

Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Удмуртский государственный университет»

*На правах рукописи*

**Созонтов Артём Николаевич**

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ПАУКОВ (ARANEI)  
УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ:  
РАЗНООБРАЗИЕ, БИТОПИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ,  
СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ**

Специальности: 03.02.04 – зоология, 03.02.08 – экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент  
Зубцовский Николай Егорович

Научный консультант:

доктор биологических наук, доцент  
Дедюхин Сергей Викторович,

Ижевск – 2018

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	4
Глава 1. Обзор работ по фауне и экологии пауков России и Удмуртии . ....	9
1.1 История изучения пауков в России . ....	9
1.2 История изучения пауков в Удмуртии . ....	13
Глава 2. Характеристика природных условий региона исследований . ....	18
Глава 3. Материал и методы исследований . ....	23
3.1 Охват территории исследований и методы сбора пауков . ....	23
3.2 Исследованные типы биотопов . ....	29
3.3 Методы камеральной обработки материала . ....	37
3.4 Методы количественной обработки данных . ....	38
Глава 4. Таксономическая и зоогеографическая структура аранеофауны Удмуртии . ....	43
4.1 Видовое богатство и степень изученности фауны . ....	43
4.2 Таксономическая структура фауны . ....	47
4.3 Общий зоогеографический анализ региональной фауны . ....	53
4.4 Широтно-зональный анализ фауны пауков Удмуртии . ....	65
4.5 Анализ краеареальных видов . ....	73
Глава 5. Биотопическое распределение видов пауков Удмуртии и классификация их группировок .....	81
5.1 Видовое богатство группировок пауков . ....	81
5.2 Анализ неравномерности распределения видов пауков по биотопам . ....	88
5.3 Анализ групп пауков по ширине экологических спектров . ....	89
5.3.1 Группы пауков по спектру заселяемых местообитаний на основе индекса Ю.А. Песенко . ....	89
5.3.2 Группы пауков по спектру заселяемых местообитаний на основе индикаторной ценности видов (IndVal) . ....	92

5.4 Анализ группировок пауков модельных типов биотопов .....	96
5.4.1 Сходства биотопических комплексов пауков на основе классических индексов общности .....	96
5.4.2 Кластерный анализ биотопических комплексов пауков .....	98
Глава 6. Структура и динамика населения пауков герпетобия .....	103
6.1 Динамическая плотность пауков-герпетобионтов .....	103
6.2 Структура населения пауков герпетобия в исследованных биотопах .....	107
6.2.1 Соотношение семейств в таксономической структуре насе- ления пауков-герпетобионтов основных типов биотопов ...	107
6.2.2 Общие особенности доминантной структуры населения пауков модельных типов биотопов .....	114
6.2.3 Доминантный комплекс пауков водораздельных лесов ...	117
6.2.4 Доминантный комплекс пауков пойменных лесов .....	118
6.2.5 Доминантный комплекс пауков пойменных лугов .....	119
6.2.6 Доминантный комплекс пауков склоновых лугов .....	121
6.3 Разнообразие пауков-герпетобионтов .....	122
Выводы .....	131
Список литературы .....	133
Приложение А. Справки о внедрении результатов диссертационного исследования .....	165
Приложение Б. Кадастр пауков Удмуртской Республики .....	168
Приложение В. Биотопические комплексы пауков Удмуртии .....	220
Приложение Г. Характеристика эврибионтных пауков Удмуртии .....	244

## ВВЕДЕНИЕ

В связи с непрерывно возрастающей долей участия человека в происходящих в биосфере процессах чрезвычайно актуальны детальные исследования биологического разнообразия, в том числе на региональном уровне, особенно на примере крупных и систематически разнообразных групп организмов. Пауки (Aranei) – один из крупнейших отрядов членистоногих, включающий 46 700 описанных видов (WSC, 2018). При этом ожидаемое число видов пауков в современной мировой фауне составляет от 80 000 (Platnick, 1999; Platnick, Raven, 2013) до 120 000 (Agnarsson et al., 2013). Для Европы общее число известных видов пауков приближается к 5000 (van Helsdingen, 2015), в России – 2 397 (Mikhailov, 2016).

Пауки – неспециализированные хищники с коротким жизненным циклом, служат удобной модельной группой для установления фундаментальных закономерностей по экологии и биогеографии (Wise, 1993). В свою очередь детальные знания о разнообразии и экологии пауков составляют научную базу для биологической индикации, природоохранных мероприятий, экологического мониторинга и прогнозирования, в том числе долговременного (Clausen, 1986; Cardoso, 2004; Scott et al., 2006).

Несмотря на то, что первые сведения о видовом составе пауков территории, ныне относящейся к Удмуртии, появились еще в начале XX века, подробных исследований фауны и экологии пауков данного региона ранее не проводилось, что и определяет новизну нашей работы.

### **Цель и задачи исследования**

Цель настоящего исследования – установление состава и комплексный анализ фауны пауков (Aranei) Удмуртии, а также изучение их биотопического распределения в регионе и структуры аранеокомплексов.

В процессе работы решались следующие **задачи**:

1. Инвентаризация аранеофауны Удмуртии и составление аннотированного кадастра видов.
2. Анализ таксономической структуры фауны.
3. Анализ зоогеографической и зональной структуры региональной аранеофауны с оценкой степени её своеобразия.
4. Изучение биотопического распределения видов пауков и закономерностей формирования аранеокомплексов в регионе.
5. Установление и анализ структуры населения пауков и её сезонной динамики.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Анализируемая фауна характеризуется высоким видовым и ареалогическим разнообразием. По своей структуре она в целом европейская с некоторыми чертами сибирской и имеет переходные черты между типично таежными и лесостепными фаунами, но ближе к последним.
2. Установлены резкие различия в составе и сезонной динамике структуры между луговыми и лесными комплексами герпетобионтных пауков: для луговых биотопов характерна более высокая попадаемость, более резкие сезонные изменения плотности, сравнительно высокие показатели видового разнообразия и низкие показатели видового богатства; напротив, в лесных биотопах попадаемость герпетобионтов пауков в 2,5 раза ниже, резких сезонных изменений динамической плотности не наблюдается, отмечены более высокие показатели видового богатства и более низкие показатели видового разнообразия.

**Научная новизна.** На территории Удмуртии проведено комплексное изучение фауны и экологии пауков, в результате которого впервые для региона приводится 321 вид пауков, для востока Русской равнины – 14, для

России – 1. Проведен зоогеографический и общий широтный анализ как всей региональной фауны пауков, так и дифференцированно для региональных фаун ведущих семейств. Более 50 видов обнаружены вдалеке от известных прежде границ ареалов, из них более половины – суббореальные, отмечавшиеся ранее значительно южнее от исследуемого региона. По материалам из Удмуртии описано 3 вида, установлена синонимия *Tetragnatha qiuae* Zhu, Song et Zhang 2003 = *T. kovblyuki* Marusik 2010 syn. n.

Впервые применен иерархический подход при классификации и анализе биотопических комплексов пауков, что позволило выявить наиболее устойчивые связи пауков с различными типами местообитаний без ограничений уровнем детализации, выбранным априорно. Впервые применены объективные статистические основания для ранжирования видов пауков по широте их экологических спектров. Примененные для анализа ландшафтно-биотопического распределения пауков методы и полученные результаты не имеют аналогов в отечественной литературе.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Внесён существенный вклад в познание региональной фауны и населения пауков Удмуртии. Осуществлена инвентаризация, результаты которой делают рассматриваемую аранеофауну одной из наиболее изученных в европейской части России. Показана связь биологических и экологических особенностей семейств с закономерностями распространения их видов. На основании количественного распределения видов выделены и рассмотрены биотопические комплексы пауков. Показатели разнообразия населения пауков проанализированы в контексте как связи с экотопическими условиями местообитаний, так и сезонных изменений в структуре аранеокомплексов.

В результате проделанной работы заложена основа мониторинговых исследований пауков в системе ООПТ Удмуртской Республики, что имеет важное значение для охраны редких видов. Полученные результаты могут быть использованы специалистами в области зоологии, биогеографии,

фенологии, син- и аутэкологии, а также краеведения. Результаты исследований частично вошли в летописи природы региональных ООПТ и используются при чтении дисциплин (зоология и биеогеография) в Удмуртском государственном университете (приложение А).

**Степень достоверности и апробация результатов.** Надежность и обоснованность выводов и положений основывается на анализе значительного по объему фактического материала (более 35 000 особей пауков, собранных на протяжении 10 полевых сезонов в 60 географических точках Удмуртии). Применение современных методов количественной обработки данных обеспечивает достоверность полученных в диссертационной работе результатов и сформулированных на их основе положений и выводов. Результаты исследований представлены на 10 конференциях: ежегодные Всероссийские конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, ИЭРиЖ, 2012, 2016, 2017, 2018 гг.), XIV и XV Международные съезды Русского энтомологического общества (СПб, 2012 и Новосибирск, 2017), Всероссийская конференция с международным участием «Региональные аспекты биогеографии» (Ижевск, 2012), Международная конференция «VIII Чтения памяти О.А. Катаева» (СПб, 2014), Международная конференция «VII Международный симпозиум «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2015), Международная конференция «29th European Congress of Arachnology» (Brno 2015). Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 13-04-31178 мол\_а.

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие в разработке плана исследования, собрал бóльшую часть полевого материала. Камеральная обработка собранного материала проводилась автором лично, правильность определений во всех необходимых случаях проверена д.б.н. С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Анализ и обобщение результатов

исследования осуществлены лично автором при консультациях с научными руководителями.

**Публикации.** Всего автор имеет 26 научных работ, из них по теме диссертации – 18, в том числе 1 – раздел в коллективной монографии, 7 – в журналах из перечня ВАК, 4 из которых входят в международные системы цитирования WoS и Scopus.

**Благодарности.** Автор выражает благодарности научным руководителям – д.б.н. Сергею Викторовичу Дедюхину и к.б.н. Николаю Егоровичу Зубцовскому, а также д.б.н. Сергею Леонидовичу Есюнину, которые на протяжении многих лет оказывали помощь и поддержку на всех этапах исследования. Автор чрезвычайно признателен всем коллегам за предоставленные сборы пауков и наставникам за помощь в количественной обработке данных.

## Глава 1. ОБЗОР РАБОТ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ПАУКОВ РОССИИ И УДМУРТИИ

### 1.1 История изучения пауков в России

Первые исследования пауков в России, таксономические описания новых видов, были осуществлены в конце XVIII века Э. Лаксманном, П. Палласом, С. Гмелином и И. Лепехиным (Laxmann, 1770; Паллас, 1773; Гмелин, 1785; Лепехин, 1795, цит. по Иванов, 1965), причем эти четыре источника вошли в десятку первых научных публикаций о пауках (Марусик, 2011). В конце XIX – начале XX века изучение пауков продолжалось такими учеными, как В.А. Вагнер, изучавший биологию и морфологию (Вагнер, 1986, 1990; Wagner, 1888), В.И. Сычевская (Сычевская, 1935, 1954), занимавшаяся биологией пауков, С.А. Спасский, который опубликовал среди множества других работ первый русскоязычный «Определитель пауков Донской области» (Спасский, 1925).

Большим стимулом для дальнейшего развития арахнологии послужили работы Д.Е. Харитонова с 1925 по 1954 годы, в том числе «Каталог русских пауков» (Харитонов, 1932), в котором приведены все известные к тому времени виды пауков на территории России (1068 видов из 29 семейств). Автор отмечает, что различные области и губернии изучены крайне неравномерно. Для Московской области приводится 344 вида, для Таврической (Крым) – 297, для Пермской – 159. Наряду с этим для Вятской губернии указан лишь 1 вид *Lycosa singoriensis* (Charitonov, 1932).

Результатом этих работ второй половины XX века стал ряд монографий: «Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека» (Иванов, 1965), «Краткий определитель пауков лесной и лесостепной зоны СССР» (Ажеганова, 1968), «Определитель пауков европейской части СССР» (Тыщенко, 1971).

Большую роль для дальнейшего развития арахнологии сыграл выход в свет ряда тематических сборников трудов Зоологического института АН

СССР (с 1979 по 1990 гг.), в которых был опубликован целый ряд крупных систематических и фаунистических работ по паукам (Еськов, 1979, 1985; Овчаренко, 1979; Штернбергс, 1979, 1990; Пахоруков, 1985; Танасевич, 1985; Целлариус, Шорохов, 1985; Краснобаев, 1990; Михайлов, 1990а; Полянин, Пахоруков, 1990; Узенбаев, 1990 и др.).

Важное значение для познания отечественной фауны пауков имеют работы К.Г. Михайлова (Зоологический музей МГУ, г. Москва), с 1990 года обобщающего данные по фауне пауков Советского Союза, а позднее России и стран СНГ (Mikhailov, 1996, 1997, 2013b; Михайлов, 1990). По последним данным для всей территории бывшего СССР известно 3 374 вида из 53 семейств, из которых в России отмечено 2 397 (Mikhailov, 2016).

А.В. Танасевич (ИПЭЭ РАН, Москва) на протяжении более чем 30 лет занимается систематикой семейства *Linurphiidae*, второго по числу видов среди всех семейств пауков. Им описано более 400 видов пауков, десятки родов, создан и поддерживается сайт «Линифииды мира», содержащий информацию по систематике данного семейства, а также детальные сведения о распространении каждого вида (Tanasevitch, 2016).

Особое значение имеют работы д.б.н. Ю.М. Марусика (ИБПС ДВО РАН, Магадан), в которых впервые обобщены данные об аранеофауне Сибири и Дальнего Востока России (Марусик, 2007), им описано порядка 400 новых для науки видов и опубликовано несколько монографий (Marusik et al., 2000; Марусик, Ковблюк, 2011).

Новосибирская арахнологическая школа основана сравнительно недавно, – на рубеже 80-х–90-х годов XX века, но для азиатской части России ее исследования играют ключевую роль (Михайлов, Марусик, 2012). Арахнологами из Новосибирска было подготовлено несколько монографий (Logunov, Marusik, 2000; Marusik et al., 2000; Logunov, Marusik, 2003) и множество статей по таксономии (Azarkina, 2002, 2006; Logunov, Azarkina, 2008; Trilikauskas, Azarkina, 2014; Fomichev, Logunov, 2015), фауне (Trilikauskas, Tanasevitch, 2005; Триликаускас, 2011; Азаркина, Триликаускас,

2012, 2013) и экологии (Триликаускас, 2007, 2008а, 2008b, 2014а; Триликаускас, Пономарева, 2013; Триликаускас, Дудко, 2016) пауков.

Давние традиции имеет Пермская научная школа, основанная в 20-е годы XX века Д.Е. Харитоновым (Уточкин, Бельтюкова, 1971; Харитонова, 1997), наиболее крупными работами которого являются «Каталог русских пауков», его дополнения (Харитонов, 1932, 1936) и некоторые другие (Харитонов, 1946, 1956). В настоящее время продолжает активно развивать эту школу С.Л. Есюнин (ПГНИУ, г. Пермь). В результате фауна пауков Уральского региона в настоящее время является одной из наиболее полно изученных в России и сопредельных регионах. В частности, составлен подробный каталог пауков Урала (Esyunin, Efimik, 1996), где обобщена информация о региональном и глобальном распространении 780 видов пауков из 28 семейств. В ряде работ С.Л. Есюнина рассматриваются вопросы разнообразия локальных и региональных фаун, определяющие их закономерности, влияние исторических причин на состав аранеокомплексов в пределах Урала (Есюнин, 1995, 2015; Есюнин, Ефимик, 1994), а также биоразнообразие особо охраняемых природных территорий (Есюнин, 2006а; Ухова, Есюнин, 2009; Esyunin, Kazantsev, 2007). Помимо этого, в сферу его научных интересов входят вопросы экологии пауков (их популяций и группировок) (Есюнин, 1992, 1999, 2009, 2011; Есюнин и др., 2013; Тураева, Есюнин, 2015), что редко рассматривается как отечественными, так и зарубежными исследователями.

Помимо специалистов, перечисленных выше, в разных регионах России работает целый ряд других арахнологов, которых рамки диссертационной работы позволяют лишь перечислить: Г.Н. Азаркина, Н.М. Ковблюк, Т.И. Олигер, М.М. Омелько, А.В. Пономарев, Л.А. Триликаускас, Т.К. Тунева и другие.

Следом за накоплением фаунистических данных появились обобщения о географическом распространении пауков, одними из первых были работы К.Ю. Еськова (Еськов, 1981а; Еськов, 1991). Позднее С.Л. Есюниным были показаны особенности видового богатства и таксономического состава

локальных фаун Урала в зависимости от изменения климатических факторов (Есюнин, Ефимик, 1994; Есюнин, 1995), условий высотной поясности и исторических факторов (Есюнин, 2015), специфика географического варьирования населения пауков на Среднем, Южном Урале и в Предуралье (Есюнин, 2006b; 2013). В настоящее время эти исследования были продолжены и расширены до территории Западной Сибири (Тураева, 2015).

К.Ю. Еськов опубликовал первую обобщающую работу по биотопическому распределению пауков (Еськов, 1981b). Для пауков средней тайги он показал, что большинство видов пауков отмечены более чем в одном биотопе, при этом количественное распределение неравномерно: обычно пауки одного вида предпочитают какой-то определенный типа биотопа. Эта тема продолжила развиваться лишь в последние годы XX века: данные по биотопическому распределению пауков были получены на примере пауков-крестовиков локальной фауны с. Бараба (Рябикова, 1995), пауков-линифицид лесостепи Украины (Гнелица, 1997) и всех пауков западного макросклона Урала в пределах Республики Башкортостан (Ефимик, 1997). Этот этап можно считать современным, поскольку для оценки биотопической приуроченности использовались не только качественные (наличие или отсутствие вида в биотопе), но и количественные данные (численность и обилие). В XXI веке исследования биотопического распределения были продолжены на Северном Алтае (Волковский, 2006), а также на примере пауков-гнафозид рода *Micaria* Урала (Тунева, 2004) и пауков-волков рода *Pardosa* Буреинского заповедника (Триликаускас, 2003). Самой исчерпывающей сводкой о биотопическом распределении пауков на сегодняшний день является монография Т.И. Олигер о пауках Юго-Восточного Приладожья (Олигер, 2010).

Для развития исследований в области как биогеографии пауков, так и экологии их популяций и сообществ большое значение имела концепция локальных фаун. Этот подход разрабатывали Ю.И. Чернов и Л.Д. Пенев в 80-е и 90-е годы XX века (Чернов, 1989; Чернов, Пенев, 1993; Penev, 1997). Впоследствии подход «локальных фаун» успешно применялся в

исследованиях по самым разным модельным группам (Penev, 1992, 1996; Есюнин, Козьминых, 2000; Niemelä и др., 2002; Воронин, 2006; Макаров, Маталин, 2009), в т.ч. и по паукам (Esyunin et al., 1994; Penev et al., 1994; Esyunin, Efimik, 2000; Тунева, Есюнин, 2008).

Количественные показатели населения пауков долгое время не привлекали внимания исследователей. Впервые в отечественной литературе для оценки биотопических связей использовалась трёхбалльная шкала обилия видов в работе К.Ю. Еськова (Еськов, 1981b). С конца XX века исследования структуры населения пауков и закономерностей ее географического варьирования продолжают С.Л. Есюниным с соавторами, изначально по населению пауков дубрав Русской равнины (Есюнин, 1992), затем такие работы были продолжены на Урале (Есюнин, 1999; Есюнин, 2006b; Есюнин, 2011 и др.). Также многолетние исследования населения пауков и его структуры в последние десятилетия ведутся в некоторых заповедниках, в частности, в Буреинском (Триликаускас, 2003, 2008a, 2008b), Нижне-Свирском (Олигер, 2010), Тигирецком (Триликаускас, 2014b) и заповеднике «Нургуш» (Есюнин и др., 2013; Ускова и др., 2016). Публикации такого рода содержат сведения об общей динамической плотности пауков, структуре доминантного комплекса, видовом богатстве сообщества и, в некоторых случаях, сезонной динамике этих показателей.

**Резюме.** Арахнологические исследования в России имеют давнюю и богатую историю. В разные периоды преобладали различные направления исследований. Традиционные работы по фауне и таксономии по-прежнему остаются актуальны, однако ведутся с применением адекватных сегодняшнему дню технологий и подходов. Постепенно биогеографическая и экологическая тематика все сильнее привлекала внимание ученых.

## 1.2 История изучения пауков в Удмуртии

Первое упоминание о пауках Удмуртской Республики датируется 1892 г. и принадлежит Л.К. Круликовскому. В своем докладе на съезде Русского

энтомологического общества он сообщает об обнаружении русского тарантула – *Lycosa singoriensis*. При этом автор высказывает предположение, что он был завезен в г. Сарапул из окрестностей г. Саратова вместе с грузом растений хмеля (Круликовский, 1882). В более поздних его публикациях (Круликовский, 1908, 1915) говорится, что тарантул отмечен в окрестностях урочища «Голюшурма» Алнашского района (в начале прошлого века являлось селом Голюшурмы и относилось к Елабужскому уезду Вятской губернии), в большом количестве в окрестностях г. Сарапула и встречается даже на окраинах городских улиц. При этом информация о южнорусском тарантуле, охраняемом во многих субъектах Российской Федерации (Присяжнюк и др., 2004), в том числе и в Удмуртии, и в настоящее время представляет определенный интерес (Дедюхин, Созонтов, 2012).

В сводке «Краткий очерк фауны Вятской губернии» Л.К. Круликовский пишет о некоторых других видах пауков, встреченных им на юге Сарапульского уезда (Круликовский, 1908). Кроме уже упомянутого южнорусского тарантула сообщается о трех видах: *Araneus diadematus* (приводится как «*Epeira diadema* L.»), *Misumena vatia* (приводится как «*Thomisus citrons*») и *Argyroneta aquatica*, а также, без приведения видовых названий, о представителях рода *Xysticus* (семейство Thomisidae) и о скакунчиках (семейство Salticidae). Места обнаружения перечисленных выше видов, за исключением *Lycosa singoriensis*, не указываются, вследствие чего не представляется возможным установить, были ли они обнаружены в пределах современных границ Удмуртской Республики.

Л.К. Круликовский был выдающимся натуралистом конца XIX – начала XX в. При этом основной его интерес был сосредоточен на чешуекрылых (Lepidoptera), а его сведения о пауках являются эпизодическими.

Впоследствии пауки в регионе долгое время оставались вне поля зрения ученых. Лишь в 1971 г. В.П. Тыщенко в «Определителе пауков европейской части СССР» (Тыщенко, 1971) указывает 10 видов для Удмуртской АССР: *Argenna subnigra*, *Drassyllus praeficus* (приводится как *Zelotes p.*), *Evarcha*

*laetabunda*, *Hypsosinga sanguinea*, *Lathys humilis*, *Leptyphantus minutus*, *Pirata piscatorius*, *Sibianor aurocinctus* (приводится как «*Bianor aenescens* (Sim., 1868)»), *Walckenaeria cucullata* (приводится как *Wideria c.*) и *Zora nemoralis*. К настоящему времени в ходе наших исследований подтверждено обитание в регионе коллекционным материалом всех этих видов.

Первые специальные исследования фауны пауков Удмуртии были осуществлены только в период с 1978 по 1981 гг. студенткой УдГУ Т.Л. Пастух (Зубко) под руководством к.б.н. В.И. Рошиненко. Ими были осуществлены сборы материала в нескольких районах республики: Вавожском, Завьяловском, Сюмсинском и Увинском, а в 1981 г. опубликована совместная статья «К фауне пауков некоторых районов Удмуртской АССР» (Зубко, Рошиненко, 1981). Эта статья стала первой специальной фаунистической работой для нашего региона, в которой приводится 72 вида пауков из 16 семейств, однако в ней не указываются конкретные координаты точек, в которых проводились сборы. В самой статье ничего не сказано о проверке правильности определения коллекционного материала, однако в рукописи дипломной работы (хранится на кафедре экологии животных, УдГУ) сообщается, что правильность определений коллекционного материала была подтверждена А.А. Зюзиным (в 1980 г. м.н.с. ВИЗРа, Ленинград).

В дальнейшем Т.Л. Зубко продолжала эпизодические сборы материала, однако в настоящий момент вся её коллекция утеряна (Т.Л. Зубко, личное сообщение). Данные по трем видам пауков приводятся в видовых очерках Красной книги Удмуртской Республики (Зубко, 2001): *Lycosa singoriensis*, *Arctosa perita* и *Eresus kollari* (приводится как *E. cinnabarinus*). Из них Эрезус впервые приводится для Удмуртии именно в этой работе.

Наши исследования пауков начались в 2007 г. и изначально ограничивались локальной фауной национального парка «Нечкинский», а с 2010 г. были расширены на всю фауну Удмуртии (Созонтов, Рошиненко, 2012). На основе полученных с 2007 по 2010 гг. материалов, а также сборов из северной части республики, осуществленных А.В. Ильиной (ПГНИУ, г.

Пермь), была опубликована статья «К фауне пауков Удмуртской Республики» (Sozontov, Esyunin, 2012). В ней содержатся сведения о 195 видах, относящихся к 24 семействам, из них 122 для Удмуртии приводятся впервые.

Позднее были опубликованы сведения о 95 видах пауков, впервые обнаруженных в фауне республики (Созонтов, 2012а; Созонтов, 2012b; Созонтов, Широбокова, 2014; Sozontov, Esyunin, 2014; Созонтов, Есюнин, 2015). Таким образом, согласно опубликованным на сегодня данным, известная фауна пауков Удмуртской Республики насчитывает 298 видов. С учетом имеющегося у нас достоверно определенного, но пока неопубликованного материала на территории Удмуртии отмечено 394 вида, относящихся к 27 семействам. Динамика количества известных видов пауков в Удмуртской Республике проиллюстрирована в таблице 1.1.

Таблица 1.1 – Число известных видов пауков в Удмуртской Республике

Источник	Видов всего в работе	Из них новых для фауны УР	Общее число известных видов в регионе
(Круликовский, 1882)	1	1	1
(Круликовский, 1908)	4	3	4
(Круликовский, 1915)	1	0	4
(Тыщенко, 1971)	10	10	14
(Зубко, Рощиненко, 1981)	72	66	80
(Зубко, 2001)	3	1	81
(Sozontov, Esyunin, 2012)	195	122	203
(Созонтов, 2012b)	17	5	208
(Созонтов, 2012а)	1	1	209
(Адаховский и др., 2012)	2	–	209
(Созонтов, 2013)	26	–	209
(Sozontov, Esyunin, 2014)	158	47	256
(Созонтов, Широбокова, 2014)	40	40	296
(Ермолаев и др., 2014)	26	2	298
(Созонтов, Есюнин, 2015)	2	–	298
(Есюнин, Созонтов, 2015)	1	–	298
(Созонтов, 2015b)	18	4	302
(Созонтов, 2015а)	34	9	311
Созонтов, неопубликованные данные		91	402

Кроме фаунистических исследований паукам УР были посвящены биогеографические (Созонтов, 2012b; Есюнин, Созонтов, 2015; Созонтов,

2015a, 2015b; Созонтов, Есюнин, 2015; Sozontov, 2015), таксономические работы (Есюнин, Созонтов, 2015; Созонтов, Есюнин, 2015) и публикации об отдельных интересных (редких, нуждающихся в охране или находящихся здесь на границах ареалов) видах (Адаховский и др., 2012; Созонтов, 2012a; Созонтов, 2013).

**Резюме.** До начала исследований за более чем 100-летний период (с 1892 по 2001 гг.) вышло лишь 6 публикаций, в которых указаны сведения о пауках республики, причем только одна (Зубко, Рощиненко, 1981) является региональной фаунистической, а наши исследования, проводимые в течение последних 10 лет, вывели изученность фауны республики на качественно новый уровень.

## Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

**Географическое положение.** Удмуртская Республика (далее УР) расположена на востоке Русской Равнины, на востоке граничит со Средним Предуральем. Площадь территории составляет 42 000 км<sup>2</sup>. Крайними точками являются: Зуевы Ключи с юга (55°52' СШ, 53°17' ВД, Каракулинский р-н), д. Сёва и река Сёва на севере (58°31' СШ, 52°56' ВД, Глазовский р-н), д. Васюки на западе (57°17'СШ, 51°9' ВД, Сюмсинский р-н) и д. Новокрещенка на востоке (56°18' СШ, 54°23' ВД, Камбарский р-н). Протяженность республики составляет 298 км с севера на юг и 200 км с запада на восток (Широбоков, 1972; Удмуртская Республика ..., 2000).

**Рельеф.** Рельеф как совокупность неровностей земной поверхности является одним из важнейших факторов, определяющих дифференциацию на природные комплексы и ландшафты (Рычагов, 2006; Илларионов, 2009), что имеет значение для всех региональных экологических исследований.

Рельеф УР складывается из ряда возвышенностей и низменностей и в целом его можно охарактеризовать как холмистую равнину, которая восточнее переходит в кряжи и увалы Предуралья. Самые высокие точки региона расположены на севере (до 331 м над у.м., Верхнекамская возвышенность) и на востоке (до 250 м н.у.м., Сарапульская возвышенность). Наименьшие отметки относятся к руслам Камы и Вятки (56 м). Наибольшая же площадь УР имеет отметки от 200 до 300 м н.у.м. На территории УР выделяют несколько водораздельных возвышенностей, естественными границами между которыми являются долины крупных и средних рек (Илларионов, 2009). Характерные особенности рельефа – выраженная ступенчатость в строении водоразделов, наличие останцовых форм рельефа, густое рассечение речными долинами с асимметрией склонов и распространение эрозионных процессов (Подсосова, 1972). Многообразие элементов рельефа республики является предпосылкой

для формирования своеобразия и многообразия формирующихся на земной поверхности биологических объектов.

**Климат.** Климат УР – умеренно-континентальный. Лето теплое, зимний период – холодный, многоснежный и продолжительный. Многолетняя среднегодовая температура составляет от 1 до 2 °С по данным на 1972 г. (Дерюгина, Моргунова, 1972) и от 2 до 3 °С по данным на 2009 г. (Переведенцев и др., 2009) для северных и южных районов УР соответственно. При этом в обоих случаях авторы отмечают очень сглаженные температурные колебания в длительных временных промежутках и резкие неперiodические перепады температуры воздуха на отрезках до месяца и даже до нескольких дней, что является прямым проявлением выраженной континентальности климата.

Атмосферные осадки относятся к числу важнейших метеорологических явлений. Многолетнее среднегодовое количество осадков для Удмуртии составляет 574 мм, из которых 2/3 приходятся на теплый период года, а 1/3 – на холодный (397 и 176 мм соответственно). Месячные максимумы приходятся на летний сезон и составляют 70 и более мм (Шанталинский, Шерстюков, 2009).

**Водные ресурсы.** Удмуртская Республика покрыта густой сетью естественных и искусственных водных объектов, все они относятся к бассейнам рек Камы и Вятки. Суммарная протяженность всех водотоков составляет 30 000 км, из которых 19 000 приходится на водотоки протяженностью менее 10 км, а 8 000 – на малые реки (Рысин, 2009а). Полная совокупная длина Камы и Вятки – 4,5 тыс. км (Кузьминых, 1972). Средний многолетний сток Камы и Вятки – 65,7 км<sup>3</sup>, однако в этот показатель входят осадки со всего бассейна этих рек. Большое значение на природные условия и процессы оказывают также крупные искусственные водные резервуары, Нижнекамское водохранилище (площадь зеркала 2580 км<sup>2</sup>, объем 13 км<sup>3</sup>), Воткинское водохранилище (1120 км<sup>2</sup>, 9,3 км<sup>3</sup>), Ижевский (24 км<sup>2</sup>, 0,08 км<sup>3</sup>) и Воткинский (18 км<sup>2</sup>, 0,09 км<sup>3</sup>) пруды – самые большие (Рысин, 2009а).

Крупные водоемы смягчают колебания температур, а на их склонах южной и западной экспозиции формируются уникальные природные условия (География ..., 2009).

**Почвы.** Экологической ролью первостепенной значимости как важнейшего компонента всех наземных биоценозов и биосферы в целом обладают почвы. Через почву функционирует огромное множество экологических связей всех наземных организмов и биологических систем более высокого порядка (Рысин, 2009b). Почвы формируются в результате взаимодействия таких факторов, как климат, рельеф, почвообразующие породы, растительность и животный мир, время. Все большее значение в ходе исторического развития принимает антропогенный фактор почвообразования – деятельность человека.

На территории Удмуртии основные почвообразующие породы – покровные и карбонатные глины и суглинки, эоловые пески и супеси, а также аллювиальные и делювиальные отложения. На подавляющей части Удмуртии преобладают дерновые-подзолистые почвы с разной степенью подзолистости (Удмуртская Республика ..., 2000). Территория республики долгое время была покрыта хвойными лесами, выделявшими фульвовые кислоты, которые и придают почве подзолистые свойства. Наиболее характерны такие почвы для северных, западных и отчасти центральных районов УР, что, очевидно, связано с большим распространением хвойных лесов в этих районах по сей день. Серые лесные почвы формировались под лиственными лесами и луговой растительностью и более обычны в южных районах (Вараксин, Ковриго, 1972; Кузнецов, 1994).

**Флора и растительность.** Флора является качественной, а растительность – количественной составляющей растительного покрова. На территории Удмуртии произрастают около 2000 видов сосудистых растений, из которых порядка 1100 являются аборигенными, а остальные 900 оказались занесены в результате деятельности человека. По всем своим характеристикам местная флора принадлежит к бореально-умеренному типу (Баранова, 2009).

Территория Удмуртии относится преимущественно к подтаежной зоне, и вполне закономерно преобладание здесь зонального лесного типа растительности. Согласно современной ботанико-географической схеме районирования УР (Шадрин, 1999) северная её треть принадлежит подзоне южной тайги. Южная часть относится к полосе подтаёжных смешанных лесов, которая при этом делится на полосу смешанных широколиственно-хвойных с присутствием липы и полосу смешанных хвойно-широколиственных с присутствием дуба и лещины (Баранова и др., 2010). На крайнем юге республики наблюдается выраженная иррадиация северной лесостепи (Шадрин, 1999).

На сегодняшний день леса занимают 47 % площади УР. Основной породой лесных сообществ является ель, ещё 100 лет назад занимавшая до 86 % от всей площади республики. К настоящему времени многие участки первичных ельников возделываются человеком для сельскохозяйственных нужд либо же замещены сосной (16 %) и березой (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009). Сосновые леса произрастают на легких песчаных почвах и расположены преимущественно в центральной части Удмуртии, в бассейнах рек Кильмезь и Кама. Для южной трети Удмуртии характерны широколиственно-сосновые леса на склонах и возвышениях и широколиственные леса в долинах крупных рек, состоящие из осины, липы, дуба, вяза и клена (Ефимова и др., 1972; Баранова, Пузырев, 2012).

Луга занимают около 8 % площади УР (Государственный доклад ..., 2007), и почти всегда их происхождение связано с сельскохозяйственной деятельностью человека (Ефимова и др., 1972). Луга подразделяются на водораздельные, низинные и пойменные. Пойменные луга при реках заливаются в весеннее половодье. Водораздельные луга располагаются на возвышениях, склонах, а низинные – обычно в понижениях и имеют доступ к грунтовой влаге помимо атмосферной. Однако для всех лугов в нашей местности характерно преобладание злаков (Баранова, 2009). Следует отметить, что на территории Удмуртии происходят процессы остепнения как

по естественным причинам, так и в силу антропогенного воздействия; наиболее ярко это выражено на склонах с южной экспозицией (Шадрин, 1995, 1999).

Болота, занимающие не более 3% площади УР, бывают верховыми, низовыми и переходными, причем в литературе отмечается, что низовые преобладают по занимаемой площади (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

Значительная территория Удмуртии находится под пашнями (около 40 %) и пастбищами (5 %) (Кузнецов, 1994).

Таким образом, территория Удмуртии характеризуется разнообразием природных условий, определяемых её расположением на стыке ландшафтно-географических зон в пределах бореального экотона, неоднородностью рельефа и разновекторной хозяйственной деятельностью человека.

## Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 3.1 Охват территории исследований и методы сбора пауков

Работа выполнена на основании материала, собранного в ходе полевых исследований на территории Удмуртии с 2007 по 2016 год (10 сезонов). Сборы осуществлялись в 20 районах Удмуртии из 25 (Алнашский, Балезинский, Вавожский, Воткинский, Глазовский, Дебесский, Завьяловский, Игринский, Каракулинский, Кезский, Кизнерский, Красногорский, Малопургинский, Можгинский, Сарапульский, Селтинский, Шарканский, Юкаменский, Якшур-Бодьинский, Ярский) и 54 географических пунктах. Многолетние количественные учеты велись в 8 из них (Голюшурма, Новые Зятцы, Новый, Перелом, Позимь, Сельчка, Усть-Бельск, Чутырь) (рисунок 3.1).

#### Список мест исследований:

##### Ярский район

1. Перелом. 58,444067 N, 52,179162 E.
2. Бармашур. 58,2789 N, 52,1118 E.
3. Яр. 58,239995 N, 52,113983 E.

##### Глазовский район

4. Люм. 58,308465 N, 52,422653 E.
5. Солдырское городище. 58,152654 N, 52,752097 E

##### Балезинский район

6. Сергино. 58,409228 N, 53,530617 E.

##### Кезский район

7. Кез. 57,905171 N, 53,715165 E.
8. С. Чепца. 57,889550 N, 53,405032 E

##### Юкаменский район

9. Юкаменское. 57,887035 N, 52,246586 E.

##### Красногорский район

10. Красногорское. 57,715764 N, 52,518261 E.

## Дебёсский район

11. Байгурезь. 57,652381 N, 53,75834 E.

12. Варни. 57,681706 N, 53,745287 E.

## Игринский район

13. Новые Зятцы. 57,433883 N, 52,514976 E.

14. Чутырь. 57,359 N, 53,247 E.

## Селтинский район

15. Селты. 57,304719 N, 52,134921 E.

## Якшур-Бодьинский район

16. Старые Зятцы. 57,352421 N, 52,658651 E.

17. Селычка. 57,082294 N, 53,205759 E.

18. Чернушка. 57,028991 N, 53,090766 E.

19. 25 км Якшур-Бодьинского тракта. 57,087934 N, 53,204717 E.

20. 16 км Якшур-Бодьинского тракта. 56,994136 N, 53,174965 E.

21. Снт «Сириус». 57,031682 N, 53,141749 E

22. Скипидарка. 57,072341 N, 53,304375 E

## Шарканский район

23. Шаркан (Природный парк «Шарканский»). 57,301035 N, 53,869839 E.

## Вавожский район

24. Вавож. 56,774120 N, 51,923645 E.

## Ижевск

25. Ижевск, в т.ч.:

- Ботанический сад. 56,913 N, 53,253 E.
- Удмуртский государственный университет. 56,851 N, 53,226 E.
- Республиканский эколого-биологический центр. 56,832 N, 53,149 E.
- Зоопарк. 56,865 N, 53,172 E.
- Парк Кирова. 56,865 N, 53,172 E.
- Школа № 46. 56,845 N, 53,240 E.
- Пойма Ижа. 56,807 N, 53,218 E.

## Завьяловский район

26. Люкшудья. 56,961266 N, 53,024317 E.
27. Воложка. 56,927785 N, 53,078747 E.
28. Хохряки. 56,922795 N, 53,317227 E.
29. Позимь, Кабаниха. 56,830976 N, 53,344735 E.
30. Докша (Национальный парк «Нечкинский»). 56,817971 N, 53,766973 E.
31. Гольяны (Национальный парк «Нечкинский»). 56.737385 N, 53.746842 E.
32. Гольяны, закамье (Национальный парк «Нечкинский»). 56,762205 N, 53,788978 E.

## Воткинский район

33. Ледухи. 56,894524 N, 53,806235 E.
34. Биостанция «Сива», (6 км к Ю от с. Перевозное) (Национальный парк «Нечкинский»). 56,830287 N, 53,902991 E.
35. Устье Сивы, левый берег (Национальный парк «Нечкинский»). 56,819550 N, 53,911697 E.
36. Новый (Национальный парк «Нечкинский»). 56,823140 N, 54,079635 E.
37. Волковский (Национальный парк «Нечкинский»). 56,781644 N, 54,033352 E.

## Можгинский район

38. Поршур. 56,293122 N, 52,055394 E.

## Малопургинский район

39. Малая Пурга. 56,555428 N, 53,002369 E.

## Сарапульский район

40. Макарово. 56,713103 N, 53,750696 E.
41. Нечкино, закамье (Национальный парк «Нечкинский»). 56,648962 N, 53,805927 E.
42. Дулесово. 56,548341 N, 53,782181 E.
43. р. Бима (в 6 к СЗ от д. Пинязь) 56,229176 N, 53,583402 E.
44. Соколовка. 56,273045 N, 56,273045 E.

## Кизнерский район

45. Крымская Слудка. 55,998891 N, 51,426836 E.

## Алнашский район

46. Старый Утчан. 56,168422 N, 52,324103 E.

47. Пирогово. 56,106404 N, 52,349880 E.

48. Голюшурма. 56,002024 N, 52,700528 E.

## Киясовский район

49. Байсары. 56,282555 N, 53,052327 E.

## Каракулинский район

50. Быргында (Природный парк «Усть-Бельский»). 55,88817 N, 53,420762 E.

51. Шигнанда (Природный парк «Усть-Бельский»). 55,886014 N, 53,445915 E.

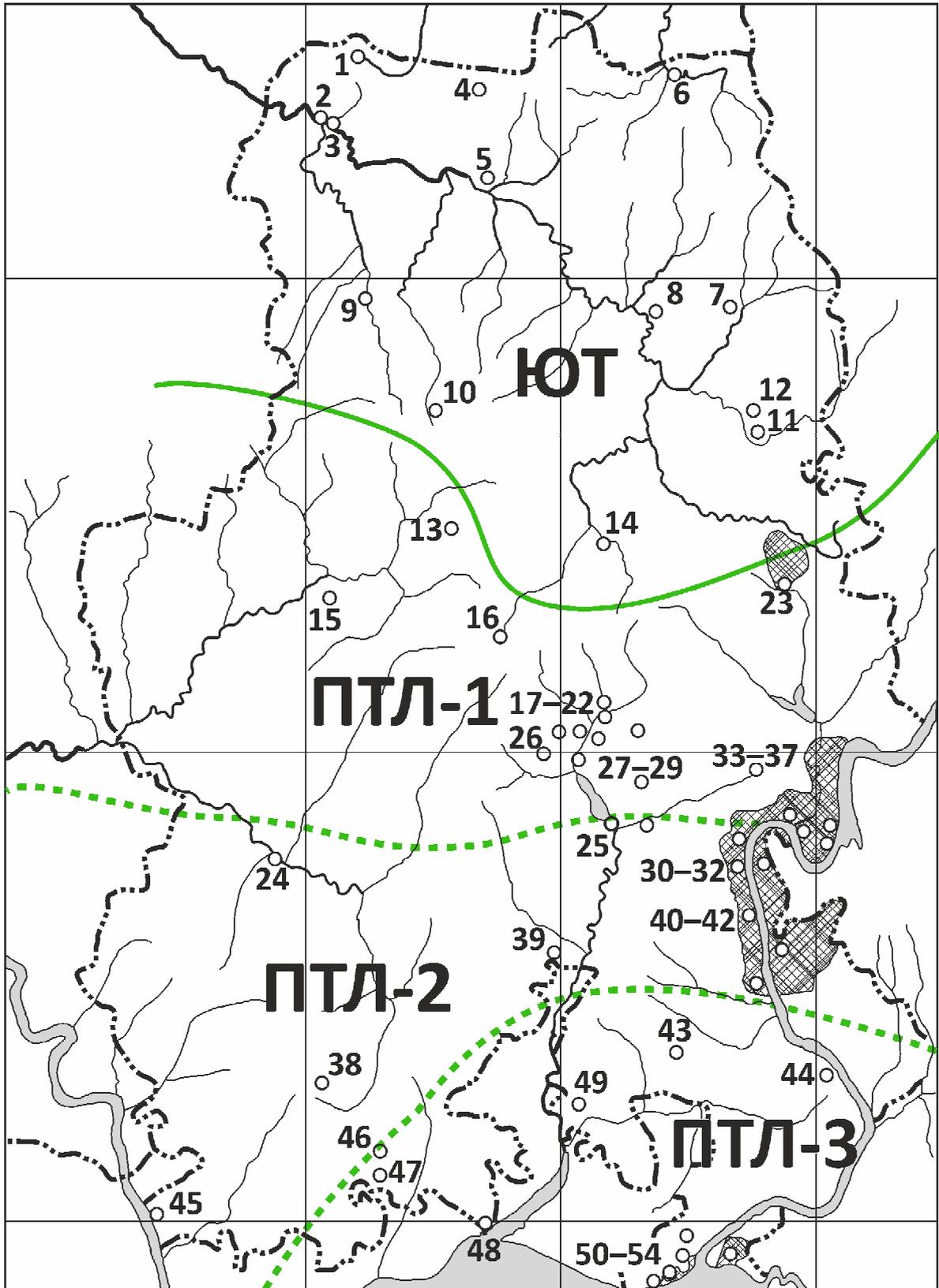
52. Усть-Бельск (Природный парк «Усть-Бельский»). 55,896166 N, 53,508117 E.

53. Чеганда. 55,962176 N, 53,5184 E.

54. Маляши (Природный парк «Усть-Бельский»). 55,952475 N, 53,680824 E.

Полевые исследования проводились с мая по сентябрь с использованием традиционных методик эколого-фаунистических исследований пауков (Тыщенко, 1971; Олигер, 2010; Марусик, Ковблюк, 2011): линии почвенных ловушек, кошение энтомологическим сачком, ручной сбор и просеивание и разбор почвенной подстилки.

В качестве почвенных ловушек использовались пластиковые стаканчики объемом 200 мл, заполненные 5%-м уксусом. Стаканчики выставлялись в линию из 10 или 15 штук. Продолжительность экспозиции зависела от различных факторов и обычно составляла от 5 до 15 дней. Во избежание пропуска мелких форм пауков и для стандартизации данных разбор содержимого почвенных ловушек проводился в лабораторных условиях. Всего в рамках данного исследования было собрано и обработано 23 500 ловушко-суток.



ЮТ – южная тайга (по Шадрину, 1999), ПТЛ – подтаежные смешанные леса, ПТЛ1 – подзона широколиственно-хвойных лесов, ПТЛ2 – подзона хвойно-широколиственных лесов (по Грибовой и др., 1980), ПТЛ3 – область инвазий и иррадиации северной лесостепи (в пределах зоны подтайги) (по Шадрину, 1999). Штриховкой обозначены ООПТ. Точки сборов перечислены выше.

Рисунок 3.1 – Карта-схема мест исследований

Кошение энтомологическим сачком применялось для отлова пауков, находящихся в травостое или на ветвях деревьев и кустарников. Использовался сачок с длиной ручки 120–140 см и диаметром обруча 30 см. В связи с объективной проблемой стандартизации количественных данных, полученных этим методом (большая зависимость уловистости пауков от высоты и густоты травостоя, ширины взмаха, шага исследователя, сезона, времени суток, погодных условий и многих других факторов (Чернов, Руденская, 1970; Олигер, 2010)), в работе использованы не абсолютные значения плотности пауков-хортобионтов, выраженные в экз./100 взмахов, а относительные, выраженные в процентных долях особей каждого вида от общего числа особей в пробе.

В биотопах с выраженным подстилочным слоем проводилось просеивание подстилки в сифтере диаметром 35 см и шириной ячеей 1×1 см. После просеивания концентрат подстилки разбирался на пологе.

В дополнение к перечисленным методам применялся ручной сбор, что позволило более полно выявить региональную фауну. Ручной сбор позволил обнаружить виды, не выявляемые другими методами, а именно укрывающиеся под камнями, досками, в норах, живущие на стволах деревьев и др. Пауки, собранные вручную, сразу же помещались в пробирку со спиртом.

Кроме авторских в работе были использованы довольно обширные сборы А.В. Усковой, Е.С. Ширококовой, К.С. Татаркина, С.А. Ширококовой и С.В. Дедюхина, а также материалы по отдельным видам О.В. Бычковой, К.В. Васильева, О.В. Ежовой, И.В. Ермолаева, М.Н. Загуменова, В.Ю. Захарова, О.А. Ивановой, А.Н. Ижболдиной, А.В. Ильиной, В.И. Капитонова, А.Р. Мусиной, А.Д. Опариной, И.В. Созонтова, Е.С. Созонтовой, Я.И. Чувашевой, Н.А. Шубиной.

подавляющее большинство коллекционного материала хранится на кафедре ботаники, зоологии и биоэкологии Удмуртского государственного университета (г. Ижевск), некоторые экземпляры переданы в зоологический

музей МГУ (г. Москва) и зоологический музей кафедры зоологии беспозвоночных ПГНИУ (г. Пермь). В общей сложности было собрано и обработано около 35 000 экземпляров пауков.

### 3.2 Исследованные типы биотопов

Подробные исследования (в том числе на стационарных площадках) были проведены в 21 типе биотопов. В совокупности они охватывают весь спектр основных зональных и интразональных биоценозов данной территории. Иерархическая классификация группировок пауков, населяющих их, представлена в таблице 3.1. Ниже приводятся описания исследованных типов биотопов.

Таблица 3.1 – Иерархическая классификация группировок пауков и соответствующие им обследованные типы биотопов

Уровни иерархической классификации группировок пауков		
1	2	3
1. Лесные биотопы	1. Пойменные лиственные леса	1. Пойменные дубравы
	2. Водораздельные лиственные леса	2. Уремные леса
	3. Водораздельные хвойные леса	3. Липовые леса
	4. Водораздельные смешанные леса	4. Сосновые леса
2. Луговые биотопы	5. Пойменные луга	5. Елово-пихтовые леса
		6. Темнохвойно-липовые леса
	6. Суходольные луга	7. Краткопойменные остепненные луга
		8. Долгопойменные луга
3. Экотонные биотопы	7. Опушки	9. Водораздельные луга
		10. Склоновые остепненные луга
		11. Опушки лиственных лесов
4. Переувлажненные биотопы	8. Болота	12. Опушки смешанных лесов
		13. Опушки сосновых лесов
	9. Берега водоемов	14. Открытые верховые болота
		15. Залесненные верховые болота
5. Антропогенные биотопы	10. Помещения	16. Открытые берега стоячих водоемов
		17. Открытые берега рек
	11. Агроценозы	18. Ольшаники по берегам рек
		19. Отапливаемые помещения
		20. Неотапливаемые помещения
		21. Садово-огородные агроценозы

**Пойменные дубравы (1).** Формируются узкими полосами на повышениях центральной поймы вдоль крупных рек и их притоков, в половодье периодически заливаются. Древостой достаточно густой, проективное покрытие крон не менее 70–80 %, формируется из дуба (*Quercus robur*), иногда с осиной (*Populus tremula*, в первом ярусе наравне с дубом), вязами (*Ulmus glabra* или *U. laevis*, чаще в подросте), липой сердцевидной (*Tilia cordata*). Подстилочный слой хорошо выражен, состоит из различных растительных остатков, преимущественно – дубовых листьев. Травостой разреженный, часто встречаются обширные участки без травянистой растительности. В понижениях травостой может состоять из крапивы двудомной (*Urtica dioica*), таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*) и осоки дернистой (*Carex cespitosa*). На повышениях травостой более разнообразен. В число доминантов входят будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), горошек лесной (*Vicia sylvatica*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*) и другие (Зубарев, 1958; Ефимова и др., 1972).

**Уремные леса (2).** Произрастают на богатых и увлажненных почвах в понижениях прирусловых и притеррасных участков пойм. В древостое преобладает осина, в меньшем количестве встречаются вяз шершавый (*Ulmus glabra*), клён (*Acer platanoides*), ель. Сомкнутость первого яруса около 80 %. Подрост представлен осинкой и липой. В травостое сныть обыкновенная, звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea*), бор развесистый (*Milium effusum*), подмаренники (*Galium spp.*), в понижениях осока дернистая (*Carex cespitosa*) (Грибова и др., 1980; Леса Удмуртии ..., 1997).

**Липовые леса (3).** В большинстве случаев вторичны, сформировались на местах вырубок хвойно-широколиственных лесов. В первом ярусе липа сердцевидная составляет от 60 до 90 % древостоя. Помимо липы представлены также береза бородавчатая (*Betula pendula*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), дуб черешчатый, ель, сосна. Второй ярус выражен слабо и представлен,

преимущественно, подростом липы. В подлеске липа, рябина (*Sorbus aucuparia*), осина (*Populus tremula*) и бересклет (*Euonymus verrucosus*). Травостой густой, слагается тенелюбивыми неморальными травами: подмаренником душистым (*Galium odoratum*), звездчаткой ланцетовидной (*Stellaria holostea*), снытью (*Aegopodium podagraria*), медуницей темной (*Pulmonaria obscura*), копытнем европейским (*Asarum europaeum*), овсяницей высокой (*Festuca altissima*), осоками (*Carex spp.*), вейниками (*Calamagrostis spp.*), щитовником мужским (*Dryopteris filix-mas*) и другими обильными папоротниками (Грибова и др., 1980; Шадрин, 2016).

**Сосновые леса (4).** Из 5 типов сосновых лесов, произрастающих на территории УР (Баранова, 2009), нами были исследованы сосняки-зеленомошники, сосняки сфагновые и сосняки лишайниковые, резко различающиеся по режиму увлажнения и, следовательно, составу подлеска и подроста. Для сосняков первых двух типов характерно незначительное участие березы и/или ели в древостое (до 20 %). В подлеске сосняков-зеленомошников встречается ель, пихта, малина (*Rubus idaeus*), ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*), можжевельник (*Juniperus communis*), травянистый ярус состоит обычно из брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), черники (*Vaccinium myrtillus*), грушанки малой (*Pyrola minor*), подмаренника душистого (*Galium odoratum*), кошачьей лапки (*Antennaria dioica*), линнеи северной (*Linnaea borealis*), плауна булабовидного (*Lycopodium clavatum*). Сосняки сфагновые располагаются по окраинам верховых и переходных болот, соответственно в кустарниковом ярусе нередок багульник болотный (*Rhododendron tomentosum*) и мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*), а в травянистом – брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), осока шаровидная (*Carex globularis*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) и клюква (*Vaccinium oxycoccos*). Несколько обособленно отстоят сосняки лишайниковые. Они формируются на участках крупных песчаных массивов с глубоким залеганием грунтовых вод. Обычно древостой без примесей, единично встречаются береза и ель. В нижнем ярусе доминирующее положение занимают или брусника

(*Vaccinium vitis-idaea*), или брусника наряду с лишайниками. Численность и разнообразие трав невелико. Обычно это вейник (*Calamagrostis sp.*), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), иногда орляк обыкновенный (*Petridium aquilinum*), тимьян ползучий (*Thymus serpyllum*) и другие (Ефимова и др., 1972; Грибова и др., 1980; Баранова, 2009).

**Елово-пихтовые леса (5).** Темнохвойные леса-кисличники южнотаежного (зонального) типа обычны в северной части УР, темнохвойные леса с неморальными видами растений в травянистом ярусе встречаются в южной части республики и по берегам ручьев. Основа древостоя – всегда ель, но ее доля меняется от 60 до практически 100 %. Кроме ели и пихты в древостое могут в незначительном количестве присутствовать липа, ива, береза. Сомкнутость крон высокая, что затрудняет формирование подлеска. Характерной чертой биотопов данного типа является наличие или мозаичного, или почти сплошного мохового покрова, общее проективное покрытие которого от 20 до 80 %. В травянистом ярусе произрастает перловник поникший (*Melica nutans*), бор развесистый (*Milium effusum*), чина весенняя (*Lathyrus vernus*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*) и различные папоротники (Ефимова и др., 1972; Грибова и др., 1980).

**Темнохвойно-липовые леса (6).** Зональные подтаежные леса, характеризующиеся сложной структурой древостоя и высокой сомкнутостью крон. В первом ярусе весомая доля липы, однако ведущие позиции принадлежат ели и пихте. Подлесок выражен в разной степени, от почти отсутствующего до весьма развитого, представленного жимолостью лесной (*Lonicera xylosteum*), рябиной (*Sorbus aucuparia*), елью, бересклетом, малиной, а иногда липой сердцелистной в кустарниковидной форме. Травяной покров густой и почти сплошной (проективное покрытие трав доходит до 100 %) и нередко имеет собственные подъярусы. Травостой состоит из высокотравья (борец северный – *Aconitum septentrionale*, воронец колосистый – *Actaea spicata*, крапива двудомная – *Urtica dioica*, диплазий сибирский – *Diplazium sibiricum*, купена многоцветковая – *Polygonatum multiflorum*, страусник –

*Matteuccia struthiopteris*), среднетравья (медуница темная – *Pulmonaria obscura*, сныть – *Aegopodium podagraria*, чина весенняя – *Lathyrus vernus*, цицербита уральская – *Cicerbita uralensis*) и мелкотравья (майник двулистный – *Maianthemum bifolium*, седмичник европейский – *Trientalis europaea*, ожика волосистая – *Luzula pilosa* и копытень – *Asarum europaeum*). Преобладают неморальные травы. Моховой покров развит слабо, сильно фрагментирован или отсутствует (Грибова и др., 1980).

**Краткопойменные остепненные луга (7).** Интразональный компонент, встречающийся в центральных участках пойм крупных и средних рек южной половины УР (особенно Камы и Вятки). Располагаясь на возвышенных участках (пойменные гривы), они покрываются водой лишь в отдельные годы на небольшой срок (краткопойменные луга). В результате здесь формируется растительный покров с выраженными элементами остепнения. Травостой высокий, 40–100 см, и плотный, до 100 %. В зависимости от сочетания абиотических и антропогенных факторов преобладающими видами могут быть тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), овсяница красная (*Festuca rubra*), гравилат речной (*Geum rivale*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), клевер луговой (*Trifolium pratense*) и ползучий (*T. repens*). Однако на лугах такого типа обязательно наличие лесостепных и степных трав: гвоздика луговая (*Dianthus pratensis*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), осока ранняя (*Carex praecox*), подмаренник настоящий (*Galium verum*), полевица гигантская (*Agrostis gigantea*), синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*), спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis*), тимофеевка степная (*Phleum phleoides*). Местами могут встречаться густые заросли шиповника (*Rosa canina*) и горошков (*Vicia spp.*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

**Долгопойменные луга (8).** Располагаясь в понижениях пойм, ежегодно затапливаются весенним половодьем на более или менее продолжительный срок. Грунтовые воды подходят вплотную к верхнему слою почвы,

поверхность которой может быть влажной на протяжении всего лета. Травостой обычно умеренно сомкнутый, обычно довольно высокий, но в некоторых случаях разрежен. На таких лугах имеется множество блюдцевидных понижений, расположенных мозаично. Наиболее обычные в таких понижениях виды растений — это подмаренник приручейный (*Galium rivale*), двуклесточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea*), ситняг болотный (*Eleocharis palustris*), лисохвост равный (*Alopecurus aequalis*), белокопытник ложный (*Petasites spurius*) и осоки (*Carex spp.*). Вне понижений основу травостоя составляют мезофиты: горошек мышиный (*Vicia cracca*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), чертополох (*Carduus crispus*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*) (Ефимова и др., 1972).

**Водораздельные луга (9).** Располагаются на водоразделах и имеют вторичное происхождение, сформировавшись на месте залежей или вырубок. Набор формирующих травостой видов разнообразный, но обычно в его составе имеются злаки: душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), кострец безостый (*Bromus inermis*), мятлики луговой и узколистный (*Poa pratensis* и *P. angustifolia*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), и разнотравье: василек скабиозовый (*Centaurea scabiosa*), герань луговая (*Geranium pratense*), колокольчик раскидистый (*Campanula patula*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), лютик многоцветковый (*Ranunculus polyanthemos*), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*), смолёвка белая (*Silene latifolia*), смолка клейкая (*Viscaria vulgaris*), тысячелистник (*Achillea millefolium*) (Ефимова и др., 1972; Шадрин, 2016).

