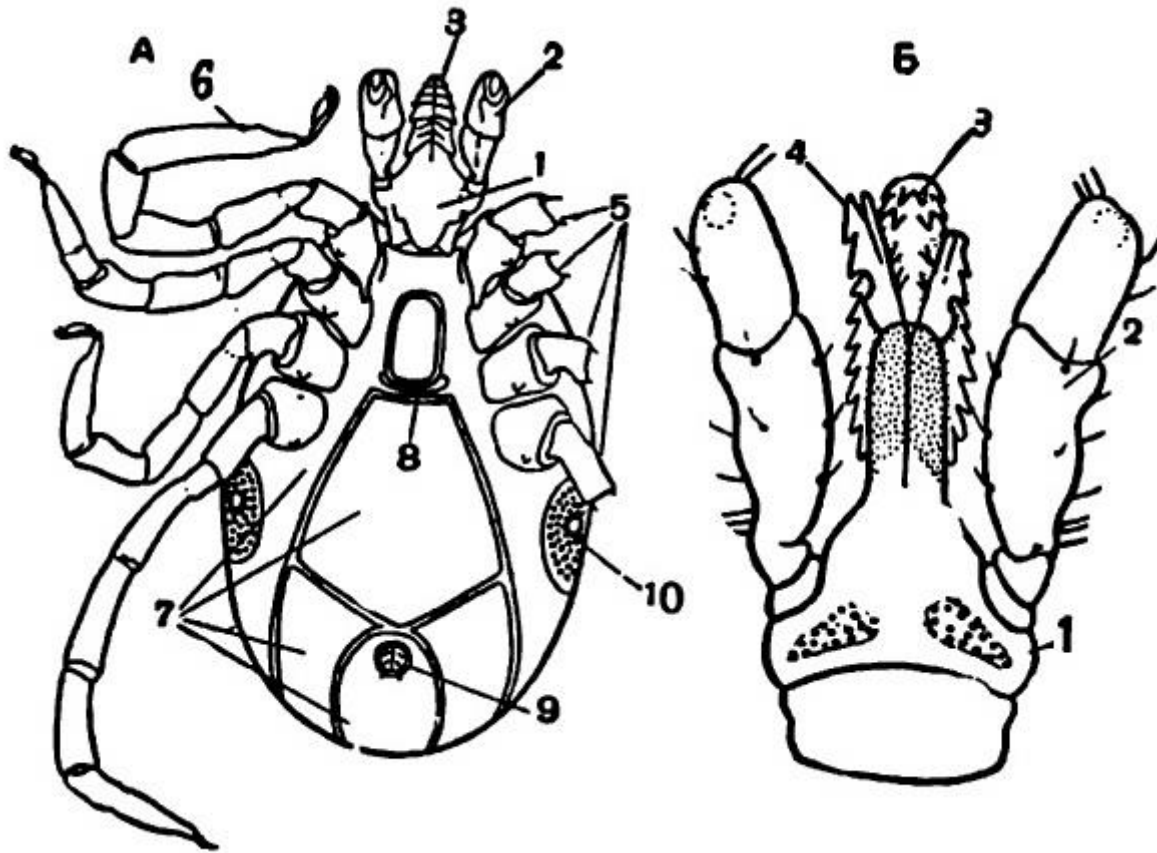


Рис. 377. Будова іксодид: А – самець з черевної сторони; Б – ротові органи зі спинної сторони; 1 – основа «головки»; 2 – пальпи; 3 – гіпостом; 4 – хеліцери; 5 – ноги; 6 – орган Галлера; 7 – щитки черевної сторони; 8 – статевий отвір; 9 – анальний отвір; 10 – перитрема зі стигмами.

Іксодиди на кожній фазі розвитку живляться тільки один раз. Вони присмоктуються надовго, переважно на кілька днів, і висмоктують за цей час дуже багато крові, збільшуючи свою масу в сотні разів. Вся їх будова пристосована до такого способу живлення. Це великі кліщі мають мішковидне тіло, вдягнуті еластичною кутикулою, що сильно розтягується в процесі смоктання крові. У личинок, німф, самок, що випивають багато крові, є тільки невеликий спинний щиток і пара маленьких перитремальних щитків на боках тіла, на яких відкриваються дихальця добре розвинутих трахей (у личинок перитрем дихалець ще немає). У самців, що смокчуть менше крові або взагалі не живляться, щиток вкриває всю спину, щитки є також на стороні черевця.

Ротові органи мають вигляд «головки» і пристосовані для довгочасної фіксації на шкірі господаря. Пальці хеліцер ріжучі, складної форми. Добре розвинений серединний виріст основи «головки» - гіпостом з рядами зубчиків-фіксаторів. Рухомі відділи педипальп цільні, їх членики зімкнуті, у стані спокою вони притиснуті з боків до гіпостому та хеліцер, під час живлення відводяться в сторони. Живлення іксодид являє собою тривалий і складний процес, протягом якого кліщ не тільки смокче кров, але і розвивається. Спостерігається поділ клітин і характерні фізіологічні зміни деяких органів, зокрема слинних залоз та кишківника, які починають функціонувати лише через деякий час після присмоктування до тіла господаря. Покриви тіла не тільки розтягуються, але і ростуть, не линяючи – явище для членистоногих рідкісне. Характерні зміни спостерігаються і в шкірі господаря навколо ротових органів кліща, які занурились в тканини господаря.

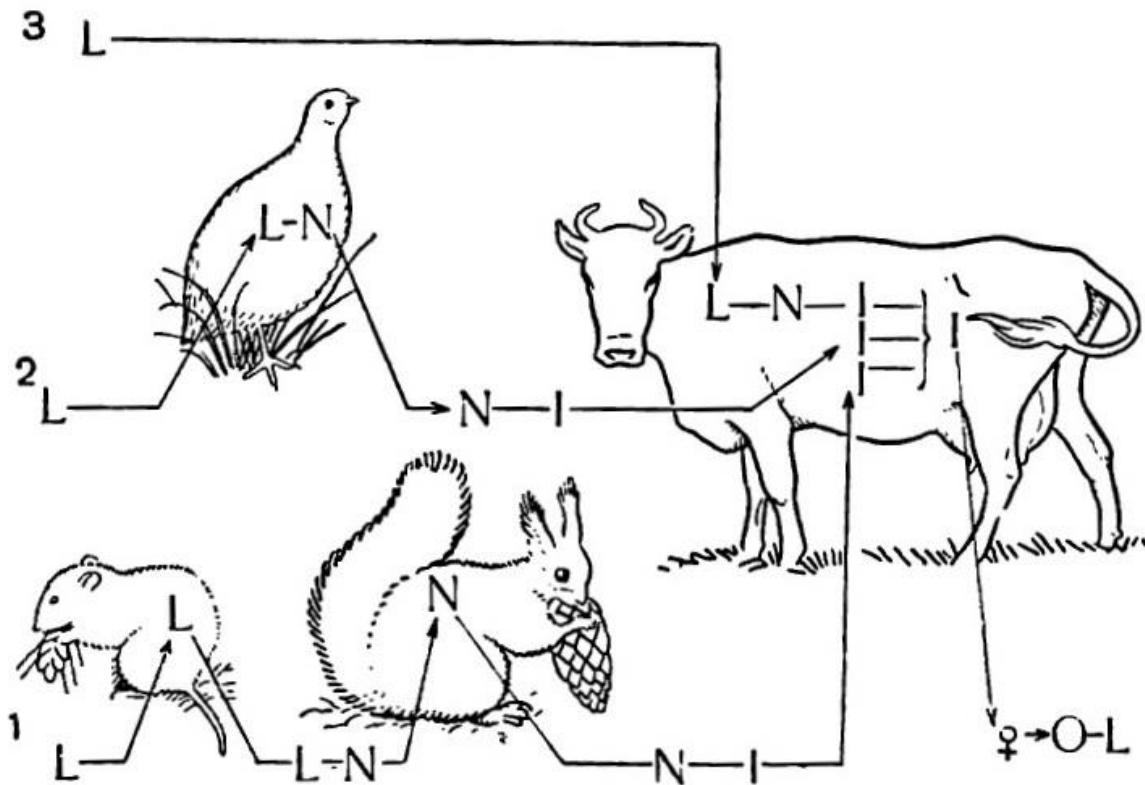


Рис. 378. Схема життєвих циклів іксодид: 1 – трьохгосподарний цикл; 2 – двогосподарний цикл; 3 – одногосподарний цикл; O – яйце; L – личинка; N – німфа; I – імаго.

Тип паразитизму відображається і на життєвому циклі. Спарювання найчастіше відбувається на тілі господаря. Характерна гонотрофічна гармонія: для нормального дозрівання яєць необхідно, щоб самка насмоктала певну, достатньо велику кількість крові. Плодовитість дуже висока, при цьому самка, покинувши господаря і перетравлюючи кров, відкладає яйця однією кладкою і гине. Переважно в кладці буває кілька тисяч яєць. Післязародковий розвиток включає тільки три фази – личинку, єдину німфу і дорослу фазу. Для перетворення в наступну фазу кліщ повинен насмоктатися крові. По тому, скільки разів протягом циклу кліщ нападає на нового господаря, розрізняють трьох-, двох-, і одногосподарних іксодид. До трьохгосподарних відноситься більшість видів іксодид. Кліщ на кожній фазі розвитку нападає на нового господаря і, напившись крові, покидає його, при цьому личинки і німфи переважно живляться на дрібних тваринах, а дорослі – на великих тваринах. У двогосподарних видів личинка, напившись крові, перетворюється на господарі в німфу, яка тут же знову присмоктується, і напившись крові, йде з тіла тварини. Дорослі кліщі пантрують нового господаря. В одногосподарних видів розвиток відбувається на тілі однієї тварини, і полишає господаря тільки самка, що насмокталась крові щоб відкласти яйця. Дво- та одногосподарний тип розвитку є, по суті, перехід від одночасного пасовищного паразитизму до постійного, що має адаптивний характер у першу чергу як засіб зниження смертності від неоліку зустрічей з тваринами-годувальницями. Наступне відхилення – це перехід до оселищного паразитизму, що спостерігається в деяких іксодид, що паразитують на гризунах та птахів. При цьому зростає специфічність щодо вибору господаря, аж геть до приуроченості до одного виду тварин, мешканцю нори, але зберігається трьохгосподарний тип розвитку, тобто кліщ протягом циклу розвитку тричі нападає на тварин.

Загальна тривалість життєвого циклу відмінна. В одних видів цикл однорічний, зимує самка в стані діапаузи, яйця самка відкладає весною, молодь перетворюється в дорослих кліщів протягом теплого сезону. Є види, що розвиваються більше року, наприклад, є трьохрічні



види. У цьому випадку зимують личинки, німфи і дорослі кліщі різних поколінь і для перетворення кожної фази в наступну потрібно цілий сезон.

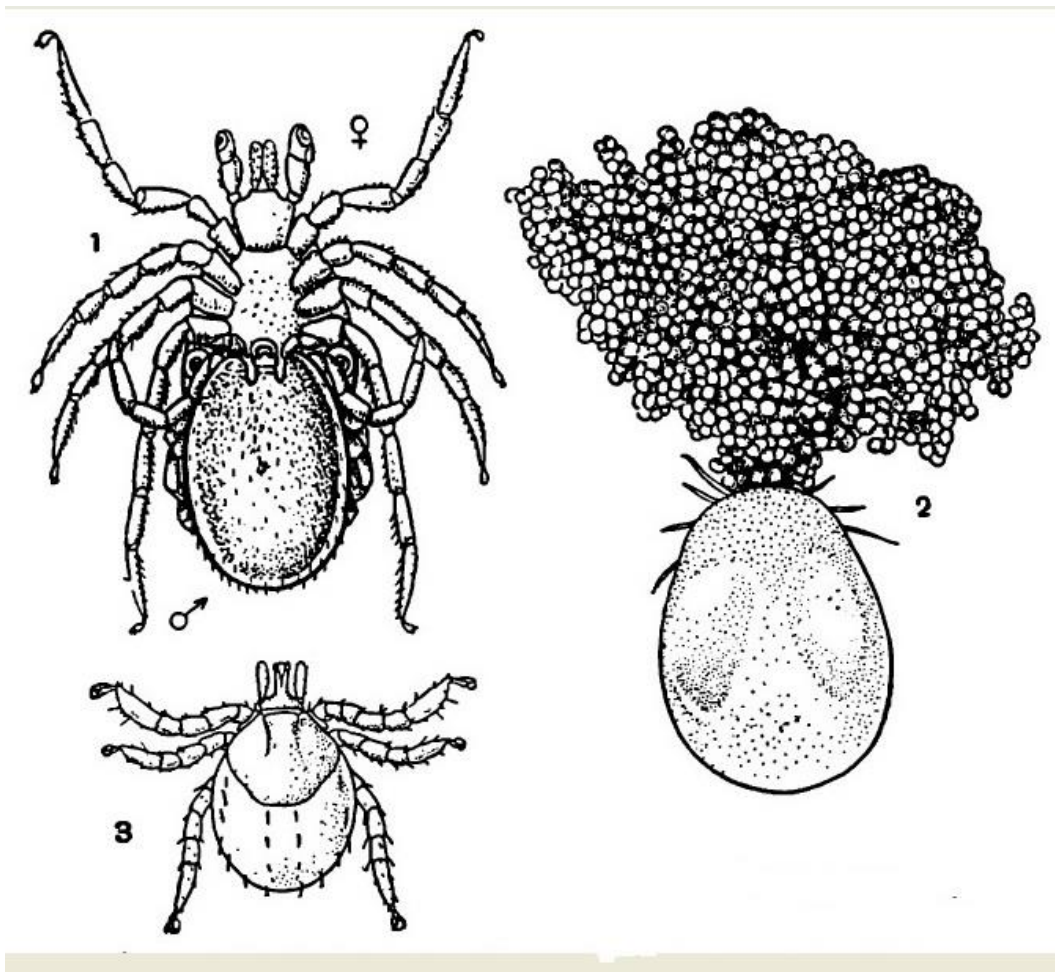


Рис. 379. Розмноження іксодид: 1 – спарювання; 2 – самка, що насмокталась крові і відкладає яйця; 3 – личинка.

У теплих та відносно теплих країнах є види, що встигають протягом літа створити кілька генерацій. Масове паразитування на тваринах спостерігається в різні періоди, але цілком визначені в кожного виду в тих чи інших краях, наприклад, тільки весною, весною та восени, від весни до половини літа і таке інше. Є види, що зимують на тілі тварин.

Медичне та ветеринарне значення іксодид дуже велике. Вони причетні до поширення десятків небезпечних захворювань, що викликаються вірусами, рикетсіями, бактеріями, кров'яними паразитами з протозоа та ін. Серед іксодид виявлені десятки видів, що зберігають збудників захворювань, є види, що здатні зберігати більше десятка збудників різних захворювань одночасно. У низці випадків збудник розмножується в кліщах і передається нащадкам через яйце (трансоваріально), при цьому сам кліщ абсолютно не страждає від збудників захворювань. Специфічний зв'язок іксодид з великим числом інфекцій не випадкова і, очевидно, пояснюється типом паразитизму цих кліщів, в першу чергу особливостями живлення. Повільне насмоктання великого числа крові, тривале перебування паразиту в стані свого роду споріднення з господарем, ріст і розвиток органів кліща в процесі кровосмоктання, сувора узгодженість живлення і дозрівання яєць, доведена до єдиного в житті гонотрофічного циклу, нарешті, різноманітність і заміна використаних господарів – все це створює неповторно сприятливі умови для зараження кліща і взаємної адаптації збудника хвороби і кліща-переносника.

Серед видів роду *Ixodes* добре відомий тайговий кліщ (*Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930)) – переносить вірус весняно-літнього енцефаліту. Цей вид широко поширений в південній частині бореальних лісів.

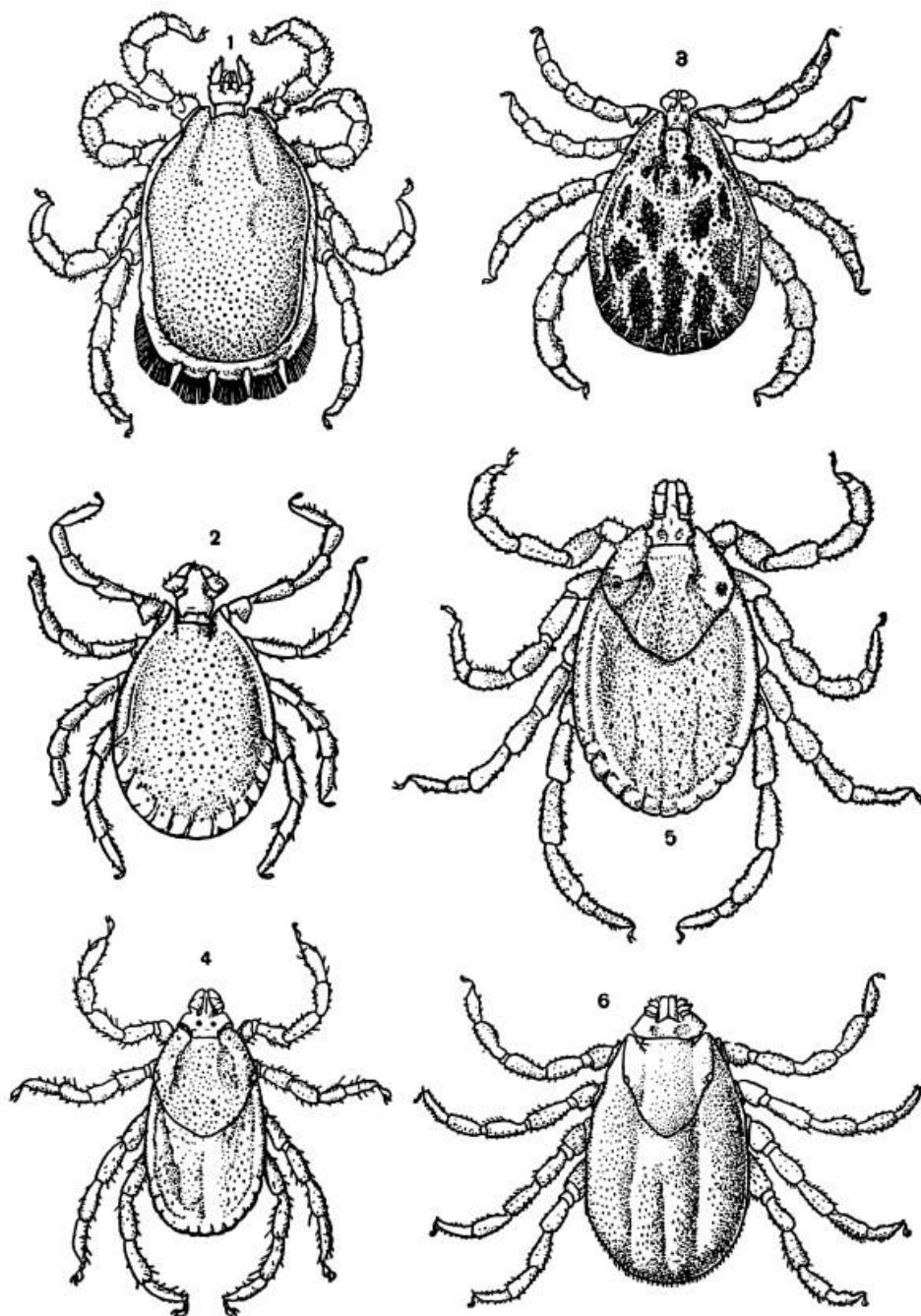


Рис. 380. Кліщі іксодиди (Ixodidae): 1 – *Ixodes putus* (Pickard-Cambridge, 1878) = *Ceratixodes putus* (Pickard-Cambridge, 1878), ♂; 2 – *Haemaphysalis concinna* C. L. Koch, 1844, ♂; 3 – *Dermacentor pictus* Hermann, 1804 = *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794, ♂; 4 – *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806), ♀; 5 – *Hyalomma plumbeum* (Panzer, 1804) = *Hyalomma marginatum* Koch, 1844, ♀; 6 – *Boophilus calcaratus* Lahille, 1905 = *Rhipicephalus annulatus* Say, 1821, ♀.

Голодна самка розміром біля 4 мм, самка, що насмокталася крові – до 11 мм, самець розміром 2,5 мм. Спинний щиток темно-брунатний, глянцекий, на тазаках ніг гострі зубці. Це трьохгосподарний паразит, дорослі кліщі живляться на великих тваринах, в населений районах частіше на худобі, личинки та німфи переважно на гризунах, рідше на пахах. Кліщі зимують в

лісовій підстилці, дорослі паразитують весною і в першій половині літа, залюбки присмоктуються в цей час до людини.

Весняно-літній або тайговий енцефаліт – важке вірусне захворювання, перебіг з враженням нервової системи, часто летальне або наслідком є параліч, глухота та ін. Вперше це захворювання описане і діагностоване в Східній Маньчжурії в 1930-тих роках, хоча захворювання, звісно, були і раніше, але неправильно діагностувалися. Як виявилось по ходу подальших досліджень, природні вогнища цього енцефаліту є по всьому ареалу тайгового кліща. Кліщ отримує вірус під час живлення на диких тваринах, вірус накопичується в організмі кліща, потрапляє в слинні залози. Людина отримує вірус від кліща, що присмоктуються до людини.

На тайгового кліща дуже схожий інший вид – кліщ собачий (*Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758)), що широко поширений в західній Палеарктиці. Цей вид зустрічається в листяних та мішаних лісах, у чагарниках, у відкритих біотопах. Дорослі кліщі паразитують переважно на худобі, собаках, зайцях, інколи нападають на людину, паразитують весною та восени. Личинки та німфи паразитують на дрібних ссавцях, птахах, ящірках, переважно літом. Кліщ *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) передає вірус західного енцефаліту, гемоспороїдальні захворювання худоби, північний піроплазмоз.

Серед кліщів роду *Ixodes* є види, що перейшли до житлового паразитизму, живуть в норах гризунів. Зокрема, до таких кліщів належить *Ixodes laguri* Olenov, 1929, що поширений в південних районах, паразит водяних полівок *Ixodes apronophorus* Schulze, 1924 та інші. У гніздах та норах берегової ластівки живе кліщ *Ixodes lividus* Koch, 1844, специфічний паразит цих птахів. На морських птахах – бакланах, чайках, пінгвінах, альбатросах, фрегатах паразитує *Ixodes putus* (Pickard-Cambridge, 1878) = *Ceratixodes putus* (Pickard-Cambridge, 1878) – дуже своєрідний кліщ, що пристосувався жити в тріщинах скель та на пташиних базарах. Кліщі активні протягом короткого періоду гніздування птахів і більшу частину року голодують. Життєвий цикл багаторічний.

Кліщі роду *Haemaphysalis* мають педипальпи з виступаючим задньобоківими кутами. Кліщ *Haemaphysalis concinna* C. L. Koch, 1844 живе в Криму, на Кавказі та в східній Маньчжурії. Між цими частинами ареалу в Палеарктиці траплялися лише поодинокі знахідки. Цей вид кліщів зустрічається переважно у вологих лісах та чагарниках. Дорослі кліщі паразитують на великих тваринах з березня по серпень, нападають в тому числі на людину. Личинки і німфи паразитують на дрібних ссавцях та птахах. Цей вид кліщів передає збудника кліщового висипного тифу, епідемічного висипного тифу, що передається в тому числі вошами. Обидві ці хвороби викликаються рикетсіями, але різних видів рикетсій. При цьому епідемічний висипний тиф, що передається вошами – хвороба чисто людська (антропоноз), в той час як кліщовий висипний тиф, як і інші хвороби, що передаються кліщами, передається від тварин до людини (зооноз). У Киргизстані рикетсій передає інший вид кліщів – *Haemaphysalis punctata* Canestrini et Fanzago, 1878.

Кліщі роду *Dermacentor* відрізняються білим емальованим малюнком на спинному щитку. Кліщ *Dermacentor pictus* Hermann, 1804 = *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 поширений на півдні лісової зони Палеарктики, зустрічається в горах Криму, Кавказу, Центральної Азії, Алтаю. Віддає перевагу вологим чагарникам та лукам. Дорослі кліщі паразитують весною на худобі, інколи масово, на великих диких тваринах, інколи на зайцях, їжаках. Можуть нападати на людину. Молоді фази паразитують на гризунах. Цей вид, а також схожий на нього степовий вид *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 передає збудників туляремії. Спалахи цього захворювання трапляються серед гризунів. Людина заражається збудниками туляремії різними шляхами – і через воду, і при контакті з гризунами і при укусах членистоногих-гематофагів.

