

На правах рукописи

ФОМИЧЕВ

Александр Анатольевич

**ПАУКИ-ГНАФОЗИДЫ (ARANEI: GNAPHOSIDAE) АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ
СТРАНЫ:
СИСТЕМАТИКА, ФАУНИСТИКА И ЗООГЕОГРАФИЯ**

03.02.05 – Энтомология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования “Алтайский государственный университет”.

Научный руководитель: **Яковлев Роман Викторович**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Алтайский государственный университет”, профессор кафедры экологии, биохимии и биотехнологии

Официальные оппоненты: **Есюнин Сергей Леонидович**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Пермский государственный национальный исследовательский университет”, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных и водной экологии

Михайлов Кирилл Глебович
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова”, старший научный сотрудник Зоологического музея

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Защита диссертации состоится «__» _____ 2020 г., в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <https://www.zin.ru/boards/00222301/theses.html>

Автореферат разослан «__» _____ 2019 г.

Учёный секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Пауки-гнафозиды (Aranei: Gnaphosidae) – седьмое по величине, всесветно распространённое семейство пауков, насчитывающее на сегодняшний день 2531 вид из 158 родов [World Spider Catalog, 2019]. Пауками-гнафозидами населены практически все природные зоны. Являясь одной из наиболее массовых и обычных групп пауков, они имеют большое значение в природе, регулируя численность насекомых. При этом таксономия пауков-гнафозид разработана недостаточно. Практически во всех крупных родах пауков-гнафозид, обитающих на территории Палеарктики, имеются неизвестные науке виды. Распространение большинства видов, как и состав локальных фаун пауков-гнафозид, известно лишь в общих чертах. Зоогеографические и экологические исследования пауков-гнафозид сдерживаются их недостаточной изученностью в фаунистическом и таксономическом аспектах. Особенно необходимо изучение пауков Алтайской горной страны (АГС). Это связано с тем, что АГС, находясь на стыке Сибирской и Центральноазиатской фаун, обладая широким диапазоном высот над уровнем моря и разнообразными типами биотопов, является одним из центров их наибольшего видового богатства в Северной Евразии. Заметная роль пауков-гнафозид в природе и их значение для понимания многих вопросов фундаментальной науки в сочетании с малоизученностью этой группы обуславливают актуальность их изучения.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение фауны пауков-гнафозид Алтайской горной страны (АГС).

Задачи исследования:

1. Выявить таксономический состав фауны пауков-гнафозид исследуемой территории.
2. Описать неизвестные науке таксоны.
3. Сравнить таксономический состав фауны пауков-гнафозид АГС и других горных территорий Палеарктики.
4. Изучить особенности вертикального распределения пауков-гнафозид АГС.
5. Проанализировать ареалы видов пауков-гнафозид, известных с территории АГС.
6. Дать оценку уровню эндемизма фауны пауков-гнафозид АГС.

Научная новизна исследования. На основании изучения всех доступных материалов, критической оценки литературных источников и значительной доли оригинальных исследований впервые дан полный обзор семейства Gnaphosidae Алтайской горной страны. В общей сложности здесь обнаружено 114 видов из 15 родов. Впервые выявлен видовой состав различных регионов АГС: на Северном Алтае – 43 вида, на Западном Алтае – 26 видов, в Центральном Алтае – 42 вида, в Юго-Восточном Алтае – 42 вида и в Монгольском Алтае – 37 видов. Впервые произведено сравнение фаун пауков-гнафозид АГС с другими горными территориями Северной Евразии (Кавказа, Урала, гор Средней Азии и Тувы), а также фаун различных регионов АГС между собой. С территории АГС и прилегающих районов были описаны 19 новых для науки видов пауков-гнафозид, а для двух видов впервые описаны самцы. Подготовлена оригинальная характеристика вертикально-поясной структуры фауны пауков-гнафозид различных регионов АГС и проведён её ареалогический анализ.

Теоретическая и практическая значимость работы. Внесён существенный вклад в познание биологического разнообразия АГС – уникальной территории, находящейся на стыке Сибири и Центральной Азии. Данные, полученные в ходе проведённого исследования, могут найти применение при проведении зоогеографического районирования рассматриваемой территории. Сведения по фауне и систематике могут использоваться для проведения разнообразных экологических исследований.

Положения, выносимые на защиту.

1. По своему таксономическому составу фауна пауков-гнафозид Алтайской горной страны наиболее близка к прилегающим к ней горам Тувы. В наименьшей степени

выражено сходство с горами Кавказа и Средней Азии. Наиболее обособленный регион Алтайской горной страны – Монгольский Алтай, в котором наибольшим своеобразием обладают пустынный и высокогорный высотные пояса.

2. Фауна пауков-гнафозид Алтайской горной страны по уровню эндемизма высока и приближается по этому показателю к горам Средней Азии. Алтайская горная страна является центром видового разнообразия для таких пустынных и высокогорных родов пауков-гнафозид как *Berlandina* Dalmas, 1922, *Fedotovia* Charitonov, 1946 и *Parasyrisca* Schenkel, 1963. На территории Алтайской горной страны имеется два центра эндемизма: пустыни изолированной Барун-Хурайской котловины и высокогорья Монгольского Алтая.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена изучением большого объема материала, собранного диссертантом на территории Алтайской горной страны, исследованием типового и сравнительного материала коллекций Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия), Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург, Россия), Зоологического музея МГУ (г. Москва, Россия) и Зоологического музея университета Турку (г. Турку, Финляндия). Использовалась актуальная литература по систематике Gnaphosidae Палеарктики. Диссертант сотрудничал с ведущими специалистами в области систематики пауков: Ю. М. Марусиком (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН), М. М. Омелько (Дальневосточный федеральный университет) и Seppo Koronen (Зоологический музей университета Турку). Материал обрабатывался с использованием современной техники. Помимо этого, материалы, содержащиеся в диссертации, опубликованы в журналах международного уровня, что предполагает доскональное рецензирование статей экспертами.

Апробация. Результаты работы по теме диссертации докладывались на XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 года).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ [Фомичев, 2019; Fomichev, 2015; 2016a; 2016b; Fomichev, Marusik, 2011; 2015a; 2015b; 2017a; 2017b; Fomichev et al., 2013; 2018; Marusik, Fomichev, 2010; 2016a; 2016b; Marusik et al., 2014a; 2014b; 2019]. Все работы опубликованы в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования.

Структура и объём работы. Работа состоит из введения, 5 глав и 13 подглав, выводов и двух приложений. Главы 1–3 основаны на литературных данных, главы 4–5 оригинальны. В приложении 1 даются иллюстрации основных морфологических признаков родов пауков-гнафозид, обитающих в АГС, в приложении 2 даны карты распространения всех видов пауков-гнафозид в пределах АГС. Объём основной части диссертации 150 страниц. Общий объём приложений – 74 страницы. Иллюстративный материал состоит из 9 таблиц и 151 рисунка. Список литературы содержит 111 работ, из которых 88 на иностранных языках.