**Склоновые остепненные луга (10).** Расположены главным образом на склонах с южной, юго-восточной и восточной экспозициях примыкающим к

моймам рек. Особенно выражены на высоких склонах коренных берегов долины Камы (в частности, в Национальном парке «Нечкинский», Каракулинском и Алнашском р-нах). Плодородный слой почвы неглубок. Местами выражены эрозионные процессы (осыпающиеся склоны), в таких участках растительность сильно разрежена. Травостой представлен как обычными для все лугов злаками: ежой сборной, кострцом безостым, овсяницей луговой, так и специфичными для лугов такого типа травами: земляникой зеленой (*Fragaria viridis*), горошком тонколиственным (*Vicia tenuifolia*), качимом (*Gypsophila sp.*), а местами и ковылём (*Stipa pennata*) и хатьмой тюрингенской (*Lavatera thuringiaca*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

**Поляны и опушки (11–13).** Три типа экотонных биотопов: опушки и поляны широколиственных, смешанных и сосновых лесов. Освещенность промежуточная между лесными и луговыми биотопами. Иногда встречаются отдельно стоящие деревья той же породы, что и древостой основного массива, но чаще – подрост, кустарники, особенно ближе к краям опушек. Широколиственные и сосновые леса в ряде случаев образуют сильно разреженный древостой, который, в случае сосновых лесов, нередко перемежается можжевельником, – такие участки тоже рассматривались как опушечные.

**Открытые верховые болота (14).** Из деревьев встречаются отдельно стоящие сосны, ивы (*Salix spp.*), карликовая береза (*Betula nana*). Травостой сильно разреженный, при этом моховой покров почти сплошной. Из высших растений присутствуют шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris*), росянки (*Drosera spp.*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), клюква болотная (*Vaccinium oxycoccos*) и некоторые другие (Удмуртская Республика ..., 2000; Баранова, 2009; Баранова, Пузырев, 2012).

**Залесненные верховые болота (15).** Древостой обычно сомкнут неплотно, представлен сосной, нередко в невысокой форме. В кустарниковом ярусе обычны багульник болотный (*Rhododendron tomentosum*) и мирт

болотный (*Chamaedaphne calyculata*), а местами ивы (*Salix spp.*) или голубика (*Vaccinium uliginosum*) и крупные растения черники (*Vaccinium myrtillus*). Травяно-кустарничковый ярус местами сильно разрежен, но его состав намного богаче, чем на открытых верховых болотах, в него входят пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), морошка (*Rubus chamaemorus*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), голокучник трехраздельный (*Gymnocarpium dryopteris*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*) и несколько видов осок (*Carex spp.*). Моховой покров практически сплошной (Баранова, 2009; Баранова, Пузырев, 2012).

**Открытые берега стоячих водоемов (16).** Берега старичных озер и искусственных стоячих водоемов (прудов). Специфические ассоциации складываются неширокой полосой по периметру водоема, где грунт обычно имеет уклон, обращенный в сторону водоема. Травостой на самом берегу достаточно густой, его проективное покрытие достигает 100 %, растительность мелководья более разрежена. Из растений представлены как предпочитающие увлажненные местообитания виды (лютик едкий – *Ranunculus acris*, лютик ползучий – *R. repens*, череда – *Bidens spp.*, таволга вязолистная – *Filipendula ulmaria*, шлемник обыкновенный – *Scutellaria galericulata*), так и гигрофиты, растущие у самого уреза воды и даже на мелководье (частуха обыкновенная – *Alisma plantago-aquatica*, сусак зонтичный – *Butomus umbellatus*, ежеголовник *Sparganium spp.*, манник крупный – *Glyceria maxima*, ситняг – *Eleocharis sp.*, тростник обыкновенный – *Phragmites australis*, многочисленные рогозы (*Typha spp.*) и осоки (*Carex spp.*), а иногда хвощи – *Equisetum*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009; Капитонова, 2015).

**Открытые берега рек (17).** Песчаные или галечные берега крупных и средних рек с отдельно стоящими растениями, включая растения мелководий – селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus*),

рогозы (*Typha spp.*), тростники (*Phragmites*), осоки (*Carex spp.*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009; Капитонова, 2015).

**Ольшаники по берегам рек (18).** На большей части территории Удмуртии слагаются ольхой серой (*Alnus incana*) (т.н. «сероольшаники»), ивами (*Salix triandra*, *S. alba*, *S. viminalis*), иногда к ним добавляется осина (*Populus tremula*), а на юге республики – ольха черная, или клейкая (*Alnus glutinosa*). В травостое в основном крупные травы, предпочитающие богатые почвы и достаточное увлажнение – крапива двудомная (*Urtica dioica*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), сныть (*Aegopodium podagraria*) (Удмуртская Республика ..., 2000).

**Отапливаемые помещения (19).** Жилые или, реже, хозяйственные помещения, в которых круглый год поддерживается температура воздуха не ниже +10 °С.

**Неотапливаемые помещения (20).** Хозяйственные постройки, температура воздуха в которых не отличается сильно от температуры вне помещения и вместе с ней претерпевает суточные и сезонные изменения.

**Садово-огородные агроценозы (21).** Декоративные и плодово-ягодные сады, огороды при частных хозяйствах. Полевые агроценозы нами не рассматривались.

### 3.3 Методы камеральной обработки материала

Для хранения пауков применялся 70 %-й раствор этилового спирта. Погруженные в спирт или глицерин пауки идентифицировались с помощью микроскопа бинокулярного стереоскопического под увеличением от ×5 до ×56. В необходимых случаях изготавливались постоянные (с монтирующей средой «Био маунт») и временные препараты гениталий пауков. В этом случае для удаления мягких тканей и просветления сильно хитинизированных структур применялось кратковременное выдерживание в 2,5 %-м растворе гипохлорита натрия.

Материал определялся автором с использованием классических и современных монографий (Locket, Millidge, 1951, 1953; Ажеганова, 1968; Уточкин, 1968; Тыщенко, 1971; Locket et al., 1974; Heimer, Nentwig, 1991; Almquist, 2005, 2006; Peru Le, 2011; Марусик, Ковблюк, 2011; Nentwig et al., 2018), а также, в ряде случаев, таксономических статей (Kronstedt, 1990, 1992, 1999; Есюнин, Ефимик, 1992; Wunderlich, 1994; Marusik et al., 1996; Tanasevitch, 2000; Töpfer-Hofmann et al., 2000; Azarkina, Logunov, 2001; Нернер, Milasowszky, 2006a, 2006b; Tuneva, 2007; Šestáková et al., 2014). Правильность определений редких и сложно различимых видов проверена д.б.н., проф. С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Все таксономические названия соответствуют каталогу пауков мировой фауны (WSC, 2018).

### 3.4 Методы количественной обработки данных

Важнейшим показателем релевантности выводов эколого-фаунистического исследования выступает степень изученности видового состава фауны. Поскольку территория УР находится вдали от центров видообразования и окружена регионами, в которых сравнительно хорошо изучена фауна пауков, становится возможным эмпирическое составление списка видов пауков, потенциально обитающих здесь, для оценки ожидаемого видового богатства региональной фауны. Список ожидаемых в регионе видов пауков составлялся на основе крупных сводок (Esyunin, Efimik, 1996; Mikhailov, 1997, 2013; Краснобаев, 2004; van Helsdingen, 2017; Nentwig et al., 2018) и ряда региональных публикаций (Esyunin et al., 2011; Гайнутдинова, Беспятых, 2014; Есюнин, 2015). Из этих же источников взяты сведения о распространении пауков для зоогеографического анализа. Номенклатура ареалов принята на основе классификации ареалов К.Б. Городкова (1984).

Для оценки доминирования применялась пятибалльная логарифмическая шкала Ю.А. Песенко (1982) (таблица 3.2). В составе доминантного комплекса рассматривались виды, имеющие балл обилия 4 или 5.

Для установления степени сходства видовых списков из всех индексов общности был выбран Чекановского–Сьёренсена ( $I_{CS}$ ) как наиболее устойчивый к различиям в длине сравниваемых списков (Песенко, 1982) и демонстрирующий линейную зависимость от меры абсолютного сходства (Семкин, 1972; Песенко, 1982). Для сравнения проб с учетом данных о численности особей применялся индекс количественного сходства Брея–Кёртиса (Bray, Curtis, 1957)

Таблица 3.2 – Пятибалльная логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов

Балл	Границы для абсолютной численности	Границы для относительного обилия (%) для пробы из 100 экз.	Словесная интерпретация
1	$[N^0 = 1; N^{0,2}]$	(0; 2,5]	Редкий
2	$(N^{0,2}; N^{0,4}]$	(2,5; 6,3]	Малочисленный
3	$(N^{0,4}; N^{0,6}]$	(6,3; 15,8]	Обычный
4	$(N^{0,6}; N^{0,8}]$	(15,8; 39,8]	Субдоминант
5	$(N^{0,8}; N^1 = N]$	(39,8; 100]	Доминант

Индексы видового разнообразия Менхиника и Шеннона рассчитывались согласно руководству А. Мэгарран (Мэгарран, 1992). Кроме того, для сравнения и прогнозирования видового разнообразия модельных типов местообитаний применялись методы разрежения и экстраполяции (Hammer et al., 2001; Chao, Jost, 2012; Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016; Hammer, 2018).

Неравномерность количественного распределения видов по биотопам оценивалась критерием согласия Пирсона  $\chi^2$  (Песенко, 1982; Лакин, 1990). Теоретически ожидаемые обилия вида  $i$  в типе местообитания  $j$  рассчитаны по формуле (1):

$$f_{ij}^* = \frac{\sum n_i}{N} \sum n_j \quad (1)$$

Для анализа количественного распределения видов по исследованным биотопам применялись два подхода. Традиционная методика, применявшаяся

в т.ч. и в арахнологических исследованиях (Рябикова, 1990; Гнелица, 1997; Краснобаев, 2000; Питеркина, 2008), – индекс биотопической приуроченности Ю.А. Песенко (1982), рассчитываемый по формуле (2):

$$F_{ij} = \frac{\left(\frac{n_{ij}}{N_j} - \frac{n_i - n_{ij}}{N - N_j}\right)}{\left(\frac{n_{ij}}{N_j} + \frac{n_i - n_{ij}}{N - N_j}\right)} = \frac{n_{ij}N - n_iN_j}{n_{ij}N + n_iN_j - 2n_{ij}N_j}, \quad -1 \leq F_{ij} \leq +1 \quad (2)$$

Помимо индекса биотопической приуроченности Ю.А. Песенко был применен более современный подход – «Индикаторная ценность видов» (= «Indicator Value», = IndVal), представляющий собой и индекс, и уникальный алгоритм (Dufrière, Legendre, 1997). Ключевым преимуществом данного подхода является возможность точного установления предпочитаемого каждым видом типа местообитаний, вне зависимости от того, какому уровню классификации данный тип соответствует. В настоящее время эта методика имеет несколько модификаций (De Cáceres, Legendre, 2009; Podani, Csányi, 2010) и средств расчета (пакет labdsv, функции indval, duleg (De Cáceres, Legendre, 2009; Roberts, 2010), пакет indicpecies, функции multipatt и indicators (De Cáceres et al., 2010; Cáceres De, 2013)), широко применяющихся в работах на примере различных таксономических групп среди прокариот, растений и животных (Podani, Csányi, 2010). Базовая часть формулы (3) при этом не претерпевала изменений:

$$\text{IndVal}_{ij} = A \times B \times 100, \quad (3)$$

в которой межгрупповой множитель **A** отражает избирательность размещения особей в рассматриваемой группе местообитаний, а внутригрупповой множитель **B** – равномерность распределения особей внутри этой группы. Оба множителя могут принимать значения от 0 до 1 включительно, и их произведение умножается на 100 для удобства восприятия. Формы множителей **A** и **B** приведены в таблице 3.3.

Таблица 3.3 – Формулы для расчета индикаторной ценности видов (IndVal) в различных формах (по Podani, Csányi, 2010)

Тип исходных данных	Межгрупповой множитель (А)	Внутригрупповой множитель (В)	Сокращение
Универсальный (abundance или presence/absence)	Концентрация (Concentration) (1) $A_{ij}^{APC} = \frac{\sum_{k \in j} x_{ik} / n_j}{\sum_{h=1}^g \sum_{k \in h} x_{ik} / n_h}$ $= \frac{\bar{x}_{ij}}{\sum_{h=1}^g \bar{x}_{ih}}$	Верность (Fidelity) (2) $B_{ij}^{AP} = \sum_{k \in j} \frac{y_{ik}}{n_j}$	APCF
Обилие (abundance)	Концентрация (Concentration) (1) $A_{ij}^{AC} = \frac{\sum_{k \in j} x_{ik} / n_j}{\sum_{h=1}^g \sum_{k \in h} x_{ik} / n_h}$ $= \frac{\bar{x}_{ij}}{\sum_{h=1}^g \bar{x}_{ih}}$	Верность (Fidelity) (6) $B_{ij}^A = 1 - \frac{0.5 \sum_{k \in j}  x_{ik} - \bar{x}_{ij} }{\sum_{h \in j} x_{ih}}$ $= 1 - 0.5 \sum_{k \in j} \left  \frac{x_{ik}}{\sum_{h \in j} x_{ih}} - \frac{1}{n_i} \right $	ACF
	Специфичность (Specificity) (3) $A_{ij}^{AS} = \frac{\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{i-j}}{\max_h \{\bar{x}_{ih}\}}, \quad \bar{x}_{i-j}$ $= \sum_{h \neq j}^g \frac{\bar{x}_{ih}}{g - 1}$		ASF
Наличие/отсутствие (presence/absence)	Концентрация (Concentration) (4) $A_{ij}^{PC} = \frac{\sum_{k \in j} y_{ik}}{\sum_{k=1}^m y_{ik}}$	Верность (Fidelity) (2) $B_{ij}^P = \sum_{k \in j} \frac{y_{ik}}{n_j}$	PCF
	Специфичность (Specificity) (5) $A_{ij}^{PS} = \frac{\bar{y}_{ij} - \bar{y}_{i-j}}{\max_h \{\bar{y}_{ih}\}}$		PSF

Примечание – А – межгрупповой множитель; В – внутригрупповой множитель; i – порядковый номер вида (от 1 до p); g – число кластеров в классификации (если классификация иерархическая, то число кластеров на текущем уровне); k – порядковый номер местообитания (от 1 до m); k – порядковый номер местообитания (от 1 до m); n – число местообитаний в кластере; h – порядковый номер кластера (от 1 до g);  $\bar{x}_{ij}$  – значение обилия вида i в группе местообитаний j;  $y_{ij}$  – наличие вида i в группе местообитаний j (может принимать значения 1 или 0).

Статистическая значимость индексов индикаторной ценности (IndVal) была проверена перестановочным тестом (De Caceres, Legendre, 2009; Podani, Csányi, 2010). Если разница между фактическим IndVal и усредненным IndVal для ряда рандомизированных матриц превышает критическое значение, то фактически полученный индекс на заданном уровне значимости отличается от случайного и несет в себе экологический смысл.

Корреляционный анализ выполнен с применением коэффициента линейной корреляции Пирсона (Москалев, Новаковский, 2014). Кластерный анализ выполнен по методикам Варда и невзвешенного попарного среднего; матрицы расстояний получены на основе индекса Брея–Кёртиса и евклидова расстояния (Hammer et al., 2001; Hammer, 2018). Статистическая значимость кластерного анализа протестирована методом ресэмплинга (999 итераций). Построение линий тренда в главе 6 осуществлялось встроенными средствами MS-Excel (Москалев, Новаковский, 2014), во всех прочих случаях уравнения регрессии получены с помощью регрессионного анализа с проверкой на статистическую значимость (Шитиков, Мастицкий, 2017). Кластерный анализ выполнен в программе Past v. 3.20 (Hammer, 2018), остальные расчеты реализованы в программе MS-Excel 2016 и на R в среде программирования RStudio (Мастицкий, Шитиков, 2014; Москалев, Новаковский, 2014).

Глава 4. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
АРАНЕОФАУНЫ УДМУРТИИ

**4.1 Видовое богатство и степень изученности фауны**

В результате наших полевых исследований в Удмуртской Республике обнаружено 394 вида пауков. Ещё 8 видов указываются для территории Удмуртии на основе литературных источников: *Evarcha laetabunda*, *Lepthyphantes minutus* (Тыщенко, 1971), *Arctosa perita*, *Clubiona trivialis*, *Drassodes lapidosus*, *Eresus kollari*, *Gibbaranea omoeda*, *Poeciloneta variegata* (Зубко, Рошиненко, 1981; Зубко, 2001). Таким образом, на сегодняшний день фауна УР насчитывает 402 вида пауков из 180 родов и 27 семейств (таблица 4.1, приложение Б). При этом в регионе исследований впервые зарегистрировано 16 семейств и 321 вид, из них 14 видов впервые приведены для фауны востока Русской равнины, а 1 (*Tetragnatha shoshonae*) – для фауны России.

Таблица 4.1 – Видовое богатство и степень изученности семейств пауков фауны УР

№ п/п	Семейство	Кол-во видов		Степень изученности, %
		Известное	Предполагаемое	
1	Linyphiidae	134	187	72
2	Lycosidae	42	44	95
3	Gnaphosidae	32	44	73
4	Salticidae	31	34	91
5	Theridiidae	31	44	70
6	Araneidae	29	34	85
7	Thomisidae	18	26	69
8	Clubionidae	14	18	78
9	Tetragnathidae	14	14	≈100
10	Dictynidae	13	15	87
11	Philodromidae	12	16	75
12	Hahniidae	5	6	83
13	Liocranidae	4	7	57
14	Titanoecidae	4	4	≈100
15	Eutichuridae	3	4	75
16	Pisauridae	3	3	≈100
17	Miturgidae	2	3	67
18	Agelenidae	2	2	≈100

Продолжение таблицы 4.1

№ п/п	Семейство	Кол-во видов		Степень изученности, %
		Известное	Предполагаемое	
19	Anyphaenidae	1	1	≈100
20	Cybaeidae	1	1	≈100
21	Eresidae	1	1	≈100
22	Mimetidae	1	2	50
23	Oxyopidae	1	1	≈100
24	Pholcidae	1	3	33
25	Phrurolithidae	1	1	≈100
26	Sparassidae	1	1	≈100
27	Uloboridae	1	1	≈100
	Итого	402	514	78

Примечание – обоснование предполагаемого количества видов приводится далее

На основании детального анализа видового состава фаун сопредельных регионов (Esyunin, Efimik, 1996; Есюнин, 2009, 2015а; Esyunin и др., 2011; Краснобаев, 2004; Гайнутдинова, Беспярых, 2014), а также обобщающих работ по распространению пауков (Mikhailov, 1997, 2013а; van Helsdingen, 2017; Nentwig et al., 2018) и с учетом зонально-ландшафтной приуроченности нами был составлен список видов (по семействам), которые потенциально могут обитать на территории Удмуртии. Согласно этим подсчетам на территории УР предполагается обитание не менее 500 видов пауков. Экспертная оценка полноты проведенной инвентаризации (Дедюхин, 2011), или степень изученности, понимается как доля (отношение) выявленных видов от общего ожидаемого их числа. Этот показатель отражает степень изученности видового состава фауны в результате эколого-фаунистического исследования. На этот аспект традиционно обращается внимание в обзорных работах по паукам (Михайлов, 1992; Mikhailov, 1997, 2013а; Гусейнов, 1999; Матвеев и др., 2003; Марусик, 2007), жукам (Дедюхин, 2004, 2011, 2017) и другим группам беспозвоночных (Любвина, 2013). Таким образом, обнаруженные 402 вида пауков составляют более 80 % от ожидаемого их числа (таблица 4.1); такую степень изученности фауны можно считать достаточно высокой.

Сравнение выявленного видового богатства фауны УР с другими хорошо изученными региональными фаунами также показывает высокую степень полноты ее инвентаризации. Например, в УР известно значительно больше видов, чем в сопредельных более крупных по площади регионах (Кировская область и Татарстан). Больше число видов известно в регионах из лесостепной зоны (где видовое богатство объективно существенно выше), а также в Пермском крае, где детальные исследования ведутся уже несколько десятилетий, а степень изученности фауны приближается к полной (таблица 4.2).

Достигнутая нами степень изученности позволяет корректно проводить всесторонний таксономический, зоогеографический анализ региональной фауны, выявлять другие закономерности и делать репрезентативные выводы.

Таблица 4.2 – Число известных видов пауков в некоторых административных регионах европейской части России

Субъект РФ	Площадь, км <sup>2</sup>	Число видов	Видов на 1000 км <sup>2</sup>	Источник(и)
Новосибирская область	178 200	<b>364</b>	2,0	(Azarkina et al., 2018)
Пермский Край	160 600	<b>542</b>	3,4	Есюнин, неоп. данные, (цит. по Sozontov, Esyunin, 2012)
Республика Башкортостан	143 600	<b>459</b>	3,2	(Есюнин, 2009; Есюнин, 2015a)
Кировская область	120 800	<b>296</b>	2,5	(Esyunin и др., 2011)
Республика Татарстан	68 000	<b>321</b>	4,7	(Гайнутдинова, Беспятых, 2014)
Самарская область	53 600	<b>470</b>	8,8	(Краснобаев, 2004)
Московская область	45 900	<b>420</b>	9,2	(Михайлов, 1983)
Удмуртская Республика	42 100	<b>402</b>	9,5	Данные автора
Ульяновская область	37 300	<b>429</b>	11,5	(Кузьмин, 2015)
Республика Марий Эл	23 200	<b>389</b>	16,8	(Краснобаев, 2004)

К настоящему моменту в Европе обнаружено 4717 видов пауков (van Helsdingen, 2017), в пределах России и Русской равнины – 2366 и 1362 вида соответственно (Mikhailov, 2013a). Таким образом, известная фауна пауков составляет 9 % от аранеофауны Европы, 17 % от аранеофауны России и 30 % от аранеофауны Русской равнины (таблица 4.3).

Отношение числа видов в регионе к его площади широко применяется для сравнительного анализа фаун пауков (Koronen, 2012; Ковблюк, 2014). Приведенные в таблицах 4.2 и 4.3 примеры показывают положительную зависимость числа видов пауков в регионе в зависимости от его площади (рисунок 4.1). Эта зависимость не прямо пропорциональна: между регионами, площадь которых отличается в несколько раз, не наблюдается многократной разницы в видовом богатстве пауков. Вероятно, это связано с преобладанием в региональных фаунах широко распространенных видов, и даже значительное расширение рассматриваемой площади не дает сопоставимого прироста в числе видов. Соответственно, обсуждаемое соотношение может быть корректно применено только для сравнительного анализа сопоставимых по площади и уровню изученности территорий. По этому показателю Удмуртия и ряд других административных регионов (Московская, Самарская и Ульяновская области) находятся на аналогичном уровне (таблица 4.2).

Таблица 4.3 – Сравнение фаун Удмуртии, России и некоторых регионов Северной Палеарктики по числу известных видов пауков

Регион	Площадь, км <sup>2</sup>	Кол-во видов	Видов на 1000 км <sup>2</sup>	Источник
Россия	17 125 191	<b>2 366</b>	0,1	(Mikhailov, 2013a, 2013b)
Европа	≈10 180 000	<b>4 717</b>	0,5	(van Helsdingen, 2017; Nentwig et al., 2018)
Русская равнина (в пределах европейской части России)	≈2 600 000	<b>1 362</b>	0,1	(Mikhailov, 2013a)
Западная Сибирь	≈2 451 000	<b>664</b>	0,3	(Есюнин, 2015b)
Урал	≈2 225 000	<b>909</b>	0,4	(Mikhailov, 2013a; С.Л. Есюнин, неопубл. данные)
Среднее Поволжье	≈1 200 000	<b>628</b>	0,5	(Краснобаев, 2004)
Сахалин	76 400	<b>363</b>	4,8	(Mikhailov, 2013a)
Удмуртия	42 100	<b>402</b>	9,5	Данные автора
Крым	27 000	<b>543</b>	20,0	(Ковблюк, 2014)

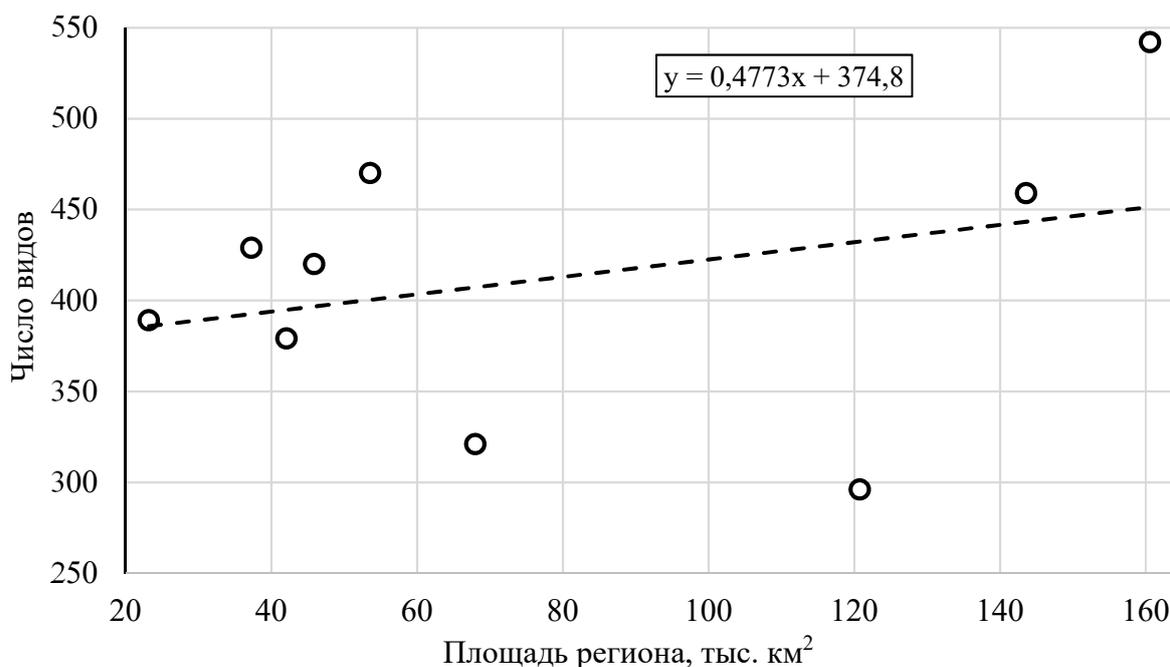


Рисунок 4.1 – Количество видов пауков в региональных фаунах в зависимости от их площади

**Резюме.** На территории УР обнаружено 402 вида пауков, относящихся к 27 семействам из 500–530 видов, обитание которых здесь вероятно. Выявленное видовое богатство составляет 30 % от аранеофауны Русской равнины, 17 % видов от аранеофауны России и 9 % от аранеофауны Европы. Степень изученности фауны (около 80 %) довольно высока и сопоставима с таковой в большинстве наиболее изученных аранеофаун регионов европейской части России.

## 4.2 Таксономическая структура фауны

Состав и таксономическая структура фауны определяются рядом факторов, среди которых одним из самых важных является климатический (Абдурахманов и др., 2001; Чернов, 1975), что справедливо и в отношении пауков (Есюнин, 1995; Есюнин, Ефимик, 1994). Соотношение ведущих семейств в аранеофауне широко применяется как при описании особенностей, так и при сравнительном анализе аранеофаун природных и административных регионов (Mikhailov, 2013b; Есюнин, 2005, 2015b; Питеркина, 2008; Тураева, 2015).

На уровне семейств наибольшим видовым богатством в фауне характеризуется семейство Linyphiidae, на которое приходится почти

1/3 видов (134 вида, 33 %), что свойственно для фаун бореального и, в несколько меньшей степени, суббореального поясов Северного полушария (Еськов, 1981; Marusik, Koronen, 2002). Достаточно богато представлены семейства Lycosidae (42; 10 %), Gnaphosidae (32; 8 %), Salticidae (31; 8 %), Theridiidae (31; 8 %), и Araneidae (29; 8 %). Таким образом, на долю этих 6 семейств (22 %) приходится 74 % видов фауны УР, на долю остальных семейств (21; 78 %) – лишь 26 % (103 вида).

По таксономической структуре аранеофауна УР классифицируется как политаксонная линифидная, что характерно для региональных фаун лесной надзоны (от средней тайги до подтайги). Среди других линифидных фаун природных регионов Северной Палеарктики наиболее близки к фауне Удмуртии по таксономическому спектру аранеофауны Среднего Поволжья и Русской равнины в целом. Во всех из них на долю сем. Linyphiidae приходится около 30 %, а в доминантный комплекс входят ещё 4–5 семейств (Lycosidae, Salticidae, Gnaphosidae, Theridiidae, Araneidae или Thomosidae), каждое из которых составляет не более 10 % фауны (рисунок 4.2).

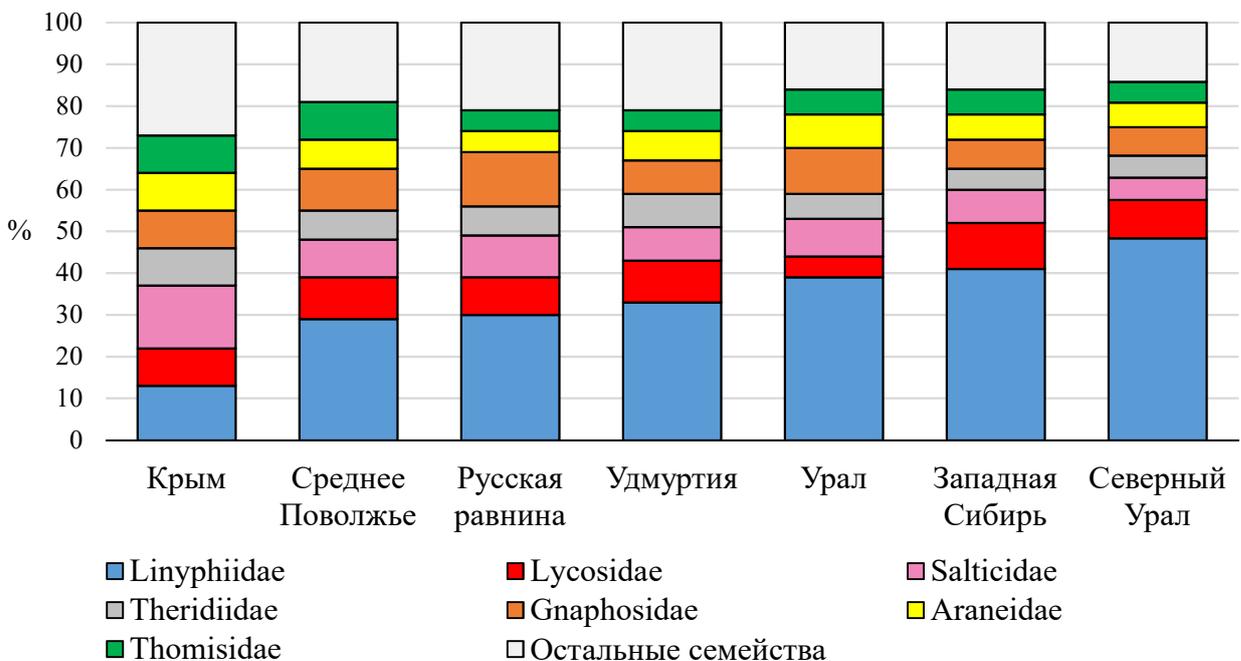


Рисунок 4.2 – Таксономическая структура аранеофауны Удмуртии и природных регионов Северной Палеарктики (расположены по возрастанию доли Linyphiidae)

По соотношению семейств аранеофауна Удмуртии заметно отличается от аранеофаун Урала и Западной Сибири, в которых доля линифиид составляет порядка 40 %, что сближает их с олиготаксонными линифиидными фаунами. В литературе данная особенность объясняется бóльшим разнообразием этих пауков в подзонах южной и средней тайги Урала (Есюнин, Ефимик, 1994; Marusik, Koronen, 2002). Структура фауны пауков Удмуртии и смежных с ней регионов кардинально отличается от таковой Крыма, в которой на первое место выходят пауки-скакунчики (15 %), а доля линифиид составляет всего лишь 13 % (Ковблюк, 2014), что типично для южных аранеофаун.

Таксономическую структуру аранеофауны Удмуртии мы также сравнили с фаунами ближайших административных регионов (Пермский край (Esyunin, Efimik, 1996; Есюнин, 2015b), Башкирия (Есюнин, 2009, 2015a), Самарская область и Республика Марий Эл (Краснобаев, Матвеев, 1993; Матвеев и др., 2003 Краснобаев, 2004) (рисунок 4.3).

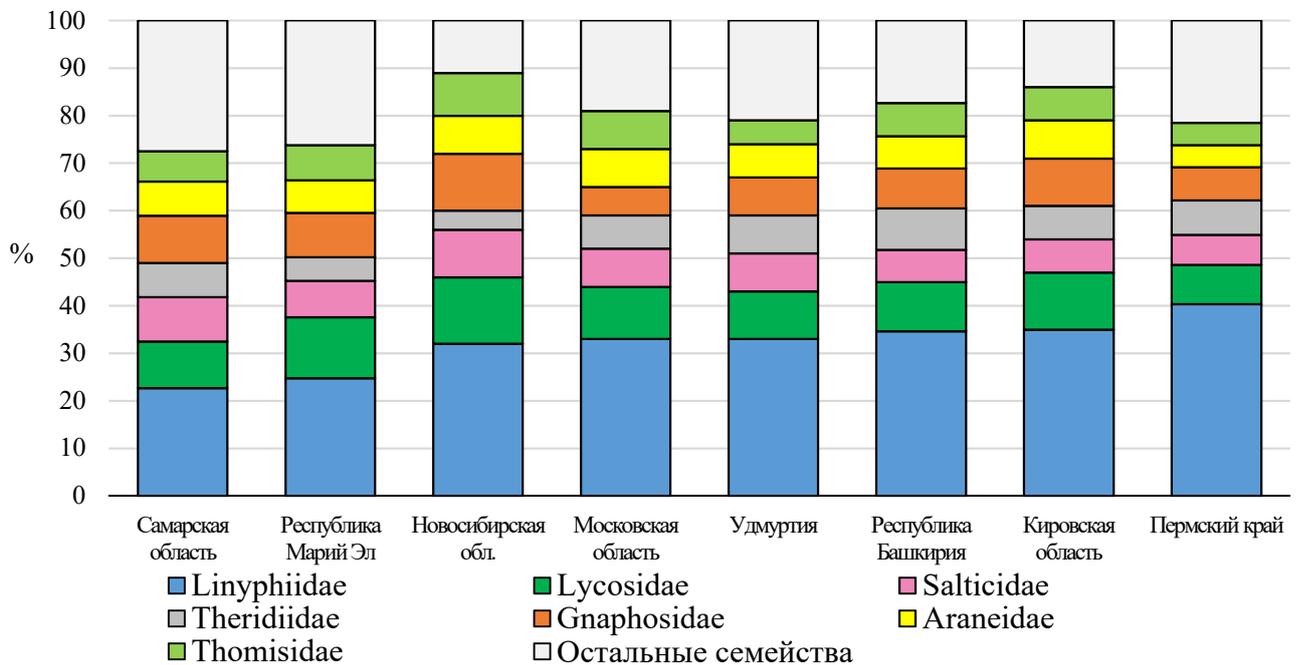


Рисунок 4.3 – Таксономическая структура аранеофауны Удмуртии и некоторых административных регионов востока Европейской России (расположены по возрастанию доли сем. Linyphiidae)

В результате сравнения было установлено, что по сравнению с аранеофауной Самарской области, расположенной в лесостепной и степной зонах, аранеофауна УР имеет более высокую долю видов семейства *Linyphiidae*, а также более низкую долю видов в остальных ведущих семействах. Напротив, по сравнению с фаунами Пермского края (как и Среднего Урала в целом) фауна Удмуртии характеризуется сниженной долей линифиид и повышенной – большинства следующих за ними семейств.

Сравнение по таксономической структуре аранеофауны Удмуртии с аранеофаунами сопредельных административных регионов показывает намного меньшие отличия, чем с далеко отстоящими природными регионами. Наглядно это демонстрирует ординационный анализ (рисунок 4.4). Из данного биплота следует, что по таксономической структуре аранеофауна УР занимает промежуточное положение между аранеофаунами Башкортостана и регионов Среднего Поволжья. В меньшей степени отмечается сходство с аранеофаунами Кировской области и Пермского края, несмотря на сопредельное расположение этих регионов. Умеренное сходство наблюдается с аранеофауной Московской области, где относительно высока доля пауков-бокоходов и крестовиков. От этого комплекса существенно отличаются фауны Самарской области и республики Марий Эл, имеющих более южные черты. В первую очередь это проявляется в преобладании суммарной доли видов малых семейств над долей линифиид. В противоположную сторону отличаются аранеофауна Северного Урала, в которой доля линифиид приближается к 50 %. Это объясняется наличием на этих территориях горных сообществ таежных, подгольцовых и гольцовых высотных поясов, а для Пермского края ещё и зональных среднетаёжных сообществ, в которых высоко число специфических видов пауков-линифиид.

Таким образом, по соотношению семейств аранеофауна Удмуртии занимает переходное положение между типичными южнотаежными и подтаежными фаунами и фаунами регионов, расположенных в зоне лесостепи.

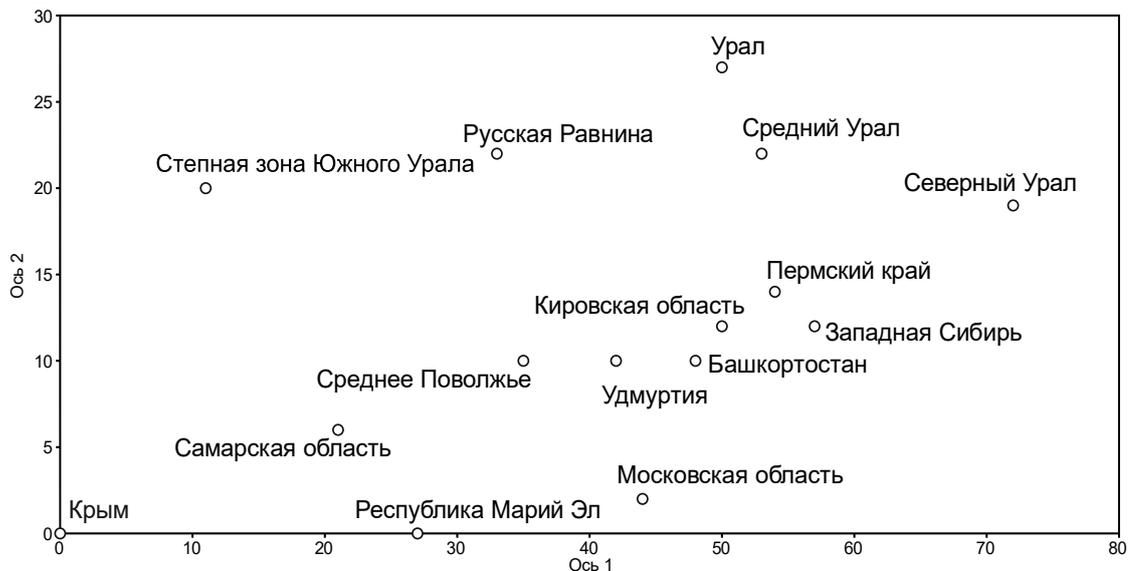


Рисунок 4.4 – Биplot детрендного ординационного анализа (DCA) региональных аранеофаун по таксономической структуре (соотношению семейств)

Характерной чертой аранеофауны УР можно назвать пониженную степень участия гнафозид – 8 %, тогда как во многих близлежащих регионах они составляют от 10 до 13 %. Это, вероятно, объясняется отсутствием в Удмуртии типичных степных и скалистых местообитаний, к которым тяготеет множество пауков-гнафозид и которые в большом количестве имеются в семиаридных районах Урала и Среднего Поволжья. Более высокий процент гнафозид на Русской равнине в целом, вероятно, объясняется тем, что она включает в себя также зоны полупустынь и пустынь (Исаченко, 1985), где представители этого семейства достигают наибольшего разнообразия (Овчаренко, 1982; Grimm, 1985; Тунева, 2007; Тунева, Есюнин, 2008; Питеркина, 2008).

В направлении с юга на север и с запада на восток таксономические структуры рассмотренных фаун образуют тренд, заключающийся в возрастании доли пауков-линифиид и упрощении комплекса ведущих семейств. Крайним вариантом этой закономерности, с одной стороны, являются южные аранеофауны, где по степени к линифидам участия приближаются скакунчики (степная зона Южного Урала) или превалируют над ними (Крым). С другой стороны, фауны севера имеют долю пауков-линифиид, достигающую до 48 %, при этом помимо них в доминантном комплексе остается не более трех семейств (Северный Урал). В этом

сравнительном ряду аранеофауна Удмуртии (Salticidae – 9 %, Linyphiidae – 31 %, «малые» семейства – 22 %) занимает промежуточное положение и имеет наибольшее сходство с аранеофаунами крупных природных регионов – Средним Поволжьем и Русской равниной (рисунок 4.2).

К самым богатым видами родам относятся: *Clubiona* (14 видов) (Clubionidae), *Pardosa* (14 видов) (Lycosidae), *Walckenaeria* (13 видов) (Linyphiidae), *Agyneta* (11 видов) (Linyphiidae), *Xysticus* (11 видов) (Thomisidae), *Zelotes* (10 видов) (Gnaphosidae), *Alopecosa* (9 видов) (Lycosidae), *Araneus* (8 видов) (Araneidae), *Tetragnatha* (8 видов) (Tetragnathiidae). На долю этих девяти родов приходится 24 % видового богатства региона. Показательно, что сходный состав преобладающих родов отмечен на Урале (*Pardosa* – 20, *Agyneta* – 19, *Walckenaeria* – 16, *Xysticus* – 14, *Clubiona* – 12 (Есюнин, 2015b)), в Среднем Поволжье (*Pardosa* – 24, *Agyneta* – 12, *Walckenaeria* – 14, *Xysticus* – 22, *Clubiona* – 15 (Краснобаев, 2004)) и в фауне России в целом (*Pardosa* – 94, *Agyneta* – 40, *Walckenaeria* – 37, *Xysticus* – 80, *Clubiona* – 82 (Mikhailov, 2013a)).

**Резюме.** В аранеофауне УР наибольшим числом видов (134 видов, 33 %) представлено семейство Linyphiidae. В группу субдоминантов по числу видов входят семейства Lycosidae (42 видов; 10 %), Gnaphosidae (32; 8 %), Salticidae (31; 8 %), Theridiidae (31; 8 %) и Araneidae (29; 8 %). На долю этих 6 семейств приходится 73% всех видов УР. На родовом уровне наибольшее число видов (от 14 до 8) зарегистрировано в родах *Clubiona*, *Pardosa*, *Walckenaeria*, *Xysticus*, *Zelotes*, *Agyneta*, *Alopecosa*, *Araneus* и *Tetragnatha*. На долю этих 9 родов приходится 24 % видового богатства региона.

По таксономической структуре аранеофауна УР может быть классифицирована как политаксонная линифидная. Имеющая некоторые «южные» черты, она ближе всего к фауне Среднего Поволжья среди природных регионов, а среди административных – к фауне Республики Башкортостан.

В направлении с юга на север таксономические структуры рассмотренных фаун образуют тренд, заключающийся в возрастании доли

пауков-линифиид и упрощении комплекса ведущих семейств. Аранеофауна Удмуртии здесь занимает промежуточное положение между фаунами лесостепных и таежных регионов.

### **4.3 Общий зоогеографический анализ региональной фауны**

Целью любого эколого-фаунистического исследования является «познание фауны той или иной группы животных в тесной связи с региональными особенностями природной среды, географического распространения, ландшафтно-биотопического и микростационального распределения видов на изучаемой территории» (Дедюхин, 2011). В рамках комплексного исследования подобного плана невозможно обойти стороной глубокий зоогеографический анализ фауны, или списка видов исследуемого региона. Он позволяет наглядно показать специфические черты региональной фауны и служит основой для фауногенетических построений. В данной подглаве проведен хорологический анализ фауны по двум критериям: общему ареалогическому и широтно-зональному, а также детально проанализированы группы видов, находящихся в регионе на границах своих ареалов.

Зоогеографический анализ региональной фауны нами проведен на основании данных об общем распространении видов, полученных из более чем 70 источников, важнейшими были обобщающие работы (Esyunin, Efimik, 1996; Mikhailov, 1997; Краснобаев, 2004; Platnick, 2014; Nentwig et al., 2018). Применяемая классификация основывается на классической работе К.Б. Городкова (1984), который предложил рассматривать широтную, долготную и высотную составляющие ареалов по отдельности, поскольку зачастую они определяются разными факторами или их соотношениями. На основе его статьи, а также в соответствии с уточнениями С.Л. Есюнина и Ю.М. Марусика по классификации ареалов пауков (Есюнин, Марусик, 2011), все ареалы пауков УР были распределены в 21 группу, объединенные в 7 крупных зоогеографических комплексов (таблица 4.4).

Таблица 4.4 – Распределение видов аранеофауны УР по зоогеографическим комплексам и группам

<b><u>Зоогеографические комплексы</u></b> и зоогеографические группы	Linyphiidae	Lycosidae	Salticidae	Theridiidae	Gnaphosidae	Araneidae	Прочие	<b>Всего</b>
<b><u>Космополитный</u></b>	–	–	–	<b>3</b>	–	–	<b>1</b>	<b>4</b>
Космополитная	–	–	–	3	–	–	1	4
<b><u>Голарктический</u></b>	<b>32</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>18</b>	<b>80</b>
Циркумголарктическая	26	4	1	7	3	9	17	67
Субциркумголарктическая	4	1	1	2	–	–	–	8
Транснеаркто- западнопалеарктическая	2	–	–	1	–	–	–	3
Восточноеаркто- западнопалеарктическая	–	–	–	1	–	–	1	2
<b><u>Транспалеарктический</u></b>	<b>33</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>40</b>	<b>122</b>
Транспалеарктическая	11	2	2	4	6	3	12	40
Трансевразийская	22	7	12	4	3	6	28	82
<b><u>Западно- центральнопалеарктический</u></b>	<b>37</b>	<b>16</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>7</b>	<b>25</b>	<b>113</b>
Западно- центральнопалеарктическая	5	1	1	–	1	1	3	12
Евро-центральносибирская	16	9	7	3	5	4	12	56
Евро-западносибирская	13	2	1	2	8	1	3	30
Евро-среднеазиатская	1	4	–	–	–	1	6	12
Восточноевро- центральноазиатская	2	1	–	–	–	–	1	4
<b><u>Центрально- восточнопалеарктический</u></b>	<b>3</b>	–	<b>1</b>	–	–	–	<b>1</b>	<b>5</b>
Восточноевро-транссибирская	2	–	1	–	–	–	–	3
Восточноевро-трансасийская (восточноевро-сибирско- дальневосточная)	1	–	–	–	–	–	1	2
<b><u>Западнопалеарктический</u></b>	<b>26</b>	<b>11</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>16</b>	<b>70</b>
Западнопалеарктическая	6	7	2	3	4	2	7	30
Евро-кавказская	2	1	2	–	–	–	–	5
Европейская	17	3	1	–	2	–	9	32
Восточноевропейская	1	–	–	1	–	–	–	3
<b><u>Палеарктическая дизъюнктивная</u></b>	<b>2</b>	<b>1</b>	–	–	–	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>6</b>
Транспалеарктическая дизъюнктивная	–	–	–	–	–	2	1	3
Трансевразийская дизъюнктивная	1	1	–	–	–	–	–	2
Амфипалеарктическая	1	–	–	–	–	–	–	1

Большинство обитающих в УР видов пауков имеют широкие ареалы, относящиеся к транспалеарктическому (122 вида) и западно-центральнопалеарктическому (113 видов) зоогеографическим комплексам (таблица 4.4). Виды из этих двух комплексов составляют 59 % от всей фауны. Существенна доля видов голарктического и западнопалеарктического комплексов: 80 (20 %) и 70 (18 %) видов соответственно. Виды пауков, имеющих космополитное распространение либо обширные дизъюнкции в ареалах, в совокупности представляют не более 3 % местной фауны.

На уровне зоогеографических групп самыми весомыми являются трансевразийская (82 вида) и циркумголарктическая (67 видов). Помимо них существенную долю занимают евро-центральносибирская (56 видов), транспалеарктическая (40), европейская (32), западнопалеарктическая (30) и евро-западносибирская (30 видов) группы. В остальных 12 группах в среднем содержится по 3–4 вида.

Большинство видов пауков голарктического комплекса имеют сплошные циркумголарктические ареалы (67 видов). В ряде случаев ареалы голарктических пауков не включают в себя восточный сектор Северной Америки (*Walckenaeria vigilax*, *Pardosa palustris*, *Neon reticulatus*, *Robertus lividus*, *Nerienne emphana*), западный сектор Палеарктики (*Praestigia kulczynskii*) или западный сектор Неарктики (*Theridion varians*). Отдельного упоминания заслуживают виды, распространенные в Западной Палеарктике и во всей Неарктике (*Tibioplus diversus*, *Enoplognatha ovata*) или только восточной её части (*Platnickina tincta*, *Simitidion simile*, *Ozyptila praticola*). Эти американо-европейские виды отсутствуют в Центральной и Восточной Палеарктике, а порой и в Западной Неарктике. Считается, что формирование таких ареалов связано не с Берингийским мостом, а с антропогенным фактором, хотя не исключается и проникновение этих видов в западном направлении через Гренландию (Городков, 1984).

В пределах транспалеарктического зоогеографического комплекса трансевразийских видов в два раза больше, чем собственно

транспалеарктических. Вероятно, это связано с резким отличием климатических и ландшафтных условий Средиземноморья от регионов умеренного надпояса Палеарктики. Пауков с экологической валентностью, позволяющей обитать по всему умеренному надпоясу Палеарктики, значительно больше, чем пауков, способных заселять в дополнение к нему Южную Европу и Северную Африку.

Среди видов пауков западно-центральнопалеарктического комплекса, половина (49 %) относится к евро-центральносибирской группе, четверть (26 %) – к евро-западносибирской группе. Пауки, населяющие южные аридные и горные регионы, представлены в этом комплексе незначительно: по 10 % приходится на собственно западно-центральнопалеарктическую и евро-среднеазиатскую группы и 3 % для восточноевро-центральноазиатской. Таким образом, как в транспалеарктическом, так и в западно-центральнопалеарктическом комплексе преобладают виды с ареалами, вытянутыми в направлении с востока на запад и не выходящие за пределы умеренного надпояса.

В фауне пауков Удмуртии дизъюнктивные ареалы имеют 6 видов. Для транспалеарктических дизъюнктивных *Araneus quadratus* (Araneidae) и *Hahnina nava* (Hahniiidae) имеется разрыв в ареале между Западной Сибирью и Дальним Востоком, для *Arctosa cinerea* – между Уралом и Японией. Трансевразийские дизъюнктивные *Linyphia hortensis* и *Walckenaeria obtusa* (Linyphiidae) имеют разрывы от Урала до Хабаровского края, а *Trochosa spinipalpis* (Lycosidae) – от Енисея до Дальнего Востока соответственно.

Сравнение зоогеографической структуры аранеофаун Удмуртии с аранеофаунами некоторых природных регионов Северной Палеарктики показывает постоянную долю видов голарктического комплекса (около 20%) во всех рассмотренных фаунах (рисунок 4.5). Транспалеарктические и трансевразийские виды составляют от 30 до 44 %. Обращает на себя внимание соотношение центрально-западнопалеарктического и западнопалеарктического комплексов. В Юго-Западном Приладожье оно составляет 1:5,3. Для

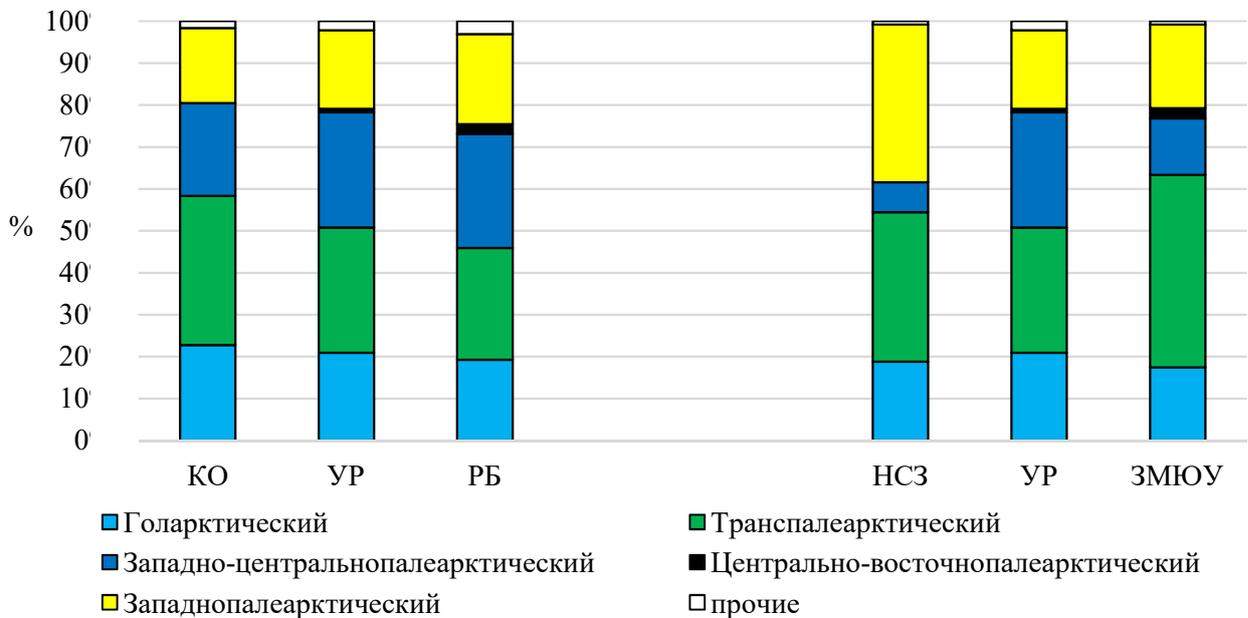
Удмуртии это соотношение – 1:0,7, для западного макросклона Южного Урала – 1:1,5. По-видимому, наблюдаемое изменение соотношения комплексов в региональных фаунах в направлении с запада на восток связано с тем, что ареалы не всех западнопалеарктических видов доходят до востока Русской равнины и Урала, а ареалы ряда западно-центральнопалеарктических пауков не включают в себя Приладожье.

При сравнении аранеофаун Удмуртии и других административных регионов по зоогеографической структуре также наблюдается стабильность доли голарктов – на уровне 20 % во всех региональных фаунах между 51 и 61° СШ (рисунок 4.5). Можно предположить, что высокая доля голарктического комплекса в аранеофаунах большинства регионов умеренного надпояса отчасти объясняется специфическими чертами пауков-линифиид. Наибольшего разнообразия они достигают не в южных широтах, а именно в таежной зоне, где достигают доли 50 % и более. Данная закономерность была установлена в разных секторах Палеарктики в Фенноскандии (Koronen, 2012), на Урале (Есюнин, Ефимик, 1994) и др. Соответственно, они имеют большой потенциал для расселения по всей Голарктике. Высока доля голарктов и в таких богатых видами семействах, как Araneidae и Theridiidae, также являющихся тенётниками.

Доля видов палеарктического комплекса изменяется от 30 до 45 %. Меньше всего транспалеарктов в фауне Башкортостана, что, вероятно, связано с увеличением в этой фауне доли видов центрально-восточнопалеарктического комплекса и даже наличием ряда специфичных приурало-уральских видов пауков.

Показательно участие видов центрально-восточнопалеарктического комплекса при рассмотрении региональных фаун с Запада на Восток: в Кировской области такие пауки отсутствуют, единично имеются в Удмуртии (5 видов, около одного процента) и в Башкирии их уже 11 видов (2,5 %). В целом же можно отметить, что по общей организации зоогеографической структуры аранеофауны Удмуртии, Кировской области и Башкортостана

близки: около 20 % пауков голарктического и западнопалеарктического комплексов, около 55–60% приходится на виды палеарктического и западнопалеарктического комплексов с незначительными отличиями в соотношении между ними.



РБ – Республика Башкортостан (Есюнин, 2015а), УР – Удмуртская Республика (наши данные), КО – Кировская область (Esyunin et al., 2011), НСЗ – Нижне-Свирский заповедник (Олигер, 2010), ЗМЮУ – Западный макросклон Южного Урала (Ефимик, 1995).

Рисунок 4.5 – Зоогеографическая структура фауны Удмуртии, административных (слева) и природных (справа) регионов

Аналогичный зоогеографический анализ для фауны УР был проведен по ряду других групп беспозвоночных, что позволяет нам рассмотреть особенности структуры аранеофауны УР в сравнении с ними. Было рассмотрено 36 зоогеографических групп для 1169 видов жесткокрылых (Дедюхин, 2004), 31 группа для 126 видов булавоусых чешуекрылых (Адаховский, 2001, 2010) и 22 группы для стрекоз (Адаховский, 2014) этой же территории.

Зоогеографическая структура фауны на примере разных таксонов одной территории может иметь существенные различия (рисунок 4.6). Обращает на себя внимание, что в сравнении с другими группами беспозвоночных среди

пауков намного больше доля голарктов – 21 %, в то время как у прочих отрядов их не более 10 %. В целом же соотношение зоогеографических комплексов пауков ближе всего к таковому для стрекоз (рисунок 4.6) и значительно отличается от зоогеографической структуры жесткокрылых и булавоусых чешуекрылых. Наблюдаемая картина может объясняться в первую очередь кормовой специализацией гусениц бабочек (Бей-Биенко, 1980). Многие виды жесткокрылых также имеют тесные экологические, трофические, а порой и биохимические связи с кормовыми растениями, что накладывает некоторые особенности на их распространение, в сравнении с неспециализированными хищниками – пауками и стрекозами.