Кліщі роду *Dermacentor* передають збудників низки інших захворювань. Основним переносником кліщового висипного тифу в степах Сибіру служить *Dermacentor nuttali* Olenov, 1929. Це захворювання, а також кліщовий енцефаліт передає *Dermacentor silvarum* Olenov, 1931, що поширений на півдні Сибіру і мешкає в чагарниках.

На берегах Чорного моря, в Криму, на Кавказі, на берегах Каспійського моря поширений кліщ *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806). Це трьохгосподарний паразит (тричі змінює господаря протягом циклу), але весь цикл розвитку відбувається при живленні тільки на собаках, при цьому кліщі живуть в собачих будах і в людському житлі. І на диких тваринах ці кліщі не рідкісні. Цей вид кліщів передає марсельську плямисту лихоманку, хворобу з групи кліщових тифів (рикетсіозів), що поширені в Середземномор'ї, в Криму, на Кавказі. Збудник передається кліщами від гризунів та собак, що хворіють на ці патології в молодому віці. На людину ці кліщі нападають не часто, зараження інколи відбувається при зніманні кліщів з собак, при раздавлюванні кліщів, при потраплянні збудників на слизові поверхні очей, носа, ротової порожнини.

Види роду *Hyalomma* – великі кліщі з міцними ногами, часто зі світлими кільцями на члениках. На боках спинного щитка добре помітні очі. У степах та напівпустелях Євразії поширений кліщ *Hyalomma plumbeum* (Panzer, 1804) = *Hyalomma marginatum* Koch, 1844, двогосподарний паразит. Личинки і німфи паразитують на птахів і дрібних ссавців у другій половині літа. Дорослі кліщі паразитують на великих, переважно домашніх тваринах протягом всього теплого сезону. Цей вид кліщів заражає людину вірусом кримської геморагічної лихоманки – важкого захворювання, що зустрічається в степах, особливо в Криму. Схожа хвороба зустрічається в степах Західного Сибіру, де хворобу переносять кліщі роду *Dermacentor*. У Казахстані, в Центральній Азії, в Закавказзі поширений вид *Hyalomma asiaticum* Schulze et Schlottke, 1929 = *Hyalomma dromedarii* C. L. Koch, 1844 – трьохгосподарний, типово пустельний вид. Самка відкладає до 16 000 яєць, личинки і німфи паразитують на ховрахах та інших гризунах, дорослі кліщі на худобі, особливо в травні – червні. Голодні дорослі кліщі активні вранці та ввечері, вони рухаються в напрямку жертви, керуючись не тільки органами хімічного чуття, але і зором. Полишаючи господаря, нагодовані самки до настання спеки ховаються в прихистки, лишаючи на піску характерний слід.

Серед видів тропічного роду *Amblyomma*, що близький до роду *Hyalomma*, є найбільші і найбільш плодовиті іксодиди. Самки, що насмокталися крові розміром зі сливу і відкладає до 30 000 яєць. Є види з красивим перламутровим візерунком на щитку.

Прикладом одногогосподарного кліща служить кліщ *Boophilus calcaratus* Lahille, 1905 = *Rhipicephalus annulatus* Say, 1821 – середземноморський вид, що поширений в Україні, на Кавказі, в Центральній Азії. Цей вид кліщів зустрічається в найрізноманітніших ландшафтів, від вологих субтропіків до пустель, де зустрічається в долинах річок. Всі активні фази паразитують на худобі. Насмоктавшись крові самка полишає тварину і відкладає в ґрунт до 4 000 яєць. Личинки нападають на тварину, на тілі якої проходить весь цикл розвитку паразиту аж до самки, що насмокталася крові і завершує цикл розвитку. В один сезон розвивається 2 – 3 покоління. Зимують самки, що насмокталися крові, яйця і голодні личинки. Цей вид має суттєве ветеринарне значення як масовий паразит та переносник піроплазмозів худоби – важкого захворювання, що викликається гемоспоридіями – паразитами еритроцитів крові. Внаслідок паразитування кліщів тварини виснажуються, знижується продуктивність худоби, погіршується її товарна якість. Піроплазмоз може викликати масову загибель худоби. Крім цього виду кліщів гемоспоридії передаються різними видами кліщів з родів *Hyalomma*, *Rhipicephalus* та ін.

Іксодиди кліщі служать депо та переносниками збудників багатьох інфекційних захворювань людини і тварин, особливо в тропіках. Серед них є різні форми кліщових плямистих лихоманок, іксодо-рикетсіозів, у тому числі марсельської лихоманки. Хвороби цієї групи широко поширені по світу. В Північній Америці зустрічається хвороба, що отримала назву плямистої лихоманки Скелястих гір. Резервуаром рикетсії серед дрібних ссавців є різні види гризунів: ховрахи, щурі. В Південній Америці такими резервуарами є сумчасті, кролики, морські свинки. У Північній Америці збудника рикетсіозу переносять кліщі *Dermacentor andersoni* Stiles, 1908 та інші види цього роду. Майже по всій Америці рикетсіози переносять кліщ кроликів *Haemaphysalis leporispalustris* Packard, 1869, місцеві види роду *Amblyomma*. В



Африці небезпечною патологією є південноафриканський кліщовий рикетсіоз. Збудників цієї хвороби передають місцеві види іксодид родів *Amblyomma*, *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus*.

**Родина М'які іксодові кліщі або Аргасові (*Argasidae*)** — одна з трьох родин іксодових кліщів. Родина містить 193 види, хоча склад родів менш визначений і необхідні додаткові дослідження. На сьогодні родина включає наступні роди: *Antricola*, *Argas*, *Nothoaspis*, *Ornithodoros* і *Otobius*. *Argasidae* дуже поширені в Південній Азії разом з 96 іншими видами кліщів, що робить Південну Азію регіоном з найбільшим біорізноманіттям кліщів у всьому світі. М'які кліщі стійкі до висихання і можуть жити кілька років у посушливих умовах. М'які іксодові кліщі не мають твердого щитка, наявного у твердих кліщів (*Ixodidae*). Гнатосома (або *capitulum*, структура, що несе ротовий апарат) розташована на нижній стороні тіла тварини і її не видно зверху, тоді як у *Ixodidae* гнатосома виступає вперед від тіла. Бічні краї тіла закруглені.



Рис. 381. *Argas persicus* (Oken, 1818) з родини *Argasidae*.

Аргазиди характерні для країн з теплим посушливим кліматом. Крім тропіків зустрічаються в Центральній Азії та в Закавказзі. Кліщі роду *Ornithodoros* заражають людину спірохетами кліщового зворотнього тифу (рекуренса). У сухих пустельних краях, де поширені аргазиди, вони живуть в різних закритих сховищах з прийнятним мікрокліматом: у гротах, тріщинах скель, норах різних тварин, гніздах птахів. Поселяються в житлі людини, переважно в глинобитних будинках – як житлових, так і кинутих. При такому способі життя кліщі часто змушені довго очікувати жертву. Тому адаптивні риси житлового паразитизму виражені дуже чітко. Аргазиди можуть багато місяців голодувати, при появі господаря швидкого його атакують і за короткий проміжок часу можуть випивати багато крові, в сотні разів збільшуючи при цьому свою масу. Господаря аргазиди відшукують по запаху за допомогою спеціальних органів – органів Галлера, що розташовані на лапках передніх ніг. Ущільнене тіло цих кліщів одягнуте шкірястим еластичним покривом, що зібраний в чисельні візерункові складки, що розправляються при наповненні кишківника кров'ю. Щити на тілі втрачені, від них лишилися тільки невеликі диски – місця прикріплення м'язів. Ротові органи сховані під нависаючим переднім краєм тіла. Між педипальпами, що мають характер щупалець з шкірястих чохлів висуваються хеліцери з невеликими ріжучими пальпами, якими кліщ прорізає шкіру тварини

чи людини. В ранку вводиться виріст основи ротових органів – так званий гіпостом, що має ряди направлених назад зубчиків і фіксується на шкірі, коли кліщ смокче кров. Слина цих паразитів має анестезуючу дію, тому проколювання шкіри кліщем не відчувається жертвою.

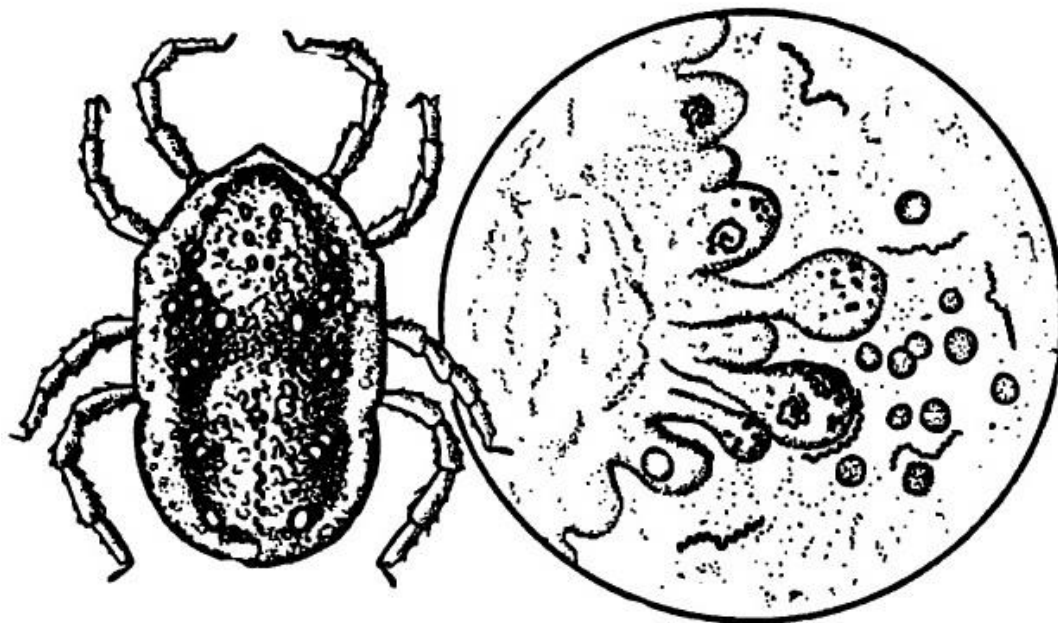


Рис. 382. Аргасовий кліщ *Ornithodoros papillites* (Birula, 1895) = *Ornithodoros tholozani* Laboulbène et Mégnin, 1882: справа – спірохети кліщового зворотнього тифу в порожнині кишківника і в клітинах кишківникового епітелію аргасового кліща.

Аргазиди нападають на тварин в час відпочинку, коли тварина стає активною – полишають її, ризикуючи бути винесеними зі сховища. У деякий видів під час смоктання крові інтенсивно функціонують коксальні залози, і зайва вода тут же видаляється у складі коксальної рідини. Аргазиди переважно неспецифічні у виборі господаря, смокчуть кров рептилій, птахів, ссавців, нападають на людину.

Тип паразитизму відображається і в характері життєвого циклу, дуже розтягнутого в аргазид. Самки і самці, схожі по морфології, спарюються в сховищі. Плодючість потенційно висока, але залежить від кількості випитої крові. Переважно, самка напившись крові відкладає кілька сотень яєць. Шестиногі личинки малі, по будові покривів та іншим ознакам наближаються до наступних фаз, іноді личинки не живляться. Німфи схожі на дорослих кліщів, мають трахеї, але ще позбавлені статевого отвору. Число німфальних линьок в аргазид вторинно збільшене і непостійне. В залежності від умов їх буває 3 – 7. Перед кожною линькою кліщ повинен насмоктатися крові. На всіх фазах кліщі здатні довго голодувати, завдяки чому при недоліку тварин-годувальниць цикл може розтягтися на кілька років. У лабораторії при максимальному голодуванні на всіх фазах часова довжина циклу, включаючи життя дорослого кліща, досягає 25 років. Цікавим є явище омовампіризму: голодні кліщі присмоктуються до кліщів, що насмокталися крові, при цьому кліщі-донори лишаються живими.

Спірохетози або кліщові зворотні тифи, що передаються аргазидами – важкі виснажливі захворювання, що поширені в теплих країнах. У Центральній Азії основний переносник спірохет – кліщ *Ornithodoros papillites* (Birula, 1895) = *Ornithodoros tholozani* Laboulbène et Mégnin, 1882. У природі кліщі заражуються спірохетами, живлячись на диких тваринах – гризунах, їжаках, шакалах та інших тваринах, при цьому спірохети розмножуються і зберігаються в організмі кліщів протягом всього їх тривалого життя і передаються від самки через яйця (трансоваріально) чисельному потомству самок. Тому в місцях, де живуть ці кліщі, зберігаються стійкі вогнища захворювань. Людина заражається через укуси кліщів під час

ночівлі в місцях, які заселені цими кліщами – в гротах, біля нір тварин та в інших місцях, в приміщеннях, що заражені аргазідами. Кліщі нападають переважно вночі. Слід від укусу дуже характерний: спочатку з'являється червона пляма, яка потім блідне посередині, і днів п'ять-шість лишається на цьому місці багряне кільце. Потім в місці уколу з'являється папула, що зберігається кілька тижнів. На Кавказі кліщовий зворотній тиф переносить інший вид – *Ornithodoros verrucosus* Olenev, Zasukhin et Fenyuk, 1934, що зустрічається в природних сховищах.

Вогнища спірохетозу в населених місцевостях у більшості випадків ліквідовані санітарними заходами. У добре освітлених і добре вентильованих будовах аргазиди не оселяються. Колись в глинобитних будовах Центральної Азії аргазиди були дуже чисельні. У Бухарі колись тюрми переповнені аргазідами, що інколи до смерті вражали нещасних в'язнів.

У теплих країна поширений персидський кліщ (*Argas persicus* (Oken, 1818)), що розмножується на домашніх птахів. Цей вид серйозно шкодить птахівництву як паразит та переносник пташиних спірохетозів.

**Родина Нутгалліеліди (Nuttalliellidae)** – монотипова родина ряду іксодових кліщів (Ixodida). Родина містить всього один рід і всього один вид – *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931. Цей вид зустрічається в південній Африці від Танзанії до Намібії та Південно-Африканської республіки. Його можна відрізнити від родин іксодид і аргасових кліщів за комбінацією ознак, включаючи положення стигм, відсутність щетинок, сильнопофрований покрив тіла і форму фенестрованих пластин. Це найбільш базальна лінія іксодових кліщів.

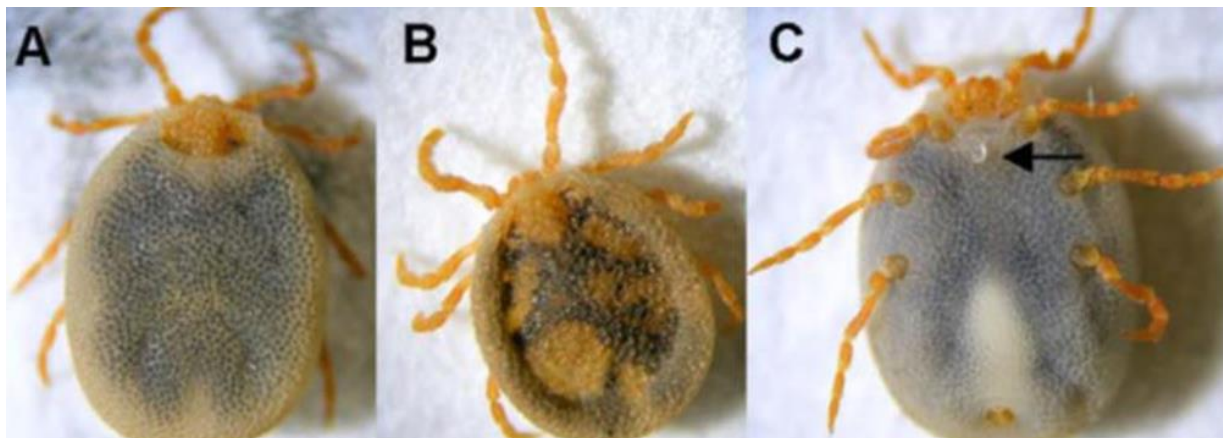


Рис. 383. *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931 з родини Nuttalliellidae.

Перший зоологічний опис цього виду здійснив арахнолог Г. А. Г. Бедфорд у 1931 році. Опис був здійснений на одній самиці, знайденій під камінням у Камієскруні, в Малому Намакваленді, доктором Р. Ф. Лоуренсом в жовтні 1930 року. Рід і родина були названі на честь бактеріолога Джорджа Наттолла, фахівця з захворювань, що передаються кліщами. Станом на 1980 рік було зібрано лише вісімнадцять екземплярів. У дослідженні 2011 року ця кількість була збільшена до 51 екземпляра. Вони були зібрані в трьох місцях у Південній Африці, включаючи два нових місця: Спрінгбок, Граафф-Райнет і Хойнінгвлейпан. *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931 спостерігали в Танзанії, Намібії та Південній Африці. Місця збору включають узбережжя (захід і південь) і внутрішні ділянки (північ). Зразки з Намібії були зібрані з музейних шкір ссавців у Кубоесі. Біоми, представлені цими локаціями: змішана деревно-чагарникова савана, Нама Кару та сукулент Кару. Вважається, що *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931 є універсалом у виборі господаря. *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931 було зібрано з гнізд ссавців, рептилій і птахів. Генетичне секвенування крові, знайдене в *Nuttalliella namaqua* Bedford, 1931, показує широке розмаїття ящірок-господарів.



**Родина † Дейнокротоніди (Deinocrotonidae)** – вимерла родина іксодових кліщів. У цій родині вомо тільки один рід – Дейнокротон (*Deinocroton*), що включає два відомих види, що були знайдені в бірманському бурштині - датуються найдавнішою частиною сеноманського періоду пізньої крейди, приблизно 99 мільйонів років тому. Серед найстаріших відомих кліщів він відрізняється від двох основних родин кліщів, Ixodidae (тверді) і Argasidae (м'які), а також *Nuttalliella*, і був поміщений до монотипної родини *Deinocrotonidae*.

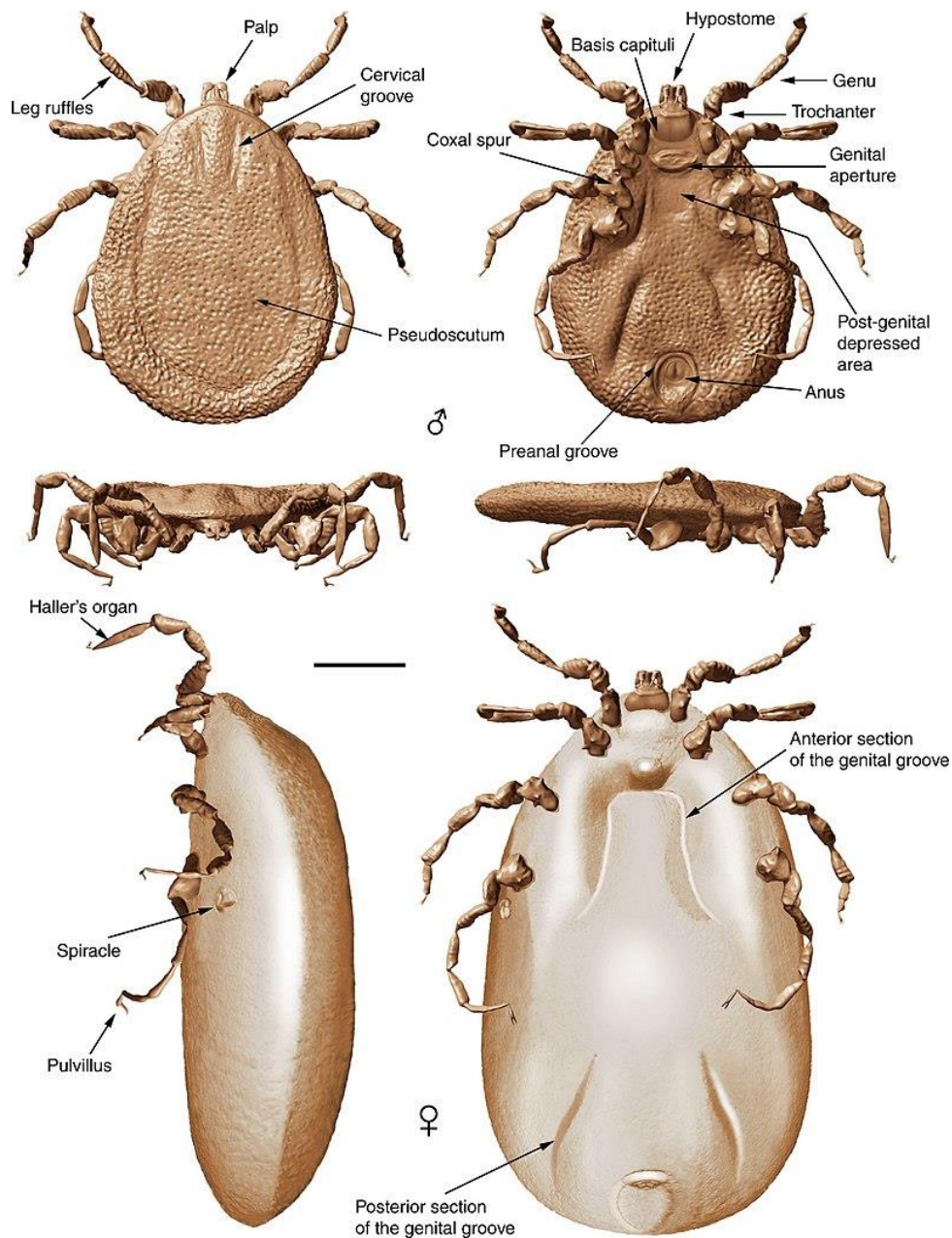


Рис. 384. Реконструкція *Deinocroton draculi* Peñalver, Arillo, Anderson et Pérez-de la Fuente, 2017 з родини *Deinocrotonidae*.

Назва роду *Deinocroton* складається з двох давньогрецьких слів: «*deinos*» - «жахливий», і «*krotón*» - «кліщ». Назва виду *draculi* відноситься до графа-вампіра Дракули з епістолярного роману «Дракула» британського письменника Брема Стокера. Дейнокротони відрізняється від інших кліщів набором ознак, що стосуються будови їх покриву, морфології пальп і форми преанальної борозенки. Поверхня тіла густо порізана глибокими ямками, очі відсутні. Поверхня тіла із сильними ямками та велике збільшення об'єму (8,5 разів) наповнених самок свідчить про те, що харчова поведінка була найбільш схожою на живих м'яких іксодових



кліщів і кліщів роду *Nuttalliella*, із швидким часом смоктання крові (від хвилин до годин) і кількома гонотрофними циклами. На основі асоціації відомих екземплярів із пір'ям у бурштині вважаються ці кліщі були паразитами динозаврів, що мали пір'я. Виявлені зразки цих кліщів пов'язані з жуками-шкіроїдами, що свідчить про те, що ці кліщі жили в гніздах. Початковий документ опису припускав сестринські стосунки з *Nuttalliella*, засновані на кількох очевидно спільних рисах, хоча кладистичний аналіз досі відсутній.

### Ряд Голотриди (*Holothyrida*)

Ряд *Holothyrida* — невеликий ряд кліщів надряду *Parasitiformes*. Скам'янілості невідомі. З довжиною тіла понад 2 мм вони є відносно великими кліщами з сильно склеротизованим тілом. Він поділяється на три родини: *Allothyridae*, *Holothyridae* та *Neothyridae*. В експериментальному дослідженні 1998 року було виявлено, що представники родини *Allothyridae* ігнорують живих тварин, але охоче харчуються рідинами тіла мертвих членистоногих, тобто вони є некрофагами. Кліщі цього ряду поширені в основному на території колишньої Гондвани. Вони є сестринською групою *Ixodida*. Ряд включає 3 родини, 11 родів і 28 видів.



Рис. 385. *Sternothyrus braueri* (Thon, 1905) з родини *Holothyridae*.