Благодарности. Автор работы выражает особую благодарность своему научному руководителю Р.В. Яковлеву (Алтайский государственный университет, Барнаул) а также научному консультанту – Ю.М. Марусику (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан) за неоценимую помощь на всех этапах работы. Значительная методическая помощь при теоретической обработке материала была оказана Р.Ю. Дудко (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Кроме этого, я благодарен людям, помогавшим при организации и проведении полевых исследований, а именно: С.М. Аюбаеву, Э.М. Аюбаеву, Ю.А. Новохатскому и Г.Г. Хабиеву (Акташ, Россия), Р. Баханову и Е. Иванову (Горно-Алтайск), У. Бекету (Баян-Улгий, Монголия), А.В. Волюнкину, П.В. Голякову, Т.М. Круговой, А.Н. Черепанову, А.И. Шмакову (Барнаул), А.Н. Наконечному (Новосибирск), А.В. Першину (Бийск). За предоставление материала благодарю В.В. Дорошкина (Челябинск), А.А. Кечайкина (Барнаул), С.И. Мишенина и П. Я. Устюжанина (Новосибирск). Доступ к музейным материалам был получен благодаря

Г.Н. Азаркиной (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), В.И. Овчаренко (Нью-Йорк, США), А.В. Пономарёву (Ростов-на-Дону), В.А. Кривохатскому и С.Ю. Синеву (Зоологический институт РАН), S. Mahunka (Венгерский музей естественной истории, Будапешт) и Zhang Feng (Хэбэйский университет, Китай). Я благодарен И.Б. Фомичевой (Новосибирск) за редактирование орфографии и пунктуации. Особенно хочется поблагодарить почётного куратора коллекции паукообразных университета Турку (Финляндия) Serro Koronen за возможность продуктивной работы в стенах Зоологического музея университета Турку. Проведение исследований было поддержано проектом Государственного задания Министерства образования и науки РФ № 6.2884.2017/4.6.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы изучения

1.1. Полевые методы

Основой для данного исследования послужили обширные материалы, собранные автором в ходе нескольких десятков экспедиций, проходивших на территории России (Республика Алтай, Алтайский край, Республика Тува) и Монголии (Баян-Улгийский, Кобдосский и Гоби-Алтайский аймаки).

Материалы, собранные автором в ходе экспедиционных работ, распределены между Музеем Института систематики и экологии животных в Новосибирске (ISEA) и Зоологическим музеем МГУ в Москве (ZMMU).

Сбор материала осуществлялся в ходе экспедиций, проходивших почти во всех частях АГС. Был изучен основной спектр биотопов, встречающихся на этой территории, в диапазоне высот от 500 до 4000 метров над уровнем моря. Пауки отлавливались во все месяцы теплого сезона года: с апреля по сентябрь. Материал собирался в ходе пеших маршрутов различной протяженности.

Большинство экземпляров было собрано вручную. Пойманные пауки помещались в пластиковые пробирки, заполненные 75% раствором спирта. При ручном сборе наибольшее внимание уделялось переворачиванию камней в разнообразных каменистых биотопах (осыпях, горных тундрах, петрофитных степях, пустынях и т.д.). В редких случаях использовались почвенные ловушки. Редкое использование нами ловушек объясняется их малой эффективностью при маршрутном методе сбора материала (ограниченное во времени пребывание на территории одного конкретного локалитета) и сложностью установки их в достаточном числе в большинстве горных биотопов с плотным и каменистым грунтом.

Особое место при сборе пауков занимал ручной сбор в темное время суток. В ночное время пауки отлавливались не только во время пеших маршрутов с использованием налобного фонаря, но и приманивались на различные источники света: световые аккумуляторные ловушки и световой экран.

Собранный материал помещался на хранение в 75% раствор этилового спирта и снабжался этикетками. В этикетке фиксировалась следующая информация: географическое название местности (хребта, урочища, долины реки и т.д.), координаты и высота над уровнем моря, данные о биотопе и дата сбора.

Всего было собрано приблизительно 1500 экземпляров Gnaphosidae. Все точки сбора пауков-гнафозид в АГС показаны на Рисунке 1.

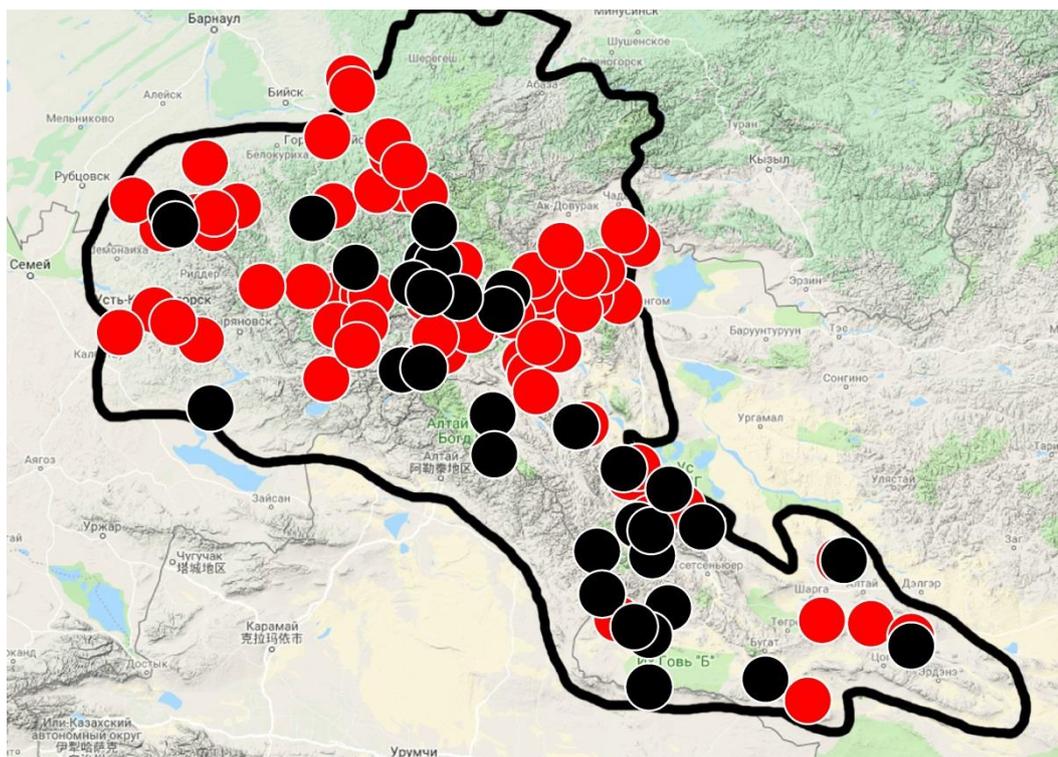


Рисунок 1. Точки сбора пауков-гнафозид в АГС. Красные кружки – литературные данные, чёрные кружки – оригинальные данные.

1.2. Камеральные методы

Изучение материала производилось с помощью различных стереоскопических микроскопов: МБС-1, МБС-9, МБС-10, Olympus BH-2, Olympus SZX 16 и Stemi 2000-C. Кроме того, использовался сканирующий электронный микроскоп SEM JEOL JSM-5200. Цифровые фотографии выполнялись с помощью камер: AxioCamMRc 5 (Zeiss), Canon EOS 7D и Olympus Camedia E-520. Полученные цифровые изображения обрабатывались с помощью программ: Combine ZM, Combine ZP, Helicon Focus 3.10 и Zerene Stacker. Фотографирование осуществлялось в небольших ёмкостях, заполненных спиртом. Дно этих ёмкостей заливалось белым или чёрным парафином, в котором делался набор разнообразных по форме и размеру отверстий, для того чтобы расположить паука (или его часть) в нужном положении. Для фотографирования некоторых мацерированных эпигин изготавливались временные микропрепараты. В этом случае использовались предметные стёкла с лункой, а сам исследуемый объект помещался в каплю глицерина и в некоторых случаях накрывался покровным стеклом. Эпигины мацерировались с помощью раствора КОН или молочной кислоты. Для большей заметности полупрозрачных структур, мацерированные эпигины окрашивались метиленовым синим. Рисунки выполнялись на рифленой бумаге с помощью карандашей различной твердости. Для редактирования фотографий и сканов рисунков и подготовки иллюстраций использовались графические редакторы: Photoshop и CorelDraw. Определение видовой принадлежности экземпляров производилось с помощью различных определителей, публикаций с (перво)описаниями и сравнения с типовыми материалами из музейных коллекций.

Глава 2. Характеристика Алтайской горной страны (АГС)

2.1. Границы и физико-географические особенности

В подглаве обсуждаются границы АГС. Алтайская горная страна простирается с северо-запада на юго-восток на расстояние около 1300 километров, а в ширину достигает более 700 км. Орография АГС очень сложна. Для её рельефа свойственно сочетание

высоких горных хребтов с глубокими межгорными котловинами. Климат АГС резко континентальный. Биотопы крайне разнообразны: от таёжных лесов до пустынь.