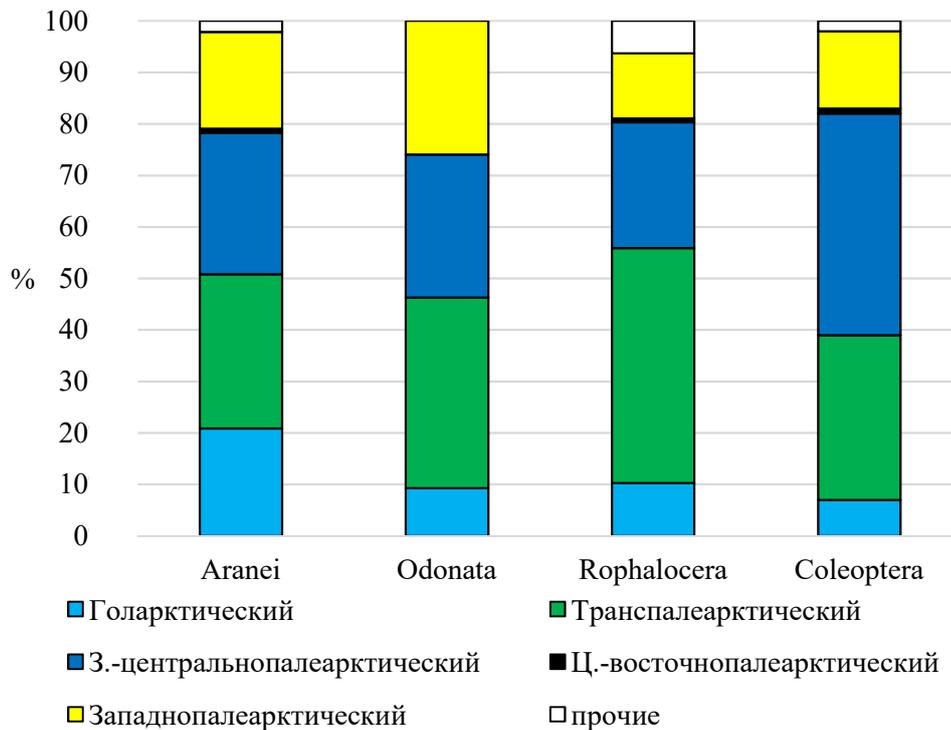


Рисунок 4.6 – Зоогеографическая структура фауны пауков, стрекоз, булавоусых чешуекрылых и жесткокрылых Удмуртии

В связи с чрезвычайным экологическим и таксономическим разнообразием жесткокрылых целесообразен более детальный анализ их структуры на уровне семейств или надсемейств (рисунок 4.7). Для сравнительного анализа было выбрано 4 группы с наибольшим количеством

видов: фитофаги (Curculionidae, Chrysomelidae), неспециализированные герпетобионтные (Carabidae) и хортобионтные (Coccinellidae) хищники.

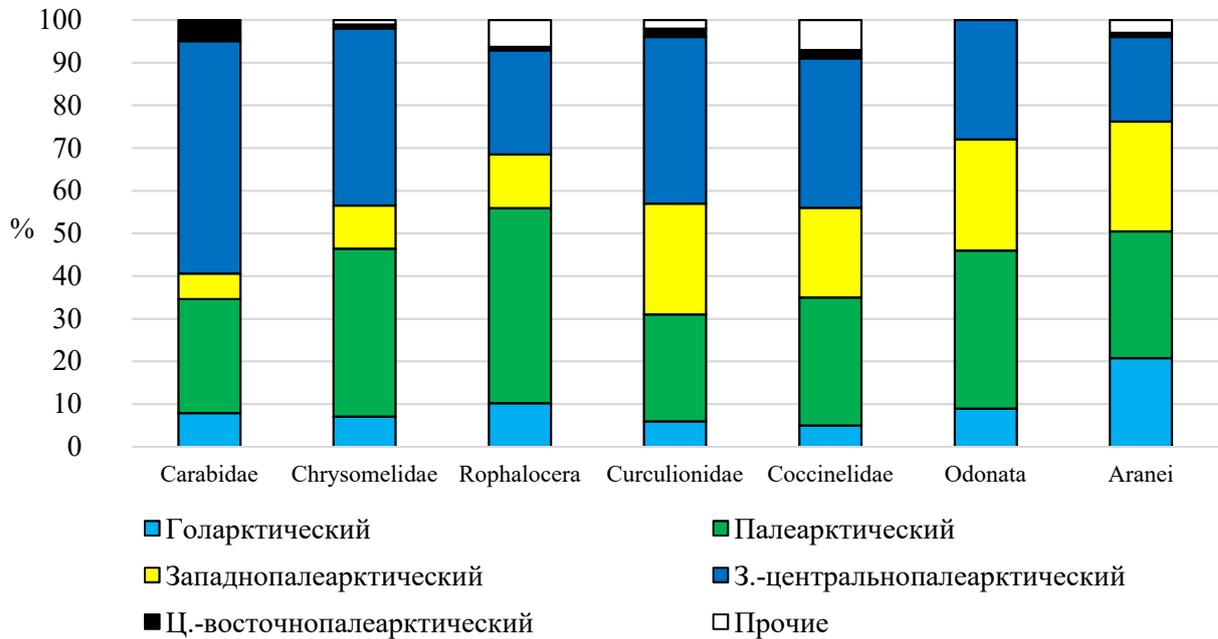


Рисунок 4.7 – Зоогеографическая структура фауны пауков, стрекоз, высших дневных бабочек и крупных семейств жесткокрылых (Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Coccinellidae) Удмуртии

Семейство Carabidae по зоогеографической структуре значительно отличается от всех прочих рассматриваемых таксонов: виды западно-центральнопалеарктического комплекса составляют здесь более половины (55 %). Западнопалеарктический комплекс сильно обеднен, всего 6 %, что сопоставимо с долей центрально-восточнопалеарктических видов (5 %). Во всех прочих рассматриваемых таксонах доля западнопалеарктических видов меньше доли западно-центральнопалеарктических видов не более чем в 4 раза или, в случае пауков, превышает её; центрально-восточнопалеарктические виды не превышают 2 % в сумме.

Кластерный анализ зоогеографической структуры региональных фаун сравниваемых таксонов показал ряд интересных моментов (рисунок 4.8). Пауки объединены в одном кластере со стрекозами, которые так же являются неспециализированными хищниками, однако часть их жизненного цикла

проходит в воде. Булавоусые чешуекрылые находятся вместе с ними в одном кластере, который, очевидно содержит в себе виды имеющие более обширные ареалы. Во втором крупном кластере объединены все рассмотренные семейства жесткокрылых, причем в подкластерах оказались объединены как растительноядные жуки, так и хищники: долгоносики и божьи коровки, листоеды и жужелицы. Ожидаемого сходства между пауками и жужелицами не обнаружено.

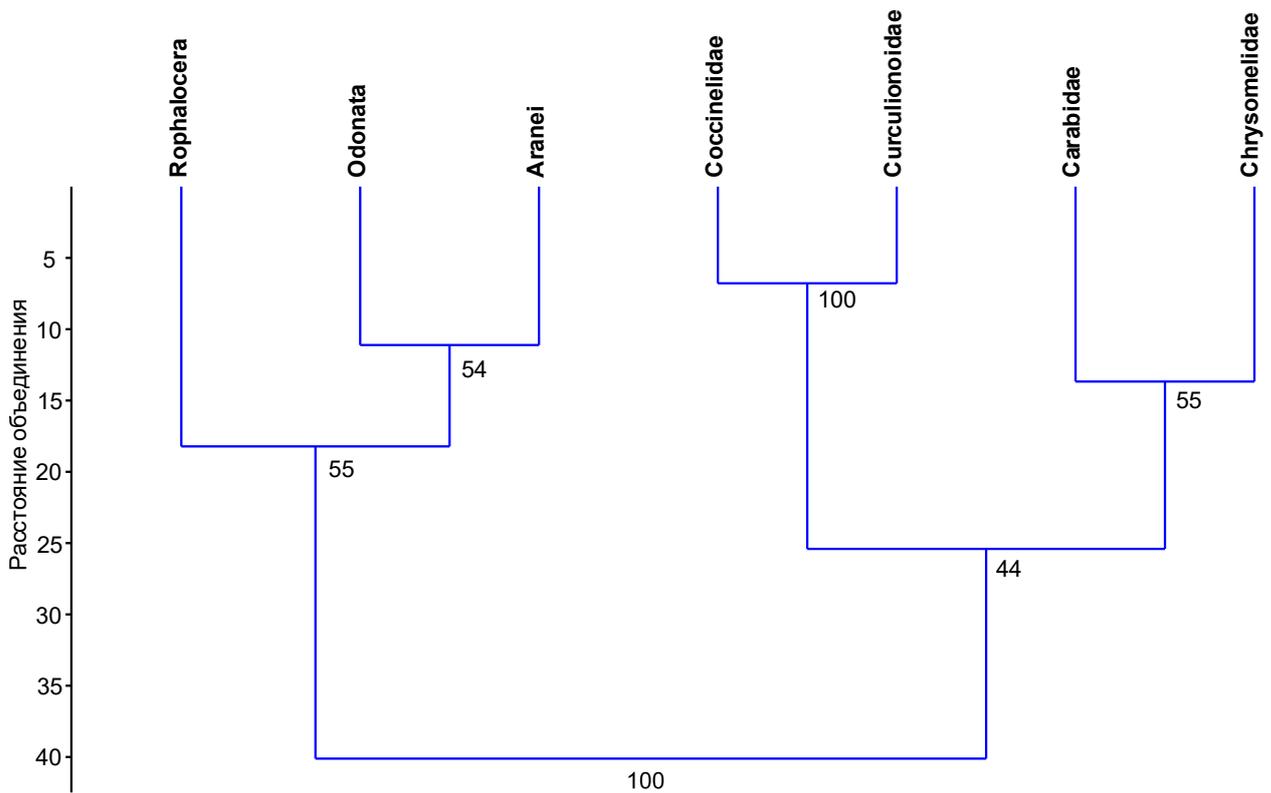


Рисунок 4.8 – Дендрограмма кластеризации зоогеографической структуры фаун пауков и некоторых отрядов и семейств беспозвоночных УР. Евклидово расстояние, алгоритм Варда, bootstrap = 999

Таким образом, для фаун всех рассмотренных наземных членистоногих Удмуртии типично преобладание широко распространенных видов, имеющих, в основном, транспалеарктические и западно-центральнопалеарктические ареалы. Уникальной чертой аранеофауны пауков является высокая доля пауков-голарктов – 1/5 всей региональной фауны. Рассмотрение региональных аранеофаун нескольких других равнинных районов Евразии показало, что УР

в их ряду не является исключением и высокая доля голарктов является закономерностью.

Дифференцированный анализ ведущих семейств пауков показывает, что зоогеографическая структура их фаун имеет существенные различия (таблица 4.4, рисунок 4.9). Прежде всего, обращает на себя внимание низкая доля голарктов в семействах Gnaphosidae (9 %), Salticidae (6 %) и Lycosidae (12 %). При этом в фауне Gnaphosidae преобладают западнопалеарктические виды (45 %), в фауне Salticidae – широкопалеарктические (45 %) и западно-центральнопалеарктические (30 %). Основу региональной фауны Lycosidae составляют виды с западно- и западно-центральнопалеарктическими ареалами.

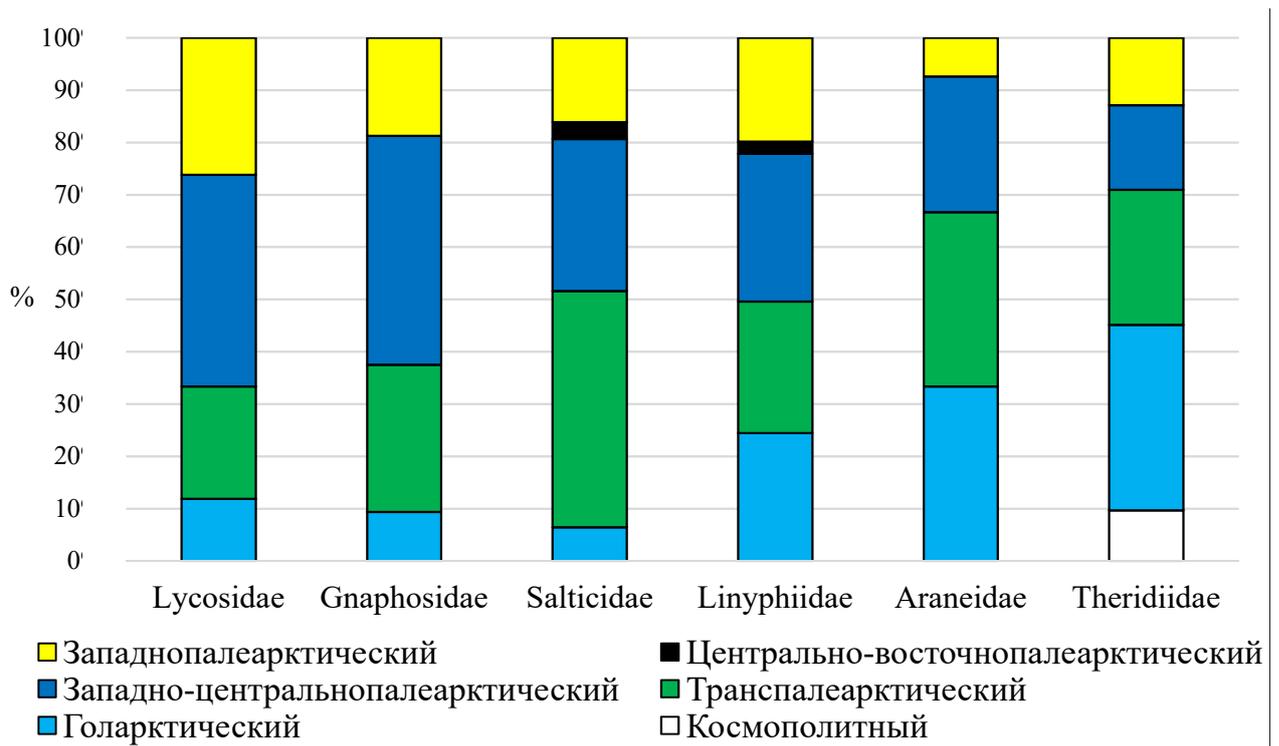


Рисунок 4.9 – Соотношение зоогеографических комплексов в фаунах семейств пауков УР

Вероятно, низкая доля голарктов в семействах Salticidae, Gnaphosidae и Lycosidae связана с тем, что они имеют южные (суббореальные и

неморальные) черты в сравнении с остальными семействами местной аранеофауны. Неоднократно было показано, что многие виды, распространенные не севернее суббореального пояса, не имели возможности к расселению по Берингийскому мосту в эпохи его существования (Кожевников, Железнов-Чукотский, 2014). Напротив, для видов тайги и тундры имелись ландшафтно-биотопические предпосылки к расселению по Берингийскому перешейку (Городков, 1984), причем для последних такая возможность сохранялась дольше, поскольку в последнее соединение Палеарктики и Неарктики Берингийский мост был покрыт тундрой, или тундростепью (Богданов, 2011). Существует также мнение, что Берингия – это не просто переходная зоогеографическая область, а фауногенетический центр, по крайней мере в отношении пауков (Марусик, 2012).

В семействах *Linyphiidae* и *Araneidae* голаркты составляют порядка 25–30 %. Существенна доля пауков палеарктического комплекса – 31 % для *Araneidae* и 25 % для *Linyphiidae*. Зоогеографическая структура этих семейств занимает промежуточное положение между *Lycosidae*, *Gnaphosidae* и *Salticidae*, с одной стороны, и *Theridiidae* – с другой.

Семейство *Theridiidae* представлено в фауне пауков Удмуртии видами, имеющими наиболее широкие ареалы. Оно содержит самую большую долю голарктов (40 %) и даже космополитов (7 %). Высокую долю составляют транспалеарктические и трансевразийские виды (30 %). Столь обширное распространение большинства видов этого семейства обуславливается наличием предпосылок к жизни в измененных человеком условиях – таких биологических особенностей, как чрезвычайная экологическая пластичность, а нередко и эвритопность (Иванов, 1965; Foelix, 2011). В обобщающих работах по биогеографии отмечается, что в большинстве случаев экспансия ареала до космополитного объясняется антропогенным фактором (т.н. «вторичные космополиты») (Городков, 1984; Киселев, 2005). Согласно данным «Каталога пауков мира» (по WSC, 2018), около 35 % всех космополитных видов относится к *Theridiidae* и ещё около 20 % – к *Pholcidae*

– семействам, проявляющим склонность к обитанию в пещерах, углублениях скал, дуплах деревьев, где колебания условий среды сведены к минимуму.

Итак, специфику семейств пауков можно оценить через сравнительный анализ зоогеографической структуры их региональных фаун. Рассмотренные семейства можно ранжировать на этом основании от *Lycosidae* и *Gnaphosidae* (основу в которых составляют ограничено распространенные в Евразии виды) до *Theridiidae* (почти половина видов которого имеют голарктические или космополитные ареалы). В большинстве случаев очевидны биологические особенности видов каждого семейства, обуславливающие наблюдаемую картину.

**Резюме.** Пауки фауны УР имеют преимущественно широкие ареалы, относящиеся к транспалеарктическому (122 вида, 31 %) и западно-центральнопалеарктическому (113 видов, 29 %) зоогеографическим комплексам. Существенна также доля видов голарктического и западнопалеарктического комплексов: 80 (20 %) и 70 (18 %) видов соответственно. На уровне зоогеографических групп самыми весомыми являются трансевразийская (82 вида), циркумголарктическая (67 видов) и евро-центральносибирская (56 видов) группы. При этом весьма существенна доля т.н. «краеареальных» видов.

Преобладание широко распространенных видов пауков установлено и в ряде других регионов Северной Палеарктики, причем доля голарктического комплекса в фауне всегда сохраняется на уровне 20 %. Отчасти это объясняется специфическими чертами преобладающего в фауне семейства – *Linyphiidae*. По зоогеографической структуре аранеофауна УР наиболее близка аранеофауне Башкортостана.

Анализ трендов изменения зоогеографической структуры региональных фаун в направлении с запада на восток показал, что фауна пауков УР занимает промежуточное положение между фаунами востока европейской части России и Урала. Так, в фауне УР доля видов центрально-восточнопалеарктического

комплекса составляет менее 1 %, к востоку (Башкортостан и Пермский край) увеличивается уже до 2,5 %, а к западу от УР (Кировская область) они не отмечены.

В сравнении с зоогеографической структурой других групп наземных беспозвоночных УР уникальной чертой для пауков является высокая доля видов голарктического комплекса – 21 %, тогда как среди прочих групп доля голарктов не превышает 10 %. В целом общая зоогеографическая структура фауны пауков УР сходна с таковой для стрекоз и наиболее отлична от таковой для жужелиц.

Зоогеографическая структура фаун 6 наиболее богатых видами семейств (*Araneidae*, *Gnaphosidae*, *Linyphiidae*, *Lycosidae*, *Salticidae* и *Theridiidae*) имеет существенные различия. В большинстве случаев очевидны биологические особенности таксонов, обуславливающие специфические черты их зоогеографической структуры.

#### **4.4 Широтно-зональный анализ фауны пауков Удмуртии**

В рамках формального подхода отнесение ареала к той или иной широтной группе основывается исключительно на крайних точках обнаружения вида. Между тем расселение вида за пределы основной области его распространения едва ли стоит рассматривать как изменение экологических предпочтений вида и его широтной характеристики, если оно происходит по экстразональным местообитаниям при отсутствии вида в зональных сообществах. Так, например, в ряде случаев степные и лесостепные виды встречаются по крутым склонам южных экспозиций к северу от границы лесостепи. Сам же вид при этом не изменяет своих экологических предпочтений и остается «степняком» (Чернов, 1975). Это является весомым аргументом в пользу историко-генетического подхода и подчеркивает важность учета ландшафтов при распределении ареалов по широтным группам. Существует множество энтомологических работ, где был успешно применен историко-генетический подход (Городков, 1984; Сергеев, 1986; Дедюхин, 2004, 2017; Адаховский, 2010).

Ареалы пауков фауны УР могут быть сгруппированы в 4 широтных комплекса – полизональный, температурный, суббореальный и бореальный. В бореальный входят бореомонтанная и собственно бореальная группы, в суббореальный – собственно (широко) суббореальная, неморальная (широколиственно-лесная) и степная (таблица 4.5). В таблицу не включены 4 вида, для которых недостаточно сведений о распространении, и 3 космополитных вида, распространение которых в большей степени сопряжено с антропогенным фактором, а не с естественными условиями окружающей среды.

Основу фауны УР составляют виды пауков, имеющие температурные ареалы, широко протяженные с севера на юг в пределах всего умеренного надпояса – около половины всех видов (48 %). Также очень существенна доля суббореальных видов – 33 %, при низкой доле бореальных (всего 10 %). Вероятно, при продвижении в северном направлении уменьшение доли суббореальных видов в фаунах происходит быстрее, чем возрастание доли бореальных. Соответственно на территории УР, находящейся выше северной границы распространения лесостепи, наблюдается четырехкратное преобладание доли суббореальных пауков над долей бореальных.

Таблица 4.5 – Широтно-зональная структура фауны пауков Удмуртии

Широтные комплексы  и  группы	Число видов	Доля, %	Соотношение внутри семейств, %						
			Linyphiidae	Lycosidae	Salticidae	Theridiidae	Araneidae	Gnaphosidae	Остальные сем-ва
<b>Температный</b>	<b>190</b>	<b>48</b>	<b>55</b>	<b>40</b>	<b>49</b>	<b>60</b>	<b>45</b>	<b>41</b>	<b>41</b>
<b>Бореальный</b>	<b>41</b>	<b>10</b>	<b>18</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	–	<b>14</b>	<b>3</b>	<b>8</b>
Бореальная	–	–	4	2	6	–	3	–	3
Бореомонтанная	–	–	14	2	–	–	11	3	5
<b>Суббореальный</b>	<b>130</b>	<b>33</b>	<b>18</b>	<b>46</b>	<b>45</b>	<b>25</b>	<b>31</b>	<b>47</b>	<b>41</b>
Суббореальная	–	–	8	29	31	10	21	29	28
Неморальная	–	–	9	10	6	10	7	9	10
Степная	–	–	1	7	6	5	3	9	3
<b>Полизональный</b>	<b>36</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	–	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>10</b>

Возможное предположение о значительном общем преобладании числа суббореальных видов пауков над числом бореальных видов не подтверждается литературными данными. В случае большой разницы в количестве видов суббореального и бореального широтных комплексов при продвижении на север наблюдалось бы снижение общего количества видов. С.Л. Есюниным было показано, что вплоть до 62° СШ среднее количество видов в локальных фаунах остается стабильным (Есюнин, Ефимик, 1994; Есюнин, 1995).

Сравнение зональной структуры фаун показывает, что в Удмуртии, как и в сопредельных административных регионах, основу фауны составляют широкораспространенные виды с температурными ареалами (рисунок 4.9). Значительна доля суббореальных видов (24–37 %). Примечательно полное отсутствие в фауне УР пауков арктобореального комплекса, тогда как представители арктической группы составляют 1 % в Кировской области, а арктической и аркто-бореомонтанной – 2 % и 3 % в фаунах Башкортостана и Пермского края соответственно. Наибольшие различия в широтно-зональной структуре наблюдаются между аранеофаунами УР и Пермского края: наличие среднетаежных лесов и условий высотной поясности обогащает фауну этого региона бореальными, бореомонтанными и арктобореомонтанными видами пауков, составляющих в сумме почти 1/5 видового богатства (18 %). В целом по широтной структуре фауна Удмуртии наиболее близка к фауне Башкортостана, расположенного к юго-востоку от исследуемого региона: суббореальные виды пауков составляют 35–37 %, тогда как доля этого комплекса в фаунах Пермского края и Кировской области на 10 % ниже. Мы считаем, что это связано с наличием на территории УР долин таких крупных рек как Кама и Вятка. Будучи крупными водными артериями, они смягчают мезоклимат прилегающих территорий, формируют выраженный рельеф, особенно в южной части республики, что обеспечивает разнообразие ландшафтно-биотопических условий. К тому же, в силу ориентации в меридиональном направлении, долины этих рек выступают своеобразными миграционными коридорами.

В сравнении с другими группами наземных членистоногих Удмуртии, для пауков характерна наибольшая доля суббореальных видов (35 %) и наименьшая – полизональных, при сходной доле температурных форм (таблица 4.6, рисунок 4.10). Характерной особенностью зональной структуры почти всех семейств пауков (кроме Linyphiidae) можно назвать равные или сопоставимые доли температурных и суббореальных видов, в то время как для всех прочих рассматриваемых групп (за исключением божьих коровок и булавоусых чешуекрылых) свойственно преобладание температурных видов над суббореальными в 2,5–3 раза.

Таблица 4.6 – Широтные комплексы фаун пауков и других наземных членистоногих Удмуртии (по ориг. данным и Дедюхин, 2004; Адаховский, 2010, 2014)

Группа наземных членистоногих		Доля зональных групп в фауне, %					N
		Температная	Бореальная	Суббореальная	Полизональная	Арктобореальная	
<b>Aranei</b>		48 %	10 %	33 %	9 %	–	400
Aranei	Linyphiidae	55 %	18 %	18 %	9 %	–	133
	Lycosidae	40 %	4 %	46 %	10 %	–	42
	Salticidae	49 %	6 %	45 %	–	–	31
	Theridiidae	60 %	–	25 %	15 %	–	30
	Araneidae	45 %	14 %	31 %	10 %	–	29
	Gnaphosidae	41 %	3 %	47 %	9 %	–	32
	Прочие	41 %	8 %	41 %	10 %	–	103
<b>Coleoptera</b>		56 %	11 %	12 %	20 %	1 %	1181
Coleoptera	Carabidae	62 %	13 %	10 %	14 %	0,4 %	229
	Scarabaeidae	51 %	2 %	26 %	21 %	–	86
	Coccinellidae	45 %	10 %	2 %	43 %	–	42
	Chrysomelidae	53 %	6 %	11 %	26 %	3 %	223
	Curculionidae	58 %	7 %	9 %	25 %	1 %	244
<b>Odonata</b>		49 %	9 %	24 %	18 %	–	55
<b>Rophalocera</b>		36 %	–	27 %	33 %	4 %	126

В зональной структуре стрекоз, пауков-теридиид и пластинчатоусых жуков половину фауны составляют температурные виды, суббореальные и

полизональные виды представлены примерно в равном соотношении. Пауки-линифииды, большинство рассматриваемых семейств жесткокрылых и весь отряд Coleoptera демонстрируют высокую долю температурных видов – около 60 %, на суббореальную и полизональную группы вместе приходится лишь 25–35 %. При этом для жуков УР наблюдается 1,5–2-кратное преобладание полизональных над суббореальными, а для пауков-линифиид – четырехкратное преобладание суббореальных видов над полизональными.

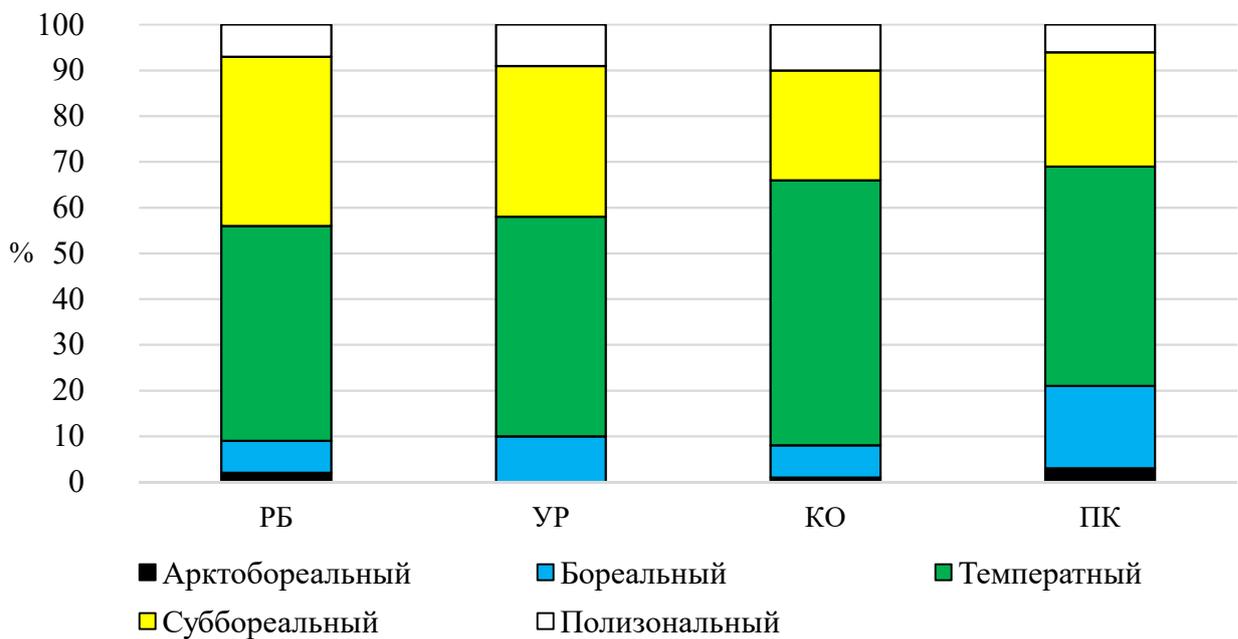


Рисунок 4.9 – Соотношение широтных комплексов в Удмуртии (УР) и близлежащих административных регионах (РБ – Республика Башкортостан, КО – Кировская область, ПК – Пермский край)

Принципиально отличаются по зональной структуре фауны УР от рассмотренных выше групп булавоусые чешуекрылые и божьи коровки: у первых все три ведущих группы представлены в равном соотношении, а у вторых поровну полизональных и температурных видов.

В целом же можно отметить, что по зональной структуре фауна пауков УР ближе всего к фауне стрекоз. Обе эти группы являются активными неспециализированными хищниками, однако на распространение стрекоз

вливают такие особенности их биологии, как превосходная способность к активному полету и продолжительный период развития личиночных стадий в водной среде.

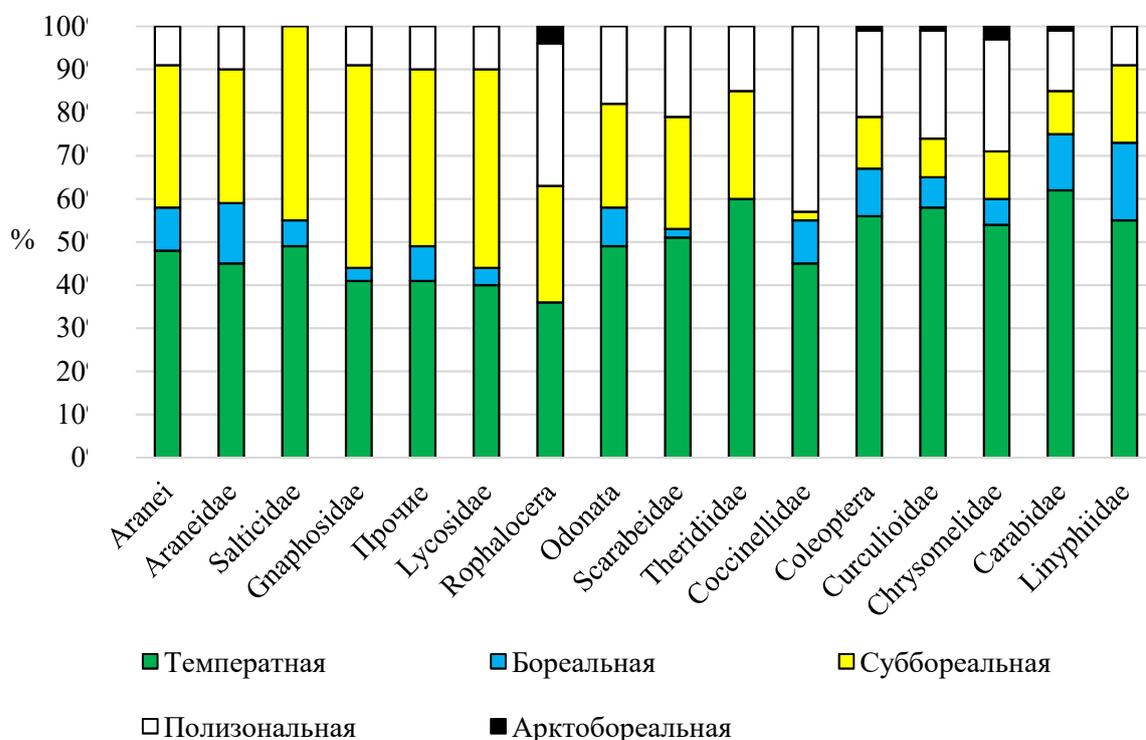


Рисунок 4.10 – Соотношение зональных групп в фауне УР для различных групп наземных членистоногих

Таким образом, специфической чертой зональной структуры аранеофауны Удмуртии в первую очередь можно считать очень большую долю суббореальных видов. Лишь для Theridiidae и Linyphiidae это несколько ниже и составляет 22–29 %, что, однако, также значительно больше, чем в других группах наземных членистоногих. Вторая специфическая черта – невысокая доля в аранеофауне полизоального комплекса.

Зональная структура фауны отдельных семейств варьирует (таблица 4.6, рисунок 4.11). Так, наиболее вытянутые с севера на юг широтные составляющие ареалов характерны для семейства Theridiidae. В нем в два раза больше среднего доля полизоальных видов, а бореальные полностью отсутствуют. Как было показано в разделе 1.3.1, для этого же семейства

свойственны наиболее протяженные в широтном направлении ареалы – преимущественно голарктические и транспалеарктические.

Наиболее существенна доля суббореальных видов среди пауков-гнафозид (Gnaphosidae) и скакунчиков (Salticidae), а среди последних к тому же не выявлено полизональных видов. Это вполне закономерно, поскольку многие представители этих семейств тяготеют к хорошо прогреваемым и освещаемым стациям и регионам. Также среди скакунчиков много представителей степной зональной группы – *Heliophanus lineiventris*, *Pseudicius encarpatus* и *Sibianor aurocinctus*. Столько же степных видов среди пауков-волков (Lycosidae), это *Alopecosa solitaria*, *Lycosa singoriensis* и *Mustelicosia dimidiata*. Подробно общее и локальное распространение этих видов рассмотрены в подглаве 4.5.

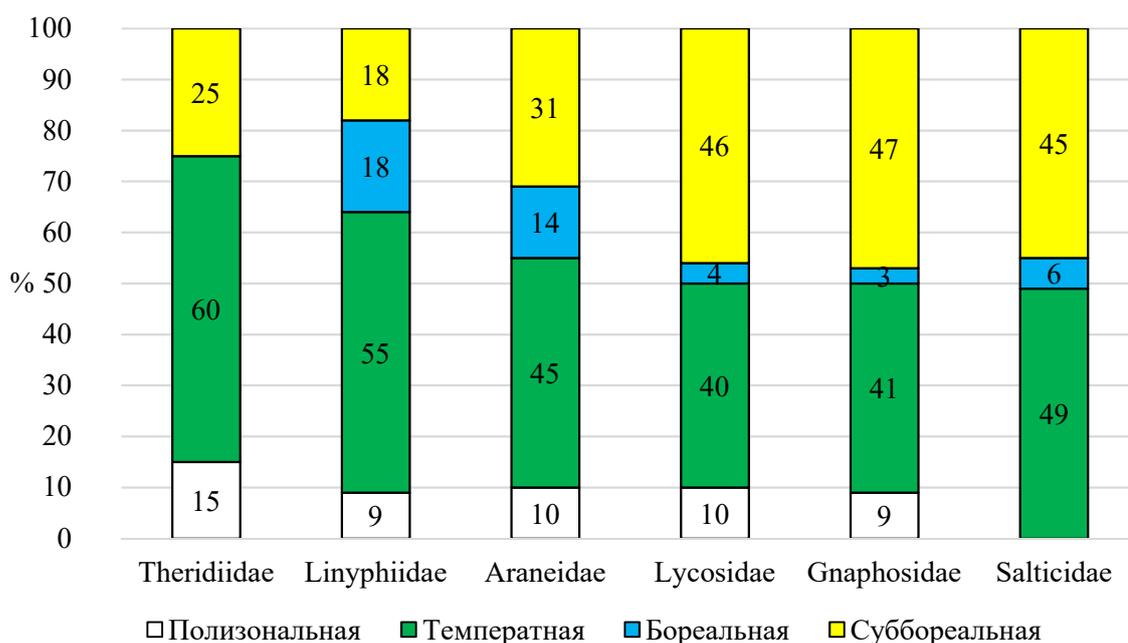


Рисунок 4.11 – Соотношение широтных комплексов в 6 семействах пауков фауны УР

В завершение обзора общего зоогеографического и широтно-зонального анализа аранеофауны пауков Удмуртии можно отметить, что на примере территории востока Русской равнины и Уральского региона нами была

выявлена взаимосвязь широтной и меридиональной протяженности ареалов пауков. В частности, это выражается в существенных отличиях в форме восточной границы ареалов бореальных, температурных, суббореальных и степных видов. Этому вопросу посвящены две отдельные публикации (Созонтов, 2015; Sozontov, 2015).

**Резюме.** В зональной структуре фауны температурные виды составляют около половины. Высока доля суббореального комплекса (33 %), что в 3 раза превышает долю бореального (10 %). По зональной структуре аранеофауна УР имеет значительное сходство с аранеофауной Башкортостана. В обеих фаунах доля суббореальных видов составляет около 35 %, аранеофауны Пермского края и Кировской области содержат не более 25 % таких видов. Наблюдаемые «южные» черты местной аранеофауны мы объясняем мезоклиматическим и рельефообразующим влиянием крупных рек – Камы и Вятки.

Другие группы наземных членистоногих Удмуртии также представлены в большей степени широкораспространенными температурными видами, однако доля видов суббореального комплекса в их фаунах на 10–25 % ниже, чем в фауне пауков. По зональной структуре региональной фауны самое большее сходство наблюдается с фауной стрекоз, самое меньшее – с фауной божьих коровок.

Результаты сравнения зональных структур фаун 6 наиболее богатых видами семейств позволяют объединить их в три группы по широте распространения входящих в их состав видов. Такую картину можно также связать с биологическими особенностями этих семейств. Кроме того, при сопоставлении зоогеографической и широтно-зональной структуры фауны установлена взаимосвязь между широтной и долготной составляющими ареалов пауков. Она проявляется в том, что виды, имеющие наиболее широкие ареалы в меридиональном направлении, как правило, являются полизональными или температурными формами. Напротив, среди западнопалеарктических форм высока доля суббореальных элементов.

#### 4.5 Анализ краеареальных видов

Из зарегистрированных в составе фауны УР 402 видов пауков почти 70 (18 %) являются краеареальными. Для большинства из них на территории УР проходит северный предел распространения. Эти южные виды, нередко связанные здесь с остепнёнными сообществами, можно с некоторой степенью условности разделить на три группы.

**Первая группа** – это южнобореально-суббореальные виды, распространенные на север до южной тайги. Эти виды находятся в УР вблизи северных границ своего распространения, но сами границы проходят, по всей видимости, ещё севернее. Группа включает в себя около двух десятков видов. В качестве наиболее показательных примеров можно привести скакунчиков (сем. Salticidae) *Phlegra fasciata*, *Talavera aequipes* и *Aelurillus v-insignitus*, нечасто встречающихся на остепненных лугах, на склонах и в поймах. Также если не на северной границе, то вблизи неё находятся *Agelena labyrinthica*, *Agyneta saaristoi*, *Argenna patula*, *Cyclosa oculata*, *Simitidion simile*, *Thanatus arenarius*, *Zelotes azsheganovae*. В отдельную подгруппу могут быть вынесены европейские неморальные (и суббореальные) виды, имеющие протяженный с севера на юг ареал на большей части Европы, но заметно суженный на восточной его окраине: европейский суббореальный *Cheiracanthium oncognathum* на востоке своего распространения сужает ареал и ранее отмечался лишь в Самарской и лесостепи Челябинской области. Тем примечательнее его обнаружение в северной половине УР в беломошном сосняке. В качестве других примеров можно привести *Agroeca lusatica*, *Argenna subnigra*, *Centromerita bicolor*, *Clubiona frisia*, *Diplocephalus latifrons*, *Haplodrassus silvestris*, *Hypomma fulvum*, *Marpissa muscosa*, *Xysticus sabulosus*.

Ко **второй группе** относятся преимущественно лесостепно-степные виды, находящиеся в УР на северном пределе своего распространения. Целый ряд таких видов обнаружен на крайнем юге УР в Каракулинском и Алнашском районах, хотя пределы распространения видов этой группы прослеживаются достаточно четко – это граница между северной и южной подзонами подтайги.

- *Heliophanus lineiventris* имеет трансевразийский суббореальный ареал, на западе которого он доходит на север до Эстонии, однако на Русской равнине и Урале это самая северная точка обнаружения.
- Трансевразийский суббореальный вид *Neoscona adianta* достаточно широко представлен в Среднем Поволжье, однако на Урале её распространение лимитировано аналогичными с УР широтами.
- *Tetragnatha shoshone*, описанная из Северной Америки и недавно установленная старшим синонимом для *T. qiuae*, описанной из Центрального Китая, и *T. kovblyuki*, описанной из Западного Казахстана, по современным представлениям имеет голарктический ареал (Marusik, 2010; Marusik et al., 2015; Созонтов, Есюнин, 2015), в Палеарктике помимо Удмуртии отмечена в Западной Франции, Среднем Поволжье, Туве, Монголии и Китае, её находку в Удмуртии следует считать самой северной.
- *Hypsosinga heri* в Центральной и Восточной Европе имеет вытянутый с севера на юг ареал, но к востоку он сужается: Челябинская область на Южном Урале, Среднее Поволжье, Биостанция «Сива» в Удмуртии – самая северо-восточная точка обнаружения.
- *Euryopis saukea* – голарктический вид, на данной долготе его находка самая северная.
- *Titanoeca schineri* имеет евро-среднеазиатский суббореальный ареал, на территории УР находится самая северо-восточная точка его обнаружения.
- *Theridion pinastri* – трансевразийский суббореальный, сравнивая места его обнаружения в сопредельных регионах, можно отметить, что в УР он на самой северной границе ареала. Другой вид этого рода, *Theridion innosium*, традиционно считался восточноевропейским степным. Однако, по мнению С.Л. Есюнина и А.С. Стёпиной (Есюнин, Стёпина, 2014), за этим названием в действительности скрывается 2 или 3 вида, поэтому на сегодняшний день преждевременно делать какие-либо обобщения о распространении *T. «innosium»*.

- *Eresus kollari* не встречается севернее УР, где он, являясь редким и внесённым в Красную книгу УР видом (Дедюхин, Созонтов, 2012а), по данным других авторов, был обнаружен в двух точках (Зубко, 2001; Адаховский, личное сообщение, цит. по Sozontov, Esyunin, 2012) на ксеротермных пустошах с псаммофитной растительностью.
- *Sibianor aurocinctus* распространен на Восток до Байкала, в Европе заходит на Север до самой Скандинавии, но точка обнаружения здесь, в Удмуртии, очень далека на Север от ближайших соседних точек.
- *Argiope bruennichi* пока не был обнаружен севернее Удмуртии (Созонтов, 2012), ареал этого вида было принято считать амфипалеарктическим суббореально-субтропическим с самыми северными находками в Оренбургской, Самарской, Саратовской областях, Северном Казахстане. Однако начиная с 2003 года поступает все больше сведений о распространении этого вида на север (Михайлов и др., 2011; Созонтов, 2012; Михайлов, Борисова, 2013), в Центральной Европе же экспансия полосатой аргиопы на север фиксировалась ещё раньше (Sacher, 2001; Terhivuo и др., 2011). Таким образом, этот вид пока находится здесь на северном пределе своего распространения, однако следует иметь в виду, что в настоящее время его ареал продолжает расширяться.

К **третьей группе** относятся типичные степные виды, основные ареалы которых расположены значительно южнее УР (6 видов). Их обнаружение на исследуемой территории было неожиданно. Большинство видов этой группы обнаружены только на крайнем юге республики. *Berlandina cinerea* обнаружена в Национальном парке «Нечкинский» на ветровальном участке сосняка-беломошника. Кроме того, о нахождении данного вида на зарастающих сельхозугодьях, но без указания конкретной точки сообщалось ранее (Зубко, Рощиненко, 1981). Вид трансевропейский степной, ближайшие точки обнаружения известны из Башкирского заповедника и Троицкого заказника. Южнорусского тарантула (*Lycosa singoriensis*) Т.Л. Зубко отмечала

для 6 точек УР (Зубко, 2001), но на сегодняшний день материалами подтверждены только 2 – на крайнем юге республики, в Алнашском и Кизнерском районах (Дедюхин, Созонтов, 2012b), остальные нуждаются в подтверждении. В Алнашском р-не (урочище «Голюшурма») колония тарантулов располагается в основании высокого осыпающегося глинистого склона южной экспозиции, популяция достаточно стабильна и насчитывает несколько десятков особей. В этой же точке, но в средней (травянистой) части склона обнаружены евро-уральский степной вид *Alopecosa solitaria* и восточноевро-центральноазиатский степной *Mustelicosia dimidiata*. В определенные периоды летнего сезона они становятся доминантами в сообществе герпетобионтных пауков, что совершенно нехарактерно для других степных элементов местной аранеофауны. *Pseudicius encarpatus* обнаружен на суходольном лугу в пойме Камы (Каракулинский р-н). Этот европейский суббореальный вид обнаружен в шести локалитетах Среднего Поволжья и в одном – на Южном Урале (пос. Айтуар Оренбургской области) (Esyunin, Efimik, 1996; Краснобаев, 2004). *Uloborus walckenaerius*, транспалеарктический суббореальный вид, отловлен в зарослях кустарников на песчаных дюнах (Воткинский р-н, Национальный парк «Нечкинский»), в сопредельных регионах известен лишь из нескольких точек Ульяновской, Самарской и Оренбургской областей (Краснобаев, 2004).

Обнаружение европейских видов, имеющих в УР восточный край ареала, достаточно показательно, поскольку фауна пауков Урала, расположенного восточнее, изучена достаточно полно. По этой причине наличие какого-то вида в Удмуртии и отсутствие на Урале четко маркирует восточную границу ареала. Таких видов нами обнаружено 5. *Anurphaena accentuata* очень широко распространена по всей Европе, но восточнее от УР так и не была обнаружена. Аналогичная картина наблюдается для *Linyphia hortensis* и *L. tenuipalpis*, с той лишь разницей, что *L. hortensis* распространена шире: имеет ареал трансевразийский дизъюнктивный, и вновь начинает встречаться от Хабаровского края до Японии, и подходит на 150 км ближе к

западному макросклону Урала, чем *L. tenuipalpis*. *Sauron rayi* – чрезвычайно редкий вид, не отмеченный в каталогах пауков Урала и Среднего Поволжья (Esyunin, Efimik, 1996; Краснобаев, 2004). Исходя из данных европейских авторов (van Helsdingen, 2017; Nentwig et al., 2018), вид имеет европейский суббореальный ареал, отмечался К.Г. Михайловым в Крыму, на Кавказе и на Русской равнине (Mikhailov, 2013a), но без указания на конкретные точки обнаружения. Аналогично неясным до конца остается распространение *Diplocephalus dentatus* на востоке его европейского ареала, но, без сомнений, его находка в УР самая восточная. Ареалы таких видов, как, например, *Neriene peltata* и *Cicurina cicur*, территорией УР не ограничиваются, но находятся здесь близко к своим восточным границам.

В своем распространении территорией УР ограничен и ряд бореальных и бореомонтанных видов, что отличает фауну республики от более южных региональных фаун, хотя и следует признать, что ни одного вида паука, имеющего на территории УР южную границу ареала, пока не обнаружено. Тем не менее вблизи от таковой здесь обнаружены 4 вида: *Araneus nordmanni*, *Araneus saevus*, *Gibbaranea omoeda*, *Sibianor laeae*, из которых только *S. laeae* представлен материалом из южной части УР, а все остальные – с северной или из центральной части. Большим числом представлены виды с бореомонтанными ареалами, для которых дальнейшее распространение на юг связано исключительно с условиями высотной поясности в горных системах. Итак, вблизи южной границы равнинной части своего ареала здесь находятся *Agyneta ramosa*, *Asthenargus paganus*, *Baryphyma trifrons*, *Heliophanus camtschadalicus*, *Micaria aenea*, *Obscuriphantes obscurus*, *Poeciloneta variegata* и южнее УР вне гор не встречаются.

Западную границу ареала в УР имеют лишь несколько видов. Так, *Maro pansibiricus* не известен нигде западнее УР. На западной границе ареала в пределах Удмуртии находятся *Hahnina sibirica* и *Praestigia kulczynskii*. Для *Tenuiphantes nigriventris* здесь, по всей видимости, имеется юго-западный край ареала.

В заключение остановимся на видах с недостаточно изученным на сегодняшний день распространением, часть из которых, вероятно, также в Удмуртии на границах своих ареалов.

- *Titanoeca praefica*, по данным В. Нентвига и соавторов (Nentwig et al., 2018), зарегистрирована в Западной Европе. В 1995 году была впервые для России отмечена в заповеднике Шульган-Таш (Башкирия, Южный Урал) (Esyunin, Efimik, 1995), и больше сведения о ней в литературе не встречаются. Две самки этого вида обнаружены около д. Сельчка (локалитет № 15) в первой половине июля на песчаном экотонном участке между сосновым бором и просекой под линиями электропередач.
- В этой же точке и этом же биотопе в течение всего июля и августа встречались самки и несколько самцов *Zelotes exiguus*. Н.И. Платник (Platnick, 2014) и С.Л. Есюнин (Esyunin, Efimik, 1996) приводят его как палеарктический вид. При этом следует отметить, что в пределах Палеарктики имеются обширнейшие территории, где этого вида не обнаружено по сей день, и сложно определить, это естественные дизъюнкции в ареале или следствие недоизученности.
- *Pardosa alacris* морфологически близка к *P. lugubris*, и долгое время, до ревизии Т. Кронштедта (1999), не хватало надежных морфологических признаков, позволявших бы отличить эти два вида. Однако вместе с тем Кронштедтом был описан ещё один близкий к ним вид. Годом позже группой исследователей из Германии были описаны ещё несколько видов из этой группы (Törfer-Hofmann et al, 2000). При этом в последнем случае новые виды были выделены преимущественно на основании различий в брачных танцах самцов, что, в принципе, имеет весомые биологические основания, но вносит дополнительные сложности в морфологическую идентификацию этих близких видов. В этом свете все сообщения о видах *P. lugubris* и *P. alacris*, вышедших в XX, веке следует подвергнуть проверке. В настоящее время достоверные данные по распространению *P. alacris* на Русской равнине содержатся в современных работах (Дедюхин и др., 2015; Кузьмин,

Алексеевко, 2011, 2012) и экземпляры этого вида дальше всего на Восток обнаружены в лесах долины Камы в южной трети УР.

- По современным данным, *Troxochrota scabra* имеет разорванный на три части ареал: Эстония и Скандинавские страны, горы Центральной Европы (Швейцария, Румыния) (Nentwig et al., 2018) и приуральская популяция – Пермский край, Удмуртия. Здесь этот вид найден на остепненном склоне в Голюшурме (точка № 50).
- *Arctosa perita* отмечена ещё в самом начале арахнологических исследований в регионе (Зубко, Рошиненко, 1981). Правильность определения была подтверждена А.А. Зюзиным (Т.Л. Зубко, личное сообщение). Впоследствии ею же этот вид бы признан редким, нуждающимся в охране и был внесен в Красную книгу Удмуртской Республики (Зубко, 2001). Согласно современным крупным сводкам вид представлен во многих Европейских странах (Nentwig et al., 2018) и имеет голарктический ареал (Platnick, 2014; WSC, 2018). Тем не менее, в силу отсутствия коллекционного материала, нельзя однозначно утверждать его обитание в пределах УР, и в 2012 г. Арктоза песчаная была исключена из перечня краснокнижных пауков (Адаховский и др., 2012). Требуется подтверждение обитания этого вида на территории республики новыми современными материалами.
- *Clubiona pseudoneglecta* до недавнего времени была известна в России из Краснодарского края (Mikhailov, 2003) и Удмуртии (Sozontov, Esyunin, 2012), и лишь в прошлом году один самец был отловлен нами в Самарской области (Дедюхин и др., 2015). Более конкретные особенности её распространения, безусловно, представляют большой интерес, но вряд ли в ближайшие несколько лет стоит ожидать большого количества находок этого малочисленного вида, позволивших бы уточнить детали его распространения.
- *Haplodrassus pseudosignifer* описан из Алтая (Marusik et al., 1996), вскоре обнаружен на Урале (Esyunin, Efimik, 1996), потом и на Украине (Kovblyuk

et al., 2012), что гипотетически может рассматриваться как восточноевропейско-сибирский суббореальный ареал. Однако иллюстрации для этого вида в первоописании (Marusik et al., 1996) и переописании (Kovblyuk et al., 2012) отличаются, в материале из Удмуртии и Западного Предуралья имеются особи, морфологически переходные между *H. signifera* и *H. pseudosignifera*. Таким образом остается неясной, как видовая самостоятельность этого вида, так и его точное распространение.

- *Walckenaeria lepida* ранее отмечалась лишь в горной части Среднего Урала, а к востоку от Урала – до самого Сахалина (Esyunin, Efimik, 1996; Mikhailov, 2013a). Имеются сведения об обнаружении этого вида в Финляндии (Rajunen et al., 2009). Остается неясным вопрос обитания или наличия дизъюнкции между Финляндией и УР, и каково её распространение на Запад на широте УР.

**Резюме.** В пределах УР на северном пределе своего распространения находятся 38 видов пауков, на южном – 11, на восточном – 5, на западном – 4. Следовательно, при рассмотрении трендов изменения фаун с юга на север, суббореальные виды исчезают из состава фауны быстрее, чем появляются бореальные. При этом в фауне УР видов на западной и восточной границах ареалов имеется сходное число.

## Глава 5. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПАУКОВ УДМУРТИИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ИХ ГРУППИРОВОК

### 5.1 Видовое богатство группировок пауков

В анализируемых типах биотопов зарегистрировано от 8 до 149 видов пауков (таблице 5.1). Наиболее высоким видовым богатством пауков характеризуются смешанные темнохвойно-липовые леса (149), остепненные склоновые луга (139), водораздельные луга (119) и опушки сосновых лесов (108). Известное видовое богатство составляет не более 36 видов в 4 типах биотопов: отапливаемые (8) и неотапливаемые помещения (30), пойменные нивальные луга (21), ольшаники по берегам рек (36).

Для нивелирования различий в объемах сборов анализировалось не только количество и состав видов, но и показатели, рассчитываемые с учетом относительных обилий видов: индекс видового богатства Менхиника ( $I_{Mn}$ ) (Песенко, 1982), а также методы разрежения и экстраполяции (Hammer et al., 2001; Chao, Jost, 2012; Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016; Hammer, 2017) (рисунок 5.1).

В соответствии со всеми теоретическими моделями видового богатства зависимость между числом обнаруженных в биотопе особей и видов положительная, но не линейная (Мэгарран, 1992). Общеизвестно, что с увеличением объема коллекции до некоторого объема темпы увеличения числа видов падают, а кумулятивное видовое богатство стремится к своему пределу – полному видовому богатству таксоцена ( $S^*$ ). Такая модель лучше всего описывается логарифмической функцией (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992), что соответствует нашим данным (рисунок 5.1).

Таблица 5.1 – Показатели разнообразия группировок пауков, их иерархическая классификация и соответствующие им типы биотопов

Уровни иерархической классификации группировок пауков и соответствующие им типы биотопов				Сокращение	Число видов, S	Прогноз числа видов (S) и особей (N) для 95 % покрытия		Число специфич- ных видов	Доля специфичных видов	Индекс Менхи- ника (IMn)	
						S	N				
1	2		3								
1. Лесные биотопы	1.	Пойменные лиственные леса	1.	Пойменные дубравы	1.1.1	74	84	924	2	3 %	3,8
			2.	Уремные леса	1.1.2	92	109	822	6	7 %	3,2
	2.	Водораздельные лиственные леса	3.	Липовые леса	1.2.3	64	75	435	6	9 %	2,8
			4.	Сосновые леса	1.3.4	83	103	846	7	8 %	5,6
	3.	Водораздельные хвойные леса	5.	Елово-пихтовые леса	1.3.5	87	96	720	16	18 %	4,3
			6.	Темнохвойно-липовые леса	1.4.6	149	161	1036	4	3 %	5,1
2. Луговые биотопы	5.	Пойменные луга	7.	Краткопойменные остепненные луга	2.5.7	91	105	623	2	2 %	3,8
			8.	Долгопойменные луга	2.5.8	21	33	111	0	0 %	2,8
	6.	Суходольные луга	9.	Водораздельные луга	2.6.9	119	128	906	2	2 %	3,1
			10.	Склоновые остепненные луга	2.6.10	139	148	1036	17	12 %	4,1
3. Экотон- ные биотопы	7.	Опушки	11.	Опушки лиственных лесов	3.7.11	57	67	470	1	2 %	2,8
			12.	Опушки смешанных лесов	3.7.12	48	81	1168	4	8 %	3,2
			13.	Опушки сосновых лесов	3.7.13	108	122	1245	14	13 %	5,1
4. Около- водные биотопы	8.	Болота	14.	Открытые верховые болота	4.8.14	42	58	885	4	10 %	2,6
			15.	Залесненные верховые болота	4.8.15	63	66	638	6	10 %	3,9
	9.	Берега водоемов	16.	Открытые берега стоячих водоемов	4.9.16	62	68	428	4	6 %	3,9
			17.	Открытые берега рек	4.9.17	79	80	1045	9	11 %	3,5
18.	Ольшаники по берегам рек	4.9.18	36	59	819	0	0 %	2,5			
5. Антропогенные биотопы	10.	Помещения	19.	Отапливаемые помещения	5.10.19	8	8	89	0	0 %	1,1
			20.	Неотапливаемые помещения	5.10.20	30	36	229	1	3 %	3,5
	11.	Агроценозы	21.	Садово-огородные агроценозы	5.11.21	57	67	524	2	4 %	4,5

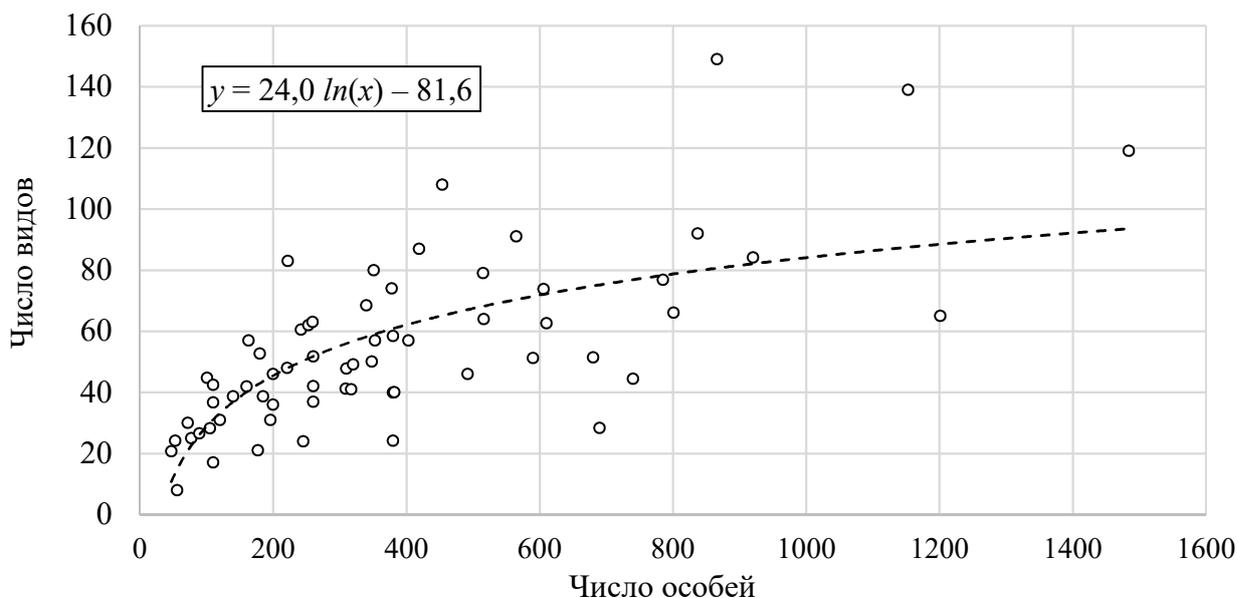


Рисунок 5.1 – Зависимость видового богатства пауков в различных типах биотопов от объема коллекции

В результате корреляционно-регрессионного анализа обобщенных данных по всем типам биотопов было установлено, что коэффициент корреляции между количеством собранных особей и выявленных видов в одном типе биотопа  $r = 0,86$  ( $p < 0,01$ ). Уравнение регрессии (рисунок 5.1) определяет 74 % дисперсии зависимого признака (количества обнаруженных видов) при средней ошибке аппроксимации 31 %. Кумулятивные кривые разрежения/экстраполяции, отображающие степень выявленности видового богатства (Hsieh et al., 2016), менее разнообразных типов биотопов стремятся к единице уже при объеме коллекции 750–800 особей (рисунок 5.2). Для большинства типов местообитаний насыщение видами, приближающееся к 100 %, наступает при объеме коллекции в 1500 особей. На этой основе можно предположить, что на территории УР порог насыщения различных типов местообитаний видами пауков, достаточного для сравнительного анализа, обычно наступает на уровне 80–120 видов, чему соответствует коллекция объемом не менее 800 особей. Исключением являются опушки сосновых и смешанных лесов, а также водораздельные луга. Следует отметить также, что экстраполяция видового богатства на объемы

коллекции от 6 400 особей не прогнозировала дальнейший прирост видового богатства ни в одном из рассмотренных типов биотопов.