**Родина *Allothyridae*** включає 2 роди:

Рід *Allothyrus* – 2 види, Австралія, Нова Зеландія

Рід *Australothyrus* – 1 вид, Австралія

**Родина *Holothyridae*** включає 6 родів:

Рід *Sternothyrus* – 1 вид, Сейшельські острови

Рід *Lindothyrus* – 2 види, острів Лор-Гау, Нова Каледонія

Рід *Indothyrus* – 1 вид, Цейлон

Рід *Harlothyrus* – 2 види, Нова Каледонія

Рід *Holothyrus* – 2 види, Маврикій

Рід *Hammenius* – 12 видів, Нова Гвінея

**Родина Neothyridae** включає 3 роди:

Рід *Diplothyurus* – 3 види, Гвіана, Бразилія

Рід *Neothyurus* – 1 вид, Перу

Рід *Caribothyurus* – 1 вид, Домініканська республіка

### **Ряд Кліщі-косарики (Opilioacarida)**

Кліщі-косарики або опіліокарини – невеликий ряд арахнід надряду Parasitiformes, що мають ознаки паразитичний кліщів, трохи нагадують морфологічно косариків. Дуже своєрідні. Це дрібні форми розміром до 2,5 мм з довгасто-овальним тулубом і довгими ногами. Покрови шкірясті, з боронами. Два задніх сегменти головогрудей і 8 сегментів черевця розділені спинними боронами.



Рис. 386. *Opilioacarus baeticus* Moraza, 2022 з родини Opilioacaridae.

Є подвійні бокові очі. Дихання трахейне, 4 пари маленьких стигм відкриваються на спинній стороні 4 передніх сегментах черевця. Хеліцери короткі, клешньовидні. Жувальні відростки тазиків педипальп з додатками складної форми, ротовий отвір обмежений з боків ребристими лопатями, що називаються теркою. Статевий отвір розташований між тазиками ніг третьої пари, самки мають яйцеклад. З яйця вилуплюється шестинога личинка, що перетворюється у восьминогу німфу. Живляться дрібними членистоногими. Відома тільки одна родина – Opilioacaridae, що складається з 13 родів. Кліщі цієї родини є рідкісними, великими (від 1,5 до

2,5 мм) кліщами, вважаються примітивними, оскільки вони зберігають шість пар очей і черевну сегментацію. Історично їх вважали окремо від інших кліщів, що належать до надрядів Acariformes і Parasitiformes, але зараз, вважаються підгрупою Parasitiformes на основі молекулярної філогенетики. Першим представником Opilioacarida, що був відкритий, був алжирський вид *Opilioacarus segmentatus* With, 1902, який був описаний арахнологом Карлом Йоганнесом Зітом у 1902 році, а потім був описаний сицилійський вид *Eucarus italicus* With, 1904 та *Eucarus arabicus* With, 1904 з Адена, Йемен обидва види описані в 1904 році. Відомо два викопні види, один з яких був виявлений у балтійському бурштині з еоцену, а інший був виявлений у бірманському бурштині з пізньої крейди (сеноман) віком приблизно 99 мільйонів років, попередньо віднесений до живого роду *Opilioacarus*. Кліщі цього ряду живуть у напівзасушливих тропічних і субтропічних біотопах на підстилці, під скелями та в печерах. Відомо, що їх раціон включає мертвих членистоногих, спори грибів і пилки. Відомо 13 наступних родів:

Adenacarus  
Amazonacarus  
Brasilacarus  
Caribeacarus  
Indiacarus

Neocarus  
Opilioacarus  
Panchaetes  
Paracarus  
Phalangiacarus

Salfacarus  
Siamacarus  
Vanderhammenacarus

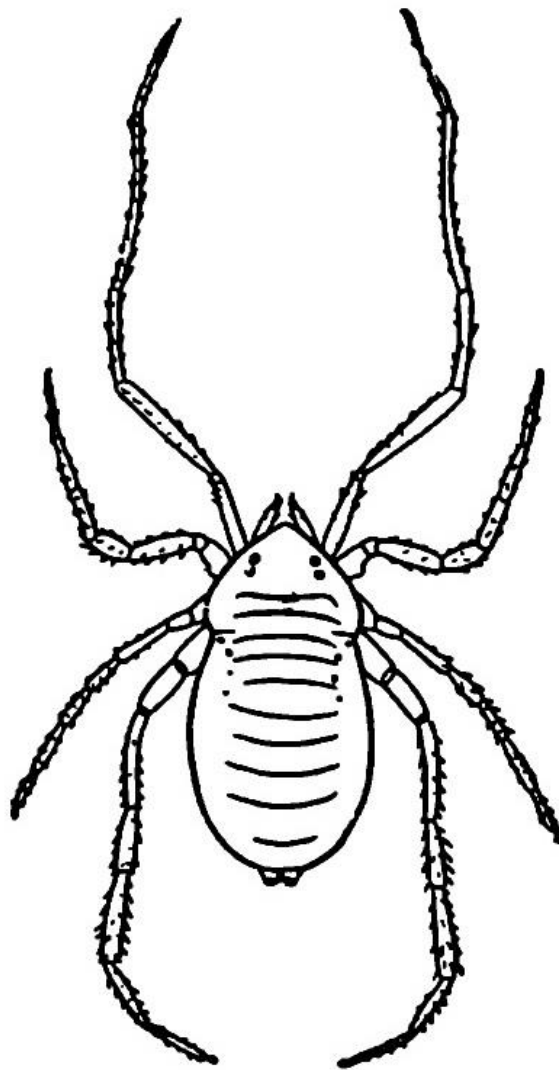


Рис. 387. *Opilioacarus segmentatus* With, 1902 з родини Opilioacaridae.

## Ряд Мезостигмати (Mesostigmata)

Ряд Mesostigmata — ряд кліщів, що належать до надряду Parasitiformes. Вони є найбільшою групою Parasitiformes, що налічує понад 8000 видів у більше ніж 900 родах і 130 родин. Mesostigmata включає паразитичні, а також вільноживучі та хижі форми. Їх можна розпізнати по одній парі дихалець, розташованих збоку на тілі. Родина з найбільшою кількістю описаних видів - Phytoseiidae. Інші родини, які слід відзначити, це Diplogyniidae, Macrochelidae, Pachylaelapidae, Uropodidae та Veigaiidae. Серед найвідоміших видів — *Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000, економічно важливий паразит медоносних бджіл, а також червоний кліщ (*Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778)), паразит домашньої птиці, найчастіше курей.

Мезостигмати — це кліщі довжиною від 0,12–4 мм. Вони мають пару стигматальних отворів над ніжками III – IV, зазвичай пов'язаних з перітрематальним жолобком. Гнатосома має склеротизоване кільце навколо основ хеліцер (basis capitulum). Щупики мають 5 (рідше 4) вільних сегментів і зазвичай субдистальний апотел пальпи. Хеліцери 3-членикові. Субкапітулум зазвичай має серединну борозенку з поперечними рядами з 1-багатьох зубців. Зазвичай присутні роздвоєні або перетинчасті роговидні вирости. За винятком деяких паразитичних видів, присутній джгутиковий тритостернум. Кокси ніг вільно з'єднуються з тулубом. Міжкоксальна область має елементи стерального та статевого щитка. Дорослі особини мають статевий отвір і хеліцери, модифіковані для перенесення сперми (у самців), або спермотеку (у самок).

Наведений вище опис стосується дорослих кліщів. Личинки мають шість ніг замість восьми, якими володіють пізніші стадії, є види, які живляться на стадії личинки, є види які не живляться на стадії личинки. Є дві стадії німфи (протонімфа, дейтонімфа), які зазвичай мають злегка склеротизовані дорсальні, міжкоксальні та вентральні пластинки.

Багато Mesostigmata є вільноживучими хижаками безхребетних, які живуть у ґрунті та лісовій підстилці, на поверхні ґрунту або на рослинах. Є також деякі види, які живуть у прісній воді. Інші Mesostigmata є паразитами хребетних або членистоногих, харчуються пилком і нектаром у квітах, харчуються грибами або сапрофагами, які живуть мертвою або гниючою органічною речовиною.

Mesostigmata, що живуть у ґрунті, не такі численні, як орибатиди або простигматиди, які також зустрічаються в цьому середовищі існування, але вони все ще всюди суцільні в ґрунті та можуть бути важливими хижаками. Більші види, переважно, є хижаками дрібних членистоногих або яєць членистоногих, тоді як менші види полюють на нематод. Розмір цих мезостигматанів зменшується з глибиною ґрунту: рослинний опад і гумус містять великі види, такі як *Veigaia* (Veigaiidae), на межі перегною з ґрунтом є дрібніші види, такі як *Dendrolaelaps* (Digamasellidae), а в мінеральному ґрунті є крихітні *Rhodacarellus* (Rhodacaridae).

Кілька видів відомі з прісноводних середовищ існування, таких як вологий ґрунт, прибережна рослинність і каналізаційні фільтри. Здається, вони пересуваються повзаючи, оскільки відомо, що жоден вид не плаває. Відомо, що деякі види полюють на яйця комарів, а один вид вирощували на дієті з нематодами.

Паразитичні Mesostigmata в основному належать до надродини Dermanyssoidea. До них відносяться паразити безхребетних (наприклад, Varroidae) і хребетних (інші родини), а також як ектопаразити (зовнішні), так і ендopаразити (внутрішні).

Форезія, тимчасове прикріплення меншої тварини до більшої для подорожі, поширена в Mesostigmata. Наприклад, прісноводні види є форетичними для мух сімейств Tipulidae, Ceratopogonidae та Culicidae.

*Varroa destructor* Anderson et Trueman, 2000 (з родини Varroidae) є основним шкідником медоносних бджіл. Він шкодить бджолам як безпосередньо, харчуючись жировою тканиною тіла бджіл, так і опосередковано, переносячи віруси.

Подібним чином червоний кліщ (*Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778)) живиться кров'ю птахів, у тому числі домашньої птиці (курей, індиків, качок) і диких птахів. Це знижує здоров'я тварин, добробут і продуктивність.



У сільському господарстві мезостигмати, що живуть у ґрунті, є важливими хижаками нематод, веснянок і личинок комах, тоді як мезостигмати, що живуть у рослинах, контролюють таких шкідників, як павутинний кліщ.

Найдавнішою відомою викопною знахідкою кліщів цього ряду є невизначена дейтонімфа з родини Sejidae з середини крейдяного періоду (альбійсько-сеноманського ярусу) з бірманського бурштину.

Сучасна класифікація ряду Мезостигмати наступна:

Підряд Monogynaspida

Інфраряд Гамазоїдні кліщі (Gamasina)

Надродина Arctacaroidae

Родина Arctacaridae (2 роди, 6 видів)

Надродина Ascoidea

Родина Ameroseiidae (10 родів, 148 видів)

Родина Ascidae (17 родів, 338 видів)

Родина Melicharidae (12 родів, 201 видів)

Надродина Dermanyssoidae

Родина Dasyonyssidae (2 роди, 2 види)

Родина Dermanyssidae (2 роди, 26 видів)

Родина Entonyssidae (9 родів, 27 видів)

Родина Haemogamasidae (5 родів, 78 видів)

Родина Halarachnidae (7 родів, 43 видів)

Родина Hystrihonyssidae (1 рід, 1 вид)

Родина Iphiopsididae (14 родів, 68 видів)

Родина Ixodorhynchidae (6 родів, 43 видів)

Родина Laelapidae (90 родів, 1316 видів)

Родина Larvamimidae (6 родів, 43 видів)

Родина Macronyssidae (34 роди, 233 видів)

Родина Manitherionyssidae (1 рід, 1 вид)

Родина Omentolaelapidae (1 рід, 1 рід)

Родина Rhinonyssidae (8 родів, 510 видів)

Родина Spelaorhynchidae (1 родів, 7 видів)

Родина Spinturnicidae (12 родів, 101 вид)

Родина Varroidae (2 роди, 6 видів)

Надродина Eviphidoidea

Родина Eviphididae (19 родів, 108 видів)

Родина Leptolaelapidae (12 родів, 48 видів)

Родина Macrochelidae (20 родів, 470 видів)

Родина Pachylaelapidae (26 родів, 199 видів)

Родина Parholaspididae (12 родів, 96 видів)

Надродина Phytoseioidea

Родина Blattisociidae (11 родів, 369 видів)

Родина Otopheidomenidae (10 родів, 28 видів)

Родина Phytoseiidae (90 родів, 2300 видів)

Родина Podocinidae (2 роди, 25 видів)

Надродина Rhodacaroidea

Родина Digamasellidae (13 родів, 261 видів)

Родина Halolaelapidae (4 роди, 80 видів)

Родина Laelaptonyssidae (1 рід, 6 видів)

Родина Ologamasidae (45 родів, 452 видів)

Родина Rhodacaridae (15 родів, 148 видів)

Родина Teranyssidae (1 рід, 1 вид)

Надродина Veigaioidae

- Родина Veigaiidae (4 роди, 95 видів)
- Надродина Epicrioidea
  - Родина Epicriidae (4 роди, 48 видів)
- Надродина Heatherelloidea
  - Родина Heatherellidae (1 рід, 2 вид)
- Надродина Zerconoidea
  - Родина Coprozerconidae (1 рід, 1 вид)
  - Родина Zerconidae (36 родів, 390 видів)
- Надродина Parasitoidea
  - Родина Parasitidae (35 родів, 426 видів)
- Інфраряд Uropodina
  - Родина Dithinozerconidae
  - Надродина Diarthrophalloidea
    - Родина Diarthrophallidae (22 родів, 63 види)
  - Надродина Microgynioidea
    - Родина Microgyniidae (2 genera, 4 species)
    - Родина Nothogynidae (1 genus, 2 species)
  - Надродина Thinozerconoidea
    - Родина Protodinychidae (1 рід, 3 види)
    - Родина Thinozerconidae (1 рід, 1 вид)
  - Надродина Uropodoidea
    - Родина Baloghjkaszabiidae (1 рід, 3 види)
    - Родина Brasiluropodidae (2 роди, 18 видів)
    - Родина Cillibidae (2 роди, 19 видів)
    - Родина Clausiadinychidae (1 рід, 4 види)
    - Родина Cyllibulidae (1 рід, 32 види)
    - Родина Deraiophoridae (1 рід, 36 видів)
    - Родина Dinychidae (1 рід, 34 видів)
    - Родина Discourellidae (1 рід, 76 видів)
    - Родина Eutrachytidae (1 рід, 36 видів)
    - Родина Hutufeideriidae (1 рід, 9 видів)
    - Родина Kaszabjbaloghiidae (1 рід, 6 видів)
    - Родина Macrodinychidae (4 рід, 22 видів)
    - Родина Metagynuridae (2 роди, 17 видів)
    - Родина Nenteriidae (2 роди, 128 видів)
    - Родина Oplitidae (8 родів, 163 види)
    - Родина Phymatodiscidae (1 рід, 10 видів)
    - Родина Polyaspididae (1 рід, 16 видів)
    - Родина Prodinychidae (3 роди, 16 видів)
    - Родина Rotundabaloghiidae (4 роди, 165 видів)
    - Родина Tetrasejaspidae (1 рід, 15 видів)
    - Родина Trachytidae (7 родів, 108 видів)
    - Родина Trachyuropodidae (17 родів, 99 видів)
    - Родина Trematuridae (13 родів, 401 видів)
    - Родина Trichocyllibidae (5 родів, 57 видів)
    - Родина Trichouropodellidae (1 рід, 11 видів)
    - Родина Trigonuropodidae (1 рід, 87 видів)
    - Родина Uroactiniidae (3 роди, 67 видів)
    - Родина Urodiaspididae (3 роди, 26 видів)
    - Родина Urodinychidae (13 родів, 267 видів)
    - Родина Uropodidae (9 родів, 261 видів)

## Підряд Sejida

### Надродина Heterozerconoidea

Родина Discozerconidae (2 роди, 3 видів)

Родина Heterozerconidae (7 родів, 13 видів)

### Надродина Sejoidea

Родина Ichthyostomatogasteridae (3 роди, 10 видів)

Родина Sejidae (5 родів, 46 видів)

Родина Uropodellidae (1 рід, 6 видів)

## Підряд Trigynaspida

### Інфраряд Antennophorina

#### Надродина Aenigtequoidea

Родина Aenigtequidae (1 рід, 1 вид)

Родина Euphysalozzerconidae (1 рід, 1 вид)

Родина Messoracaridae (2 роди, 3 види)

Родина Ptochacaridae (1 рід, 3 види)

#### Надродина Antennophoroidea

Родина Antennophoridae (6 родів, 19 видів)

#### Надродина Celaenopsoidea

Родина Celaenopsidae (7 родів, 14 видів)

Родина Costacaridae (1 рід, 1 вид)

Родина Diplogyniidae (42 родів, 85 видів)

Родина Euzerconidae (12 родів, 24 видів)

Родина Megacelaenopsidae (2 роди, 2 види)

Родина Neotenogyniidae (1 рід, 1 вид)

Родина Schizogyniidae (6 родів, 10 видів)

Родина Triplogyniidae (2 роди, 11 видів)

#### Надродина Fedrizzioidea

Родина Fedrizzidae (3 роди, 34 види)

Родина Klinckowstroemiidae (4 роди, 36 видів)

#### Надродина Megisthanoidea

Родина Hoplomegistidae (1 рід, 7 видів)

Родина Megisthanidae (1 рід, 30 видів)

#### Надродина Paramegistoidea

Родина Paramegistidae (5 родів, 30 видів)

#### Надродина Parantennuloidea

Родина Parantennulidae (3 роди, 5 видів)

Родина Philodanidae (2 роди, 2 види)

Родина Promegistidae (1 рід, 1 вид)

### Інфраряд Cercomegistina

#### Надродина Cercomegistoidea

Родина Asternoseiidae (2 роди, 3 види)

Родина Cercomegistidae (5 родів, 13 видів)

Родина Davacaridae (2 роди, 4 види)

Родина Pyrosejidae (2 роди, 3 види)

Родина Saltiseiidae (1 рід, 1 вид)

Родина Seiodidae (1 рід, 1 вид)

**Інфраряд Гамазоїдні кліщі (Gamasina)** представлений вільноживучими і паразитичними формами і складають більшу частину ряду і великим числом родин. Непаразитичні гамазиди хижакі або багатоїдні форми, населяють ґрунт, лісову підстилку, скупчення різних рослинних залишків. Багато видів живуть в гніздах суспільних комах, птахів і ссавців. Серед цієї групи кліщів поширений паразитизм на наземних хребетних, спостерігаються всі стадії переходу від

гніздового співмешкання і хижацтва до живлення кров'ю тварин і різних способів паразитизму: підстерігаючі гніздові і відкритоживучі паразити, паразити, що постійно живуть на тілі господаря, у дихальних шляхах та ін.

Серед непаразитичних гамазид поширене пасивне розселення (форезія) на комах та інших тваринах, що особливо характерне для видів, що розмножуються в короткочасноіснуючих, ефемерних субстратах – на екскрементах, мертвих тваринах та ін.

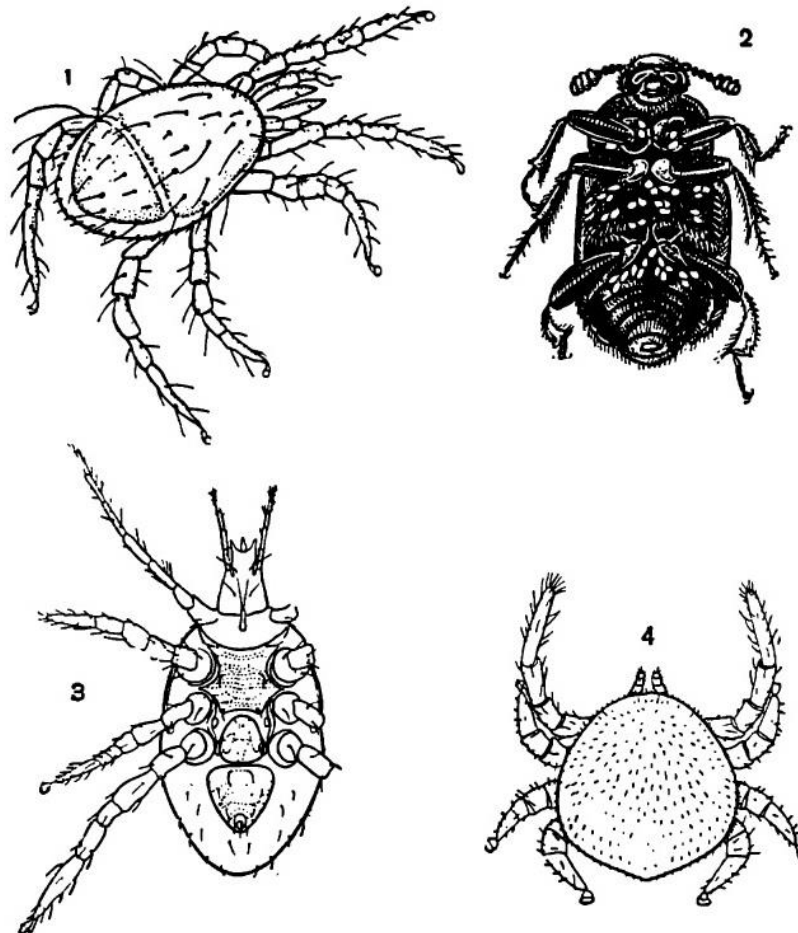


Рис. 388. Гамазоїдні кліщі: 1 – розселювальна дейтонімфа трупного кліща (*Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930); 2 – дейтонімфи трупного кліща на жуці могильнику; 3 – Розселювальна самка кліща *Macrocheles coprophila* Womersley, 1942 = *Macrocheles robustulus* (Berlese, 1904) з черевної сторони; 4 – мірмекофільний кліщ з роду *Antennophorus*.

Розселяються частіше дорослі самки, але іноді дейтонімфи. Прикладом кліщів, у яких розселяються дорослі самки є кліщі родини **Macrochelidae**, багато видів родини **Parasitidae** та інші. Це відносно великі (до 2,5 мм), швидко бігаючі кліщі, що розмножуються в рослинних залишках, що розкладаються, живляться дрібними безхребетними – нематодами, іншими кліщами, яйцями та личинками мух, мікробіотою. Цикл розвитку нетривалий, до двох тижнів. Личинки і німфи вологолюбні, живуть в товщі субстрату. На поверхню виходять самки, що розселяються, захищені щільними щитками. Вони чіпляються до комах, які відвідають нові субстрати, де живуть кліщі (рослинні залишки, екскременти тварин чи мертві тварини). Самки, що розселяються реагують на найменший струс. Достатньо ледь постукати на сухій кінці субстрату, що населений кліщами, як вони вибігають з усіх щілин, сприймаючи коливання як приліт транспортеру. Є види, що розселяються на жуках – гнойовиках, жуках-могильниках, стафілінах, на синантропних мухах. Мухи заносять кліщів в житло людини, на продукти



харчування. На мухах роду *Calliphora* буває по два-три десятки кліщів-макрохелід, і весь цей десант скидається при відвідування мухою продуктів харчування.