2.2. Регионы АГС и их биогеографическое районирование

В связи со значительной орографической и биогеографической неоднородностью АГС в ней можно выделить ряд регионов. В отношении российской части АГС мы придерживаемся геоботанического районирования А. В. Куминовой [1960], которая выделяет Северный, Центральный, Западный и Юго-Восточный Алтай. Большая часть казахстанского сектора Алтайских гор, оставшаяся за пределами рассматриваемой Куминовой территории, трактуется нами как Южный Алтай. Монгольский Алтай представляет собой отдельный регион АГС (Рисунок 2).

Глава 3. Общая характеристика пауков-гнафозид (Gnaphosidae) и история их изучения

3.1. Морфологические особенности

В подглаве подробно описывается морфология пауков-гнафозид.

3.2. Биология и образ жизни

Gnaphosidae – всеветно-распространённое семейство, включающее 2531 вид из 158 родов [World Spider Catalog, 2018]. Гнафозиды не плетут сетей и являются активными охотниками. По своему распространению это семейство пауков является космополитичным. Основная часть представителей семейства – герпетобионты. Большая часть Gnaphosidae является неспециализированными хищниками. Гнафозиды важны для сельского и лесного хозяйств как регуляторы численности насекомых.

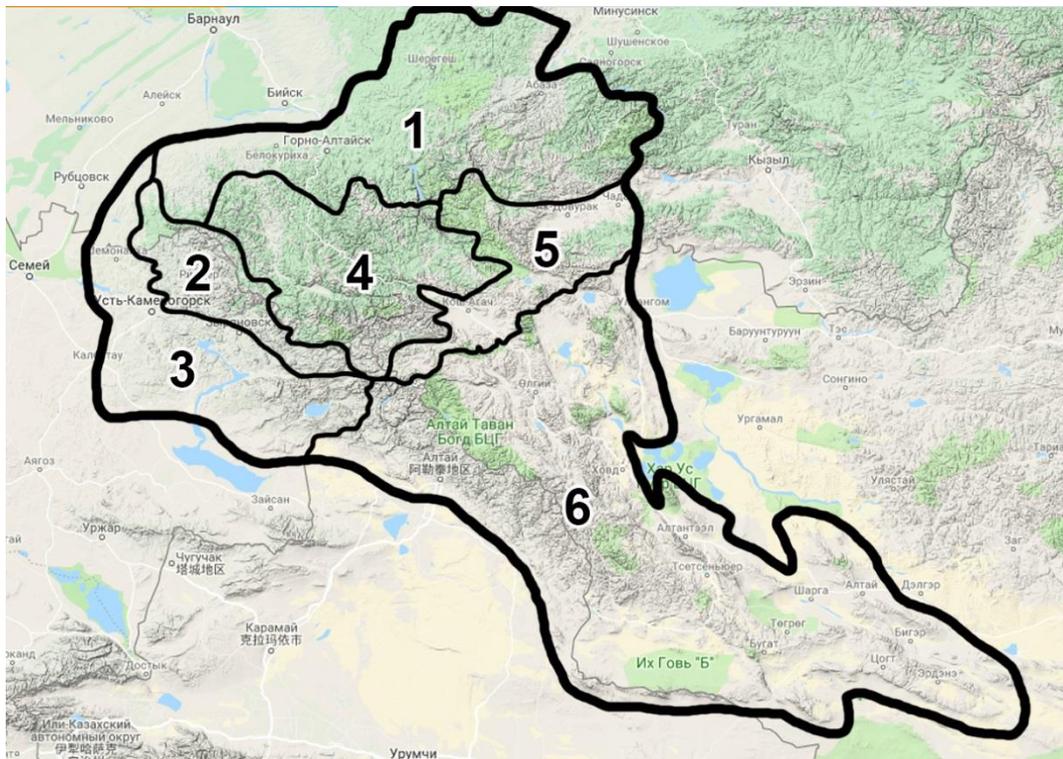


Рисунок 2. Регионы Алтайской горной страны. 1 – Северный Алтай, 2 – Западный Алтай, 3 – Южный Алтай, 4 – Центральный Алтай, 5 – Юго-Восточный Алтай, 6 – Монгольский Алтай (членение российской части АГС по Куминовой [1960] с изменениями).

3.3. Эволюция взглядов на таксономию пауков-гнафозид

В подглаве рассматривается история систематики Gnaphosidae.

3.4. История изучения пауков-гнафозид АГС

Первые фаунистические данные о Gnaphosidae российской и казахстанской частей АГС фигурируют в работе Ермолаева [Ermolajev, 1937], который указал несколько, в основном широко-распространённых видов. Систематические работы по изучению Gnaphosidae АГС начались лишь в девяностые годы, когда был опубликован ряд работ с описаниями новых для науки видов [Marusik, Logunov, 1995; Marusik et al., 1996; Danilov, 1997]. Виды родов *Gnaphosa* Latreille, 1804 и *Parasyrisca* Schenkel, 1963, обитающие в АГС, были отмечены или впервые описаны в двух обзорных работах Овчаренко и его соавторов [Ovtsharenko et al., 1992; 1995]. В начале XXI столетия произошла активизация изучения фауны пауков (в том числе и пауков-гнафозид) АГС. Произошел значительный прогресс в изучении фауны российской части АГС [Левина, Михайлов, 2004; Azarkina, Trilikauskas, 2013; Fomichev, 2015]. Наиболее изученным в плане фауны пауков-гнафозид стал Тигирекский заповедник, располагающийся в Западном Алтае [Волинкин и др., 2011; Fomichev, 2016]. В 60-х годах XX века венгерской энтомологической экспедицией были произведены сборы материалов по паукам-гнафозидам Монгольского Алтая. Результаты обработки этих материалов были опубликованы совсем недавно [Marusik, Logunov, 2006].

Мы начали экспедиционные работы по изучению аранеофауны Монгольского Алтая в 2012 году. В результате этих исследований было опубликовано около десятка таксономических работ о пауках-гнафозиде Монгольского Алтая и прилегающих территорий, основные из которых затрагивают роды *Berlandina* Dalmas, 1922, *Fedotovia* Charitonov, 1946, *Gnaphosa* Latreille, 1804 и *Parasyrisca* Schenkel, 1963 (Marusik et al., 2014a; 2014b; 2019; Fomichev, Marusik, 2015; 2017b; Fomichev et al., 2018). Фауна Gnaphosidae западного макросклона Монгольского Алтая, находящегося на территории КНР до сих пор остаётся не исследованной.

Глава 4. Таксономия, фауна и зоогеография пауков-гнафозид АГС

4.1. Таксономический обзор

В подглаве дан обзор родов и видов Gnaphosidae, обитающих в АГС. Для каждого рода указано глобальное распространение, виды, представленные в фауне АГС, распространение в пределах АГС и дифференциальный диагноз. Фауна пауков-гнафозид АГС включает 114 видов из 15 родов. Наиболее богато представлены роды: *Drassodes* Westring, 1851 (10 видов), *Gnaphosa* (25 видов), *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 (10 видов), *Micaria* Westring, 1851 (14 видов), *Parasyrisca* (15 видов) и *Zelotes* Gistel, 1848 (18 видов). Эндемичных видов 25. Ниже приводится список Gnaphosidae АГС. В списке используются следующие сокращения: С – Северный Алтай, З – Западный Алтай, Ю – Южный Алтай, Ц – Центральный Алтай, ЮВ – Юго-Восточный Алтай, М – Монгольский Алтай, р – пустынный пояс, s – степной пояс, l – лесной пояс, v – высокогорный пояс, o – околородные (интразональные) биотопы, n – конкретный высотный пояс неизвестен. Таким образом, например, “М р, s” означает, что вид обитает в пустынном и степном поясах Монгольского Алтая.

Berlandina Dalmas, 1922 (7)

Berlandina cinerea (Menge, 1872): ЮВ s (евросибирский).