Применение методов разрежения и экстраполяции (таблица 5.1, рисунок 5.2, 5.3,) показывает, что прогнозируемое видовое богатство пауков в рассматриваемых типах биотопов варьируется от 50–70 до 140 и более. Быстрее всего кумулятивные кривые видового богатства насыщаются для группировок пауков помещений (объективно включающих в себя малое число видов), а также для переувлажненных биотопов, липовых водораздельных лесов и опушек лиственных лесов.

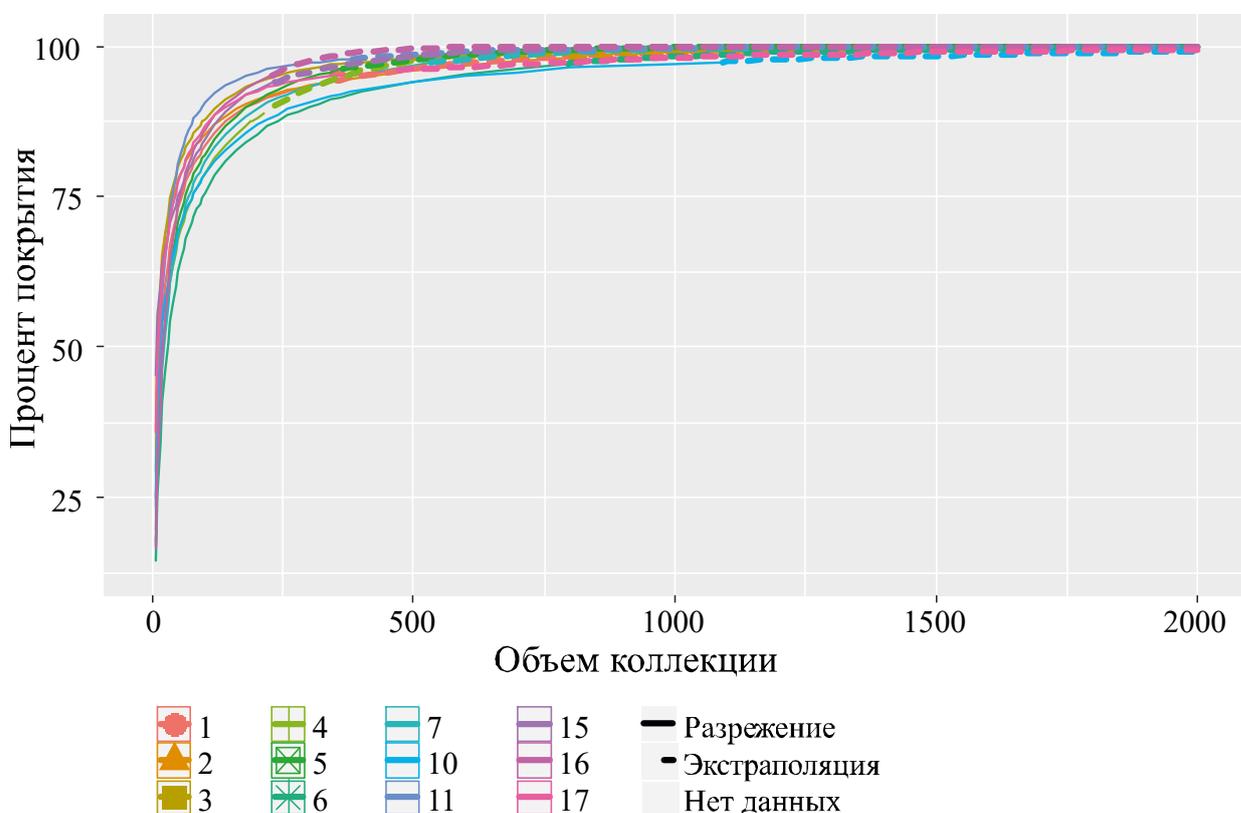


Рисунок 5.2 – Кривые разрежения/экстраполяции, отображающие долю выявленного видового богатства при разных объемах коллекции

Самые крутые кривые разрежения-экстраполяции характерны для темнохвойно-липовых лесов, склоновых остепненных лугов, сосняков всех типов, а также их полей и опушек. Несмотря на большое количество

выявленных здесь видов пауков, дальнейшие исследования могут увеличить их видовое богатство на 15 % и более. Закономерностей в доле специфичных видов в этих типах биотопов установить не удастся. По-видимому, их группировки включают в себя большое число трудновывяемых видов, имеющих здесь чрезвычайно низкую численность и характерных в большей степени для других типов местообитаний.

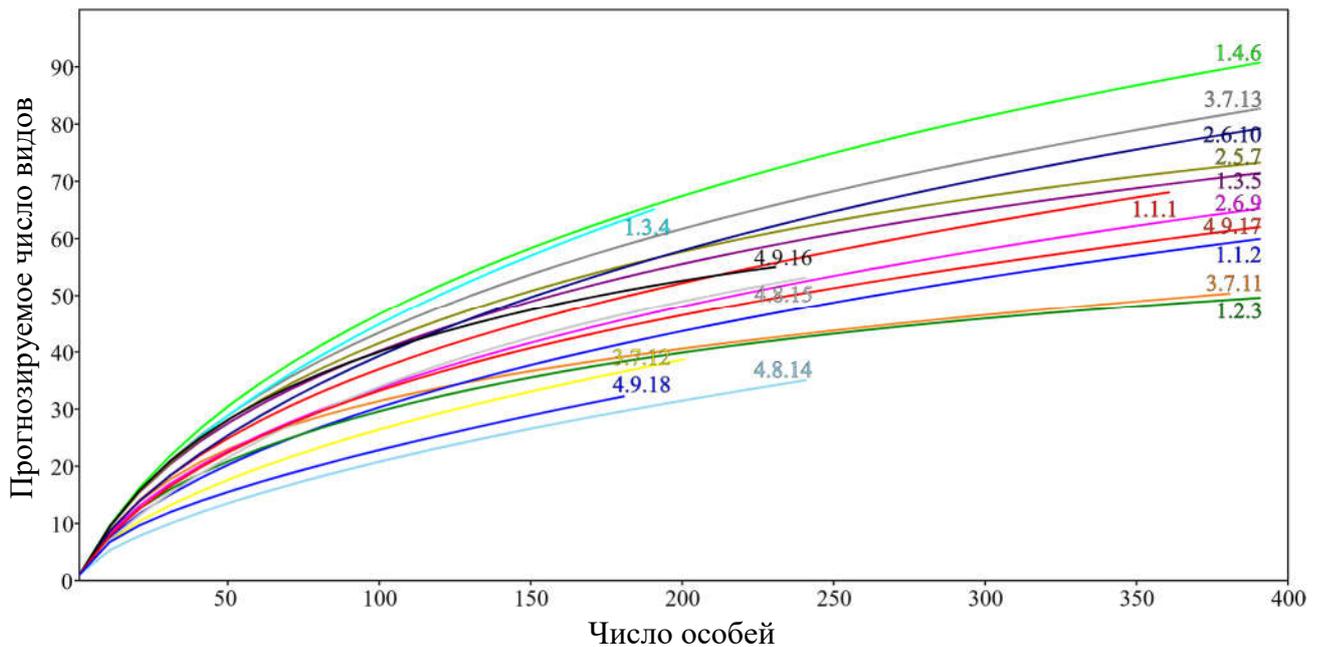


Рисунок 5.3 – Кривые разрежения видового богатства пауков в различных типах биотопов (обозначения как в таблице 5.1)

Итак, учитывая число обнаруженных и спрогнозированных видов, а также значения индекса видового богатства, рассмотренные типы биотопов можно сгруппировать в три категории – с богатым, бедным и умеренным видовым составом пауков (таблица 5.1). К первой категории относятся склоновые остепненные луга, темнохвойно-липовые леса, сосняки и их опушки. Для каждого случая можно предположить свои причины повышенного видового богатства. Склоновые остепненные луга южной экспозиции являются благоприятными местообитаниями для проникновения расселяющихся южных форм или же рефугиумами для сохранения представителей неморальной биоты межледниковых оптимумов плейстоцена

(Есюнин, 2015). Именно лесостепные и степные элементы обогащают видовой состав группировок пауков склоновых лугов. И сосновые, и смешанные темнохвойно-липовые леса в действительности являются комплексами биотопов более низкого порядка, каждый из которых имеет уникальный набор экологических условий, сложную структуру подстилки и растительного покрова и, соответственно, ряд характерных и специфичных видов пауков. Опушки и поляны сосняков имеют богатый видовой состав пауков в силу экотонного эффекта. Стоит отметить, что этот эффект не одинаков в отношении различных типов опушечных биотопов: он наиболее выражен по окраинам сосновых лесов, в меньшей степени – на опушках смешанных лесов и почти не выражен на опушках долинных лиственных лесов.

Биотопами с бедным видовым составом пауков являются липовые леса, краткопойменные остепненные и долгопойменные луга, опушки лиственных лесов, верховые болота (открытые и залесненные), ольшанники по берегам рек, отпаливаемые и неотпаливаемые помещения, агроценозы (таблица 5.1). Наиболее очевидны причины низкого видового богатства для антропогенных местообитаний – помещений и агроценозов. Условия среды, а также режим хозяйствования (культивация, мелиорация, сенокошение и т.д.) очень специфичны, и лишь некоторые виды пауков адаптивны к ним в большей степени, чем к жизни в естественных местообитаниях. Экологические условия на верховых болотах специфичны в меньшей степени, чем антропогенные местообитания, но все же существенно отличаются от местообитаний с нормальным увлажнением. Низкое видовое богатство пауков пойменных лугов предположительно связано с пойменным режимом – ежегодными разливами рек. Разливы затрудняют зимовку пауков в этих же биотопах и формирование в них аранеокомплексов из большого числа видов с разными экологическими предпочтениями и разной миграционной активностью. Материала по ольшаникам и агроценозам в коллекции недостаточно для окончательных выводов. Однако данные по относительным обилиям особей

позволяют сделать вывод об объективно бедном видовом составе пауков в этих типах местообитаний.

Можно заметить, что аранеокомплексы естественных типичных лесных и луговых биотопов состоят из большего числа видов и имеют более высокие значения индекса видового богатства пауков по сравнению с другими группировками (таблица 5.1). Наибольшие показатели видового богатства характерны для аранеокомплексов водораздельных хвойных и смешанных лесов, а также суходольных лугов. Наряду с этим группировки садово-огородных агроценозов и неотапливаемых помещений демонстрируют высокое, сопоставимое с группировками липовых водораздельных лесов и берегов водоемов, разнообразие, что может объясняться проникновением большого количества случайных видов, что в некоторой степени характерно для пионерных сообществ (Huhta, 1971).

Следует отметить, что многосторонний анализ видового богатства группировок пауков различных типов биотопов в пределах большого региона в литературе проводится нечасто. В качестве немногочисленных примеров можно привести работы С.Л. Есюнина и соавторов (Есюнин, 2006; Тунева, Есюнин, 2008), в которых, однако, биотопы рассматриваются в первую очередь в контексте обширных трендов – широтного и среднеуральского. В большинстве же случаев авторы посвящают статьи группировкам пауков отдельных локальных фаун.

В различных биотопах Европы, на аналогичных с Удмуртией широтах исследователи обычно отмечают от 60 до 90 видов пауков (Palmgren, 1972; Есюнин, 2006; Безденежных, 2015; Конюхова, 2015). В сравнении с этим, отмеченное нами очень высокое видовое богатство таких типов биотопов, как смешанные леса, пойменные дубравы, разнотравные и пойменные луга, может объясняться тем, что в действительности они являются комплексами биотопов более низкого порядка. В таком случае могли быть отмечены виды, фактически характерные для более дробных выделов, или же имел место «опушечный эффект» (Murcia, 1995; Meek et al., 2002; Wu, 2009),

свойственный в том числе и для пауков (Ковблюк, 2001; Horváth и др., 2002; Gallè и др., 2014). Данное объяснение, однако, неприменимо к долинным широколиственным лесам, поскольку материал этих биотопов собирался лишь в двух точках на достаточно однородных участках.

**Резюме.** В анализируемых типах биотопов зарегистрировано от 8 до 149 видов пауков (72 в среднем). Наиболее высоким видовым богатством пауков характеризуются смешанные темнохвойно-липовые леса, остепненные склоновые луга, водораздельные луга и опушки сосновых лесов.

## 5.2 Анализ неравномерности распределения видов пауков по биотопам

Переход к анализу биотопических предпочтений видов пауков и специфике видового состава биотопов требует предварительной проверки на равномерность распределения видов по местообитаниям (Песенко, 1982). Избирательность видов к условиям среды будет проявляться через неравномерность количественного распределения особей по типам местообитаний, что может быть протестировано критерием согласия Пирсона  $\chi^2$  (Лакин, 1990; Песенко, 1982). Теоретически ожидаемые обилия видов рассчитаны по формуле (1) (стр. 39).

В наших сборах 81 вид пауков представлен 25 или более особями, все они распределены неравномерно ( $p < 0,01$ ). Из 66 видов пауков, которые находятся в коллекции в количестве 11–24 особей, равномерное распределение отвергается для 59 видов (51 вид при  $p < 0,01$  и 8 видов при  $p < 0,05$ ). Для 7 видов преимущественно напочвенных пауков (*Micaria formicaria*, *Callilepis nocturna*, *Haplodrassus umbratilis*, *Bolyphantes alticeps*, *Phlegra fasciata*, *Haplodrassus signifer*, *Zelotes subterraneus*) отрицать равномерного распределения нельзя ( $p > 0,05$ ). В количестве от 6 до 10 особей в сборах представлены 45 видов. Из них 30 распределены по биотопам неравномерно (25 видов при  $p < 0,01$  и 5 видов при  $p < 0,05$ ), а для 15 видов отклонения в распределении от равномерного не являются статистически значимыми ( $p > 0,05$ ).

Таким образом, во всех случаях, когда по виду собрано достаточное количество материала (20–25 особей и более), наблюдается статистически значимое отклонение биотопического распределения от теоретически ожидаемого равномерного. Следовательно, мы можем утверждать, что отличия в распределении видов по биотопам не случайны, а связаны с экологическими условиями рассматриваемых местообитаний, и есть основания переходить к дальнейшему анализу этих особенностей.

### 5.3 Анализ групп пауков по ширине экологических спектров

#### 5.3.1 Группы пауков по спектру заселяемых местообитаний

##### *на основе индекса Ю.А. Песенко*

Для выявления спектров заселяемых типов местообитаний мы считаем необходимым учитывать количественную характеристику видов в этих местообитаниях. Одна из наиболее простых методик, учитывающих количественную характеристику видов в биотопах, описана Ю.А. Песенко (1982). Им предложен индекс относительной биотопической приуроченности  $F_{ij}$ , варьирующий в промежутке от  $-1$  при полном отсутствии вида в биотопе до  $+1$  в случае, если вид встречается исключительно в данном биотопе. На основе проведенного анализа распределения 210 видов в 21 типе биотопов нами было получено 4410 значений  $F_{ij}$ , которые были разбиты на 7 классов для интерпретации (таблицы 5.2 и 5.3).

Исходя из определения индекса относительной биотопической приуроченности, мы предположили, что чем более эвритопным является вид, тем более сложным будет его паттерн распределения по биотопам и тем больше будет количество индексов  $F_{ij}$  отличных от  $-1$ , а, следовательно, сумма всех  $F_{ij}$  будет больше. Между числом заселяемых видов типов биотопов и суммой индексов  $F_{ij}$  имеется сильная положительная линейная корреляция ( $r = 0,94$ ,  $p < 0,01$ ). Таким образом, большое значение суммы индексов  $F_{ij}$  является мерой эвритопности. Этот показатель, рассчитываемый на основе количественных данных и являющийся непрерывной величиной, дает более

точную оценку, чем количество биотопов, в которых обнаружен вид. Его расчет позволил сравнить по степени эвритопности те виды, которые встречаются в одинаковом количестве типов местообитаний.

Таблица 5.2 – Интерпретация значений индекса  $F_{ij}$ , полученных на примере пауков УР

Интервал индексов	Формальная интерпретация	Символьное обозначение	Кол-во значений индекса
$F_{ij} = +1$	Абсолютная приуроченность	A+	7
$0,5 \leq F_{ij} < 1$	Сильная приуроченность	S+	511
$0,1 \leq F_{ij} < 0,5$	Слабая приуроченность	W+	329
$-0,1 < F_{ij} < 0,1$	Нейтралитет	Z0	132
$-0,5 < F_{ij} \leq -0,1$	Слабое избегание	W-	188
$-1 < F_{ij} \leq -0,5$	Сильное избегание	S-	125
$F_{ij} = -1$	Абсолютное избегание	A-	3118

Таблица 5.3 – Категории встречаемости пауков и некоторые их характеристики

Число заселяемых типов биотопов <sup>1</sup>	Число видов	$\sum_{\text{ср.}} F_{ij}$	Средняя доля от $\sum_{\text{max}} F_{ij}$
1	7	-19,00	1
2	21	-17,44	0,92
3	27	-16,13	0,85
4	31	-14,86	0,78
5	22	-13,67	0,72
6	26	-12,77	0,67
7	13	-12,02	0,63
8	12	-11,17	0,59
9	11	-10,45	0,55
10	8	-9,76	0,51
11	9	-9,10	0,48
12	8	-8,32	0,48
13	8	-7,44	0,39
14	3	-6,79	0,36
15	1	-5,80	0,31
16	1	-5,90	0,31
17	2	-7,31	0,38

На основе полученных данных можно сделать вывод, что всего лишь 17 видов пауков являются узко стенотопными (A+). Большинство из них характерны для остепненных склоновых лугов (*Alopecosa accentuata*,

<sup>1</sup> Иногда обозначается как «категория встречаемости» (Олигер, 2010).

*Alopecosa solitaria*, *Linyphia tenuipalpis*, *Mustelicosa dimidiata*, *Steatoda albomaculata*, *Thanatus arenarius*) или для водораздельных суходольных лугов (*Asagena phalerata*, *Hahnia nava*, *Neoscona adianta*). Остальные связаны с открытыми берегами рек (*Allomengea vidua*, *Tetragnatha nigrita*) и стоячих водоемов (*Clubiona phragmitis*), верховыми болотами (*Diplocephalus dentatus*), агроценозами (*Pardosa agricola*), а также смешанными (*Alopecosa taeniata*) и елово-пихтовыми лесами (*Hypselistes jacksoni*). Примечательно, что многие из узко стенобионтных видов связаны с типами биотопов, отличающихся наибольшими показателями разнообразия.

21 вид пауков представлен примерно равным количеством экземпляров в двух типах биотопов, связи пауков с обоими типами биотопов одинаково тесные (S+/S+). В большинстве случаев эти биотопы достаточно сходны. Примерами таких видов могут служить *Centromerus arcanus* (в смешанных лесах и на опушках сосняков), *Sitticus terebratus* (в отапливаемых и неотапливаемых помещениях), *Tetragnatha striata* и *Tetragnatha shoshone* (по открытым берегам стариц и рек), *Zelotes clivicola* (в смешанных лесах и залесенных верховых болотах).

27 видов пауков заселяют по три типа биотопов. При равном количестве пойманных особей во всех трех группах местообитаний  $F_{ij}$  показывает сильные положительные связи (S+/S+/S+). В качестве примеров можно привести *Steatoda grossa* (все антропогенные местообитания) и *Ceratinella brevipes* (уремные леса, водораздельные липовые леса и смешанные леса). Неравное количество обнаруженных особей приводит к следующим комбинациям связей видов и типов биотопов: S+/S+W+ (*Maso sundevalli*, *Philodromus histrio*, *Stroemiellus stroemi*, *Titanoeca spominima*), S+/S+/Z0 (*Agroeca cuprea*, *Bathyphantes gracilis*, *Clubiona lutescens*, *Xysticus luctuosus*), S+/S+/W- (*Haplodrassus silvestris*, *Microneta viaria*, *Pachygnatha deegeri*, *Troxochrus scabriculus*)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Детали биотопического распределения перечисленных видов см. в приложении Б.

По мере увеличения количества заселяемых видом типов биотопов и количества собранных особей вида встречается все больше комбинаций биотопических связей, а предпочтение видом какого-либо определенного типа местообитания становится менее выраженным. Для пауков, заселяющих 4–7 типов биотопов, соотношение между индексами  $F_{ij}$  S-/W-/Z0/W+/S+ составляет 1:3:3:8:16. Для пауков, заселяющих 8–11 типов биотопов, это соотношение еще более выравненное – 5:7:4:11:10. Для пауков, встречающихся в 11 биотопах и более, соотношение имеет вид 6:6:3:9:5, и эти виды, несомненно, являются выраженно эврибионтными согласно данному критерию.

### *5.3.2 Группы пауков по спектру заселяемых местообитаний на основе индикаторной ценности видов (IndVal)*

Наиболее современным подходом к разделению пауков на группы по ширине экологического спектра является индикаторная ценность вида (IndVal) (Dufrière, Legendre, 1997) (подробно рассмотрен в разделе 3.3), получивший несколько модификаций (De Cáceres, Legendre, 2009; De Cáceres et al., 2010; Podani, Csányi, 2010; De Cáceres et al., 2012) и широкое распространение в исследованиях по многим группам организмов (Nahmani, Rossi, 2003; Nahmani et al., 2006; Podani, Csányi, 2010). Очевидно, что чем более вид стенобионтный, тем на более низком уровне классификации типов биотопов индекс IndVal будет принимать максимальное значение. Справедливо и обратное: если вид эврибионтный, то он будет иметь максимальный индекс IndVal на более высоком уровне иерархической классификации. В работе применялся индекс в форме APCF (Abundance and Presence/Absence; Concentration, Fidelity) (обилие и наличие/отсутствие; концентрация, верность). Из анализа были исключены малочисленные виды (для которых отмечено менее 5 особей) и наблюдения, оставляющие менее 3 % от общего количества особей данного вида.

Всего было рассмотрено 4 уровня классификации биотопов (таблица 5.1, приложение В), включая нулевой – самый общий. Максимальную индикаторную ценность на третьем уровне классификации (конкретных типов биотопов) имеют 56 стенотопных видов, например, *Alopecosa aculeata*, *Arctosa leopardus*, *Hahnina nava*, *Tetragnatha shoshonae*. Однако IndVal максимальный на самом дробном уровне не только для видов, представленных небольшим количеством особей. Целый ряд (22) обычных и даже массовых видов имеет максимально тесную биотопическую связь лишь с одним из типов биотопов: *Theridion pictum*, *Zelotes latreillei*, *Misumena vatia*, *Alopecosa solitaria*, *Diplocephalus picinus*, *Mangora acalypha*, *Helophora insignis*, *Mustelicosa dimidiata* и некоторые другие. Несмотря на представленность в нескольких типах биотопов (вплоть до 10), количественный анализ распределения особей по биотопам позволяет считать их узко стенотопными видами.

Таблица 5.4 – Количество видов пауков, имеющих максимальную индикаторную ценность на разных уровнях иерархической классификации биотопов

Уровень классификации	Число видов	Доля видов (%)	Описание видов
0	27	13	Эвритопные
1	42	20	Умеренно эвритопные
2	85	40	Умеренно стенотопные
3	56	27	Стенотопные

На втором уровне классификации IndVal максимален для 85 видов, характеризующихся как умеренно стенотопные. Среди них тяготеющие к пойменным лиственным лесам – *Abacoproeces saltuum* (IndVal = 78), *Euryopis flavomaculata* (79), *Haplodrassus silvestris* (89); к пойменным лугам – *Clibiona reclusa* (64), *Pardosa plumipes* (73), *Pardosa prativaga* (59); к верховым болотам – *Antistea elegans* (100), *Pardosa sphagnicola* (92), *Pocadicnemis pumila* (63) и другие.

Умеренно эвритопных пауков, имеющих наиболее тесную связь с группами биотопов на первом уровне, насчитывается 42 вида. Их

распределение в первую очередь зависит от таких общих экотопических параметров, как, например, тип растительности, влажность и т.д. Лесными видами являются *Diplocephalus picinus* (IndVal = 69), *Ero furcata* (67), *Helophora insignis* (76), *Pardosa lugubris* (83), *Walckenaeria atrotibialis* (63). Луговыми – *Araneus quadratus* (67), *Argenna subnigra* (66), *Evarcha arcuata* (69), *Hahnia pusilla* (86), *Microlinyphia pusilla* (100), *Tetragnatha extensa* (65). Предпочитают экотонные типы биотопов *Clubiona caerulescens* (60), *Neottiura bimaculata* (64), *Xerolycosa nemoralis* (59). Пауками антропогенных местообитаний являются *Nerienne clathrata* (75), *Steatoda castanea* (97), *Steatoda grossa* (100) и *Stroemiellus stroemi* (59).

Эвритопными являются 26 видов: *Agyneta affinis* (IndVal = 38), *Araneus diadematus* (62), *Araneus marmoreus* (52), *Centromerus sylvaticus* (48), *Cheiracanthium erraticum* (43), *Dictyna pusilla* (33), *Dictyna uncinata* (43), *Drassyllus lutetianus* (33), *Drassyllus pusillus* (38), *Enoplognatha ovata* (52), *Evarcha falcata* (48), *Heliophanus auratus* (43), *Larinioides patagiatus* (48), *Mangora acalypha* (52), *Micaria pulicaria* (33), *Micrommata virescens* (43), *Pardosa agrestis* (29), *Philodromus cespitum* (43), *Phrurolithus festivus* (43), *Tetragnatha pinicola* (57), *Theridion varians* (52), *Tibellus oblongus* (62), *Trochosa ruricola* (43), *Trochosa spinipalpis* (43), *Xysticus ulmi* (57), *Zelotes subterraneus* (43). Эти виды заселяют от 6 до 13 типов биотопов (9,5 в среднем), детали их биотопического распределения в регионе приводятся в приложении Г. При этом, согласно результатам количественного анализа, такие виды, как *Tetragnatha extensa*, *Araneus quadratus*, *Pardosa palustris*, *Alopecosa cuneata*, *Neottiura bimaculata*, *Xysticus cristatus*, *Drassyllus praeficus*, *Nerienne emphana*, *Pardosa lugubris* и *Xerolycosa nemoralis*, не являются широко эвритопными, поскольку, несмотря на представленность в большом количестве биотопов (9–12), явно предпочитают те или иные определенные типы биотопов.

Как следует из литературных данных, далеко не все эвритопные в исследуемом регионе виды пауков остаются таковыми в других фрагментах

своего ареала. Лишь три вида (*Drassyllus pusillus*, *Enoplognatha ovata* и *Trochosa ruricola*) заселяют большое количество различных типов местообитаний на протяжении от Европы до Урала. Большая часть широко эвритопных в УР видов является таковыми на всей Русской равнине (например, *Araneus marmoreus*, *Larinioides patagiatus*, *Tetragnatha pinicola*, *Theridion varians*, *Tibellus oblongus*). Интересным примером является паук-скакунчик *Heliophanus auratus*, который эврибионтен в УР и на Урале, предпочитает берега на Северо-Западе Русской равнины и переувлажненные луга на понижениях на Севере Европы, в Центральной Европе встречается исключительно редко – всего 8 находок в общей сложности. Реже встречаются обратные случаи, когда в направлении с запада на восток виды сужают спектр заселяемых типов биотопов, будучи эврибионтами в пределах УР (*Araneus diadematus*, *Centromerus sylvaticus*). Конкретные данные о комплексе эврибионтных пауков, а также остальных аранеокомплексах приведены в приложениях В и Г.

**Резюме.** Отмечено, что обычно чем больше биотопов заселяет вид, тем более сложен паттерн количественного распределения его особей по этим биотопам. Предложен новый способ оценки эвритопности видов пауков, основанный на сумме индексов относительной биотопической приуроченности по Ю.А. Песенко. На основе этого индекса большая часть пауков относится к широко стенотопным видам и встречается в 2–6 биотопах. Аналогичные результаты дал более современный метод (IndVal), разделивший рассматриваемые виды на стенотопных (27 %), умеренно стенотопных (40 %), умеренно эвритопных (20 %) и широко эвритопных (13 %). Таким образом, большинство видов пауков проявляют выраженное тяготение к определенным типам биотопов, а по меньшей мере треть – могут служить их качественными или количественными индикаторами.

## 5.4 Анализ группировок пауков модельных типов биотопов

### 5.4.1 Сходства биотопических комплексов на основе классических индексов общности

В результате сравнения 21 типа биотопов по видовому составу пауков было получено 210 значений индекса Чекановского–Съеренсена в интервале от 0 до 0,62. Среднее значение  $I_{CS}$   $0,22 \pm 0,01$ . Непрерывный ряд полученных индексов был разбит на 9 классов в соответствии с формулой Х.А. Стёрджеса (Sturges, 1926, цит. по Лакин, 1990) ( $k=9 \Rightarrow$  величина классового интервала 0,07) (рисунок 5.4).

Лишь 5 пар типов биотопов имеют сходство между собой 50 % и более (рисунок 5.4, таблица 5.5). Подавляющее же большинство индексов  $I_{CS}$  для сравниваемых пар находятся в промежутке от 0,05 до 0,50, что можно интерпретировать как значимые отличия.

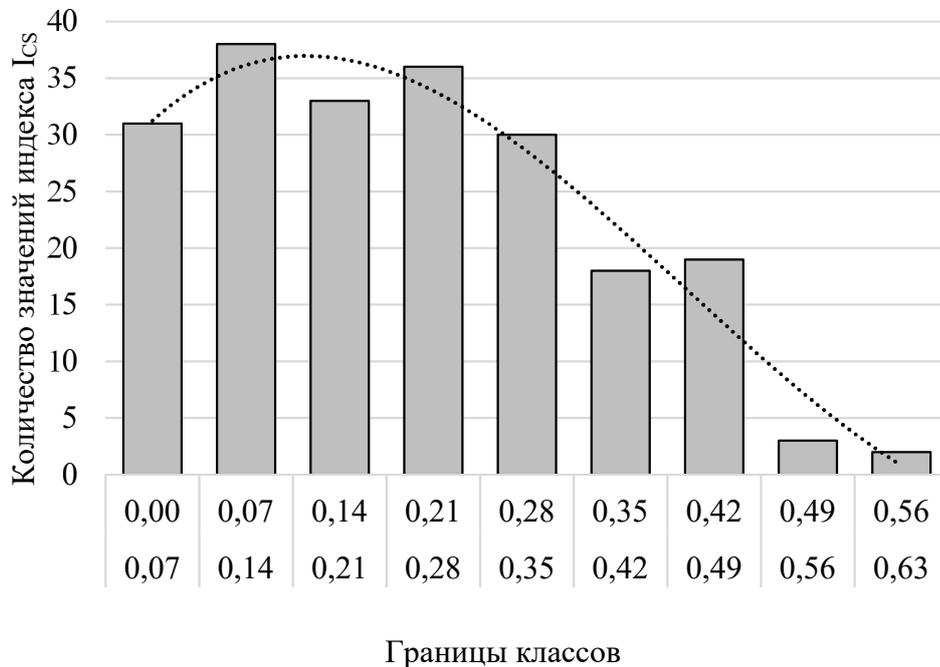


Рисунок 5.4 – Гистограмма значений всех индексов общности Чекановского–Съеренсена (210) между всеми типами биотопов (21)

Наиболее заметно сходство комплексов пауков некоторых луговых типов биотопов, некоторых зональных хвойных, а также разных типов построек (таблица 5.5). При этом наиболее специфичными по видовому составу пауков являются елово-пихтовые леса (18 % специфичных видов), опушки сосновых лесов (13 %), остепненные склоновые луга (12 %) и открытые берега рек (11 %). В каждом типе биотопов имеется до 17 специфичных видов пауков (5 видов или 7,4 % в среднем). Комплекс пауков отапливаемых помещений не имеет ни одного общего вида с 9 другими комплексами, а комплекс долгопойменных лугов – с 5, однако в этих типах биотопов не обнаружено ни одного специфичного вида.

Таблица 5.5 – Пары типов биотопов, имеющие наибольшее сходство ( $I_{CS} \geq 0,50$ ) по видовому составу пауков

Пара биотопов		$I_{CS}$
Склоновые остепненные луга	Водораздельные луга	0,63
Краткопойменные остепненные луга	Водораздельные луга	0,61
Елово-пихтовые леса	Темнохвойно-липовые леса	0,55
Отапливаемые помещения	Неотапливаемые помещения	0,52
Склоновые остепненные луга	Опушки сосновых лесов	0,50

Детальное рассмотрение списков видов сравниваемых типов местообитаний показывает, что общие виды большей частью представлены экологически пластичными видами, встречающимися в 5, 6 и более типах биотопов. Вычленение специфических видов и эврибионтов указывает на правомерность предложенной изначально классификации типов биотопов.

Применение классических индексов общности к сравнению комплексов пауков типов местообитаний более высокого порядка (уровень 2, таблица 5.1) не дало показательных результатов. Для 11 типов биотопов получено 55 индексов сходства в интервале от 0,900 до 1,000 (среднее значение  $0,990 \pm 0,001$ ), которые невозможно как-либо проанализировать.

Таким образом, классические индексы общности, в частности индекс Чекановского–Сьеренсена, показывают, что видовой состав всех сравниваемых типов биотопов имеет определенные черты своеобразия и пары с ярко выраженным сходством видового состава отсутствуют. Умеренное сходство характерно для биотопов, имеющих сходный тип растительности (луговые биотопы, зональные леса с участием хвойных пород) или общий экотопический параметр (например, высокая степень влажности и т.д.). Это является основанием для перехода к более сложным, многомерным формам анализа.

#### *5.4.2 Кластерный анализ биотопических комплексов пауков*

Результаты сравнения биотопических комплексов пауков по видовому составу и структуре сообществ, основанного на различных формах исходных данных (матрицы наличия/отсутствия вида, долей или баллов обилия), могут существенно различаться, следовательно для конкретных случаев оптимальными могут оказаться разные алгоритмы (Глинский, Ионин, 1998; Савченко, 2010). Кластеризация бинарных матриц видового состава биотопических комплексов проводилась на основе Евклидова расстояния алгоритмом Варда, что является наименее специализированным подходом (StatSoft. Электронный учебник ..., 2012). Кластеризация матриц обилия видов проводилась на основе индекса Брея–Кёртиса, оптимального для количественных данных (Песенко, 1982; Hammer, 2017), алгоритмом невзвешенного попарного среднего, поскольку программа Past v. 3.20 не позволяет совмещать алгоритм Варда с индексом Брея–Кёртиса (Hammer, 2017).

При рассмотрении бинарной матрицы наличия/отсутствия видов (рисунок 5.5) в первую очередь биотопические группировки пауков разделяются на два больших кластера. К первому относятся все комплексы лесов и лугов, ко второму – остальных типов биотопов, характеризующихся повышенной увлажненностью, антропогенной или естественной

трансформацией. Отчасти это связано с обедненностью группировок пауков многих из этих разных типов местообитаний.

На более дробном уровне практически все типы биотопов объединены в четко разграниченные, небольшие по объему кластеры. В первой группе выделяются группировки пауков отапливаемых и неотапливаемых помещений (число поддержки 86 – ресэмплинг дает 86 % подвыборок с таким же ветвлением в этом узле), открытых берегов стоячих и проточных водоемов (69 %), всех верховых болот (61 %). Комплексы опушек лесов с участием лиственных пород формируют отдельный кластер, не имеющий статистической значимости (14 %).

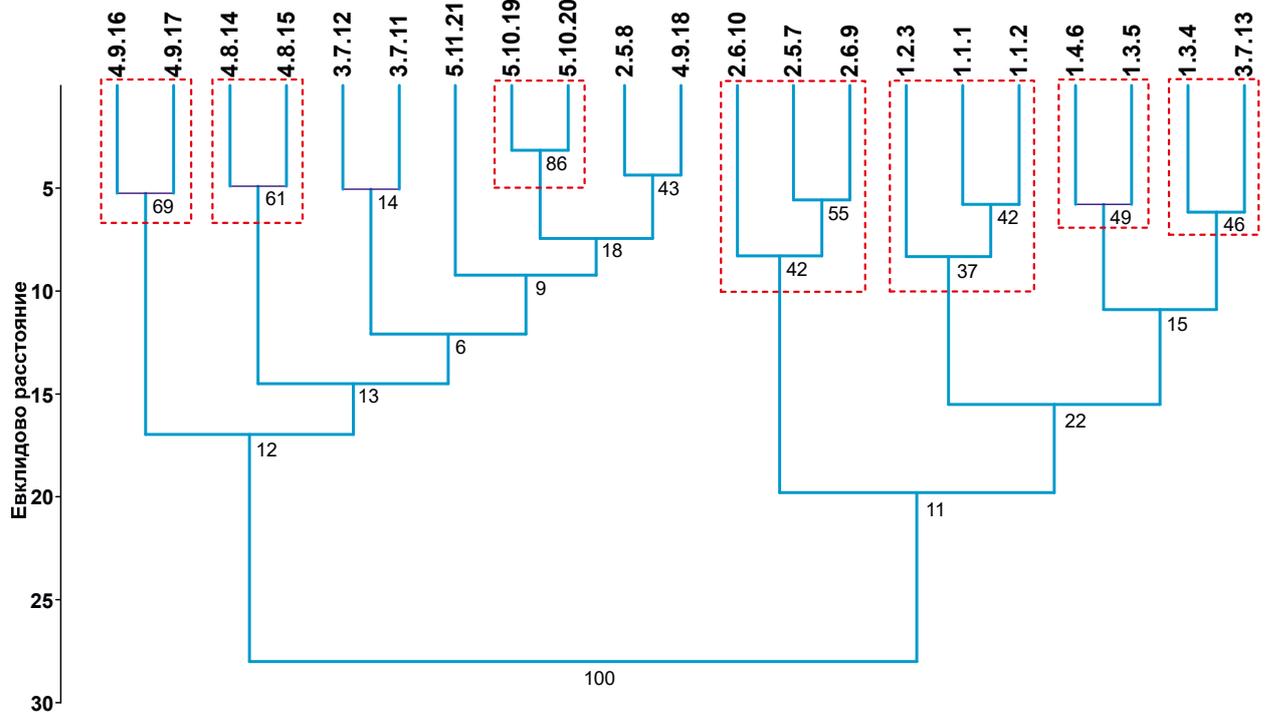


Рисунок 5.5 – Дендрограмма кластеризации типов биотопов по видовому составу пауков (Евклидово расстояние, алгоритм Варда, bootstrap = 999).

Типы биотопов обозначены как в таблице 5.1

Во второй группе кластеров в первую очередь отделяются аранеокомплексы луговых биотопов, за исключением долгопойменных лугов (42 %). Группировки лесных типов биотопов подразделяется на кластеры лиственных (37 %) и хвойных (49 %) лесов. В кластер лиственных лесов входят

комплексы пауков водораздельных липовых лесов, пойменных дубрав и пойменных уремных лесов, причем два комплекса пойменных лесов более близки друг к другу. Для видового состава пауков хвойных лесов доминирующая порода деревьев имеет большое значение, которая косвенно определяет характер экологических условий в напочвенном ярусе (тип, толщина, состав подстилки, режим её увлажнения). Комплексы пауков как лесов с участием ели (елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса, 49 %), так и биотопов с участием сосны (сосновые леса, их поляны и опушки, 46 %) формируют статистически значимые кластеры, хотя сам кластер группировки пауков хвойных лесов проверку на статистическую значимость не проходит (15 %).

Кластерный анализ группировок пауков с учётом обилия видов показал, что на более дробных уровнях кластеризации структура дендрограммы во многом аналогична предыдущей (рисунок 5.6).

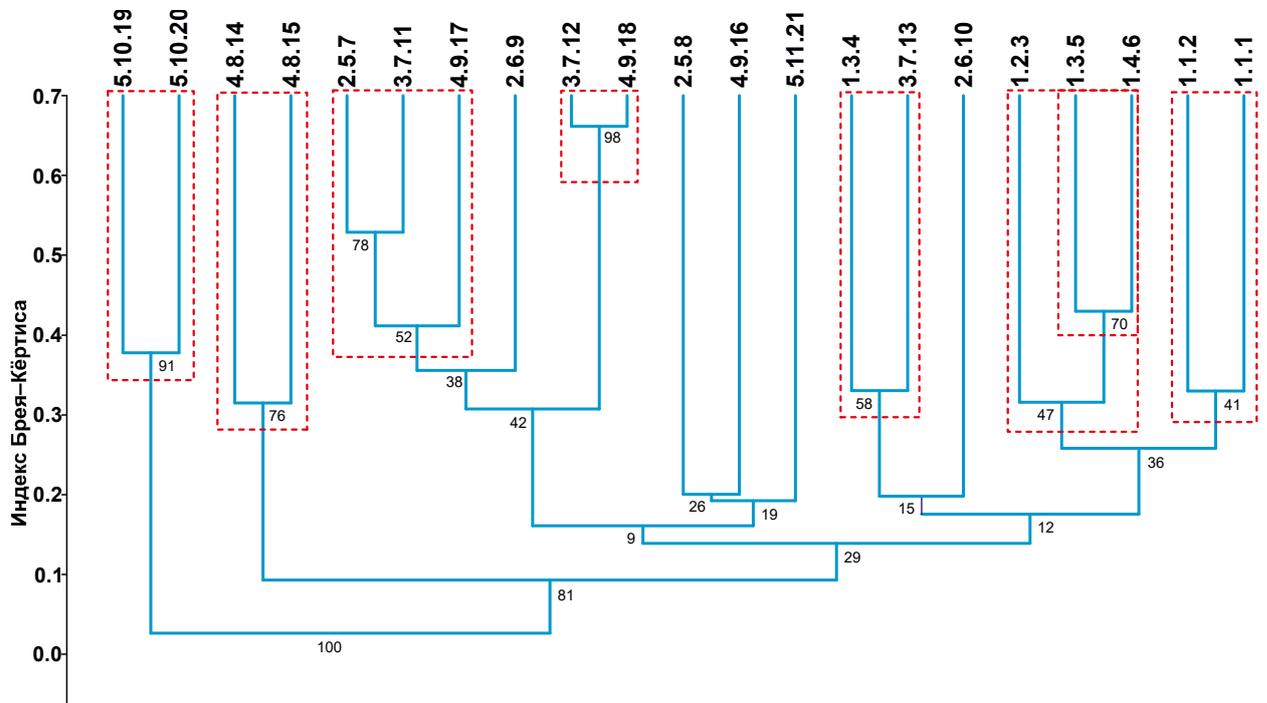


Рисунок 5.6 – Дендрограмма кластеризации типов биотопов по структуре аранеокомплексов (индекс Брея-Кёртиса, алгоритм невзвешенного попарного среднего, bootstrap = 999). Обозначения типов биотопов как в таблице 5.1

В дендрограмме, полученной на основе количественных данных, отчетливо и с высоким уровнем статистической значимости выделяются кластеры комплексов верховых болот (76 %), пойменных широколиственных лесов (41 %), биотопов с участием в древостое ели (70 %) или сосны (56 %), отапливаемых и неотапливаемых помещений (91%). Группировки открытых берегов стариц, садово-огородных агроценозов, водораздельных липовых лесов, склоновых остепненных лугов не вошли в состав ни одного из кластеров. Неожиданно сходными по структуре населения пауков оказались опушки смешанных лесов и ольшаники по берегам рек. Это сходство обуславливается преобладанием в населении данных типов местообитаний таких бродячих охотников, как *Pardosa fulvipes*, *Alopecosa cuneata* и *A. pulverulenta*, а также засадника *Trochosa ruricola*.

Наиболее значительное различие между результатами кластерного анализа на основе качественных и количественных данных заключается в существенно меньшем сходстве группировок пауков, входящих в один кластер. Вместе с тем сами эти кластеры являются значимыми статистически. Это позволяет предположить, что различия в структуре аранеокомплексов сходных биотопов намного глубже, чем различия в видовом составе.

Любопытно также, что кластерный анализ структуры населения не объединяет все луговые биотопы в один кластер. Аранеокомплексы склоновых остепненных и долгопойменных лугов не принадлежат ни одному из кластеров и стоят обособленно, а краткопойменные остепненные и водораздельные луга объединены в одном кластере с опушками лиственных лесов и открытыми берегами рек, который нельзя считать устойчивым (38 %). Аранеокомплексы этих типов местообитаний объединяет большая степень участия таких бродячих охотников, как *Alopecosa cuneata*, *Drassyllus lutetianus*, *Haplodrassus pseudosignifer*, *Pardosa fulvipes*, *Pardosa palustris*, *Xerolycosa miniata* и кругопряда *Tetragnatha extensa*. Экологические причины формирования такого, предположительно сборного, кластера остаются неясными.

Для более крупных кластеров все индексы сходства находятся в узком интервале (от 0,10 до 0,25), характеризующем приблизительно равное их несходство между собой. Числа поддержки показывают отсутствие статистической значимости этих ветвлений, за исключением однозначного отделения аранеокомплексов помещений в отдельный кластер. Таким образом, структурные отношения между кластерами на более общем порядке не поддаются непротиворечивой интерпретации в рамках данного анализа.

**Резюме.** При рассмотрении большого числа сравниваемых биотопов классические индексы общности оказались малоинформативными и были способны лишь выделить пары биотопов с наибольшим и наименьшим сходством видового состава. Кластерный анализ видового состава на низких уровнях классификации показывает большое количество устойчивых кластеров, в которых объединены наиболее сходные аранеокомплексы таких типов местообитаний, как, например, верховые болота; берега рек; сосновые леса и их опушки; лиственные леса и др. Кластерный анализ аранеокомплексов с учётом обилия видов дал в целом схожую конфигурацию дерева кластеризации. Существенным отличием является значительно меньшее сходство биотопов внутри кластеров на более дробных уровнях кластеризации. Принято считать, что различия в структуре животного населения сходных биотопов намного глубже, чем различия в видовом составе, однако на примере пауков это было продемонстрировано впервые.

## Глава 6. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКОВ ГЕРПЕТОБИЯ

### 6.1 Динамическая плотность пауков-герпетобионтов

Плотность популяций – одна из важнейших характеристик животного населения. Пауки, наряду с журами и стафилинидами, являются ведущей по численности группой неспециализированных хищников в наземных биоценозах, поэтому конкретные значения абсолютной плотности пауков (в количестве особей на м<sup>2</sup>) трудно получить и стандартизировать для репрезентативного сравнения (Turnbull, 1973; Uetz, Unzicker, 1975). По этой причине в этой главе мы обсуждаем динамическую плотность (в количестве особей на 100 ловушко-суток) – показатель, адекватно отражающий соотношения между плотностями популяций герпетобионтных пауков в разное время в разных типах местообитаний.

Средняя динамическая плотность почвенных пауков исследованных площадок составила  $77 \pm 4$  экз./100 лов.-сут. При этом между отдельными биотопами она имеет существенные различия. В пойменных дубравах этот показатель составлял 31 экз./100 лов.-сут., в пойменных широколиственных лесах – 124, в водораздельных липовых лесах – 33, в сосновых лесах – 51, в елово-пихтовых лесах – 40, в липово-еловых лесах – 27, на пойменных остепненных лугах – 90, на пойменных нивальных лугах – 70, на водораздельных лугах – 39, на остепненных склоновых лугах – 113.

Средняя попадаемость пауков в почвенные ловушки на лугах в 2,5 раза выше, чем в лесах (42 и 109 экз./100 лов.-сут. соответственно) (рисунок 6.1). Такую же закономерность показывают исследования, проведенные в Нижне-Свирском заповеднике (Олигер, 2010) и Пермском крае (Шипова, Есюнин, 2015). При этом на лугах динамическая плотность пауков там в два раза больше, чем в лесах с участием лиственных пород, и еще более – чем в еловых лесах. В Жигулевском заповеднике (на юге лесостепи) попадаемость пауков в луговых биотопах (52 экз./100 лов.-сут.) больше, чем в дубовых (36) и сосновых (37) лесах, однако максимальные и минимальные значения

отмечены в осинниках и степях (86 и 28 экз./100 лов.-сут соответственно) (Краснобаев, 2000). Наблюдаемый факт может объясняться либо объективными различиями в плотности населения, либо различиями в активности пауков лугового и лесного комплексов. Несмотря на то, что эти первичные данные были опубликованы, ни в одной из работ обсуждение этих различий прежде специально не проводилось.

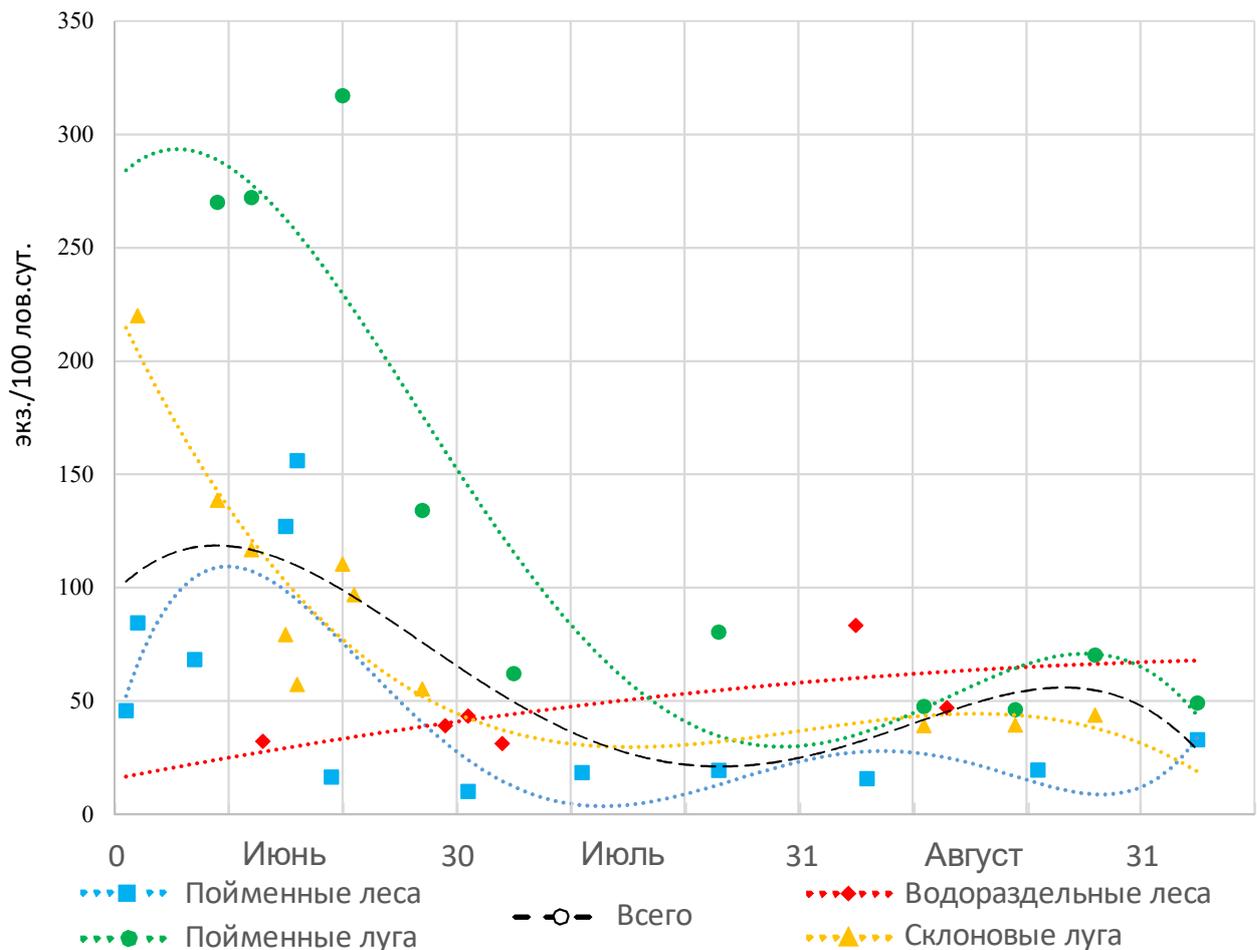


Рисунок 6.1 – Сезонная динамика попадаемости напочвенных пауков в четырех модельных типах биотопов (цветные линии) и в целом по региону (черная линия) (по оси  $x$  отмечена дата)

Усредненная (с учетом всех биотопов) попадаемость пауков в мае составляет около 90 экз./100 лов.-сут., что несколько выше среднегодового значения. Поздневесенне-раннелетний аспект (с конца мая по первую

половину июня) характеризуется наибольшими значениями и численности, и разнообразия пауков.

В середине лета активность пауков снижается, при этом обычно тенденция к спаду становится явно выраженной во второй половине июня. Продолжительность среднелетнего спада составляет от 30 до 60 дней в разные года и разных географических точках. Снижение попадаемости пауков в середине лета объясняется стенохронностью большинства наиболее многочисленных видов, которые имеют один период размножения в году, приходящийся на конец весны и начало лета. Таким образом, в середине летнего сезона (с первой декады июля по первую декаду августа) динамическая плотность напочвенных пауков заметно снижена. Такая же динамическая картина описывается для аранеокомплексов многих других регионов умеренного надпояса (Huhta, 1965; Триликаускас, 2008; Сера, Spruņģis, 2011; Шипова, Есюнин, 2015).

Снижение активности напочвенных пауков в цитируемых работах объясняется двумя причинами. С одной стороны, считается, что высокие температуры середины лета приводят к снижению активности герпетобионтных пауков. Стоит упомянуть, что почвенные ловушки работают круглосуточно, а пауки в условиях высокой температуры в середине дня могут смещать свою активность на другое время суток (Schmitz et al., 1997). Следовательно, такое объяснение не выглядит удовлетворительным. С другой стороны, отмечается, что в середине лета самцов мало либо они неактивны, а самки в этот период заботятся о коконах, избегая длительных перемещений и совершая преимущественно вертикальные миграции в течение суток. Действительно, наши данные показывают, что доля самок в сборах за этот период существенно возрастает (рисунок 6.2), а активность многочисленных самцов отражается в весенне-раннелетнем и позднелетнем пиках динамической плотности всех пауков.

Сезонные изменения в динамической плотности пауков-герпетобионтов на изученных участках имеют заметные различия (рисунок 6.1). На лугах весенне-раннелетний пик выражен гораздо сильнее, чем в лесах (значения динамической плотности пауков в этот период превышают средние значения в 2–3 раза). Основные закономерности сезонных изменений динамической плотности герпетобионтных пауков пойменных и склоновых лугов идентичны. Однако на протяжении всего сезона конкретные значения популяционной плотности пауков на склоновых лугах на 20–50 % ниже, чем на пойменных.

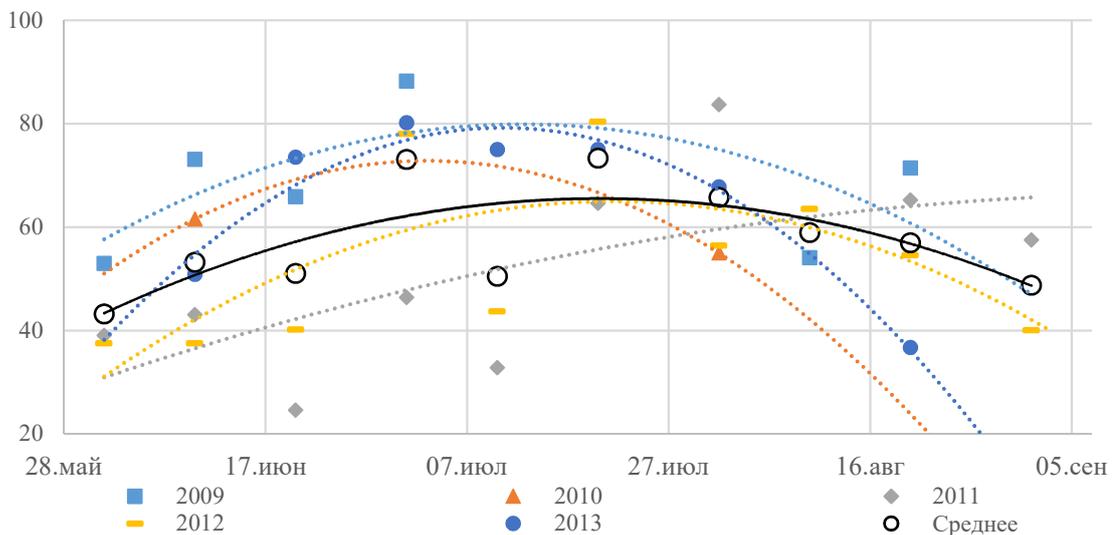


Рисунок 6.2 – Доля самок (%) в структуре населения герпетобионтных пауков в разные годы (цветные линии) и в среднем (черная линия)

В лесах в целом сезонную динамику популяционной плотности пауков можно охарактеризовать как более сглаженную, нежели на лугах. В пойменных лесах раннелетний пик динамической плотности пауков достигает 100–150 экз./100 лов.-сут. Однако следом за ним, уже во второй половине июня, наблюдается резкий спад до 20–25 экз./100 лов.-сут., и это значение стабильно сохраняется на протяжении всего лета. Интересно отметить, что для пауков водораздельных лесов весенне-раннелетний пик численности не выявлен. Напротив, максимальные значения динамической плотности отмечены в начале августа. Таким образом, сезонная динамика популяционной плотности пауков в

водораздельных лесах существенно отличается от аранеокомплексов других типов местообитаний.

**Резюме.** Средняя динамическая плотность пауков-герпетобионтов составила  $77 \pm 4$  экз./100 лов.-сут., причем попадаемость на лугах в 2 раза выше, чем в лесах. В большинстве типов местообитаний основной пик активности пауков приходится на конец мая и первую половину июня. В середине лета активность пауков существенно снижается, в августе вновь наблюдается её рост. Аранеокомплексы лугов имеют более резкие, чем в лесах, сезонные изменения динамической плотности. Динамика попадаемости пауков в лесах носит более сглаженный характер, причем для водораздельных лесов не свойственны поздневесенне-раннелетние пики активности пауков, что выделяется из общего тренда сезонных изменений в структуре аранеокомплексов.

## 6.2 Структура населения пауков герпетобия в исследованных биотопах

### 6.2.1 Соотношение семейств в таксономической структуре населения пауков-герпетобионтов основных типов биотопов

В Удмуртии среди герпетобионтных пауков в количественном отношении преобладают пауки-волки, составляющие в среднем около 50 % от всех представленных в учетах особей пауков герпетобия (таблица 6.1). Заметную долю составляют особи еще двух семейств: линифииды (19 %) и гнафозиды (16 %). Небольшую долю имеют пауки-бокоходы (8 % в среднем), главным образом за счет чрезвычайно обильного в некоторых пробах вида – *Ozyptila praticola*. На остальные 14 семейств в совокупности приходится около 9 % особей герпетобионтных пауков.

