

Фауна пауков (Aranei) Урала: разнообразие, структура, типизация The spider (Aranei) fauna of the Urals: diversity, structure, typification

С.Л. Есюнин
S.L. Esyunin

Пермский государственный университет, ул. Букирева, 15, Пермь 614990 Россия
Perm State University, Bukirev str., 15, Perm 614990 Russia. E-mail: Sergei.Esyunin@psu.ru

Ключевые слова: Aranei, фауна, разнообразие, Урал.
Key words: Aranei, fauna, diversity, Urals.

Резюме. В фауне Урала насчитывается 485 видов, относящихся к 202 родам из 23 семейств. В сравнении с прилежащими равнинными территориями и близлежащими горными странами фауна пауков Урала значительно беднее. Видовое разнообразие высокогорных локальных фаун пауков Урала с севера на юг изменяется незначительно; низкогорные фауны Среднего Урала характеризуются высоким разнообразием, идентичным таковому равнинных фаун Приуралья. На Урале представлено два типа фаун: гипоарктические олиготаксонные линифидные Полярного Урала и бореальные политаксонные линифидные. Региональные фауны различаются по набору наиболее богатых видами родов. Основу фауны пауков Урала составляют широкоареальные виды с палеарктическими, голарктическими и евро-сибирскими ареалами, температурным, бореальным и полизональным распределением. Эндемизм фауны пауков Урала выражен крайне слабо. Реликтовые виды в фауне Урала немногочисленны. Важнейшими факторами, оказывающими влияние на состав и разнообразие фаун, являются высота гор, климатический широтный градиент и история миграционных потоков.

Abstract. The spider fauna of the Urals accounted 485 species belonging to 202 genera and 23 families. The spider fauna of the Urals is much less diverse in comparison with faunas of the adjacent plains and surrounding mountains. The species diversity of the Urals high-mountain local spiders fauna fluctuates insignificantly from North to South. The spider faunas of the low-mountain Middle Ural are characterized by high species diversity, which is identical to that detected in the Cisuralian plains. Two types of faunas are recognized in the Urals: 1) Hypoarctic (= Subarctic) oligotaxon linyphiid fauna predominantly distributed on the Polar Ural and 2) Boreal polytaxon linyphiid fauna prevailing in all others regions. The regional faunas are differs by a composition of the most diverse genera. The basis of the Urals spider fauna is composed by species with wide ranges: Palaearctic, Holarctic and Euro-Siberian, as well as with Temperate, Boreal and polyzonal distribution. The degree of endemism of Urals spiders fauna is very low, with only a few relict species discovered. The major factors controlling the structure and diversity of the Urals faunas are the altitude of mountains, climatic latitudinal gradient and historical ground (migratory flows).

Введение

Урал, или Уральская физико-географическая страна, в природном отношении включает территорию, вытянутую в меридиональном направлении более чем на две тысячи километров от побережья Северного Ледовитого океана до степей Казахстана.

Впервые о пауках, найденных на Урале, упоминает Кульчинский [Kulczyński, 1916]. Систематическое изучение фауны Урала начато Харитоновым [1923, 1926а, б, 1936] и продолжено Пахоруковым [Уточкин, Пахоруков, 1976; Пахоруков, 1977, 1981; Пахоруков, Уточкин, 1977а, б]. Результаты многолетних исследований были обобщены в каталоге пауков Урала [Esyunin, Efimik, 1996]. Имевшийся на тот момент материал позволил провести анализ географических закономерностей изменения структуры и разнообразия фауны пауков Приуралья и Урала [Есюнин, Ефимик, 1994; Есюнин, 1995]. Однако информация о горных фаунах в данных обзорах была представлена фрагментарно.

За период, прошедший после издания каталога, был опубликован ряд важных обзоров по локальным фаунам пауков Полярного [Коропен et al., 1998], Северного [Esyunin, Kazantsev, 2008; Казанцев, Есюнин, 2009; Есюнин, Ермаков, 2012; Esyunin et al., 2013] и Среднего Урала [Есюнин, Ухова, 2011].

Цель данной публикации – дать современную оценку разнообразия и описать структуру фауны пауков Урала.

Материал и методы

Наиболее адекватным, на наш взгляд, методом решения вопросов хронологии биологического разнообразия и биогеографического районирования является изучение локальных фаун, являющихся составной частью локальной биоты [Penev, 1997]. Концепция локальной фауны, разработанная во второй половине XX века [Чернов, 1989; Penev, 1996, 1997], позволяет не только выявить границы между биогеографическими регионами, описать тренды изменений видового состава, но и ранжировать природные и исторические факторы по интенсивности воздействия на обнаруживаемые изменения [Чернов, Певев, 1993].

Материалом для данного исследования послужили литературные и оригинальные данные о разнообразии пауков в 13 географических точках Урала, которые в наибольшей степени соответствуют концепции локальной фауны (рис. 1–2):

Полярный Урал [Koronen et al., 1998]:

1. Верховья реки Сось: гора Красный Камень и гора Рай-Из, граница Европа – Азия.

2. Бассейн реки Сось.

Приполярный Урал:

3. Гора Неройка – сборы Ю.И. Коробейникова [Esyunin, Efimik, 1996].

Северный Урал:

4. Горный участок Печоро-Ильчского заповедника [Esyunin, Kazantsev, 2008; Казанцев, Есюнин, 2009].

5. Верховья реки Лозьва [Пахоруков, 1977].

6. Вишерский заповедник – оригинальные данные по материалам, собранным С.А. Есюниным и Н.С. Мазурой.

7. Заповедник Денежкин Камень [Есюнин, Ермаков, 2012].

8. Хребет Кваркуш – оригинальные данные по материалам, собранным Н.С. Мазурой. Частично опубликованы [Esyunin, 2008].

9. Кытымский горный район [Esyunin et al., 2013].

Средний Урал:

10. Заповедник Басеги [Есюнин, 1991, с более поздними дополнениями и исправлениями].

11. Висимский заповедник [Есюнин, Ухова, 2011, с дополнениями и исправлениями].

Южный Урал:

12. Окрестности поселка Сатка – сборы экспедиции кафедры зоологии беспозвоночных Пермского университета под руководством Н.М. Пахорукова [Esyunin, Efimik, 1996].

13. Хребет Нургуш [Есюнин, Полянин, 1990].

Для описания таксономической структуры фаун пауков использован фаунистический таксономический индекс (ФТИ), предложенный Медведевым [1993]. ФТИ записывается как последовательность семейств, видовое разнообразие которых не менее 5% от общего количества видов данной фауны. Названия семейств сокращаются до трех первых букв. Семейства в перечне располагаются от наиболее богатого видами к наименее богатому. Семейства, имеющие одинаковое видовое разнообразие, заключаются в скобки. Названия семейств, в сумме составляющих 50% фауны, выделяются полужирным шрифтом.

Развивая взгляды Городкова [1984, 1985, 1986] на систему ареалов, мы предложили иерархическую классификацию ареалов пауков [Есюнин и др., 2010; Есюнин, Марусик, 2011]. Для целей данной работы мы используем уровень семейств и групп ареалов пауков, без детализации на конкретные ареалы.

Граф сходства фаун получен путем пошаговой обработки матрицы индексов сходства [Андреев, 1980]. В качестве мер сходства в данном случае мы использовали качественную форму индекса

Чекановского – Серенсена [Песенко, 1982]. Ординационный анализ проведен с применением программы CANOCO [Ter Braak et al., 1988].

Общая оценка разнообразия. На данный момент в фауне Урала насчитывается 485 видов, относящихся к 202 родам из 23 семейств (табл. 6). Наибольшим видовым и родовым разнообразием характеризуется семейство Linyphiidae, составляющее 50% видового и 56% родового разнообразия. Семейство пауков-волков (второе по видовому разнообразию на Урале) более чем в 5 раз уступает линифидам по разнообразию видов, а разнообразие родов этого семейства ниже на порядок (табл. 1). Пять семейств (Araneidae, Gnaphosidae, Salticidae, Theridiidae и Thomisidae) имеют относительно высокие близкие показатели видового разнообразия. Их доля в общем видовом разнообразии фауны Урала колеблется от 4.8 до 6.2%. В совокупности эти 7 семейств составляют 86% видового и 87% родового разнообразия фауны пауков Урала.

В сравнении с прилегающими равнинными территориями фауна Урала значительно беднее (табл. 1). Набор наиболее богатых видами семейств сходен с таковым равнинных фаун умеренной полосы Палеарктики, однако их соотношение несколько иное. В составе уральской фауны значимо больше пауков-балдахинников (Linyphiidae) (в фауне Русской равнины они составляют 31%, а в фауне Западной Сибири – 41% от общего количества видов) и меньше пауков-скакунчиков (Salticidae) (9.7 и 8.3% соответственно). Кроме того, от фауны Русской равнины уральская отличается низким разнообразием пауков семейства Gnaphosidae и отсутствием целого ряда «южных» семейств. Например, в фауне Урала отсутствуют представители семейств Dysderidae, Agelenidae, Pholcidae и т.д.

Разнообразие локальных фаун. Видовое разнообразие локальных фаун пауков Урала с севера на юг в целом изменяется незначительно (табл. 2). Скачкообразного роста количества видов, характерного для равнинных приуральских локальных фаун пауков на границе гипоарктика – таежная зона [Есюнин, Ефимик, 1994], в горах не наблюдается. На этом фоне выделяются локальные фауны пауков Среднего Урала. Их разнообразие (табл. 2) идентично таковому равнинных фаун Приуралья, т.е. находится в пределах 240–290 видов [Есюнин, Ефимик, 1994]. Мы склонны объяснять это особенностью рельефа Среднего Урала. Среднеуральские горы сглаженные (до 1000 м н.у.м.) и по этой причине имеют высокую степень облесенности. В целом такой ландшафт несущественно отличается от предгорного. Фауны пауков Полярного Урала незначительно богаче гипоарктических фаун Южного Ямала, видовое разнообразие которых оценивается в 154 вида [Есюнин, Ефимик, 1994]. Таксономическое же богатство фаун Северного и Южного Урала ниже такового прилегающих зональных фаун.