Berlandina litvinovi Fomichev et Marusik, 2017: М р, s (эндемик АГС).

Berlandina mishenini Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М s (эндемик АГС).

Berlandina nakonechnyi Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М р (эндемик АГС).

Berlandina ovtsharenkoi Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М р (Монгольский).

Berlandina schenkeli Marusik et Logunov, 1995: ЮВ s (эндемик Алтае-Саянской горной страны).

Berlandina yakovlevi Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М р (эндемик АГС).

Callilepis Westring, 1874 (2)

Callilepis nocturna (Linnaeus, 1758): С s, l, o; З l; Ц s, l, v; ЮВ s; М s (транспалеарктический).

Callilepis schuszeri (Herman, 1879): Ц n (транспалеарктический).

Drassodes Westring, 1851 (10)

(?) *Drassodes chybyndensis* Esyunin et Tuneva, 2002: Ц l (?) (евросибирский).

Drassodes cupreus (Blackwall, 1834): С v; З l, v; Ц s, l, v; ЮВ s, v (транспалеарктический).

Drassodes kaszabi Loksa, 1965: ЮВ s; М s (Монгольский).

Drassodes katunensis Marusik, Hippa et Koronen, 1996: Ц s; ЮВ s (эндемик АГС).

Drassodes lapidosus (Walckenaer, 1802): Ц s, v; М n (транспалеарктический).

Drassodes longispinus Marusik et Logunov, 1995: С o; З n (южносибирский).

Drassodes neglectus (Keyserling, 1887): Ц s; ЮВ s (сибирско-неарктический).

Drassodes platnicki Song, Zhu et Zhang, 2004: С s; ЮВ s; М s, o (урало-монгольский).

Drassodes pubescens (Thorell, 1856): С s, l; З s (транспалеарктический).

Drassodes villosus (Thorell, 1856): С l; З s; Ц l; ЮВ s (транспалеарктический).

Drassyllus Chamberlin, 1922 (4)

Drassyllus lutetianus (L. Koch, 1866): С s, l (евросибирский).

Drassyllus praeficus (L. Koch, 1866): С s, l (евросибирский).

Drassyllus pusillus (C. L. Koch, 1833): С s, l; Ц n (транспалеарктический).

Drassyllus vinealis (Kulczyński, 1897): С s, l; Ц s (транспалеарктический).

Echemus Simon, 1878 (1)

Echemus sibiricus Marusik et Logunov, 1995: ЮВ s (эндемик АГС).

Fedotovia Charitonov, 1946 (3)

Fedotovia feti Fomichev et Marusik, 2015: М р (Монгольский).

Fedotovia mikhailovi Fomichev et Marusik, 2015: М р (эндемик АГС).

Fedotovia mongolica Marusik, 1993: М р (Монгольский).

Gnaphosa Latreille, 1804 (25)

Gnaphosa badia (L. Koch, 1866): С l (евросибирский (?)).

Gnaphosa banini Marusik et Koronen, 2001: З l; ЮВ s, v, o (монголо-алтайский).

Gnaphosa borea Kulczyński, 1908: Ц v, o (сибирско-неарктический).

Gnaphosa esyunini Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М s (эндемик АГС).

Gnaphosa gracilior Kulczyński, 1901: Цo; ЮВs; М р, s, o (сибирский).

Gnaphosa inconspecta Simon, 1878: З v; Ц l; ЮВ v (транспалеарктический).

Gnaphosa khovdensis Marusik, Fomichev et Omelko, 2014: М s (эндемик АГС).

Gnaphosa leporina (L. Koch, 1866): З s; ЮВ s (евросибирский).

Gnaphosa licenti Schenkel, 1953: Ю s; Ц s (восточно-палеарктический).

Gnaphosa lucifuga (Walckenaer, 1802): С l (транспалеарктический).

Gnaphosa mandschurica Schenkel, 1963: Ц s; ЮВ s, l, v (восточно-палеарктический).

Gnaphosa mongolica Simon, 1895: Ц n; ЮВ s; М р, s, o (транспалеарктический).

Gnaphosa montana (L. Koch, 1866): С l, v; З l; Ц l (евросибирский).

Gnaphosa muscorum (L. Koch, 1866): С l, v, o; Ц s, l, v; ЮВ s, l, v (циркумголарктический).

Gnaphosa orites Chamberlin, 1922: ЮВ v (циркумголарктический).

Gnaphosa pilosa Savelyeva, 1972: З l; Ю s (казахстано-алтайский).

Gnaphosa potanini Simon, 1895: ЮВ n, М n (восточно-палеарктический).

Gnaphosa pseudoleporina Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992: 3 l, v; Ц l, v (?) (монголо-алтайский).

Gnaphosa rasnitsyni Marusik, 1993: М s (монгольский).

Gnaphosa serzonshteini Fomichev et Marusik, 2017: М р (эндемик АГС).

Gnaphosa sticta Kulczyński, 1908: 3 l; Ц v; ЮВ l (транспалеарктический).

Gnaphosa stoliczkai O. Pickard-Cambridge, 1885: М р (центральноазиатский).

Gnaphosa tigrina Simon, 1878: С l (евросибирский (?)).

Gnaphosa tuvinica Marusik et Logunov, 1992: 3 l; ЮВ s; М s (эндемик Алтае-Саянской горной страны).

Gnaphosa wiehlei Schenkel, 1963: М s (монгольский).

Haplodrassus Chamberlin, 1922 (10)

Haplodrassus cognatus (Westring, 1861): С l, o (транспалеарктический).

Haplodrassus minor (O. Pickard-Cambridge, 1879): С l (евросибирский (?)).

Haplodrassus moderatus (Kulczyński, 1897): С l, v; Ц l (транспалеарктический).

Haplodrassus pseudosignifer Marusik, Hippa et Koronen, 1996: 3 s, v; Ц n (евросибирский).

Haplodrassus pugnans (Simon, 1880): Ц s; ЮВ s; М s (сибирско-маньчжурский).

Haplodrassus rufus (Savelyeva, 1972): Ю o (эндемик АГС).

Haplodrassus signifer (C. L. Koch, 1839): С s, l; 3 s, l; Ю n; Ц l, v; ЮВ o (циркумголарктический).

Haplodrassus soerenseni (Strand, 1900): С l; 3 l, v; Ц l, v (транспалеарктический).

Haplodrassus tegulatus (Schenkel, 1963): ЮВ s (монгольский).

Haplodrassus umbratilis (L. Koch, 1866): Ю n (евросибирский).

Kishidaia Yaginuma, 1960 (1)

Kishidaia conspicua (L. Koch, 1866): С l (транспалеарктический).

Micaria Westring, 1851 (14)

Micaria aciculata Simon, 1895: ЮВ n (эндемик АГС).

Micaria aenea Thorell, 1871: С l; Ц l; ЮВ s, l (циркумголарктический).

Micaria alpina L. Koch, 1872: С s, l, v, o; 3 v; Ц l, v; ЮВ s (циркумголарктический).

Micaria coarctata (Lucas, 1846): С s; 3 s (транспалеарктический).

Micaria formicaria (Sundevall, 1831): С s; Ц l; ЮВ s (транспалеарктический).

Micaria fulgens (Walckenaer, 1802): С s, l (евросибирский).

Micaria lenzi Bösenberg, 1899: ЮВ s; М s (транспалеарктический).

Micaria mongunica Danilov, 1997: ЮВ s; М s (монгольский).

Micaria nivosa L. Koch, 1866: С s, l; 3 s, l; Ц l, o (евросибирский).

Micaria pulcherrima Caporiacco, 1935: ЮВ n (центральноазиатский).

Micaria pulicaria (Sundevall, 1831): С s, l, v; 3 l, v; Ю s; Ц l (циркумголарктический).

Micaria rossica Thorell, 1875: Ц l, v; ЮВ o; М р, s (транспалеарктический-западноеарктический).

Micaria silesiaca L. Koch, 1875: С l; Ц o (евросибирский).