Пауки-волки – наиболее универсальный компонент сообществ напочвенных пауков, обычно составляющий не менее 35 % (таблица 6.1, рисунок 6.3). Наибольшая доля пауков-волков отмечена в герпетобии пойменных лугов – 79 %. Вероятно, будучи чрезвычайно мобильными, они могут осваивать такие участки после весенних разливов быстрее, чем

представители прочих семейств. С учетом сезонности минимальное участие ликозид наблюдается в аранеокомплексах долинных широколиственных лесов (32 %), особенно в позднелетне-осенний период (18 %). В обоих случаях преобладающую долю занимают пауки-линифииды. В сообществах пауков на склоновых лугах пауки-волки составляют 38 % особей и уступают по численности гнафозидам (42 %).

Таблица 6.1 – Соотношение семейств (%) в структуре населения пауков-герпетобионтов основных типов местообитаний с учетом периода вегетационного сезона

Семейства Типы местообитаний и вегетационный сезон	<i>Lycosidae</i>	<i>Linyphiidae</i>	<i>Gnaphosidae</i>	<i>Thomisidae</i>	Остальные
<b>Все</b>	<b>47</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>Леса</b>	<b>35</b>	<b>39</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
<b>Пойменные леса</b>	<b>32</b>	<b>39</b>	<b>8</b>	<b>10</b>	<b>10</b>
Весенне-летний	40	19	17	16	8
Среднелетний	38	38	7	6	11
Позднелетне-осенний	18	61	1	8	12
<b>Водораздельные леса</b>	<b>38</b>	<b>38</b>	<b>5</b>	<b>8</b>	<b>10</b>
Весенне-летний	43	34	8	3	12
Среднелетний	38	39	3	10	10
Позднелетне-осенний	34	41	5	12	8
<b>Луга</b>	<b>59</b>	<b>2</b>	<b>26</b>	<b>6</b>	<b>8</b>
<b>Пойменные луга</b>	<b>79</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>5</b>
Весенне-летний	73	1	17	6	3
Среднелетний	78	2	11	3	6
Позднелетне-осенний	85	4	5	1	5
<b>Склоновые луга</b>	<b>38</b>	<b>1</b>	<b>41</b>	<b>9</b>	<b>11</b>
Весенне-летний	35	3	38	16	8
Среднелетний	36	1	50	8	5
Позднелетне-осенний	44	0	34	2	20

Пауки сем. Gnaphosidae занимают ведущее положение в герпетобии склоновых лугов (41 %), тогда как во всех остальных типах местообитаний они составляют не более 10 %. Вероятно, это объясняется ксеротермными

условиями данного типа местообитаний. Пауки-гнафозиды тяготеют к открытым, хорошо прогреваемым и освещаемым стациям, где достигают наибольшего разнообразия и численности. Этот факт неоднократно подчеркивался в литературе (Овчаренко, 1982; Grimm, 1985; Тунева, 2007; Тунева, Есюнин, 2008; Питеркина, 2008; Марусик, Ковблюк, 2011).

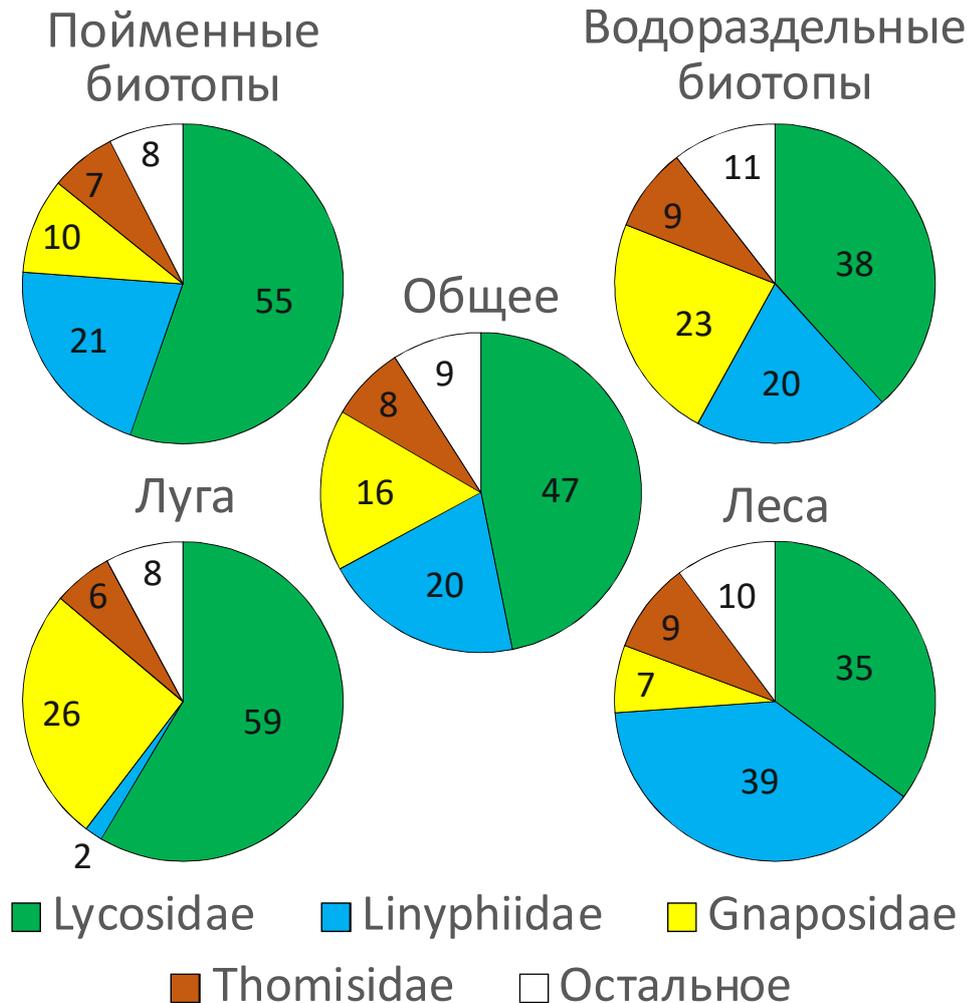


Рисунок 6.3 – Соотношение ведущих семейств (%) в таксономической структуре населения пауков основных типов биотопов

Пауки-линифииды явно тяготеют к лесным типам биотопов. И в широколиственных лесах долин крупных рек, и в зональных лесах на водоразделах в герпетобии они имеют среднюю долю на уровне 40 %. Особенно обильными пауки этого семейства становятся во второй половине

лета (рисунок 6.4). Показательно, что на лугах линифиды не характерны для комплекса почвенных пауков: их средняя доля 1,5–2 %, более того, в половине проб представители этого семейства отсутствуют.

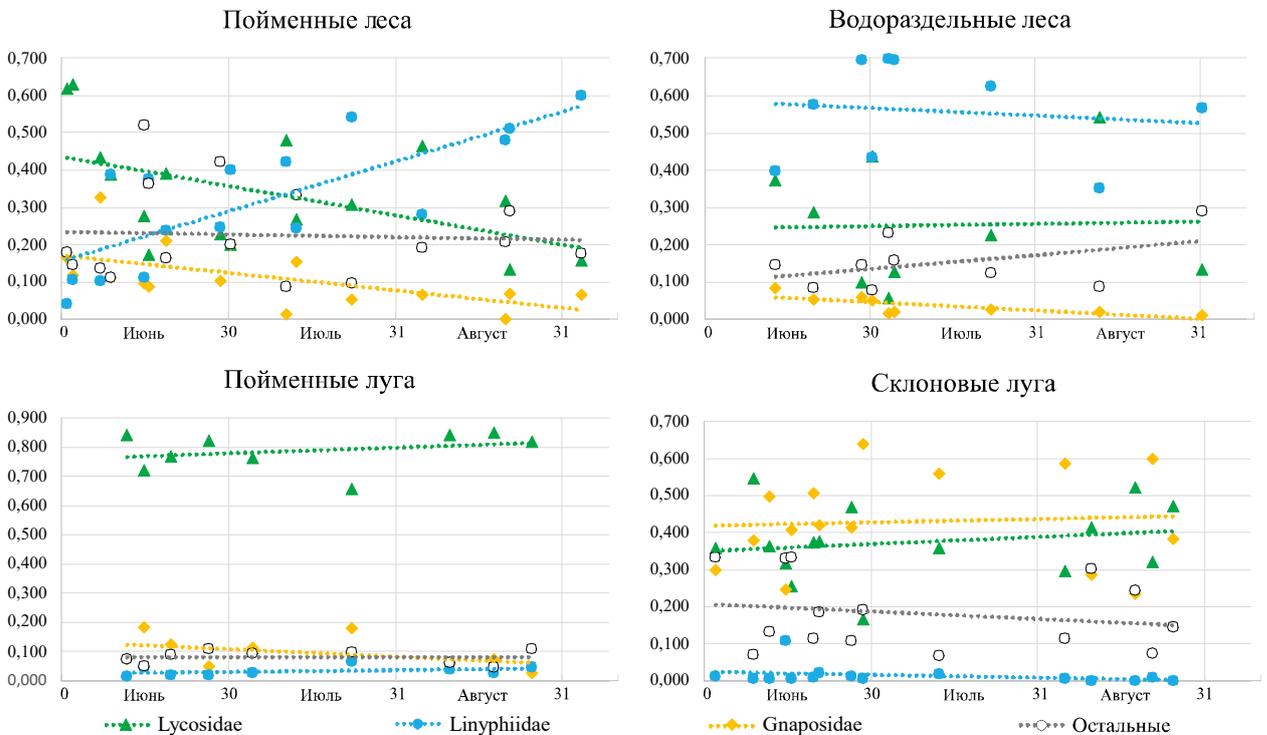


Рисунок 6.4 – Сезонная динамика таксономической структуры. По оси  $x$  – дата летнего сезона, по оси  $y$  – доля особей семейства в пробах

Бокоходы в среднем составляют около 8 % в таксономической структуре населения. Максимальными долями этого семейства отличаются комплексы пойменных лесов: 10 % в среднем, в некоторых пробах до 40–50 % (большая часть из которых приходится на *Xysticus luctator* (16–18 %) и *Ozyptila praticola* (25–30 % и более)). Меньше всего Thomisidae на пойменных лугах (2 %). Мы предполагаем, что столь низкая доля связана с весенними разливами рек. Если пауки-волки и гнафозиды в состоянии быстро заселить пойменные луга, то паукам-бокоходам, являющимся охотниками-засадниками, не свойственны перемещения на большие расстояния.

В комплексе зональных водораздельных лесов средняя доля линифид достигает 50 % (тогда как гнафозид от 0 до 3 %), несколько снижаясь в

пойменных лесах (32 %) (где гнафозид от 9 до 11 %). Напротив, в луговых типах местообитаний пауки-гнафозиды преобладают над линифидами (в среднем 25 % и 2 % соответственно). Причем если в сообществах пойменных лугов гнафозид около 11 %, то, как отмечено выше, на склоновых лугах доля гнафозид составляет 43 %.

Кластерный анализ основных типов местообитаний по количественному соотношению семейств в населении пауков четко показывает разделение лесных и луговых герпетокомплексов (рисунок 6.5). Это определяется в первую очередь принципиальным различием между долями гнафозид и линифид (рисунок 6.3). В лесных типах биотопов доля линифид в 5 раз больше доли гнафозид (36 и 7 % соответственно). В луговых герпетокомплексах, напротив, доля линифид незначительна, а гнафозиды составляют около четверти учтенных ловушками особей пауков (2 и 26 % соответственно).

Структура населения пауков лесных местообитаний более однородна, в частности, между аранеокомплексами пойменных и водораздельных лесов не наблюдается принципиальных различий. В обоих типах биотопов соотношения семейств Gnaphosidae и Linyphiidae примерно равны (таблица 6.1).

Таким образом, население пауков пойменных и склоновых лугов четко отличается от населения лесов, однако в пределах аранеокомплексов лугов также имеются значительные различия. Склоновые луга характеризуются немного большей долей пауков-гнафозид (41 %) над пауками-волками (38 %). Для пойменных же лугов свойственно абсолютное доминирование пауков-волков (79 %), гнафозиды же составляют 11 %, что лишь в 1,5 раза больше, чем в лесах. Обе перечисленные черты являются уникальными и не наблюдаются в остальных типах местообитаний.

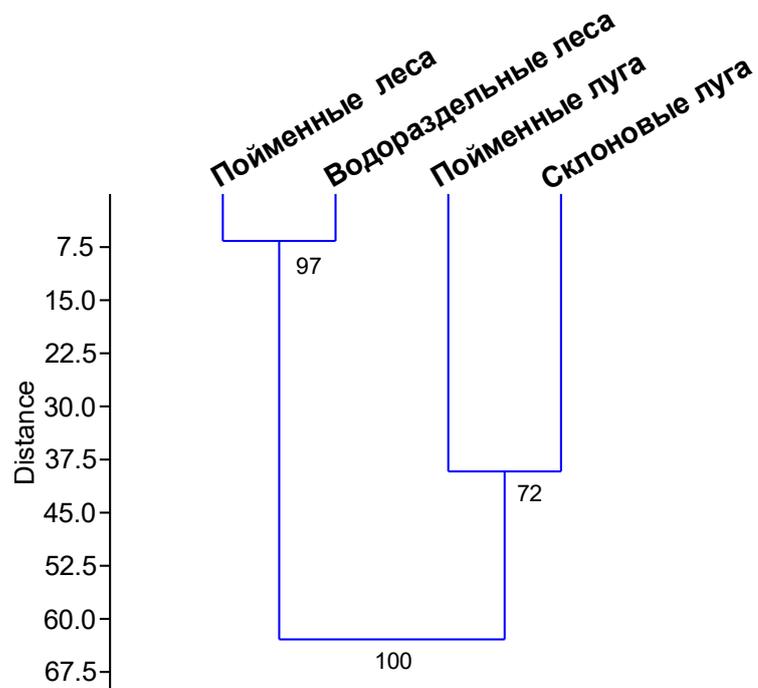
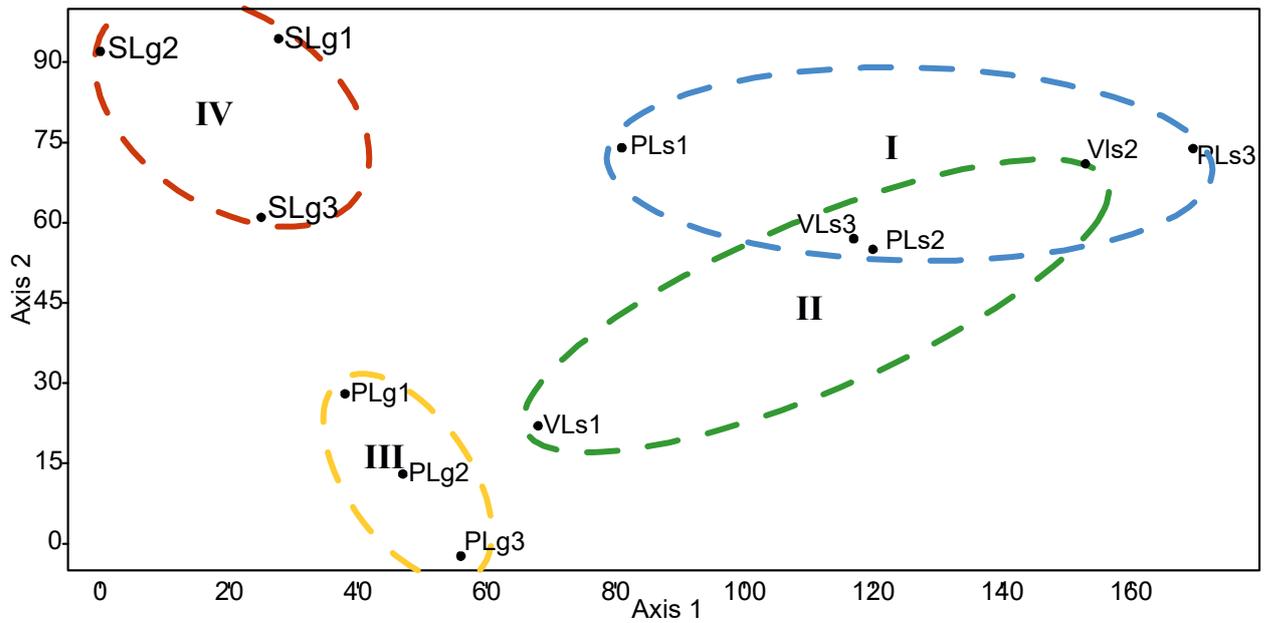


Рисунок 6.5 – Дендрограмма кластеризации основных типов местообитаний по соотношению семейств в структуре населения пауков-герпетобионтов (Евклидово расстояние, алгоритм Варда, 999 пермутаций)

Очевидно, что специфика таксономической структуры населения пауков претерпевает динамику в контексте смены фенологических периодов, что неоднократно рассматривались в литературе (Есюнин, Коробейников, 1990; Cardoso и др., 2007; Cera, Spunġis, 2011; Samu et al., 2011; Нехаева, 2015). Соотношение относительного влияния экотопических и фенологических факторов несомненно представляет интерес. В рамках решения этого вопроса пробы были сгруппированы не только по типу местообитаний, но и по принадлежности к различным периодам летнего сезона: весенне-раннелетнему (1; до 20 июня), среднелетнему (2; с 20 июня по 10 августа) и позднелетне-осеннему (3; после 10 августа) (Есюнин, Шумиловских, 2003, 2008).

На основе соответствующего соотношения семейств был проведен ординационный анализ (рисунок 6.6).



I, PLs – пойменные леса; II, VLs – водораздельные леса; III, PLg – пойменные луга; IV, SLg – склоновые луга; 1– поздневесенне-раннелетний аспект, 2 – среднелетний, 3 – позднелетне-осенний.

Рисунок 6.6 – Биplot детрендного ординационного анализа (DCA) населения пауков основных типов местообитаний в разные периоды вегетационного сезона

Из данного биplotа следует, что в первую очередь сходство таксономической структуры определяется экотопическими условиями. Сезонность также определяет некоторые изменения в структуре населения, но группировка проб явно соответствует типам местообитаний. Судя по разбросу отраженных на координатной плоскости проб, сезонные изменения аранеокомплексов в лесных типах местообитаний более выражены, чем в луговых. При этом аранеокомплексы лесных типов биотопов более сходны между собой, чем луговых (что соответствует данным кластерного анализа).

Несмотря на решающее влияние экотопических факторов на структуру населения пауков, сезонные изменения имеют место быть, что наглядно показано на рисунке 6.4. Обращение к непосредственным данным по таксономической структуре (таблица 6.1) показывает, что наиболее глубокие сезонные изменения выявлены в аранеокомплексах пойменных лесов. Как следует из графиков (рисунок 6.4), здесь наблюдается смена доминирующих

семейств: в течение всего сезона медленно снижается доля пауков-волков и гнафозид, а доля линифиид существенно возрастает. Так, в начале лета доля Lycosidae составляет 52 %, Gnaphodidae – 15 %. К концу лета доли этих семейств снижаются до 17 и 4 % соответственно. Пауки семейства Linyphiidae, в начале сезона составляющие около 15–20 %, к концу лета увеличивают своё участие до 60 % и более.

Для населения пауков герпетобия водораздельных лесов (рисунок 6.4) в целом характерны те же тенденции, однако в ходе сезона темпы снижения доли гнафозид и пауков-волков ниже. При этом доля линифиид изначально высока, они доминируют с самого начала сезона (39 %) и к окончанию лета увеличивают своё участие лишь до 47 %.

На лугах сезонные изменения в таксономической структуре населения пауков выражены меньше, чем в лесах. Пойменные луга отличаются от всех прочих типов местообитаний на протяжении всего сезона чрезвычайно высокой долей пауков-волков (за летний период их доля возрастает с 70–75 % в июне до 85 % в августе) (рисунок 6.4). Напротив, доля семейств Gnaphosidae и Thomisidae за лето снижается приблизительно в 3 раза (таблица 6.1). При этом доля линифиид стабильно низка.

Таксономическая структура склоновых лугов на протяжении лета не претерпевает существенных изменений (рисунок 6.4). Средние доли всех семейств колеблются вокруг одних и тех же значений в весенне-раннелетний, среднелетний и позднелетне-осенний периоды.

### *6.2.2 Общие особенности доминантной структуры населения пауков модельных типов биотопов*

Доминантный комплекс сообщества и его динамика представляют несомненный интерес, поскольку через популяции сравнительно небольшого числа видов играют ключевую роль в преобразовании вещества и энергии на соответствующем трофическом уровне. Из множества критериев для выделения доминирующих видов наиболее удобны и функциональны

логарифмические шкалы (Песенко, 1982). В данной работе применялась пятибалльная логарифмическая шкала, градация которой обычно примерно соответствует градации широко применяемой шкалы доминирования Энгельмана (Engelmann, 1978), однако границы логарифмической шкалы являются более обоснованными. В соответствии с ней виды можно распределить на сверхдоминантов (5), доминантов (4), субдоминантов (3), редких (2) и единичных (1). К доминантному комплексу в нашей работе были отнесены виды, имеющие статус как минимум субдоминанта хотя бы в одном временном срезе.

Наиболее обильными, весь сезон стабильно занимающими положение сверхдоминантов, видами пауков-герпетобионтов в УР являются *Trochosa ruricola*, *Pardosa fulvipes*, *Pardosa lugubris*, *Pardosa palustris* и *Ozyptila praticola*. В отдельные сезонные отрезки в число доминантов могут входить также *Abacaproeces saltuum*, *Alopecosa accentuata*, *Alopecosa aculeata*, *Alopecosa cuneata*, *Diplocephalus picinus*, *Diplostyla concolor*, *Drassylus lutetianus*, *Drassylus pusillus*, *Haplodrassus pseudosignifer*, *Haplodrassus umbratilis*, *Mustelicosa dimidiata*, *Pachygnatha deegeri*, *Pachygnatha listeri*, *Piratula hygrophilus*, *Tenuiphantes tenebricola*, *Thanatus arenarius*, *Walckenaeria atrotibialis*, *Xerolycosa miniata*, *Xysticus luctator* и *Zelotes longipes*.

Индексы качественного и количественного сходства между доминантными комплексами модельных типов биотопов указывают на высокое их своеобразие (таблица 6.2). Наименьшее различие наблюдается между доминантными комплексами лесов.

Показатель выравненности по индексу разнообразия Шеннона (E) позволяет объективнее оценивать простоту или сложность доминантных комплексов и всей структуры сообщества пауков в целом. В начале лета выравненность по усредненным данным со всех площадок не более 60 % (рисунок 6.7), но уже за первую половину июня она возрастает на 15 %. В течение большей части лета (с середины июня до середины августа) она увеличивается ещё на 10 %, т.е. в середине лета относительные обилия пауков

распределены наиболее равномерно. За вторую половину августа выравненность резко снижается до исходных значений.

Таблица 6.2 – Индексы качественного и количественного сходства доминантных комплексов модельных типов биотопов

	Модельные типы биотопов	Вод. леса	Пойм. леса	Пойм. луга	Скл. луга
Индекс качественного сходства Чекановского–Сьеренсена ( $I_{cs}$ )	Водораздельные леса	1			
	Пойменные леса	0,56	1		
	Пойменные луга	0,1	0,18	1	
	Склоновые луга	0	0,08	0,36	1
Индекс количественного сходства Шорыгина ( $I_{sh}$ )	Водораздельные леса	1			
	Пойменные леса	0,51	1		
	Пойменные луга	0,07	0,15	1	
	Склоновые луга	0	0,08	0,28	1

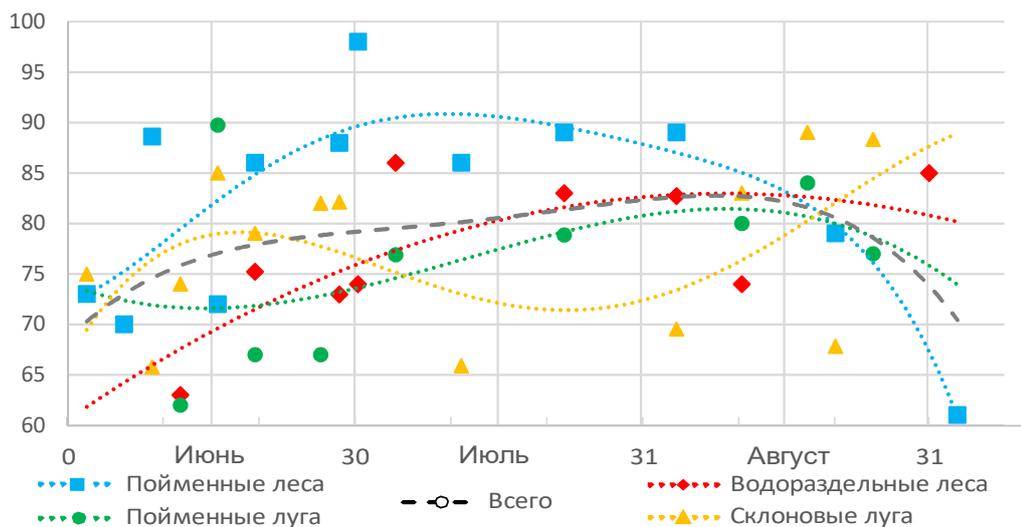


Рисунок 6.7 – Сезонная динамика выравненности (Е, %) сообществ пауков

Население пауков различных типов местообитаний демонстрирует несколько различные варианты сезонной динамики выравненности (рисунок 6.7). В водораздельных лесах этот показатель интенсивно возрастает с 63 % до 80–85 % и сохраняется на этом уровне всю вторую половину лета. Сходная, но несколько более сглаженная динамика отмечается в арaneoкомплексах пойменных лугов. Напротив, в арaneoкомплексах пойменных лесов перепады выравненности более выраженные: с 70 % до 90 % в июне и с 90 % до 60 % в

августе. Несколько выделяется из общей закономерности динамика выравненности на склоновых лугах. В середине лета (весь июль и первую декаду августа) здесь наблюдается провал в выравненности (с 80 до 65–70 %).

### 6.2.3 Доминантный комплекс пауков водораздельных лесов

Как следует из таблицы 6.3, в доминантный комплекс пауков водораздельных лесов входят 12 видов. Из них 4 – доминанты весенне-раннелетнего периода, 8 – среднелетнего и 6 – позднелетнего.

Таблица 6.3 – Пауки доминантного комплекса водораздельных лесов и их обилие (по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко, 1982)

Виды доминантного комплекса	Дата <sup>1</sup>								
	в.-р.л.		с.л.					п.л.-о.	
	13.VI	20.VI	29.VI	1.VII	4.VII	22.VII	4.VIII	12.VIII	31.VIII
<i>Abacaproeces saltuum</i>	2	–	–	1	–	<b>5</b>	–	–	–
<i>Alopecosa aculeata</i>	2	–	–	<b>5</b>	–	–	–	<b>5</b>	–
<i>Bathyphantes gracilis</i>	2	–	<b>4</b>	2	2	–	–	–	<b>4</b>
<i>Diplocephalus picinus</i>	2	–	3	2	–	–	–	–	<b>4</b>
<i>Diplostyla concolor</i>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	3	–	–	–	<b>4</b>
<i>Microneta viaria</i>	–	2	2	–	<b>4</b>	–	–	–	2
<i>Ozyptila praticola</i>	3	2	<b>4</b>	2	3	3	<b>4</b>	–	3
<i>Pardosa lugubris</i>	<b>4</b>	–	3	2	–	–	3	3	2
<i>Piratula hygrophilus</i>	<b>4</b>	–	<b>4</b>	–	2	–	–	–	3
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	<b>4</b>	<b>5</b>	2	–	3	–	2	–	–
<i>Titanoeca spominima</i>	–	–	–	–	–	–	<b>4</b>	<b>4</b>	–
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	2	2	3	3	2	2	–	–	<b>4</b>
<b>Число доминантов</b>	4	2	4	2	1	1	2	1	4
<b>Среднее число видов в пробе</b>	11	34	10	15	17	13	9	9	11
<b>Выравненность, %</b>	70	75	73	74	88	83	83	64	74

На протяжении всего летнего сезона тенетник *Diplostyla concolor* имеет высокую численность и лишь в промежутке с середины июля до середины августа не входит в доминантный комплекс. Также достаточно стабильным и обильным компонентом герпетобия водораздельных лесов являются засадник

<sup>1</sup> «в.-р.л.» – весенне-раннелетний аспект, «с.л.» – среднелетний, «п.л.-о.» – позднелетне-осенний.

*Ozyptila praticola* и тенетник *Walckenaeria atrotibialis*, которые, как и *D. concolor*, снижают свою численность в первой половине августа. Бродячие охотники *Pardosa lugubris*, *Piratula hygrophilus* и тенетник *Tenuiphantes tenebricola* составляют большую долю в количественных учетах в первый месяц лета. Тенетники *Diplocephalus picinus* и *Titanoeca spominima* имеют соответствующие доминантам баллы обилия в конце вегетационного сезона. Тенетники-линифииды *Abacoproeces saltuum* и *Microneta viaria*, будучи обычными и часто встречающимися, в середине лета выбиваются в доминанты аранеокомплексов водораздельных лесов. Для бродячего охотника *Alopecosa aculeata* и тенетника *Bathypantes gracilis* не удастся установить закономерности сезонных изменений активности.

#### 6.2.4 Доминантный комплекс пауков пойменных лесов

Разница в среднем числе видов в пробе, числе доминирующих видов и выравниваемости между аранеокомплексами водораздельных и пойменных лесов статистически недостоверна. В доминантный комплекс весенне-раннелетнего аспекта населения пойменных лесов входит 6 видов, среднелетнего – 6 видов, позднелетнего – 3 вида (таблица 6.4). Наиболее характерным видом-доминантом является бродячий охотник *Pardosa lugubris*, достигающий в июне численности доминанта и супердоминанта, но остающийся обычным и всю оставшуюся часть лета. Засадник *Ozyptila praticola* и бродячие охотники *Pachygnatha listeri* и *Trochosa ruricola*, имеющие в среднем меньшую численность, чем *Pardosa lugubris*, также являются стабильным компонентом герпетобия пойменных лесов, выбиваясь в доминанты, как правило, в июне. Также в июне в доминантный комплекс входят бродячий охотник *Haplodrassus silvestris*, засадник *Xysticus luctator* и тенетник *Abacoproeces saltuum*, однако в июне и июле они либо отмечаются в виде единичных особей, либо не отмечаются совсем. Во второй половине и особенно в конце лета доминантный комплекс формируется преимущественно пауками-тенетниками из семейства Linyphiidae: *Allomengea scopigera*,

*Diplostyla concolor*, *Tenuiphantes mengei*, *Tenuiphantes tenebricola*, *Walckenaeria atrotibialis*. Как и в водораздельных лесах, в пойменных лесах численность бродячего охотника *Alopecosa aculeata* имеет два пика – в начале июля и начале августа. Причины этого феномена остаются неясными, два периода активности за вегетационный сезон, соответствующие двум периодам размножения разных генераций, обычно не свойственны столь крупным видам пауков.

Таблица 6.4 – Пауки доминантного комплекса пойменных лесов и их обилие (по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко, 1982)

Виды доминантного комплекса	Дата										
	в.-р.л.			с.л.						п.л.-о.	
	1.VI	8.VI	17.VI	28.VI	2.VII	12.VII	22.VII	4.VIII	21.VIII	31.VIII	
<i>Abacoproeces saltuum</i>	3	2	4	2	–	2	–	1	–	1	
<i>Allomengea scopigera</i>	–	–	1	–	–	2	4	3	–	2	
<i>Alopecosa aculeata</i>	–	–	–	–	5	–	–	5	–	–	
<i>Diplostyla concolor</i>	–	–	2	3	3	3	–	–	2	4	
<i>Haplodrassus silvestris</i>	3	4	3	2	–	1	1	–	1	–	
<i>Ozyptila praticola</i>	–	3	4	4	1	2	–	3	3	2	
<i>Pachygnatha listeri</i>	3	4	1	1	1	–	1	2	2	2	
<i>Pardosa lugubris</i>	5	5	4	4	2	2	2	3	–	2	
<i>Tenuiphantes mengei</i>	–	–	2	–	–	–	–	2	4	3	
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	–	–	1	1	–	4	5	3	2	3	
<i>Trochosa ruricola</i>	4	2	1	1	1	1	4	3	3	–	
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	–	1	1	2	2	–	–	–	–	4	
<i>Xysticus luctator</i>	2	3	4	3	–	–	–	–	–	–	
<b>Число доминантов</b>	2	3	4	1	1	1	3	1	1	2	
<b>Среднее число видов в пробе</b>	16	23	20	18	10	12	12	9	10	10	
<b>Выравненность, %</b>	71	76	76	88	90	89	89	89	82	59	

### 6.2.5 Доминантный комплекс пауков пойменных лугов

Как уже было отмечено, в таксономической структуре пауков пойменных лугов преобладают пауки-волки (таблица 6.5). Они же, главным образом, и формируют здесь доминантный комплекс практически на протяжении всего сезона: преимущественно луговые виды бродячих охотников *Pardosa fulvipes*,

*Pardosa palustris* и эврибионтный норный засадник *Trochosa ruricola*, причем *P. fulvipes* в большинстве проб отмечается как супердоминант.

Таблица 6.5 – Пауки доминантного комплекса пойменных лугов и их обилие (по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко, 1982)

Виды доминантного комплекса	Дата							
	В.-р.л.		с.л.			П.л.-о.		
	11.VI	18.VI	27.VI	5.VII	23.VII	10.VIII	17.VIII	25.VIII
<i>Drassylus lutetianus</i>	4	4	3	–	–	–	–	–
<i>Drassylus pusillus</i>	3	2	2	2	4	–	–	–
<i>Pachygnatha deegeri</i>	3	4	2	–	–	–	–	–
<i>Pachygnatha listeri</i>	3	2	4	–	–	–	–	–
<i>Pardosa fulvipes</i>	5	5	5	5	4	4	4	5
<i>Pardosa palustris</i>	4	3	4	4	4	4	4	4
<i>Piratula hygrophilus</i>	3	2	2	–	–	3	4	2
<i>Trochosa ruricola</i>	4	3	4	3	3	3	4	4
<i>Xerolycosa miniata</i>	1	1	1	4	4	–	–	–
<b>Число доминантов</b>	4	3	4	3	4	2	4	3
<b>Среднее число видов в пробе</b>	27	20	18	20	22	13	12	11
<b>Выравненность, %</b>	62	73	67	77	79	80	84	77

В июне доминантный комплекс пойменных лугов обогащается двумя видами рода *Pachygnatha*, которые в этот период ищут полового партнера, активно передвигаются и не строят ловчих сетей, а также бродячим охотником *Drassylus lutetianus*. В середине лета попадаемость *Trochosa ruricola* снижается, а позиции доминантов занимают бродячие охотники *Drassylus pusillus* и *Xerolycosa miniata*. В конце лета активность *Trochosa ruricola* вновь увеличивается, и вместе с ним в состав доминантов входит *Piratula hygrophilus*. Отсутствие в доминантном комплексе лугов пауков-тенетников и засадников может объясняться, с одной стороны, их меньшей активностью, чем у подвижных бродячих охотников, и, соответственно, затруднениями при заселении пойменных лугов. С другой стороны, почвенная подстилка здесь слаборазвита, а грунтовые воды подступают к самой поверхности почвы и,

следовательно, отсутствуют в достаточном количестве укрытия и места для постройки тенёт.

Доминирование представителей семейства Lycosidae в герпетобии пойменных лугов предположительно объясняется весенними разливами, препятствующими выживанию малоподвижных видов пауков, и только очень мобильные пауки-волки могут быстро заселять пойменные луга.

#### 6.2.6 Доминантный комплекс пауков склоновых лугов

Доминантный комплекс пауков склоновых лугов заметно упрощается к концу вегетационного сезона. В начале лета в состав доминантного комплекса входит 8 видов, в середине – 6, в конце – 3 (таблица 6.6). Видами, встречающимися на протяжении всего лета, являются бродячие охотники *Haplodrassus umbratilis*, *Trochosa ruricola* и *Zelotes longipes*. Из них *Haplodrassus umbratilis* наиболее обилен в начале лета, *Zelotes longipes* – в середине лета, а *Trochosa ruricola* – в конце. Основу доминантного комплекса в весенне-раннелетний период составляют бродячие охотники *Alopecosa cuneata*, *Drassylus pusillus*, *Haplodrassus pseudosignifer*, *Mustelicosia dimidiata*, *Pardosa fulvipes* и паук-засадник *Thanatus arenarius*. В середине лета эти виды уступают свои доминантные позиции другим бродячим охотникам – *Alopecosa accentuata* и *Haplodrassus signifier*. К концу лета существенно снижается как среднее число видов в учетах, так и число доминантных видов – к ним относятся лишь *Agroeca proxima*, *Trochosa ruricola* и *Zelotes longipes*.

Таким образом, население пауков лесных типов биотопов характеризуется в первую очередь большой долей (и нередко даже доминированием) пауков семейства Linyphiidae в сравнении с луговыми местообитаниями. Специфичность аранеокомплексов склоновых лугов заключается в доминировании гнафозид, пойменных лугов – чрезвычайно высокая доля ликозид. Сезонные изменения в населении пауков ярко выражены во всех типах лесов, при этом в пойменных лесах к концу сезона наблюдается смена доминирующих семейств (с Lycosidae на Linyphiidae).

Напротив, на лугах (склоновых и пойменных) наблюдается отсутствие значительных изменений в таксономической структуре в течение лета. Из 6 видов, являющихся доминантами в течение всего летнего сезона, 4 относятся к семейству Lycosidae. Из 13 видов, занимающих доминирующее положение только в определенные периоды лета, 6 – пауки-линифииды, 4 – пауки-волки, и 3 относятся к другим семействам. В начале летнего сезона численное преобладание одних видов над другими выражено, с течением времени преобладание доминантов снижается и выравненность таксоценов увеличивается на 10 %.

Таблица 6.6 – Пауки доминантного комплекса склоновых лугов и их обилие (по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко, 1982)

Виды доминантного комплекса	Дата									
	В.-р.Л.			с.Л.				П.Л.-О.		
	2.VI	10.VI	16.VI	22.VI	29.VI	13.VII	4.VIII	11.VIII	18.VIII	24.VIII
<i>Agroeca proxima</i>	–	–	–	–	–	–	–	4	4	3
<i>Alopecosa accentuata</i>	2	2	4	2	1	4	3	–	–	–
<i>Alopecosa cuneata</i>	2	4	1	3	3	–	–	2	3	–
<i>Drassylus pusillus</i>	2	4	1	2	1	–	–	3	–	–
<i>Haplodrassus pseudosignifer</i>	4	3	4	4	1	–	–	–	–	–
<i>Haplodrassus signifier</i>	2	1	–	2	4	–	3	–	–	–
<i>Haplodrassus umbratilis</i>	4	3	1	4	3	–	–	3	3	3
<i>Mustelicosa dimidiata</i>	5	–	4	1	–	–	–	–	–	1
<i>Pardosa fulvipes</i>	2	4	–	4	4	–	–	1	1	–
<i>Thanatus arenarius</i>	4	4	4	4	2	3	–	–	–	1
<i>Trochosa ruricola</i>	2	3	1	1	–	–	–	4	4	3
<i>Xerolycosa miniata</i>	–	2	3	4	4	–	3	1	1	–
<i>Zelotes longipes</i>	2	2	3	3	2	4	5	–	1	4
<b>Число доминантов</b>	4	5	4	5	3	2	1	2	2	1
<b>Среднее число видов в пробе</b>	35	27	24	25	17	14	10	16	16	11
<b>Выравненность, %</b>	75	71	83	78	82	66	70	83	89	78

### 6.3 Разнообразие пауков-герпетобионтов

Несмотря на рост в последнее десятилетие интереса к таким аспектам биоразнообразия, как функциональное и филогенетическое (Devictor et al.,

2010; Meynard et al., 2011; Cardoso et al., 2011, 2014), оценка таксономического разнообразия остается по-прежнему актуальной. Для этого нами были использованы индексы Менхиника и Шеннона (см. раздел 3.3), как наиболее устойчивые к различиям в объемах коллекций (Mouillot, Lepretre, 1999; Белоусов и др., 2012). Из них индекс видового богатства Менхиника ( $I_{Mh}$ ) показывает удельную концентрацию видов в пробе стандартного объема, а индекс разнообразия Шеннона ( $H'$ ) учитывает также равномерность распределения относительных обилий представленных в пробе видов. Однако во многих случаях само по себе число видов ( $S$ ) достаточно для установления экологических закономерностей, поэтому данный показатель также применяется в нашем анализе.

Число видов пауков на самых низких уровнях классификации биотопов было подробно рассмотрено в главе 5. В контексте данной главы будет уместно рассмотреть видовое богатство пауков на более общих уровнях классификации и, в особенности, его динамику на протяжении летнего сезона. Само по себе среднее количество видов в учетах является малоинформативным. Пробы в большинстве биотопов имеют сходное количество видов – от 13 до 18 (таблица 6.7). Обращает на себя внимание лишь бóльшая вариабельность видового богатства пауков в лесных биотопах по сравнению с луговыми, а также бóльшая вариабельность на более низких уровнях классификации.

Обобщенный тренд изменения выявляемого количества видов герпетобионтных пауков состоит в снижении выявляемого числа видов, который обычно резко проявляется до первой декады июля и более плавно – во вторую половину лета (рисунок 6.8). Наиболее точно ему соответствует сезонная динамика комплексов склоновых лугов. Напротив, на пойменных лугах число видов в пробах плавно снижается в июне и в июле, а затем наблюдается резкое его снижение. При этом для обоих типов лугов оно максимально уже в первые дни лета.

Таблица 6.7 – Усредненные показатели видового богатства в пробах основных типов биотопов<sup>1</sup>

Типы местообитаний	Количество видов в пробе (S)	CV, %	Индекс Менхиника (I <sub>Mh</sub> )
1. Леса	14 ± 2	48	1,97
1.1. Пойменные леса	14 ± 2	40	1,98
1.1.1. Пойменные дубравы	13 ± 1	54	2,03
1.1.2. Уремные леса	17 ± 2	38	1,93
1.2. Водораздельные леса	15 ± 3	56	1,97
1.2.1. Сосновые леса	10 ± 1	12	1,95
1.2.2. Елово-пихтовые леса	15 ± 4	54	1,61
1.2.3. Липово-еловые леса	18 ± 6	56	2,16
1.2.4. Липовые леса	20 ± 5	57	2,15
2. Луга	16 ± 2	30	1,77
2.1. Пойменные луга	17 ± 2	28	1,62
2.1.1. Пойменные разнотравные луга	18 ± 2	34	1,43
2.1.2. Пойменные нивальные луга	16 ± 2	41	1,80
2.2. Склоновые луга	17 ± 2	33	2,08

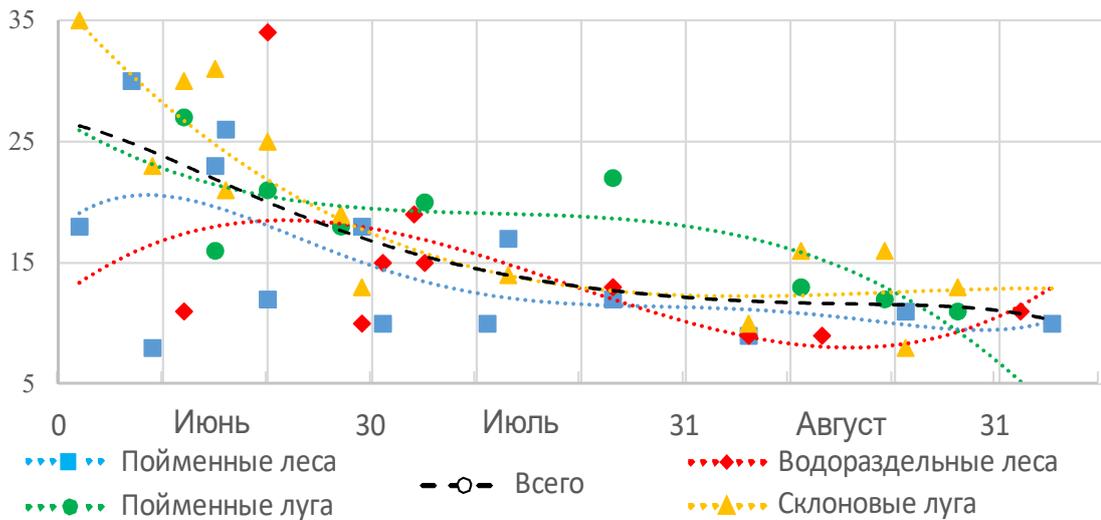


Рисунок 6.8 – Динамика числа видов в группировках герпетобионтных пауков основных типов биотопов (цветные линии) и в целом (черная пунктирная линия)

С другой стороны, в лесах увеличение видового богатства аранеокомплексов проявляется в начале лета (в первой декаде июня в

<sup>1</sup> Показатели разнообразия для более общих уровней классификации получены путем усреднения значений входящих в них элементов.

пойменных лесах и почти весь июнь – в водораздельных). Достигнув максимальных значений, количество видов в пробах снижается всю оставшуюся часть лета.

Среднее значение для Менхиника с учетом всех проб составляет  $1,87 \pm 0,05$ . При этом в лесных биотопах значения  $I_{Mh}$  в среднем на 0,20 выше, чем в луговых (1,77) (таблица 6.8), что характеризуют напочвенные аранеокомплексы в лесных биотопах как более богатые видами при аналогичных объемах проб по сравнению с луговыми. По нашему предположению, в первую очередь это определяется более развитой и разнообразной подстилкой в лесах, нежели на лугах, а также большей стабильностью микроклиматических условий. Возможно, определенную роль играет более сложная ярусная структура лесных сообществ. Для пауков это проявляется не только в многообразии условий, но и в многообразии доступных жертв. Здесь необходимо отметить, что, согласно нашим данным, во всех типах лесов, особенно смешанных, существенна доля видов, представленных в сборах единственным экземпляром, т.н. синглетонов (Coddington et al., 2009). Несомненно, это находит отражение в высоких значениях индекса видового богатства, имеющего прямую зависимость от числа видов и обратную – от числа особей в пробе. Однако количественное соотношение особей будет обсуждаться ниже.

В пределах лесных типов местообитаний аранеокомплексы в смешанных водораздельных лесах имеют более высокое видовое богатство, чем в водораздельных хвойных и долинных широколиственных лесах, в среднем на 11–13 %. Возможно, это объясняется бóльшей неоднородностью листовой подстилки, формирующейся в смешанных лесах. Также вблизи учетных площадок в хвойных лесах значительно реже встречались опушки, и, следовательно, в этих пробах было ниже влияние опушечного эффекта.

Значения индекса Менхиника для склоновых лугов (2,08) сопоставимы с таковыми для лесных биотопов, тогда как на пойменных лугах  $I_{Mh}$  составляет

всего лишь 1,62. Таким образом, между сообществами разных типов лугов разница в индексе видового богатства составляет почти 30 %.

Таблица 6.8 – Усредненные показатели видового разнообразия в пробах основных типов биотопов

Типы биотопов	Индекс Шеннона ( $I_{Sh}$ )	Выравненность (E), %
1. Леса	2,08	80
1.1. Пойменные леса	2,05	80
1.1.1. Пойменные дубравы	1,94 ± 0,43	81 ± 15
1.1.2. Уремные леса	2,16 ± 0,31	79 ± 10
1.2. Водораздельные леса	2,10	80
1.2.1. Сосновые леса	1,80 ± 0,20	78 ± 8
1.2.2. Елово-пихтовые леса	1,98 ± 0,73	76 ± 13
1.2.3. Липово-еловые леса	2,36 ± 0,15	85 ± 10
1.2.4. Липовые леса	2,27 ± 0,47	79 ± 10
2. Луга	2,17	77
2.1. Пойменные луга	2,03	75
2.1.1. Пойменные разнотравные луга	1,96 ± 0,36	70 ± 10
2.1.2. Пойменные нивальные луга	2,10 ± 0,36	79 ± 10
2.2. Склоновые луга	2,31 ± 0,43	79 ± 9

Примечание – Показатели разнообразия для более общих уровней классификации получены путем усреднения значений входящих в них элементов.

На протяжении летнего сезона видовое богатство аранеокомплексов всех биотопов снижается (рисунок 6.9). Для водораздельных лесов эта тенденция линейная. Для остальных типов биотопов эта зависимость имеет более сложную форму. На фоне перманентного снижения числа видов в аранеокомплексах начиная с конца июня по июль включительно наблюдается увеличение индекса Менхиника. Эта закономерность нами была сопоставлена с сезонной динамикой попадаемости пауков в почвенные ловушки. Интересно, что увеличение  $I_{Mh}$  примерно совпадает со снижением динамической плотности пауков в переход с весенне-раннелетнего на среднелетний периоды (рисунки 6.1 и 6.9). В результате мы можем предположить, что среднелетнее снижение видового богатства на некоторое время запаздывает от снижения

индекса видового богатства, так как популяции ряда видов снижают свою активность, но все еще выявляются учетами в небольшом количестве особей.

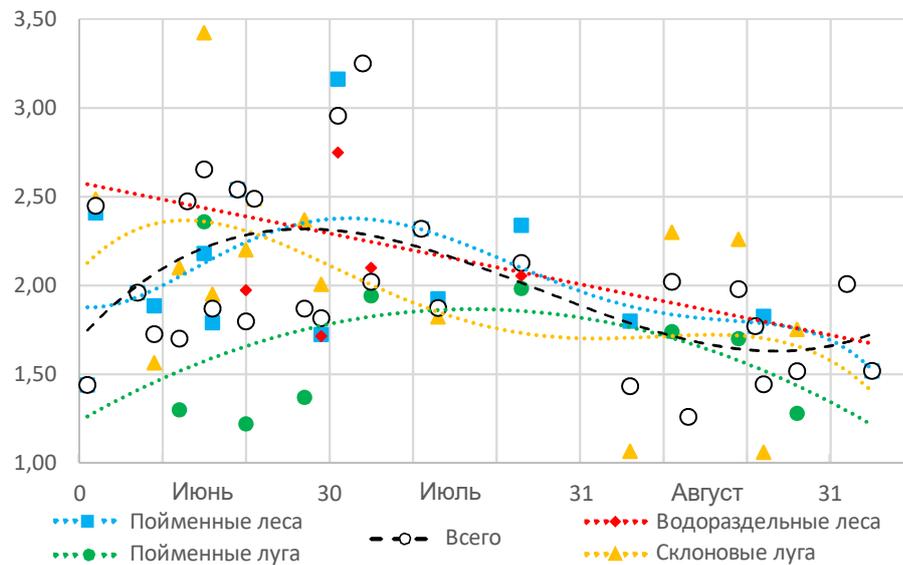


Рисунок 6.9 – Сезонные изменения видового богатства ( $I_{Mh}$ ) в сообществах пауков, усредненные данные за 2012–2017 гг.

При описании и анализе сообществ важно учитывать не только количество видов и его соотношение с объемом проб, но и характер распределения обилий между входящими в их состав видами.

В отличие от описанных показателей разнообразия информационный индекс разнообразия Шеннона ( $H$ ) учитывает также характер распределения обилий между входящими в их состав видами. Как следует из таблицы 6.8, среднее значение индекса Шеннона для всех проб составляет  $2,10 \pm 0,04$ . Аранеокомплексы в луговых типах биотопов на 0,11 более разнообразны, чем в лесных. Это свидетельствует о том, что обилия присутствующих на лугах видов пауков распределены более равномерно, а само их разнообразие выше, чем в лесных биотопах, несмотря на более низкие значения индекса видового богатства Менхиника. Группировки пауков на суходольных лугах более разнообразны, чем на пойменных лугах, а группировки пауков в водораздельных смешанных лесах более разнообразны, чем в пойменных лесах и водораздельных хвойных.

Видовое разнообразие не остается постоянным, во всех рассмотренных типах местообитаний оно изменяется на протяжении вегетационного сезона. В первую декаду июня видовое разнообразие в аранеокомплексов повышается, а затем, на протяжении летнего сезона, снижается (рисунок 6.10). Можно отметить, что снижение разнообразия сильнее и стабильнее ( $r = -0,61$ ,  $p < 0,001$ ), чем снижение индекса видового богатства ( $r = -0,42$ ,  $p = 0,02$ ). Отметим, что разнообразие структуры сообществ пауков (выражаемое индексом Шеннона), варьируется меньше ( $CV = 20\%$ ), чем разнообразие состава (выраженное индексом Менхиника) ( $CV = 31\%$ ), а тренд снижения разнообразия структуры более четкий (рисунки 6.9 и 6.10). Как для обобщенных данных, так и для данных по основным типам биотопов можно констатировать сильную отрицательную корреляцию между датой и мерами разнообразия для большинства типов местообитаний, которая, однако, не всегда статистически значима (рисунок 6.10, таблица 6.9).

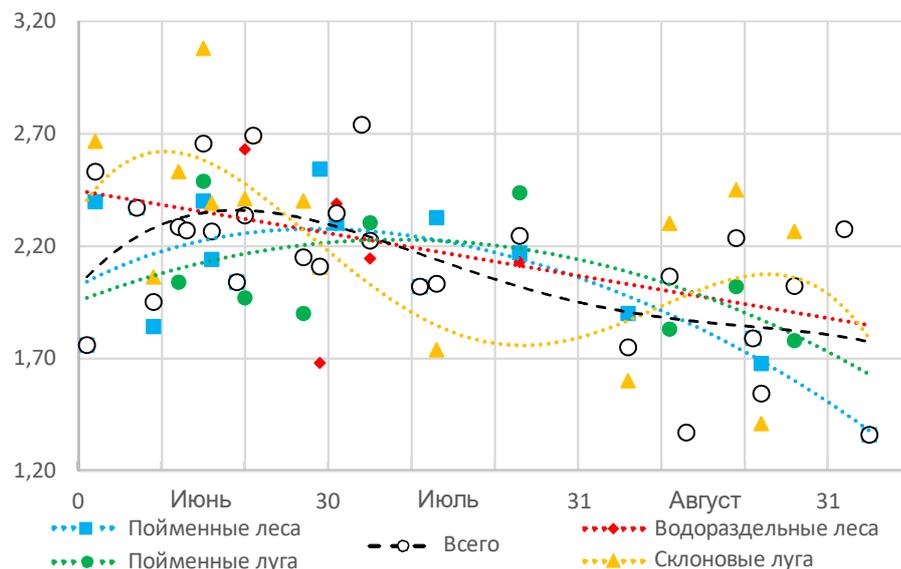


Рисунок 6.10 – Сезонные изменения видового разнообразия (индекс Шеннона, H) в сообществах пауков, усредненные данные за 2012–2017 гг.

Детальное рассмотрение необобщенных данных по разным типам биотопов показывает различные варианты сезонной динамики обсуждаемого показателя. Так, на пойменных лугах и в пойменных лесах наблюдаются закономерности, сходные с обобщенными. Отличием является смещение пика максимального разнообразия на более поздние сроки (конец июня – начало июля). В водораздельных лесах снижение видового разнообразия аранеокомплексов носит линейный характер. На лугах наблюдается два пика разнообразия: большой (раннелетний) и малый (позднелетний).

Таблица 6.9 – Коэффициенты вариации индексов разнообразия и коэффициенты их корреляции с датой сбора

Тип биотопа	Индекс Шеннона		Индекс Менхиника	
	<i>r</i>	CV	<i>r</i>	CV
Все биотопы	-0,54 ***	17	-0,39 **	24
1. Леса	-0,52 **	17	-0,32 *	23
1.1. Пойменные леса	-0,60 **	16	-0,25	21
1.2. Водораздельные леса	-0,38	20	-0,42	27
2. Луга	-0,61 ***	17	-0,53 **	27
2.1. Пойменные луга	-0,42	13	-0,06	24
2.2. Склоновые луга	-0,53 **	19	-0,49 *	31
Средний V		17		25

Примечание – \* –  $p < 0,1$ ; \*\* –  $p < 0,05$ ; \*\*\* –  $p < 0,01$

Очевидно, что открытые склоновые местообитания на протяжении лета претерпевают наибольшие изменения факторов окружающей среды, что обуславливает наибольшие изменения численности пауков и показателей разнообразия их населения. На пойменных лугах изменения разнообразия выражены не так сильно, но перепады в численности даже больше, что, очевидно, связано с их периодическим затоплением. Напротив, для лесных аранеокомплексов свойственны более плавные изменения на протяжении летнего сезона.

**Резюме.** Рассмотрено разнообразие состава и структуры населения пауков и его сезонная динамика. Сравнение показало, что луга имеют более высокое разнообразие таксономической структуры сообществ пауков, а леса – более высокое разнообразие их видового состава. Главный тренд изменения разнообразия аранеокомплексов на протяжении сезона – его снижение. Для общих уровней классификации биотопов этот тренд более четкий, для дробных – выражен не так явно, для комплексов отдельных модельных площадок данная сезонная закономерность вообще не отмечена.

## ВЫВОДЫ

1. На территории Удмуртской Республики обнаружено 402 вида пауков, относящихся к 27 семействам. 320 видов приводятся впервые для фауны УР, 1 вид – для фауны России. Видовое богатство пауков УР сопоставимо с таковым в региональных фаунах умеренного надпояса европейской части России.
2. По таксономической структуре аранеофауна Удмуртии классифицируется как политаксонная линифидная и занимает промежуточное положение между подтаежными и лесостепными фаунами. Наибольшим числом видов (134 вида, 33 %) представлено семейство Linyphiidae; семейства Lycosidae, Salticidae, Theridiidae, Gnaphosidae и Araneidae содержат от 42 до 29 видов (от 10 до 7 %). На долю этих 6 семейств приходится 74 % видового состава аранеофауны.
3. В аранеофауне Удмуртии преобладают виды, относящиеся к транспалеарктическому (31 %) и западно-центральнопалеарктическому (28 %) зоогеографическим комплексам, при значительной доле голарктических (20 %) и западнопалеарктических видов (18 %). Около половины видов фауны имеют температурные ареалы (48 %), а доля видов суббореального комплекса (33 %) в 3 раза превышает долю бореального (10 %), что сближает её с аранеофаунами лесостепной зоны.
4. По особенностям биотопического распределения виды разделены на 4 группы. К узко стенотопным видам, которые могут служить качественными или количественными индикаторами конкретных типов биотопов, относятся 27 % видов фауны, к умеренно стенотопным – 40 %. Доля умеренно эвритопных (20 %) и широко эвритопных (13 %) видов существенно ниже.
5. В изученных типах биотопов (21) зарегистрировано от 8 до 149 видов пауков. В пределах УР лесные группировки, как правило, характеризуются более высоким видовым богатством пауков, чем

луговые. Напротив, луговые комплексы (склоновые и пойменные) отличаются более высоким разнообразием, с учетом относительных обилий видов.