Таксономическая структура локальных фаун. В целом таксономическая структура горных фаун

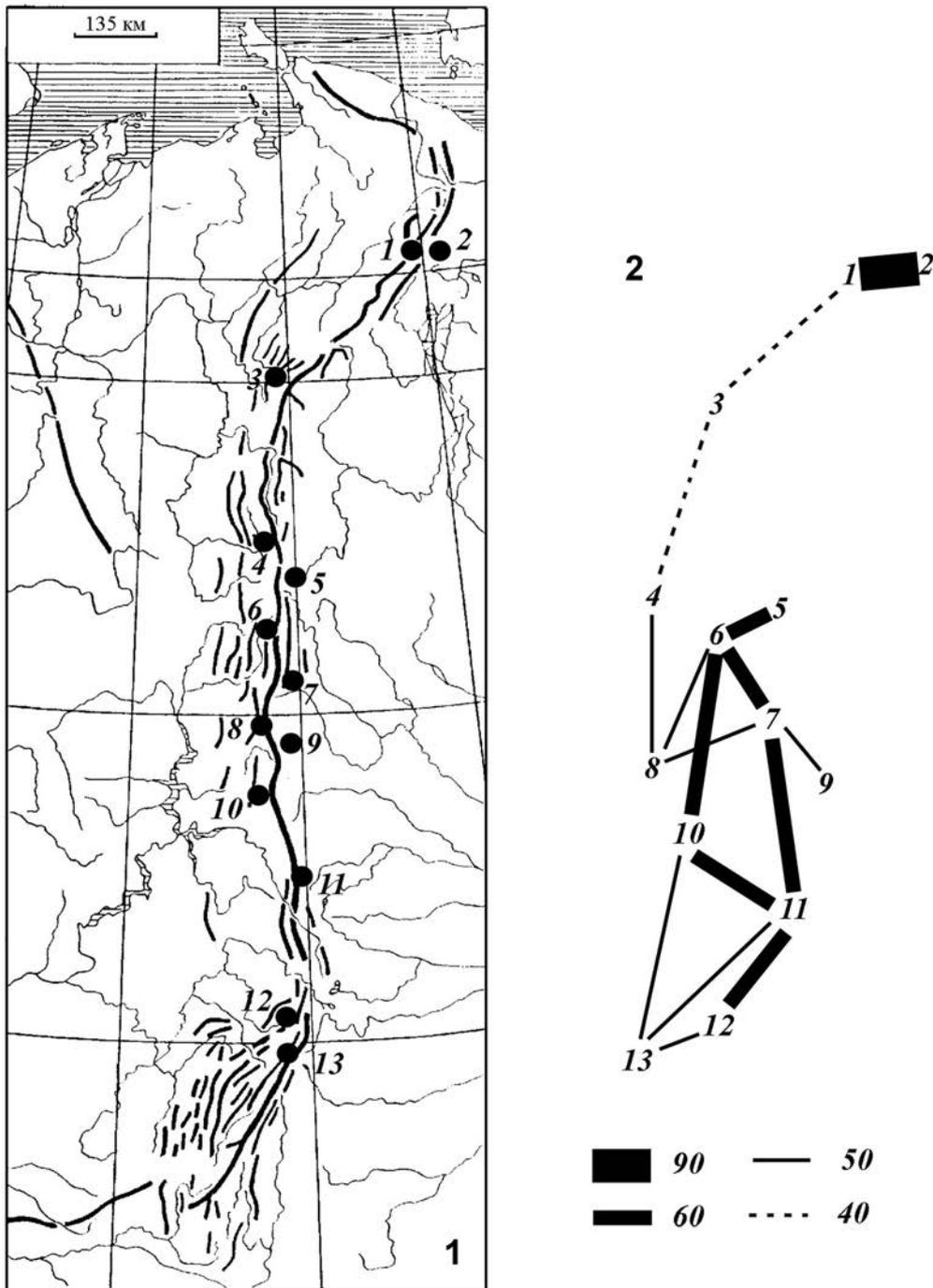


Рис. 1–2. Карта-схема расположения (1) и граф сходства (2) локальных фаун пауков Урала. Номера локальных фаун (1–13) те же, что и в тексте. Уровень сходства локальных фаун на графе – 40, 50, 60 и 90% соответственно.

Fig. 1–2. Geographical position of the local spider faunas of the Urals (1) and the similarity graph (2). Figures of local faunas (1–13) as same as given in the text. The similarity rate of the local faunas: 40, 50, 60 and 90%, accordingly.

Урала на широтном градиенте относительно стабильна (рис. 3). Такая закономерность не является спецификой горных фаун, т.к. аналогичная картина выявлена для равнинных фаун Приуралья [Есюнин, Ефимик, 1994]. Отличия касаются количества богатых видами семейств – на равнине их насчитывается одиннадцать [Есюнин, Ефимик, 1994], тогда как в горах только семь.

Несмотря на сходство таксономических спектров, локальные фауны пауков Урала относятся к двум различным типам. На Полярном (и, по-видимому, на Приполярном) Урале представлены олиготаксонные линифидные фауны, для которых характерны следующие показатели: доля пауков семейства *Linyphiidae* в видовом разнообразии фауны более 50%,

и только 2 семейства имеют видовое разнообразие более 5% (рис. 3). Фаунистический таксономический индекс полярноуральской фауны выглядит следующим образом: Lin(59) – Lyc(9–10) – Gna(5–6).

В более южных областях распространены политаксонные линифидные фауны. Для них также характерно преобладание пауков семейства Linyphiidae, которые составляют около половины видового разнообразия, но спектр семейств с долей более 5% шире (не менее 3). ФТИ этих фаун следующий: Северный Урал: Lin(49–50) – Lyc(10–17) – Gna(7–11) – (Ara, Tho)(6–7) – The(5–6); Средний Урал: Lin(47–52) – Lyc(8–14) – Gna(7–10) – (The, Ara)(5–6) – (Sal, Tho)(5); Южный Урал: Lin(45) – Lyc(10) – (Ara, The)(6) – Tho(5). Исключение из общей закономерности составляют фауны двух хребтов, Кваркуш (Северный Урал) и Нургуш (Южный Урал), имеющие ФТИ первого типа: (Lin(59) – Lyc(14) – Gna(10) и Lin(52) – Lyc(15) – Tho(5), соответственно). Такое отклонение не связано с естественными причинами, а обусловлено спецификой данных. Исследователи фауны членистоногих данных хребтов основное внимание уделили изучению горно-

тундрового пояса, тогда как горно-лесной пояс оказался недостаточно обследованным.

Таким образом, если учесть высотную поясность, то вырисовывается следующая картина: олиготаксонная линифидная структура фаун характерна для Полярного и Приполярного Урала, а также горно-тундровых фаун более южных областей Урала. Политаксонная линифидная структура характерна для фаун горно-лесного пояса Северного, Среднего и Южного Урала. В горах не отмечен политаксонный тип фаун, характерный для равнинных фаун юга лесной зоны, лесостепи и степной зоны Приуралья [Есюнин, 2005].

Фауны пауков Полярного Урала отличаются от равнинных гипоарктических меньшей долей линифид, а высокогорные фауны от Северного до Южного Урала, наоборот, высокой долей пауков этого семейства.

Изменения видового разнообразия родов. Богатые видами роды, как правило, демонстрируют зональные закономерности изменения представленности в региональных фаунах (табл. 3). Так, роды *Erigone* Audouin, 1826 и *Hilaira* Simon, 1884

Таблица 1. Количество видов (над чертой) и родов (под чертой) пауков в фауне Урала, Русской равнины, Западной Сибири и мировой фауне (перечень ограничен семействами, обнаруженными в фауне Урала).

Table 1. Number of species (above the line) and genera (below the line) of spiders in faunas of the Urals, Russian Plain, West Siberia and World (the presented list is restricted by the families detected in the Urals fauna).

| Семейство Family | Урал Urals | Русская равнина* Russian Plain | Западная Сибирь* West Siberia | Мировая фауна*** World fauna |
|--------------------------------|---------------|-----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| Amaurobiidae | 1/1 | 6/3 | 1/1 | 285/51 |
| Araneidae | 24/11 | 61/19 | 41/17 | 3054/169 |
| Clubionidae | 12/1 | 25/1 | 16/1 | 581/15 |
| Corinnidae | 1/1 | 6/3 | 1/1 | 659/58 |
| Cybaeidae | 1/1 | 1/1 | 1/1 | 178/10 |
| Dictynidae | 10/5 | 39/14 | 14/7 | 579/51 |
| Eutichuridae | 1/1 | 14/1 | 2/1 | 308/12 |
| Gnaphosidae | 30/8 | 175/28 | 45/8 | 2173/123 |
| Hahniidae | 6/3 | 9/3 | 6/3 | 249/28 |
| Linyphiidae | 242/114 | 425/115 | 275/121 | 4503/590 |
| Liocranidae | 3/1 | 15/5 | 5/2 | 271/32 |
| Lycosidae | 43/8 | 118/21 | 70/11 | 2397/120 |
| Mimetidae | 1/1 | 4/2 | 1/1 | 158/13 |
| Miturgidae | 3/1 | 7/1 | 2/1 | 158/33 |
| Oxyopidae | 2/1 | 4/1 | 1/1 | 451/9 |
| Philodromidae | 13/3 | 44/4 | 23/4 | 542/30 |
| Pisauridae | 2/2 | 4/2 | 3/2 | 336/48 |
| Salticidae | 26/14 | 133/31 | 55/18 | 5790/602 |
| Sparassidae | 1/1 | 1/1 | 1/1 | 1142/84 |
| Tetragnathidae | 12/4 | 17/4 | 11/3 | 972/47 |
| Theridiidae | 28/16 | 93/30 | 33/19 | 2421/121 |
| Thomisidae | 23/4 | 74/13 | 39/11 | 2172/173 |
| Всего видов (Total species) | 485 | 1362** | 664** | 45144 |

Примечания. * – оригинальные расчеты по данным, приведенным в каталоге России и прилегающих стран [Mikhailov, 2013]; ** – по Михайлову [Mikhailov, 2013]; *** – по каталогу пауков мира [World Spider Catalog, <http://wsc.nmbe.ch>].

Notes. * – original calculations are given according to data from “The spiders of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist” [Mikhailov, 2013]; ** – after Mikhailov [2013], *** – after World Spider Catalogue [<http://wsc.nmbe.ch>].

наиболее разнообразны на Полярном Урале; роды *Gnaphosa* Latreille, 1804 и *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 бедно представлены на Южном Урале; роды *Alopecosa* Simon, 1885, *Clubiona* Latreille, 1804, *Micaria* Westring, 1851, *Ozyptila* Simon, 1864 и *Porrhomma* Simon, 1884 имеют максимумы разнообразия на Северном и Среднем Урале (табл. 3). Ряд родов (*Agyneta* Hull, 1911, *Araneus* Clerck, 1758, *Centromerus* Dahl, 1886, *Dictyna* Sundevall, 1833, *Neriene* Blackwall, 1833, *Philodromus* Walckenaer, 1826, *Tetragnatha* Latreille, 1804, *Walckenaeria* Blackwall, 1833, *Xysticus* C.L. Koch, 1835) имеет высокое разнообразие на протяжении всей умеренной полосы и слабо представлен на Полярном Урале. Наряду с этим для двух родов (*Pardosa* C.L. Koch, 1847, *Tenuiphantes* Saaristo et Tanasevitch, 1996) характерно относительное постоянство количества видов в региональных фаунах на всем Урале.

Таким образом, в горах, как и в равнинном Приуралье [Есюнин, 2005], региональные фауны различаются по набору наиболее богатых видами родов, при этом в динамике изменения их состава прослеживается зональный характер.

Зональный характер максимумов видового разнообразия родов пауков Урала и Приуралья, по всей видимости, отражает общий феномен, характерный для Северной Палеарктики. Например, по мнению

Еськова [1981: 1636] род *Hilaira* является «одним из наиболее характерных компонентов арктической арахнофауны». То же можно сказать о роде *Erigone*. На связь максимума видового разнообразия рода *Clubiona* с неморальной зоной указывал Михайлов [1992].

Зоогеографическая структура региональных фаун. Основу фауны пауков Урала составляют широкоареальные виды с палеарктическими, голарктическими и евро-сибирскими ареалами (табл. 4). При этом соотношение групп ареалов существенно различается между наиболее северными и прочими регионами. На Полярном и Приполярном Урале преобладают виды с голарктическими ареалами и многочисленны сибирские виды. Начиная с Северного Урала и южнее около половины видов имеют палеарктические ареалы, доля сибирских видов существенно сокращается. Европейские виды слабо представлены в горах; их вклад в фауну возрастает только на низкогорном Среднем Урале (табл. 4).

Эндемизм фауны пауков Урала выражен крайне слабо. На современном этапе условно эндемичными считаются 2 вида. При этом только *Perro subtilipes* (Tanasevitch, 1985), описанный из бассейна реки Сось (Полярный Урал) [Танасевич, 1985], претендует на статус уральского эндемика, т.к. для данного рода характерен региональный эндемизм [Еськов, 1986].