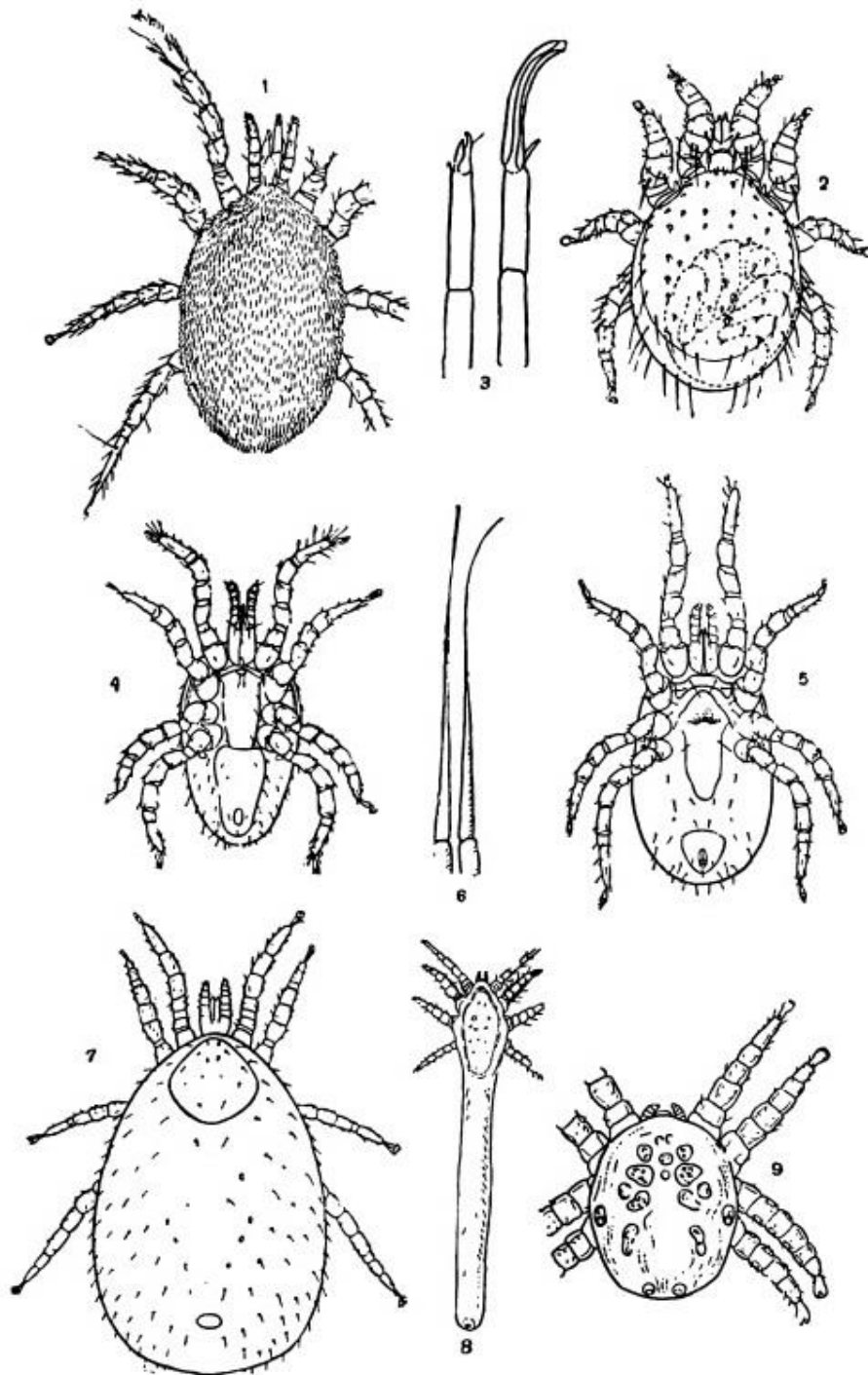


Рис. 389. Гамазоїдні кліщі: 1 – паразит гризунів *Haemogamasus nidi* A. D. Michael, 1892; 2 – паразит полівки звичайної *Laelaps arvalis* (Zakhvatkin, 1948), самка із зародком; 3 - *Laelaps arvalis* (Zakhvatkin, 1948), хеліцери самки і хеліцера самця зі сперматодактилем; 4 – курячий кліщ (*Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778)), самець з черевної сторони; 5 – *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778), самка; 6 – *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778), хеліцери самки; 7 – зміїний кліщ (*Ophionyssus natricis* (Gervais, 1844)); 8 – кліщ *Halarachne rosmari* Oudemans, 1916, що паразитує в дихальних шляхах ластоногих; 9 – кліщ *Larinyssus orbicularis* Strandtmann, 1948, що паразитує в носовій порожнині чайок.

Трупний кліщ (*Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930) розселяється в фазі дейтонімфи. Цей кліщ живе на мертвих тваринах, дейтонімфи тримаються на поверхні і переносяться на нові трупи тварин жуками-могильниками з роду *Necrophorus*. Дорослі кліщі, як і личинки та протонімфи, живуть приховано живляться тканинами мертвої тварини або членистоногими-некрофагами.

Серед гамазид поширений партеногенез, що має адаптивний характер, особливо при наявності такого способу розселення: достатньо потрапити на субстрат одній самці, як вона без допомоги самців продукує початок нової колонії кліщів. У різних видів партеногенез виражений по-різному. В одних випадках самці є завжди, в інших випадках самці з'являються періодично, іноді взагалі відсутні. Один вид кліщів родини **Aceosejidae** 25 років жив в умовах лабораторії і розмножувався при цьому без самців.

Гамазиди складають значну частину населення гнізд суспільних комах, птахів, ссавців. Взаємовідносини з господарями гнізд різноманітні – хижацтво, форезія, нахлібництво, коменсалізм, нідіколізм, паразитизм. Мірмекофільні види родини **Antennophoridae** з довгими передніми ногами, що схожі на вусики, тримаються на нижній стороні голови мурах, підхоплюючи часточки чи краплі їжі зі щупиків та щелеп мурах.

Великої шкоди завдає бджільництву кліщ варроа (*Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904), що викликає в бджіл згубне захворювання – варроатоз. Батьківщина кліщів варроа – Південно-Східна Азія. Там ці кліщі вражають диких індійських бджіл *Apis dorsata* (Fabricius, 1793). Паразит вразив домашню бджолу (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) і поширився по світу, викликав катастрофічні наслідки в бджільництві. Варроа – надзвичайно небезпечний паразит, що вбиває сім'ю бджіл третього року після зараження. Кліщі висмоктують гемолімфу дорослих бджіл, личинок, лялечок, в результаті чого з комірок виходять неповноцінні бджоли, що не здатні нормально збирати мед, годувати личинок і перезимувати. Життєвий цикл паразиту дуже своєрідний. На бджолах і трутнях тримаються тільки самки кліщів, розмноження відбувається в запечатаних комірках на личинках, куди запліднені самки потрапляють з бджіл-годувальниць перед запечатанням комірок. Під час відкриття враженої комірки на лялечці або на молодій бджолі можна знайти самку варроа, що відкладає яйця, німф, самців і білі краплі екскрементів. На молодій бджолі виходять запліднені дочірні самки варроа, що заражають нові комірочки. У зимуючому клубі бджіл, коли немає розплоду, на бджолах є тільки самки варроа. Заходи по боротьбі з варроатозом направлені проти самок кліщів, що знаходяться на бджолах, бо в комірках кліщі малодоступні. Застосовуються різні акароциди, фуміганти. Важливе значення мають такі заходи як поділ сімей (безрозплідні відводки), масовані підкормки, переривання розплоду під час підготовки бджіл до зимівлі та інші заходи. Але варроатоз досі являється важкою проблемою бджільництва – здолати цю проблему досі не вдалося.

Через гніздове квартиранство (нідіколізм) багато гамазоїдних кліщів перешло до паразитизму на дрібних ссавцях та птахів. Як виникли паразити-гематофаги дозволяє зрозуміти аналіз родин **Laelaptidae** та **Haemogamasidae**. У **Laelaptidae** разом з вільноживучими формами є гніздові співмешканці, що перебувають на різних стадіях переходу до гематофагії. Так, види роду *Nyroaspis*, хижі або багатоїдні, охоче живляться кров'ю, що витікає з ран. Види родів *Eulaelaps* та *Haemolaelaps* – факультативні гематофаги, можуть розмножуватись лише при змішаному живленні дрібними членистоногими, мікробіотою, кров'ю теплокровних, при цьому потреба в крові в різних видів різна. Одні ще не здатні пошкоджувати шкіру дорослих тварин, але раниють шкіру дитинчат, наприклад ще сліпих малих гризунів, інші прогризають шкіру дорослих і смокчуть кров, що витікає. Хеліцери у більшості видів цих кліщів кліщовидні і ще мало відрізняються від хеліцер хижаків, але в родині **Haemogamasidae** вже є види, наприклад паразит гризунів *Haemogamasus liponyssoides* Ewing, 1925, в яких хеліцери перетворені в стилети і які живляться тільки кров'ю – обов'язкові (облігатні) гематофаги.

Більшість факультативних гематофагів живуть і розмножуються в гніздах, лише на деякий час заповзаючи на господаря, щоб напитися крові. Цикл розвитку цих форм мало змінений в порівнянні з таким непаразитичних гамазид. Головна відмінність в тому, що

личинка тут короткочасна, не живиться, існує за рахунок дейтоплазми в кишківнику, а іноді не живиться і протонімфа (родина Haemogamasidae).



Рис. 390. *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 з родини Varroidae ряду Mesostigmata.

При цьому переважно відкладаються яйця, але інколи самка народжує личинок. Деякі факультативні гематофаги переходять до життя на шерсті гризунів. Такими є кліщі роду *Laelaps*. У цьому випадку виробляються пристосування проти механічної дії господаря – зчесування і роздавлювання. Дорослі кліщі захищені щільними щитками, ноги товсті, з міцними кігтиками, на тілі великі щетинки, що втримують паразита на шерсті. Характерно для цих кліщів живонародження, найбільш вразливі молоді фази – личинка, а іноді протонімфа, – розвиваються в тілі самки під захистом її покривів. Життя на тілі господаря – постійний ектопаразитизм – призводить до спеціалізації видів паразитів по відношенню до господарів. Так вид *Laelaps muris* (Ljungh, 1799) живе на водяній полівці, вид *Laelaps algericus* Hirst, 1925 – на домашній миші, вид *Laelaps echidninus* Berlese, 1887 – на щурах, вид *Laelaps jettmari* Vitzhum, 1930 – на хом'ячках.

Серед обов'язкових гематофагів центральне місце займає родина Dermanyssidae. Кліщі цієї родини паразитують на рептиліях, птахів, ссавців і по типу паразитизму являють собою три напрямки спеціалізації: гніздово-ніркові паразити, позасховищні форми і постійні ектопаразити. Тип паразитування проявляється в будові і біології цих кліщів.

Прикладом гніздових дерманиссид служать пташині кліщі роду *Dermanyssus*. Найбільш вивчений курячий кліщ *Dermanyssus gallinae* (De Geer, 1778)). Цей вид живе в курниках, в гніздах голубів, в клітках птахів, в гніздах диких птахів. Голодна самка довжиною 0,7 мм, сіро-жовта, дуже рухома. Під час смоктання крові тулуб кліща роздувається, кров, що просвічується через шкіру кліща надає кліщу яскраво-червоний колір, що поступово темніє. Щитки на тілі невеликі, кутикула еластична, розтягується, коли кишківник наповнюється кров'ю. Хеліцери перетворені в довгі стилети з бороною, що складаються в трубочку і служать для проколювання шкіри.

Кліщі нападають на птахів переважно вночі, вдень ховаються в щілинах гнізд, в сухому посліді. Спарюються голодні кліщі. Потім самка, насмоктавшись крові, ховається в щілинах,

по ходу перетравлення крові, через добу-дві починає відкладати яйця, число яких залежить від кількості поглинутої крові. З яєць виходять білуваті личинки, що не живляться, що линяючи перетворюються в протонімф. Протонімфи смочуть кров і перетворюються в дейтонімф, які знову нападають на птахів, живляться і перетворюються у дорослих кліщів. Цикл розвитку при +25°C складає півтора тижні.

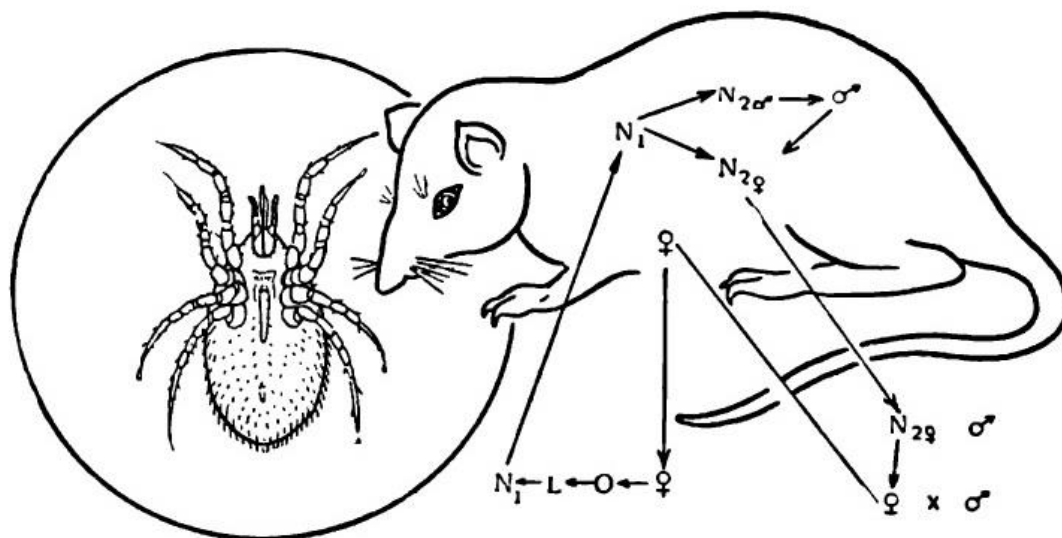


Рис. 391. Щурячий кліщ (*Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913)) та його життєвий цикл: О – яйце; L – личинка; N<sub>1</sub> – протонімфа; N<sub>2</sub> – дейтонімфа.

Курячий кліщ, розмножуючись в місцях розведення курей у неймовірних кількостях, особливо влітку, сильно шкодить птахівництву. Птахи стають неспокійні, погано ростуть, часто гинуть. У сильно заражених курниках під покриттям стін можна знайти суцільну масу кліщів, що рухаються. Тут є кліщі усіх стадій розвитку. Кліщі можуть довго голодувати, очікуючи на жертву в шпарках, інколи навіть нападаючи на людей. Взимку кліщі можуть впадати в анабіоз і витримувати замерзання, а при поверненні тепла знову повертаються до активного життя.

У гніздах диких птахів зустрічається пташиний кліщ (*Dermanyssus hirundinis* (Hermann, 1804)), що масово розмножуються в період гніздування в гніздах закритого типу, особливо в штучних гніздах – шпаківнях та синичниках. Після вильоту пташенят кліщі лишаються в гніздах і живуть не живлячись багато місяців. Зимують голодні протонімфи, що нападають весною на птахів, що повертаються до гнізд. Деякі види цього роду переходять до життя в пір'ї птахів, наприклад горобцевий кліщ (*Dermanyssus passerinus* Berlese et Trouessart, 1889) літом зустрічаються в гніздах, а взимку розмножуються на тілі горобців.

Гніздових паразитів роду *Dermanyssus* нагадує по біології мишачий кліщ (*Allodermanyssus sanguineus* (Hirst, 1914) = *Liponyssoides sanguineus* (Hirst, 1914)), паразит домашньої миші, що поширений в теплих країнах, розмножується в житлі людини і може нападати на людини.

Приклади позасховищних паразитів служать деякі дерманіссиди рептилій і щурячий кліщ (*Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913)). Це тропічний по своєму походженню кліщ, що розселився разом з сірим щуром по всьому світу. Щурячий кліщ теплолюбивий і в помірних широтах поводить себе як синантроп. Оселяється в житлових і господарських приміщеннях і тримається в теплих місцях – біля приладів опалення. Пантрування господаря поза гніздом сильно знижує ймовірність зустрічі з ним, у зв'язку з цим в цих паразитів виникла низка адаптацій. Цикл розвитку такий, що для його завершення кліщу достатньо двічі напасти на господаря. Самка, що насмокталася крові, відкладає яйця десь в прихованому місці. Личинки



не живляться і перетворюються в протонімф, що нападають на щурів, смокчуть кров і перетворюються в дейтонімф. Дейтонімфи, як і личинки, не живляться, линяють, стають дорослими кліщами. При цьому протонімфи жіночої статі (майбутні самки), потрапивши на господаря, смокчуть кров двічі і полишають господаря, а протонімфи чоловічої статі (майбутні самці) смокчуть кров тільки один раз і лишаються на шерсті щура геть аж до перетворення в самців. Самці шукають серед шерсті тварини насичених кров'ю господаря дейтонімф жіночої статі, чіпляються до них (буквально) і сидять до них до того часу, доки дейтонімфа не перетвориться в самку, після цього відбувається запліднення.

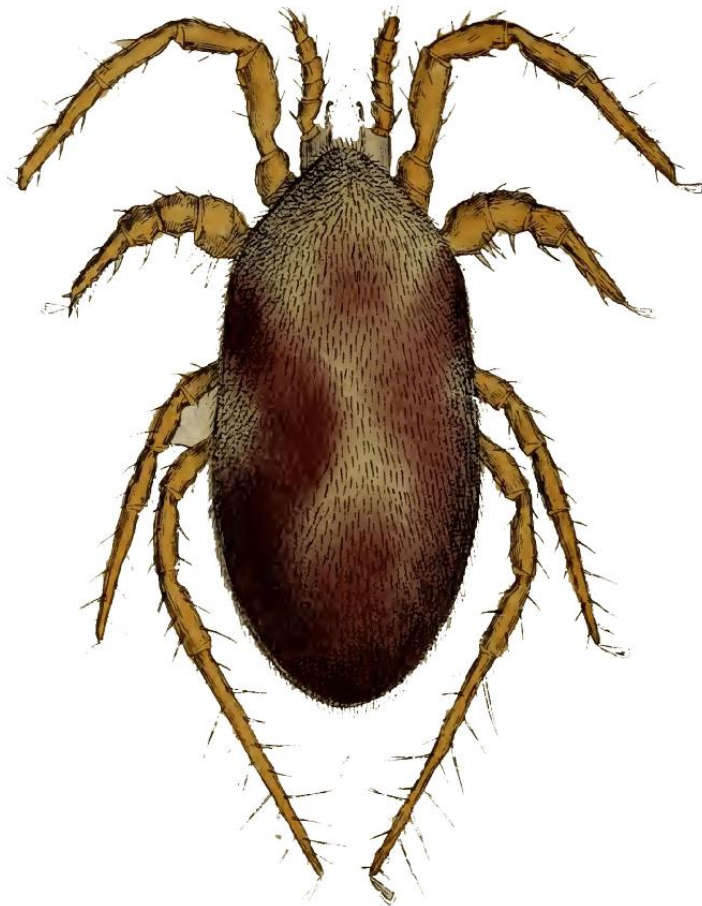


Рис. 392. *Haemogamasus hirsutus* Berlese, 1889 з родини Haemogamasidae.

Запліднена самка знову нападає на господаря. Кліщі можуть довго голодувати, а потрапивши на тварину висмокчують одразу багато крові. Їхні хеліцери мають відкидний рухомий «палець» і фіксується на шкірі тварини наче гарпун. Живлення і дозрівання яєць суворо узгоджені, повністю насмоктавшись крові, самка по ходу перетравлення крові відкладає 20 яєць однією кладкою. Така ритмічна узгодженість живлення і розмноження отримала назву гонотрофічної гармонії, а повторні насмоктування крові з подальшим відкладанням яєць називають гонотрофічними циклами. Імовірність зустрічі кліщем господаря низька, але це компенсується у щурячого кліща і здатністю смоктати кров не тільки у щурів, але і в інших тварин. Щурячий кліщ може нападати на людину, при цьому існує ризик перенесення небезпечних захворювань від щурів до людини.

Ознаки позаприхисткового паразитизму серед дерманіссід ще більш чітко виражені в паразитів рептилій – господарів-безхатьок, який кліщі пантрують серед відкритого простору: кліща ящірок (*Sauronyssus saurarum* (Oudemans, 1901) = *Ophionyssus saurarum* (Oudemans,

1901)) та особливо зміїного кліща (*Ophionyssus natricis* (Gervais, 1844)). Зміїний кліщ присмоктується між черевними лусками змії, самка кліща одноразово висмоктує кількість крові, що в десятки разів перевищує її масу в голодному стані, потім відкладає 30 яєць. Коли змії утримують в неволі, зміїні кліщі часто розмножуються в неймовірній кількості і доводять змії до смерті. В обмеженому об'ємі серпентарію зміям нікуди тікати від паразитів, реалізується величезна потенційна можливість розмножуватись цих позасховищних кліщів-паразитів.



Рис. 393. *Orthohalarachne attenuata* (Banks, 1910) з родини Halarachnidae.

Перехід до постійного паразитизму спостерігається в різних групах дерманіссід, наприклад в кліщів роду *Hirstionyssus*, що паразитують на дрібних ссавцях. Частина видів цього багатого роду живе в гніздах, нападаючи на тварину тільки під час смоктання крові, інші або затримуються в шерсті господаря, або постійно живуть і розмножуються на господарі. При цьому спостерігаються пристосування, схожі з тими, які спостерігаються в кліщів роду *Laelaps*, і направлені проти механічних дій господаря: захисні щитки, сильні ноги з чіпкими кігтиками, живонародження геть аж до народження дейтонімф. На відміну від підстерігаючих паразитів види, що живуть на господарі, смокчуть кров часто і невеликими порціями, не роздуваються сильно, при цьому паралельно по одному розвиваються зародки і народжуються молоді форми, тобто немає гонотрофічної гармонії. Види роду *Hirstionyssus*, подібно до кліщів роду *Laelaps*, переважно приурочені до певних господарів, наприклад, *Hirstionyssus sciurinus* (Hirst, 1921) живе на білках, *Hirstionyssus eusoricis* Bregetova, 1956 – на землерийках, *Hirstionyssus talpae* Zemskaya, 1955 – на кротах, *Hirstionyssus criceti* (Sulzer, 1774) – на хом'яках. Видові назви цих паразитів вказують на господарів.

Найбільш спеціалізовані постійні паразити серед гамазид – це кліщі **роду Spinturnicidae**, що живуть на рукокрилих, і порожнинні паразити, що живуть в дихальних органах наземних хребетних. Спінтурніциди – доволі великі кліщі з маленьким тулубом, великими плоско розставленими ногами, міцними кігтиками, гарпуновидними хеліцерами, що фіксують кліща на тілі кажана. Ці кліщі переважно тримаються на літальній перепонці. Самка народжує дейтонімфу, що схожа на дорослого кліща. Дейтонімфа тут же чіпляється до перепонки крила, починає смоктати кров і через деякий час перетворюється в дорослу форму.

Порожнинні паразити представлені трьома родинami: кліщі **роду Rhinonyssidae** живуть в носовій порожнині птахів, кліщі **роду Halarachnidae** – в трахеях та легенях ссавців. Схожість життєвого циклу, наявність дейтонімфи, що не живиться, показують, що ці кліщі виникли від позасховищних пантруючих дерманіссид (*Ornithonyssus* і найближчі роди). Серед оцих *Ornithonyssus* є форми, що є проміжними щодо переходу до постійного зовнішнього паразитизму, через який, очевидно, відбувся перехід до життя в дихальних шляхах. Прихований спосіб життя відобразився в морфології порожнинних паразитів. У дорослих кліщів недорозвинені щитки, щетинки, перитреми дихалець та інші імагінальні структури, і дорослі кліщі стали схожі на протонімф (педоморфоз). У той же час вона мають міцні ноги з кігтиками, що утримують кліща на слизовій. Хеліцери колючого типу. Дорослі

кліщі і протонімфи смокчуть кров, личинки і дейтонімфи не живляться. Самки відкладають яйця або народжують молодь. Найбільш чисельними є риноніссиди птахів. Величезна кількість видів пояснюється специфічністю цих паразитів. Кожен вид приурочений до одного або лише кільком спорідненим видам птахів. Вивчення розподілу цих кліщів щодо господарів може дати цінні факти про спорідненість в еволюції птахів. Кліщі родини Halarachnidae знайдені в дихальних шляхах мавп, собак, ластоногих, гризунів.

В організмі гамазоїдних кліщів часто виявляють збудників різних небезпечних інфекційних захворювань людини та тварин. Ці кліщі імовірно переносники вірусів енцефалітів, геморагічних лихоманок, рикетсійних тифів, туляремії, чуми (кліщі родів *Hirstionyssus*, *Dermanyssus*, *Ornithonyssus*, *Haemogamasus*, *Laelaps*). Але роль гамазид як переносників захворювань ще недостатньо вивчена. Достовірно відомо, що мешканці житла людини мишачий та щурячий кліщі передають людині від гризунів везикулярний рикетсіоз – гостре лихоманкове захворювання.

У зв'язку з виявленням медичного значення гамазида інтенсивно досліджуються.

**Інфраряд Уроподи (Uropodina).** Кліщі цього інфраряду – доволі великі форми (до 2 мм) з дуже твердим імагінальним панцирем. Тіло переважно щитоподібне, випукле зверху, плоске знизу, овальне чи грушовидне, з виступаючим переднім краєм. Іноді панцир вкритий складною скульптурою. Є округлі і зовсім пласкі форми, в яких край панцира утворений щетинками, що злилися. Ротові органи сховані в заглибленні панцира (камеростомі) і прикріплюються знизу плоскими тазиками передніх ніг. Хеліцери переважно довгі, з невеликою колючою клешнею. Ноги короткі, можуть щільно притискатися до тіла і вкладаються в заглиблення на нижній стороні, що спостерігається при завмиранні (танатозі), що дуже характерний для цих кліщів. Стигми з невеликими викривленими перитремами. Статевий отвір розташований в середній частині тіла, у самців невеликий, відкритий, у самок прикритий твердим щитком. Уроподи відкладають яйця. У личинки та протонімфи на тілі кілька щитків, які в дейтонімфи зливаються. При перетворенні в дорослого кліща панцир сильно ущільнений. У *Uropodina* стернальний і вентральний щитки зазвичай зрощені, гіпостомальні щетинки розташовані в один ряд, ноги відносно короткі і з редукованими щетинками, тазики першої пари ніг сильно розширені, частково або повністю покривають основу тріостернуму, а стигми розташовані між другою та третьою парами ніг.