Micaria subopaca Westring, 1861: С l (транспалеарктический).

Parasyrisca Schenkel, 1963 (15)

Parasyrisca altaica Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: 3 n, Ю s (эндемик АГС).

Parasyrisca asiatica Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: ЮВ s, v, o; М s (эндемик АГС).

Parasyrisca belukha Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: Ц n (эндемик АГС).

Parasyrisca bucklei Marusik et Fomichev, 2010: Ц v; ЮВ v, o (эндемик АГС).

Parasyrisca golyakovi Marusik et Fomichev, 2016: 3 s (эндемик АГС).

Parasyrisca hippai Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: Ц v; ЮВ s (эндемик Алтае-Саянской горной страны).

Parasyrisca kosachevi Fomichev, Marusik et Sidorov, 2018: М v (эндемик АГС).
Parasyrisca logunovi Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: ЮВ v (эндемик АГС).
Parasyrisca platnicki Marusik, Fomichev et Omelko, 2019: М v (эндемик АГС).
Parasyrisca polchaninovae Marusik, Fomichev et Omelko 2019: М v (эндемик АГС).
Parasyrisca sollers (Simon, 1895): М n (центральноазиатский).
Parasyrisca szinetari Marusik, Fomichev et Omelko, 2019: М v (эндемик АГС).
Parasyrisca tronovororum Fomichev, Marusik et Sidorov, 2018: М v (эндемик АГС).
Parasyrisca ulykpani Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995: ЮВ v (монгольский).
Parasyrisca volynkini Fomichev, 2016: З v (эндемик АГС).

Poecilochroa Westring, 1874 (1)
Poecilochroa variana (C. L. Koch, 1839): Ц s (евросибирский).

Sosticus Chamberlin, 1922 (1)
Sosticus loricatus (L. Koch, 1866): М p (циркумголарктический).

Synaphosus Platnick et Shadab, 1980 (2)
Synaphosus shmakovi Marusik et Fomichev, 2016: М p (эндемик АГС).
Synaphosus turanicus Ovtsharenko, Levy et Platnick, 1994: Ю s (центральноазиатский).

Zelotes Gistel, 1848 (18)
Zelotes aeneus (Simon, 1878): С l (евросибирский).
Zelotes apricorum (L. Koch, 1876): С s, l (евросибирский).
Zelotes azsheganovae Esyunin et Efimik, 1992: С s, l, v; Ц n (евросибирский).
Zelotes baltistanus Caporiacco, 1934: Ц n; ЮВ s (сибирско-центральноазиатский).
Zelotes clivicola (L. Koch, 1870): С l (евросибирский).
Zelotes electus (C. L. Koch, 1839): С l (евросибирский).
Zelotes exiguus (Müller et Schenkel, 1895): С s, l (транспалеарктический).
Zelotes fratris Chamberlin, 1920: С l; З l, v; Ц l, o (сибирско-неарктический).
Zelotes helanshan Tang, Urita, Song et Zhao, 1997: ЮВ s (сибирско-центральноазиатский).
Zelotes latreillei (Simon, 1878): С s, l; З l (транспалеарктический).
Zelotes longipes (L. Koch, 1866): С s, l; З s; Ц s (транспалеарктический).
Zelotes mundus (Kulczyński, 1897): Ц o; ЮВ s; М p, s (евросибирский).
Zelotes petrensis (C. L. Koch, 1839): С s, l (евросибирский).
Zelotes potanini Schenkel, 1963: ЮВs; М p, s, v (сибирско-маньчжурский).
Zelotes puritanus Chamberlin, 1922: С l; Ц s, o (циркумголарктический).
Zelotes similis (Kulczyński, 1887): С l (евросибирский (?)).
Zelotes subterraneus (C. L. Koch, 1833): С l (транспалеарктический).
Zelotes sula Lowrie et Gertsch, 1955: ЮВ l (сибирско-неарктический).

4.2. Типы ареалов

Классификация ареалов является неотъемлемым этапом зоогеографического анализа. Среди видов пауков-гнафозид, обитающих в АГС имеются следующие типы ареалов: Циркумголарктический (8 видов), Транспалеарктический (24), Транспалеарктический-западноеарктический (1), Сибирско-неарктический (4), Евросибирский (23), Восточно-палеарктический (3), Сибирский (1), Сибирско-маньчжурский (2), Южносибирский (1), Сибирско-центральноазиатский (2), Казахстано-алтайский (1), Центральноазиатский (4), Урало-монгольский (1), Монголо-алтайский (2), Монгольский (9), Эндемики Алтае-Саянской горной страны (3), Эндемики АГС (25). В названиях ареалов присутствует только долготный компонент, так как анализ зонального компонента ареалов не входит в наши задачи.

4.3. Зоогеографический анализ фауны

Показатели эндемизма и разнообразия гнафозид АГС заметно отличаются от таковых других горных территорий Северной Евразии: Кавказа, Урала, гор Средней Азии и гор Тувы. Интересно сопоставить таксономическое разнообразие Gnaphosidae АГС с вышеперечисленными горными системами, границы которых (за исключением гор Тувы) принимаются нами вслед за Каталогом пауков России и прилежащих стран [Mikhailov, 2013] по Н. А. Гвоздецкому [1968].

Фауна пауков-гнафозид Кавказа в количественном отношении сходна с таковой АГС на видовом уровне, но богаче на родовом, насчитывая 111 видов из 25 родов [Mikhailov, 2013]. В фауне Кавказа имеется очень много родов, не обитающих в АГС. В основном, это компактные роды, центры разнообразия которых локализируются в Средиземноморье. Тем не менее, в фауне гнафозид АГС есть один род, не встречающийся на Кавказе – *Fedotovia* Charitonov, 1946. Этот небольшой род, включающий лишь 4 вида, распространён от Ирана до Монголии [Fomichev et Marusik, 2015]. Важно отметить, что некоторые роды (*Berlandina*, *Gnaphosa*, *Parasyrisca*), общие для АГС и Кавказа, в фауне первого региона представлены большим набором видов. К примеру, из АГС известно 15 видов рода *Parasyrisca*, а на Кавказе только 5. Эндемичных видов на Кавказе 11.

Фауна Gnaphosidae Урала включает меньше видов, чем фауна пауков-гнафозид АГС, имея в своем составе лишь 78 видов из 19 родов [Mikhailov, 2013]. При этом на Урале обитает ряд родов, приуроченных к Западной Палеарктике, которые не встречаются в АГС. В свой черед, в фауне Gnaphosidae АГС присутствуют роды, отсутствующие в фауне Урала: *Echemus*, *Fedotovia*, *Parasyrisca*. Эти роды представлены пустынными или высокогорными видами. Из многих крупных родов в АГС отмечено большее число видов, чем на Урале. Так, например, род *Gnaphosa* в АГС представлен 25 видами, а на Урале всего 17. В фауне Урала только один эндемичный вид Gnaphosidae.

Фауна гнафозид гор Средней Азии превосходит таковую АГС как в плане видового, так и, в особенности, в плане родового многообразия. В горах Средней Азии (Гиссар, Алай, Памир, Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Тарбагатай и Саур) найдены на данный момент 130 видов из 29 родов гнафозид [Mikhailov, 2013]. Можно уверенно предположить, что реальное число таксонов, обитающих в горах Средней Азии, намного больше. В горах Средней Азии отмечен целый ряд родов, отсутствующих в АГС. Фауна Gnaphosidae АГС в значительной степени уступает таковой гор Средней Азии в плане разнообразия некоторых родов. Хорошим примером является род *Parasyrisca*, который в горах Средней Азии представлен 22 видами, в то время как в АГС обитает лишь 15 видов из этого рода. При этом видовые наборы *Parasyrisca* в АГС и горах Средней Азии совершенно разные. Однако некоторые роды в АГС разнообразнее и представлены более своеобразными видовыми наборами. Например, род *Berlandina* насчитывает в АГС 7 видов (в числе которых 4 эндемика), а в горах Средней Азии отмечено лишь 5 банальных видов. Фауна Gnaphosidae гор Средней Азии отличается очень высоким уровнем эндемизма. На данный момент отсюда известно 47 эндемиков.