6. В большинстве типов местообитаний регистрируемый пик активности герпетобионтных пауков приходится на конец мая и первую половину июня. Средняя попадаемость пауков-герпетобионтов на лугах в 2,5 раза выше, а её сезонная динамика имеет более резкие перепады, чем в лесах.
7. Сезонная динамика таксономической структуры населения пауков (соотношения семейств) ярко выражена во всех типах лесов (при этом в пойменных лесах к концу сезона наблюдается смена доминирующих семейств). С другой стороны, значимых изменений структуры луговых аранеокомплексов в течение вегетационного сезона не отмечено.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Абдурахманов Г.М.** Основы зоологии и зоогеографии: Учебник для студентов высших учебных заведений / Г.М. Абдурахманов, И.К. Лопатин, Ш.И. Исмаилов — М.: Издательский центр «Академия», **2001** — 496 с.
2. **Адаховский Д.А.** Итоги и перспективы эколого-фаунистических исследований булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии / Д.А. Адаховский // Вестник Удмуртского университета. Серия Экология — **2001** — Вып. 7. — С. 125–131.
3. **Адаховский Д.А.** Ареалографическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии / Д.А. Адаховский // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2010** — № 2. — С. 16–25.
4. **Адаховский Д.А.** Беспозвоночные животные / Д.А. Адаховский, С.В. Дедюхин, А.Н. Созонтов // Красная книга Удмуртской Республики. 2-е Изд. — Чебоксары: Перфектум, **2012** — С16–92.
5. **Адаховский Д.А.** Стрекозы Удмуртии / Д.А. Адаховский // Экология популяций и сообществ на региональном уровне исследований: сборник статей — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», **2014** — С. 35–47.
6. **Ажеганова Н.С.** Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зоны СССР / Н.С. Ажеганова — Л.: Наука, **1968** — 149 с.
7. **Азаркина Г.Н.** Ревизия пауков рода *Aelurillus* Simon, 1884 (сем. Salticidae) мировой фауны : автореф. ... канд. биол. наук / Г.Н. Азаркина — Новосибирск, **2006** — 25 с.
8. **Азаркина Г.Н.** Фауна пауков (Aranei) Российского Алтая, часть I: семейства Agelenidae, Araneidae, Clubionidae, Coriniidae, Dictynidae и Eresidae / Г.Н. Азаркина, Л.А. Триликаускас // Евразийский Энтомологический Журнал — **2012** — Т. 11. № 3. — С. 199–208.

9. **Азаркина Г.Н.** Фауна пауков (Aranei) Российского Алтая, часть II: семейства Gnaphosidae, Hahniidae, Linyphiidae, Liocranidae и Lycosidae / Г.Н. Азаркина, Л.А. Триликаускас // Евразийский Энтомологический Журнал — **2013** — Т. 12. № 1. — С. 51–67.
10. **Баранова О.Г.** Растительный покров / О.Г. Баранова // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009** — С. 204–217.
11. **Баранова О.Г.** К вопросу о положении южной границы таежной зоны на территории Западного Предуралья / О.Г. Баранова, И.Е. Егоров, В.И. Стурман // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2010** — № 1. — С. 58–69.
12. **Баранова О.Г.** Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения) / О.Г. Баранова, А.Н. Пузырев — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, **2012** — 212 с.
13. **Безденежных В.А.** Население герпетобионтных пауков лугов заповедника «Нургуш» (Кировская область) / В.А. Безденежных // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы регион. студ. науч. конф. — Пермь: ПГНИУ, **2015** — С. 35–38.
14. **Бей-Биенко Г.Я.** Общая энтомология: учебник для университетов и сельхозвузов / Г.Я. Бей-Биенко — М.: Высшая школа, **1980** — 416 с.
15. **Белоусов И.А.** Оценка биоразнообразия жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточного Кавказа на основе индексов видового богатства с использованием баз данных / И.А. Белоусов, И.И. Кабак, Г.М. Нахибашева, Г.М. Мухтарова // Научный журнал КубГАУ — **2012** — Т. 83. Вып. 09. — С. 1–25.
16. **Богданов Н.И.** Геоэкология с основами биогеографии: учебное пособие. 2-е изд. / Н.И. Богданов — М.: ФЛИНТА, **2011** — 210 с.
17. **Вагнер В.А.** Тарантул, *Trochosa singoriensis* (Laxm.) (Биологическая заметка). / В.А. Вагнер // Известия общества любителей естествознания, антропологии и этнографии — **1886** — Т. 50. Вып. 1. — С. 109–140.

18. **Вагнер В.А.** Водяной паук (*Argyroneta aquatica* Cl.), его индустрия и жизнь как материал сравнительной психологии / В.А. Вагнер // Бюллетень МОИП. Новая серия — **1890** — Т.14. Вып. 1–2. — С. 61–174.
19. **Вараксин И.И.** Почвы / И.И. Вараксин, В.П. Ковриго // Природа Удмуртии — Ижевск: Удмуртия, **1972** — С. 126–144.
20. **Волковский Е.В.** Биотопическая приуроченность пауков (Araneae) Северного Алтая / Е.В. Волковский // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Тр. Кемеровск. отд-ния Русск. энтомол. о-ва. Вып. 4. — Кемерово: Компания Юнити, **2006** — С. 7–10.
21. **Воронин А.Г.** Локальные фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Пермского края: географические аспекты изученности / А.Г. Воронин // Географический вестник (Пермский университет) — **2006** — № 2. — С. 135–142.
22. **Гайнутдинова Г.А.** 2014. Пауки / Г.А. Гайнутдинова, А.В. Беспятовых // Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан — Казань: Казанский университет, **2014** — С. 153–209.
23. **География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие.** Часть 1 —Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009** — 256 с.
24. **Глинский В.В.** Статистический анализ данных / В.В. Глинский, В.Г. Ионин — М.: Филин, **1998** — 264 с.
25. **Гмелин С.Г.** Путешествие по России для исследования всех трех царств природы. Половина вторая. Т. 3 / С.Г. Гмелин — СПб.: Имп. Акад. Наук, **1785** — С. 337–737 + табл. I–XVIII
26. **Гнелица В.А.** Биотопическая приуроченность пауков семейства Linyphiidae в условиях лесостепи Украины / В.А. Гнелица // Бюллетень МОИП. Отд. Биологии — **1997** — Т. 102. № 2. — С. 34–48.
27. **Городков К.Б.** Типы ареалов насекомых тундры лесных зон Европейской части СССР / К.Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 179-221 — Л.: Наука, **1984** — С. 3–20.
28. **Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Удмуртской Республики в 2006 году»** — Ижевск, **2007** — 187 с.

29. **Грибова С.А.** Растительность европейской части СССР / С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко — Л.: Наука, **1980** — 429 с.
30. **Гусейнов Э.Ф.** 1999. Пауки Ленкоранской природной зоны и Апшеронского полуострова Азербайджана : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Э.Ф. Гусейнов — Баку, **1999** — 29 с.
31. **Дедюхин С.В.** Эколого-фаунистический анализ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии: разнообразие, распространение, распределение : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / С.В. Дедюхин — Ижевск, **2004** — 20 с.
32. **Дедюхин С.В.** Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых: учебно-методическое пособие / С.В. Дедюхин — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», **2011** — 93 с.
33. **Дедюхин С.В.** Русский тарантул – *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770) / С.В. Дедюхин, А.Н. Созонтов // Красная книга Удмуртской Республики. Изд. 2-е. —Чебоксары: Перфектум, **2012a** — С. 24.
34. **Дедюхин С.В.** Черный Эрезус – *Eresus kollari* Rossi, 1846 (= *E. cinnaberinus* (Olivier, 1789); *E. niger* (Petagna, 1787)) / С.В. Дедюхин, А.Н. Созонтов // Красная книга Удмуртской Республики. Изд. 2-е — Чебоксары: Перфектум, **2012b** — С. 23.
35. **Дедюхин С.В.** Интересные находки пауков (Aranei) и растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в лесостепи Востока Русской равнины / С.В. Дедюхин, А.Н. Созонтов, С.Л. Есюнин // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2015** — Т. 25. № 1. — С. 66–77.
36. **Дедюхин С.В.** Фауна растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины: состав, распространение, трофические связи и происхождение : автореф. дисс. ... докт. биол. н. / С.В. Дедюхин — Ижевск, **2017** — 48 с.
37. **Дерюгина Н.П.** Климат / Н.П. Дерюгина, Н.Я. Моргунова // Природа Удмуртии — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **1972** — С. 65–87.

38. **Ермолаев И.В.** К фауне пауков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) национального парка «Нечкинский» / И.В. Ермолаев, А.Н. Созонтов, А.В. Ускова // VIII чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Мат-лы Междунар. конф. — СПб: СПбГЛТУ, 2014 — С. 29.
39. **Еськов К.Ю.** Три новых вида пауков сем. Linyphiidae из Сибири / К.Ю. Еськов // Фауна и Экология Паукообразных — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1979 — С. 65–72.
40. **Еськов К.Ю.** Зоогеография пауков рода *Hilaira* (Aranei, Linyphiidae) / К.Ю. Еськов // Зоологический Журнал — 1981a — Т. 60. № 11. — С. 1629–1639.
41. **Еськов К.Ю.** Анализ пространственного распределения пауков в приенисейской тайге / К.Ю. Еськов // Зоологический Журнал — 1981b — Т. 60. № 3. — С. 353–362.
42. **Еськов К.Ю.** Пауки тундровой зоны СССР / К.Ю. Еськов // Фауна и экология пауков СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1985 — С. 121–128.
43. **Еськов К.Ю.** К таксономии и зоогеографии пауков родов *Maro* и *Oreonetides* (Aranei, Linyphiidae) / К.Ю. Еськов // Зоологический Журнал — 1991 — Т. 70. № 4. — С. 45–54.
44. **Есюнин С.Л.** Фенология пауков-волков (Aranei, Lycosidae) на Южном Ямале / С.Л. Есюнин, Ю.И. Коробейников // Зоологический Журнал — 1990 — Т. 69. № 8. — С. 42–50.
45. **Есюнин С.Л.** Пауки (Araneae) в дубравах Русской равнины: геоэкологический анализ : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / С.Л. Есюнин — М., 1992 — 20 с.
46. **Есюнин С.Л.** *Zelotes azsheganovae* sp. n. (Aranei, Gnaphosidae) с Южного Урала / С.Л. Есюнин, В.Е. Ефимик // Зоологический Журнал — 1992 — Т. 71. № 4. — С. 139–141.

47. **Есюнин С.Л.** Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость / С.Л. Есюнин, В.Е. Ефимик // Успехи современной биологии — **1994** — Т. 114. № 4. — С. 415–427.
48. **Есюнин С.Л.** Разнообразие фауны пауков Урала: основные тренды и определяющие факторы / С.Л. Есюнин // Успехи современной биологии — **1995** — Т. 115. № 3. — С. 316–325.
49. **Есюнин С.Л.** Структура и разнообразие населения пауков зональных и горных тундр Урала / С.Л. Есюнин // Зоологический Журнал — **1999** — Т. 78. № 6. — С. 654–671.
50. **Есюнин С.Л.** Тренды разнообразия жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) на Урале / С.Л. Есюнин, В.О. Козьминых // Зоологический Журнал — **2000** — Т. 79. № 2. — С. 171–179.
51. **Есюнин С.Л.** Аспектность населения беспозвоночных (замечания к проблемам мониторинга) / С.Л. Есюнин, Л.С. Шумиловских // Экологические проблемы заповедных территорий России — Тольятти: ИЭВБ РАН, **2003** — С. 183–187.
52. **Есюнин С.Л.** Структура фауны и хорология пауков (Aranei) Урала и Приуралья : автореф. дисс. ... докт. биол. н. / С.Л. Есюнин — М., **2005** — 43 с.
53. **Есюнин С.Л.** Редкие и уникальные виды пауков Пермского Края / С.Л. Есюнин // Проблемы Красных книг регионов России: мат-лы межрегион. науч.-практ. конф. — Пермь: Пермский университет, **2006a** — С. 216–220.
54. **Есюнин С.Л.** Структура и разнообразие группировок пауков (Aranei) на Среднеуральском трансекте / С.Л. Есюнин // Евразийский энтомологический журнал — **2006b** — Т. 5. № 3. — С. 249–262.
55. **Есюнин С.Л.** Население герпетобионтных пауков (Aranei) заказника «Предуралье» в Пермской области / С.Л. Есюнин, Л.С. Шумиловских // Евразийский энтомологический журнал — **2008** — Т. 7. № 1. — С. 47–56.
56. **Есюнин С.Л.** К фауне пауков (Aranei) Северного Башкортостана / С.Л. Есюнин // Вестник Пермского университета. Биология — **2009a** — № 10 (36). — С. 43–49.

57. **Есюнин С.Л.** Географическое варьирование населения пауков (Arachnida: Aranei) степных и степоидных биоценозов Урала / С.Л. Есюнин // Виды и сообщества в экстремальных условиях — М.: София, **2009b** — С. 394–409.
58. **Есюнин С.Л.** Население герпетобионтных пауков ксерофитных сообществ памятника природы Лунезские горы (весенний аспект) / С.Л. Есюнин // Вестник Пермского университета. Биология — **2011** — № 2. — С. 17–21.
59. **Есюнин С.Л.** Опыт ареалогии пауков Урала и Приуралья / С.Л. Есюнин, Ю.М. Марусик // Вестник Пермского университета. Биология — **2011** — № 1. — С. 32–36.
60. **Есюнин С.Л.** Население герпетобионтных пауков лугов участка «Нургуш» заповедника «Нургуш» / С.Л. Есюнин, В.А. Безденежных, Л.Г. Целищева // Труды Государственного природного заповедника «Нургуш» — **2013** — Т. 2 — С. 46–63.
61. **Есюнин С.Л.** Новый вид пауков рода *Argenna* (Aranei, Dictinidae) из Западной Сибири / С.Л. Есюнин, А.С. Стёпина // Зоологический журнал — **2014** — Т. 93. № 2. — С. 305–308.
62. **Есюнин С.Л.** Пауки рода *Pisaura* (Arachnida, Aranei) в фауне Среднего Поволжья и Приуралья с замечаниями о распространении *P. novicia* (L.Koch, 1878) / С.Л. Есюнин, А.Н. Созонтов // Евразийский энтомологический журнал — **2015** — Т. 14. № 4. — С. 325–333.
63. **Есюнин С.Л.** Фауна пауков (Aranei) Урала: разнообразие, структура, типизация / С.Л. Есюнин // Кавказский энтомологический бюллетень — **2015a** — Т. 11. № 2. — С. 237–257.
64. **Есюнин С.Л.** Аннотированный список пауков Республики Башкортостан / С.Л. Есюнин // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан — **2015b** — № 9. — С. 3–91.
65. **Ефимик В.Е.** Пауки (Araneae) западных склонов Южного Урала : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / В.Е Ефимик — Новосибирск, **1995** — 18 с.

66. **Ефимик В.Е.** Биотопическая приуроченность пауков Башкирии / В.Е. Ефимик // Вестник Пермского университета. Биология — 1997 — № 3. — С. 128–138.
67. **Ефимова Т.П.** Растительность / Т.П. Ефимова, Н.В. Ложкина, В.А. Тычинин, В.И. Баранов // Природа Удмуртии — Ижевск: Удмуртия, 1972 — С. 45–201.
68. **Золотарев М.П.** Биология и экология пауков-скакунчиков *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757) и *Evarcha falcata* (Clerck, 1758) Южного Урала: автореф. дисс. ... канд. биол. н. / М.П. Золотарев — Челябинск, 2002 — 23 с.
69. **Зубарев В.М.** Дуб черешчатый на северном пределе своего распространения / В.М. Зубарев // Сообщения Института леса АН СССР — 1958 — № 9. — С. 8–24.
70. **Зубко Т.Л.** К фауне пауков Удмуртской АССР / Т.Л. Зубко, В.И. Рощиненко // Фауна и экология животных Удмуртской АССР и прилежащих районов — Ижевск: Удмуртский университет, 1981 — С. 48–57.
71. **Зубко Т.Л.** Пауки – Aranei / Т.Л. Зубко // Красная книга Удмуртской Республики. Животные — Ижевск: Удмуртия, 2001 — С. 9–12.
72. **Иванов А.В.** Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека / А.В. Иванов — Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1965 — 304 с.
73. **Илларионов А.Г.** Рельеф. Основные черты орографии / А.Г. Илларионов // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009 — С. 20–39.
74. **Исаченко А.Г.** Ландшафты СССР / А.Г. Исаченко — Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1985 — 329 с.
75. **Капитонова О.А.** Конспект флоры макрофитов Вятско-Камского Предуралья / О.А. Капитонова // Фиторазнообразии Восточной Европы — 2015 — Т. IX. № 4. — С. 4–85.
76. **Киселев А.Н.** Биогеография: учебное пособие / А.Н. Киселев — Владивосток: Издательство ВГУЭС, 2005 — 120 с.
77. **Ковблюк Н.М.** О необходимости обследования опушек при выявлении локальной фауны пауков (Arachnida, Aranei) / Н.М. Ковблюк // Ученые

- записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология» — **2001** — Т. 14. № 2. — С. 94–98.
78. **Ковблюк Н.М.** Пауки (Arachnida, Aranei) Крыма: фауногенез и гипотеза Понтиды / Н.М. Ковблюк // Українська ентомофауністика — **2014** — Т. 5. № 2. — С. 29–53.
79. **Кожевников Ю.П.** Палеобиогеография «Берингии» как она есть / Ю.П. Кожевников, Н.К. Железнов-Чукотский // Научный диалог — **2014** — № 1 (25). — С. 30–83.
80. **Конюхова А.В.** Население пауков охранной зоны Висимского заповедника / А.В. Конюхова // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: матер. регион. студ. науч. конф. — Пермь: ПГНИУ, **2015** — С. 51–54.
81. **Краснобаев Ю.П.** Пауки каменистых степей Жигулевского заповедника / Ю.П. Краснобаев // Фауна и Экология Пауков, Скорпионов и Ложноскорпионов СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1990** — С. 84–90.
82. **Краснобаев Ю.П.** Каталог пауков Среднего Поволжья / Ю.П. Краснобаев, В.А. Матвеев — Самара: Природный Национальный парк «Самарская Лука»; Фонд развития Жигулевского заповедника, **1993** — 74 с.
83. **Краснобаев Ю.П.** Экологические особенности формирования структуры аранеокомплексов в наземных экосистемах Самарской Луки : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Ю.П. Краснобаев — Самара, **2000** — 19 с.
84. **Краснобаев Ю.П.** Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья / Ю.П. Краснобаев — Самара: Жигулевский государственный природный заповедник им. И.И. Спрыгина, **2004** — 213 с.
85. **Круликовский Л.К.** О появлении в Вятской губернии обыкновенного тарантула / Л.К. Круликовский // Труды Русского энтомологического общества — **1882** — Т. 26. — С. VII–IX.
86. **Круликовский Л.К.** Краткий очерк фауны Вятской губернии / Л.К. Круликовский // Памятная книжка Вятской губернии и календарь на 1909 г. — Вятка: Губ. стат. ком., **1908** — С. 36–69.

87. **Круликовский Л.К.** Мелкія зоологическія заметки / Л.К. Круликовский // Записки уральского общества любителей естествознания — **1915** — Т. 35. № 1–3. — С. 5–8.
88. **Кузнецов М.Ф.** Микроэлементы в почвах Удмуртии / М.Ф. Кузнецов — Ижевск Изд-во Удмуртского университета, **1994** — 285 с.
89. **Кузьмин Е.А.** Добавление к списку видов пауков (Arachnida: Aranei) Ульяновской области / Е.А. Кузьмин, Ю.Г. Алексеенко // Природа Симбирского Поволжья — **2011** — № 12. — С. 169–178.
90. **Кузьмин Е.А.** Список видов пауков (Arachnida: Aranei) биостанции УЛГПУ (Старомайнский район) / Е.А. Кузьмин, Ю.Г. Алексеенко // Природа Симбирского Поволжья — **2012** — № 13. — С. 130–136.
91. **Кузьмин Е.А.** Аранеофауна (Arachnida: Aranei) Ульяновской области: прошлое, настоящее, будущее / Е.А. Кузьмин // Природа Симбирского Поволжья — **2015** — № 16. — С. 123–130.
92. **Кузьминых Е.К.** Воды / Е.К. Кузьминых // Природа Удмуртии — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **1972** — С. 88–125.
93. **Лакин Г.Ф.** Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. / Г.Ф. Лакин — М.: Высшая школа, **1990** — 352 с.
94. **Лепехин И.** Дневные записки путешествия по разным провинциям Российского государства в 1768 и 1769 году / И. Лепехин — СПб: Имп. Акад. наук, **1795** — 537 с.
95. **Любвина И.В.** Степень изученности семейств двукрылых (Diptera, Brachycera Orthorrhapha) ООПТ Самарской области / И.В. Любвина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии — **2013** — Т. 22. № 3. — С. 82–86.
96. **Макаров К.В.** Локальная фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтона) / К.В. Макаров, А.В. Маталин // Species and Communities in Extreme Environments — Sofia-Moscow: Pensoft & KMK Scientific Press, **2009** — С. 1–27.

97. **Марусик Ю.М.** Пауки (Arachnida: Aranei) Азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография : автореф. дисс. ... докт. биол. н. / Ю.М. Марусик — СПб., 2007 — 37 с.
98. **Марусик Ю.М.** Итоги и перспективы изучения пауков (Aranei) в России и в мире / Ю.М. Марусик // Энтомологическое обозрение — 2011 — Т. ХС. № 4. — С. 917–929.
99. **Марусик Ю.М.** Пауки (Arachnida, Aranei) Сибири и Дальнего Востока России / Ю.М. Марусик, Н.М. Ковблюк — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011 — 344 с.
100. **Марусик Ю.М.** Аранеогеографический статус Берингии / Ю.М. Марусик // Евразийский Энтомологический Журнал — 2012 — Т. 11. Прил. 1. — С. 41–54.
101. **Мастицкий С.Э.** Статистический анализ и визуализация данных с помощью R / С.Э. Мастицкий, В.К. Шитиков — Хайдельберг; Лондон; Тольятти, 2014 — 401 с. [Электронное издание] URL: <http://r-analytics.blogspot.ru/2014/12/r.html>
102. **Матвеев В.А.** Фауна и экология пауков республики Марий Эл / В.А. Матвеев, Ю.П. Краснобаев, Е.В. Бекмансурова — Самара Марийский государственный университет; Жигулевский государственный природный заповедник им. И.И. Спрыгина, 2003 — 87 с.
103. **Михайлов К.Г.** Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Московской области / К.Г. Михайлов // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области — М.: Наука, 1983 — С. 67–85.
104. **Михайлов К.Г.** Пауки рода *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Советского Союза (Фаунистический обзор) / К.Г. Михайлов // Фауна и Экология Пауков, Скорпионов и Ложноскорпионов СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1990a — С. 60–69.
105. **Михайлов К.Г.** Итоги изучения фауны пауков СССР / К.Г. Михайлов // Фауна и Экология Пауков, Скорпионов и Ложноскорпионов СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1990b — 127–129.

106. **Михайлов К.Г.** Систематика и фауна пауков рода *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Советского Союза : автореф. дисс. канд. биол. н. / К.Г. Михайлов — М., **1992** — 21 с.
107. **Михайлов К.Г.** Находки паука *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (Aranei, Araneidae) в Тульской области / К.Г. Михайлов, Л.В. Большаков, А.Ф. Лакомов, С.А. Андреев // Евразийский Энтомологический Журнал — **2011** — Т.10. № 3. — С. 390–392.
108. **Михайлов К.Г.** Дмитрию Викторовичу Логунову – 50 лет / К.Г. Михайлов, Ю.М. Марусик // Arthropoda Selecta — **2012** — Т. 21. № 2. — С. 201–210.
109. **Михайлов К.Г.** Полосатая Аргиопа – *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (Aranei: Araneidae), в Москве, Московской области и её расселение на север / К.Г. Михайлов, Н.В. Борисова // Бюллетень МОИП. Отд. Биологии — **2013** — Т. 118. № 4. — С. 71–74.
110. **Москалев А.А.** Статистические методы в экологии с использованием R, Statistica, Excel и SPSS / А.А. Москалев, А.Б. Новаковский — Сыктывкар: Изд-во СыктГУ, **2014** — 197 с.
111. **Мэгарран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран — М.: Мир, **1992** — 184 с.
112. **Нехаева А.А.** Население пауков (Arachnida, Aranei) некоторых биотопов побережья Кольского залива: фенологический аспект / А.А. Нехаева // Зоологический Журнал — **2015** — Т. 94. № 5. — С. 505–516.
113. **Овчаренко В.И.** Пауки семейств Gnaphosidae, Thomisidae, Lycosidae (Aranei) Большого Кавказа / В.И. Овчаренко // Фауна и Экология Паукообразных — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1979** — С. 39–53.
114. **Овчаренко В.И.** Систематический список пауков сем. Gnaphosidae (Aranei) европейской части СССР и Кавказа / В.И. Овчаренко // Энтомологическое обозрение — **1982** — Т. 61. № 4. — С. 830–844.
115. **Олигер Т.И.** Пауки юго-восточного Приладожья / Т.И. Олигер — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, **2010** — 340 с.

116. **Паллас П.С.** Путешествие по разным провинциям Российской империи / П.С. Паллас — СПб.: Имп. Акад. наук, **1773** — 657 с.
117. **Пахоруков Н.М.** Характеристика комплексов пауков лесостепных биоценозов Южного Зауралья / Н.М. Пахоруков // Фауна и Экология Пауков СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1985** — С. 92–98.
118. **Переведенцев Ю.П.** Климатические условия и ресурсы. Температурный режим атмосферы / Ю.П. Переведенцев, Б.Г. Шерстюков, Н.В. Исмагилов // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009** — С. 100–120.
119. **Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко — М.: Наука, **1982** — 288 с.
120. **Питеркина Т.В.** Фауна и экология пауков глинистой полупустыни Северного Прикаспия : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Т.В. Питеркина — М., **2008** — 24 с.
121. **Подсосова Т.К.** Рельеф / Т.К. Подсосова // Природа Удмуртии — Ижевск: «Удмуртия», **1972** — С. 37–64.
122. **Полянин А.Б.** Пауки травяно-кустарничкового яруса некоторых биоценозов Ильменского заповедника / А.Б. Полянин, Н.М. Пахоруков // Фауна и Экология Пауков, Скорпионов и Ложноскорпионов СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1990** — С. 12–18.
123. **Присяжнюк В.Е.** Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Бюллетень Красной книги. Вып. 2. Ч. 2. / В.Е. Присяжнюк, А.В. Свиридов, А.Г. Ахундов, Н.Б. Никитский, А.В. Антропов — М.: Лаборатория Красной книги Всерос. науч.-исследовательского института охраны природы, **2004** — 512 с.
124. **Рысин И.И.** Водные ресурсы / И.И. Рысин // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009a** — С. 161–181.
125. **Рысин И.И.** Почвы и земельные ресурсы / И.И. Рысин // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009b** — С. 182–203.

126. **Рычагов Г.И.** Общая геоморфология / Г.И. Рычагов — М.: Наука, Изд-во МГУ, **2006** — 416 с.
127. **Рябикова Т.П.** Пауки-кругопряды сем. Araneidae юга Западной Сибири : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Т.П. Рябикова — Новосибирск, **1990** — 23 с.
128. **Рябикова Т.П.** О биотопическом размещении пауков-кругопрядов сем. Araneidae Барабы / Т.П. Рябикова // Фауна и Экология Пауков — Пермь: Пермский университет, **1995** — С. 57–60.
129. **Савченко Т.Н.** Применение методов кластерного анализа для обработки данных психологических исследований / Т.Н. Савченко // Экспериментальная психология — **2010** — Т. 3. № 2. — 67–85.
130. **Семкин Б.И.** Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств / Б.И. Семкин // Информационные методы в системах управления, измерения и контроля: докл. II Всесоюзного семинара — Владивосток, **1972** — С. 208–213.
131. **Сергеев М.Г.** Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии / М.Г. Сергеев — Новосибирск: Наука, **1986** — 237 с.
132. **Созонтов А.Н.** Первая находка Полосатой Аргиопы *Argiope bruennichi* (Aranei, Araneidae) в Удмуртской республике / А.Н. Созонтов // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2012a** — № 4. — С. 152–153.
133. **Созонтов А.Н.** Некоторые интересные в биогеографическом отношении находки пауков (Arachnida: Aranei) из Удмуртской Республики / А.Н. Созонтов // Проблемы прикладной и региональной географии. Материалы всеросс. научн.-практ. Конф. с междунар. участием — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», **2012b** — С. 247–252.
134. **Созонтов А.Н.** История и перспективы изучения пауков (Arachnida, Aranei) Удмуртской Республики / А.Н. Созонтов, В.И. Рощиненко // XIV съезд русского энтомологического о-ва: материалы съезда — СПб.: СПбГЛТУ, **2012** — С. 406.

135. **Созонтов А.Н.** Пауки (Arachnida: Aranei) Удмуртской республики: история и перспективы изучения / А.Н. Созонтов // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2013** — № 3. — С. 51–57.
136. **Созонтов А.Н.** Новые для фауны Удмуртской Республики виды пауков из Игринского района / А.Н. Созонтов, Е.С. Широбокова // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2014** — № 3. — С. 143–147.
137. **Созонтов А.Н.** Степные элементы в аранеофауне Удмуртской Республики / А.Н. Созонтов // Степи Северной Евразии: материалы VII Международного симпозиума — Оренбург: ИС УрО РАН, Печатный дом «Димур», **2015a** — С. 794–796.
138. **Созонтов А.Н.** Об особенностях распространения некоторых европейских видов пауков вблизи восточных границ их ареалов / А.Н. Созонтов // Наука Удмуртии — **2015b** — № 3 (73). — С.185–191.
139. **Созонтов А.Н.** Таксономические заметки о двух видах пауков рода *Tetragnatha* Latreille 1804 (Aranei, Tetragnathidae) / А.Н. Созонтов, С.Л. Есюнин // Зоологический Журнал — **2015** — Т. 94. № 3. — С. 311–319.
140. **Спасский С.А.** Определитель пауков Донской области / С.А. Спасский — Новочеркасск: Типография «Знание», **1925** — 62 с.
141. **Сычевская В.И.** Биологические наблюдения за пауками / В.И. Сычевская // Зап. большевск. биол. ст. — **1935** — № 7–8. — С. 173–190.
142. **Сычевская В.И.** Очерки по биологии пауков Средней Азии / В.И. Сычевская // Труды АН ТаджССР — **1954** — Т. 21. — С. 69–74.
143. **Танасевич А.В.** К изучению пауков (Aranei) Полярного Урала / А.В. Танасевич // Фауна и Экология Пауков СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1985** — С. 52–62.
144. **Триликаускас Л.А.** Некоторые данные по сезонной динамике, фенологии и биотопическому распределению двух видов пауков-волков (Aranei: Lycosidae) рода *Pardosa* в Буреинском заповеднике / Л.А. Триликаускас // Труды Государственного природного заповедника «Буреинский» — Хабаровск: МПРРФ, ДВО РАН, **2003** — С. 48–51.

145. **Триликаускас Л.А.** Жизненные циклы и динамика некоторых видов пауков-волков (*Aranei, Lycosidae*) в верховьях р. Буреи (Хабаровский край) / Л.А. Триликаускас // Евразийский Энтомологический Журнал — **2007** — Т. 6. № 4. — С. 365–372.
146. **Триликаускас Л.А.** Фауна и экология пауков верховий Буреи : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Л.А. Триликаускас — Новосибирск, **2008а** — 25 с.
147. **Триликаускас Л.А.** Структура населения пауков в лесных экосистемах Буреинского заповедника / Л.А. Триликаускас // Труды Государственного природного заповедника «Буреинский». Вып. 4 — Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, **2008б** — С. 36–44.
148. **Триликаускас Л.А.** Южные элементы и локальные эндемики в аранеофауне верховий р. Бурея (Хабаровский край) / Л.А. Триликаускас // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН — **2011** — № 2. — С. 49–59.
149. **Триликаускас Л.А.** О населении пауков окрестностей Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай) / Л.А. Триликаускас, С.М. Пономарева // Сибирский экологический журнал — **2013** — Т. 20. № 6. — С. 867–876.
150. **Триликаускас Л.А.** О населении пауков (*Arachnida: Aranei*) зарослей багульника болотного (*Ledum palustre* L.) в лиственничниках бореально-лесного пояса Буреинского заповедника / Л.А. Триликаускас // Вестник Томского государственного университета. Биология — **2014а** — № 1 (25). — С. 111–120.
151. **Триликаускас Л.А.** О некоторых сезонных аспектах населения пауков и сенокосцев (*Arachnida: Aranei, Opiliones*) в лиственничниках Тигирекского заповедника (Северо-Западный Алтай) / Л.А. Триликаускас // Вестник Томского государственного университета. Биология — **2014б** — № 4 (28). — С. 123–135.
152. **Триликаускас Л.А.** О поздневесеннем аспекте населения пауков (*Arachnida, Aranei*) и жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в хвойных лесах Юго-востока Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область) /

- Л.А. Триликаускас, Р.Ю. Дудко // Вестник Томского государственного университета. Биология — **2016** — № 2 (32). — С. 114–125.
153. **Тунева Т.К.** Географическое и биотопическое распределение пауков рода *Micaria* (Gnaphosidae) на Урале / Т.К. Тунева // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Мат-лы конф. молодых ученых, 19-23 Апр. 2004 г. — Екатеринбург: Академкнига, **2004** — С. 256–258.
154. **Тунева Т.К.** Биоразнообразие пауков сем. Gnaphosidae фауны Урала : автореф. дисс. ... канд. биол. н. / Т.К. Тунева — Екатеринбург, **2007** — 22 с.
155. **Тунева Т.К.** Разнообразие фауны и географическое распределение пауков-гнафозид (*Aranei*, Gnaphosidae) Урала / Т.К. Тунева, С.Л. Есюнин // Зоологический Журнал — **2008** — Т. 87. № 7. — С. 779–789.
156. **Тураева А.С.** Географические закономерности варьирования разнообразия и структуры фауны пауков Западной Сибири / А.С. Тураева // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных — Томск: Изд-во ТГУ, **2015** — С. 132–135.
157. **Тураева А.С.** Осенний аспект населения пауков (*Aranei*) Национального парка «Припышминские боры» / А.С. Тураева, С.Л. Есюнин // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле — **2015** — Т. 25. № 3. — С. 61–69.
158. **Тыщенко В.П.** Определитель пауков Европейской части СССР / В.П. Тыщенко — Л.: Изд-во ЛГУ, **1971** — 281 с.
159. **Удмуртская Республика: энциклопедия** — Ижевск: Удмуртия, **2000** — 800 с.
160. **Узенбаев С.Д.** Структура населения и сезонная динамика численности пауков герпетобия ельника зеленомошного / С.Д. Узенбаев // Фауна и Экология Пауков, Скорпионов и Ложноскорпионов СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1990** — С. 4–11.
161. **Ускова А.В.** О населении герпетобионтных пауков дубрав заповедника «Нургуш» / А.В. Ускова, А.Н. Созонтов, Л.Г. Целищева // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15

Апреля 2016 г., ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2016 — С. 142–145.

162. **Уточкин А.С.** Пауки рода *Xysticus* фауны СССР (определитель) (учебное пособие) / А.С. Уточкин — Пермь: Пермский университет, 1968 — 74 с.
163. **Уточкин А.С.** Дмитрий Евстратьевич Харитонов / А.С. Уточкин, К.Н. Бельтюкова // Вопросы арахноэнтомологии. Уч. зап. Пермского университета — 1971 — Вып. 249 — С. 3–10.
164. **Ухова Н.Л.** Пауки природного парка «Кондинские озера» / Н.Л. Ухова, С.Л. Есюнин // Вестник экологии и ландшафтоведения — 2009 — № 9. — С. 63–76.
165. **Харитонов Д.Е.** Каталог русских пауков / Д.Е. Харитонов — Л.: Изд-во АН СССР, 1932 — 206 с.
166. **Харитонов Д.Е.** Дополнение к каталогу русских пауков / Д.Е. Харитонов // Ученые записки Пермского университета — 1936 — Т.2. № 1. — С. 167–225.
167. **Харитонов Д.Е.** Новые формы пауков фауны СССР / Д.Е. Харитонов // Известия Естественно-научного института Молотовского государственного университета — 1946 — Т. 12. № 3. — С. 19–32.
168. **Харитонов Д.Е.** Обзор пауков семейства Dysderidae фауны СССР / Д.Е. Харитонов // Ученые записки Молотовского университета — 1956 — Т. 10. № 1. — С. 17–39.
169. **Харитонов Е.Д.** Создатель отечественной арахнологической школы. К столетию со дня рождения профессора Дмитрия Евстратьевича Харитонина (1896–1970) / Е.Д. Харитонина // Зоологический Журнал — 1997 — Т. 76. № 2. — С. 254–256.
170. **Целлариус А.Ю.** Видовой состав и биотопическое размещение герпетобионтных пауков заповедника Кивач (Карельская АССР) / А.Ю. Целлариус, В.В. Шорохов // Фауна и Экология Пауков СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, 1985 — С. 84–91.
171. **Чернов Ю.И.** Об использовании энтомологического кошения как метода количественного учета беспозвоночных / Ю.И. Чернов, Л.В. Руденская // Зоологический Журнал — 1970 — Т. 49. № 1. — С. 137–144.

172. **Чернов Ю.И.** Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов — М.: Мысль, **1975** — 222 с.
173. **Чернов Ю.И.** Тепловые условия и биота Арктики / Ю.И. Чернов // Экология — **1989** — № 2. — С. 49–57.
174. **Чернов Ю.И.** Биологическое разнообразие и климат / Ю.И. Чернов, Л.Д. Пенев // Успехи современной биологии — **1993** — Т. 113. № 5. — С. 515–531.
175. **Шадрин В.А.** Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии / В.А. Шадрин // Вестник Удмуртского университета. Биология — **1995** — № 3. — С. 104–115.
176. **Шадрин В.А.** Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия / В.А. Шадрин // Вестник Удмуртского университета. Биология — **1999** — Т. 5. № 2. — С. 13–33.
177. **Шадрин В.А.** Растительный покров природного парка «Шаркан»: особенности и уникальность, анализ и характеристика / В.А. Шадрин — Ижевск: Издательский центр «Удмуртский университет», **2016** — 168 с.
178. **Шанталинский К.М.** Климатические условия и ресурсы. Атмосферные осадки / К.М. Шанталинский, Б.Г. Шерстюков // География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие — Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», **2009** — С. 127–134.
179. **Шипова А.В.** Фенология паукообразных (Aranei, Opiliones) Нытвинского района Пермского края / А.В. Шипова, С.Л. Есюнин // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии — Пермь: ПГНИУ, **2015** — С. 86–90.
180. **Широбоков С.И.** Географическое положение, территории и границы Удмуртской АССР / С.И. Широбоков // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, **1972** — С. 7–8.
181. **Шитиков В.К.** Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R / В.К. Шитиков, С.Э. Мастицкий — Тольятти-Лондон, **2017** — 351 с. [Электронное издание] URL: <https://github.com/ranalytics/data-mining>

182. **Штернбергс М.Т.** Структура и динамика фауны пауков подстилки липняка снытевого резервата «Морицсала» / М.Т. Штернбергс // Фауна и экология паукообразных — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1979** — С. 54–59.
183. **Штернбергс М.Т.** Пауки (Aranei) напочвенного покрова и подстилки боров Латвии / М.Т. Штернбергс // Фауна и Экология Пауков СССР — Л.: Зоологический институт АН СССР, **1990** — С. 141–146.
184. **Agnarsson I.** Systematics: Progress in the study of spider diversity and evolution / I. Agnarsson, J.A. Coddington, M. Kuntner // Spider Research in the 21<sup>st</sup> Century: Trends and Perspectives — Manchester: Siri Scientific Press, **2013** — P. 58–111.
185. **Almquist S.** Swedish Araneae, part 1: families Atypidae to Hahniidae (Linyphiidae excluded) / S. Almquist // Insect systematics & evolution — **2005** — Supplement — P. 1–284.
186. **Almquist S.** Swedish Araneae, part 2: families Dictynidae to Salticidae / S. Almquist // Insect systematics & evolution — **2006** — Supplement — P. 285–601.
187. **Azarkina G.N.** Separation and distribution of *Xysticus cristatus* (Clerck, 1758) and *X. audax* (Schrank, 1803) in eastern Eurasia, with description of a new species from the mountains of central Asia (Aranei: Thomisidae) / G.N. Azarkina, D.V. Logunov // Arthropoda Selecta — **2001** — Vol. 9. № 2. — P. 133–150.
188. **Azarkina G.N.** *Aelurillus ater* (Kroneberg, 1875) and related species of jumping spiders in the fauna of Middle Asia and the Caucasus (Aranei: Salticidae) / G.N. Azarkina // Arthropoda Selecta — **2002** — Vol. 11. № 1. — P. 89–107.
189. **Azarkina G.N.** A check-list and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Area (West Siberia, Russia) / G.N. Azarkina, I.I. Lyubechanskii, L.A. Trilikauskas, R.Yu. Dudko, A.N. Bespalov, V.G. Mordkovich // Arthropoda Selecta — **2018** — Vol. 27. № 1. — P. 73–93.
190. **Bray J.R.** An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin / J.R. Bray, J.T. Curtis // Ecological Monographs — **1957** — Vol. 27. № 4. — P. 325–349

191. **Cardoso P.** The use of Arachnids (Class Arachnida) in biodiversity evaluation and monitoring of Natural Areas / P. Cardoso — Lisboa: Universidade de Lisboa, **2004** — 160+viii pp.
192. **Cardoso P.** Seasonality of spiders (Araneae) in Mediterranean ecosystems and its implications in the optimum sampling period / P. Cardoso, I. Silva, N.G. De Oliveira, A.R.M. Serrano // *Ecological Entomology* — **2007** — Vol. 32. № 5. — P. 516–526.
193. **Cardoso P.** Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders / P. Cardoso, S. Pekár, R. Jocqué, J.A. Coddington // *PLoS One* — **2011** — Vol. 6. № 6. Iss. e21710 — P. 1–10.
194. **Cardoso P.** A new frontier in biodiversity inventory: A proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity / P. Cardoso, F. Rigal, P.A.V. Borges, J.C. Carvalho // *Methods in Ecology and Evolution* — **2014** — Vol. 5. № 5. — P. 452–461.
195. **Cera I.** Seasonal activity of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) in coastal dune habitats at Akmensrags-Ziemupe Nature Reserve, Latvia / I. Cera, V. Spunģis // *Environmental and Experimental Biology* — **2011** — Vol. 9. — P. 91–97.
196. **Chao A.** Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size / A. Chao, L. Jost // *Ecology* — **2012** — Vol. 93. № 12. — P. 2533–2547.
197. **Chao A.** Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies / A. Chao, N.J. Gotelli, T.C. Hsieh, E.L. Sander, K.H. Ma, R.K. Colwell, A.M. Ellison // *Ecological Monographs* — **2014** — Vol. 84. № 1. — P. 45–67.
198. **Clausen I.H.S.** The use of spiders (Araneae) as ecological indicators / I.H.S. Clausen // *The journal of the British Arachnological Society* — **1986** — Vol. 7. № 3. — P. 83–86.
199. **Coddington J.A.** Undersampling bias: The null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys / J.A. Coddington, I. Agnarsson, J.A. Miller, M. Kuntner, G. Hormiga // *Journal of Animal Ecology* — **2009** — Vol. 78. № 3. — P. 573–584.

200. **De Caceres M.** Association between species and groups of sites: indices and statistical inference / M. De Caceres, P. Legendre // *Ecology* — **2009** — Vol. 90. № 12. — P. 3566–3574.
201. **De Caceres M.** Improving indicator species analysis by combining group of sites / M. De Caceres, P. Legendre, M. Moretti // *Oikos* — **2010** — Vol. 119. № 10. — P. 1674–1686.
202. **De Caceres M.** Using species combinations in indicator value analysis / M. De Caceres, P. Legendre, S.K. Wisser, L. Brotons // *Methods in Ecology and Evolution* — **2012** — Vol. 3. № 6. — P. 973–982.
203. **De Caceres M.** How to use the `indicspecies` package (ver. 1.7.1) / M. De Caceres — [Электронный ресурс] URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/vignettes/indicspeciesTutorial.pdf> (updated: 2 Dec **2013**)
204. **Devictor V.** Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world / V. Devictor, D. Mouillot, C. Meynard, F. Jiguet, W. Thuiller, N. Mouquet // *Ecology Letters* — **2010** — Vol. 13. № 8. — P. 1030–1040.
205. **Dufrêne M.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach / M. Dufrêne, P. Legendre // *Ecological Monographs* — **1997** — Vol. 67. № 3. — P. 345–366.
206. **Engelmann H.D.** Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden / H.D. Engelmann // *Pedobiologia (Jena)* — **1978** — Vol. 18. № 5–6. — P. 378–380.
207. **Esyunin S.L.** Distribution and assemblage classification of spiders of the East European oak forest (Arachnida, Aranei) / S.L. Esyunin, L.D. Penev, S.I. Golovatch // *Arthropoda Selecta* — **1994** — Vol. 3. № 3–4. — P. 67–98.
208. **Esyunin S.L.** Remarks on the Ural spider fauna, 4. New records of spider species (excluding Linyphiidae) from the Urals (Arachnida Aranei) / S.L. Esyunin, V.E. Efimik // *Arthropoda Selecta* — **1995** — Vol. 4. № 1. — P. 71–91.
209. **Esyunin S.L.** Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals / S.L. Esyunin, V.E. Efimik — Moscow: KMK Scientific Press Ltd, **1996** — 229 pp.

210. **Esyunin S.L.** Fauna diversity and geographical distribution of wolf-spiders (Aranei, Lycosidea) in the Urals / S.L. Esyunin, V.E. Efimik // Zoologicheskii zhurnal — **2000** — Vol. 79. № 5. — P. 545–547
211. **Esyunin S.L.** On the spider (Aranei) fauna of the Pechoro-Ilychskiy Reserve (North Urals), with the description of a new *Agroeca* species (Liocraniidae) / S.L. Esyunin, D.K. Kazantsev // Arthropoda Selecta — **2007** — Vol. 16. № 4. — P. 245–250.
212. **Esyunin S.L.** On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Kirov Area, Russia / S.L. Esyunin, A.M. Laetin, L.G. Tselishcheva, A.N. Lyapunov, A.V. Tiunov // Arthropoda Selecta — **2011** — Vol. 20. № 4. — P. 283–318.
213. **Foelix R.F.** Biology of Spiders. 3<sup>rd</sup> ed. / R.F. Foelix — Oxford: Oxford University Press, **2011** — 419 + viii pp.
214. **Fomichev A.A.** A new species of *Alopecosa* Simon, 1885 (Araneae, Lycosidae) from the Altai Mountains (South Siberia, Russia) / A.A. Fomichev, D.V. Logunov // Zootaxa — **2015** — Vol. 4013. — P. 588–593.
215. **Gallè R.** Functioning of ecotones. Spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations / R. Gallè, O. Kanizsai, V. Ács, B. Molnár // Polish Journal of Ecology — **2014** — Vol. 62. № 4. — P. 815–820.
216. **Grimm U.** Die Gnaphosidae Mitteleuropas (Arachnida, Araneae) / U. Grimm — Hamburg & Berlin: Paul Parey Verlag, **1985** — 318 pp.
217. **Hammer Ø.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P. Ryan // Palaeontologia Electronica — **2001** — Vol. 4. № 1. — P. 1–9.
218. **Hammer Ø.** PAST: PAleontological STatistics. Version 3.20. Reference manual / Ø. Hammer — Oslo: Natural History Museum University of Oslo, **2018** — 262 pp.
219. **Hänggi A.** Habitats of Central European Spiders / A. Hänggi, E. Stoeckli, W. Nentwig — Neuchâtel: CSCF, **1995** — 459 pp.
220. **Heimer S.** Spinnen Mitteleuropas: ein Bestimmungsbuch / S. Heimer, W. Nentwig — Hamburg & Berlin: Paul Parey Verlag, **1991** — 543 pp.

221. **van Helsdingen P.J.** Araneae. Fauna Europaea. Database. Version 2017.1 / P.J. van Helsdingen — [Электронный ресурс] URL <http://www.european-arachnology.org> (updated: Jan 2017)
222. **Hepner M.** Morphological separation of the central European *Trochosa* females (Araneae, Lycosidae) / M. Hepner, N. Milasowszky // Arachnologische Mitteilungen — **2006a** — Vol. 31. — P. 1–7.
223. **Hepner M.** A new feature for the separation of *Trochosa spinipalpis* and *T. terricola* males (Araneae, Lycosidae) / M. Hepner, N. Milasowszky // Arachnologische Mitteilungen — **2006b** — Vol. 32. — P. 11–12.
224. **Horváth R.** Edge effect on weevils and spiders / R. Horváth, T. Magura, G. Péter, B. Tóthmérész // Web Ecology — **2002** — Vol. 3. — P. 43–47.
225. **Hsieh T.C.** iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers) / T.C. Hsieh, K.H. Ma, A. Chao // Methods in Ecology and Evolution — **2016** — Vol. 7. № 12. — P. 1451–1456.
226. **Huhta V.** Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests / V. Huhta // Annales Zoologici Fennici — **1965** — Vol. 2. № 4. — P. 260–308.
227. **Huhta V.** Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning / V. Huhta // Annales Zoologici Fennici — **1971** — Vol. 8. № 4. — P. 483–542.
228. **Koponen S.** Spider fauna and diversity at northern latitudes in Europe / S. Koponen // Euroasian Entomological Journal — **2012** — Vol. 11. Suppl. 1. — P. 53–58.
229. **Kovblyuk N.M.** A review of the spider genus *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 in Crimea (Ukraine) and adjacent areas (Araneae, Gnaphosidae) / N.M. Kovblyuk, Z.A. Kastygina, M.M. Omelko // Zookeys — **2012** — Vol. 205. — P. 59–89.
230. **Kronstedt T.** Separation of two species standing as *Alopecosa aculeata* (Clerck) by morphological, behavioural and ecological characters, with remarks on related species in the pulverulenta group (Araneae, Lycosidae) / T. Kronstedt // Zoologica Scripta — **1990** — Vol. 19. № 2. — P. 203–225.

231. **Kronstedt T.** The identity of *Pardosa alacris* (C. L. Koch 1833) (Arachnida; Araneae: Lycosidae) / T. Kronstedt // *Senckenbergiana Biologica* — **1992** — Vol. 72. — P. 179–182.
232. **Kronstedt T.** A new species in the *Pardosa lugubris* group from Central Europe / T. Kronstedt // *Spixiana* — **1999** — Vol. 22. № 1. — P. 1–11.
233. **Laxmann E.** *Novae Insectorum Species* / E. Laxmann // *Novi Commentarii Acad. Sci. Petropol.* — **1770** — Vol. 14. № 1. — P. 597–604 + Tab. XXIV–XXV.
234. **Le Peru B.** The spiders of Europe, a synthesis of data. Vol. 1: Atypidae to Theridiidae / B. Le Peru // *Mémoires la Société Linnéenne de Lyon* — **2011** — № 2. — P. 1–522.
235. **Locket G.H.** *British spiders. Vol. I* / G.H. Locket, A.F. Millidge — London: Ray Society, **1951** — 310 pp.
236. **Locket G.H.** *British spiders. Vol. II* / G.H. Locket, A.F. Millidge — London: Ray Society, **1953** — 449 pp.
237. **Locket G.H.** *British spiders. Vol. III* / G.H. Locket, A.F. Millidge, P. Merrett — London: Ray Society, **1974** — 315 pp.
238. **Logunov D.V.** Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae) / D.V. Logunov, Yu.M. Marusik — Moscow: KMK Scientific Press Ltd, **2000** — 299 pp.
239. **Logunov D.V.** A revision of the genus *Yllenus* Simon, 1868 (Arachnida, Araneae, Salticidae) / D.V. Logunov, Yu.M. Marusik — Moscow: KMK Scientific Press Ltd, **2003** — 167 pp.
240. **Logunov D.V.** Two new genera and species of Euophryinae (Aranei: Salticidae) from SE Asia / D.V. Logunov, G.N. Azarkina // *Arthropoda Selecta* — **2008** — Vol. 17. № 1–2. — P. 111–115.
241. **Marusik Yu.M.** Spiders (Araneae) from the Altai area, Southern Siberia / Yu.M. Marusik, H. Hippa, S. Koponen // *Acta Zoologica Fennica* — **1996** — Vol. 201. — P. 11–45.
242. **Marusik Yu.M.** Spiders of Tuva, South Siberia / Yu.M. Marusik, D.V. Logunov, S. Koponen — Magadan: IBPN FEB RAS, **2000** — 252 pp.

243. **Marusik Yu.M.** Diversity of spiders in boreal and arctic zones / Yu.M. Marusik, S. Koponen // *The Journal of Arachnology* — **2002** — Vol. 30. № 2. — P. 205–210.
244. **Marusik Yu.M.** A new species of *Tetragnatha* Latreille, 1804 (Aranei: Tetragnathidae) from western Kazakhstan / Yu.M. Marusik // *Arthropoda Selecta* — **2010** — Vol. 19. № 3. — P. 199–202.
245. **Marusik Yu.M.** On the synonymy of *Tetragnatha qiuae* (Aranei: Tetragnathidae) / Yu.M. Marusik, K.G. Mikhailov, E.A. Kuzmin // *Arthropoda Selecta* — **2015** — Vol. 24. № 4. — P. 443–444.
246. **Meek B.** The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity / B. Meek, D. Loxton, T. Sparks, R. Pywell, H. Pickett, M. Nowakowski // *Biological Conservation* — **2002** — Vol. 106. № 2. — P. 259–271.
247. **Meynard C.N.** Beyond taxonomic diversity patterns: How do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? / C.N. Meynard, V. Devictor, D. Mouillot, W. Thuiller, F. Jiguet, N. Mouquet // *Global Ecology and Biogeography* — **2011** — Vol. 20. № 6. — P. 893–903.
248. **Mikhailov K.G.** Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union / K.G. Mikhailov — Moscow: Zoological museum of the Moscow State University, **1997** — 416 pp.
249. **Mikhailov K.G.** The spider genus *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei: Clubionidae) in the fauna of the former USSR: 2003 update / K.G. Mikhailov // *Arthropoda Selecta* — **2003** — Vol. 11. № 4. — P. 283–317.
250. **Mikhailov K.G.** The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist / K.G. Mikhailov // *Arthropoda Selecta* — **2013a** — Suppl. № 3. — P. 1–262.
251. **Mikhailov K.G.** Advances in the study of the spider (Aranei) fauna of Russia and adjacent regions: a 2011 update / K.G. Mikhailov // *Arthropoda Selecta* — **2013b** — Vol. 22. № 1. — P. 47–53.

252. **Mikhailov K.G.** Advances in the study of the spider fauna (Aranei) of Russia and adjacent regions: a 2015 update / K.G. Mikhailov // *Vestnik Zoologii* — **2016** — Vol. 50. № 4. — P. 309–320.
253. **Mouillot D.** A comparison of species diversity estimators / D. Mouillot, A. Lepretre // *Researches on Population Ecology* — **1999** — Vol. 41. № 2. — P. 203–215.
254. **Murcia C.** Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation / C. Murcia // *Trends in Ecology & Evolution* — **1995** — Vol. 10. № 2. — P. 58–62.
255. **Nahmani J.** Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals / J. Nahmani, J.P. Rossi // *Comptes Rendus – Biology* — **2003** — Vol. 326. № 3. — P. 295–303.
256. **Nahmani J.** Does changing the taxonomical resolution alter the value of soil macroinvertebrates as bioindicators of metal pollution? / J. Nahmani, P. Lavelle, J.P. Rossi, // *Soil Biology and Biochemistry* — **2006** — Vol. 38. № 2. — P. 385–396.
257. **Nentwig W.** Araneae – Spiders of Europe. Version 01.**2018** / W. Nentwig, T. Blick, D. Gloor, A. Hänggi, C. Kropf — [Электронный ресурс] URL: <https://araneae.nmbe.ch> (updated: 26.05.**2018**)
258. **Niemelä J.** Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: An international comparison / J. Niemelä, D.J. Kotze, S. Venn, L.D. Penev, I. Stoyanov, J. Spence, D. Hartley, E. Montes de Oca // *Landscape Ecology* — **2002** — Vol. 17. № 5. — P. 387–401.
259. **Pajunen T.** *Walckenaeria furcillata* (Menge, 1869) and *Walckenaeria lepida* (Kulczynski, 1885) in Finland (Araneae, Linyphiidae) / T. Pajunen, S. Koponen, M.I. Saaristo, R.A. Väisänen // *Memoanda Soc. Fauna Flora Fennica* — **2009** — Vol. 85. — P. 79–85.
260. **Palmgren P.** Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvarminne Zoological Station, Finland / P. Palmgren // *Commentationes Biologicae* — **1972** — Vol. 52. — P. 1–133.

261. **Penev L.D.** Qualitative and Quantitative Spatial Variation in Soil Wire-Worm Assemblages in Relation to Climatic and Habitat Factors / L.D. Penev // *Oikos* — **1992** — Vol. 63. № 2. — P. 180–192.
262. **Penev L.D.** Species diversity versus species composition in relation to climate and habitat variation: a case study on spider assemblages (Aranei) of the East European oak forests / L.D. Penev, S.L. Esyunin, S.I. Golovatch // *Arthropoda Selecta* — **1994** — Vol. 3. № 1–2. — P. 65–99.
263. **Penev L.D.** Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept / L.D. Penev // *Annales Zoologici Fennici* — **1996** — Vol. 33. — P. 49–63.
264. **Penev L.D.** Concrete Biotas-a Neglected Concept in Biogeography? / L.D. Penev // *Global Ecology and Biogeography Letters* — **1997** — Vol. 6. № 2. — P. 91.
265. **Platnick N.I.** Dimensions of biodiversity: targeting megadiverse groups / N.I. Platnick // *The Living Planet in Crisis – Biodiversity Science and Policy* — New York: Columbia University Press, **1999** — P. 33–52.
266. **Platnick N.I.** Spider systematics: past and future / N.I. Platnick, R.J. Raven // *Zootaxa* — **2013** — Vol. 3683. № 5. — P. 595–600.
267. **Platnick N.I.** The World Spider Catalog. Version 15.0 / N.I. Platnick — [Электронный ресурс] URL: <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog> (updated: Jul **2014**)
268. **Podani J.** Detecting indicator species: some extensions of IndVal measure / J. Podani, B. Csányi // *Ecological Indicators* — **2010** — Vol. 10. — P. 1119–1124.
269. **Roberts D.V.** Package «labdsv» / D.V. Roberts — [Электронный ресурс] URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf> (updated: 24 Jan **2016**)
270. **Sacher P.** Zur Arealerweiterung von *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae) in Deutschland – wie genau sind unsere fruhen Oaten? / P. Sacher // *Arachnologische Mitteilungen* — **2001** — Vol. 22. — P. 1–10.

271. **Samu F.** Regional variations in agrobiont composition and agrobiont life history of spiders (Araneae) within Hungary / F. Samu, C. Szinetár, É Szita, K. Fetykó, D. Neidert // *Arachnologische Mitteilungen* — **2011** — Vol. 40. — P. 105–109.
272. **Schmitz O.J.** Behaviorally Mediated Trophic Cascades: Effects of Predation Risk on Food Web Interactions / O.J. Schmitz, A.P. Beckerman, K.M. O'Brien // *Ecology* — **1997** — Vol.78. № 6. — P. 1388–1399.
273. **Scott A.G.** Epigeic spiders as ecological indicators of conservation value for peat bogs / A.G. Scott, G.S. Oxford, P.A. Selden // *Biological Conservation* — **2006** — Vol. 127. № 4. — P. 420–428.
274. **Šestáková A.** A revision of the Holarctic genus *Larinioides* Caporiacco, 1934 (Araneae: Araneidae) / A. Šestáková, Yu.M. Marusik, M.M. Omelko // *Zootaxa* — **2014** — Vol. 3894. № 1. — P. 61–82.
275. **Sozontov A.N.** On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Udmurt Republic / A.N. Sozontov, S.L. Esyunin // *Arthropoda Selecta* — **2012** — Vol. 21. № 1. — P. 85–95.
276. **Sozontov A.N.** On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the «Ust'-Belsk» Natural Park and its vicinities / A.N. Sozontov, S.L. Esyunin // *Arthropoda Selecta* — **2014** — Vol. 23. № 3. — P. 301–310.
277. **Sozontov A.N.** The distribution specificity of some European spider species near the eastern limits of their ranges / A.N. Sozontov // 29<sup>th</sup> European Congress of Arachnology (24–28 August, 2015, Brno, Czech Republic). Programme and Abstracts — Brno: Masaryk University; the Czech Arachnological Society, **2015** — P. 155.
278. **StatSoft, Inc.** **Электронный учебник по статистике** — Москва: StatSoft, **2012** [Электронный ресурс] URL: <http://statsoft.ru/home/textbook/default.htm> (дата обращения: 27.05.2018)
279. **Sturges H.A.** The choice of a class interval / H.A. Sturges // *Journal of the American Statistical Association* — **1926** — Vol. 21. № 153. — P. 65–66.
280. **Tanasevitch A.V.** On some Palaearctic species of the spider genus *Agyneta* Hull, 1911, with description of four new species (Aranei: Linyphiidae) / A.V. Tanasevitch // *Arthropoda Selecta* — **2000** — Vol. 8. № 3. — P. 201–213.