Уроподи живуть в ґрунті, лісовій підстилці, рослинних залишках, гною, серед моху, під камінням, в гніздах, в норах, в мурашниках. Живлення різноманітне: хижачи, висмоктують ґрунтових нематод, личинок комах, живляться органічними залишками, соком рослин. Деякі мають дейтонімф, що розселюються, прикріплюються до комах, частіше до жуків за допомогою секрету, що виділяється з анального отвору і застигає у вигляді гнучкого стебельця. Вони можуть досягати чисельності 5000 особин/м<sup>2</sup> на лугових ґрунтах і 2000 особин/м<sup>2</sup> на сільськогосподарських ґрунтах. Більшість є хижачами дрібних безхребетних, таких як нематоди, а деякі можуть бути грибоїдними або травоїдними. Для *Uropodina*, що пов'язані з мертвою деревиною, вид дерева, з якого походить деревина, впливає на чисельність і різноманітність. Більше видів *Uropodina* зустрічається в мертвій деревині листяних дерев, рідше в хвойних, причому найбільша різноманітність зустрічається в мертвій деревині бука, дубу, сосни, ялини, липи та граба. Багато видів впливають на інших тварин, наприклад на комах. На стадії дейтонімфи свого життєвого циклу вони виділяють еластичну ніжку, щоб прикріпитися до тварини для транспортування.

Різні *Uropodina* пов'язані з бджолами та бджолиними гніздами: *Trachytidae* (*Uroseius*), *Trematuridae* (*Trematura*, *Trichouropoda*, *Trichosociata* та *Pseuduropoda*), *Uroactiniidae* (*Uroactinia*), *Urodinychidae* (*Uroobovella*, *Uroobovella* (*Fuscouropoda*)) та *Uropodidae* (*Uropoda*). Серед їхніх бджіл-хазяїв є медоносні бджоли (*Apis*), джмелі (*Bombus*), орхідейні бджоли *Euglossa* та бджоли без жала *Melipona*. Вважається, що вони нешкідливі для бджіл.

Уроподи вивчені вкрай недостатньо. Серед них найменш спеціалізовані форми дозволяють встановити спільність походження уропод і гамазоїдних кліщів. У представників

деяких близьких до уропод родин частково ще зберіглася членистість черевця (родина Microsejidae). Uropodina є морфологічно мінливими, і їх систематика все ще є предметом дискусій. Багато видів відомі лише з деяких частин їх життєвого циклу.

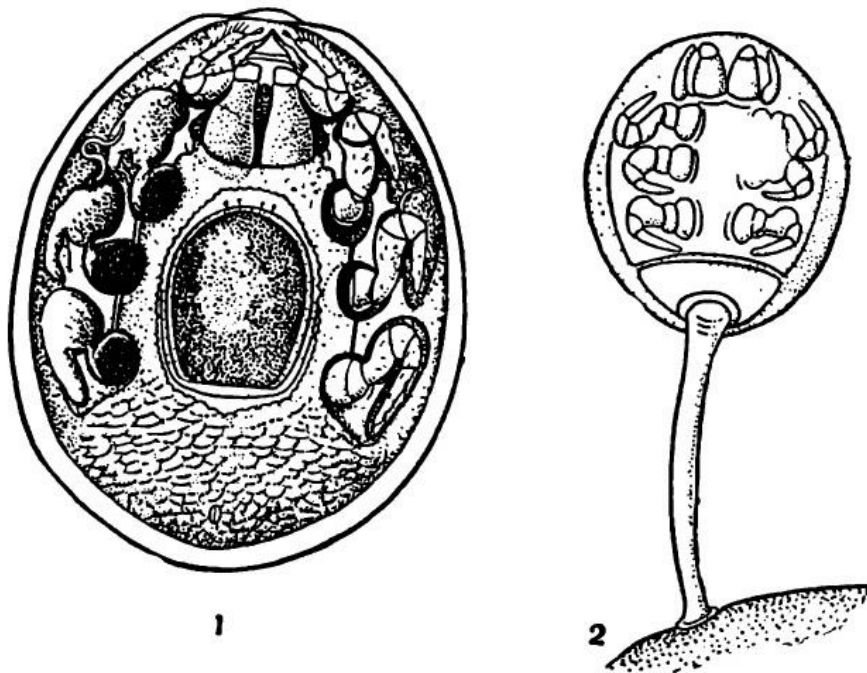


Рис. 394. Уроподи: 1 – *Urodiscella ricasoliana* (Berlese, 1903) (= *Oplitis ricasoliana* (Berlese, 1903)), самка з черевної сторони (праві ноги не показані, видно заглиблення для вкладання ніг); 2 – розселювальна дейтонімфа кліща роду *Uropoda*.

Більшість видів Uropodina розмножуються статевим шляхом, але деякі здатні до партеногенезу. У цих видів самці або не існують, або зустрічаються зрідка (зазвичай менше 0,5% популяції).

Кілька видів Uropodina вражають культури дощових черв'яків, псують продукти харчування.

Uropodina демонструє високий ступінь ендемізму, багато видів зустрічаються лише на одному континенті чи навіть на невеликій території. Проте знання про ареали видів обмежені за межами Європи. На рівні родів деякі роди зустрічаються лише в північній півкулі (*Trachytes*, *Cilliba*, *Urodiaspis*), деякі лише в південній (*Rotundabaloghia*, *Castriidinychus*, *Platysetosus*, *Acroseius* і *Capricornelia*), а інші в обох півкулях.

**Родина Uropodidae.** Кліщі цієї є черепахоподібними кліщами з овальним або круглим контуром і з панциром як на спині, так і на череві. Їх можна відрізнити від інших уроподоїдів за тим, що в їхніх хеліцерах відсутній великий склеротизований вузол, а генітальний отвір знаходиться в інтеркоксальному положенні. Кілька видів кліщів цієї родини зазвичай заражають контейнери для дощових черв'яків і споживають їжу, призначену для дощових черв'яків. Неописаний вид Uropodidae висмоктує гемолімфу лялечок мурах *Pheidole megacephala* (Fabricius, 1793), що призводить до загибелі лялечок. Він переважно атакує лялечок солдатів і мурах-самців. Uropodidae форетичні для більших членистоногих, тобто вони прикріплюються до більших членистоногих для транспортування в нові місця. Це прикріплення досягається за допомогою ніжки з напівпрозорого матеріалу, видавленого з анального отвору кліща. Одним із відомих господарів уроподідних кліщів є червоний пальмовий довгоносик (*Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790)), хоча ця конкретна



спорідненість насправді може бути паразитичною, оскільки уражені кліщами довгоносики мають коротший термін життя, ніж незаражені довгоносики.



Рис. 395. *Calotrachys fimbriatipes* (Michael, 1908) з родини Polyaspididae.

**Підряд Сеїдові (Sejida)** — підряд кліщів ряду Mesostigmata. У *Sejida* існує близько 5 родин і 13 описаних видів. Найдавнішою відомою знахідкою кліщів цієї групи є невизначена дейтонімфа, що належить родини Sejidae із Крейдяного періоду (альбійсько-сеноманський вік) з бірманського бурштину.



Рис. 396. *Berzercon ferdinandi* Seeman & Baker, 2013 з родини Discozerconidae підряду Sejida.

## ЗАМІСТЬ ПІСЛЯМОВИ

Ось ви і ознайомились з арахнологією і цікавою групою членистоногих – павукоподібними – однією з найменш досліджених груп тварин. Арахнологія, як висловився один англійський арахнолог, «це наука якій не пощастило». Надто мало вчених і надто пізно (порівняно з іншими зоологічними науками) ця наука постала серед низки наук про живе. Що стало причиною цього – чи одвічний забобонний страх перед павуками і їм подібними, чи справді складність дослідження такої заплутаної групи (точніше кількох неспоріднених груп) як кліщі. Але так чи інакше, павукоподібні лишилися групою тварин роль якої в біосфері безсумнівно величезна, але так до кінця і не зрозуміла. Вони були окремою спробою тварин вийти на сушу і освоїти її. І може їхня спроба була і не такою успішною, як спроба комах, але павукоподібні зуміли освоїти такі екологічні ніші, які для інших тварин були недосяжними. Є три групи тварин які дивують неймовірною різноманітністю: комахи, нематоди і павукоподібні. І ще невідомо хто саме з цих трьох груп мають найбільшу кількість видів. Але якщо комахи відносно добре і ретельно досліджені, то павукоподібні - це просто величезна terra incognita, особливо стосовно кліщів. І якщо нематоди (що теж і досліджені вкрай недостатньо, і теж всюдисущі) морфологічні дуже одноманітні, що робить ідентифікацію видів вкрай складною, то павукоподібні демонструють дивовижну морфологічну різноманітність і утворюють найдивовижніші форми – від мікроскопічних та величезних (особливо якщо згадати викопних гігантів). Медична ентомологія створена та існує давно. Медичної арахнології наразі не існує. Інформацію про медичне значення павукоподібних можна знайти в книгах з медичної ентомології, що м'яко кажучи некоректно. І в цей же час медичне значення павукоподібних величезне, і як паразитів, і як джерел алергії, і як отруйних видів, і як переносників вкрай небезпечних захворювань людини і тварин. І в той же час з медичної точки зору досліджена тільки невелика частина павукоподібних – тут таємничого і загадкового більше, ніж в інших групах тварин. Павукоподібні не перестають дивувати дослідників своєю складною поведінкою і досконаліми засобами полювання. І постає закономірне питання: яким чином на генетичному рівні програмується така складна поведінка, така здатність майструвати такі складні засоби полювання – павутинні тенета? Тут для дослідників величезне поле діяльності і арахнологія подарує в майбутньому багато дивовижних відкриттів. Павукоподібні – окрема гілка еволюції членистоногих, самостійна спроба освоїти сушу – може не настільки досконала і вдала як комахи, але глобальна, своєрідна, оригінальна. І як писали стародавні в Арахни не було рівних по майстерності ткацтва і ми досі продовжуємо дивуватися майстерності плетіння павутини павуками і неперевершеної досконалості речовини з якої ця павутина складається. І дивуємось: як це могло виникнути по ходу еволюції та ще й в таку сиву давнину, коли павукоподібні раніше за будь-яких інших тварин почали панувати на суші. Хочеться побажати успіхів всім тим, хто вибере арахнологію як поле своїх досліджень і пізнання таємниць буття живого. У мистецтві і культурі павукоподібні завжди асоціювалися з жахом, страхом і низкою інших негативних емоцій. Але ці створіння по своєму прекрасні і досконалі, хоча мало хто з людей розуміє це. Але є і низка звичаїв позитивного ставлення до павуків серед людей – теж з давніх давен. Є повір'я, що павуки приносять багатство і добробут, існують заборони вбивати павуків. Згадаймо хоча Акутагаву: у нього є новела про те, що злочинець отримав шанс вибратись з пекла тільки за те, що колись в житті він пошкодував павучка. Без павукоподібних світ був би зовсім інакшим і людство було б не таким.

## Словник термінів

**Адаптація** – пристосування до умов середовища, в ширшому розумінні збільшення кількості нащадків, що виживають.

**Адгезивність** – зчеплення поверхонь різних тіл, що обумовлена міжмолекулярними взаємодіями.

**Акарологія** – наука про кліщів.

**Акрон** – сегменти, що утворили голову в павукоподібних.

**Апосематизм** (іноді також званий застерігаючим забарвленням) — у поведінковій біології забарвлення тварин, за допомогою якого вони сигналізують потенційним хижакам не тільки про свою присутність, але також про свою неістинність або отруйність. Отже, апосематизм є протилежністю камуфляжу. Термін «апосематизм» був введений англійським зоологом Едвардом Поултоном у його книзі «Забарвлення тварин» («The Colours of Animals», 1890). Він утворив цей термін від давньогрецьких слів *ἀλό* - «далекий», *σημα* - «сигнал». Тварини апосематичного забарвлення або готові до оборони, тому що у них є отруйні шипи чи інші активні захисні механізми, або вони неприємні на смак, неістинні або навіть отруйні. Зазвичай для потенційних хижаків однієї зустрічі досить, щоб розвинути неприязнь на все життя до апосематично пофарбованих тварин. Так, крім добре замаскованих гусениць, зустрічаються такі, як гусінь, яка своїм яскравим забарвленням сигналізує про свою неістинність. Іншими прикладами апосематизму є скорпенові, голкочеревцеві, муренові, жаби-древозлази, вогняні саламандри і жаби-жерлянки.

**Арахнофобія** – страх перед павуками.

**Арахнологія** – наука про павукоподібних.

**Ареал** – частина часопростору, де поширені представники певної групи живих організмів, наприклад певного виду. Тоді це – видовий ареал. Відповідно може бути ареал певної популяції, родини, роду, ряду та ін. таксонів.

**Атопія** – патологічний стан з низкою симптомів, який проявляється у вигляді почервоніння, яке називається атопічним висипом. Атопічний висип — це запальне захворювання шкіри, яке проявляється у вигляді почервоніння, лущення шкіри та сильного свербіжу. Цей свербіж часто погіршує якість життя пацієнта.

**Аутоміксис** - вид самозапліднення, що зберігає мейоз.

**Бейтсівська мімікрія** — форма мімікрії, при якій істинний вид імітує неістинний або отруйний. Описана в 1852 році Генрі Волтером Бейтсом.

**Біотоп** (від дав.-грецьк. *βίος* – життя і *τόπος* – місце) – ділянка земної поверхні (суходолу або дна водойми) з однотипними умовами рельєфу, кліматичними особливостями та іншими абіотичними чинниками (світло, тиск, рН-середовища, механічні та фізико-хімічні властивості субстрату, мінеральні й органічні речовини тощо), яку займає певне біотичне угруповання (біоценоз). Між біоценозом і біотопом, які разом складають екосистему (біогеоценоз), існує тісна взаємодія, заснована на постійному обміні речовиною, енергією та інформацією. Отже, в загальному розумінні біотоп – це неорганічний компонент екосистеми (біогеоценозу) зі специфічним комплексом умов, що визначає видовий склад організмів, а також особливості їхнього існування. Разом з тим, біотичний компонент впливає на Б., внаслідок чого останній зазнає змін у часі. Поняття «біотоп» близьке до поняття «екотоп». Інколи деякі автори помилково ототожнюють біотоп з термінами «місце проживання» або «стація», що мають дрібніший і невизначений хорологічний ранг. Схожі біотопи об'єднують у біохори – одиниці розчленування земної поверхні, які охоплюють просторово об'єднані подібні біотопи, розташовані в однотипних кліматичних умовах (наприклад, біохори пустель, степів, лісів тощо), а біохори – в біоцикли, які складають біосферу.

**Ботріофіли** – жителі нір.

**Бульбус** (bulbus) або цибулина – дистальна частина статевого копулятивного апарату самців павуків, частина пальпи. Бульбус розташований на вершині гематодохи і в стані спокою розташовується в середині виїмки цімбіуму.

**Бурштин** (від пол. Bursztyn; нім. Bernstein) або янтар — природна скам'яніла викопна смола хвойних чи покритонасінних († *Hymenaea protera* Poinar, 1995) дерев у вигляді тьмяних, прозорих і напівпрозорих каменів. Використовується для виготовлення ювелірних прикрас, у парфумерії, народній медицині та електриці. Має велике значення для палеонтології завдяки збереженню в бурштині потонулих у смолі істот.

**Васманнова мімікрія** — різновид міметичної подібності, що полегшує видам-моделям співіснування з видом-господарем його — наприклад, жукам (Coleoptera) і іншим мірмекофілам мурах (Hymenoptera: Formicidae). Даний вид мімікрії відноситься до випадків, коли вид-імітатор нагадує вид-модель, разом з яким він проживає (інквілінізм) в гнізді або колонії. Більшість моделей є суспільними комахами, такими як мурахи, терміти, бджоли і оси. Вперше було описано Еріхом Васманном — монахом-єзуїтом і ентомологом, що спеціалізувався на дослідженні суспільного життя мурах і термітів, одним з «батьків-засновників» мірмекології, автором опису 933 нових видів мірмекофілів, головним чином жуків.

**Ван-дер-Ваальсова взаємодія** – залежна від відстані взаємодія між атомами або молекулами. На відміну від іонних або ковалентних зв'язків, ці зв'язки не є результатом хімічного електронного зв'язку, вони порівняно слабкі і тому більш чутливі до різних факторів. Сила Ван-дер-Ваальса швидко зникає на великих відстанях між взаємодіючими молекулами. Сили Ван-дер-Ваальса зазвичай описуються як комбінація дисперсійних сил між миттєво індукованими диполями, сил Дебая між постійними диполями та індукованими диполями та сили Кісома між постійними молекулярними диполями, орієнтація обертання яких динамічно усереднені за часом.

**Везикула** – одна із форм екзантеми, напівкулястий міхурець, що утворюється на поверхні шкіри або слизової оболонки, що заповнений прозорим або каламутним вмістом.

**Вид** (species) — одна з головних одиниць біологічної класифікації, таксономічна категорія. Зазвичай, вид є якісно відокремленою дискретною формою живих істот, однією з одиниць еволюційного процесу. Стосовно організмів, що розмножуються статевим шляхом, вид зазвичай визначається як група організмів, які здатні схрещуватись між собою і давати плодюче потомство. В організмів з безстатевим розмноженням, ситуація з визначенням цього поняття ускладнюється, і вид визначають на підставі схожості фенотипових ознак та гомології геномів. Між різними видами є генетичний розрив, що в першу чергу полягає у відмінностях будови хромосомного апарату, що унеможлиблює появу плодючого потомства при схрещуваннях.

**Гали** – патологічні розростання, новоутворення в різних органах рослин, що утворюються в результаті діяльності паразитів (виділення паразитами певних хімічних речовин та механічного подразнення).

**Гематодоха** – частина проксимального відділу статевого копулятивного апарату самців павуків, частина пальпи, тонкостінний мішок, порожнина якого сполучається з порожниною тіла.

**Гематофаги** – тварини, що харчуються кров'ю інших живих істот.

**Гемолімфа** – рідина, що циркулює в судинах багатьох безхребетних з незамкненою кровоносною системою, в порожнині тіла та в міжклітинному просторі. Виконує функцію транспорту поживних речовин, продуктів метаболізму, гормонів, осморегуляції і при наявності дихальних пігментів – дихальну функцію.

**Гемоціанін** – дихальний пігмент з групи металопротейнів, містить мідь, функціональний аналог гемоглобіну.

**Геном** – набір генів гаплоїдного набору хромосом.

**Геніталії** – органи статевого розмноження тварин і людини.

**Гігрофіли** – наземні організми, що мешкають в умовах високої вологості.

**Гігросцептори** – рецептори, що реагують на вологість середовища.

**Гілопус** – дейтонімфа вільноживучих акарідій, що розселюється і переживає несприятливі часи.



**Гістеросома** - задній відділ тулубу, що утворюється шляхом приєднання сегментів двох задніх пар ніг до черевця.

**Гнатосома** (від грец. γνάθος, gnáthos - «щелепа» і σῶμα, sóma - «тіло») — це частина тіла кліщів, що складається з ротової порожнини та ротових органів. Це гіпостом, хеліцери та педипальпи, що утворюють єдиний комплекс. Гнатосому також інколи називають капітулом (capitulum). Гнатосома відокремлена від основного тіла тварини (ідіосоми) гнучкою ділянкою кутикули, яка називається циркумкапітулярною бороною або циркумкапітулярним швом.

**Гоноподи** – статеві придатки, що виконують функції маніпуляцій зі сперматофором.

**Гонопора** або **гонопор** – спеціалізований отвір, яким відкривається назовні статева система.

**Дезімагінізація** – втрата імагінальних властивостей дорослої фази.

**Дейтоплазма** – набір поживних речовин в яйці, необхідний для розвитку ембріона. У павукоподібних дейтоплазма розташована в центрі яйця і оточена шаром активної цитоплазми (так зване центролецитальне яйце). Складається з ліпідів, фосфоліпідів, ліпопротеїнів.

**Детритофаги** – види тварин, що живляться детритом – сукупністю завислих у воді та осілих на дно водойм дрібних (декілька мкм — декілька см) нерозкладених частинок рослинних і тваринних організмів або їхніх виділень.

**Диплохронні** види – види, в яких спостерігається два періоди розмноження, що припадають, наприклад, на весну і осінь.

**Евазини** – білки з потизапальними властивостями.

**Еволюція** – процес зміни живих організмів, виникнення нових форм живих організмів з метою їх більш досконалої адаптації до умов зовнішнього середовища.

**Евріхронні** види – види, що спарюються і відкладають кладку яєць протягом тривалого періоду – всього літа і осені.

**Едафічні види** – мешканці ґрунту.

**Екологічна ніша** — це просторове й функціональне багатовимірне місце виду (організмів, популяції) в екосистемі, що визначається їхнім біотичним потенціалом і сукупністю чинників довкілля, до яких він пристосований.

**Екосистема** – будь-яка система, до складу якої входять живі організми і між компонентами якої є обмін енергією.

**Екотон** - перехідна територія (зона) між біомами (наприклад, тундра — хвойні ліси), а також для верхньої межі лісу в горах. Згодом, з розвитком екології і фітоценології, поняття екотону звузилось до територій стику або зон різкого переходу між двома і більше різними екологічними виділами.

**Емболіос** – придаток пальпи статевозрілого самця павука.

**Ендеміки** – види, що мають дуже обмежений ареал, зустрічаються тільки на невеликій території.

**Ендити** – відростки тазиків педипальп, парні ротові апарати спереду та збоку від лабіуму – губи.

**Епізойні види** – види, що живуть на поверхні різних тварин, не паразитуючи на них.

**Епізоотія** — широке вибухоподібне поширення інфекційної хвороби тварин, що значно перевищує звичайний рівень захворюваності на цю хворобу на даній території.

**Епістом** – середній надротовий виріст, смоктальний конус деяких кліщів.

**Життя** – дискретна форма існування матерії при якій дискретні одиниці, що є єдиною системою здатні до самовідтворення і копіювання, зменшуючи при цьому рівень ентропії. Ми знаємо єдину різновидність життя – дискретну форму існування білків і нуклеїнових кислот при якому ці дискретні форми як системи макромолекул здатні підтримувати свою структуру (здійснювати гомеостаз) і копіюватися використовуючи при цьому енергію, що поступає ззовні.

**Ідіосома** – тулуб деяких членистоногих (іксодові кліщі), що несе чотири пари ходильних кінцівок – результат гнатосомального розчленування.

**Імагінізація** – поява в процесі еволюції окремої фази розвитку – імаго.

**Імаго** – доросла стадія життя, що здатна до статевого розмноження.

**Інбридинг** – близькоспоріднені схрещування, що призводять часто до інбредної депресії – зменшення адаптивності, виродження.

**Інвазійні (інвазивні) види** – алохтонні види зі значною здатністю до експансії, які розповсюджуються природним шляхом або за допомогою людини й становлять значну загрозу для флори й фауни певних екосистем, конкуруючи з автохтонними видами за екологічні ніші, а також спричиняючи загибель місцевих видів.

**Інквіліни** – види тварин, що живуть у гніздах інших тварин, в тому числі суспільних комах: ос, бджіл, мурах та ін., нахлібники, паразити, нідиколи або живляться детритом в оселі господаря.

**Каламіструм** (Calamistrum) – орган у павуків, що являє собою ряд спеціалізованих щетинок на ногах, які використовуються для формування тонких смуг шовкових павутичних ниток. Він зустрічається тільки у так званих крібеллятих павуків (Cribellatae), тобто у павуків, які мають павутичний орган, відомий як крібеллюм. Каламіструм і крібеллюм використовуються для формування ворсистих шовкових смуг, які притаманні павутині цих павуків і для пряжі особливих «крібеллятих» павутичних ниток. Щетинковий гребінець каламіструм рухається над крібеллюмом, витягуючи (розчісуючи) волокна з його виступів і допомагаючи поєднати їх з підтримуючими волокнами захоплюючої нитки. Каламіструм знаходиться на верхньому краї метатарсусу задніх ніг. Кожна щетинка каламіструму зазубрена з одного боку і гладенька з іншого. Довжина каламіструму павука завжди дорівнює чи більше ширини крібеллюму. Однак співвідношення між довжиною каламіструму і шириною крібеллюму сильно варіює навіть серед споріднених видів. Ймовірно, це пов'язано з відмінностями у прядильній поведінці, а також з відмінностями у розмірі та формі ніг та черевця. Коли самці крібеллятих павуків досягають статевої зрілості, вони або втрачають крібеллюм та каламіструм, або зберігають його в рудиментарній формі.