В Южной Сибири наиболее полно исследована фауна Gnaphosidae Тувы. Крайняя западная оконечность Республики Тува, занята отрогами Алтайских гор и поэтому рассматривается нами в составе АГС. В связи с этим в данном сравнении под Тувой понимается вся остальная территория республики. Фауна Gnaphosidae этой территории состоит из 61 вида и 11 родов [Marusik, Logunov et Koronen, 2000]. По количеству видов Тува почти в два раза уступает АГС. Это объясняется как меньшей площадью Тувы, так и, по всей видимости, меньшей площадью занятой аридными биотопами и гольцами (наиболее пригодными для гнафозид). В АГС значительно более высокие показатели эндемизма Gnaphosidae, в сравнении с Тувой: в Туве лишь два эндемичных вида пауков-гнафозид.

При анализе гнафозидофаун АГС и других горных территорий Северной Евразии, используя коэффициент Шимкевича-Симпсона [Simpson, 1947; Szymkiewicz, 1934], мы получаем показатели, представленные в виде графа на Рисунке 3.

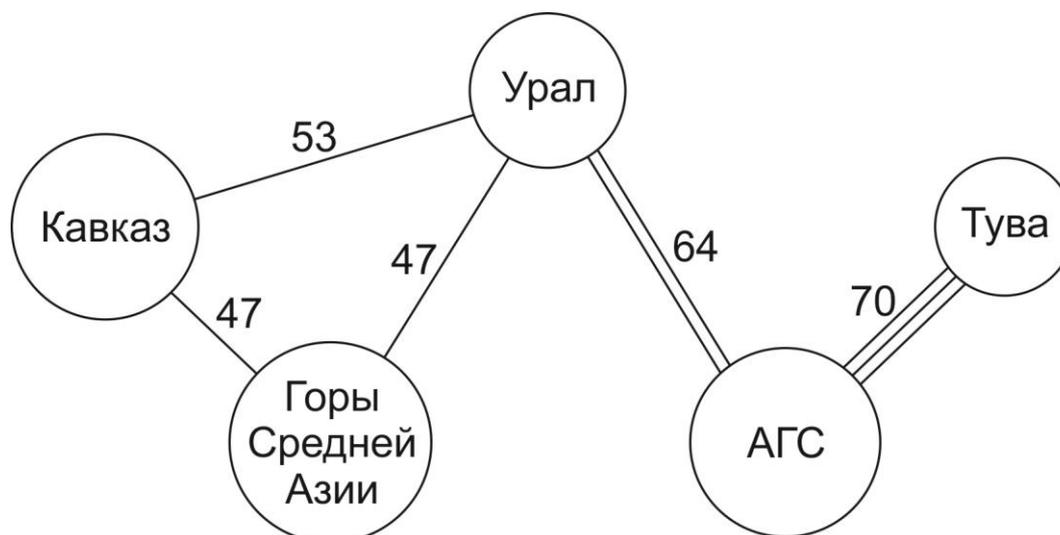


Рисунок 3. Граф, иллюстрирующий степень сходства фаун пауков-гнафозид АГС и других горных территорий Северной Евразии (на основании коэффициента Шимкевича-Симпсона). Степень сходства выражена в процентах.

Хорошо заметно, что на видовом уровне фауна Gnaphosidae АГС имеет пренебрежимо мало общих элементов с фаунами Кавказа и гор Средней Азии. Сильнее выражено сходство с Уралом и Тувой. Близкое сходство между фаунами АГС и соседней Тувы предсказуемо. Высокая общность фауны гнафозид АГС и Урала достигается за счёт видов с обширными ареалами. Значимые отличия фауны Gnaphosidae АГС и Кавказа объясняются значительным количеством в фауне последнего западно-палеарктических элементов, плохо представленных в фауне АГС. Неожиданным является отсутствие сходства на видовом уровне между фаунами Gnaphosidae АГС и гор Средней Азии. И в АГС, и в горах Средней Азии, хорошо представлены пустынные биотопы, в связи с чем можно бы было бы ожидать большого числа общих видов. Этого не наблюдается из-за того, что большинство пустынных таксонов узкоспециализированы, и имеют очень ограниченные ареалы, а, следовательно, представлены в двух рассматриваемых регионах своими собственными видами. Ещё более выразительно эта закономерность проступает при сравнении высокогорных фаун Gnaphosidae данных регионов. Показатели таксономического разнообразия и эндемизма пауков-гнафозид различных горных территорий Северной Евразии проиллюстрированы на Рисунках 4 и 5.



Рисунок 4. Количество видов и родов пауков-гнафозид в различных горных территориях Северной Евразии (границы Кавказа, Урала и гор Средней Азии принимаются по Гвоздецкому [1968]).

4.4. Вертикальное распределение пауков-гнафозид

Северный Алтай. Степной пояс Северного Алтая населяют 18 видов Gnaphosidae. Большинство видов имеют транспалеарктический и евросибирский ареалы. Эндемиков АГС нет. Лесной пояс Северного Алтая обладает большим видовым разнообразием – гнафозиды представлены здесь 38 видами. Здесь также преобладают евросибирские и транспалеарктические виды, а эндемики не обнаружены. В высокогорном поясе Северного Алтая отмечено 7 видов Gnaphosidae. Все они также имеют широкие ареалы (циркумголарктический, транспалеарктический и евросибирский). Эндемичные виды отсутствуют.

Западный Алтай. Из степного пояса Западного Алтая известно 9 видов пауков-гнафозид. Почти все виды обладают обширными ареалами (транспалеарктический и евросибирский), но есть и один эндемичный вид - *Parasyrisca golyakovi* Marusik et Fomichev, 2016. Этот вид относится к группе видов *Parasyrisca vinosa*, представители которой встречаются в Пиренеях, Альпах, в Крыму и затем после протяжённой дизъюнкции, в горах Южной Сибири и Монголии. В лесном поясе Западного Алтая обитает 14 видов Gnaphosidae, среди которых, как и в степном поясе, наиболее представлены широко-распространённые. В тоже время есть и виды с менее широким распространением, например монголо-алтайские *Gnaphosa banini* Marusik et Koronen, 2001 и *G. pseudoleporina* Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992; казахстано-алтайский *G. pilosa* Savelyeva, 1972. Последние два вида обитают в осыпях. У верхней границы леса обитает вид эндемичный для Алтае-Саянской горной страны – *G. tuvinica* Marusik et Logunov, 1992. В высокогорном поясе Западного Алтая отмечено 9 видов Gnaphosidae. Наиболее представлены виды с транспалеарктическим и циркумголарктическим ареалом. В курумах высокогорий Тигирецкого хребта обитает один эндемичный вид - *Parasyrisca volynkini* Fomichev, 2016.