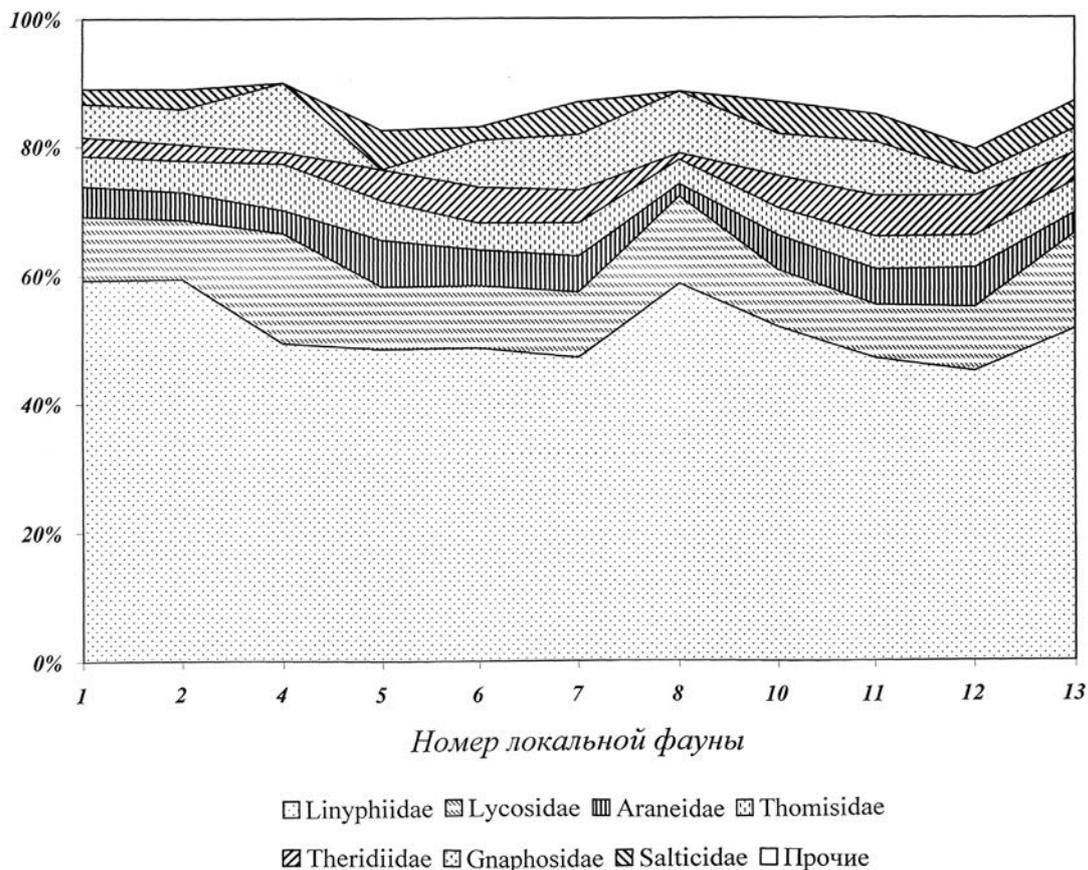


Рис. 3. Соотношение семейств в локальных фаунах пауков Урала. Номера локальных фаун (1–13) те же, что в тексте и на рисунке 1.
 Fig. 3. Composition of the families in the local spider faunas of the Urals. Figures of the local faunas (1–13) as same as given in the text, and in Fig. 1

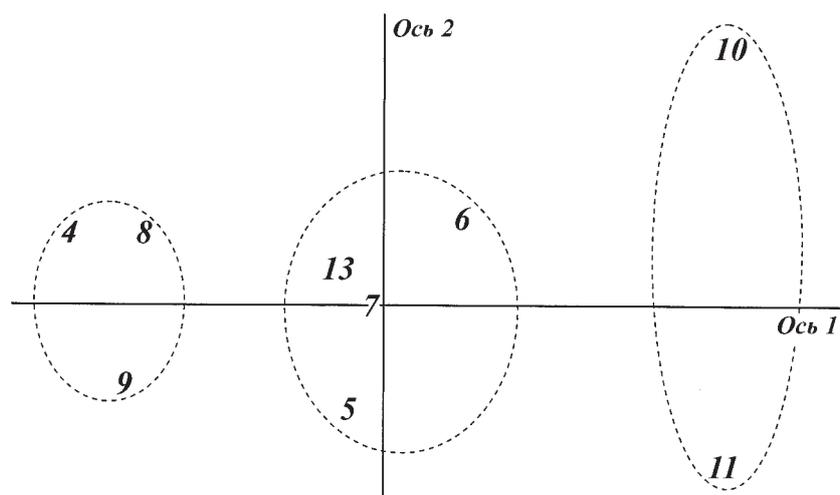


Рис. 4. Биплот анализа главных компонент локальных фаун пауков Урала. Номера локальных фаун (4–11) те же, что в тексте и на рисунке 1.
Fig. 4. PCA biplot of the local spider faunas of the Urals. Figures of the local faunas (4–11) as same as given in the text, and in Fig. 1.

Второй возможный кандидат, *Praestigia uralensis* Marusik, Gnelitsa et Koronen, 2008, описанный по одному самцу с Денежкина Камня [Marusik et al., 2008], весьма похож на *P. groenlandica* Holm, 1967 и, возможно, является местной формой последнего вида. Остается открытым вопрос о статусе двух видов, *Diplocephalus* sp. и *Pelecopsis* sp., которые известны

по одиночным самкам. Так как определение видов по самкам в этих родах затруднительно, вполне возможно, что данные экземпляры относятся к уже описанным, но еще не известным с территории Урала паукам.

Реликтовые виды в фауне Урала немногочисленны. Повсеместности, большая их часть является остатками фауны тундро-степей, существовавших в Северной

Таблица 2. Количество видов и родов пауков в локальных фаунах Урала.
Table 2. Number of species and genera in the local spider faunas of the Urals.

| Область Урала Range of Urals | Локальная фауна Local fauna | Количество видов Number of species | Количество родов Number of genera |
|---------------------------------|--|---------------------------------------|--------------------------------------|
| Полярный Polar Urals | Верховья реки Собь* Headwaters of Sob' River* | 172 | 98 |
| | Бассейн реки Собь Basin of Sob' River | 163 | 96 |
| Приполярный Cispolar Urals | Гора Неройка* Neroyka Mountain* | 69 | 44 |
| Северный North Urals | Печоро-Илычский заповедник Pechoro-Ilychskiy Reserve | 111 | 58 |
| | Верховья реки Лозьва* Headwaters of Loz'va River* | 165 | 99 |
| | Заповедник Вишерский Visherskiy Reserve | 195 | 113 |
| | Заповедник Денежкин Камень Denezhkin Kamen Reserve | 197 | 122 |
| | Хребет Кваркуш* Kvarkush Mountain Range* | 104 | 68 |
| | Кытлымский горный район Kytlym Mountain Region | 110 | 74 |
| Средний Middle Urals | Заповедник Басеги Basegi Reserve | 260 | 139 |
| | Заповедник Висимский Visimskiy Reserve | 235 | 127 |
| Южный South Urals | Окрестности поселка Сатка* Environs of Satka village* | 180 | 112 |
| | Хребет Нургуш* Nurgush Mountain Range* | 161 | 98 |

Примечание. * – одногодичные экспедиционные исследования.
Note. * – based on one-year expeditionary researches.

Палеарктике в среднем плейстоцене. Как правило, это виды с обширными, но дизъюнктивными ареалами. Наиболее яркий пример – *Ozyptila orientalis* Kulczynski, 1926, представленный тремя подвидами: *O. orientalis balkarica* Ovtsharenko, 1979 (Кавказ), *O. orientalis basegica* Eyunin, 1992 (Урал) и *O. orientalis orientalis* Kulczynski, 1926, известный из Алтая, Тувы, Монголии, Магаданской области, с Сахалина и Камчатки [Marusik, 2008]. Сходные ареалы имеют *Acantholycosa norvegica* (Thorell, 1872), *Improphantes improbulus* (Simon, 1929) и *Xysticus bonneti* Denis, 1937, распространенные в горах (и на севере) Европы, обычные на Среднем и Южном Урале и более или менее широко распространенные в Сибири. Возможно, к этой же группе надо отнести кругопряда *Aculepeira carbonarioides* (Keyserling, 1892), широко распространенного в Сибири и Неварктике. Показательно, что все эти виды демонстрируют сходные экологические требования. Они приурочены к открытым ксероморфным слабо задерненным биотопам со значительным участием каменистых субстратов.

Иное биотопическое распределение имеют виды с более обширными фрагментированными ареалами – *Erigone remota* L. Koch, 1869 и *Halorates caliginosus* (L. Koch, 1879) (кроме Европы и Сибири известны из горных районов Центральной Азии). Эти виды приурочены к мезофитным стациям или берегам рек. Мы склонны рассматривать их как гигрофитную компоненту тундро-степных формаций. По-видимому, сюда же надо отнести вид *Hilaira nubigena* Hull, 1911, широко распространенный в Арктике, но в горных системах Европы и Урала представленный изолированными популяциями, субциргумголарктический вид *Ozyptila gertschi* Kurata, 1944, имеющий обширные разрывы ареала на Русской равнине и в Сибири, и *Pardosa atrata* (Thorell, 1872), реликтовая популяция которого была обнаружена в высокогорьях Южного Урала [Ефимик, 1996].

Вторая группа реликтов имеет более поздний возраст. По-видимому, начало проникновения этих видов на Урал связано с ранним голоценом, когда для большей части территории Евразии было характерно явление смещения зон, или гиперзональности [Гроссет, 1961; Величко, 1968], – сочетание тундровых, лесных и степных сообществ. В этот период на Урал проник ряд видов европейского генезиса: *Palliduphantes antroniensis* (Schenkel, 1933), *Talavera esyunini* Logunov, 1992, *Xysticus slovacus* Svaton, Pekar et Pridavka, 2000. На современном этапе в Европе они распространены в горах и/или северных регионах [Helsdingen van, 2013; Nentwig et al., 2015], имеют более или менее выраженные разрывы ареала на Русской равнине, а на Урале представлены почти исключительно в северной его части. Европейское влияние получило дополнительное развитие в бореальное время голоцена, когда на восток до Урала распространялись виды, по-видимому, возникшие в горах Европы. Современные ареалы таких видов, как *Saaristoa abnormis* (Blackwall, 1841), *Theonoe minutissima* (O. P.-Cambridge, 1879), *Scotina palliardi* (L. Koch, 1881) покрывают большую часть Европы

Таблица 3. Видовое разнообразие наиболее богатых видами родов пауков в региональных фаунах Урала.

Table 3. Species diversity of the most abundant genera in regional spider faunas of the Urals.

| Род Genus | Всего на Урале Total in the Urals | Полярный Урал Polar Urals | Северный Урал North Urals | Средний Урал Middle Urals | Южный Урал South Urals |
|---------------------|--------------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------|
| <i>Erigone</i> | 8 | 7 | 2 | 2 | 2 |
| <i>Hilaira</i> | 6 | 5 | 3 | 3 | 1 |
| <i>Gnaphosa</i> | 6 | 4 | 5 | 3 | 1 |
| <i>Haplodrassus</i> | 6 | 3 | 4 | 5 | 2 |
| <i>Alopecosa</i> | 9 | 4 | 5 | 5 | 3 |
| <i>Clubiona</i> | 12 | 3 | 9 | 9 | 5 |
| <i>Micaria</i> | 6 | 2 | 5 | 5 | 1 |
| <i>Ozyptila</i> | 7 | 3 | 6 | 5 | 1 |
| <i>Porrhomma</i> | 6 | 2 | 4 | 5 | 1 |
| <i>Agyneta</i> | 19 | 7 | 11 | 12 | 9 |
| <i>Araneus</i> | 9 | 2 | 8 | 8 | 5 |
| <i>Centromerus</i> | 7 | 2 | 4 | 6 | 5 |
| <i>Dictyna</i> | 6 | 2 | 5 | 4 | 4 |
| <i>Neriere</i> | 5 | 0 | 4 | 4 | 4 |
| <i>Philodromus</i> | 6 | 1 | 5 | 4 | 3 |
| <i>Tetragnatha</i> | 5 | 1 | 4 | 3 | 4 |
| <i>Walckenaeria</i> | 16 | 6 | 13 | 12 | 10 |
| <i>Xysticus</i> | 14 | 5 | 9 | 9 | 10 |
| <i>Bathypantes</i> | 7 | 4 | 6 | 5 | 4 |
| <i>Pardosa</i> | 20 | 10 | 13 | 10 | 12 |
| <i>Tenuiphantes</i> | 5 | 3 | 5 | 5 | 4 |

Примечание. Числа, составляющие не менее 50% разнообразия фауны Урала, выделены полужирным шрифтом.