**Камеростом** – заглиблення на щиті панцира кліщівуропод, в який ховаються ротові органи.

**Канібалізм** – поїдання представників біологічного виду представниками того ж самого виду. Канібалізм у різних проявах властивий майже всьому тваринному світу. Розрізняють таку форму канібалізму як статевий канібалізм – поїдання самками самців після спарювання.

**Клада** (дав.-гр. κλάδος - «гілка») – група організмів, що включає якого-небудь предка та всіх його нащадків (іншими словами, монофілетична група). На кладограмі (діаграмі родинних зв'язків організмів у формі дерева) кладка виглядає окремою гілкою. Вхідження певних організмів у кладу встановлюють на основі різноманітних філогенетичних досліджень. Якщо кладка підтверджується в різних дослідженнях, що використовують різні набори даних, вона може бути прийнятою до таксономії і стати таксоном. Не всі таксони, що використовуються зараз, утворюють кладу (рептилії, наприклад, — парафілетична група, тому що не включає птахів, які пішли від рептилій). Метою кладистики, що домінує в сучасній таксономії, є така реорганізація класифікації, щоб усі використовувані таксони були кладами.

**Клептопаразити** – види тварин, що живляться їжею, що зібрана іншими видами тварин.

**Коксендіт** – жувальний відросток педипальп.

**Колюлюс** (colulus) – рудимент додаткової передньої пари медіальних павутичних бородавок павуків, що лежить між основами передніх павутичних бородавок в багатьох павуків.

**Копробіонти** – види тварин, що живуть в екскрементах тварин.

**Копрофаги** – види тварин, що живляться екскрементами тварин.

**Космополіти** – види живих організмів, що поширені по всьому світу.

**Крипсис** – здатність тварини уникати спостереження та виявлення її іншими тваринами.

**Крібеллюм** (cribellum) – у буквальному перекладі означає «маленьке сито» - анатомічна структура у формі крихітних перфорованих пластинок. У деяких групах павуків, так званих павуків-крібеллятих, крібеллюм є шовковим прядильним органом. На відміну від звичайних прядок павуків, крібеллюм складається з однієї або кількох пластинок, укритих тисячами крихітних горбиків та отворів, які майже не виступають із поверхні, на відміну від подовжених шпичок, які виступають із прядок. Ці дрібні горбики виробляють надзвичайно тонкі волокна, товщиною лише десятки нанометрів, які вичісуються каламіструмом павука, утворюючи шовк

з ворсистою структурою. Волокна настільки малі в діаметрі, що сильно піддаються дії сил Ван-дер-Ваальса. Крім того, волокна мають поверхню, яка поглинає віск з епікутикули жертви комах при контакті. Це створює потужну адгезію без рідкого клею. Крібеллум павука є функціональним гомологом передніх серединних прядок павуків груп Mesothelae і Mugalomorphae, які не мають крібеллума.

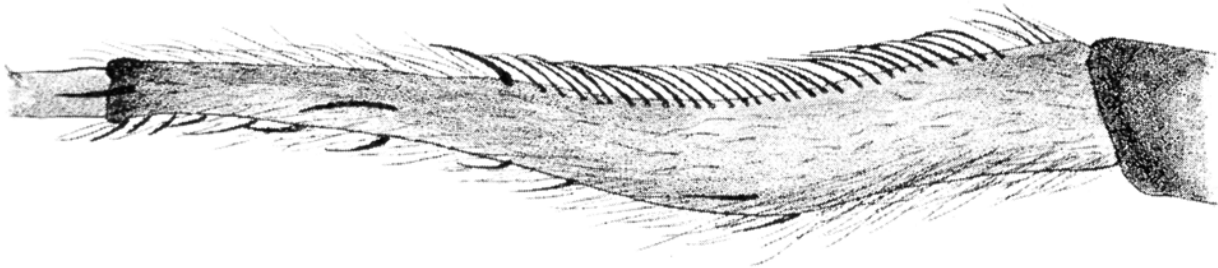


Рис. 397. Каламіструм на передлапці павуків *Zosis geniculata* (Olivier, 1789).

**Ксероколи** – види, що живуть в пустелях.

**Ксерофіти** – жителі посушливих місць.

**Кутикула** (cuticula — «шкірка») – щільна багатошарова оболонка, якою вкрите тіло червів, членистоногих, оніхофор. У безхребетних кутикула є похідною клітин одношарового покривного епітелію (гіподерми). Виконує більшою частиною захисну та опорну функції. У членистоногих твердне, тому для росту тварини їй необхідно час від часу змінювати (линяння). До складу кутикули зазвичай входять хітин, який разом з білками та мінеральними речовинами надає їй механічної міцності, та ліпіди (що забезпечують водонепроникнення). Вперше кутикула з'являється у первиннопорожнинних червів. У різних груп безхребетних кутикула різниться за хімічним складом (головним чином білками). Похідні кутикули — лусочки, хети, щитки, волоски, щетинки.

**Максили** – щелепні лопаті на тазиках педипальп.

**Маллеолі** – віялоподібні органи відчуттів сольпуг, сенсорні органи для виявлення вібрацій ґрунту.

**Мезосома** – передня частина черевця павукоподібних, включає з 8 по 13 сегменти тіла.

**Метасома** – задній кінець черевця.

**Мікробіота** – сукупність мікроскопічних живих організмів (бактерій, вірусів, грибів, прозоо та ін.), що населяють певне середовище існування, наприклад кишківник якоїсь тварини.

**Мімікрія** (наслідування, маскування) — властивість деяких організмів імітувати зовнішній вигляд або інші ознаки інших непов'язаних організмів або неживих об'єктів. Термін був вперше введений в зоології Генрі Бейтсом для позначення випадків надзвичайної зовнішньої схожості між різними видами тварин («моделі» та «отримувача сигналу») різних родів або родин.

**Мірмекофіли** – види, що живуть у мурашниках.

**Моновольний вид** – вид, що дає одну генерацію в рік

**Мюллерівська мімікрія** або мімікрія Мюллера — форма мімікрії, при якій подібне попереджаюче забарвлення у кількох різних отруйних або неїстівних видів живих організмів (два або більше видів, наслідуючи один одному, утворюють «кільце мімікрії»). Явище названо на честь німецького зоолога Фріца Мюллера (1822 — 1897), який вперше запропонував дану концепцію в 1878 році. Відповідно до думки деяких дослідників, мюллерівська мімікрія — різновид апосематичного (запобігаючого) забарвлення, яка в даному випадку не є мімікрією в повному розумінні, тобто введенням в оману організму, що сприймає сигнал, оскільки і

модель, і імітатор виявляються однаково неїстівними для хижака. У зв'язку з цією думкою були запропоновані заміщаючі терміни: мюллерівська схожість, мюллерівська конвергенція.

**Нейротоксини** – токсини, специфічні до нейронів, звичайно взаємодіють з іонними каналами нейронів та білками мембрани нейронів. Багато отрут і токсинів, які використовують в тому числі павукоподібні для захисту від хребетних, є нейротоксинами. Найчастіший ефект — параліч, який настає дуже швидко. Нейротоксинами є такі речовини як ботулотоксин, понератоксин, тетродотоксин, батрахотоксин, компоненти отрут скорпіонів, токсин слинних залоз кліщів. Сильні нейротоксини, такі як батрахотоксин, впливають на нервову систему деполаризацією нервів і м'язових волокон, збільшуючи проникність клітинної мембрани для йонів натрію.

**Некрофаги** – види, що живляться трупами тварин та людей.

**Німфа** (від грецького νύμφη - «наречена, дівчина») – личинка членистоногих, яка за будовою досить схожа на дорослу стадію (імаго). Німфа є стадією життєвого циклу у хеліцерових (павуків, кліщів та інших) і всіх комах з неповним перетворенням (тарганів, богомолів, прямокрилих, попелиць, тощо). В процесі онтогенезу німфа живиться, росте і коли покриви тіла гальмують її подальший ріст, линяє. Внаслідок останнього линяння личинка перетворюється на імаго.

**Нотогастер** – суцільний черевний щит деяких кліщів.

**Облігатні паразити** – паразити, що не здатні існувати без господаря.

**Озопор** — отвір захисної залози, наявний у деяких членистоногих, зокрема у багатоніжок ряду Polydesmida та у косариків. Самі залози відомі як озадени, які також називаються «запашними залозами», «репугнаторними залозами», «пахучими залозами» різними авторами. Назва походить від давньогрецького ozo «запах» і латинського rocus «пора, маленький отвір».

**Омовампіризм** – явище, під час якого голодні кліщі-гематофаги присмоктуються до інших кліщів, що насмокталися крові, при цьому кліщі-донори лишаються живими.

**Опістосома** (opisthosoma) – один з двох відділів тіла хеліцерових (Chelicerata), що розташовується позаду просоми (головогрудей). У складі опістосоми налічують до 13 сегментів, частина з яких може нести дуже видозмінені кінцівки.

**Орган Галлера** – надзвичайно складно влаштований орган відчуттів деяких членистоногих, зокрема іксодових кліщів, що містить сенсили, що реагують на запах, температуру, вологість та інші подразники.

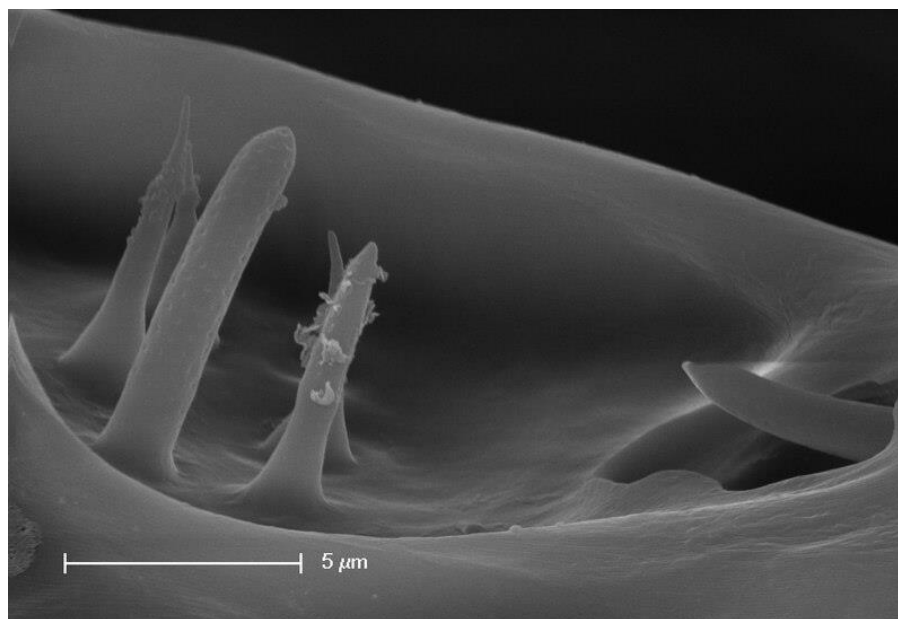


Рис. 398. Частина органу Галлера німфи іксодового кліща *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) – електронна мікрофотографія.



**Оцелли** – прості очка павукоподібних.

**Папула** (papula) — вид висипу на поверхні шкіри, безпорожнинне утворення, яке виникає в результаті скупчення клітинного інфільтрату в сосочковому шарі власне шкіри або в результаті розростання епідермісу. Зазвичай при утворенні папули спостерігають зміни і в епідермісі, й у власне шкірі; але в одних випадках переважають зміни у власне шкірі, в інших — в епідермісі. Таким чином виділяють епідермальні, дермальні, епідермальні-дермальні папули.

**Партеногенез** (від грецького *παρθενος* — незаймана та *γενεσις* — народження) — форма статевого розмноження, коли розвиток зародка відбувається без запліднення, безпосередньо з яйцеклітини – гаплоїдної чи диплоїдної.

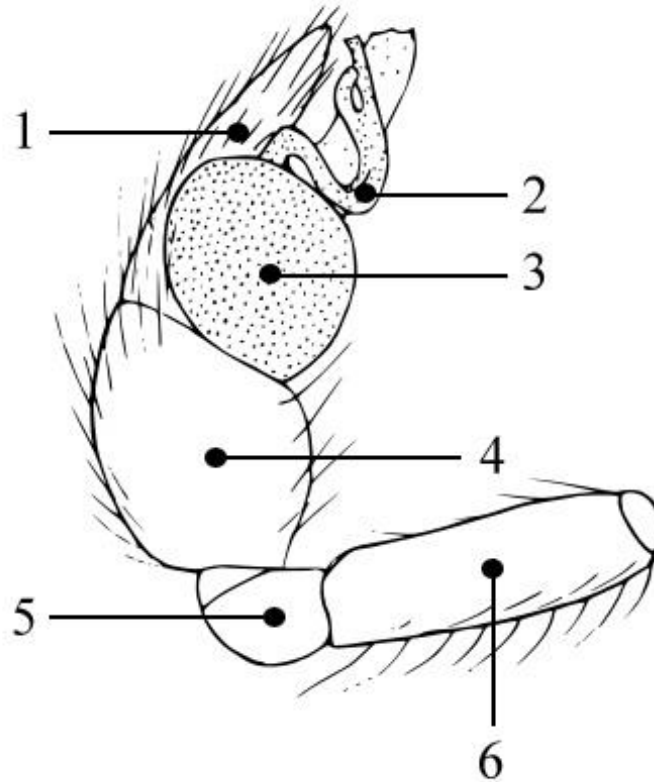


Рис. 399. Будова педипальп самця павука *Anisaedus levii* Chickering, 1967: 1 – цимбіум; 2 – емболіус; 3 – бульбус; 4 – гомілка; 5 – пателла (колінце або чашечка); 6 - стегно.

**Педипальпи** (від лат. *pedis* — нога та *palpus* — щупальце) – ногощупальця, друга пара членистих ротових кінцівок головогрудей у хеліцерових. У більшості основний членик педипальп (кокса) несе жувальний щелепний відросток, бере участь у перетиранні їжі. У мечохвостів ногощупальця майже не відрізняються від ходильних ніг, несуть на кінці невелику клешню. Педипальпи скорпіонів і псевдоскорпіонів перетворені на масивні клешні, що дозволяють хапати здобич та відривати від неї шматки. У фрін ногощупальця несуть на кінці рухливий кіготь. У павуків педипальпи щупальцеподібні, складаються з 6 члеників, вкриті волосками для проціжування їжі та відокремлюють передротову порожнину. Виконують чутливу функцію, особливо кінцевий членик, що несе багато сенсил. В останньому членіку педипальп у статевозрілих самців є порожнина для перенесення сперми, тому він відіграє роль копулятивного органу. Педипальпи сольпуг подібні ходильним ногам, але їхня лапка позбавлена кігтя, та має на кінці колюподібні клейкі придатки. Вони використовуються під час руху, захоплення здобичі, виконують дотикову функцію. У косариків і деяких кліщів педипальпи щупальцеподібні або з кігтем на кінці та шипами на члениках. Педипальпи більшості кліщів утворюють разом із хеліцерами несправжню головку, гнатосому. На їх

кінцевих члениках описано пальпальний орган, що складається із декількох конусоподібних хеморецепторних сенсил і виконує функцію органу смаку та нюху. За його допомогою кровосисні кліщі вибирають на тілі тварини-годувальника місце для кровосання. У багатьох форм у будові педипальп простежується статевий диморфізм.

**Перитреми** – парні, трубчасті, складні розширення трахейної системи.

**Пігідій** (Pugidium) — задній відділ черевця ракоподібних та деяких членистоногих, наприклад комах і вимерлих трилобітів. Він включає анальний отвір, а у самок може також включати яйцеклад. У павукоподібних пігідій сформований шляхом редукції останніх трьох сегментів опістосоми в кільця, де відсутні відмінності між тергітами і стернітами. Пігідій присутній у представників таких груп павукоподібних: Palpigradi, Amblypygi, Thelyphonida, Schizomida, Ricinulei і Trigonotarbida. Також він був у ранніх викопних представників родини Limulidae ряд мечохвостів.

**Пренімфа** – перша постембріональна стадія розвитку павуків, що різко відрізняється від усіх інших наступних (німфальних) стадій розвитку.

**Пропельтидій** – щит голови.

**Просома** (prosoma) – передня частина тіла (тагма) до якої кріпляться ротові органи та кінцівки, відділ тіла деяких членистоногих, в тому числі павукоподібних, що утворюється в результаті злиття сегментів голови і сегментів грудей.

**Протеросома** - сегменти хеліцер, педипальп та двох передніх пар ніг розділені спинними боронами і утворюють передній відділ, що відповідає голові трилобітів.

**Птероморфи** – крилоподібні вирости на боках тіла – нерухомі або причленовані рухомо.

**Рабдоміоліз** – синдром, що виникає внаслідок пошкодження скелетних м'язів із вивільненням клітинного вмісту міоцитів у плазму. Цей синдром може виникати в тому числі при дії на організм людини отрути деяких павуків. При рабдоміолізі в системний кровоплин надходить велика кількість внутрішньоклітинних речовин (міоглобін, лізосомні та мітохондрійні ферменти, гістамін, серотонін, оліго- та поліпептиди) з розвитком ендотоксикозу. Надходження до загального кровоплину продуктів руйнування м'язів призводить до розвитку поліорганних порушень і серйозних порушень гомеостазу, часто із загрозою для життя хворого. Переміщення рідини до пошкоджених міоцитів призводить, з одного боку, до гіповолемії, а з іншого – до синдрому фасційних порожнин, і здатне посилити патологічні м'язові пошкодження.

**Растелуми** – міцні конічні шипи.

**Ретина** (retina) – те саме, що сітківка - внутрішня світлочутлива оболонка ока, у якій розміщені фоторецептори – світлочутливі клітини.

**Ретинула** – група клітин ретини (переважно 5 клітин), що ізольовані від інших таких самих груп клітин шаром пігменту.

**Сигілли** (sigillum) – круглі поглиблення на зовнішній стороні павука, які показують, де прикріплений внутрішній м'яз, зокрема на грудині у деяких Mygalomorphae та на спині у деяких Araneomorphae.

**Синантропи** або синантропні види – види тварин, що живуть поруч із людиною в її оселі або в безпосередній близькості до осель людини. Життєві цикли цих тварин пристосовано до умов, створених або видозмінених людиною.

**Синапоморфія** – схожість декількох порівнюваних груп за похідним станом ознаки.

**Скопула** (scorula) – щільна щіточка потовщених волосків вентральної сторони передлапки і лапки павуків.

**Соміти** – сегменти тіла, що формуються під час ембріонального розвитку.

**Спермапозитор** – статевий орган самців косариків, є інтромітентним органом, якого немає в інших павукоподібних. Він складається з довгого стовбура (truncus) і кінцевої капсули, яка називається головкою, що містить стилус і еякуляційну протоку. Він може мати від одного до трьох м'язів або не мати жодного, як у спеціалізованій лінії Grassatores, де пеніс керується тиском гемолімфи.

**Сперматофор** – капсула з досить щільною оболонкою, що містить порцію сперми. Сперматофори призначені для захисту сперми від агресивного зовнішнього середовища. Утворюються при перехідній формі від зовнішнього до внутрішнього запліднення, коли запліднення відбувається у вигляді передачі сперматофору або підбиранням самками сперматофорів, які самці лишають на субстраті.

**Стабілімент** – широка пряма або зигзагоподібна (іноді пухнаста) стрічка з густої білої павутини, служить для маскування павука і зустрічається в тих видів, що все життя живуть в центрі тенет.

**Стенохронні** види – види, що мають один період копуляції на рік – весною або на початку літа.

**Стерніт** – нижнє напівкільце сегмента тіла членистоногих.

**Стомотека** – ротовий апарат косариків, утворена відростками тазиків педипальп і першої пари ніжок.

**Стигма** – отвір, яким відкривається трахейна дихальна система назовні.

**Стридуляційний апарат** – орган у членистоногих, що здатний виробляти звуки.

**Стридуляція** – утворення звуків з метою сигналізації і спілкування.

**Тагма** (грец. τάγμα, мн. tagmata – τάγματα – тіло солдатів; батальйон) – це спеціалізоване угруповання кількох сегментів або метамерів у когерентно функціональну морфологічну одиницю. Сегменти всередині тагми можуть бути або зрощеними або з'єднаними таким чином, що вони можуть бути взаємно рухомими.

**Таксон** (від лат. taxis — розташування) — одиниця класифікації; елемент таксономії, група в класифікації, рівень таксономічного рангу використовуваний в біологічній класифікації.

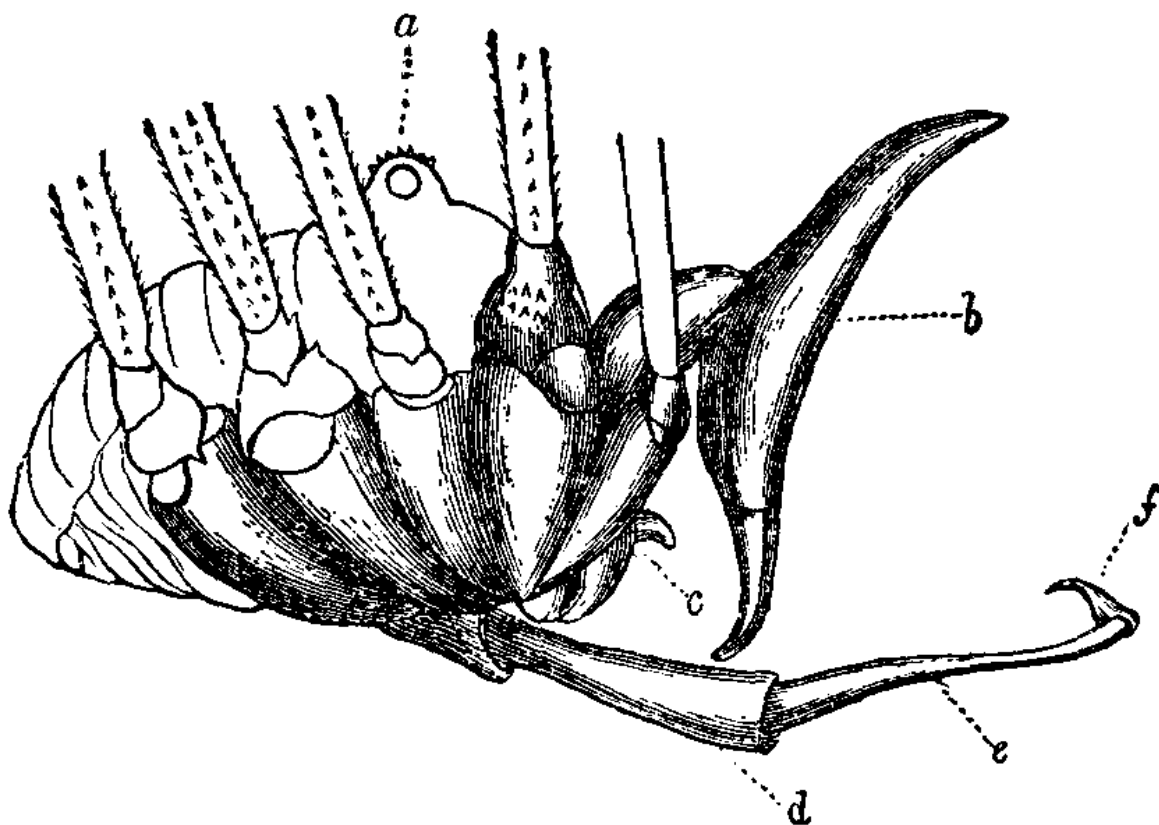


Рис. 400. Спермапозитор косариків. Будова спермапозитора косарика *Phalangium cornutum* Linnaeus, 1767. d - оболонка спермапозитора; e – пеніс; f – головка.

**Танатоз** (дав.-гр. Θάνατος, бог смерті) — рефлекторна чи поведінкова реакція деяких тварин, при якій організм імітує власну смерть, зазвичай з метою уникнути нападу з боку хижака, зрідка з метою агресивної мімікрії.

**Тектум** – передня частина головної лопаті.

**Тельсон** – хвостовий придаток. Тельсон скорпіонів називають ще несправжнім тельсоном, бо він не гомологічний тельсону ракоподібних. У скорпіонів останній (шостий) відділ метасоми, ймовірно, є лише частиною анальної лопаті, оскільки анальний отвір знаходиться у них на останньому (п'ятому) сегменті метасоми.