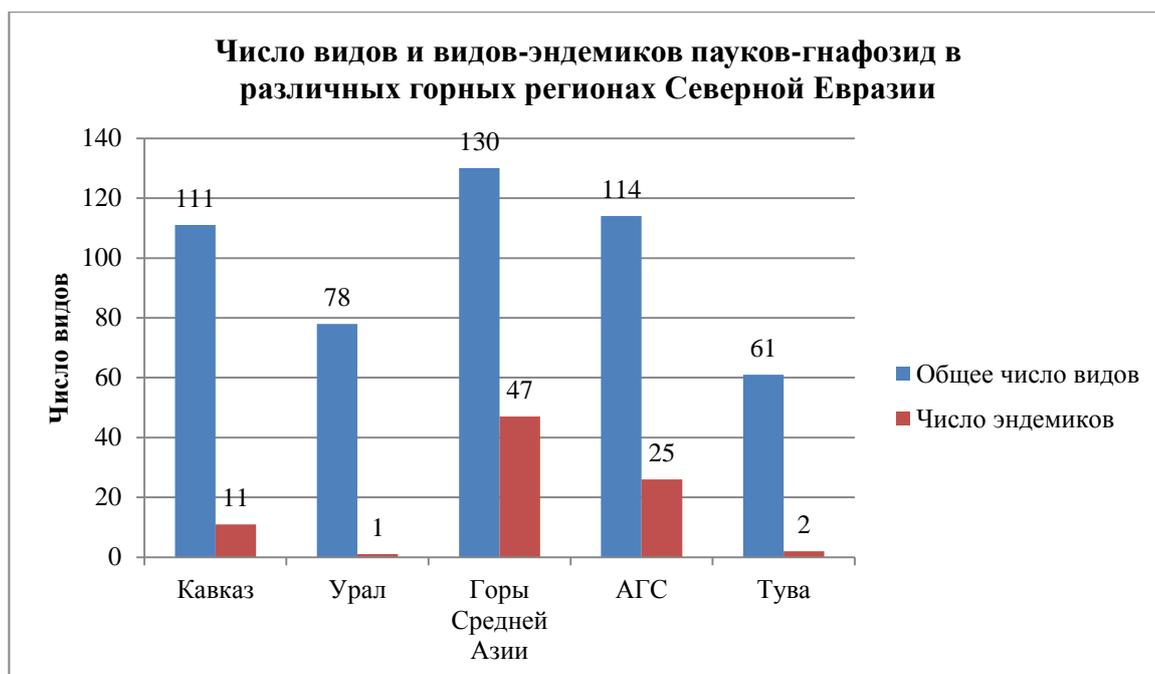


Рисунок 5. Число видов и видов-эндемиков пауков-гнафозид в различных горных регионах Северной Евразии.

Южный Алтай. Этот регион АГС к настоящему моменту остаётся почти совершенно не изученным. Из степного пояса Южного Алтая известно всего лишь 5, достаточно широко-распространённых видов пауков-гнафозид. Лесной и высокогорный пояса не изучены. Есть лишь данные об обитании эндемичного *Parasyrisca altaica* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995 в районе Рохмановских ключей. А с берега реки Ульба описан эндемичный вид – *Haplodrassus rufus* (Savelyeva, 1972).

Центральный Алтай. В степном поясе этого региона АГС найдено 13 видов, большая часть которых, относится к широко-ареальным. Преобладают транспалеарктические, циркумголарктические и восточно-палеарктические виды. Фауна включает по одному виду с евросибирским, сибирско-неарктическим и сибирско-маньчжурским ареалами. Эндемик лишь только один – обычный в каменистых степях Центрального и Юго-Восточного Алтая *Drassodes katunensis* Marusik, Hippa et Koronen, 1996, обитающий в Центральном Алтае в широком диапазоне высот (550–2000 м). Лесной пояс Центрального Алтая, подобно лесному поясу Северного Алтая не отличается своеобразием фауны Gnaphosidae. Там найдено 18 видов гнафозид, а ареалогическая картина похожа на таковую в Северном Алтае – фауна образована видами с большими ареалами (в наибольшем числе представлены виды с транспалеарктическим и циркумголарктическим ареалами). Высокогорный пояс Центрального Алтая достаточно богат видами (13 видов) и наделён своеобразием за счёт узкоареальных видов. Хотя и здесь, подобно тому, как в других поясах Центрального Алтая, доминируют широкоареальные виды. Среди гнафозид этого пояса имеется один эндемик Алтае-Саянской горной страны – *Parasyrisca hippai* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995, а на больших высотах (2500–3000 м) обитает эндемик АГС – *P. bucklei* Marusik et Fomichev, 2010.

Юго-Восточный Алтай. Степной пояс Юго-Восточного Алтая обладают очень богатой и своеобразной гнафозидофауной, состоящей из 30 видов. В противоположность степям вышерассмотренных регионов АГС, в степях Юго-Восточного Алтая в заметном количестве представлены виды с монгольским типом ареала и монголо-алтайские виды. Виды с монгольским типом ареала обитают в крио-ксерофильных высокогорных степях и полупустынях, расположенных на больших высотах над уровнем моря (1750–2300 м).

Хотя и здесь преобладают широко-распространённые виды. Эту разнородная картина дополняется сибирско-центральноазиатскими таксонами, такими как *Zelotes helanshan* Tang, Urita, Song et Zhao, 1997, который помимо полупустыни Юго-Восточного Алтая известен только из провинции Внутренняя Монголия, а именно, с хребта Хэланьшань, а также сибирско-маньчжурские виды. В степном поясе Юго-Восточного Алтая обитает достаточно много эндемиков. Здесь отмечены три эндемика Алтае-Саянской горной страны: *Berlandina schenkeli* Marusik et Logunov, 1995, *G. tuvunica* Marusik et Logunov, 1992 и *P. hippai* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995. А кроме того, три вида, являющихся эндемиками АГС: *D. katunensis* Marusik, Hippa et Koponen, 1996, *Echemus sibiricus* Marusik et Logunov, 1995 и *Parasyrisca asiatica* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995. Леса Юго-Восточного Алтая имеют островной характер и обладают крайне обеднённой и не специфичной фауной Gnaphosidae. Из высокогорий Юго-Восточного Алтая известно 11 видов пауков-гнафозид. Основное ядро фауны состоит из широко-ареальных видов, но присутствуют и виды с монголо-алтайским (*G. banini* Marusik et Koponen, 2001) и монгольским (*Parasyrisca ulykpani* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995) типами ареалов. В осыпях, на высотах в диапазоне 2400–3300 м в Юго-Восточном Алтае обитают сразу три эндемичных для АГС вида рода *Parasyrisca*: *P. asiatica* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995, *P. bucklei* Marusik et Fomichev, 2010 и *P. logunovi* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995.

Монгольский Алтай. Пустынный пояс Монгольского Алтая имеет наиболее своеобразную фауну гнафозид, включающую 16 видов. В то время как в большинстве других регионов и поясов главенствующую роль играют виды с широким распространением, в пустынях Монгольского Алтая наиболее значительным компонентом фауны являются его эндемики: *Berlandina litvinovi* Fomichev et Marusik, 2017, *B. nakonechnyi* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *B. yakovlevi* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *Fedotovia mikhailovi* Fomichev et Marusik, 2015, *Gnaphosa serzonshteini* Fomichev et Marusik, 2017, *Synaphosus shmakovi* Marusik et Fomichev, 2016. Необходимо отметить, что ближайшие родственники всех вышеперечисленных эндемичных видов обитают в Центральной Азии или Юго-Западной Азии, но не в Сибири. Следовательно, пустынный пояс Монгольского Алтая, наряду с высокогорным его поясом (см. ниже) является наиболее своеобразным в АГС. В степном поясе Монгольского Алтая найдено 16 видов Gnaphosidae, среди которых преобладают виды с монгольским типом ареала. Эндемизм в этом поясе менее выражен, в сравнении с пустынным поясом. Эндемиков Монгольского Алтая 4 вида: *Berlandina litvinovi* Fomichev et Marusik, 2017, *B. mishenini* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *Gnaphosa esyunini* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014 и *G. khovdensis* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014. Отмечен эндемичный для АГС *P. asiatica* Ovtsharenko, Platnick et Marusik, 1995, распространённый и в Юго-Восточном Алтае. Высокогорья Монгольского Алтая и по сей день остаются почти неисследованными. К настоящему моменту известно лишь 6 видов Gnaphosidae, обитающих в этом поясе. Из них только один не является эндемиком, это сибирско-маньчжурский *Zelotes potanini* Schenkel, 1963. Все остальные виды эндемичны для Монгольского Алтая. Это виды: *Parasyrisca kosachevi* Fomichev, Marusik et Sidorov, 2018, *P. platnicki* Marusik, Fomichev et Omelko, 2019, *P. polchaninovae* Marusik, Fomichev et Omelko, 2019, *P. szinetari* Marusik, Fomichev et Omelko, 2019 и *P. tronovororum* Fomichev, Marusik et Sidorov, 2018. Большинство горных хребтов, на которых обитают вышеперечисленные представители рода, эндемичные для Монгольского Алтая, изолированы друг от друга обширными пустынями, непригодными для обитания *Parasyrisca*, поэтому можно с достаточно уверенно предположить, что эти виды эндемичны не только для Монгольского Алтая, а эндемичны для конкретных горных хребтов, с которых они были описаны.