Note. Numbers in bold constitute not less than 50% of total diversity of the Urals fauna.

[Helsdingen van, 2013; Nentwig et al., 2015], а на Урале они редки и обнаружены исключительно на севере.

Соотношение зональных элементов в структуре региональных фаун. Основная часть видов, отмеченных в уральской фауне, характеризуется значительной экологической пластичностью. Преобладают температурные, бореальные и полизональные виды (табл. 5). Значительную долю (11.6%) в фауне пауков Урала составляют виды, которые несколько условно можно обозначить как «северные мультизональные», т.е. виды с аркто- и гипоаркто-бореальными и горными ареалами. Немногочисленные суббореальные виды, и обращает на себя внимание ничтожная доля горных видов.

Доли зональных элементов в региональных фаунах, как правило, изменяются в широтном направлении. Исключение составляют полизональные и бореальные виды (табл. 5). Виды, ареалы которых охватывают арктические и гипоарктические регионы, многочисленны на Полярном и Приполярном Урале, тогда как таксоны с суббореальными ареалами встречаются в более южных фаунах.

Таблица 4. Зоогеографический состав региональных фаун пауков Урала (%).
Table 4. Zoogeographical composition of the regional spider faunas of the Urals (%).

| Семейство или группа ареалов Family or group of range | Урал целиком Urals | Полярный Урал Polar Urals | Приполярный Урал Cispoliar Urals | Северный Урал North Urals | Средний Урал Middle Urals | Южный Урал South Urals |
|--|-----------------------|---------------------------------|--|------------------------------|------------------------------|---------------------------|
| Космополитные / Cosmopolite | 0.2 | – | – | – | 0.2 | – |
| Голарктические / Holarctic | 29.4 | 44.9 | 44.9 | 32.4 | 25.9 | 28.6 |
| Палеарктические / Palaearctic | 41.0 | 16.5 | 30.4 | 43.1 | 50.2 | 47.7 |
| Евро-сибирские / Euro-Siberian | 18.3 | 23.4 | 21.7 | 20.8 | 18.3 | 18.3 |
| Сибирские / Siberian | 6.9 | 12.9 | 2.9 | 2 | 2 | 3.6 |
| Европейские / European | 2.9 | 1.2 | – | 1.2 | 3.3 | 1.8 |
| Уральские / Uralian | 1 | 0.6 | – | 0.5 | 0.2 | – |
| Соотношение европейские/сибирские Ratio European/Siberian | 0.4 | 0.1 | 0 | 0.6 | 1.7 | 0.5 |

Примечание. Наибольшие числа выделены полужирным шрифтом.
Note. The largest numbers are in bold.

Весьма специфична по спектру зональных элементов фауна Полярного Урала: только здесь представлены собственно гипоарктические виды; температурные виды немногочисленны, а «северные мультizonальные» составляют почти третью часть фауны (30.3%). Такое сочетание зональных элементов позволяет рассматривать Полярный Урал как горный анклав гипоарктики.

Типизация фауны пауков Урала. Изученные локальные фауны Полярного Урала практически идентичны по видовому составу и значительно отличаются от прочих (рис. 2). Фауны Северного, Среднего и Южного Урала имеют относительно сходный состав видов (рис. 2). Особняком стоит фауна горы Неройка (Приполярный Урал), сходство которой с другими фаунами низкое. Мы склонны объяснять это недостаточной ее изученностью. Однако по зоогеографическому составу она сближается с фаунами Полярного Урала. Таким образом, на Урале четко выделяются два типа фаун: гипоарктические фауны Полярного и, по всей видимости, Приполярного Урала и бореальные фауны Северного, Среднего и Южного Урала.

В пределах бореального комплекса изученные фауны группируются в три комплекса (рис. 4): фауны западного макросклона Северного Урала, низкогорные фауны Среднего Урала и высокогорные фауны. Специфика фаун западного макросклона Северного Урала, по-видимому, связана с влиянием раннеголоценового миграционного потока европейских видов, тогда как особенности среднеуральских фаун объясняются, на наш взгляд, экологическими причинами. Как отмечалось выше, последние самые богатые по числу видов, разнообразие которых эквивалентно равнинным. Их особое положение в комплексе горных фаун связано с тем, что незначительные высоты обуславливают сглаженность условий обитания и возможность проникновения сюда значительного количества

видов, в норме не поднимающихся в высокогорья. Например, только здесь обнаружены дендро- и хортобионтные пауки-кругопряды *Araneus diadematus* Clerck, 1757, *Hypsosinga sanguinea* (C.L. Koch, 1844), *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802) и пауки-скакунчики *Evarcha laetabunda* (C.L. Koch, 1848) и *Marpissa pomatia* (Walckenaer, 1802), герпетобионтные гнафозиды *Drassyllus praefficus* (L. Koch, 1866), *Zelotes azsheganovae* Esyunin, Efimik, 1992 и крупный паук-волок *Alopecosa sulzeri* (Pavesi, 1873), страто-, хорто и тамнобионтные линифиды *Araeoncus humilis* (Blackwall, 1841), *Centromerus concinnus* (Thorell, 1875), *Floronia bucculenta* (Clerck, 1757), *Megalephyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830), *Nematogmus sanguinolentus* (Walckenaer, 1841), *Panamomops mengei* Simon, 1926, *Tapinocyba biscissa* (O. P.-Cambridge, 1872) и *Tapinopa longidens* (Wider, 1834) и гидробионтный паук-серебрянка *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757). Основная масса этих видов термофильна. В горах они обитают на хорошо прогреваемых лугах, в кривоветьях и даже в кустарничковых тундрах на южных склонах.

Специфичность высокогорных фаун Северного и Южного Урала, с одной стороны, обусловлена хорошей выраженностью здесь горно-тундрового пояса, что объясняет присутствие ряда сибирских видов и таксонов, проникающих на Урал из гипоарктики. Только в этих фаунах обнаружены аркто-бореальные *Horcotes strandi* (Sytshevskaja, 1935), *Oreoneta uralensis* Saaristo et Marusik, 2004 и *Agyneta similis* (Kulczynski, 1926), гипоаркто-бореальные *Gnaphosa microps* Holm, 1939 и *Arctobius agelenoides* (Emerton, 1919), аркто-альпийский *Tarsiphantes latithorax* Strand, 1905 и ряд сибирских видов (*Hahnia sibirica* Marusik, Hippa et Koronen, 1996, *Anguliphantes dybowski* (O. P.-Cambridge, 1873), *Incestophantes incestus* (L. Koch, 1879), *Dendryphantes czekanowski* Proszynski, 1979). С другой стороны, данные фауны объединяет специфика собранного материала. Как отмечалось выше, при сборе материала исследователи данных локальных фаун основное

Таблица 5. Состав зональных групп видов в региональных фаунах пауков Урала (%).
Table 5. Zonal group composition of the regional spider faunas of the Urals (%).

| Зональная группа видов Zonal group | Урал целиком Urals | Полярный Урал Polar Urals | Приполярный Урал Cispolar Urals | Северный Урал North Urals | Средний Урал Middle Urals | Южный Урал South Urals |
|--|-----------------------|---------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|------------------------------|---------------------------|
| Аркто-альпийская / Arcto-alpine | 2.3 | 5.4 | 0 | 1.4 | 0.6 | 0.6 |
| Аркто-бореальная / Arcto-boreal | 3.3 | 8.7 | 14.5 | 2 | 1.4 | 1.5 |
| Гипоарктическая / Hypoarctic | 1.7 | 4.5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Гипоаркто-бореальная / Hypoarcto-boreal | 5 | 13.2 | 10.1 | 2.9 | 0.4 | 1.5 |
| Гипоаркто-горная / Hypoarcto-mountainous | 1 | 3 | 2.9 | 1 | 0.4 | 0 |
| Горная / Mountainous | 1.2 | 0.6 | 0 | 0.6 | 1 | 1.2 |
| Суббореальная / Subboreal | 10 | 0 | 0 | 4.4 | 8.4 | 5 |
| Бореальная / Boreal | 20.1 | 29.3 | 21.8 | 22.5 | 19.5 | 22.8 |
| Температная / Temperate | 48.1 | 25.2 | 42 | 57.6 | 61.3 | 58.2 |
| Полизоная / Polyzonal | 6.7 | 9.5 | 8.7 | 7.4 | 7 | 9.2 |

внимание уделяли горно-тундровому поясу. Возможно, что более детальное изучение фауны пауков горно-лесного пояса в этих локалитетах приведет к снижению уровня их специфичности.

Степень различий видового состава локальных фаун в пределах выделенных комплексов можно оценить по их распределению вдоль второй оси биплота (рис. 4). Как общая тенденция, просматривается снижение различий видового состава фаун в ряду среднеуральские низкогорные – высокогорные – североуральские – полярноуральские. По-видимому, данная тенденция обусловлена нарастанием общей экстремальности среды обитания, сглаживанием различий мезоклимата на склонах различной экспозиции и уменьшением разнообразия растительных группировок. В совокупности эти факторы приводят к понижению бета-разнообразия и, как следствие, к росту однотипности состава локальных фаун.

Заключение

Разнообразие фауны пауков Урала ниже не только фаун прилежащих равнин, но и ближайших горных стран. Так, в фауне пауков Кавказа насчитывается 1110 видов [Caucasian spiders, <http://caucasus-spiders.info>], а в республике Тыва (Южная Сибирь) – 614 видов [Marusik et al., 2000]. Другая особенность уральской фауны – крайне низкий уровень эндемизма. Например, «своеобразие» тувинской фауны Марусиком с соавторами [Marusik et al., 2000] оценивается в 36% видового состава. Низкое разнообразие и незначительное своеобразие свидетельствуют об аллохтонном характере уральской фауны пауков и молодости ее современного сложения.

В формировании локального разнообразия фаун пауков Урала большое значение имеет орографический фактор. Высокое разнообразие среднеуральских локальных фаун, идентичное таковому равнинных фаун Приуралья, является

результатом сглаженности Среднего Урала, что влечет за собой высокую степень облесенности территории и незначительные от предгорий отличия климата. Разнообразие высокогорных локальных фаун пауков изменяется незначительно. По современным оценкам, разница в количестве видов между фаунами Полярного Урала и прочими составляет всего 30–40 видов. В отличие от равнинных территорий, в горах не наблюдается резкого роста разнообразия на границе гипоарктика – умеренный пояс. При этом, согласно зоогеографическому составу и составу зональных групп, на Урале представлены два типа фаун: гипоарктические, распространенные до Приполярного Урала включительно, и бореальные. Эти типы различаются как по зоогеографическим характеристикам, так и по таксономической структуре. Для первых характерна олиготаксонная линифидная структура, для вторых – политаксонная линифидная.

Имеющаяся на данный момент картина распределения видов позволяет выдвинуть следующую гипотезу генезиса уральской фауны пауков. Несмотря на многочисленные перестройки биоты в позднем плейстоцене и голоцене, в фауне пауков Урала сохранился ряд видов, первоначально связанных с тундро-степными ландшафтами среднего плейстоцена. В раннем голоцене фауна обогатилась европейскими видами, по-видимому, за счет миграций вдоль перегляциальных северных ландшафтов. Однако основной состав фауны формировался видами, проникавшими на Урал с прилегающих равнин умеренного пояса: на севере – бореальными сибирскими, а на юге – европейскими неморальными. Уже в современное время на Полярный Урал с севера проникли арктические и гипоарктические виды пауков, завершившие формирование современного облика арaneoфауны Урала.