**Тентакль** – щупальце (часто членисте) педипальп.

**Тергіт** – верхнє напівкінце сегмента тіла членистоногих.

**Трихоботрії** – чутливі хети (волоски) павукоподібних, що сприймають коливання.

**Троглобіонти** – види, що населяють печери.

**Унівольтні види** – види, що розмножуються один раз на рік.

**Хели** - клішовидні органи на кінці деяких кінцівок деяких членистоногих, зокрема скорпіонів. Назва походить від давньогрецького  $\chi\eta\lambda\acute{\eta}$  через новолатинське *chela*. Ноги, на яких є хели, ще називаються хеліпедами. Інша назва - кігті, тому що більшість хел вигнуті та мають гострий кінець, як кіготь. Хели можуть бути присутніми на кінчиках ніг членистоногих, а також на їхніх педипальпах. Хели відрізняються від хеліцер павуків тим, що вони не містять отруйних залоз і не можуть поширювати отруту.

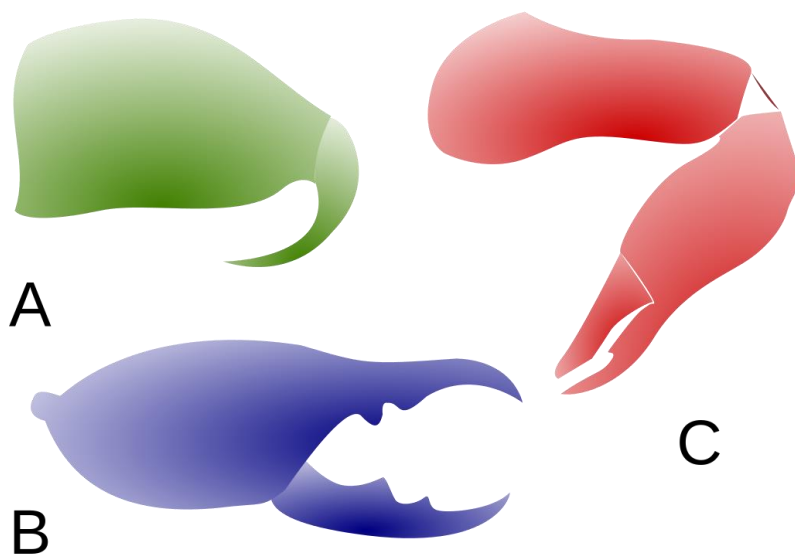


Рис. 401. Різні форми хеліцер: А — двочленикові, у формі підклішень (павуки), В — двочленикові, у формі клішень (сольпуги), С — трьохчленикові, у формі клішень (косаріки).

**Хеліцери** (*chelicerae*, від дав.-гр.  $\chi\eta\lambda\acute{\eta}$  — «клішня», «щелепна кістка» +  $\kappa\acute{\epsilon}\rho\alpha\varsigma$  — «ріг») – перша пара головних кінцівок у членистоногих павукоподібних хеліцерових, що використовується як щелепи для захоплення та розривання здобичі. Складається з 2 – 3 члеників та часто закінчуються клішнею (примітивні хеліцерові). Хеліцери гомологічні антенам ракоподібних. Гачкоподібними хеліцерами павук хапає свою жертву. У середині хеліцер є канал, по якому з отруйних залоз, які розташовані біля основи хеліцер, у тіло жертви надходить травний сік.

**Хети** – придатки шкіри комах, рухомі волоски.

**Хінони** (від італ. *China*, ісп. *Quina* – кора) — циклічні карбонільні сполуки, у яких відсутній ароматичний характер, але їх легко отримують з ароматичних сполук або інших продуктів.

**Хітин** (хімічна назва: полі-N-ацетил-D-глюкозо-2-амін) — азотовмісний полісахарид, що хімічно дуже схожий з целюлозою, лише замість гідроксила (—ОН) на кожному кільці (мономері) із 6 атомів Карбону розташована аміногрупа, в якій один з двох атомів Гідрогену заміщений на ацетильну групу. Вперше був виділений із зовнішніх оболонок тарантулів.

**Факультативні паразити** – паразити, що здатні існувати без господаря, їх паразитизм періодичний, випадковий або тимчасовий.



**Феромони** (грец. φέρω — «нести» + ορμόνη — «спонукати, викликати») — біологічно активні речовини, продукти зовнішньої секреції, які виділяють тварини. Є засобами сигналізації між особинами певної популяції (сім'ї). Розрізняють статеві феромони, феромони страху тощо.

**Фіброїн** – фібрилярний білок, що виділяється, зокрема, павукоподібними, складає основу ниток павутини. Фіброїн є гетеродимером, утвореним двома білковими ланцюгами - важким масою 200-500 kDa (H-фіброїн) і легким ~25 kDa (L-фіброїн). Його первинна структура однакова в H- і L-субодиниць і складається з амінокислотної послідовності, що повторюється (Gly-Ser-Gly-Ala-Gly-Ala)<sub>n</sub>. У свою чергу, амінокислотні послідовності, що повторюються, утворюють антипаралельні складчасті β-шари, пов'язані водневими зв'язками. Ця структура зумовлює високу межу міцності ниток павутин та шовку. Більш міцний, ніж кевлар, фіброїн ще й високо еластичний.

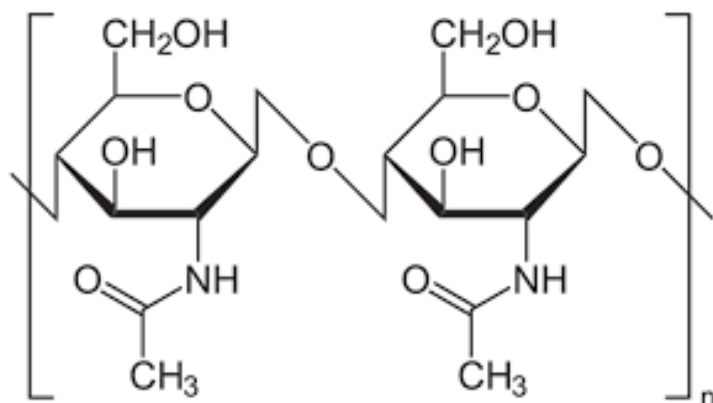


Рис. 402. Структурна хімічна формула хітину.

**Форезія** – тип біотичних взаємин живих організмів, коли один вид живих організмів використовує інший вид в якості транспортного засобу для поширення.

**Фосоріальні види** – риючі види тварин.

**Цимбіум** (cymbium) – видозміна останнього членика педипальп, що характерна тільки для статевозрілих самців павуків. Використовується в процесі копуляції для перенесення сперми в статевий отвір самки.

**Цитотоксини** – специфічні речовини, в тому числі антитіла, що спрямовано діють на окремі клітини.

## Література

1. Ажеганова Н. С. Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зоны СССР. – Ленинград: Наука, 1968. – 149 с.
2. Ажеганова Н. С., Горшков П. К. Пауки из нор млекопитающих Вожско-Камского заповедника // Ученые записки Пермского педагогического института. – Пермь, 1973. – Т. 109. – С. 61 – 68.
3. Андреева Е. М. Пауки Таджикистана. Фауна и зонально-экологическое распределение. - Душанбе: Дониш, 1976. - 193 с.
4. Ашикбаев Н. З. Пауки в биоценозе люцернового поля // Экология вредителей и болезни растений в Казахстане и меры борьбы с ними. - Алма-Ата, 1980. - С. 26 - 29.
5. Брушнівська Л. Павуки (Aranei) в складі рухливої мезофауни деяких парків м. Чернівці / Л. Брушнівська, І. Ярошинський, М. Федоряк // Вісник Прикарпатського нац. ун-ту імені Василя Стефаника. Серія Біологія. – Івано-Франківськ: Гостинець, 2007. – Вип. VII-VIII – С. 161-164.
6. Брушнівська Л. В. До питання про застосування структури угруповань павуків (Araneae) у біомоніторингових дослідженнях стану урбоекосистем / Л.В. Брушнівська, М.М. Федоряк // Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). – Чернівці: Чернівецький національний університет, 2009. – Т. 1, Вип. 1. – С. 35-39.
7. Бублик І. М. До екології павуків (Aranei) екосистем Передкарпаття // Вісн. Львів. унту. Сер. біол. – 1981. – 12. – С. 86 - 91.
8. Буров В. Н., Заева И. П., Титова Э. В. Выявление трофических связей членистоногих с вредной черепашкой с помощью серологического и радиоизотопного методов // Тез. докл. 26-е ежегодн. чтение памяти Н. А. Холодковского. - Л.: Наука, 1974. - С. 69 - 81.
9. Волянская В. А. Ядовитый паук - каракурт в Одесской области. - Одесс. сан. - эпидем. станция, 1958. - 8 с.
10. Гірна А. Я. Рідкісні та маловідомі види павуків Волинського Полісся (Україна) // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. - Львів, 2021. - 37 - С. 215 - 222.
11. Гірна А. Павуки вторинних екосистем Шацького національного природного парку // Екологічні проблеми навколишнього середовища та раціонального природокористування в контексті сталого розвитку: збірник матеріалів III Міжн. наук.-практ. конф., присв. пам'яті д.с.-г.н., проф. Ю.В. Пилипенка (22-23 жовтня 2020 року). – Херсон : "ОЛДІ-ПЛЮС", 2020. – С. 168 - 170.
12. Гірна А. Я. Фауна павуків (Arachnida, Aranei) ясеневих дібров Верхньодніпровської рівнини // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2005. – 21.– С. 101–108.
13. Гірна А. Я. Видове різноманіття павуків (Arachnida, Aranei) підстилки ясеневодубових лісів Верхньодніпровської рівнини // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2003. – 5. – С. 223–227.
14. Гирна А. Я. Структурная организация сообществ пауков подстилки пойменных ясеневых дубрав Верхнеднепровской равнины // Сборник трудов Восьмой международной Пущинской конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (17 – 21 мая 2004). – Пущино, 2004. – С. 195.
15. Гірна А. Я. Трансформація угруповань павуків під впливом зміни умов зволоження лісової екосистеми // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: Матеріали III Міжнародної наук., конференції (4-6 жовтня 2005). – Дніпропетровськ, 2005. – С. 186–187.
16. Гірна А. Я. Антропогенна динаміка угруповань павуків (Aranei) ясеневодубових лісів Верхньодніпровської рівнини. Автореферат дис. ... к.б.н. Дніпропетровськ, 2006. - 20 с.
17. Гірна А. Я. Початковий етап інвентаризації фауни павуків природоохоронних територій Львівської області / А. Я. Гірна // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. - 2010. - Т. 1(8), № 1. - С. 215 - 226.

18. Гірна А., Леснік В. Нові знахідки павука *Dolomedes plantarius* Clerck, 1757 на Волинському Поліссі / Матер. міжнар. зоологічної конференції "Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій" м. Львів-Шацьк (12-15 вересня, 2019 року). – Львів, 2019. – С. 44 - 45.
19. Гірна А., Леснік В. Аранеокомплекси річищ водотоків басейну Верхнього Дністра // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – Вип. 29. – С. 118–126.
20. Гірна А. Я., Жукавець Є. М., Леснік В. В., Шидловський І. В. Матеріали до фауни павуків Передкарпаття за результатами ревізії колекції зоологічного музею Львівського національного університету // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2011. – Т. 2(9), № 1. С. 257 - 270.
21. Гірна А. Я. Антропогенно зумовлені зміни видового складу і структури угруповань павуків лучно-степових екосистем Гологірського пасма (Північно-Західне Поділля) / А. Я. Гірна // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 85-102.
22. Гнелица В. А. Пауки Шацького національного природного парка, сем. Linyphiidae // Заповідна справа в Україні, 2012. - № 18(1–2). – С. 91 – 95.
23. Евтушенко К. В. Видовой состав и биотопическое распределение пауков (Aranei) Черниговского Полесья // Ред. журн. вестн. зоологии АН УССР. – К., 1991. – 19 с.
24. Евтушенко К. В. Пауки северной части Киевского Полесья // Вестн. зоологии. – 1991. – № 3. – С. 79 - 80.
25. Евтушенко К.В. К изучению пауков (Aranei) Новгород-Северского Полесья // Ред. журн. Вестн. зоологии АН Украины. – Киев, 1992. – 13 с.
26. Евтушенко К.В. К изучению пауков Волынского Полесья // Ред. ж. Вестн. зоологии АН Украины. – Киев, 1992. – 13 с.
27. Евтушенко К. В. Новый вид пауков рода *Dactylopisthes* (Aranei, Linyphiidae) из южной Украины // Вестник зоологии. 1992. - №5. - С. 79 - 81.
28. Евтушенко К. В., Дымань Т. М., Яценко С. А. К изучению пауков (Aranei) агроценозов Киевской области // Укр. ентомол. журн. – 2012. – 1 (4) – С. 16 - 25.
29. Евтушенко К. В. Павуки (Aranei) Шацького національного природного парку / К. В. Євтушенко // Шацький національний парк. Наукові дослідження 1983-1993 рр. - Ковель: Світязь, 1993 (1996). – С. 221 – 235.
30. Євтушенко К. В. Структура угруповань павуків (Aranei) пригрунтового ярусу чотирьох типових біотопів Шацького національного природного парку / К. В. Євтушенко // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – 2013. – С. 124 – 130.
31. Ковблюк Н. М. Распространение каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (Aranei, Theridiidae) из Крыма // Вестник зоологии. 2000 - Т. 2, №14. - С. 37 - 41.
32. Ковблюк Н. М. Малоизвестные виды рода *Zelotes* (Aranei, Gnaphosidae) из Крыма // Вестник зоологии. 2005 а. - Т. 39, №5. - С. 3 - 14.
33. Ковблюк Н. М. Пауки семейства Gnaphosidae (Arachnida, Aranei) фауны Крыма: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Симферополь., 2005. - 24 с.
34. Ковблюк Н. М., Кастрыгина З. А. Обновлённый каталог пауков (Arachnida: Aranei) Крыма // Українська ентомофауністика. – 2015. – Т. 6, № 2. – С. 1 – 81.
35. Краснобаев Ю. П. Каталог пауков (Aranei) среднего Поволжья. – Самара, 2004. – 214 с.
36. Ланге А. Б. Подтип Хелицероые (Chelicerata) // Жизнь животных. Том 3. Членистоногие: трилобиты, хелицероые, трахейнодышащие. Онихофоры / под ред. М. С. Гилярова, Ф. Н. Правдина, гл. ред. В. Е. Соколов. — 2-е изд. — М.: Просвещение, 1984. — С. 70. — 463 с.
37. Леготай М. В. Пауки на пшеничных полях Закарпаття // Энтомофаги вредителей растений. - Кишинев, 1980. - С. 84 - 87.
38. Леготай М. В., Тарасюк Г. Д. Экологическое распределение арахнофауны Прикарпаття // Экол. насекомых и др. наземных беспозвоночных Сов. Карпат: Матер. межвузовск. конф. (окт. 1964). – Ужгород: Ужгородск. ун-т, Закарпатск. фил. ВЭО, 1964. – С. 54 - 59.

39. Леготай М. В. Пауки Украинских Карпат : Автореф. ... дисс. канд. биол. наук : 03.00.08 /Леготай Мария Васильевна. – Харьков, 1973.– 21 с.
40. Леготай М. В. Материалы по фауне пауков (Arachnida, Aranei) Закарпатья / М. В. Леготай // Фауна и экология пауков и скорпионов: [арахнологический сборник]. – М. : Наука, 1989. – С. 16 – 30.
41. Микитюк В. Ф. Комплексы пауков пшеничных полей юга Украины // Биоценоз пшеничного поля. - М.: Наука, 1986. - С. 84 - 87.
42. Микитюк В. Ф. Пауки в агроценозах Северного Причерноморья. Сб.Формирование животного и микробного населения агроценозов. - М.: Наука, 1982. - С.66.
43. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М. : Мир, 1992. – 184 с.
44. Назаренко С. В. Каракурт в Херсонской области (в помощь учителю биологии). - Цюрупинск, 1982. - С. 1 - 7. 12. Перелишина В. И. Материалы для фауны пауков западных и юго-западных частей Восточной Европы // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. - 1930. - Т. 31, вып. 3 - 4. - С. 356 - 391.
45. Національний атлас України / НАН України, Інститут географії, Державна служба геодезії, картографії та кадастру; голов. ред. Національного атласу України Л. Г. Руденко; голова ред. кол. Б. Є. Патон. – К.: ДНВП «Картографія», 2007. – 435 с.
46. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
47. Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України / Поліщук В. В. - Київ: Наукова думка, 1974. - 274 с.
48. Положенцев П. А., Акимцева Н. А. Пауки (Aranei) лесных стаций Закарпатья // Энтомол. обозр. – 1980. – Т. 59, вып.2. – С. 448 – 450.
49. Полчанинова Н. Ю. Сравнительная характеристика фауны пауков степей Левобережной Украины // Новости фаунистики и систематики. - К., 1990. - С. 163 - 167. 122.
50. Пономарев А. В., Прокопенко Е. В., Шматко В. Ю. Новые и интересные находки пауков (Arachnida: Aranei) на юго-востоке русской равнины // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург, 2017. - Т. 88(1). – С. 103 – 117.
51. Прокопенко Е. В. Особенности комплексов пауков на породных отвалах города Донецка // Изв. Харьков, энтомол. о-ва,- 1999. - Т. 7, вып. 22. - С. 71 - 77.
52. Прокопенко Е. В. О находке *Plexippoides flavescens* (Aranei, Salticidae) // Вестник зоологии. 2003. - Т. 37, № 5. - С. 14.
53. Прокопенко Е. В. К изучению фауны пауков (Aranei) Карпатского биосферного заповедника // Праці наукової конференції Донецького національного університету за підсумками науково-дослідної роботи за період 1999 - 2000 рр. (Секція біологічних наук) (18-20 квітня 2001 р.) Донецьк. – 2001. – С. 15 - 16.
54. Прокопенко Е. В. К изучению фауны пауков (Aranei) Карпатского биосферного заповедника // Міжнародна науково-практична конференція «Гори і люди» – Рахів, 2002. – С. 448 - 452.
55. Прокопенко Е. В. К изучению аранеофауны Карпат // Тези доповідей IV з'їзду Українського ентомологічного товариства. Біла Церква, 2003. – С. 91-92.
56. Пульвер К. И. Опыт борьбы с ядовитым пауком каракутом (*Latrodectus tredecimguttatus* Rossi) // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. -1961. - С. 743 - 746.
57. Россиков К. Н. Ядовитый паук каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus* Rossi s. kara-kurt) / Россиков К. Н - С.-Пб.: Тип.. Меркушева, 1904. - 230 с.
58. Сейфуллина Р. Р. Пауки (Arachnida, Aranei) в агроценозах: Обзор / Сейфуллина Р. Р. -М.: Иад-во МГУ, 2003. - 50 с.
59. Сейфулина Р. Р., Карцев В. М. Пауки средней полосы России: Атлас-определитель. — М.: Фитон, 2011. — С. 112.



60. Сингаевский Е. Н. К изучению фауны пауков (Arachnida, Aranei) Каневского природного заповедника / Е. Н. Сингаевский // Заповідна справа в Україні. – Том 16, Випуск 2. – 2010. – С. 91 – 94.
61. Сінгаєвський Є.М. Павуки (Arachnida, Aranei) Середнього Придніпров'я України: фауна та екологія. – Автореф. дисс. на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2014. – 21 с.
62. Сінгаєвський Е. Н. Аннотированный список видов пауков (Arachnida, Aranei) Пирятинского национального природного парка (Полтавская область, Украина) // Заповідна справа. – 2014. – (1) 20. – С. 76 - 83.
63. Спасский С. А. Материалы к фауне пауков Таврической губернии // Изв. Дон. ин-та с/х и мелиор. - 1927. - 77. - С. 66 - 80.
64. Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР / Тыщенко В. П. - М.: Наука, 1971. - 235 с.
65. Харитонов Д. Е. Каталог русских пауков / Харитонов Д. Е.. - Л.: Изд-во АН ССР, 1932. - 206 с.
66. Харитонов Д. Е. Дополнение к каталогу русских пауков // Уч. зап. Перм, ун-та. - 1936. - 2, вып. 1. - С. 167 - 225.
67. Харитонов Д. Е. Обзор пауков семейства Dysderidae фауны СССР // Учёные записки Молотовского университета. - 1956. - 10, вып. 1. - С. 17 - 39.
68. Фасулати К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. – М.: Высшая школа, 1971. – 424 с.
69. Федоряк М. М. Угруповання павуків (Aranei) житлових приміщень міста Чернівці / М. М. Федоряк, Л. В. Брушнівська // Науковий вісник Чернівецького університету: зб. наук. праць. – Чернівці: Рута, 2005. – Вип. 260: Біологія – С. 278-282.
70. Федоряк М. *Spermophora senoculata* (Pholcidae, Aranei) – новий вид павуків для урбофауни м. Чернівці / М. Федоряк, Л. Брушнівська // Вісник Прикарпатського нац. ун-ту імені Василя Стефаника. Серія Біологія. – Івано-Франківськ: Гостинець, 2007. – Вип. VII-VIII – С. 158-161.
71. Федоряк М. М. Предварительные данные о распространении *Pholcus alticeps* (Aranei: Pholcidae) в Украине и на сопредельных территориях // Фундаментальные аспекты биологии в решении актуальных экологических проблем: Матер. Межд. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения К.В. Горбунова (10-12 декабря 2008 г.) – Астрахань: ООО "КПЦ "ПолиграфКом", 2008. – С. 243 - 246.
72. Федоряк М. М. Павуки-герпетобіонти парку-пам'ятки садово-паркового мистецтва "Жовтневий" м. Чернівці / М.М. Федоряк, Л.В. Брушнівська // Природничий альманах. Біологічні науки: зб. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2008. – Вип. 11. – С. 164-171.
73. Федоряк М. М. Сообщества пауков (Aranei) помещений некоторых предприятий и жилых домов центрального ландшафтного района г. Черновцы / М.М. Федоряк, Л.В. Брушнівська // Научные ведомости Белгородского Государственного Университета. – 2009. – № 3 (58). – Вып. 8. – С. 54-58.
74. Федоряк М. М. Трансформація угруповань павуків-герпетобіонтів як індикатор техногенного забруднення урбоєкосистем (на прикладі м. Чернівці) / М.М. Федоряк, Л.В. Брушнівська, С.С. Руденко // Доповіді Національної академії наук України. – 2010. – № 4. – С. 198 - 204.
75. Федоряк М. М., Жук А. В., Москалик Г. Н. та ін. Павуки (Araneae) деяких біотопів Національного природного парку «Дністровський Каньйон» // Biological systems. – 2018. - Vol. 10. Is. 2. – P. 130 – 138.
76. Федоряк М.М. Видовий склад та аналіз структури населення павуків (Arachnida, Aranei) прибережних біотопів с. Долішній Шепіт Вижицького району (Чернівецька область) / М. М. Федоряк // Наукові основи збереження біотичної різноманітності /

- Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України. – Випуск 4: – Львів: Ліга-Прес, 2003. – С. 157 – 163.
77. Федоряк М. М. Пауки (Araneae) в составе епигейной мезофауны садов с разной пестицидной нагрузкой Черновицкой области (Украина) / М. М. Федоряк, С. С. Руденко, Т. Г. Турун // Экологический мониторинг и биоразнообразие. – 2015. – № 3(10). – С. 95–99.
  78. Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа / Ю. И. Чернов // Методы почвенно-зоол. исслед. – М.: Наука, 1975. – С. 160 – 216. 3.
  79. Чумак В. О., Дербаль О. Ф., Різун В. Б., Прокопенко О. В., Косьяненко О. В. Фауністичне різноманіття узлісся ялинового лісу // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2007. - Випуск 18. – С. 72 – 82.
  80. Яворницький В.І. Угруповання ґрунтових безхребетних як структурно- функціональний елемент похідних смеречняків Сколівських Бескидів / Яворницький В. І., Яворницька І. В. // Наук. зап. Державного природознавч. музею. – Львів, – 2008. – Вип. 24. – С. 185–193.
  81. Alderweierldt Prey H-lection and prey capture strategies of inypiid spiders in high-input agricultural fields // Bull. Br. Arachn. Soc. - 1994. - V. 9. - P. 300 - 308.
  82. Chyzer C., Kulczyński W. Araneae Hungariae. T. II. – Budapest: Academia Scientarum Hungaricae, 1897. – P. 147 - 366.
  83. Esyunin S.L., Golovatch S.I., Penev L.D. The fauna and zoogeography of spiders inhabiting oak forests of the East European Plain (Arachnida: Araneae) // Ver. nat.-med. Verein Innsbruck. – 1993. – Bd. 80. – S. 175 – 249.
  84. Fuhn E., Niculescu-Burlacu F. Fauna republicii socialiste Romania Licosidae. - Bucuresti: 1971. - V. 3. - P. 238.
  85. Gajdoš P., Svatoň J., Svoboda K. Catalogue of Slovakian Spiders. – Bratislava: Ustav krajinej ekológie Slovenskej akademie vied, 1999. – 337 p.
  86. Gonzalo Giribet On the identity of Pettalus cimiciformis and P. brevicauda (Opiliones, Pettalidae) from Sri Lanka // Journal of Arachnology. – 2009. - № 36. – P. 199 – 201.
  87. Grimm U. Die Gnaphosidae Mitteleuropas (Arachnida, Araneae). – Hamburg: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins, 1985. – H. 26. – S. 1 - 318.
  88. Gromov A. V. Four new species of the genus Karschia Walter, 1889 (Arachnida, Solifugae, Karschiidae) from Central Asia // European arachnology. – 2003. – N 1. – P. 83 – 92.
  89. Hollá K., Šestáková A., Holecová M., Šebestová M. On the new record of the sheet-web spider Erigonoplus foveatus comb. nov. from Slovakia, with comments on Erigonoplus simplex (Araneae: Linyphiidae) // Arachnologische Mitteilungen. – 2016. – 51. – S. 80-84.
  90. Kethley JB. 1982. Endeostigmata. pp. 118-120, In: Parker SP (ed.) Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw-Hill, NY.
  91. Koch L. Beiträge zur Kenntniss der Arachnidenfauna Galiziens. – Kraków, 1870. – 56 s.
  92. Kulczynski W. Przegląd krytyczny pajaków z rodziny Attoidae żyjących w Galicyi // Rozpr. i Spraw. Wydz. matem.-przyr. Akad. Umiej. – Kraków, 1884. – T. 12. – S. 136-232.
  93. Lissner J. A new synonym of Lathys heterophthalma Kulczyński, 1891 (Araneae: Dictynidae) // Arthropoda Selecta. – 2016. – 25. – P. 395 - 398.
  94. Luczak J. Spider in agrocenozes // Pol. Ecol. Stud. - V. 5. - P. 151 - 200. 28. Kiritani K. Recent progress in pest management for rice in Japan // Japan is Agric. Res. Quart. - 1977. — V. 11.- P . 40 - 49.
  95. Maddison Wayne P. A phylogenetic classification of jumping spiders (Araneae: Salticidae) (англ.) // Journal of Arachnology. — American Arachnological Society. — Vol. 43, no. 3. — P. 231 - 292.
  96. Marusik Y.M., Koponen S., Fritzén N.R. On two sibling Lathys species (Araneae, Dictynidae) from northern Europe // ZooKeys. – 2009. – 16. – P. 181-195.
  97. Mikhailov K. G. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the territories the former Soviet Union. Addendum 1. / Mikhailov K. G. – Moscow: KMK Scientific Press, 1998. – 50 p.