281. **Tanasevitch A.V.** Linyphiid Spiders of the World [Электронный ресурс] URL:<http://old.cepl.rssi.ru/bio/tan/linyphiidae/> (дата обращения: 1.01.2016).
282. **Terhivuo J.** Increased number of observations and notes of offspring production in the invasive orb-web spider *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772) (Araneae; Araneidae) in Finland / J. Terhivuo, N.R. Fritzén, S. Koronen, T. Pajunen // Memoanda Soc. Fauna Flora Fennica — **2011** — Vol. 87. — P. 95–101.
283. **Töpfer-Hofmann G.** Cryptic species and behavioural isolation in the *Pardosa lugubris* group (Araneae, Lycosidae), with description of two new species / G. Töpfer-Hofmann, D. Cordes, O.V. Helversen // The journal of the British Arachnological Society — **2000** — Vol. 11. № 7. — P. 257–274.
284. **Trilikauskas L.A.** New records of the Linyphiid spiders from the Bureinsky Nature Reserve, Khabarovsk Province, Russian Far East (Arachnida: Arani: Linyphiidae) / L.A. Trilikauskas, A.V. Tanasevitch // Arthropoda Selecta — **2005** — Vol. 14. № 4. — P. 339–345.
285. **Trilikauskas L.A.** A new species of wolf-spider (*Alopecosa ogorodica* sp.n.) from the Russian Mountain Altai with remarks on *Arctosa meitanensis* Yin et al., 1993 (Araneae: Lycosidae) / L.A. Trilikauskas, G.N. Azarkina // Zootaxa — **2014** — Vol. 3856. № 3. — P. 443–450.
286. **Tuneva T.K.** Review of the family Gnaphosidae in the Ural fauna (Aranei). 5. Genera *Micaria* Westring, 1851 and *Arboricaria* Bosmans, 2000 / T.K. Tuneva // Arthropoda Selecta — **2007** — Vol. 15. № 3. — P. 229–250.
287. **Turnbull A.L.** Ecology of the true spiders (Araneomorphae) / A.L. Turnbull // Annual Review of Entomology — **1973** — Vol. 18. — P. 305–348.
288. **Uetz G.W.** Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders / G.W. Uetz, J.D. Unzicker // The Journal of Arachnology — **1975** — Vol. 3. № 2. — P. 101–112.
289. **Wagner W.** Copulationsorgane des Mannchens als Criterium für die Systematik der Spinnen / W. Wagner // Horae Societatis Entomologicae Rossicae — **1888** — Vol. 22. — P. 3–132.
290. **Wise D.H.** Spiders in ecological webs / D.H. Wise — New York, NY: Cambridge University Press, **1993** — 328+xiii pp.

291. **WSC**. World spider catalogue. Natural History Museum Bern. Version 19.0  
[Электронный ресурс] URL: <https://wsc.nmbe.ch/> (updated: 24.05.2018)
292. **Wu J.** Ecological Dynamics in Fragmented Landscapes / J. Wu // Princeton  
Guide to Ecology — Princeton: Princeton University Press, 2009 — P. 438–444.
293. **Wunderlich J.** Beschreibung der bisher unbekanntten Spinnen-Art *Clubiona  
pseudoneglecta* der Familie der Sackspinnen aus Deutschland (Arachnida:  
Araneae: Clubionidae) / J. Wunderlich // Entomologische Zeitschrift — 1994  
— Vol. 104. — P. 157–160.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

## Справки о внедрении результатов диссертационного исследования

**МИНОБРНАУКИ РОССИИ**  
**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение**  
**высшего образования**  
**«Удмуртский государственный университет»**  
 (ФГБОУ ВО «УдГУ», УдГУ, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»)

**Институт естественных наук**

426034, г. Ижевск  
 Университетская, 1  
 (корпус 1)  
 тел. (3412) 916431

«30» мая 2018 г.

5 № 03/05-18

**Справка о внедрении**

Результаты диссертационного исследования А.Н. Созонтова на тему «Фауна и экология пауков (Aranei) Удмуртской Республики: разнообразие, биотопическое распределение, структура населения» используются в рамках образовательной программы бакалавриата (направление 06.03.01 «биология») при проведении учебных курсов кафедры ботаники, зоологии и биоэкологии по дисциплинам «зоология» (тема 2.12 «Хелищеровые») и «биогеография» (тема 6.2 «Животный мир Удмуртии»).

30 мая 2018 г.

Директор ИЕН УдГУ



*[Handwritten signature]*  
 /А.Ф. Кудрявцев/

подпись *[Handwritten signature]*  
 верна: ведущий документовед  
 отдела делопроизводства



*[Handwritten signature]* Мурина И.М.

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ  
РЕСУРСОВ И ОХРАНЫ  
ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ  
УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ



УДМУРТ ЭЛЬКУНЫСЬ  
ИНКУАЗЬ ВАНЁСЪЁЪЯ НО  
КОТЫРЫСЬ УЛОСЭЗ УТЁНЪЯ  
МИНИСТЕРСТВО

426051, г. Ижевск, ул. М. Горького, 73/1, тел./факс (3412) 90-10-62 E-mail: mpr@minpriroda-udm.ru

25.05.2018 № 01/1-18/5230

на \_\_\_\_\_

Созонтову Артему Николаевичу

### Справка о внедрении

А.Н. Созонтовым в 2011–2015 гг. проводились полевые исследования с целью определения численности и распространения пауков (включая редкие и нуждающиеся в охране виды) на территории Удмуртской Республики, в том числе на особо охраняемых природных территориях федерального (Национальный парк «Нечкинский») и регионального значения (Природный парк «Шаркан», Природный парк «Усть-Бельск», Памятник природы «Гора Байгурезь» и др.).

Результаты работы вошли в отчеты, а также представлены в коллективной монографии о редких и находящихся под угрозой исчезновения видах растений и животных «Красная книга Удмуртской Республики» (Чебоксары: «Перфектум», 2012 г.).

Первый заместитель министра



П.Ф. Безматерных

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ  
И ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Департамент государственной политики  
и регулирования в сфере охраны  
окружающей среды

Федеральное государственное  
бюджетное учреждение  
«Национальный парк  
«Нечкинский»

---

427413 Удмуртская Республика, Воткинский р-н, п. Новый,  
ул. Костоватовская, 1 тел – факс (34145) 72-113  
E-mail: [Nechkinsky@udm.net](mailto:Nechkinsky@udm.net)  
[Nechkinskij@mail.ru](mailto:Nechkinskij@mail.ru)

№ 2 от 25 мая 2018 г.

Справка.

А.Н. Созонтовым в период с 2007 по 2012 гг. велись исследования пауков Национального парка «Нечкинский». Опубликованные им данные и предоставленные списки вошли в отчеты Национального парка (Летопись природы).

Директор



С.В. Машкин

## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

## Кадастр пауков Удмуртской Республики

## Agelenidae C. L. Koch, 1837

1. *Agelena labyrinthica?* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голышурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

**Примечание:** Обнаружена одна неполовозрелой особь, относящаяся к роду *Agelena*, её идентификация до вида по морфологическим признакам невозможна. Однако, в соответствии с литературными данными, из представителей этого рода только *Agelena labyrinthica* (Clerck, 1757) теоретически может встречаться на такой широте.

2. *Tegenaria domestica* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** космополитный.

**Распространение в УР:** Яр (3), Ст. Зятцы (16), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

## Anyphaenidae Bertkau, 1878

3. *Anyphaena accentuata* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Докша (30), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса.

## Araneidae Clerck, 1757

4. *Aculepeira ceropegia* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Шаркан (23), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Ст. Утчан (46), Голышурма (48).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов.

5. *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Дулесово (42), Крымская Слудка (45), Голышурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, открытые берега рек, неотапливаемые помещения.

6. *Araneus alsine* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, краткопойменные остепненные луга, опушки лиственных лесов, садово-огородные агроценозы.

7. *Araneus angulatus* Clerck, 1757

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Красногорское (10), Селты (15), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Поршур (38), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, темнохвойно-липовые леса, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

#### 8. *Araneus diadematus* Clerck, 1757

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Байсары (49), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, ольшаники по берегам рек, неотапливаемые помещения.

Упоминания в публикациях других авторов: Круликовский, 1909; Зубко, Рощиненко, 1981.

#### 9. *Araneus marmoreus* Clerck, 1757

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Поршур (38), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Крымская Слудка (45), Ст. Утчан (46), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

#### 10. *Araneus nordmanni* (Thorell, 1870)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

#### 11. *Araneus quadratus* Clerck, 1757

**Тип ареала:** дизъюнктивный температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), М. Пурга (39), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

#### 12. *Araneus saevus* (L. Koch, 1872)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Кез (7).

**Заселяемые биотопы:** неотапливаемые помещения.

#### 13. *Araneus sturmi* (Hahn, 1831)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Докша (30).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

14. *Araniella proxima* (Kulczyński, 1885)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Ст. Утчан (46), Байсары (49), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, сосновые леса, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, залесненные верховые болота, неотапливаемые помещения.

15. *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772)

**Тип ареала:** транспалеарктический дизъюнктивный суббореально-субтропический.

**Распространение в УР:** Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, опушки лиственных и сосновых лесов.

16. *Cercidia prominens* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Биостанция «Сива» (34), Нечкино (Закамье) (41), Крымская Слудка (45), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, открытые верховые болота.

17. *Cyclosa conica* (Pallas, 1772)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Бармашур (2), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Новый (36), Крымская Слудка (45), Ст. Утчан (46), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, неотапливаемые помещения.

18. *Cyclosa oculata* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Крымская Слудка (45), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, опушки сосновых лесов.

19. *Gibbaranea omoeda* (Thorell, 1870)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

**Примечание:** для фауны региона вид приводится на основании литературных данных. В ходе наших исследований вид не обнаружен.

20. *Hypsosinga heri* (Hahn, 1831)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота, залесненные верховые болота.

21. *Hypsosinga pygmaea* (Sundevall, 1831)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, открытые верховые болота, залесненные верховые болота.

22. *Hypsosinga sanguinea* (C. L. Koch, 1844)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

23. *Larinioides cornutus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Сергино (6), Чутырь (14), Шаркан (23), Воложка (27), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

24. *Larinioides ixobolus* (Thorell, 1873)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, склоновые остепненные луга, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

25. *Larinioides patagiatus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Варни (12), Чутырь (14), Шаркан (23), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

26. *Larinioides sclopetarius* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

27. *Leviellus stroemi* (Thorell, 1870)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Новый (36), М. Пурга (39).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, неотопливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

28. *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

29. *Neoscona adianta* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48), Шигнанда (51), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

30. *Nuctenea silvicultrix* (C.L. Koch, 1835)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** опушки смешанных лесов.

31. *Singa hamata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Крымская Слудка (45), Пирогово (47), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

32. *Singa nitidula* C.L. Koch, 1844

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

### Clubionidae Wagner, 1887

33. *Clubiona caerulescens* L. Koch, 1867

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Сельчка (17), Соколовка (44), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, темнохвойно-липовые леса, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов.

34. *Clubiona diversa* O.P.-Cambridge, 1862

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные разнотравные луга.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

35. *Clubiona frisia* Wunderlich & Schuett, 1995

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

36. *Clubiona germanica* Thorell, 1871

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы.

37. *Clubiona lutescens* Westring, 1851

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

38. *Clubiona neglecta* O.P.-Cambridge, 1862

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Воложка (27), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Байсары (49).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных и сосновых лесов, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

39. *Clubiona pallidula* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов.

40. *Clubiona phragmitis* C. L. Koch, 1843

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

41. *Clubiona pseudoneglecta* Wunderlich, 1994

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

42. *Clubiona reclusa* O.P.-Cambridge, 1863

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, залесненные верховые болота.

43. *Clubiona similis* L. Koch, 1867

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

44. *Clibiona stagnatilis* Kulczynski, 1897

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Ст. Утчан (46), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, краткопойменные остепненные луга, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

45. *Clubiona subsultans* Thorell, 1875

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), 16 км Як-Бодьинского тракта (20), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, залесненные верховые болота.

46. *Clubiona trivialis* C. L. Koch, 1843

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

**Примечание:** для фауны региона вид приводится на основании литературных данных. В ходе наших исследований вид не обнаружен.

## Dictynidae O. Pickard-Cambridge, 1871

47. *Archaeodictyna* sp.

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51).

**Примечание:** в сборах студентов под руководством М.Н. Загуменова из Шигнанды (Каракулинский р-н) без указания биотопа обнаружена одна неполовозрелая особь *Archaeodictyna* sp. Исходя из видового состава сопредельных регионов, наиболее вероятно, что особь относится к виду *Archaeodictyna consecuta* (O. Pickard-Cambridge, 1872).

48. *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чернушка (18), Воложка (27), Биостанция «Сива» (34), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, старичные озера.

Упоминания в публикациях других авторов: Круликовский, 1909; Зубко, Роциненко, 1981.

49. *Argenna subnigra* (O.P.-Cambridge, 1861)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Хохряки (28), Голюшурма (48), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

50. *Argenna patula* (Simon, 1874)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

51. *Brigittea latens* (Fabricius, 1775)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Гольяны (Закамье) (32).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

52. *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Воложка (27), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Соколовка (44), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

53. *Dictyna major* Menge, 1869

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

54. *Dictyna pusilla* Thorell, 1856

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

55. *Dictyna uncinata* Thorell, 1856

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, открытые берега рек.

56. *Emblyna annulipes* (Blackwall, 1846)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** опушка лиственного леса.

57. *Hackmania prominula* (Tullgren, 1948)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, склоновые остепненные луга.

58. *Lathys heterophthalma* Kulczyński, 1891

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Сельчка (17).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

59. *Mastigusa arietina* (Thorell, 1871)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, склоновые остепненные луга, ольшаники по берегам рек.

Eresidae     C. L. Koch, 1845

60. *Eresus kollari* Rossi, 1846

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Гольяны (Закамье) (32).

**Заселяемые биотопы:** опушки соснового леса и псаммофитные пустоши.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, 2001.

**Примечание:** редкий вид, внесенный в Красную книгу УР (Адаховский и др., 2012), в ходе исследований не обнаружен. Информация о его распространении приводится на основании данных Т.Л. Зубко (2001) и Д.А. Адаховского (устное сообщение).

Eutichuridae     Lehtinen, 1967

61. *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

62. *Cheiracanthium oncognathum* Thorell, 1871

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

63. *Cheiracanthium pennyi* O. Pickard-Cambridge, 1873

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

Gnaphosidae     Rosock, 1898

64. *Berlandina cinerea* (Menge, 1872)

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

65. *Callilepis nocturna* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов.

66. *Drassodes lapidosus* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

**Примечание:** для фауны региона вид приводится на основании литературных данных. В ходе наших исследований вид не обнаружен.

67. *Drassodes pubescens* (Thorell, 1856)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

68. *Drassodes villosus* (Thorell, 1856)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Вавож (24), Хохряки (28), Крымская Слудка (45), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, открытые берега рек, отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

69. *Drassyllus lutetianus* (L. Koch, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Бима (43), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесенные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

70. *Drassyllus praeficus* (L. Koch, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

71. *Drassyllus pusillus* (C. L. Koch, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

72. *Gnaphosa lugubris* (C. L. Koch, 1839)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

73. *Gnaphosa montana* (L. Koch, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), Вавож (24), Новый (36), М. Пурга (39).

**Заселяемые биотопы:** неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

74. *Haplodrassus cognatus* (Westring, 1861)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, елово-пихтовые леса.

75. *Haplodrassus moderatus* (Kulczyński, 1897)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга.

76. *Haplodrassus pseudosignifer* Marusik, Hippa & Koronen, 1996

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

77. *Haplodrassus signifer* (C. L. Koch, 1839)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

78. *Haplodrassus silvestris* (Blackwall, 1833)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, темнохвойно-липовые леса.

79. *Haplodrassus soerenseni* (Strand, 1900)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Бима (43), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесенные верховые болота.

80. *Haplodrassus umbratilis* (L. Koch, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Бима (43), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, ольшаники по берегам рек.

81. *Micaria aenea* Thorell, 1871

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

82. *Micaria formicaria* (Sundevall, 1831)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Сельчка (17), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

83. *Micaria pulicaria* (Sundevall, 1831)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Ижевск (25), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Крымская Слудка (45), Пирогово (47), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

84. *Micaria silesiaca* L. Koch, 1875

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные разнотравные луга, заросли можжевельника.

85. *Micaria subopaca* Westring, 1861

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** опушки смешанных лесов, ольшаники по берегам рек.

86. *Zelotes azsheganovae* Eyunin & Efimik, 1992

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

87. *Zelotes clivicola* (L. Koch, 1870)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, залесненные верховые болота.

88. *Zelotes electus* (C. L. Koch, 1839)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

89. *Zelotes exiguus* (Müller & Schenkel, 1895)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

90. *Zelotes gallicus* Simon, 1914

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

91. *Zelotes latreillei* (Simon, 1878)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесенные верховые болота, ольшаники по берегам рек, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

92. *Zelotes longipes* (L. Koch, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесенные верховые болота.

93. *Zelotes mundus* (Kulczyński, 1897)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** пойменные луга.

94. *Zelotes petrensis* (C. L. Koch, 1839)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, опушки сосновых лесов.

95. *Zelotes subterraneus* (C. L. Koch, 1833)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесенные верховые болота, залесенные верховые болота.

**Hahniidae** Bertkau, 1878

96. *Antistea elegans* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

97. *Cicurina cicur* (Fabricius, 1793)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Хохряки (28), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, склоновые остепненные луга, садово-огородные агроценозы.

98. *Hahnia nava* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** дизъюнктивный неморальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), р. Позимь (д. Кабаниха) (29).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, открытые верховые болота.

99. *Hahnia ononidum* Simon, 1875

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга.

100. *Hahnia pusilla* C.L. Koch, 1841

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Хохряки (28), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, липовые леса, сосновые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

101. *Hahnia sibirica* Marusik, Hippa & Koronen, 1996

**Тип ареала:** Центрально-восточнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Шаркан (23).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

**Linyphiidae** Blackwall, 1859

102. *Abacoproeces saltuum* (L. Koch, 1872)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Новый (36), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота.

103. *Agyneta affinis* (Kulczyński, 1898)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

104. *Agyneta cauta* (O. Pickard-Cambridge, 1903)

**Тип ареала:** западнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, опушки сосновых лесов.

105. *Agyneta conigera* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

106. *Agyneta innotabilis* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

107. *Agyneta mollis* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

108. *Agyneta olivacea* (Emerton, 1882)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

109. *Agyneta ramosa* Jackson, 1912

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

110. *Agyneta rurestris* (C.L. Koch, 1836)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** опушки смешанных лесов.

111. *Agyneta saaristoi* Tanasevitch, 2000

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

112. *Agyneta subtilis* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, темнохвойно-липовые леса, опушки смешанных лесов.

113. *Agyneta sp.*

**Распространение в УР:** Перелом (1), Бима (43).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

**Примечание:** обнаружено несколько самок рода *Agyneta*, чья идентификация до вида возможна только по самцам. Обнаруженные особи могут относиться к видам *A. saxatilis* или *A. mossica*.

114. *Allomengea scopigera* (Grube, 1859)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Сельчкa (17), Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

115. *Allomengea vidua* (L. Koch, 1879)

**Тип ареала:** голарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, открытые берега рек.

116. *Anguliphantes angulipalpis* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), Голышурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, залесенные верховые болота.

117. *Araeoncus crassiceps* (Westring, 1861)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

118. *Asthenargus paganus* (Simon, 1884)

**Тип ареала:** западнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

119. *Baryphyma trifrons* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** р. Позимь (д. Кабаниха) (29).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга.

120. *Bathyphantes approximatus* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** с. Чепца (8).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

121. *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Шаркан (23), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

122. *Bathyphantes nigrinus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Шаркан (23), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, залесенные верховые болота.

123. *Bathyphantes parvulus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

124. *Bolyphantes alticeps* (Sundevall, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

125. *Centromerita bicolor* (Blackwall, 1833)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, ольшаники по берегам рек.

126. *Centromerus arcanus* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

127. *Centromerus brevivalpus* (Menge, 1866)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

128. *Centromerus incilium* (L. Koch, 1881)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

129. *Centromerus sylvaticus* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Сельчка (17), Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

130. *Ceratinella brevipes* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

131. *Ceratinella brevis* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

132. *Cnephalocotes obscurus* (Blackwall, 1834)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, краткопойменные остепненные луга.

133. *Diplocephalus dentatus* Tullgren, 1955

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** открытые верховые болота.

134. *Diplocephalus latifrons* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

135. *Diplocephalus picinus* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Хохряки (28), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

136. *Diplostyla concolor* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Хохряки (28), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, залесенные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

137. *Dismodicus bifrons* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Шаркан (23), Хохряки (28), Нечкино (Закамье) (41).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга.

138. *Drapetisca socialis* (Sundevall, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 16 км Якшур-Бодьинского тракта (20), Докша (30), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

139. *Entelecara acuminata* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, водораздельные луга, опушки лиственных лесов.

140. *Entelecara congenera* (O. Pickard-Cambridge, 1879)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

141. *Erigone atra* Blackwall, 1833

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

142. *Erigone dentipalpis* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, неотапливаемые помещения.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

143. *Erigonella hiemalis* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Чутырь (14), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

144. *Erigonella ignobilis* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга.

145. *Floronia bucculenta* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Бармашур (2), Байгурезь (11).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

146. *Glyphesis cottonae* (La Touche, 1946)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

147. *Glyphesis nemoralis* Esyunin & Efimik, 1994

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса.

148. *Gnathonarium dentatum* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

149. *Gongylidiellum murcidum* Simon, 1884

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** открытые верховые болота.

150. *Gongylidium rufipes* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29),

Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, открытые берега рек.

151. *Helophora insignis* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Байгурезь (11), Чутырь (14), Люкшудья (26), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, садово-огородные агроценозы.

152. *Hulyphantès graminicola* (Sundevall, 1830)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Докша (30).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

153. *Hypotma bituberculatum* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, опушки лиственных лесов.

154. *Hypotma fulvum* (Bösenberg, 1902)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** берега стоячих водоемов.

155. *Hypselistes jacksoni* (O. Pickard-Cambridge, 1903)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Шаркан (23).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

156. *Incestophantes crucifer* (Menge, 1866)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, темнохвойно-липовые леса.

157. *Kaestneria pullata* (O. Pickard-Cambridge, 1863)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Ижевск (25), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса.

158. *Kaestneria* sp.

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** залесенные верховые болота.

**Примечание:** обнаружена одна самка на субимагинальной стадии развития, по намечающимся контурам гениталий можно предположить, что это *K. dorsalis* (Wider, 1834).

159. *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1865)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения.

160. *Lepthyphantes minutus* (Blackwall, 1833)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

**Примечание:** для фауны региона вид приводится на основании литературных данных. В ходе наших исследований вид не обнаружен.

161. *Linyphia hortensis* Sundevall, 1830

**Тип ареала:** дизъюнктивный неморальный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

162. *Linyphia tenuipalpis* Simon, 1884

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

163. *Linyphia triangularis* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Байгурезь (11), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Байсары (49), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

164. *Lophomma punctatum* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

165. *Macrargus carpenteri* (O. Pickard-Cambridge, 1895)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

166. *Macrargus rufus* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

167. *Maro pansibiricus* Tanasevitch, 2006

**Тип ареала:** Центрально-восточнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), Шаркан (23).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

168. *Maso sundevalli* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Быргында (50), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

169. *Megalephyphantes nebulosus* (Sundevall, 1830)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** неотапливаемые помещения.

170. *Megalephyphantes pseudocollinus* Saaristo, 1997

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, садово-огородные агроценозы.

171. *Metapanatomops kaestneri* (Wiehle, 1961)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

172. *Micrargus herbigradus* (Blackwall, 1854)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

173. *Micrargus subaequalis* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

174. *Microlynyphia impigra* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

175. *Microlynyphia pusilla* (Sundevall, 1830)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** короткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

176. *Microneta viaria* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Ижевск (25), Хохряки (28), Новый (36), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

177. *Minyriolus pusillus* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Сельчка (17), Шаркан (23).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, опушки сосновых лесов.

178. *Moebelia penicillata* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

179. *Nerienne clathrata* (Sundevall, 1830)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Крымская Слудка (45).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, открытые берега рек, отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

180. *Nerienne emphana* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Байгурезь (11), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Байсары (49), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

181. *Nerienne montata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Хохряки (28), Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, темнохвойно-липовые леса, долгопойменные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

182. *Nerienne peltata* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Воложка (27), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, опушки лиственных лесов.

183. *Nerienne radiata* (Walckenaer, 1841)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Шаркан (23), Новый (36), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота.

184. *Obscuriphantes obscurus* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Перелом (1).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

185. *Oedothorax apicatus* (Blackwall, 1850)

**Тип ареала:** западнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Люм (4).

**Заселяемые биотопы:** открытые верховые болота.

186. *Oedothorax gibbosus* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, темнохвойно-липовые леса.

187. *Oedothorax retusus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16).

**Заселяемые биотопы:** неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

188. *Oreonetides? sp.*

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** липово-дубовый лес.

**Примечание:** обнаружена одна женская особь, предположительно относящаяся к роду *Oreonetides*, идентифицировать до вида которую пока не удалось.

189. *Palliduphantes alutacius* (Simon, 1884)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

190. *Panatomops menzei* Simon, 1926

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Новый (36), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

191. *Pelecopsis menzei* (Simon, 1884)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга.

192. *Reponocranium praiceps* Miller, 1943

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Перелом (1).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

193. *Pityohyphantes phrygianus* (C.L. Koch, 1836)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Сергино (6).

**Примечание:** С.В. Дедюхиным отловлена одна самка данного вида в окрестностях д. Сергино (Балезинский р-н) без указания биотопа.

194. *Pocadicnemis pumila* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, открытые верховые болота, залесенные верховые болота.

195. *Poeciloneta variegata* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

**Примечание:** для фауны региона вид приводится на основании литературных данных. В ходе наших исследований вид не обнаружен.

196. *Porrhomma convexum* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы.

197. *Porrhomma microphthalmum* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** разреженная пойменная дубрава.

198. *Porrhomma rugmaeum* (Blackwall, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, темнохвойно-липовые леса, открытые верховые болота, открытые берега рек.

199. *Praestigia kulczynskii* Eskov, 1979

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы.

200. *Saaristoa abnormis* (Blackwall, 1841)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

201. *Sauron rayi* (Simon, 1881)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

202. *Silometopus elegans* (O. Pickard-Cambridge, 1872)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Гольяны (31), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

203. *Silometopus reussi* (Thorell, 1871)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16).

**Заселяемые биотопы:** неотапливаемые помещения.

204. *Stemonyphantes conspersus* (L. Koch, 1879)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** заросли можжевельника на склоне.

205. *Stemonyphantes lineatus* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга.

206. *Tallusia experta* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** долгопойменные луга.

207. *Tapinocyba affinis* Lessert, 1907

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** снт «Сириус», Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

208. *Tapinocyba biscissa* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

209. *Tapinocyba insecta* (L. Koch, 1869)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки сосновых лесов.

210. *Tapinora longidens* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** липовые, сосновые, елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса.

211. *Tenuiphantes alacris* (Blackwall, 1853)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

212. *Tenuiphantes mengei* (Kulczyński, 1887)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, опушки смешанных лесов.

213. *Tenuiphantes nigriventris* (L. Koch, 1879)

**Тип ареала:** Центрально-восточнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13), Сельчка (17), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Ижевск (25), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, залесненные верховые болота.

214. *Tenuiphantes tenebricola* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** липовые, сосновые, елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса.

215. *Thyreosthenius parasiticus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

216. *Tibioplus diversus* (L. Koch, 1879)

**Тип ареала:** голарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

217. *Trematocephalus cristatus* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки сосновых лесов.

218. *Trichoncus affinis* Kulczyński, 1894

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса.

219. *Trichoncus vasconicus* Denis, 1944

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса.

220. *Trichopterna cito* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

221. *Troxochrota scabra* Kulczyński, 1894

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

222. *Troxochrus scabriculus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), М. Пурга (39), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, водораздельные луга, неотопливаемые помещения.

223. *Walckenaeria alticeps* (Denis, 1952)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, открытые верховые болота.

224. *Walckenaeria antica* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Нов. Зятцы (13).

**Заселяемые биотопы:** открытые верховые болота.

225. *Walckenaeria atrotibialis* (O.P.-Cambridge, 1878)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Нов. Зятцы (13), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, открытые верховые болота, залесенные верховые болота.

226. *Walckenaeria cuculata* (C.L. Koch, 1836)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

227. *Walckenaeria dysderoides* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

228. *Walckenaeria furcillata* (Menge, 1869)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

229. *Walckenaeria kochi* (O. Pickard-Cambridge, 1873)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

230. *Walckenaeria lepida* (Kulczyński, 1885)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

231. *Walckenaeria mitrata* (Menge, 1868)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

232. *Walckenaeria nudipalpis* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса.

233. *Walckenaeria obtusa* Blackwall, 1836

**Тип ареала:** дизъюнктивный температурный.

**Распространение в УР:** Скипидарка (22).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

234. *Walckenaeria picetorum* (Palmgren, 1976)

**Тип ареала:** Центрально-восточнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** дубово-осиновый лес.

235. *Walckenaeria vigilax* (Blackwall, 1853)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, водораздельные и краткопойменные остепненные луга.

#### Liocranidae Simon, 1897

236. *Agroeca brunnea* (Blackwall, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

237. *Agroeca cuprea* Menge, 1873

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные и темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга.

238. *Agroeca lusatica* (L. Koch, 1875)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

239. *Agroeca proxima* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48),  
Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, опушки сосновых лесов.

#### Lycosidae Sundevall, 1833

240. *Acantholycosa lignaria* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Ст. Зятцы (16), Гольяны (31).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, неотапливаемые помещения.

241. *Lycosa singoriensis* (Laxman, 1770)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

Упоминания в публикациях других авторов: Круликовский, 1892; Круликовский, 1909; Круликовский, 1915; Зубко, Рощиненко, 1981; Зубко, 2001.

**Примечания:** нуждающийся в охране вид, внесенный в Красную книгу Удмуртии (Адаховский и др., 2012)

242. *Alopecosa aculeata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Селычка (17), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесенные верховые болота.

243. *Alopecosa cuneata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Байсары (49), Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

244. *Alopecosa fabrilis* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

245. *Alopecosa farinosa* (Herman, 1879)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

246. *Alopecosa inquilina* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Новый (36), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

247. *Alopecosa pulverulenta* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые и темнохвойно-липовые леса, водораздельные и краткопойменные остепненные луга, опушки лиственных и смешанных лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

248. *Alopecosa solitaria* (Herman, 1879)

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

249. *Alopecosa sulzeri* (Pavesi, 1873)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Новый (36), Бима (43), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

250. *Alopecosa taeniata* (C.L. Koch, 1835)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, открытые берега рек.

251. *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777)

**Тип ареала:** дизъюнктивный температурный.

**Распространение в УР:** Докша (30), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

252. *Arctosa figurata* (Simon, 1876)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

253. *Arctosa leopardus* (Sundevall, 1833)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

254. *Arctosa lutetiana* (Simon, 1876)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** долгопойменные луга, горельник на склоне.

255. *Arctosa perita* (Latreille, 1799)

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981; Зубко, 2001.

**Примечание:** в ходе наших исследований вид не обнаружен, приводится на основании литературных данных. В 2001 г. был внесён Т.Л. Зубко в Красную книгу УР (Зубко, 2001).

В 2012 г. был исключен 2-го издания Красной книги в силу того, что его обитание в УР поставлено под сомнение (Адаховский и др., 2012)

256. *Arctosa stigmosa* (Thorell, 1875)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

257. *Hygrolycosa rubrofasciata* (Ohlert, 1865)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

258. *Mustelicosa dimidiata* (Thorell, 1875)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Крымская Слудка (45), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

259. *Pardosa agrestis* (Westring, 1861)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Воложка (27), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

260. *Pardosa agricola* (Thorell, 1856)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Новый (36), М. Пурга (39).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

261. *Pardosa alacris* (C.L. Koch, 1833)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, липовые леса, сосновые леса.

262. *Pardosa amentata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Варни (12), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Шаркан (23), Воложка (27), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, неотопливаемые помещения.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

263. *Pardosa fulvipes* (Collett, 1876)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Шаркан (23), Ижевск (25), Воложка (27), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Бима (43), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

264. *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Хохряки (28), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные

верховые болота, залесенные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

265. *Pardosa maisa* Hippa & Mannila, 1982

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** долгопойменные луга.

266. *Pardosa paludicola* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Гольяны (31), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

267. *Pardosa palustris* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Воложка (27), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Ст. Утчан (46), Пирогово (47), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

268. *Pardosa plumipes* (Thorell, 1875)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, залесенные верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

269. *Pardosa prativaga* (L. Koch, 1870)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), М. Пурга (39), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, опушки лиственных лесов, залесенные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

270. *Pardosa pullata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** долгопойменные луга.

271. *Pardosa schenkeli* Lessert, 1904

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

272. *Pardosa sphagnicola* (Dahl, 1908)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Сергино (6), Нов. Зятцы (13), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота.

273. *Pirata piraticus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, опушки лиственных лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

274. *Pirata piscatorius* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Ст. Утчан (46), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, опушки лиственных лесов, залесненные верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971; Зубко, Рощиненко, 1981.

275. *Pirata tenuitarsis* Simon, 1876

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

276. *Piratula hygrophila* (Thorell, 1872)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Ст. Зятцы (16), 16 км Якшур-Бодьинского тракта (20), Ижевск (25), Хохряки (28), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

277. *Trochosa ruricola* (De Geer, 1778)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Бима (43), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, неотопливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

278. *Trochosa spinipalpis* (F.O. Pickard-Cambridge, 1895)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Чутырь (14), Сельчка (17), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

279. *Trochosa terricola* Thorell, 1865

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Докша (30), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

280. *Xerolycosa miniata* (C.L. Koch, 1834)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Бима (43), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

281. *Xerolycosa nemoralis* (Westring, 1861)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек.

### Mimetidae Simon, 1881

282. *Ero furcata* (Villers, 1789)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса.

### Miturgidae Simon, 1886

283. *Zora nemoralis* (Blackwall, 1861)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Сельчка (17), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

284. *Zora spinimana* (Sundevall, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, краткопойменные остепненные луга, открытые верховые болота.

#### Oxyopidae Thorell, 1870

285. *Oxyopes ramosus* (Martini & Goeze, 1778)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Гольяны (Закамье) (32), Новый (36), Волковский (37).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота.

#### Philodromidae Thorell, 1870

286. *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

287. *Philodromus emarginatus* (Schrank, 1803)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Шаркан (23), Биостанция «Сива» (34), Нечкино (Закамье) (41), Ст. Утчан (46).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов.

288. *Philodromus fuscomarginatus* (De Geer, 1778)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

289. *Philodromus margaritatus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Бима (43).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

290. *Philodromus poecilus* (Thorell, 1872)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Соколовка (44), Шигнанда (51), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

291. *Rhysodromus histrio* (Latreille, 1819)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные и склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов. Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

292. *Thanatus arenarius* L. Koch, 1872

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Дулесово (42), Голюшурма (48), Байсары (49).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

293. *Thanatus formicinus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

294. *Thanatus sabulosus* (Menge, 1875)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Новый (36), Крымская Слудка (45), Быргында (50), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота.

295. *Thanatus striatus* C.L. Koch, 1845

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота.

296. *Tibellus maritimus* (Menge, 1875)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Поршур (38), Ст. Утчан (46), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки лиственных лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

297. *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Бима (43), Крымская Слудка (45), Пирогово (47), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

#### Pholcidae C. L. Koch, 1850

298. *Pholcus alticeps* Spassky, 1932

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** отапливаемые помещения.

## Phrurolithidae Banks, 1892

299. *Phrurolithus festivus* (C. L. Koch, 1835)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Ижевск (25), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

## Pisauridae Simon, 1890

300. *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Сергино (6), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

301. *Dolomedes plantarius* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

302. *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Шаркан (23), Ижевск (25), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Крымская Слудка (45), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

## Salticidae Blackwall, 1841

303. *Aelurillus v-insignitus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

304. *Attulus saltator* (O. Pickard-Cambridge, 1868)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Бима (43), Быргында (50), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

305. *Ballus chalybeius* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

306. *Dendryphantes rudis* (Sundevall, 1833)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.

307. *Euophrys frontalis* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

308. *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Сергино (6), Байгурезь (11), Ст. Зятцы (16), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Гольяны (Закамье) (32), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

309. *Evarcha falcata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Сергино (6), Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Поршур (38), Бима (43), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

310. *Evarcha laetabunda* (C. L. Koch, 1846)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, опушки смешанных лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971; Зубко, Рощиненко, 1981.

311. *Heliophanus auratus* C. L. Koch, 1835

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Бима (43), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

312. *Heliophanus camtschadalicus* Kulczyński, 1885

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Сергино (6).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

313. *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Бима (43), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые и темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

314. *Heliophanus dubius* C. L. Koch, 1835

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга.

315. *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1832)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

316. *Heliophanus lineiventris* Simon, 1868

**Тип ареала:** транспалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** опушки лиственных лесов.

317. *Marpissa muscosa* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

318. *Marpissa pomatia* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** опушки лиственных лесов, открытые верховые болота.

319. *Marpissa radiata* (Grube, 1859)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, склоновые остепненные луга, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

320. *Neon reticulatus* (Blackwall, 1853)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Селычка (17).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

321. *Phlegra fasciata* (Hahn, 1826)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Голюшурма (48), Быргында (50).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота.

322. *Pseudeuophrys erratica* (Walckenaer, 1826)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** умеренные леса.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рошиненко, 1981.

323. *Pseudicius encarpatus* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

324. *Salticus cingulatus* (Panzer, 1797)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, краткопойменные остепненные луга.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рошиненко, 1981.

325. *Sibianor aurocinctus* (Ohlert, 1865)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

Упоминания в публикациях других авторов: Тыщенко, 1971.

326. *Sibianor laeae* Logunov, 2001

**Тип ареала:** Центрально-восточнопалеарктический бореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

327. *Sibianor tantulus* (Simon, 1868)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Дулесово (42).

**Примечание:** С.В. Дедюхиным отловлена одна самка данного вида в окрестностях д. Дулесово (Сарапульский р-н) без указания биотопа.

328. *Sitticus terebratus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), Вавож (24), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41).

**Заселяемые биотопы:** отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения.

329. *Sittiflor floricola* (C. L. Koch, 1837)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Чутырь (14), Шаркан (23), Новый (36), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, краткопойменные остепненные и склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, верховые болота, открытые берега рек.

330. *Sittisax dzieduszkykii* (L. Koch, 1870)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, открытые берега рек.

331. *Synageles venator* (Lucas, 1836)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** открытые верховые болота, садово-огородные агроценозы.

332. *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

333. *Talavera aperta* (Miller, 1971)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

#### Sparassidae Bertkau, 1872

334. *Micrommata virescens* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Бима (43), Соколовка (44), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Байсары (49), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, липовые леса, сосновые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, открытые верховые болота, залесенные верховые болота, открытые берега рек.

#### Tetragnathidae Menge, 1866

335. *Metellina mendei* (Blackwall, 1869)

**Тип ареала:** западнопалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Байгурезь (11), Чутырь (14), Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, залесенные верховые болота.

336. *Metellina merianae* (Scopoli, 1763)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** осыпающийся склон.

337. *Metellina segmentata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Сельчка (17), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек.  
Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

338. *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Биостанция «Сива» (34), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

339. *Pachygnatha deegeri* Sundevall, 1830

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Нечкино (Закамье) (41).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные и краткопойменные остепненные луга, открытые берега рек.  
Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

340. *Pachygnatha listeri* Sundevall, 1830

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Нечкино (Закамье) (41), Крымская Слудка (45).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота.

341. *Tetragnatha dearmata* Thorell, 1873

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Докша (30), Гольяны (31), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

342. *Tetragnatha extensa* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Сергино (6), Чутырь (14), Воложка (27), Докша (30), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, ольшаники по берегам рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

343. *Tetragnatha montana* Simon, 1874

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Воложка (27), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, липовые леса, темнохвойно-липовые леса, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

344. *Tetragnatha nigrita* Lendl, 1886

**Тип ареала:** транспалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Новый (36), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, склоновые остепненные луга, открытые берега рек.

345. *Tetragnatha obtusa* C.L. Koch, 1837

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Докша (30), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Бима (43), Шигнанда (51), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, водораздельные луга, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

346. *Tetragnatha pinicola* L. Koch, 1870

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Байгурезь (11), Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Бима (43), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

347. *Tetragnatha shoshone* Levi, 1981

**Тип ареала:** голарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** открытые берега рек.

348. *Tetragnatha striata* L.Koch, 1862

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота, открытые берега рек.

### Theridiidae Sundevall, 1833

349. *Asagena phalerata* (Panzer, 1801)

**Тип ареала:** транспалеарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

350. *Crustulina guttata* (Wider, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

351. *Crustulina sticta* (O.P.-Cambridge, 1861) (Загуменов, Шигнанда, фаунистич.)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Примечание:** в сборах студентов под руководством М.Н. Загуменова без указания биотопа обнаружен один самец этого вида.

352. *Cryptachaea riparia* (Blackwall, 1834)

**Тип ареала:** транспалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Новый (36).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса.

353. *Dipoenia torva* (Thorell, 1875)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34).

**Заселяемые биотопы:** пойменные луга.

354. *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Ст. Утчан (46), Пирогово (47), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, залесенные верховые болота, залесенные верховые болота, открытые берега рек, неотопливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

355. *Episinus angulatus* (Blackwall, 1836)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

356. *Episinus truncatus* Latreille, 1809

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Ижевск (25), Хохряки (28), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, липовые леса, сосновые леса, опушки смешанных лесов, садово-огородные агроценозы.

357. *Euryopis flavomaculata* (C.L. Koch, 1836)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Хохряки (28), Новый (36), Бима (43), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

358. *Euryopis saukea* Levi, 1951

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга.

359. *Lasaeola tristis* (Hahn, 1833)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Волковский (37), Бима (43), Крымская Слудка (45), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, залесненные верховые болота.

360. *Neottiura bimaculata* (Linnaeus, 1767)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Бима (43), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, садово-огородные агроценозы.

361. *Parasteatoda lunata* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

362. *Parasteatoda simulans* (Thorell, 1875)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Волковский (37), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, уремные леса.

363. *Parasteatoda tabulata* (Levi, 1980)

**Тип ареала:** космополитный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25), Новый (36), М. Пурга (39), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, склоновые остепненные луга, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

364. *Parasteatoda tepidariorum* (C.L. Koch, 1841)

**Тип ареала:** космополитный.

**Распространение в УР:** Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48), Байсары (49).

**Заселяемые биотопы:** уремные леса, темнохвойно-липовые леса, неотапливаемые помещения.

365. *Phylloneta impressa* (L. Koch, 1881)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Соколовка (44), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые берега рек, неотапливаемые помещения.

366. *Phylloneta sisyphia* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** западнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Воложка (27), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Бима (43), Крымская Слудка (45), Байсары (49).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, короткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота.

367. *Platnickina tincta* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, опушки смешанных лесов.

368. *Robertus arundineti* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Голюшурма (48), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, неотапливаемые помещения.

369. *Robertus lividus* (Blackwall, 1836)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Селычка (17), Ст. Зятцы (16), 16 км Якшур-Бодьинского тракта (20), Шаркан (23), Хохряки (28), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, опушки сосновых лесов.

370. *Robertus neglectus* (O. Pickard-Cambridge, 1871)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Хохряки (28).

**Заселяемые биотопы:** липовые леса.

371. *Simitidion simile* (C.L. Koch, 1836)

**Тип ареала:** голарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Бима (43), Крымская Слудка (45).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

372. *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Новый (36), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

373. *Steatoda bipunctata* (Linnaeus, 1758)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Юкаменское (9), Чутырь (14), Ст. Зятцы (16), Ст. Зятцы (16), 16 км Якшур-Бодьинского тракта (20), Шаркан (23), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, короткопойменные остепненные луга, склоновые остепненные луга, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

374. *Steatoda castanea* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чернушка (18), Ижевск (25), Воложка (27), Новый (36), М. Пурга (39), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

375. *Steatoda grossa* (C.L. Koch, 1838)

**Тип ареала:** космополитный.

**Распространение в УР:** Ст. Зятцы (16), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39).

**Заселяемые биотопы:** отапливаемые помещения, неотапливаемые помещения, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

376. *Theridion innocuum* Thorell, 1875

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

377. *Theridion pictum* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Сергино (6), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Волковский (37), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, темнохвойно-липовые леса, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

378. *Theridion pinastri* L. Koch, 1872

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов.

379. *Theridion varians* Nahn, 1833

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Бима (43), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умеренные леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, залесненные верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

### Thomisidae Sundevall, 1833

380. *Coriarachne depressa* (C.L. Koch, 1837)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Ижевск (25).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

381. *Ebrechtella tricuspидata* (Fabricius, 1775)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Докша (30), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Крымская Слудка (45), Голюшурма (48), Быргында (50), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, краткопойменные остепненные луга, долгопойменные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

382. *Misumena vatia* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** голарктический полизональный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Сергино (6), Чутырь (14), Шаркан (23), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Поршур (38), Нечкино (Закамье) (41), Крымская Слудка (45), Ст. Утчан (46), Пирогово (47), Голюшурма (48), Байсары (49), Чеганда (53).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, залесненные верховые болота, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Круликовский, 1909; Зубко, Рошиненко, 1981.

383. *Ozyptila claveata* (Walckenaer, 1837)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Соколовка (44).

**Заселяемые биотопы:** долгопойменные, водораздельные луга и склоновые остепненные луга.

384. *Ozyptila praticola* (C.L. Koch, 1837)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Ижевск (25), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, ольшаники по берегам рек.

385. *Ozyptila trux* (Blackwall, 1846)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Люм (4), Хохряки (28), Биостанция «Сива» (34), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга.

386. *Tmarus piger* (Walckenaer, 1802)

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** 25 км Якшур-Бодьинского тракта (19), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Бима (43), Крымская Слудка (45), Быргында (50), Шигнанда (51), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** умерные леса, сосновые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов, открытые берега рек.

387. *Xysticus audax* (Schrank, 1803)

**Тип ареала:** транспалеарктический бореомонтанный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса.

388. *Xysticus bifasciatus* C.L. Koch, 1837

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Чутырь (14), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки смешанных лесов, открытые берега рек.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

389. *Xysticus cristatus* (Clerck, 1757)

**Тип ареала:** транспалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Байгурезь (11), Варни (12), Чутырь (14), Сельчка (17), Шаркан (23), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Нечкино (Закамье) (41), Голюшурма (48), Усть-Бельск (52), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

390. *Xysticus kochi* Thorell, 1872

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Шаркан (23), Ижевск (25), Биостанция «Сива» (34), М. Пурга (39), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, открытые берега рек, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Роциненко, 1981.

391. *Xysticus lanio* C.L. Koch, 1835

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Хохряки (28), Новый (36), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, залесенные верховые болота.

392. *Xysticus lineatus* (Westring, 1851)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14).

**Заселяемые биотопы:** садово-огородные агроценозы.

393. *Xysticus luctator* L. Koch, 1870

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический неморальный.

**Распространение в УР:** Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигганда (51), Усть-Бельск (52), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, умерные леса, липовые леса, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов.

394. *Xysticus luctuosus* (Blackwall, 1836)

**Тип ареала:** голарктический температурный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Чутырь (14), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, склоновые остепненные луга.

395. *Xysticus sabulosus* (Hahn, 1832)

**Тип ареала:** западнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Гольяны (Закамье) (32).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

396. *Xysticus striatipes* L. Koch, 1870

**Тип ареала:** транспалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Чутырь (14), Сельчка (17), Гольяны (Закамье) (32), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), Дулесово (42), Голюшурма (48), Быргында (50), Шигнанда (51).

**Заселяемые биотопы:** краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

397. *Xysticus ulmi* (Hahn, 1831)

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический температурный.

**Распространение в УР:** Перелом (1), Люм (4), Сергино (6), Чутырь (14), Шаркан (23), Ижевск (25), Воложка (27), Хохряки (28), р. Позимь (д. Кабаниха) (29), Ледухи (33), Биостанция «Сива» (34), Новый (36), Волковский (37), М. Пурга (39), Нечкино (Закамье) (41), Бима (43), Крымская Слудка (45), Ст. Утчан (46), Голюшурма (48), Шигнанда (51), Чеганда (53), Маляши (54).

**Заселяемые биотопы:** пойменные дубравы, сосновые леса, елово-пихтовые леса, темнохвойно-липовые леса, краткопойменные остепненные луга, водораздельные луга, склоновые остепненные луга, опушки лиственных лесов, опушки смешанных лесов, опушки сосновых лесов, открытые верховые болота, залесненные верховые болота, садово-огородные агроценозы.

Упоминания в публикациях других авторов: Зубко, Рощиненко, 1981.

#### Titanocidae Lehtinen, 1967

398. *Titanoeca praefica* (Simon, 1870)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Сельчка (17).

**Заселяемые биотопы:** опушки сосновых лесов.

399. *Titanoeca schineri* L. Koch, 1872

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

400. *Titanoeca spominima* (Taczanowski, 1866)

**Тип ареала:** западнопалеарктический суббореальный.

**Распространение в УР:** Нов. Зятцы (13), Сельчка (17), Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** сосновые леса, склоновые остепненные луга, опушки сосновых лесов.

401. *Titanoeca* sp. [veteranica Herman, 1879]

**Тип ареала:** западно-центральнопалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Голюшурма (48).

**Заселяемые биотопы:** склоновые остепненные луга.

## Uloboridae Thorell, 1869

402. *Uloborus walckenaerius* Latreille, 1806

**Тип ареала:** транспалеарктический степной.

**Распространение в УР:** Новый (36), Волковский (37).

**Заселяемые биотопы:** залесненные верховые болота.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Биотопические комплексы пауков Удмуртии

Таблица В.1 – Индикаторная ценность видов пауков на разных уровнях иерархической классификации типов биотопов (обозначения см. в табл. 5.1)

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	A. IndVal на 0 уровне классификации	Б. N заселяемых типов биотопов	В. Оптимальный уровень классификации	Г. CV между IndVal <sub>0</sub> – IndVal <sub>3</sub>					
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11									
I уровень классификации	1						2						3						4							5				
<i>Abacoproeces saltuum</i>	3	77	0	1	11	3	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43	9	2	22				
	78		0	12		7	0	1		1		0		0		0		0		0		0								
	77						1						2						0											
<i>Acantholycosa lignaria</i>	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0	10	2	3	58					
	0	0	20		0	0	0		0		0		0		0		30		0											
	4						0						0						25											
<i>Aculepeira ceropegia</i>	0	0	0	0	0	0	15	0	23	15	31	8	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	1	25				
	0	0	0	0	0	0	9	45		36		0		0		0		0		0										
	0						35						53						0											
<i>Agalenatea redii</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	69	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	19	5	2	46					
	0	0	0		8	0	88		0		0		0		0		2		0											
	0						46						0						2											
<i>Agroeca cuprea</i>	0	83	0	0	0	6	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	3	63				
	39		0	0		11	0	5		0		0		0		0		0		0										
	28						4						0						0											
<i>Agroeca proxima</i>	12	12	0	50	12	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	2	31				
	26		0	65		0	0	0		3		0		0		0		0		0										
	52						0						7						0											
<i>Agyneta affinis</i>	0	0	23	4	4	0	23	0	31	0	0	0	0	4	8	0	0	4	0	0	0	0	38	8	2	10				
	0	38		6		0	9	13		0		9		1		0		0												
	12						31						0						9											
<i>Agyneta olivacea</i>	0	0	25	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	65				
	0	25		0		5	0	0		0		0		0		0		0		0										
	33						0						0						0											