Благодарности

Работы выполнены при поддержке грантов РФФИ 09-04-01365, 12-04-01548.

Таблица 6 (продолжение).
Table 6 (continuation).

| Вид Species | Номера локальных фаун / Number of local fauna | | | | | | | | | | | | | Ареал Range | Зона Zone |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----------------|--------------|
| | 1* | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | | |
| <i>D. uncinata</i> Thorell, 1856 | | | | | + | | + | | | | | + | + | P | T |
| <i>Hackmania prominula</i> (Tullgren, 1948) | + | + | | | | | | | | | | | | H | B |
| <i>Lathys taczanowskii</i> (O. P.-Cambridge, 1873) | | | | | | | | | | + | | | | S | B |
| <i>Mastigusa arietina</i> (Thorell, 1871) | | | | | | | + | | | | | + | | P | T |
| Eutichuridae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cheiracanthium erraticum</i> (Walckenaer, 1802) | | | | | | | | | | | + | + | + | P | T |
| Gnaphosidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Arboricaria subopaca</i> (Westring, 1861)** | | | | | | | | | | + | | + | + | P | SB |
| <i>Callilepis nocturna</i> (Linnaeus, 1758) | | | | | | | | | | | | + | | P | T |
| <i>Drassodes lapidosus</i> (Walckenaer, 1802) | | | | + | | + | + | + | + | + | + | | + | P | B |
| <i>D. pubescens</i> (Thorell, 1856) | | | | | | + | | + | + | + | + | | | P | SB |
| <i>D. villosus</i> (Thorell, 1856) | | | | | | | + | | | | | | | P | SB |
| <i>Drassylus lutetianus</i> (L.Koch, 1866) | | | | + | | | | | | | | + | | P | SB |
| <i>D. praeficus</i> (L. Koch, 1866) | | | | | | | | | | + | + | | | P | T |
| <i>D. pusillus</i> (C.L. Koch, 1833) | | | | | | + | + | | | + | + | | | P | T |
| <i>Gnaphosa lapponum</i> (L. Koch, 1866) | | | | + | | | + | + | | | | | | ES | B |
| <i>G. microps</i> Holm, 1939 | + | + | | | | + | | | | | | | | H | hb |
| <i>G. montana</i> (L. Koch, 1866) | | | | | + | + | + | + | | + | + | | | P | T |
| <i>G. muscorum</i> (L. Koch, 1866) | + | + | | + | + | + | + | | + | + | + | + | + | H | B |
| <i>G. orites</i> Chamberlin, 1922 | + | + | + | | | | | | | | | | | H | ab |
| <i>G. sticta</i> Kulczynski, 1908 | + | + | + | + | | + | + | + | | + | | | | ES | B |
| <i>Haplodrassus cognatus</i> (Westring, 1861) | | | | + | | + | + | | | + | + | | + | ES | T |
| <i>H. hiemalis</i> (Emerton, 1909) | + | + | | | | | | | | | | | | H | hb |
| <i>H. moderatus</i> (Kulczynski, 1897) | + | + | | | + | + | | | | + | + | | | ES | T |
| <i>H. signifer</i> (C.L. Koch, 1839) | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | H | PZ |
| <i>H. silvestris</i> (Blackwall, 1833) | | | | | | | | | | | | + | | P | SB |
| <i>H. soerenseni</i> (Strand, 1900) | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | ES | T |
| <i>Micaria aenea</i> Thorell, 1871 | | | | | | | | | | + | + | + | + | H | B |
| <i>M. alpina</i> L. Koch, 1872 | + | + | + | + | | | + | + | + | + | | | | H | B |
| <i>M. nivosa</i> L. Koch, 1866 | | | | | | | + | | | | + | | | ES | SB |
| <i>M. pulicaria</i> (Sundevall, 1831) | | | | + | | + | | | | + | + | | | H | T |
| <i>M. silesiaca</i> L. Koch, 1875 | | | | | | | + | | + | + | + | | | P | T |
| <i>M. tripunctata</i> Holm, 1978 | + | + | | + | | | + | + | | | | | | H | hb |
| <i>Zelotes clivicola</i> (L. Koch, 1870) | | | | | | + | + | | | + | + | | | P | T |
| <i>Z. azsheganovae</i> Eyunin, Efimik, 1992 | | | | | | | | | | | + | | | ES | SB |
| <i>Z. latreillei</i> (Simon, 1878) | | | | + | | + | + | | + | | + | | | P | T |
| <i>Z. subterraneus</i> (C.L. Koch, 1833) | | | + | + | | | + | + | | + | + | + | + | P | PZ |
| Hahniidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Antistea elegans</i> (Blackwall, 1841) | | | | + | | + | | | | + | + | | + | P | B |
| <i>Cryphoea silvicola</i> (C.L. Koch, 1834) | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | P | B |
| <i>Hahnia nava</i> (Blackwall, 1841) | | | | + | + | | | | | | | | | P | n |
| <i>H. ononidum</i> Simon, 1875 | + | + | | + | + | + | + | | | + | + | + | | H | T |
| <i>H. pusilla</i> C.L. Koch, 1841 | | | | + | + | | | | | | + | + | | P | SB |
| <i>H. sibirica</i> Marusik, Hippa et Koponen, 1996 | | | | + | | | | | | | | | | S | B |
| Linyphiidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Abacoproeces saltuum</i> (L. Koch, 1872) | | | | | | | | | | | | + | | P | SB |
| <i>Abiskoa abiskoensis</i> (Holm, 1945) | | | | | + | + | + | | | | + | + | + | ES | B |
| <i>Agnyphantus expunctus</i> (O. P.-Cambridge, 1875) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | P | T |
| <i>Agyneta affinis</i> (Kulczynski, 1898) | | | | + | + | + | + | | | + | + | + | | P | T |

Таблица 6 (продолжение).
Table 6 (continuation).

| Вид Species | Номера локальных фаун / Number of local fauna | | | | | | | | | | | | | Ареал Range | Зона Zone |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----------------|--------------|
| | 1* | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | | |
| <i>Hybauchenidium ferrumequinum</i> (Grube, 1861) | + | + | | | | | | | | | | | | H | H |
| <i>Hylyphantes graminicola</i> (Sundevall, 1830) | | | | | | + | | | | | | | | P | PZ |
| <i>Hypomma bituberculatum</i> (Wider, 1834) | + | + | | | | + | | | | + | | + | + | P | PZ |
| <i>Hypselistes semiflavus</i> (L. Koch, 1879) | + | | | | | | | | | | | | | H | T |
| <i>H. jacksoni</i> (O. P.-Cambridge, 1902) | + | + | | | + | + | + | | + | + | + | + | | H | T |
| <i>Improphantes improbulus</i> (Simon, 1929) | | | | | | | | | | + | | | + | ES | M |
| <i>I. complicatus</i> (Emerton, 1882) | + | + | | | + | | + | | | + | | | | H | B |
| <i>Incestophantes incestus</i> (L. Koch, 1879) | + | + | | | | | + | | | | | | + | S | B |
| <i>I. kochiellus</i> (Strand, 1900) | + | + | | | + | + | + | | | + | + | + | | ES | B |
| <i>Kaestneria dorsalis</i> (Wider, 1834) | | | | | | + | + | | + | | + | | | P | T |
| <i>K. pullata</i> (O. P.-Cambridge, 1863) | | | + | | + | | + | + | + | + | + | + | | H | T |
| <i>Lasiargus hirsutus</i> (Menge, 1869) | + | + | | | | + | | + | | + | | | | P | T |
| " <i>Lepthyphantes</i> " <i>luteipes</i> (L. Koch, 1879) | | | | | | + | + | | | + | | + | + | S | B |
| <i>Leptorhoptrum robustum</i> (Westring, 1851) | + | + | + | + | + | | + | + | | + | + | + | + | P | ab |
| <i>Linyphia triangularis</i> (Clerck, 1758) | | | | | + | | | | | + | | | | ES | T |
| <i>Lophomma punctatum</i> (Blackwall, 1841)*** | + | + | | | | | | | | + | | + | | ES | T |
| <i>Macrargus rufus</i> (Wider, 1834) | | | + | | + | + | + | + | | + | + | | + | P | T |
| <i>M. carpenteri</i> (O. P.-Cambridge, 1894) | | | | | | | | | | + | | | | P | T |
| <i>M. multesimus</i> (O. P.-Cambridge, 1875) | + | + | | | + | + | | + | | + | + | + | + | H | T |
| <i>Maro minutus</i> O. P.-Cambridge, 1906 | | | | | | | | | | | + | | | E | T |
| <i>M. pansibiricus</i> Tanasevitch, 2005 | | | | | | | + | | | | + | + | + | S | B |
| <i>M. sibiricus</i> Eskov, 1980 | | | | | | | | + | | + | | + | + | ES | B |
| <i>M. sublestus</i> Falconer, 1915 | | | | | | | | | + | | | | | E | T |
| <i>Maso sundevalli</i> (Westring, 1851) | | | | | + | | + | | + | + | + | + | | H | T |
| <i>Mecynargus monticola</i> (Holm, 1943) | + | + | + | | | | | | + | | | | | H | hb |
| <i>M. sphagnicola</i> (Holm, 1939) | + | + | + | | | | | | | | | | | H | ab |
| <i>M. tungusicus</i> (Eskov, 1981) | + | + | | | | | | | | | | | | H | B |
| <i>Megalephyphantes nebulosus</i> (Sundevall, 1830) | | | | | | | | | | | + | | | H | T |
| <i>Metopobactrus prominulus</i> (O. P.-Cambridge, 1872) | | | | + | | + | + | + | | + | + | | + | H | T |
| <i>Micrargus subaequalis</i> (Westring, 1851) | | | | | | | | | | | + | | | P | SB |
| <i>M. herbigradus</i> (Blackwall, 1854) | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + | | P | T |
| <i>Microlinyphia pusilla</i> (Sundevall, 1830) | | | + | | | + | + | + | + | + | + | | + | H | T |
| <i>Microneta viaria</i> (Blackwall, 1841) | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | H | T |
| <i>Minicia marginella</i> (Wider, 1834) | | | | | | | + | | | + | + | + | + | P | T |
| <i>Minyrioloides trifrons</i> (O. P.-Cambridge, 1863) | + | + | | | | + | + | | | | + | | + | H | T |
| <i>Minyriolus pusillus</i> (Wider, 1834) | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | ES | B |
| <i>Moebelia penicillata</i> (Westring, 1851) | | | | | | | | | | + | | | | P | T |
| <i>Monocerellus montanus</i> Tanasevitch, 1983 | + | + | | | | | | | | | | | | S | H |
| <i>Mughiphantes cornutus</i> Schenkel, 1927 | | | | | | | | | | | + | | | ES | bm |
| <i>M. suffusus</i> (Strand, 1901) | | | | | + | | | | | | | + | + | ES | B |
| <i>Nematogmus sanguinolentus</i> (Walck., 1841) | | | | | | | | | | + | | | | P | SB |
| <i>Neriere clathrata</i> (Sundevall, 1830) | | | | | | | + | | | + | + | | | P | T |
| <i>N. emphana</i> (Walckenaer, 1842) | | | | | | | | | | | + | + | + | H | T |
| <i>N. montana</i> (Clerck, 1758) | | | | | + | + | + | | + | | + | + | | P | T |
| <i>N. peltata</i> (Wider, 1834) | | | | | + | | | | | | | + | | P | T |
| <i>N. radiata</i> (Walckenaer, 1841) | | | | + | | + | + | | + | + | + | | | H | T |
| <i>Notioscopus sarcinatus</i> (O. P.-Cambridge, 1872) | | | | | + | | | | | + | | | + | P | T |