98. Muster C., Michalik P. Cryptic diversity in ant-mimic *Micaria* spiders (Araneae, Gnaphosidae) and a tribute to early naturalists // *Zoologica Scripta*. – 2020. – V. 49. – P. 197 - 209.
99. Nentwig W. Nonwebbuilding spiders pre specialists or generalists // *Oecol.* - 1986. - V. 68, № 4. - P. 595 - 600.
100. Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hanggi A., Kropf C. Spiders of Europe. Version 5. - 2018.
101. Nowicki M. Zapiski fauniczne // *Spraw. Kom. Fیزیogr.* – Kraków, 1869. – T. 3. – S. 145-152.
102. Nowicki M. Zapiski fauniczne // *Spraw. Kom. Fیزیogr.* – Kraków, 1870. – T. 4. – S. 15-19.
103. Nyffeler M., Edwards G. B., Krysko Kenneth L. A vertebrate-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Florida, USA // *Journal of Arachnology*. — 2017. — Vol. 45, iss. 2. — P. 238 — 241.
104. Penev L. D., Esjunin S. L., Golovatch S. I. Species diversity versus species composition in relation to climate and habitat variation: a case study on spider assemblages (Aranei) of the East European oak forest // *Arthropoda Selecta*. – 1994. – 3 (1 - 2). – P. 65 – 99.
105. Platnik N. The world spider catalog, version 12.5. / N. Platnik. – American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog>. – 01.10.2012.
106. Polchaninova N. Y., Prokopenko E. V. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine. Addendum 1. 2013– 2016 // *Arthropoda Selecta*. – 2017, Supplement 4. – P. 1 - 115.
107. Prokopenko E. V. A case study of the herb-dwelling spider assemblages (Aranei) in a meadow under the power transmission lines in Ukrainian Carpathians / E. V. Prokopenko // *Vestnik zoologii* / – 2015. – 49.1. – P. 87–94
108. Prószyński J., Staręga W. Pająki-Aranei // *Katalog Fauny Polski*. – 1971. – 33. – S. 1-382.
109. Reuter E. Zur Morphologie und Ontogenie der acariden mit besonderer Berücksichtigung von *Pendiculopsis graminum* (E. Reut.). *Acta Societatis Scientiarum Fennicae*. - 1909. - 36 (4). – P. 1 – 287.
110. Rierchert S. E., Provencher Z., Lawrence K. The potential of spiders to exhibit stable equilibrium point control of prey. Test of two criteria // *Ecol. Appl.* - 1999. - V. 9. - P. 625 - 629.
111. Roșca A. Fauna araneelor din Bucovina (sistematica, ecologia și raspândirea geografică) // *Buletinul Facultatii de Stiinte din Cernauti*. – 1936. – 10. – P. 123-216.
112. Rozwałka R., Renn K., Sienkiewicz P. Pająki Araneae i kosarze Opiliones Lednickiego Parku Krajobrazowego (I) // *Przegląd Przyrodniczy*. – 2014. – 25. – S. 42-63.
113. Rypstra A. L., Carter P. E. The web-spider community of soybean agroecosystems in southwestern Ohio // *J. Arachnol.* - 1995.-V. 23. - P. 135 - 144.
114. Solpugidae Leach, 1815. World Solifugae Catalog. Natural History Museum Bern. 2023. Retrieved 1 January 2023.
115. Staręga W., Błaszak C., Rafalski J. Arachnida. Pajęczaki // *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. – Kraków: Instytut Ochrony Przyrody PAN, 2002. – S. 133-140.
116. Stöcker G. Ein modell der dominanzstruktur und seine anwendung / G. Stöcker A. Bergmann // *Arch. Naturschutz u. Landschaftforsch.* – 1977. – Vol. 17, No 1. – P. 1–26
117. Thorell T. Verzeichniss siidrussischer Spinnen. *Horae Soc. Entomol. Ross.* - 1875 a. - V. 11. - P. 39 - 122.
118. Thorell T. Descriptions of several European and North - African spiders // *Kundl. Svenska Vetensk. - Akad. Handl.* - 1875. - Bd. 13, № 5. - P. 1 - 204.
119. Wajgiel L. Spis pajaków // *Sprawozdanie Komisji fizyograficznej c.k. Towarzystwa naukowego Krakowskiego: Materyały do fizyografii Galicyi*. – Kraków, 1867. – T. 1. – S. 138-141.
120. Wajgiel L. Pajęczaki galicyjskie (Arachnoidea Haliciae). – Kołomyia, 1874. – 36 s.
121. Woźny M., Czajka M. Pająki (Aranei) Lwowa i jego okolic // *Acta Univ. Wratislaviensis*. – *Prace Zool.* – 1993. – V. 26, № 1496. – S. 65 - 84.

## Зміст

<b>Вступ</b>	5
<b>Предмет арахнології</b>	5
Місце арахнології серед природничих наук	5
Напрямки і галузі сучасної арахнології	5
Актуальність арахнології	6
Різноманітність павукоподібних	8
Історія арахнології	8
Арахнофобія	17
Сучасна класифікація класу павукоподібних (Arachnida) (до ряду)	18
<b>Загальна характеристика класу павукоподібні (Arachnida)</b>	19
Морфологія павукоподібних	19
Анатомія павукоподібних	26
Біологія розмноження та індивідуального розвитку павукоподібних	37
<b>Ряд Скорпіони (Scorpiones)</b>	42
Етимологія назви	44
Еволюція скорпіонів	44
Філогенія	44
Таксономія	45
Поширення	46
Морфологія та анатомія скорпіонів	46
Цефалоторакс	46
Мезосома	47
Метасома	49
Біологія скорпіонів	49
Вороги скорпіонів і їх захист	50
Живлення	50
Спарювання	51
Народження і розвиток	52
Флуоресценція скорпіонів	53
Скорпіони і людина	54
Родина Псевдохактіди (Pseudochactidae)	55
Родина Бутіди (Buthidae)	57
Родина Мікрохарміди (Microcharmidae)	59
Родина Херіліди (Chaerilidae)	59
Родина Акравіди (Akravidae)	60
Родина Белізаріїди (Belisariidae)	61
Родина Хактіди (Chactidae)	61
Родина Еускорпіїди (Euscorpidae)	62
Родина Суперстігоніїди (Superstitioniidae)	63
Родина Вейовіди (Vaejovidae)	64
Родина Карабоктоніди (Caraboctonidae)	65
Родина Юріди (Iuridae)	66
Родина Ботріуріди (Bothriuridae)	67
Родина Геміскорпіїди (Hemiscorpiidae)	68
Родина Гормуріди (Hormuridae)	71
Родина Ругодентіди (Rugodentidae)	71
Родина Скорпіоніди (Scorpionidae)	72



Родина Діплоцентриди (Diplocentridae)	73
Родина Гетероскорпіоніди (Heteroscorpionidae)	74
Родина † Centromachidae	75
<b>Ряд Сольпуги (Solifugae)</b>	75
Особливості морфології	75
Поведінка сольпуг	78
Класифікація сольпуг	79
Екологія сольпуг	79
Життєвий цикл сольпуг	79
Етимологія назви	80
Сольпуги і людина	80
Родина Аммотрехідові (Ammotrechidae)	80
Родина Церомідові (Ceromidae)	81
Родина Дезіїди (Daesiidae)	82
Родина Еремобатіди (Eremobatidae)	83
Родина Галеоліди (Galeodidae)	83
Родина Гіліппіди (Gylippidae)	84
Родина Гексісоподіди (Hexisopodidae)	84
Родина Каршиєві (Karschiidae)	86
Родина Меланоблоссіди (Melanoblossiidae)	87
Родина Муммуціїди (Mummuciidae)	87
Родина Рагодіди (Rhagodidae)	87
Родина Сольпугіди (Solpugidae)	88
Родина † Protosolpugidae	89
<b>Ряд Теліфони (Thelyphonida)</b>	90
Морфологія та анатомія	90
Розмноження і розвиток	91
Поведінка та екологія	93
Класифікація теліфонів	93
<b>† Ряд Тригонотарбіди (Trigonotarbida)</b>	94
<b>† Ряд Ураранеїди (Uraraneida)</b>	97
<b>Ряд Тартариди (Schizomida)</b>	97
<b>Ряд Рицінулеї (Ricinulei)</b>	99
<b>Ряд Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones)</b>	102
<b>† Ряд Фалангіотарбіди (Phalangiotarbida)</b>	110
<b>Ряд Кененії або Щупальцехідні (Palpigradi)</b>	
<b>Ряд Косарики (Opiliones)</b>	114
Підряд Сурфопфталмі	123
Родина Сіронові (Sironidae)	124
Родина Стілоцелліди (Stylocellidae)	125
Родина Петтатіди (Pettalidae)	125
Родина Троглосіроніди (Troglosironidae)	128

Родина Неоговідні (Neogoveidae)	129
Родина Оговіди (Ogoveidae)	130
Підряд Евпної (Eupnoi)	131
Родина Каддіди (Caddidae)	132
Родина Неопіліонові (Neopilionidae)	132
Родина Глобіпедідові (Globipedidae)	133
Родина Фалангові (Phalangiidae)	134
Родина Протолофідні (Protolophidae)	136
Родина Склеростоматіди (Sclerosomatidae)	136
Підряд Диспної (Dyspnoi)	139
Родина Акропсопіліоніди (Acropsopilionidae)	139
Родина Ішіропсалідіди (Ischyropsalididae)	140
Родина Сабаконіди (Sabaconidae)	140
Родина Тараціди (Taracidae)	140
Родина Дікраноласматіди (Dicranolasmatidae)	140
Родина Немастоматіди (Nemastomatidae)	142
Родина Ніппонопсалідіди (Nipponopsalididae)	143
Родина Трогуліди (Trogulidae)	144
Родина Кладоніхові (Cladonychiidae)	145
Родина Криптомастріди (Cryptomastriidae)	145
Родина Параноніхіди (Paranonychidae)	146
Родина Травунієві (Travuniidae)	147
Родина Синтетоніхіди (Synthetonychiidae)	147
Родина Трієноніхіди (Triaenonychidae)	147
Родина Ассаміїди (Assamiidae)	150
Родина Епаданіди (Epedanidae)	150
Родина Продоктіди (Podoctidae)	152
Родина Агорістеніди (Agoristenidae)	153
Родина Косметіди (Cosmetidae)	153
Родина Кранаєві (Cranidae)	156
Родина Гонілептиди (Gonyleptidae)	156
Родина Манаосбіїди (Manaosbiidae)	158
Родина Метасарціди (Metasarcidae)	158
Родина Отіолептиди (Otilioleptidae)	159
Родина Стигнопсиди (Stygnopsidae)	161
Родина Фалангодіди (Phalangodidae)	161
Родина Біантіди (Biantidae)	162
Родина Самоїди (Samoidae)	164
Родина Стігноматіди (Stygnommatidae)	164
Родина Сандоканіди (Sandokanidae)	165
Родина Ескадабіїди (Escadabiidae)	166
Родина Фіссіфалліїди (Fissiphalliidae)	166
Родина Гуасінієві (Guasiniidae)	166
Родина Ікалептиди (Icaleptidae)	168
Родина Кімуліди (Kimulidae)	168
Родина Залмоксидові (Zalmoxidae)	169
<b>† Ряд Гаптоподи (Haptopoda)</b>	<b>170</b>
<b>Ряд Павуки (Araneae)</b>	<b>172</b>
Основні види отруйних павуків	205
Сучасна класифікація ряду Павуки (Araneae)	213

Підряд Мезотельні павуки (Mesothelae)	214
Родина Ліфістіди (Liphistiidae)	215
† Родина Arthrolycosidae	216
† Родина Arthromygalidae	217
Підряд Opisthothelae	218
Інфраряд Мігаломорфні (Mygalomorphae)	218
Родина Павуки-землерії (Atypidae)	218
Родина Люкові павуки (Antrodiaetidae)	220
Родина Карликові тарантули (Mecicobothriidae)	220
Родина Гексуреліди (Hexurellidae)	220
Родина Мегагексукшиди (Megahecuridae)	220
Родина Актиноподиди (Actinopodidae)	221
Родина Анаміди (Anamidae)	222
Родина Атрациди (Atracidae)	223
Родина Барихеліди (Barychelidae)	225
Родина Беммеріди (Bemmeridae)	226
Родина Ктенізиди (Ctenizidae)	227
Родина Ціртаухеніїди (Cyrtaucheniidae)	228
Родина Павутинники (Dipluridae)	229
Родина Ентіпезіди (Entypesidae)	230
Родина Еваґріди (Euagridae)	230
Родина Евктерізіди (Euctenizidae)	231
Родина Галонопроктіди (Halonoproctidae)	233
Родина Гексателіди (Hexathelidae)	234
Родина Панцирні павуки (Idiopidae)	234
Родина Павуки-сіячі (Ischnothelidae)	235
Родина Макротеліди (Macrothelidae)	236
Родина Мікрогексуріди (Microhexuridae)	237
Родина Мікростигматиди (Microstigmatidae)	237
Родина Деревні люкові павуки (Migidae)	239
Родина Воронкові люкові павуки (Nemesiidae)	239
Родина Лисоногі павуки (Paratropididae)	240
Родина Порротеліди (Porrhothelidae)	240
Родина Пікнотеліди (Pucnothelidae)	242
Родина Золотисті тунельні павуки (Rhytidicolidae)	243
Родина Стазісопіди (Stasimopidae)	243
Родина Павуки-птахоїди (Theraphosidae)	243
Інфраряд Аранеоморфні павуки (Araneomorphae)	246
Родина Абаюрні павуки (Hypochilidae)	246
Родина Дискovidні павуки (Oecobiidae)	247
Родина Оксамитові павуки (Eresidae)	249
Родина Несправжні павуки-вовки (Zoropsidae)	251
Родина Павуки-ткачі (Filistatidae)	252
Родина Амауробіїди (Amaurobiidae)	254
Родина Тітанеціди (Titanocidae)	257
Родина Павутинні ткачі (Dictynidae)	257
Родина Кулеподібні ткачі (Uloboridae)	260
Родина Павуки-пірати (Mimetidae)	262
Родина Павуки-довгоноги (Pholcidae)	264
Родина Піщані павуки (Sicariidae)	266
Родина Павуки-плюваки (Scytodidae)	268
Родина Трубкові павуки (Dysderidae)	270

Родина Трубкаподібні павуки (Segestriidae)	272
Родина Павуки-гобліни (Oonopidae)	274
Родина Павуки-стрибуни (Salticidae)	277
Родина Земляні павуки (Gnaphosidae)	287
Родина Мішечні павуки (Anyphaenidae)	291
Родина Павуки-мисливці (Sparassidae)	293
Родина Павуки-краби (Thomisidae)	296
Родина Рівноногі бокоходи (Philodromidae)	303
Родина Павуки-мішкопряди (Clubionidae)	307
Родина Хейракантіїди (Cheiracanthiidae)	312
Родина Павуки-охоронці (Phrurolithidae)	313
Родина Ліокраніди (Lioсranidae)	313
Родина Павутинники (Theridiidae)	316
Родина Павуки-рисі (Oxyopidae)	324
Родина Павуки-мурахоїди (Zodariidae)	325
Родина Воронкові ткалі (Agelenidae)	327
Родина Карликові листові павуки (Hahniidae)	331
Родина Павуки-вовки (Lycosidae)	332
Родина Павуки-волоцюги (Pisauridae)	338
Родина Павуки-колопряди (Araneidae)	340
Родина Довгощелепні (Tetragnathidae)	348
Родина Трикутні павуки (Arkyidae)	350
Родина Променеві павуки (Theridiosomatidae)	350
Родина Печерні павутинники (Nesticidae)	354
Родина Листові ткачі (Linyphiidae)	356
Родина Павуки-пігмеї (Microphantidae)	367
Родина Анапіди (Anapidae)	371
Родина Павуки-ассассіни (Archaeidae)	373
Родина Архолептонетіди (Archoleptonetidae)	374
Родина Австрохіліди (Austrochilidae)	375
Родина Капоніїди (Caponiidae)	375
Родина Цітероніди (Cithaeronidae)	377
Родина Корінніди (Corinnidae)	377
Родина Ціатоліпіди (Cyatholipidae)	380
Родина Цібеніди (Cybaeidae)	381
Родина Циклоктеніди (Cycloctenidae)	382
Родина Сіткові ловці (Deinopidae)	382
Родина Літоральні павуки (Desidae)	384
Родина Конусопрядильні (Diguetaidae)	386
Родина Дрімусиди (Drymusidae)	386
Родина Галлієнієлліди (Gallieniellidae)	388
Родина Великопазурні павуки (Gradungulidae)	388
Родина Двохвості павуки (Hersiliidae)	389
Родина Гомалоніхіди (Homalonychidae)	390
Родина Гуттоніїди (Huttoniidae)	390
Родина Лампоніди (Lamponidae)	391
Родина Лептонетіди (Leptonetidae)	393
Родина Малькариди (Malkaridae)	394
Родина Мецісмаухеніїди (Mecysmaucheniidae)	394
Родина Мегадіктиніди (Megadictynidae)	394
Родина Мітургіди (Miturgidae)	396
Родина Мірмецікульторіди (Mymecicultoridae)	396



Родина Місменіди (Mysmenidae)	397
Родина Нікодаміди (Nicodamidae)	398
Родина Охіроцератиди (Ochyroceratidae)	399
Родина Орсолобіди (Orsolobidae)	400
Родина Пакулліди (Pacullidae)	400
Родина Пальпоногі (Palpimanidae)	402
Родина Пенестоміди (Penestomidae)	403
Родина Періегопіди (Periegopidae)	404
Родина Фізогленіди (Physoglenidae)	404
Родина Фікселідіди (Phyxelididae)	405
Родина Пімові (Pimoidae)	405
Родина Плектревриди (Plectreuridae)	406
Родина Ґрунтові довгопрядкові павуки (Prodidomidae)	407
Родина Псехріді (Psechridae)	408
Родина Псилодерціди (Psilodercidae)	409
Родина Місячні павуки (Selenopidae)	410
Родина Сенокуліди (Senoculidae)	411
Родина Стенохіліди (Stenochilidae)	411
Родина Павуки-листоноші (Stiphidiidae)	411
Родина Сімфітогнатиди (Symphytognathidae)	414
Родина Синафріді (Synaphridae)	415
Родина Синотаксиди (Synotaxidae)	415
Родина Довгоногі печерники (Telemidae)	417
Родина Броньовані павуки (Tetrablemmidae)	417
Родина Токсопіді (Toxopidae)	418
Родина Павуки-мішечки (Trachelidae)	420
Родина Трахікосміди (Trachycosmidae)	421
Родина Павуки-рибалки (Trechaleidae)	422
Родина Трохантеріїди (Trochanteriidae)	422
Родина Троглорапторіді (Trogloraptoridae)	423
Родина Удубіді (Udubidae)	426
Родина Вірідазіїди (Viridasiidae)	426
Родина Ксеноктеніди (XenocTENidae)	427
<b>Ряд Фрини (Amblypygi)</b>	428
Родина Парахароніди (Paracharontidae)	430
Родина † Вейгольдтініди (Weygoldtinidae)	430
Родина Харініди (Charinidae)	432
Родина Харонтіди (Charontidae)	432
Родина Фриніхіди (Phrynichidae)	434
Родина Фринові (Phrynidae)	435
<b>Підклас Кліщі (Acari)</b>	436
Надряд Акариморфні кліщі (Acariformes)	442
Ряд Саркоптиформні (Sarcoptiformes)	448
Підряд Панцирні кліщі (Oribatida)	450
Підряд Астігматини (Astigmatina)	454
Підряд Ендеостигмати (Endeostigmata)	461
Ряд Тромбідіформні (Trombidiformes)	462
Надродини Cheyletoidea	465
Надродини Tetranychoidae	465
Родина Павутинні кліщі (Tetranychidae)	465

Родина Плоскотілки (Tenuipalpidae)	465
Надродина Eriophyoidea	470
Родина Галові кліщі (Eriophyidae)	470
Надродина Кліщі-червонотілки (Trombea)	472
Родина Trombidiidae	474
Родина Trombiculidae	474
Група Hydrachnellae	474
Родина Halacaridae	476
Надряд Паразитоформні кліщі (Parasitiformes)	477
Ряд Іксодові кліщі (Ixodida)	482
Родина Тверді іксодові кліщі (Ixodidae)	486
Родина М'які іксодові кліщі (Argasidae)	494
Родина Нутталліелліди (Nuttalliellidae)	496
Родина † Дейнокротоніди (Deinocrotonidae)	497
Ряд Голотриди (Holothyrida)	498
Ряд Кліщі-косарики (Opilioacarida)	499
Ряд Мезостигмати (Mesostigmata)	501
Інфраряд Гамазоїдні кліщі (Gamasina)	504
Інфраряд Уроподи (Uropodina)	512
Родина Uropodidae	513
Підряд Сеїдові (Sejida)	514
Замість післямови	515
Словник термінів	516
Література	527

Навчальне видання

**Сіренко Артур Геннадійович**

**Арахнологія**

Художній редактор, обкладинка – Калагурка В. С.

Комп'ютерний макет – Сіренко А. Г.

Коректор – Уляна Сіренко

Використані малюнки художника Оділона Родена та Ернста Генріха Геккеля

Підписано до друку 30.04.2024 р. Формат 60X84/16  
Папір офс. 80 г/с<sup>2</sup>. Друк цифровий.  
Гарнітура «Times New Roman». Умов друк. арк. 31,39.  
Наклад 300 прим. Зам. № 69 від 20.09.2024 р.

Видавець: Супрун В. П.  
м. Івано-Франківськ, вул. Витвицького, 24/2  
тел./ф.: (0342)71-04-40, e-mail: printsv@ukr.net