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Agyneta saaristoi</i>	0	<u>33</u>	0	0	0	0	17	0	0	<u>33</u>	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	3	25
	18	0	0	0	0	0	9	0	0	18	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	4						26				8			0					0							
<i>Agyneta subtilis</i>	0	40	0	0	0	40	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	52
	15	0	0	0	0	<u>60</u>	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	22						0				11			0					0							
<i>Allomengea scopigera</i>	0	0	<u>60</u>	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	51
	0	<u>60</u>	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	33						0				0			0					0							
<i>Allomengea vidua</i>	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>88</u>	0	0	0	0	0	10	2	3	87
	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0	0					
	0						4				0			17					0							
<i>Alopecosa accentuata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>100</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	79
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						25				0			0					0							
<i>Alopecosa aculeata</i>	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	<u>66</u>	0	0	0	0	0	0	0	14	6	3	68
	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	35	0	0	0	0	0	0					
	2						0				8			12					0							
<i>Alopecosa cuneata</i>	0	0	0	0	5	8	11	1	50	2	5	10	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	57	12	1	10
	0	0	0	3	0	15	12	0	0	52	10	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0					
	3						<u>64</u>				20			2					0							
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0	0	0	0	7	32	2	0	3	0	3	25	0	0	0	0	7	21	0	0	0	0	38	8	2	28
	0	0	0	3	0	<u>56</u>	1	0	0	1	11	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0					
	10						2				28			10					0							
<i>Alopecosa solitaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>100</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	79
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						25				0			0					0							
<i>Alopecosa taeniata</i>	0	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	10	2	2	76
	0	0	0	0	0	<u>96</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0					
	15						0				0			2					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Anguliphantes angulipalpis</i>	0	17	0	0	25	42	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	19	4	2	35	
	6		0	9	<u>52</u>	0	0	0		0	6	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	40						0				0			4					0							
<i>Antistea elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	20	0	0	0	0	0	0	10	4	2	61	
	0		0	0	0	0	0	0	0		0	100		0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0						0				0			40					0							
<i>Araneus angulatus</i>	6	<u>44</u>	0	0	0	11	0	0	0	0	0	6	22	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	22	
	<u>44</u>		0	0	0	20	0	0	0		11	0		0		0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	
	22						0				27			0					5							
<i>Araneus diadematus</i>	3	3	32	3	15	3	9	0	0	6	6	3	6	0	0	0	0	3	0	9	0	<u>62</u>	13	0	23	
	5		50	14	5	3	2	8		0	1		3		0		0									
	45						8				22			1					4							
<i>Araneus marmoreus</i>	9	0	0	5	0	5	9	5	14	5	18	0	14	0	14	0	0	0	0	0	5	<u>52</u>	11	0	47	
	5		0	2	9	14	18		14		7	0		0		9		0								
	6						31				27			2					2							
<i>Araneus quadratus</i>	0	8	0	0	0	4	16	12	32	4	0	0	0	0	4	4	4	4	0	0	8	52	11	1	32	
	4		0	0	7	26	33		0		2	7		0		15		0								
	3						<u>67</u>				0			11					4							
<i>Araneus sturmi</i>	0	0	0	0	17	33	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	17	17	0	0	0	24	5	2	48	
	0		0	7	<u>55</u>	0	7	0		0	0	12		0		0										
	14						5				0			14					0							
<i>Araniella proxima</i>	39	6	0	22	0	0	0	0	6	0	0	6	0	0	11	0	0	0	0	6	6	38	8	2	16	
	<u>43</u>		0	11	0	0	3	1		5	0		3		11		0									
	27						2				3			2					12							
<i>Arctosa leopardus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>88</u>	0	12	0	0	10	2	3	57		
	0		0	0	0	0	0	0	0		0	0		67		0		0								
	0						0				0			40					0							
<i>Argenna subnigra</i>	0	0	17	0	0	0	33	0	33	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	1	43	
	0		29	0	0	14	43		0		0	0		0		0		0								
	2						<u>66</u>				0			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Asagena phalerata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	92	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	57
	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						50				0			0					0							
<i>Ballus chalybeius</i>	12	25	0	12	0	25	0	0	0	12	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	1	22
	31	0	5	41	0	5	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	42						4				7			0					0							
<i>Bathyphantes gracilis</i>	0	0	49	0	5	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	1	38
	0	50	1	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	50						0				0			0					0							
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	0	0	12	0	6	69	0	0	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	2	40
	0	14	2	76	0	2	0	2	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	42						2				0			1					0							
<i>Bolyphantes alticeps</i>	0	7	7	0	27	7	20	0	27	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	7	1	23
	3	12	12	12	9	29	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	25						47				0			0					0							
<i>Callilepis nocturna</i>	7	0	0	13	0	13	0	0	13	40	0	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	7	2	20
	3	0	6	24	0	49	0	49	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	12						29				13			0					0							
<i>Centromerita bicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	78	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	11	0	0	14	3	3	67
	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	3	6	0	0	0	0	0				
	0						19				0			2					5							
<i>Centromerus arcanus</i>	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	59
	0	0	0	67	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	4						0				25			0					0							
<i>Centromerus sylvaticus</i>	0	0	18	0	0	0	23	0	23	0	0	5	5	0	0	0	5	9	5	5	5	5	48	10	0	32
	0	32	0	0	10	10	4	10	4	0	5	5	0	0	0	5	9	5	5	5	5	5				
	2						23				8			4					18							
<i>Ceratinella brevipes</i>	0	45	18	0	0	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	1	37
	15	24	0	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	50						0				0			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Ceratinella brevis</i>	0	<b>58</b>	17	8	8	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	3	37
	26		29		15		0		0		0		2		0		0		0		0					
	56						0				5			0					0							
<i>Cercidia prominens</i>	11	44	0	11	0	11	0	0	0	11	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	19
	<b>50</b>		0		5		20		0		5		0		5		0		0		0					
	48						4				0			2					0							
<i>Cheiracanthium erraticum</i>	16	0	0	0	0	7	11	0	7	20	18	7	0	0	0	7	0	0	0	0	7	<b>43</b>	14	0	29	
	8		0		0		13		6		26		11		0		1		0		13					
	5						29				22			1					3							
<i>Clubiona caerulescens</i>	0	29	0	0	0	29	0	0	0	0	14	14	14	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	1	36	
	12		0		0		50		0		0		25		0		0		0		0					
	13						0				<b>60</b>			0					0							
<i>Clubiona lutescens</i>	0	0	0	0	0	71	0	0	0	14	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	14	3	2	73	
	0		0		0		<b>86</b>		0		4		0		0		2		0		0					
	11						5				0			3					0							
<i>Clubiona neglecta</i>	0	0	0	0	0	0	14	0	14	14	29	0	14	0	0	0	0	0	0	0	14	29	6	1	4	
	0		0		0		0		7		29		19		0		0		0		29					
	0						27				<b>32</b>			0					5							
<i>Clubiona pallidula</i>	25	25	0	0	0	0	0	0	0	12	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	2	50	
	<b>57</b>		0		0		0		0		7		10		0		0		0		0					
	12						3				<b>17</b>			0					0							
<i>Clubiona phragmitis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>100</b>	0	0	0	0	0	5	1	3	92	
	0		0		0		0		0		0		0		33		0		0		0					
	0						0				0			20					0							
<i>Clibiona reclusa</i>	20	0	0	0	0	0	40	20	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	19	4	2	41	
	11		0		0		<b>64</b>		0		0		0		5		0		0		0					
	2						34				0			4					0							
<i>Clibiona stagnatilis</i>	0	0	0	9	0	0	<b>55</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	18	9	9	0	0	0	24	5	3	43	
	0		0		5		0		31		0		0		0		28		0		0					
	1						15				0			<b>19</b>					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Crustulina guttata</i>	0	<u>78</u>	0	0	8	0	0	0	0	8	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	5	3	56
	40		0	4	0	0	4	1	0	0	0	0	0		0	0										
	26						3				3			0					0							
<i>Cyclosa conica</i>	0	0	0	4	<u>27</u>	19	0	0	0	0	0	4	<u>27</u>	0	15	0	0	0	0	4	0	33	7	2	10	
	0	0	28	<u>35</u>	0	0	13	7	0	2	0															
	18						0				30			3					2							
<i>Dendryphantes rudis</i>	0	0	0	0	29	0	0	0	0	0	0	<u>36</u>	14	0	0	0	7	14	0	0	0	24	5	1	22	
	0	0	19	0	0	0	29	0	12	0	0															
	3						0				<u>43</u>			7					0							
<i>Dictyna arundinacea</i>	6	0	0	0	0	6	0	0	<u>40</u>	24	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	24	13	2	40	
	3	0	0	12	0	<u>66</u>	5	0	0	0																
	3						31				10			0					0							
<i>Dictyna pusilla</i>	0	0	0	0	10	10	0	0	20	0	0	0	10	0	0	<u>33</u>	10	0	0	0	10	30	7	3	32	
	0	0	5	<u>19</u>	0	10	2	0	17	0	<u>19</u>															
	5						5				5			14					5							
<i>Dictyna uncinata</i>	12	3	0	3	9	<u>22</u>	0	0	9	16	12	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	39	9	2	23	
	14	0	11	<u>43</u>	0	22	2	0	2	0	0															
	33						15				7			2					0							
<i>Diplocephalus dentatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>100</u>	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	83	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0									
	0						0				0			20					0							
<i>Diplocephalus picinus</i>	6	2	25	0	5	<u>52</u>	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	1	28	
	5	29	1	<u>60</u>	0	0	1	0	0	0	0															
	<u>69</u>						0				6			0					0							
<i>Diplostyla concolor</i>	0	3	9	0	31	<u>38</u>	0	0	9	0	0	0	0	0	0	5	4	0	0	0	0	33	11	2	19	
	1	12	11	<u>53</u>	0	3	0	0	3	0	0															
	51						3				0			4					0							
<i>Dolomedes fimbriatus</i>	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>62</u>	15	8	0	0	0	0	19	4	3	43	
	0	0	0	<u>29</u>	0	0	0	29	10	0	0															
	2						0				0			52					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Drassodes pubescens</i>	0	12	0	0	0	0	50	0	12	12	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	1	36
	7	0	0	0	0	0	26	0	26	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	1						56				6			0					0							
<i>Drassodes villosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38	0	0	0	0	0	0	25	0	12	25	0	19	4	2	26	
	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	6	0	41	0	0	0	0					0
	0						9				0			4					31							
<i>Drassyllus lutetianus</i>	7	9	0	0	0	0	20	0	16	0	15	0	0	0	0	0	27	5	0	0	0	33	13	0	23	
	20	0	0	0	0	0	12	0	9	0	4	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0					0
	4						19				7			11					0							
<i>Drassyllus praeficus</i>	3	0	0	3	0	24	6	0	3	6	45	0	3	0	0	0	6	0	0	0	0	43	9	2	4	
	1	0	1	0	0	46	3	0	9	0	20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0					0
	10						11				41			1					0							
<i>Drassyllus pusillus</i>	0	0	0	0	11	11	30	0	5	6	13	5	0	0	0	0	19	0	0	0	0	38	10	0	19	
	0	0	6	0	0	22	15	0	11	0	8	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0					0
	5						33				16			3					0							
<i>Ebrechtella tricuspидata</i>	43	7	5	0	0	0	6	0	0	22	0	0	9	0	0	0	9	0	0	0	0	33	12	2	29	
	50	0	10	0	0	0	3	0	11	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0					0
	22						17				5			2					0							
<i>Enoplognatha ovata</i>	0	3	0	0	44	6	0	0	3	16	0	3	0	0	3	3	12	0	0	3	3	52	11	0	39	
	2	0	0	21	0	12	0	0	18	0	1	0	0	2	0	7	0	2	0	6	0					6
	22						11				2			11					7							
<i>Episinus truncatus</i>	0	17	33	17	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	17	24	5	2	28	
	0	46	6	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23					0
	25						0				8			0					8							
<i>Ero furcata</i>	0	20	0	20	40	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	1	39	
	8	0	0	50	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					0
	67						0				0			0					0							
<i>Euryopsis flavomaculata</i>	5	78	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	19	8	2	47	
	79	0	15	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					0
	42						0				5			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Evarcha arcuata</i>	5	0	0	0	0	9	12	5	34	18	0	0	13	0	0	5	0	0	0	0	0	0	38	16	1	28
	2		0	0	18	16	51	3		0	1		0		0											
	3						69				6			1					0							
<i>Evarcha falcata</i>	4	4	0	22	0	14	0	0	4	24	10	0	6	0	6	4	0	0	0	0	0	48	13	0	33	
	8		0	10	27	0	27	7		3	1		0		0											
	23						16				16			4					0							
<i>Gnaphosa montana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	78	22	10	2	3	56	
	0		0	0	0	0	0	0	0		0	0		32		36										
	0						0				0			0					67							
<i>Gongylidium rufipes</i>	0	0	18	0	12	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	4	2	46	
	0		19	3	74	0	0	0		0	0		0		0		0									
	50						0				0			0					0							
<i>Hahnia nava</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	89	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	10	2	3	72	
	0		0	0	0	0	0	44	0		6	0		0		0										
	0						23				0			2					0							
<i>Hahnia ononidum</i>	0	14	0	5	10	0	5	0	0	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	3	39	
	7		0	14	0	2	33	0		0	0		0		0											
	11						39				0			0					0							
<i>Hahnia pusilla</i>	0	12	0	0	0	0	6	6	47	22	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	29	9	1	37	
	6		0	0	0	13	70	0		0	1		0		0											
	1						86				0			1					0							
<i>Haplodrassus pseudosignifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	35	52	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	10	2	55	
	0		0	0	0	0	0	91	3		0	0		0		0										
	0						42				6			0					0							
<i>Haplodrassus signifer</i>	5	10	0	0	0	0	10	0	20	40	10	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	33	7	2	24	
	16		0	0	0	5	63	7		0	0		0		0											
	3						52				13			0					0							
<i>Haplodrassus silvestris</i>	22	72	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	50	
	89		0	0	11	0	0	0		0	0		0		0											
	50						0				0			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Haplodrassus soerenseni</i>	3	0	0	7	3	53	0	0	7	0	0	17	7	0	3	0	0	0	0	0	0	0	38	8	2	30
	1	0	7	73	0	2	7	1	0	0	0															
	35						2				24			1					0							
<i>Haplodrassus umbratilis</i>	0	0	0	7	13	7	13	0	13	40	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	33	7	1	20	
	0	0	19	13	6	51	0	0	1	0	0															
	10						56				0			1					0							
<i>Heliophanus auratus</i>	10	0	0	3	0	0	23	0	6	6	3	3	0	0	0	39	6	0	0	0	0	43	9	0	22	
	6	0	2	0	14	16	3	0	24	0	0															
	3						30				6			16					0							
<i>Heliophanus cupreus</i>	0	0	0	40	0	40	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	48	
	0	0	14	57	0	7	0	0	0	0																
	24						7				0			0					0							
<i>Heliophanus flavipes</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	50	10	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	2	46	
	0	0	6	0	0	67	7	0	0	0																
	1						28				12			0					0							
<i>Helophora insignis</i>	9	47	9	0	24	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	7	1	33	
	49	15	10	10	3	0	0	0	0	0	0															
	76						2				0			0					0							
<i>Hypselistes jacksoni</i>	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	86	
	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0															
	17						0				0			0					0							
<i>Hypsosinga heri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	83	0	0	0	0	0	0	10	2	3	68	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	26	0	0												
	0						0				0			40					0							
<i>Hypsosinga pygmaea</i>	12	0	0	0	0	0	12	0	38	12	0	0	0	6	19	0	0	0	0	0	0	29	6	1	22	
	6	0	0	0	0	6	50	0	0	25	0	0														
	2						52				0			9					0							
<i>Hypsosinga sanguinea</i>	0	0	0	40	0	0	0	0	20	20	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	2	35	
	0	0	21	0	0	43	5	0	0	0																
	5						21				10			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Kaestneria pullata</i>	0	0	20	40	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	38
	0	25	12	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	50						0				0			0					0							
<i>Larinioides cornutus</i>	16	0	0	0	0	0	37	2	2	2	0	0	0	7	0	30	0	2	0	0	0	38	8	1	13	
	9	0	0	0	0	0	44	5	0	0	0	4	16	0	0	0	0	0	0	0						
	2						51				0			22					0							
<i>Larinioides folium</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	17	9	0	0	0	0	0	54	14	0	0	0	0	24	8	3	33	
	0	0	0	0	0	0	4	33	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0						
	0						27				0			25					0							
<i>Larinioides ixobolus</i>	9	0	45	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	27	24	5	2	47	
	3	54	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	32						
	14						3				0			2					14							
<i>Larinioides patagiatus</i>	8	6	12	0	0	6	6	0	4	12	18	0	0	0	0	18	10	0	0	0	0	48	12	0	46	
	14	23	0	12	3	16	4	0	12	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0						
	16						18				9			10					0							
<i>Linyphia hortensis</i>	0	0	20	0	0	60	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	57	
	0	23	0	69	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	22						0				11			0					0							
<i>Linyphia tenuipalpis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	3	71	
	0	0	0	0	0	0	0	43	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	0						19				8			0					0							
<i>Linyphia triangularis</i>	9	19	12	0	28	15	8	0	0	4	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	38	14	1	41	
	22	19	11	23	3	2	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0						
	64						8				0			1					0							
<i>Mangora acalypha</i>	0	0	0	16	1	4	0	3	19	1	0	0	37	3	6	0	0	0	0	1	7	52	11	0	44	
	0	0	18	9	1	21	8	9	0	0	0	1	15	0	0	0	0	0	0	0						
	7						17				15			3					7							
<i>Marpissa radiata</i>	0	0	0	24	18	0	0	0	0	18	0	0	0	18	0	6	18	0	0	0	0	29	6	2	27	
	0	0	45	0	0	10	0	10	11	0	0	0	0													
	12						6				0			25					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Maso sundevalli</i>	0	0	0	0	<u>44</u>	22	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	3	46
	0	0	0	20	40	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	17						0				17			0					0							
<i>Megalephyphantes pseudocollinus</i>	0	<u>64</u>	0	0	0	14	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	19	4	3	55
	26	0	0	0	24	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12					
	23						5				0			0					4							
<i>Metellina segmentata</i>	12	0	18	0	8	5	0	0	0	<u>44</u>	0	5	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	38	12	3	25
	5	<u>30</u>	3	9	0	18	1	2	1	0	0															
	22						13				3			3					0							
<i>Micaria formicaria</i>	0	0	0	0	0	0	8	0	<u>33</u>	<u>33</u>	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	2	46
	0	0	0	0	0	5	<u>73</u>	6	0	0	0	0														
	0						52				10			0					0							
<i>Micaria pulicaria</i>	0	0	0	0	0	12	0	0	12	12	0	0	0	12	12	<u>25</u>	0	0	0	0	12	27	7	1	16	
	0	0	0	0	21	0	21	0	21	5	0	21	21	5	0	21										
	2						14				0			<u>33</u>					6							
<i>Microlynyphia pusilla</i>	0	0	0	0	0	0	14	29	14	43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	1	54	
	0	0	0	0	0	43	57	0	0	0	0	0														
	0						<u>100</u>				0			0					0							
<i>Micrommata virescens</i>	18	13	8	5	0	0	8	0	10	18	15	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	33	12	2	29	
	<u>38</u>	15	3	0	4	28	3	0	1	0	0															
	22						<u>36</u>				8			1					0							
<i>Microneta viaria</i>	0	6	38	0	0	<u>56</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	40	
	2	39	0	<u>58</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	50						0				0			0					0							
<i>Minyriolus pusillus</i>	0	0	0	<u>39</u>	22	0	0	0	0	0	0	0	<u>39</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	62	
	0	0	<u>70</u>	0	0	0	10	0	0	0	0	0														
	15						0				<u>19</u>			0					0							
<i>Misumena vatia</i>	0	0	0	0	0	4	11	0	<u>43</u>	13	4	6	15	0	0	0	4	0	0	0	0	38	12	2	17	
	0	0	0	0	8	6	<u>60</u>	17	0	1	0	0														
	0						48				31			1					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Mustelicoso dimidiata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>100</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	79
	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						25				0			0					0							
<i>Neoscona adianta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	83	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	57
	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>100</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						50				0			0					0							
<i>Neottiura bimaculata</i>	10	0	0	5	5	10	0	0	10	5	38	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5	48	10	1	24
	5	0	0	10	20	0	0	0	15	0	36		0	0	0	0	0	0	0	0	10					
	12						7				<b>64</b>			0					2							
<i>Neriere clathrata</i>	0	0	0	0	0	18	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	9	0	9	18	36	29	6	1	37	
	0	0	0	0	24	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	18	48						
	2						2				0			1					<b>75</b>							
<i>Neriere emphana</i>	3	42	0	3	9	24	0	0	0	6	0	0	6	0	3	0	0	3	0	0	0	43	9	1	19	
	38	0	0	10	40	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0						
	<b>62</b>						2				4			3					0							
<i>Neriere montata</i>	0	7	4	0	0	11	0	7	0	<b>44</b>	0	0	0	0	7	7	0	0	0	0	11	38	8	3	31	
	3	6	0	0	18	3	0	0	18	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	18						
	8						28				0			5					5							
<i>Neriere peltata</i>	0	<b>40</b>	0	0	0	20	20	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	3	39	
	18	0	0	0	35	9	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	15						6				10			0					0							
<i>Neriere radiata</i>	0	0	0	27	20	7	0	0	7	13	0	0	0	0	27	0	0	0	0	0	0	29	6	2	26	
	0	0	0	<b>44</b>	12	0	0	0	19	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0						
	23						13				0			6					0							
<i>Oedothorax retusus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	60	10	2	2	48	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	<b>75</b>						
	0						0				0			0					67							
<i>Oxyopes ramosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	40	30	20	0	0	0	0	0	0	19	4	2	50	
	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	10	0	<b>58</b>	0	0	0	0	0	0	0						
	0						2				17			15					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.		
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11						
I уровень классификации	1						2				3			4					5								
<i>Ozyptila praticola</i>	20	49	18	0	0	9	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	11	1	30	
	55		29	0		15	0		0		1		0		0			0		0							
	<u>62</u>						0				2			0					0								
<i>Ozyptila trux</i>	0	0	81	0	0	12	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	6	2	59	
	0		<u>84</u>	0		12	2		0		0		0		0			0		0							
	30						3				0			0					0								
<i>Pachygnatha deegeri</i>	0	0	0	0	0	0	42	0	8	0	0	0	0	0	0	<u>50</u>	0	0	0	0	0	14	3	3	45		
	0		0		0		25		5		0		0		13			0		0							
	0						<u>28</u>				0			9					0								
<i>Pachygnatha listeri</i>	4	0	20	0	4	<u>52</u>	0	0	4	4	0	0	0	0	4	8	0	0	0	0	0	38	8	2	16		
	1		24		1		<u>61</u>		0		5		0		1		1			0						0	
	50						6				0			5					0								
<i>Palliduphantes alutacius</i>	0	0	43	14	29	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	1	39		
	0		55		27		18		0		0		0		0			0		0							
	<u>67</u>						0				0			0					0								
<i>Panamomops mengei</i>	0	<u>54</u>	0	8	0	8	0	0	0	15	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	3	37		
	26		0		4		15		0		8		3		0		0			0						0	
	28						5				8			0					0								
<i>Parasteatoda lunata</i>	11	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	11	19	4	2	30		
	<u>50</u>		0		0		0		0		0		0			0		15			20						
	13						0				0			0					<u>41</u>								
<i>Parasteatoda tabulata</i>	0	6	0	0	0	0	0	0	0	<u>56</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	31	19	4	3	38		
	2		0		0		0		21		0		0		0			2		48							
	1						13				0			0					<u>30</u>								
<i>Pardosa agrestis</i>	0	16	0	11	0	11	21	0	21	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	25	6	1	15		
	8		0		5		20		10		10		0		0		5			0						0	
	15						<u>29</u>				0			4					0								
<i>Pardosa agricola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	<u>96</u>	10	2	2	65		
	0		0		0		0		0		0		0			0		0			<u>99</u>						
	0						0				0			0					<u>33</u>								

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Pardosa alacris</i>	0	10	60	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	45
	3		75	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	50						0				0			0					0							
<i>Pardosa amentata</i>	0	0	0	0	0	0	19	0	12	0	0	0	0	0	0	69	0	0	0	0	0	0	14	6	3	74
	0	0	0	0	0	0	12	0	8	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0				
	0						18				0			13					0							
<i>Pardosa fulvipes</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	44	0	8	8	0	0	0	0	25	9	0	0	0	0	29	17	3	24
	0	0	0	0	0	0	4	0	26	0	8	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0				
	0						26				14			11					0							
<i>Pardosa lugubris</i>	10	31	8	6	8	25	0	0	0	4	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	43	17	1	41
	32	12	11	38	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	83						1				2			1					0							
<i>Pardosa paludicola</i>	0	5	0	0	0	0	41	0	9	5	36	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	29	6	3	20
	3	0	0	0	0	0	24	0	16	0	9	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
	0						37				15			1					0							
<i>Pardosa palustris</i>	0	1	1	0	0	1	18	0	56	1	15	1	0	0	0	0	2	3	0	0	0	1	52	11	2	5
	1	1	0	1	0	0	10	0	59	0	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3				
	1						54				14			1					1							
<i>Pardosa plumipes</i>	4	8	0	0	0	0	68	4	12	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	29	6	2	30
	12	0	0	0	0	0	73	0	6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
	3						66				0			1					0							
<i>Pardosa prativaga</i>	0	0	0	0	0	0	39	10	0	0	20	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	0	19	8	2	44
	0	0	0	0	0	0	59	0	0	0	5	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0				
	0						24				9			5					0							
<i>Pardosa sphagnicola</i>	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	68	24	0	0	0	0	0	0	0	14	7	2	57
	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	92	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						2				0			36					0							
<i>Philodromus cespitum</i>	13	0	0	0	0	10	0	0	23	6	22	0	4	0	0	6	8	0	0	0	0	7	43	14	0	28
	6	0	0	0	0	19	0	0	28	0	11	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	14				
	5						14				23			4					3							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Philodromus histrio</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	25	44	0	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	13	2	56
	0	0	0	0	0	0	0	0	77	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						31				13			0					0							
<i>Phlegra fasciata</i>	0	0	0	0	0	13	0	0	13	40	0	7	20	0	7	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	27
	0	0	0	0	0	26	0	0	51	0	11	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0					
	1						26				23			1					0							
<i>Pholcus alticeps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	20	0	10	2	2	52	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0					
	0						0				0			0					67							
<i>Phrurolithus festivus</i>	3	29	0	0	0	6	11	0	15	13	0	0	5	0	0	15	3	0	0	0	0	43	10	0	15	
	33	0	0	0	13	6	0	28	0	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	15						34				3			7					0							
<i>Phylloneta impressa</i>	3	0	0	0	0	16	3	0	27	0	4	0	46	0	0	0	0	0	0	0	0	29	9	3	18	
	2	0	0	0	32	2	0	14	0	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	4						14				41			0					0							
<i>Phylloneta sisypia</i>	0	0	0	14	0	0	7	0	7	0	0	0	29	14	29	0	0	0	0	0	0	29	6	2	39	
	0	0	0	8	0	0	4	0	4	0	7	0	47	0	0	0	0	0	0	0	0					
	2						7				13			14					0							
<i>Pirata piraticus</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	75	0	4	12	0	0	0	0	24	5	3	39	
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	40	0	8	0	0	0	0	0	0	0					
	1						0				2			54					0							
<i>Pirata piscatorius</i>	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	14	3	3	54	
	21	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	5						0				10			8					0							
<i>Piratula hygrophila</i>	0	7	8	0	33	24	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	8	8	0	0	0	38	9	1	12	
	3	13	13	0	37	0	0	0	0	0	0	9	0	6	0	0	0	0	0	0	0					
	46						0				0			25					0							
<i>Pisaura mirabilis</i>	0	0	0	0	0	0	10	0	0	40	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	40	19	4	2	44	
	0	0	0	0	0	0	4	0	14	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	57					
	0						22				0			1					16							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Pocadicnemis pumila</i>	0	0	4	0	12	8	0	0	4	0	0	0	0	54	17	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	34
	0	7	6	15	0	2	0	2	0	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	11						1				0			29					0							
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	33	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	17	0	0	0	0	19	4	2	42	
	13	0	0	52	0	0	0	0	0	7	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	21						0				0			15					0							
<i>Robertus arundineti</i>	0	0	0	0	11	11	0	0	56	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	24	5	2	34	
	0	0	5	20	0	60	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0					
	5						35				0			0					5							
<i>Robertus lividus</i>	5	10	45	15	0	20	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	1	33	
	9	55	5	24	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	75						0				3			0					0							
<i>Salticus cingulatus</i>	12	0	0	75	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	3	59	
	6	0	38	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	27						4				0			0					0							
<i>Singa hamata</i>	20	0	0	0	0	0	12	0	29	15	0	0	9	0	0	4	11	0	0	0	0	33	13	2	21	
	11	0	0	0	7	48	2	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	2						45				4			5					0							
<i>Singa nitidula</i>	0	0	0	0	0	0	33	0	0	17	0	0	8	0	0	33	8	0	0	0	0	24	5	3	16	
	0	0	0	0	20	10	2	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						26				4			14					0							
<i>Sitticus dzieduszyckii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10	0	5	0	0	0	0	80	0	0	0	0	19	4	3	76	
	0	0	0	0	0	21	2	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						9				3			15					0							
<i>Sitticus floricola</i>	0	0	0	0	0	0	12	0	6	6	0	6	0	0	0	44	25	0	0	0	0	29	6	3	23	
	0	0	0	0	8	17	2	0	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						21				3			25					0							
<i>Sitticus terebratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	40	0	10	2	2	54	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0					
	0						0				0			0					67							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Steatoda albomaculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>88</b>	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	3	73
	0	0	0	0	0	0	0	0	46	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	0						21				5			0					0							
<i>Steatoda bipunctata</i>	0	0	0	15	5	5	5	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	30	33	7	1	17	
	0	0	15	7	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	44						
	8						9				0			0					44							
<i>Steatoda castanea</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64	24	8	19	4	1	45	
	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	81	15						
	0						1				0			0					27							
<i>Steatoda grossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	22	9	14	3	1	48	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	84	16						
	0						0				0			0					100							
<i>Stroemiellus stroemi</i>	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	40	14	3	1	41	
	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	50						
	2						0				0			0					59							
<i>Tapinocyba insecta</i>	0	0	31	8	23	0	15	0	15	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	26	
	0	48	24	0	6	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	25						19				4			0					0							
<i>Tapinopa longidens</i>	0	0	17	33	33	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	1	43	
	0	25	50	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	67						0				0			0					0							
<i>Tegenaria domestica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	25	0	14	3	2	48	
	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0						
	0						1				0			0					64							
<i>Tenuiphantes menzei</i>	12	0	6	0	12	53	0	0	12	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	6	2	28	
	4	8	4	68	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	49						4				4			0					0							
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>	14	7	7	0	43	21	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	29	6	1	41	
	17	11	17	33	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
	76						0				0			2					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4				5								
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	0	0	<u>92</u>	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	4	2	64
	0		<u>92</u>	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	33						0				0			0				0								
<i>Tetragnatha dearmata</i>	21	4	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	4	0	0	25	<u>38</u>	0	0	0	0	0	33	7	3	15
	32		0	0	0	0	0	0	11	0	1	0	0	0	0	<u>36</u>	0	0	0	0	0					
	7						5				2			25				0								
<i>Tetragnatha extensa</i>	1	1	0	0	0	0	13	2	<u>42</u>	6	6	0	0	0	1	2	17	8	0	0	3	57	12	1	15	
	2		0	0	0	0	16	0	<u>52</u>	0	1	0	0	0	0	20	0	0	0	6						
	0						<u>65</u>				3			18				1								
<i>Tetragnatha nigrita</i>	0	8	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	<u>85</u>	0	0	0	0	14	3	3	81	
	5		0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	<u>26</u>	0	0	0							
	1						2				0			17				0								
<i>Tetragnatha obtusa</i>	0	0	0	20	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	<u>40</u>	20	0	0	0	0	19	4	3	28	
	0		0	12	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	<u>33</u>	0	0	0							
	3						6				0			24				0								
<i>Tetragnatha pinicola</i>	2	0	0	3	8	13	2	2	<u>29</u>	6	24	0	2	0	2	0	0	0	0	0	8	<u>57</u>	12	0	28	
	1		0	10	23	3	0	<u>32</u>	0	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0							
	11						<u>38</u>				22			0				4								
<i>Tetragnatha shoshone</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	<u>82</u>	0	0	0	0	10	2	3	55	
	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>67</u>	0	0	0							
	0						0				0			40				0								
<i>Tetragnatha striata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64	36	0	0	0	0	10	2	2	51	
	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>67</u>	0	0	0							
	0						0				0			40				0								
<i>Thanatus arenarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>100</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	3	79	
	0		0	0	0	0	0	0	<u>50</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	0						<u>25</u>				0			0				0								
<i>Thanatus formicinus</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	<u>47</u>	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	56	
	3		0	0	0	0	0	0	<u>93</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
	1						<u>48</u>				0			0				0								

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4				5								
<i>Thanatus sabulosus</i>	17	0	0	0	0	0	0	0	17	33	0	0	17	0	17	0	0	0	0	0	0	0	24	5	2	34
	9		0	0	0	0	0	53				4		9	0		0	0								
	2						26				8			3				0								
<i>Theridion pictum</i>	38	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	52	0	5	0	0	0	0	0	0	0	19	7	3	47
	21		0	0	11	0	0				13		3	0		0	0									
	9						0				23			1				0								
<i>Theridion pinastri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	40	40	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	59
	0		0	0	0	0	0	86				5		0	0		0	0								
	0						38				8			0				0								
<i>Theridion varians</i>	17	10	0	10	7	20	0	0	0	7	3	0	17	3	3	3	0	0	0	0	0	0	52	11	0	31
	24		0	15	36	0	3				8		6	1		0	0									
	42						2				21			6				0								
<i>Tibellus maritimus</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	16	0	11	0	0	11	16	21	11	11	0	0	0	0	38	8	1	37
	0		0	0	0	0	3	10				3		32	34		0	0								
	0						12				5			61				0								
<i>Tibellus oblongus</i>	1	0	0	3	1	7	13	0	3	23	23	0	1	1	0	6	3	0	0	0	15	62	13	0	45	
	1		0	4	13	6	23				10		1	3		0	28									
	5						27				20			4				6								
<i>Titanoeca spominima</i>	0	0	0	33	0	0	0	0	0	61	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	3	61
	0		0	17	0	0	31				1		0	0		0	0									
	4						17				3			0				0								
<i>Tmarus piger</i>	0	11	0	44	0	6	0	0	0	22	0	0	11	0	0	0	6	0	0	0	0	0	29	6	3	28
	6		0	22	11	0	11				2		0	1		0	0									
	25						7				6			1				0								
<i>Trematocephalus cristatus</i>	0	0	0	0	20	25	20	0	20	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	2	24
	0		0	9	35	9	9				4		0	0		0	0									
	10						21				10			0				0								
<i>Trochosa ruricola</i>	0	0	0	0	7	11	13	0	27	0	9	5	0	0	0	0	15	8	0	0	5	43	15	0	32	
	0		0	3	21	6	13				6		0	10		0	10									
	4						21				13			8				2								

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Trochosa terricola</i>	0	<u>57</u>	9	0	4	0	0	0	9	13	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	29	11	3	35	
	26		16	2	0	0	0	20	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	31						14				0			2					0							
<i>Troxochrus scabriculus</i>	0	0	0	0	<u>89</u>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	14	3	3	76	
	0	0	45		0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	
	14						2				0			0					3							
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	0	13	36	0	10	36	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	24	6	1	34	
	4	42	3	42	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<u>63</u>						0				0			1					0							
<i>Xerolycosa miniata</i>	0	0	0	0	0	18	19	0	<u>32</u>	0	8	0	10	0	0	0	13	0	0	0	0	29	10	2	10	
	0	0	0	0	<u>34</u>	9	15	7	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	2						26				16			2					0							
<i>Xerolycosa nemoralis</i>	0	0	0	20	0	17	0	0	2	5	2	<u>29</u>	12	0	7	0	0	5	0	0	0	43	9	1	28	
	0	0	10	34	0	7	29	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	8						4				<u>59</u>			4					0							
<i>Xysticus bifasciatus</i>	0	0	0	0	0	0	10	0	76	5	0	5	0	0	0	0	5	0	0	0	0	24	5	2	37	
	0	0	0	0	0	5	<u>84</u>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0						67				2			1					0							
<i>Xysticus cristatus</i>	2	0	0	2	6	11	11	0	43	15	2	0	7	2	0	0	0	0	0	0	0	48	10	1	9	
	1	0	7	21	5	53	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	9						<u>54</u>				9			0					0							
<i>Xysticus kochi</i>	0	0	0	0	0	0	12	0	47	24	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	12	24	5	2	32	
	0	0	0	0	0	5	<u>64</u>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0						60				0			1					5							
<i>Xysticus luctator</i>	31	<u>61</u>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	19	8	2	57	
	<u>93</u>		0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	29						1				3			0					0							
<i>Xysticus luctuosus</i>	0	0	0	0	29	57	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	3	2	55	
	0	0	9	<u>73</u>	0	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	27						5				0			0					0							

III уровень классификации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	А.	Б.	В.	Г.	
II уровень классификации	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11					
I уровень классификации	1						2				3			4					5							
<i>Xysticus striatipes</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	7	49	0	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	2	38
	0	0	0	0	0	0	3	0	65	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						42				15			0					0							
<i>Xysticus ulmi</i>	11	0	0	8	0	5	19	0	11	3	5	5	8	3	0	19	0	0	0	0	0	3	57	13	0	56
	6	0	4	10	10	15	12	2	4	0	7	8	26	25	8	1	0	0	0	0	0	0				
	8						26				25			8					1							
<i>Zelotes azsheganovae</i>	5	0	0	0	5	10	10	0	60	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	7	2	22
	2	0	2	18	5	60	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	7						59				2			0					0							
<i>Zelotes clivicola</i>	0	0	0	0	0	86	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	2	76
	0	0	0	0	92	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	14						0				0			3					0							
<i>Zelotes latreillei</i>	0	0	0	0	5	0	13	0	42	0	0	11	24	0	0	5	0	0	0	0	0	0	29	13	3	22
	0	0	3	0	8	24	18	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	1						25				28			1					0							
<i>Zelotes longipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	18	71	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	19	4	2	49
	0	0	0	0	0	0	0	0	92	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	0						44				3			1					0							
<i>Zelotes petrensis</i>	0	0	0	8	0	4	0	0	12	0	0	0	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	3	64
	0	0	5	11	0	8	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	2						3				28			0					0							
<i>Zelotes subterraneus</i>	0	10	10	5	0	19	0	0	5	24	0	0	10	0	14	5	0	0	0	0	0	0	43	9	0	27
	4	15	2	31	0	23	2	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	22						17				5			7					0							
<i>Zora nemoralis</i>	0	62	0	12	0	12	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	4	3	43
	29	0	6	23	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	39						0				7			0					0							
<i>Zora spinimana</i>	0	50	0	12	12	0	12	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	24	5	3	31
	25	0	25	0	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
	34						4				0			3					0							

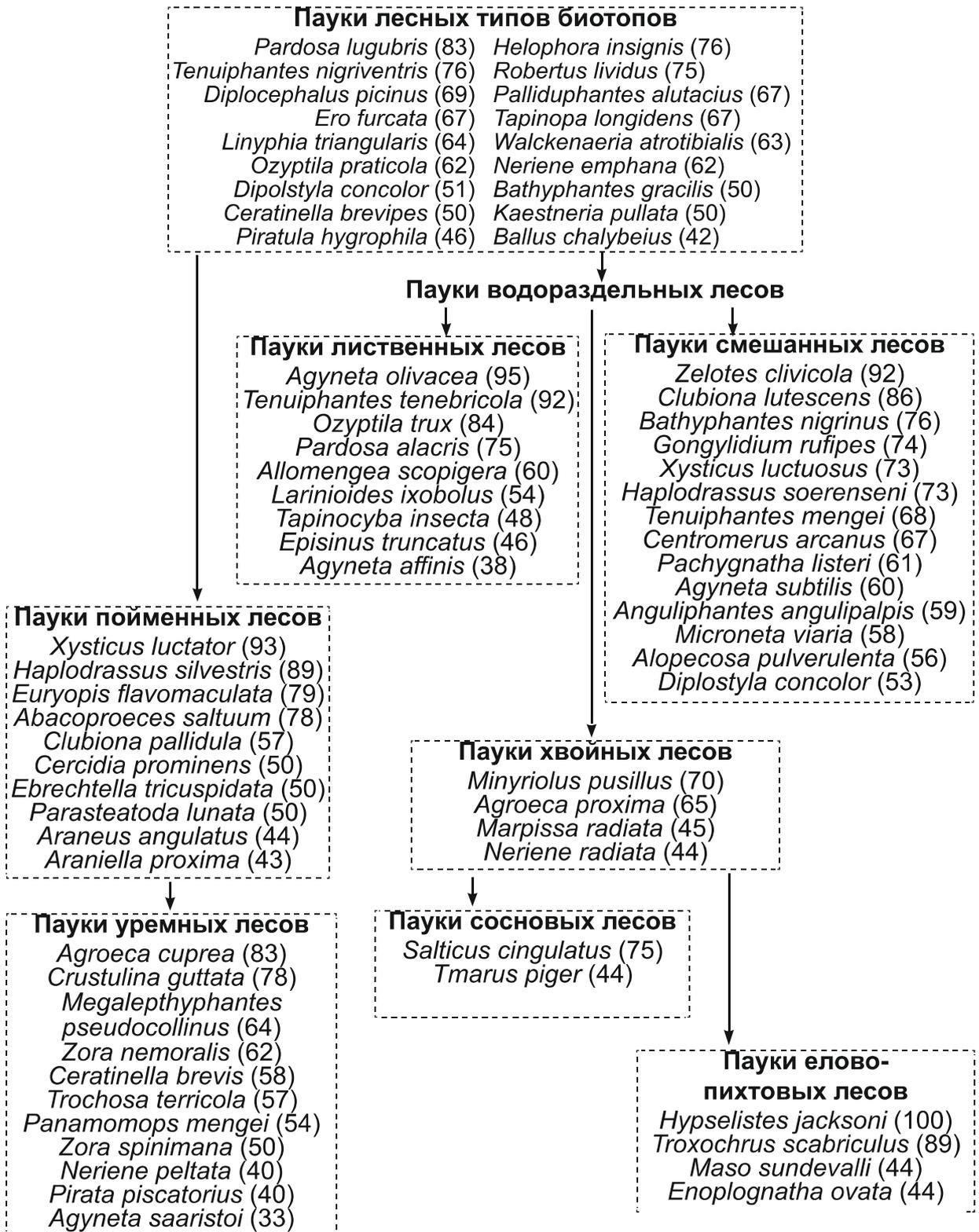


Рисунок В.1 – Комплекс лесных пауков (в скобках указан индекс IndVal)

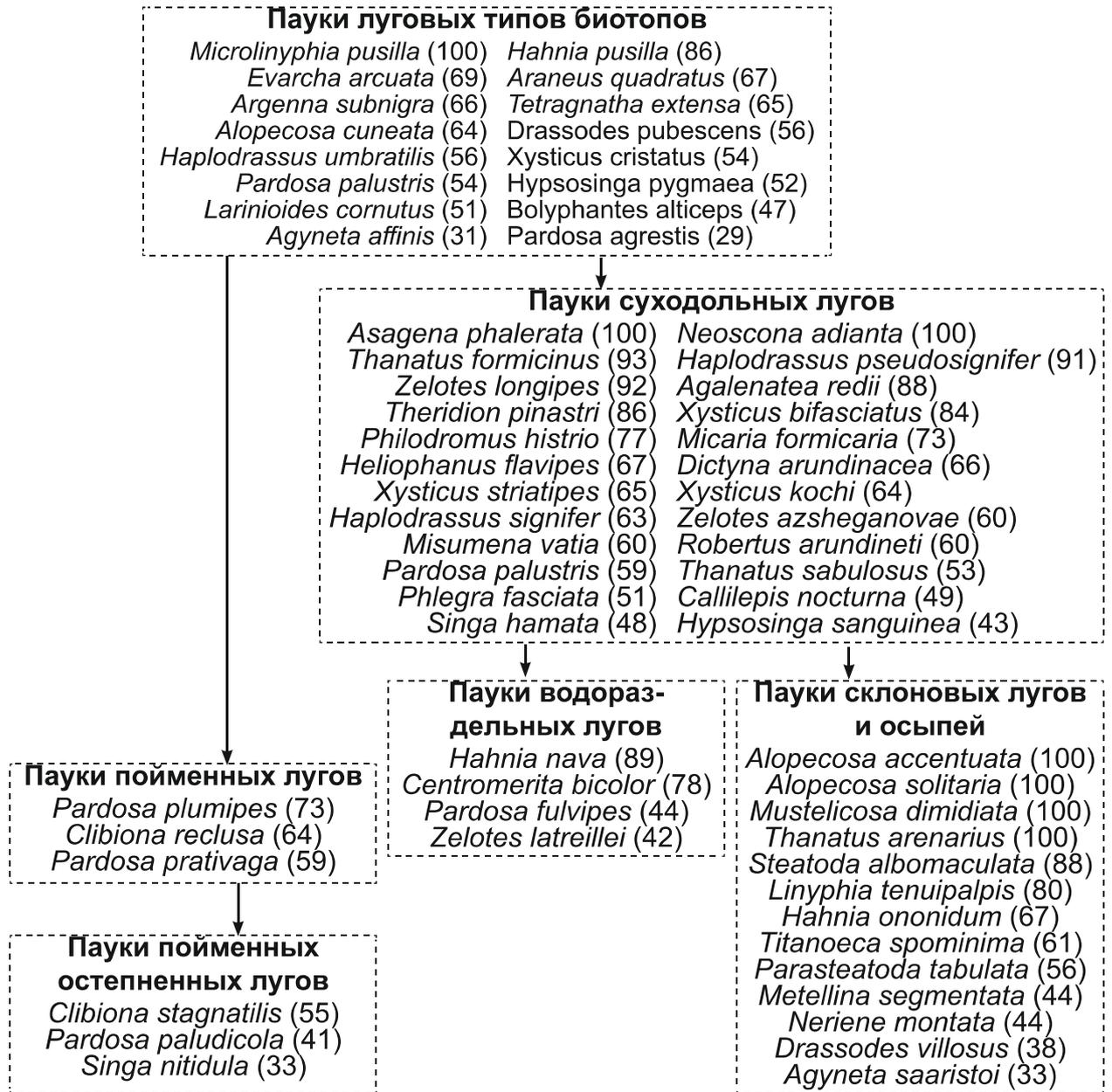


Рисунок В.2 – Комплекс луговых пауков (в скобках указан индекс IndVal)

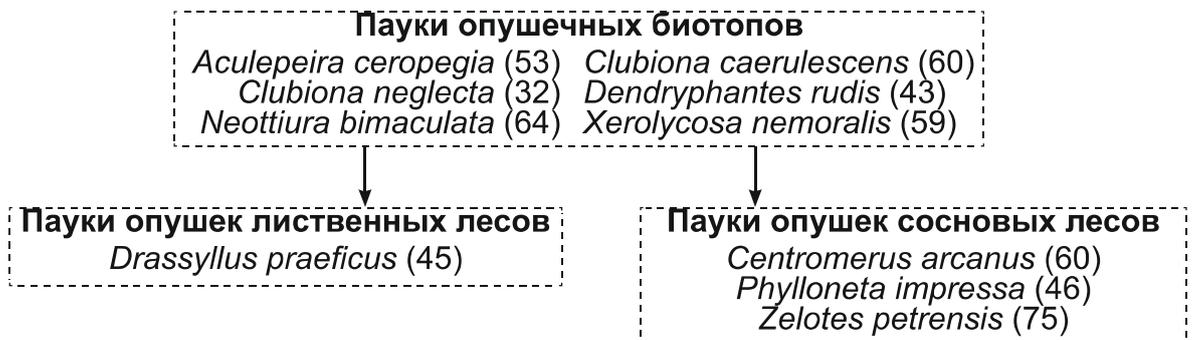


Рисунок В.3 – Комплекс пауков опушечных биотопов (в скобках указан индекс IndVal)

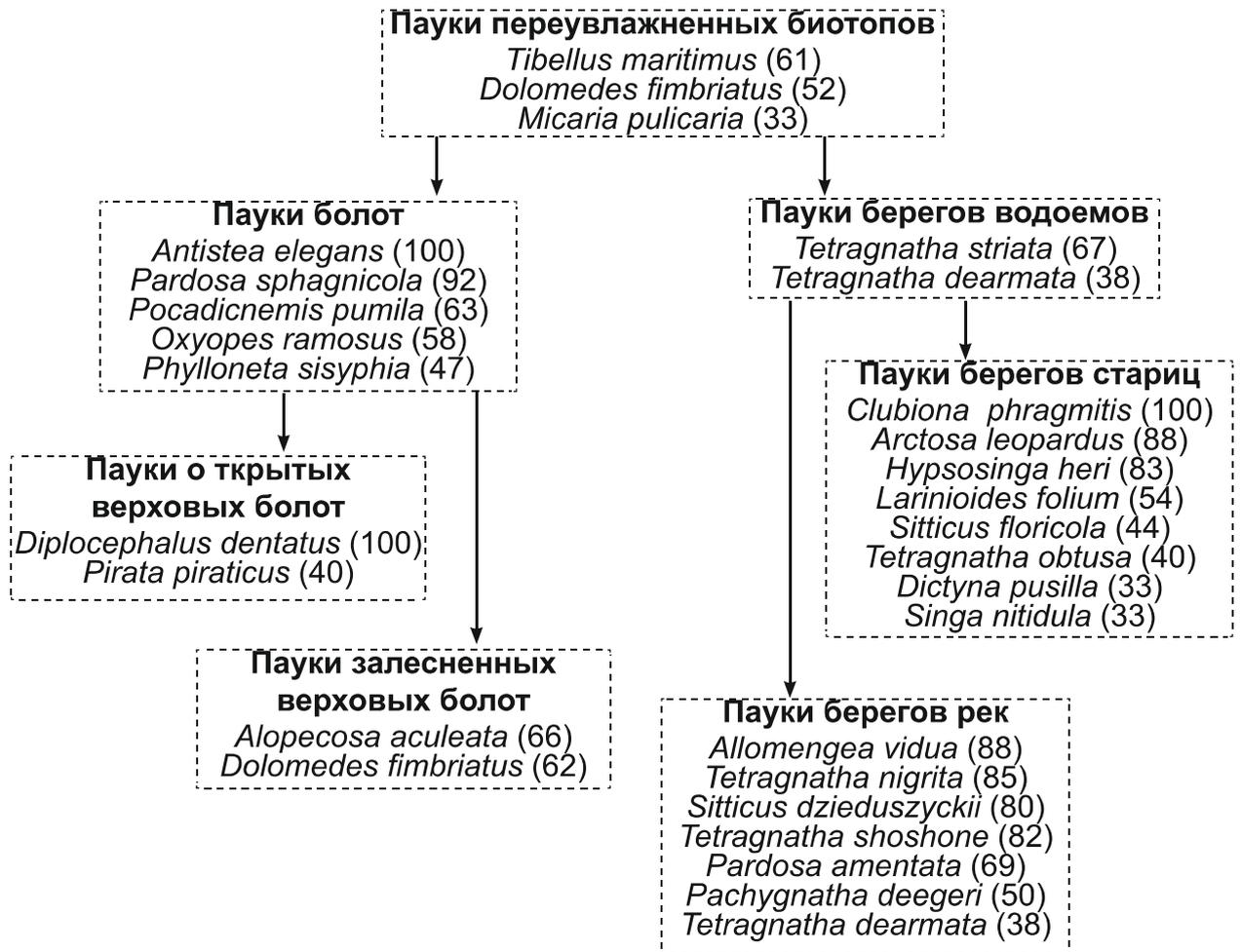


Рисунок В.4 – Комплекс пауков переувлажненных биотопов (в скобках указан индекс IndVal)

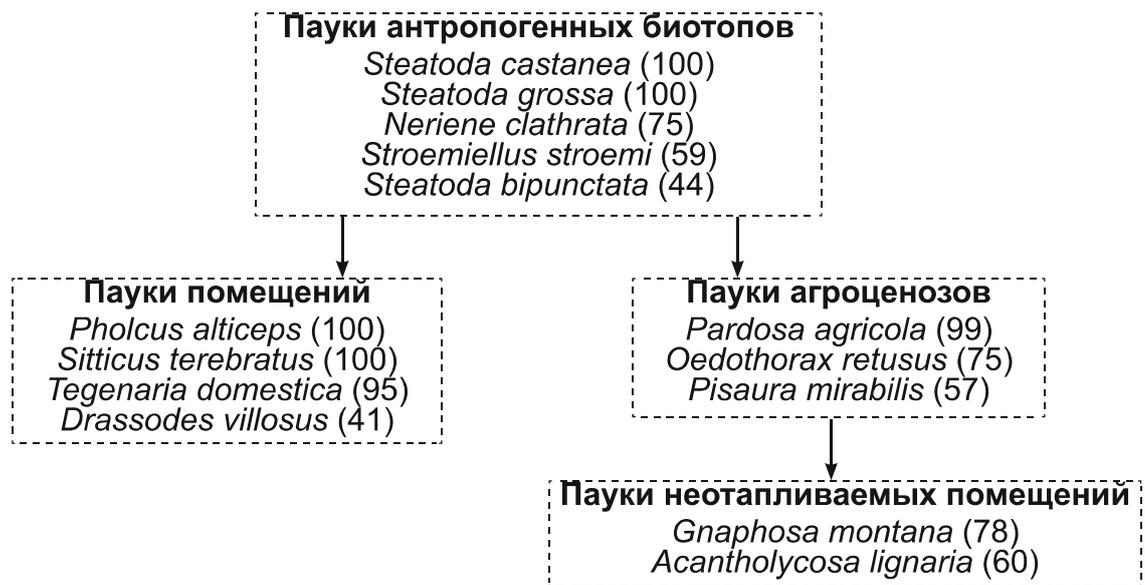


Рисунок В.5 – Комплекс пауков антропогенных местообитаний (в скобках указан индекс IndVal)

## ПРИЛОЖЕНИЕ Г

**Характеристика эврибионтных пауков Удмуртии**

*Araneus diadematus*. Широко эврибионтный вид ( $\text{IndVal}_0 = 62$ ). Заселяет 13 типов биотопов, из которых, в отличие от близкого вида (*A. marmoreus*), отдает предпочтение лесам ( $\text{IndVal} = 45$ ), особенно смешанным ( $\text{IndVal} = 50$ ). В более южных регионах (Центральная Европа), спектр предпочитаемых биотопов ограничен до верховых болот и хвойных лесов, садов, хотя единично встречается более чем в половине всех типов местообитаний<sup>1</sup>.

*Araneus marmoreus*. Оставаясь эврибионтом ( $\text{IndVal} = 34$ ), этот вид имеет наиболее тесные связи с рядом некоторых экотонных биотопов ( $\text{IndVal}$  до 27) и лугами ( $\text{IndVal} = 31$ ). Некоторые авторы так же, называя его эврибионтным, отмечают, что он отдает предпочтение опушечным типам биотопов (Almquist, 2005; Олигер, 2010).

*Centromeres sylvaticus*. В нашей местности эврибионт ( $\text{IndVal} = 48$ ), среди прочих отдает предпочтение водораздельным лиственным лесам (32) и некоторым типам лугов (23). В подтаежных лесах Урала встречается преимущественно в лесах. На Северо-Западе Русской равнины предпочитает заболоченные и переувлажненные хвойные и лиственные леса. В Центральной Европе вид широко эврибионтный, отмечен в 90 % типов местообитаний, во многих из которых является обычным.

*Cheiracanthium erraticum*. Один из наиболее обычных видов в травостое лугов ( $\text{IndVal} = 29$ ) и опушечных биотопов ( $\text{IndVal} = 22$ ). Отмечен 9 типах биотопов и, как и другие эврибионты, имеет  $\text{IndVal}_{\text{max}}$  (43) на наиболее общем уровне их классификации. На севере Европы отмечается как обычный для открытых местообитаний (Almquist, 2006), однако в Нижне-Свирском

---

<sup>1</sup> Здесь и далее информация о биотопическом распределении эврибионтных пауков взята из литературных источников для таких регионов как Швеция (Almquist, 2006, 2005), биостанция Твярмине (Финляндия) (Palmgren, 1972), Европа (Nentwig et al., 2018), Нижне-Свирский заповедник (Северо-Восток Русской равнины) (Олигер, 2010), Урал (Esyunin, Efimik, 1996), Центральная Европа (Hänggi et al., 1995).

заповеднике и биостанции Твярмине (Финляндия) является малочисленным видом, в Центральной Европе преимущественно селится в переувлажненных местообитаниях – на верховых болотах и в понижениях (Hänggi et al., 1995).

***Drassyllus lutetianus***. В Центральной Европе *D. lutetianus* избирателен и селится в биотопах с луговой растительностью и переувлажненным субстратом. На Северо-Западе Русской равнины экологический спектр шире: к заселяемым местообитаниям добавляются луговые и экотонные биотопы. В УР вид так же тяготеет к луговым (IndVal = 35) и экотонным биотопам (17), однако индикаторная ценность максимальна на наиболее общем уровне классификации – 40.

***Drassyllus pusillus***. Индикаторная ценность этого вида максимальна на наиболее общем уровне классификации (IndVal = 38). Можно отметить, что *D. pusillus* отдает предпочтение лугам (33), особенно пойменным остепненным (30). На Урале селится на различных типах лугов, реже по берегам рек, елово-березовых лесах, агроценозах. В Нижне-Свирском заповеднике встречается всюду, но предпочитает сфагновые болота, сфагновые сосняки и другие типы лесов с участием сосны. В Центральной Европе *D. pusillus* менее стенотопен, чем близкий вид – *D. lutetianus*. Он так же селится в биотопах с луговой растительностью и переувлажненным субстратом, но еще и по опушкам, агроценозам, на рудеральных пустошах.

***Enoplognatha ovata***. Широко распространенный вид, заселяющий разнообразные типы местообитаний на Урале и в Нижне-Свирском заповеднике (Олигер, 2010), в Центральной Европе также можно считать его эврибионтным (отмечен в разнообразных береговых, болотных и луговых биотопах, лиственных и хвойных лесах, некоторых агроценозах и рудеральных местообитаниях). В нашей местности заселяет 11 типов биотопов, эврибионт, но степень эврибионтности невысока (IndVal = 29). Наиболее выраженные связи отмечаются с долинными широколиственными лесами (25) и лесными биотопами в целом (21).

*Evarcha falcata* и *E. arcuata*. Большинство авторов отмечает, что *E. f.* более эврибионтный, чем близкий к нему вид *E. a.* (Almquist, 2006; Esyunin and Efimik, 1996; Hänggi et al., 1995; Nentwig et al., 2018). Специальные исследования показали, что *E. arcuata* встречается в меньшем количестве биотопов, но с резко контрастирующими условиями, тогда как *E. f.* распределена равномернее и по большему числу схожих биотопов (Золотарев, 2002), что интерпретировано автором как бóльшая эвритопность последнего.

Согласно нашим данным, *E. f.*, отмеченный в 13 биотопах, имеет максимальную индикаторную ценность на нулевом уровне классификации (IndVal = 38), что позволяет отнести его к эвритопным видам. На более дробных уровнях классификации местообитаний этот вид имеет связи с лесами (IndVal = 20), в особенности смешанными (IndVal = 35). *E. arcuata* встречается в 16 биотопах, значение IndVal для этого вида на нулевом уровне классификации составляет 38, что больше чем у некоторых отнесенных к эврибионтам видов пауков. Однако еще более высокое значение индикаторной ценности имеется для луговых биотопов (69), что не позволяет рассматривать *E. arcuata* как типично эвритопный вид.

*Heliophanus auratus*. Индикаторная ценность на наиболее общем уровне классификации составляет 43. Довольно часто *H. auratus* встречается также по берегам стариц (IndVal = 39) и на лугах (30). В южной тайге и подтаежных лесах Урала данный вид заселяет довольно широкий спектр различных типов местообитаний. На Северо-Западе России встречается нечасто, по берегам водоемов и на лугах (Олигер, 2010). В Европе редок, единичные находки отмечены в низинных переувлажненных лугах, берегах водоемов, агроценозах и рудеральных участках.

*Larinioides patagiatus*. В Северной Европе приводится как характерный для лесов и зарослей кустарника вид (Almquist, 2006), в центральной – для переувлажненных биотопов. На Урале и Русской равнине *L. p.* эврибионтен в большей степени. В пределах УР отмечен в 12 типах биотопов, эвритопность подтверждается индикаторной ценностью на уровне 48. Помимо этого,

положительные связи наблюдаются с лиственными лесами (23) и лугами (18) и опушками лиственных лесов (18).

***Mangora acalypha***. Обитает в 11 типах биотопов, индикаторная ценность на самом общем уровне классификации 52. Отдает предпочтение опушкам сосновых лесов (IndVal = 37), лугам (17), особенно суходольным (21) На Урале также эврибионт, в Северной Европе заселяет освещенные и прогреваемые экстразональные станции, в Центральной – переувлажненные типы биотопов.

***Philodromus cespitum***. Обнаружен в 14 типах биотопов, IndVal для нулевого уровня классификации 43. Кроме того имеется связь с суходольными лугами (28) и опушечными биотопами (23). На Урале обычен в большинстве местообитаний, в Нижне-Свирском заповеднике обычен в открытых луговых и экотонных биотопах. Примечательно, что в Центральной Европе *Ph. cespitum* встречается редко и в ограниченном наборе местообитаний (хвойные леса, заросли кустарников и злаковые поля), а близкий же к нему вид, *Ph. aureolus*, напротив, распространен в значительно большем числе местообитаний и встречается намного чаще (Hänggi et al., 1995). В нашей местности *Ph. cespitum* является эврибионтом, а ближайшая точка, где были обнаружены единичные особи *Ph. aureolus*, находится в 100 км к югу от Удмуртии, в Республике Татарстан (Дедюхин et al., 2015).

***Phrurolithus festivus***. В исследуемом регионе данный вид отмечен в 10 типах биотопов. Максимальная индикаторная ценность характерна для наиболее общего уровня классификации (IndVal = 43). Несколько менее тесные связи выявляются для лугов (34) и долинных широколиственных лесов (33). В Европе так же является эврибионным видом, в часто встречающемся в 70 % типов местообитаний. На Урале вид характерен для лугов, светлых лесов, берегов водоемов, в Нижне-Сивирском заповеднике обычен в биотопах с участием сосны.

***Tetragnatha pinicola***. В УР обнаружена в 12 типах биотопов, IndVal<sub>0</sub> = 57. Предпочитает луговые биотопы (38), особенно на водорезделах (32). На

Урале и Северо-Западне Русской равнины вид также является эврибионтным. В Центральной Европе вид заселяет преимущественно лишь хвойные леса, некоторые ксеротермные местообитания и сельскохозяйственные поля. На Севере Европы биотопические предпочтения вида смещаются в сторону лесов, особенно с участием сосны в древостое.

*Theridion varians*. В Центральной Европе встречается лесных и открытых переувлажненных местообитаний. В Северной Европе и на Северо-Западе Русской равнины более обычен, населяет леса, лесные опушки, сады. На Урале *Th. varians* эвритопен. В пределах УР отмечен в 11 типах биотопов, IndVal для наиболее общего уровня классификации составляет 52. Так же можно отметить довольно тесные связи с лесными биотопами (IndVal = 42).

*Tibellus oblongus*. Отмечен в 13 типах биотопов, на наиболее общем уровне классификации IndVal = 62. Несколько более характерен для лугов (27) и агроценозов (28), чем для других типов биотопов. На Урале эврибионт, в Нижне-Свирском заповеднике обычен, но предпочитает экотонные типы биотопов (опушки, края лесных массивов, разреженные леса). В Европе экологический спектр *T. oblongus* уже, здесь он является преимущественно луговым видом.

*Trochosa ruricola*. Эврибионтный вид (IndVal<sub>0</sub> = 43), отмеченный в 15 биотопах и тяготеющий к лугам (21) и смешанным лесам (21). На Урале и Северо-Западне Русской равнины обычен, предпочитает луга. В Центральной Европе заселяет более 60 % различных типов местообитаний, но близкий вид, *T. terricola*, является там более эвритопным видом и встречается там более чем в 90 % типов местообитаний. В исследуемом регионе *T. terricola*, напротив, отдает явное предпочтение долинным широколиственным лесам, хотя единично встречается во многих других типах биотопов.

*Xysticus ulmi*. Эврибионтный вид (IndVal<sub>0</sub> = 57), отмеченный в 13 типах биотопов, тяготеющий к лугам (26) и экотонным местообитаниям (25). На Урале является эврибионтным, на Северо-Востоке Русской равнины

предпочитает луга и опушечные биотопы, в Европе – луга и некоторые агроценозы.

*Zelotes subterraneus*. Эврибионтный вид, индикаторная ценность которого на нулевом уровне классификации составляет 43. Всего заселяет 9 типов биотопов, более обычен в лесах и на суходольных лугах. Так же является эврибионтом в Уральском регионе; в Европе и на Западе Русской равнины обычен, но предпочитает сосновые и еловые леса.

Как следует из перечисленного выше, далеко не все эврибионтные в исследуемом регионе виды пауков остаются таковыми в других фрагментах своего ареала. Лишь три вида (*Drassyllus pusillus*, *Enoplognatha ovata* и *Trochosa ruricola*) заселяют большое количество различных типов местообитаний на протяжении от Европы до Урала. Большая часть широко эврибионтных в УР видов является таковыми на всей Русской равнине (например, *Araneus marmoreus*, *Larinioides patagiatus*, *Tetragnatha pinicola*, *Theridion varians*, *Tibellus oblongus*). Интересным примером является паук-скакунчик *Heliophanus auratus*, который эврибионтен в УР и на Урале, предпочитает берега на Северо-Западе Русской равнины и переувлажненные луга на понижениях на Севере Европы, в Центральной Европе встречается исключительно редко – всего 8 находок в общей сложности. Реже встречаются обратные случаи, когда в направлении с запада на восток виды сужают спектр заселяемых типов биотопов, будучи эврибионтами в пределах УР (*Araneus diadematus*, *Centromerus sylvaticus*).