Таблица 6 (продолжение).
Table 6 (continuation).

| Вид Species | Номера локальных фаун / Number of local fauna | | | | | | | | | | | | | Ареал Range | Зона Zone |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----------------|--------------|
| | 1* | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | | |
| <i>Obscuriphantes obscurus</i> (Blackwall, 1841) | + | + | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | P | B |
| <i>Oedothorax agrestis</i> (Blackwall, 1853) | | | | | | + | + | + | | + | + | | + | P | T |
| <i>O. apicatus</i> (Blackwall, 1850) | | | | | | | | + | | + | + | + | + | P | T |
| <i>O. gibbosus</i> (Blackwall, 1841) | | | | | | | | | | + | + | + | | P | T |
| <i>O. retusus</i> (Westring, 1851) | | | | | | | | | | + | + | | + | P | T |
| <i>Oreoneta leviceps</i> (L. Koch, 1879) | + | + | | | | | | | + | | | | | H | aa |
| <i>O. uralensis</i> Saaristo et Marusik, 2004 | + | + | + | | + | + | + | | | | | | + | S | ab |
| <i>Oreonetides vaginatus</i> (Thorell, 1872) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | H | T |
| <i>Oryphantes angulatus</i> (O. P.-Cambridge, 1881) | | | | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | ES | B |
| <i>O. geminus</i> (Tanasevitch, 1982) | + | + | + | + | | | | | | | | | | ES | B |
| <i>Palliduphantes alutaci</i> (Simon, 1884) | | | | + | + | + | + | + | | + | + | | | ES | SB |
| <i>P. antroniensis</i> (Schenkel, 1933) | | | | | + | | + | | | | + | | | E | B |
| <i>Panamomops menzei</i> Simon, 1926 | | | | | | | | | | + | | | | ES | T |
| <i>P. dybowskii</i> (O. P.-Cambridge, 1873) | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + | | ES | B |
| <i>P. tauricornis</i> (Simon, 1881) | | | | | | | + | | + | + | | + | + | ES | B |
| <i>Pelecopsis elongata</i> (Wider, 1834) | | | | | | + | | + | | | | | + | P | T |
| <i>P. menzei</i> (Simon, 1884) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | + | H | T |
| <i>P. parallela</i> (Wider, 1834) | + | | + | + | | | | | | | | | | H | T |
| <i>Pelecopsis</i> sp. | | | | + | | | | | | | | | | ? | M |
| <i>Perregrinus deformis</i> (Tanasevitch, 1982) | + | + | | | | | | + | | + | | | | H | hb |
| <i>Perro subtilipes</i> (Tanasevitch, 1985) | + | + | | | | | | | | | | | | U | M |
| <i>Pityohyphantes phrygianus</i> (C.L. Koch, 1836) | | | | | + | + | + | | | + | + | + | + | P | T |
| <i>Pocadicnemis pumilla</i> (Blackwall, 1841) | | | | | + | | + | + | | + | + | + | + | P | T |
| <i>Poeciloneta variegata</i> (Blackwall, 1841) | + | + | | | + | + | | | | | + | | | H | B |
| <i>P. theridiformis</i> (Emerton, 1911) | + | + | | | | | | | | | | | | H | B |
| <i>Porrhomma convexum</i> (Westring, 1851) | | | | | | + | | | | + | | | | H | T |
| <i>P. campbelli</i> F.O. P.-Cambridge, 1894 | | | | | | | + | | | | | | | ES | T |
| <i>P. hebescens</i> (L. Koch, 1879) | | | | | | | | | | + | | | | ES | SB |
| <i>P. microphthalmum</i> (O. P.-Cambridge, 1871) | | | | | | | | | | + | + | | | P | SB |
| <i>P. pallidum</i> Jackson, 1913 | + | + | | | + | | + | | | | + | | + | P | T |
| <i>P. pygmaeum</i> (Blackwall, 1834) | + | + | | | | | + | | | | + | | | P | T |
| <i>Praestigia makarovae</i> Marusik et al., 2008 | + | + | | | | | | | | | | | | E | aa |
| <i>P. uralensis</i> Marusik et al., 2008 | | | | | | | | + | | | | | | U | M |
| <i>Proislandiana pallida</i> (Kulczyński, 1908) | + | + | | | | | | | | | | | | S | aa |
| <i>Savignya birostra</i> (Chamberlin et Ivie, 1947) | + | + | | | | | | | | | + | | | H | T |
| <i>S. frontata</i> Blackwall, 1833 | | | | | | + | | | + | + | | | | ES | T |
| <i>S. producta</i> Holm, 1977 | + | + | | | | + | + | | | + | + | + | | ES | B |
| <i>Scandichrestus tenuis</i> (Holm, 1943) | | | | | | | | | | + | | | | ES | B |
| <i>Scotinotylus alpigena</i> (L. Koch, 1869) | + | + | | | | + | + | | | + | + | | + | P | B |
| <i>S. evansi</i> (O. P.-Cambridge, 1894) | | | | | | + | | | | + | | | | H | B |
| <i>Semljicola alticola</i> (Holm, 1950) | + | + | | | | | | | | | | | | ES | H |
| <i>S. faustus</i> (O. P.-Cambridge, 1900) | | | | | | | | | | + | | | + | ES | B |
| <i>S. latus</i> (Holm, 1939) | | | | | + | + | | | | | + | + | + | ES | B |
| <i>S. thaleri</i> (Eskov, 1981) | + | + | + | | | + | | + | | | + | + | + | ES | B |
| <i>Sibirocyba incerta</i> (Kulczyński, 1916) | + | | | | | | | | | | | | | S | B |
| <i>Silometopoides sibiricus</i> (Eskov, 1989) | + | + | | | | | | | | | | | | S | B |
| <i>Silometopus reussi</i> (Thorell, 1871) | | | | | | | | | | | | + | | P | T |
| <i>S. uralensis</i> Tanasevitch, 1985 | + | + | | + | | | | + | | | | | | S | B |
| <i>Stemonyphantes conspersus</i> (L. Koch, 1879) | + | + | | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | ES | B |

Таблица 6 (продолжение).
Table 6 (continuation).

| Вид Species | Номера локальных фаун / Number of local fauna | | | | | | | | | | | | | Ареал Range | Зона Zone |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----------------|--------------|
| | 1* | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | | |
| <i>P. emarginatus</i> (Schrank, 1803) | | | | | + | + | + | + | | + | + | + | | P | T |
| <i>P. fuscomarginatus</i> (De Geer, 1778) | | | | | + | + | | + | | + | + | + | | ES | T |
| <i>P. margaritatus</i> (Clerck, 1757) | | | | | + | | | | + | | + | | | P | T |
| <i>P. poecilus</i> (Thorell, 1872) | | | | | | + | | | | | | | | P | SB |
| <i>Thanatus arcticus</i> Thorell, 1872 | + | + | + | | | | | | | | | | | H | hb |
| <i>T. bungei</i> (Kulczynski, 1908) | + | + | | | | + | + | | | + | | | + | H | B |
| <i>T. coloradensis</i> Keyserling, 1880 | + | + | | | | | | | | | | | | H | B |
| <i>T. formicinus</i> (Clerck, 1757) | | | | | | | | | | | + | + | | H | T |
| <i>T. striatus</i> C.L. Koch, 1845 | + | + | | | | | | | + | | + | + | | H | PZ |
| <i>Tibellus maritimus</i> (Menge, 1875) | | | | | | | | | | + | | + | | H | PZ |
| <i>T. oblongus</i> (Walckenaer, 1802) | + | + | | | + | + | + | | + | + | + | + | | H | PZ |
| Pisauridae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dolomedes fimbriatus</i> (Clerck, 1758) | | | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | P | T |
| <i>Pisaura mirabilis</i> (Clerck, 1757) | | | | | | | | | | | + | + | | P | SB |
| Salticidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chalcoscirtus alpicola</i> (L. Koch, 1876) | | | | | | | + | | + | | | | + | H | hb |
| <i>Dendryphantus hastatus</i> (Clerck, 1757) | | | | | + | | | | | | | | | ES | T |
| <i>D. czekanowskii</i> Proszynski, 1979 | + | + | | | + | | | | | | | | | S | hm |
| <i>D. rudis</i> (Sundevall, 1832) | + | + | | | | | | | | | + | | + | ES | T |
| <i>Euophrys flavoatra</i> (Grube, 1861) | + | + | | | | + | | | | | | | | S | T |
| <i>Evarcha arcuata</i> (Clerck, 1757) | | | | | | | | | + | | + | | | P | T |
| <i>E. falcata</i> (Clerck, 1758) | | | | | + | + | + | | + | + | + | + | + | P | T |
| <i>E. laetabunda</i> (C.L. Koch, 1848) | | | | | | | | | | | + | | | P | T |
| <i>Heliophanus dubius</i> C.L. Koch, 1835 | | | | | + | | | | | + | | | + | P | T |
| <i>H. camtschadalicus</i> Kulczynski, 1885 | + | + | | | + | | + | | + | + | + | + | + | ES | B |
| <i>Marpissa pomatia</i> (Walckenaer, 1802) | | | | | | | | | | + | + | | | P | T |
| <i>Neon reticulatus</i> (Blackwall, 1853) | | | | | + | | + | | + | | + | + | | H | T |
| <i>Pellenes ignifrons</i> (Grube, 1861) | | | | | | | + | | | | | | | H | B |
| <i>Pseudeuophrys erratica</i> (Walckenaer, 1825) | | | | | | | | | | + | + | + | | P | T |
| <i>Salticus cingulatus</i> (Panzer, 1797) | | | | | | + | + | | | + | + | + | | P | T |
| <i>S. zebraneus</i> (C.L. Koch, 1837) | | | | | | | + | | | | | | | P | T |
| <i>Sibianor laeae</i> Logunov, 2001 | | | | | + | | + | | | + | + | | | ES | B |
| <i>Sitticus caricis</i> (Westring, 1861) | | | | | + | | | | | + | | | + | P | T |
| <i>S. dzieduszycki</i> (L. Koch, 1870) | | | | | | | | | | | | + | | P | SB |
| <i>S. ranieri</i> Peckham et Peckham, 1909 | | + | | | | | | | | | | | | H | hb |
| <i>S. terebratus</i> (Clerck, 1758) | | | | | | + | + | | | | | + | | P | T |
| <i>Synageles venator</i> (Lucas, 1836) | | | | | + | | | | + | + | + | | + | P | T |
| <i>Talavera esyunini</i> Logunov, 1992 | | | | | | | | | | + | | | | ES | B |
| <i>T. aequipes</i> (O. P.-Cambridge, 1871) | | | | | | | | | | + | | | | P | SB |
| <i>T. petrensis</i> (C.L. Koch, 1837) | | | | | | | | | + | + | | | | P | SB |
| <i>T. thorelli</i> (Kulczynski, 1891) | | | | | + | | + | | | + | | | | ES | B |
| Sparassidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Micrommata roseum</i> (Clerck, 1758) | | | | | | | + | | | + | + | + | | P | SB |
| Tetragnathidae | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Metellina mendei</i> (Blackwall, 1869) | | | | + | | + | + | + | + | + | + | + | | P | T |
| <i>M. merianae</i> (Scopoli, 1763) | | | | + | | | | | | + | + | | | P | T |
| <i>M. segmentata</i> (Clerck, 1757) | | | | | | + | | | | | + | + | + | P | T |
| <i>Pachygnatha clercki</i> Sundevall, 1823 | + | | | | | | | | | | | + | | H | PZ |
| <i>P. degeeri</i> Sundevall, 1830 | | | | | | + | + | | | + | + | | + | P | T |
| <i>P. listeri</i> Sundevall, 1830 | | | | | | + | | | | + | + | + | + | P | T |
| <i>Stroemiellus stroemi</i> (Thorell 1875) | | | | | | | | | | | | + | | P | T |

Таблица 6 (окончание).
Table 6 (completion).

| Вид Species | Номера локальных фаун / Number of local fauna | | | | | | | | | | | | | Ареал Range | Зона Zone |
|--|---|-----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----------------|--------------|
| | 1* | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | | |
| <i>X. cristatus</i> (Clerck, 1757) | | | | | + | | | | + | + | + | | | Р | Т |
| <i>X. lineatus</i> (Westring, 1851) | | | | | | | | | | | + | | | Р | Т |
| <i>X. luctuosus</i> (Blackwall, 1836) | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | Н | Т |
| <i>X. obscurus</i> Collett, 1877 | + | + | + | + | + | | + | | | | + | + | | Н | В |
| <i>X. slovacus</i> Svaton, Pekar et Pridavka, 2000 | | | | | | + | | | | | + | + | + | Е | М |
| <i>X. ulmi</i> (Hahn, 1832) | | | | | + | + | + | | + | + | + | + | | Р | Т |
| <i>X. viduus</i> Kulczyński, 1898 | + | + | | | | | | | | | | | + | ES | PZ |
| Всего видов | 170 | 162 | 69 | 112 | 165 | 195 | 197 | 104 | 110 | 261 | 253 | 180 | 161 | | |

Примечания. * – номера локальных фаун (как в тексте); ** – в пермской школе арахнологов признается самостоятельность рода *Arboricaria* Bosmans, 2000 [Tuneva, 2007], кроме того, никаких формальных процедур со сведением рода *Arboricaria* в синонимы рода *Micaria* Westring, 1851 выполнено не было [World Spider Catalog, <http://wsc.nmbe.ch>]; *** – указание для Полярного Урала вида *Lophomma vaccinii* (Emerton, 1926) [Koponen et al., 1998, как *Lophomma cognatum* Holm, 1960] является ошибочным и на самом деле относится к *L. punctatum* (Blackwall, 1841) (А.В. Танасевич, личное сообщение). Семейства и группы ареалов: К – космополитический, Н – голарктический, Р – палеарктический, ES – европейско-сибирский, S – сибирский, E – европейский, U – уральский, ? – неизвестный. Широтная составляющая ареалов: aa – аркто-альпийский, ab – аркто-бореальный, B – бореальный, bm – борео-монтанный, h – гипоарктический, hb – гипоракто-бореальный, hm – гипоаркто-монтанный, m – монтанный, SB – суббореальный, PZ – полизональный, T – температурный, ? – неизвестный.

Notes. * – figures of local faunas (1–13) as same as given in the text; ** – validity of the genus *Arboricaria* Bosmans, 2000 accepted by the Perm' arachnological school [Tuneva, 2007]; moreover, no formal procedures has been undertaken for placing the genus *Arboricaria* into the synonym of the genus *Micaria* Westring, 1851 [World Spider Catalog, <http://wsc.nmbe.ch>]; *** – the records of *Lophomma vaccinii* (Emerton, 1926) [Koponen et al., 1998, as *Lophomma cognatum* Holm, 1960] for Polar Urals are erroneous and in fact belong to *L. punctatum* (Blackwall, 1841) (A.V. Tanasevitch, pers. comm.). Range: K – Cosmopolitan, H – Holarctic, P – Palaearctic, ES – Euro-Siberian, S – Siberian, E – European, U – Uralian, ? – unknown. Zonal distribution: aa – arcto-alpine, ab – arcto-boreal, B – boreal, bm – boreal-mountainous, h – hypoarctic, hb – hypoarcto-boreal, hm – hypoarcto-mountainous, m – mountainous, SB – subboreal, PZ – polyzonal, T – temperate, ? – unknown.

Литература

- Андреев В.А. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука. 142 с.
- Величко А.А. 1968. Главный климатический рубеж и этапы плейстоцена. *Известия АН СССР Серия географическая*. 3: 5–17.
- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. В кн.: Ареалы насекомых Европейской части СССР. Атлас. Карты 179–221. Л.: Наука: 3–20.
- Городков К.Б. 1985. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. 1. *Энтомологическое обозрение*. 64(2): 295–310.
- Городков К.Б. 1986. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. 2. *Энтомологическое обозрение*. 65(1): 81–95.
- Гроссет Г.Э. 1961. Колебания границ между лесом и степью в голоцене в свете учения о смешении зон. *Бюллетень МОИП. Отдел Биологический*. 66(2): 65–84.
- Еськов К.Ю. 1981. Зоогеография пауков рода *Hilaira* (Aranei, Linyphiidae). *Зоологический журнал*. 60(11): 1629–1639.
- Еськов К.Ю. 1986. О пауках рода *Pego* Tanasevitch, 1985 (Aranei, Linyphiidae). *Зоологический журнал*. 65(11): 1738–1742.
- Есюнин С.А. 1991. Флора и фауна заповедников СССР. Вып. 38. Паукообразные заповедника «Басеги» (Pseudoscorpiones, Opiliones, Aranei, Parasitiformes: Ixodidae – аннотированный список видов). М. 38 с.
- Есюнин С.А. 1995. Разнообразие фауны пауков Урала: основные тренды и определяющие их факторы. *Успехи современной биологии*. 115(3): 316–325.
- Есюнин С.А. 2005. Структура фауны и хорология пауков (Aranei) Урала и Приуралья. Автореф. дис. ... д.б.н. М. 43 с.
- Есюнин С.А., Ермаков А.И. 2012. Фауна пауков (Aranei) заповедника Денежкин Камень (Свердловская обл.). *Вестник Пермского университета. Биология*. 2: 22–35.
- Есюнин С.А., Ефимик В.Е. 1994. Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость. *Успехи современной биологии*. 114(4): 415–427.
- Есюнин С.А., Марусик Ю.М. 2011. Опыт ареалогии пауков Урала и Приуралья. *Вестник Пермского университета. Биология*. 1: 32–36.
- Есюнин С.А., Марусик Ю.М., Танасевич А.В. 2010. Тезисы к разработке современных принципов ареалогии. В кн.: Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 4–7 октября 2010 г.). Новосибирск: Товарищество научных изданий КМК: 81–82.
- Есюнин С.А., Полянин А.Б. 1990. К фауне пауков горно-лесного пояса Южного Урала. В кн.: Животный мир Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР: 15–16.
- Есюнин С.А., Ухова Н.А. 2011. Аннотированный список паукообразных (Arachnida) Висимского заповедника. В кн.: Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала. Екатеринбург: ООО УИПЦ: 124–138.
- Ефимик В.Е. 1996. Реликты плиоцена и плейстоцена в фауне пауков Южного Урала. *Зоологический журнал*. 75(8): 1138–1148.
- Казанцев Д.В., Есюнин С.А. 2009. Новые виды пауков (Aranei) с территории Печоро-Ильчского заповедника. В кн.: Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы всероссийской научной конференции (Сыктывкар, 16–20 ноября 2009 г.). Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН: 56–57.
- Медведев Л.Н. 1993. Об использовании количественного метода в зоогеографии. *Успехи современной биологии*. 113(6): 731–740.
- Михайлов К.Г. 1992. Систематика и фауна пауков рода *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Советского Союза. Автореф. дис. ... к.б.н. М. 21 с.
- Пахоруков Н.М. 1977. Материалы к фауне пауков восточного склона Северного Урала. Пермь. 26 с. Рукопись депонирована в ВИНТИ, № 4208-77.
- Пахоруков Н.М. 1981. К изучению пауков семейства Linyphiidae фауны лесной зоны СССР. В кн.: Фауна и экология насекомых. Пермь: Изд-во ПГУ: 71–85.
- Пахоруков Н.М., Уточкин А.С. 1977а. Четыре новых для фауны СССР вида пауков (Aranei) с Северного Урала. *Вестник зоологии*. 4: 91–92.
- Пахоруков Н.М., Уточкин А.С. 1977б. Малоизвестные и новые для фауны СССР виды пауков семейства Linyphiidae (Aranei) с Северного Урала. *Энтомологическое обозрение*. 56(4): 907–911.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Танасевич А.В. 1985. К изучению пауков (Aranei) Полярного Урала. В кн.: Труды Зоологического института АН СССР. Т. 139. Фауна и экология пауков СССР. Л.: Наука: 52–62.

- Уточкин А.С., Пахоруков Н.М. 1976. Материалы к фауне пауков заповедника. В кн.: Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 13. Сыктывкар: Коми книжное изд-во: 78–88.
- Харитонов Д.Е. 1923. К фауне пауков Восточного склона Урала. *Известия биологического научно-исследовательского института и биологической станции при Пермском государственном университете*. 2(1): 25–36.
- Харитонов Д.Е. 1926а. Материалы к фауне пауков Верхотурского Урала. *Известия биологического научно-исследовательского института при Пермском государственном университете*. 5(2): 49–60.
- Харитонов Д.Е. 1926б. Материалы к фауне пауков Чердынского края. *Известия биологического научно-исследовательского института при Пермском государственном университете*. 4(6): 257–273.
- Харитонов Д.Е. 1936. Пауки Денежкина Камня и его окрестностей (Северный Урал). *Ученые записки Пермского государственного университета*. 2(3): 15–35.
- Чернов Ю.И. 1989. Тепловые условия и биота Арктики. *Экология*. 2: 49–57.
- Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. 1993. Биологическое разнообразие и климат. *Успехи современной биологии*. 113(5): 515–531.
- Caucasian spiders. Available at: <http://caucasus-spiders.info> (accessed 15 May 2015).
- Esyunin S.L. 2008. Remarks on the Ural spider fauna (Arachnida: Aranei), 13. New records of linyphiid spider (Linyphiidae). *Arthropoda Selecta*. 2007. 16(3): 169–172.
- Esyunin S.L., Efimik V.E. 1996. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 229 p.
- Esyunin S.L., Ermakov A.I., Mikhailov Yu.E. 2013. Remarks on the Urals spider fauna (Arachnida: Aranei), 14. On the spider fauna of the Kytlym plexus of mountains (North Urals). *Arthropoda Selecta*. 22(1): 75–82.
- Esyunin S.L., Kazantsev D.K. 2008. On the spider (Aranei) fauna of the Pechoro-Ilychskiy Reserve (North Urals), with the description of a new Agroeca species (Liocranidae). *Arthropoda Selecta*. (2007). 16(4): 245–250.
- Heldsingen van P. 2013. Araneae. Fauna Europaea. Version 2.6.2. Available at: <http://www.faunaeur.org> (last update 29 August 2013).
- Koponen S., Marusik Yu.M., Tanasevitch A.V. 1998. New data on the spider fauna of the Polar Urals (Aranei). *Arthropoda Selecta*. (1997). 6(3/4): 109–119.
- Kulczyński V. 1916. Araneae Sibiriae occidentalis arcticae. *Записки Императорской Академии Наук. Серия 8*. 28(11): 1–44.
- Marusik Yu.M. 2008. Synopsis of the *Ozyptila rauda*-group (Araneae, Thomisidae), with revalidation of *Ozyptila balkarica* Ovtsharenko, 1979. *Zootaxa*. 1909: 52–64.
- Marusik Yu.M., Gnelitsa V.A., Koponen S. 2008. A survey of Holarctic Linyphiidae (Araneae). 3. A review of the genus *Praestigia* Millidge, 1954. *Bulletin of the British Arachnological Society*. 14(5): 213–231.
- Marusik Yu.M., Logunov D.V., Koponen S. 2000. Spiders of Tuva, South Siberia. Magadan: IBPN FEB RAS. 252 p.
- Mikhailov K.G. 2013. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist. *Arthropoda Selecta*. Supplement 3: 1–262.
- Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. 2015. Spiders of Europe. Available at: <http://www.araneae.unibe.ch> (accessed 15 May 2015).
- Penev L. 1996. Large-scale variation in carabid assemblage, with a special reference to the local fauna concept. *Annales Zoologici Fennici*. 33: 49–63.
- Penev L. 1997. Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? *Global Ecology and Biogeography Letters*. 6: 91–96.
- Ter Braak C.J.F., en Visserij M.L., Landbouwwiskunde G. 1988. CANOCO: a FORTRAN programs for canonical community ordination by [partial] [detrenden] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen. 95 p.
- Tuneva T.K. 2007. Review of the family Gnaphosidae on the Ural fauna (Aranei), 5. Genera *Micaria* Westring, 1851 and *Arboricaria* Bosmans, 2000. *Arthropoda Selecta*. 2006. 15(3): 229–250.
- World Spider Catalog. Version 16. Available at: <http://wsc.nmbe.ch> (accessed 15 May 2015).

References

- Andreev V.L. 1980. Klassifikatsionnye postroeniya v ekologii i sistematike [The classification procedures in ecology and systematics]. Moscow: Nauka. 142 p. (in Russian).
- Caucasian spiders. Available at: <http://caucasus-spiders.info> (accessed 15 May 2015).
- Chernov Yu.I. 1989. Teplovye usloviya i biota Arctici [Thermal conditions and biota of the Arctic]. *Ekologiya*. 2: 49–57 (in Russian).
- Chernov Yu.I., Penev L.D. 1993. Biological diversity and climate. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 113(5): 515–531 (in Russian).
- Efimik V.E. 1996. Pliocene and Pleistocene relicts in the spider fauna of the South Urals. *Zoologicheskii zhurnal*. 75(8): 1138–1148 (in Russian).
- Eskov K.Yu. 1981. Zoogeography of spiders of the genus *Hilaira* (Aranei, Linyphiidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 60(11): 1629–1639 (in Russian).
- Eskov K.Yu. 1986. About spiders of the genus *Pero* Tanasevitch, 1985 (Aranei, Linyphiidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 65(11): 1738–1742 (in Russian).
- Esyunin S.L. 1991. Paukobraznye zapovednika "Basegi" (Pseudoscorpiones, Opiliones, Aranei, Parasitiformes: Ixodidae – annotirovannyi spisok vidov). (Flora i fauna zapovednikov SSSR. Vyp. 38) [The arachnids of Basegi Reserve (Pseudoscorpiones, Opiliones, Aranei, Parasitiformes: Ixodidae – annotated list of species). (Flora and fauna of the reserves of the USSR. Vol. 38)]. Moscow. 38 p. (in Russian).
- Esyunin S.L. 1995. Diversity of spider fauna in the Urals: basic trend and governing factors. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 115(3): 316–325 (in Russian).
- Esyunin S.L. 2005. Struktura fauny i khorologiya paukov (Aranei) Urala i Priural'ya [The fauna structure and chorology of spiders (Aranei) of the Urals and Cisurals]. SciD Abstract. Moscow. 43 p. (in Russian).
- Esyunin S.L. 2008. Remarks on the Ural spider fauna (Arachnida: Aranei), 13. New records of linyphiid spider (Linyphiidae). *Arthropoda Selecta*. 2007. 16(3): 169–172.
- Esyunin S.L., Efimik V.E. 1996. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 229 p.
- Esyunin S.L., Efimik V.E. 1994. Diversity of spider fauna in the Urals: geographical variation. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 114(4): 415–427 (in Russian).
- Esyunin S.L., Ermakov A.I., Mikhailov Yu.E. 2013. Remarks on the Urals spider fauna (Arachnida: Aranei), 14. On the spider fauna of the Kytlym plexus of mountains (North Urals). *Arthropoda Selecta*. 22(1): 75–82.
- Esyunin S.L., Ermakov A.I. 2012. Spider fauna (Aranei) of the Denezhkin Kamen Reserve, Ekaterinburg (= Sverdlovskaya) Area. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. 2: 22–35 (in Russian).
- Esyunin S.L., Kazantsev D.K. 2008. On the spider (Aranei) fauna of the Pechoro-Ilychskiy Reserve (North Urals), with the description of a new Agroeca species (Liocranidae). *Arthropoda Selecta*. (2007). 16(4): 245–250.
- Esyunin S.L., Marusik Yu.M. 2011. Experience of the classification of the areas of distribution for the Ural's spiders. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. 1: 32–36 (in Russian).
- Esyunin S.L., Marusik Yu.M., Tanasevitch A.V. 2010. The thesis to development of modern principles of areal classification. In: Entomologicheskie issledovaniya v Severnoy Azii. Materialy VIII mezhrional'nogo soveshchaniya entomologov Sibiri i Dal'nego Vostoka [Entomological research in North Asia. Materials of VIII interregional conference of entomologists from Siberia and Far East (Novosibirsk, Russia, 4–7 October 2010)]. Novosibirsk: KMK Scientific Press Ltd.: 81–82 (in Russian).
- Esyunin S.L., Polyani A.B. 1990. To spider fauna of the mountain-forest belt of the South Urals. In: Zhivotnyy mir Yuzhnogo Urala [Fauna of the South Urals]. Sverdlovsk: Urals branch of Academy of Sciences of the USSR: 15–16 (in Russian).
- Esyunin S.L., Ukhova N.L. 2011. The annotated list of arachnid (Arachnida) of Visimskiy Reserve. In: Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya OOPT Urala [Current condition and perspectives of development of the Urals protect territories]. Ekaterinburg: Urals Publishing Center: 124–138 (in Russian).
- Gorodkov K.B. 1984. Ranges types of insects of tundra and forest zones of European Part of U.S.S.R. In: Arealny nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Atlas. Karty 179–221 [Ranges of insects of European Part of the USSR. Atlas. Maps 179–221]. Leningrad: Nauka: 3–20 (in Russian).
- Gorodkov K.B. 1985. Three-dimensional climatic model of potential range and some its properties. 1. *Entomologicheskoe obozrenie*. 64(2): 295–310 (in Russian).
- Gorodkov K.B. 1986. Three-dimensional climatic model of potential range and some its properties. 2. *Entomologicheskoe obozrenie*. 65(1): 81–95 (in Russian).
- Grosset G.E. 1961. The oscillations of forest-steppe border in Holocene in light of theory about zonal mixing. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskii*. 66(2): 65–84 (in Russian).
- Helsingden van P. 2013. Araneae. Fauna Europaea. Version 2.6.2. Available at: <http://www.fauaeur.org> (last update 29 August 2013).
- Kazantsev D.K., Esyunin S.L. 2009. New records of spiders (Aranei) for Pechoro-Ilychskiy Reserve. In: Problemy izucheniya i okhrany zhitovnogo mira na Severe. Materialy vserossiyskoy nauchnoy konferentsii [The problems of investigation and protection of animals on North. Materials of the All-Russian scientific conference (Syktyvkar, Russia, 16–20 November 2009)]. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of Ural Branch of Russian Academy of Sciences: 56–57 (in Russian).
- Kharitonov D.E. 1923. On the spider fauna of the eastern slope of the Urals. *Izvestiya biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta i biologicheskoy stantsii pri Permskom gosudarstvennom universitete*. 2(1): 25–36 (in Russian).
- Kharitonov D.E. 1926a. Materials to the spider fauna of the Verkhoturskiy Ural. *Izvestiya biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Permskom gosudarstvennom universitete*. 5(2): 49–60 (in Russian).
- Kharitonov D.E. 1926b. Materials to spider fauna of Cherdynskiy Region. *Izvestiya biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Permskom gosudarstvennom universitete*. 4(6): 257–273 (in Russian).
- Kharitonov D.E. 1936. The spiders of Denezhkin Kamen Mt. and its environs (North Urals). *Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2(3): 15–35 (in Russian).
- Koponen S., Marusik Yu.M., Tanasevitch A.V. 1998. New data on the spider fauna of the Polar Urals (Aranei). *Arthropoda Selecta*. (1997). 6(3/4): 109–119.
- Kulczyński V. 1916. Araneae Sibiriae occidentalis arcticae. *Zapiski Imperatorskoy Akademii Nauk* 8. 28(11): 1–44.
- Marusik Yu.M. 2008. Synopsis of the *Ozyptila rauda*-group (Araneae, Thomisidae), with revalidation of *Ozyptila balkarica* Ovtsharenko, 1979. *Zootaxa*. 1909: 52–64.
- Marusik Yu.M., Gnelitsa V.A., Koponen S. 2008. A survey of Holarctic Linyphiidae (Araneae). 3. A review of the genus *Praestigia* Millidge, 1954. *Bulletin of the British Arachnological Society*. 14(5): 213–231.
- Marusik Yu.M., Logunov D.V., Koponen S. 2000. Spiders of Tuva, South Siberia. Magadan: IBPN FEB RAS. 252 p.
- Medvedev L.N. 1993. About using of numerical method in zoogeography. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 113(6): 731–740 (in Russian).
- Mikhailov K.G. 1992. Sistematika i fauna paukov roda *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Sovetskogo Soyuza [Systematics and fauna of the spider genus *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) of the Soviet Union. PhD Abstract]. Moscow. 21 p. (in Russian).
- Mikhailov K.G. 2013. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist. *Arthropoda Selecta*. Supplement 3: 1–262.
- Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. 2015. Spiders of Europe. Available at: <http://www.araneae.unibe.ch> (accessed 15 May 2015).
- Pakhorukov N.M. 1977. Materialy k faune paukov vostochnogo sklona Severnogo Urala [Materials to the spider fauna of the east slope of the North Urals]. Perm. 26 p. (in Russian). (Manuscript is deposited in All-Russian Institute of Science and Technological Information, No 4208-77).
- Pakhorukov N.M. 1981. To study of the spider family Linyphiidae in the fauna of the USSR forest zone. In: Fauna i ekologiya nasekomykh [Fauna and ecology of the insects]. Perm: Perm State University: 71–85 (in Russian).
- Pakhorukov N.M., Utochkin A.S. 1977b. Spider species of the family Linyphiidae (Aranei) from the North Urals, little-known and new to the fauna of the USSR. *Entomologicheskoe obozrenie*. 56(4): 907–911 (in Russian).
- Pakhorukov N.M., Utochkin A.S. 1977a. Four species of spiders from the North Urals, new to the USSR fauna. *Vestnik zoologii*. 4: 91–92 (in Russian).
- Penev L. 1996. Large-scale variation in carabid assemblage, with a special reference to the local fauna concept. *Annales Zoologici Fennici*. 33: 49–63.
- Penev L. 1997. Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? *Global Ecology and Biogeography Letters*. 6: 91–96.
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic investigations]. Moscow: Nauka. 288 p. (in Russian).
- Tanasevitch A.V. 1985. To study of spiders (Aranei) of the Polar Urals.

- In: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 139. Fauna i ekologiya paukov SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences. Vol. 139. Fauna and ecology of spiders of the USSR]. Leningrad: Nauka: 52–62 (in Russian).
- Ter Braak C.J.F., en Visserij M.L., Landbouwwiskunde G. 1988. CANOCO: a FORTRAN programs for canonical community ordination by [partial] [detrenden] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen. 95 p.
- Tuneva T.K. 2007. Review of the family Gnaphosidae on the Ural fauna (Aranei), 5. Genera *Micaria* Westring, 1851 and *Arboricaria* Bosmans, 2000. *Arthropoda Selecta*. 2006. 15(3): 229–250.
- Utochkin A.S., Pakhorukov N.M. 1976. Materials to the spider fauna of the Reserve. *In: Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika. Vyp. 13* [Proceedings of Pechoro-Ilychskiy Reserve. Vol. 13]. Syktyvkar: Komi Book Publishing House: 78–88 (in Russian).
- Velichko A.A. 1968. The main climatic border and stages of Pleistocene. *Izvestiya AN SSSR. Seriya geograficheskaya*. 3: 5–17 (in Russian).
- World Spider Catalog. Version 16. Available at: <http://wsc.nmbe.ch> (accessed 15 May 2015).