4.5. Сопоставление гнафозидофаун различных регионов АГС

Сравнивая различные регионы АГС при помощи коэффициента Шимкевича-Симпсона, мы получаем результаты, представленные на Рисунке 6, которые свидетельствуют о том, что Центральный Алтай является связующим звеном между фаунами различных регионов АГС.

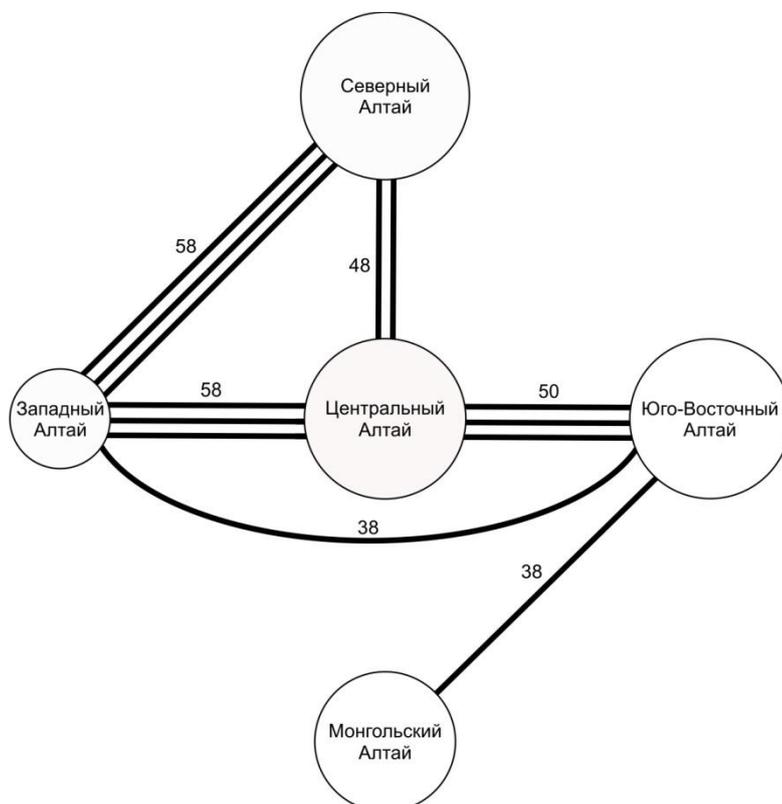


Рисунок 6. Граф, иллюстрирующий степень сходства фаун пауков-гнафозид различных регионов АГС (на основании коэффициента Шимкевича-Симпсона). Степень сходства выражена в процентах.

Фауна Gnaphosidae Центрального Алтая одинаково сходна с таковой как Юго-Восточного Алтая, так и Западного Алтая, при том, что последние два региона имеют хорошо заметные отличия друг от друга. Такая картина может быть объяснена тем, что в Центральном Алтае представлен наиболее широкий диапазон высот, а пространственное размещение биотопов имеет экспозиционный характер: холодные и влажные северные склоны гор заняты лесными биотопами, что позволяет проникать видам, обычным для облеснённых Западного и Северного Алтая, а теплообеспеченные, ксероморфные южные склоны заняты степными биотопами с соответствующей фауной Gnaphosidae, характерной для степного пояса Юго-Восточного Алтая. Облеснённые и влажные Северный и Западный Алтай ожидаемо очень похожи друг на друга по фауне Gnaphosidae. Заметных связей между фаунами гнафозид Северного и Юго-Восточного Алтая не прослеживается. Монгольский Алтай является наиболее своеобразным регионом АГС в плане фауны Gnaphosidae. Обнаруживается лишь его слабовыраженная связь с Юго-Восточным Алтаем. Высокая степень обособленности Монгольского Алтая от других регионов АГС объясняется большим количеством эндемичных видов. Ни в одном другом регионе АГС не зафиксировано такого количества узколокальных эндемиков. В высокогорном поясе Монгольского Алтая фауна пауков-гнафозид состоит только из эндемиков (за исключением одного вида).

4.6. Эндемизм пауков-гнафозид

Фауна Gnaphosidae АГС своеобразна за счёт значительного количества эндемичных видов. На территории Северной Евразии только горы Средней Азии превосходят АГС по уровню эндемизма. АГС не является изолированной горной территорией, поскольку соприкасается с другими горными системами, а значит, причина высокого своеобразия гнафозидофауны не в изолированности. Эндемики распределены по территории АГС неравномерно. Ввиду этого можно выделить два типа эндемичных видов Gnaphosidae АГС: котловинные и высокогорные. При анализе распространения котловинных эндемиков АГС наблюдается хорошо выраженное ядро – область концентрации эндемиков. Это котловина Барун-Хурай, являющаяся монгольской частью Джунгарской Гоби и ограниченная хребтом Байтаг-Богд-Уул с юга, основным массивом Монгольского Алтая с севера и хребтом Хувчийн-Нуруу с востока (Рисунок 7). В этой котловине и на примыкающем к ней южном макросклоне основного массива Монгольского Алтая обитает ряд эндемичных для АГС видов: *Berlandina litvinovi* Fomichev et Marusik, 2017, *B. nakonechnyi* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *B. yakovlevi* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *Fedotovia mikhailovi* Fomichev et Marusik, 2015, *Gnaphosa khovdensis* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, *G. serzonshteini* Fomichev et Marusik, 2017 и *Synaphosus shmakovi* Marusik et Fomichev, 2016.

Котловина Больших Озёр ограничена основным массивом Монгольского Алтая с запада и юга, нагорьем Хангай на востоке и хребтом Танну-Ола на севере. Эту котловину населяют собственные эндемичные для АГС виды: *Berlandina mishenini* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014 и *Gnaphosa esyunini* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014.

Алаг-Нурская впадина с запада ограничена хребтом Хувчийн-Нуруу, с севера - основным массивом Монгольского Алтая, с востока - хребтом Их-Таянгийн-Нуруу, а с юга - горным массивом Адж-Богд. В этой впадине найден *Berlandina ovtsharenkoi* Marusik, Fomichev et Omelko, 2014, вид, который помимо Монгольского Алтая, обитает также и в Гобийском Алтае.

Из Бэгэрской впадины, ограниченной основным массивом Монгольского Алтая и хребтом Шороотын-Нуруу, известен вид - *Fedotovia feti* Fomichev et Marusik, 2015, обитающий и в Гобийском Алтае.

Из всех перечисленных котловин наибольшим своеобразием обладает самая западная – Барун-Хурайская котловина, так как в ней обитает целый комплекс узколокальных эндемиков, в связи с этим необходимо обсудить её подробнее. От других котловин Барун-Хурайская котловина отделена основным массивом Монгольского Алтая, а также различными второстепенными, но при этом высокими хребтами и отрогами, поэтому можно выдвинуть осторожное предположение о том, что в будущем маловероятно обнаружение видов, описанных из Барун-Хурайской котловины, в других пустынных котловинах АГС (во всяком случае, большинства из них). Предлагаемая нами гипотеза об узколокальной эндемичности ряда Барун-Хурайских видов имеет такой сдержанный характер из-за того, что в описанной системе преград в виде высоких горных хребтов, без сомнения, являющихся барьером на пути распространения пустынных видов, присутствуют небольшие “бреши” в виде перевалов со значительно более низкими высотами. Помимо этого, Барун-Хурайская котловина открыта с запада и плавно переходит в основной массив Джунгарской Гоби, находящийся на территории Китая. В связи с этим, в будущем можно ожидать обнаружения некоторых видов, описанных из котловины Барун-Хурай в Китае.

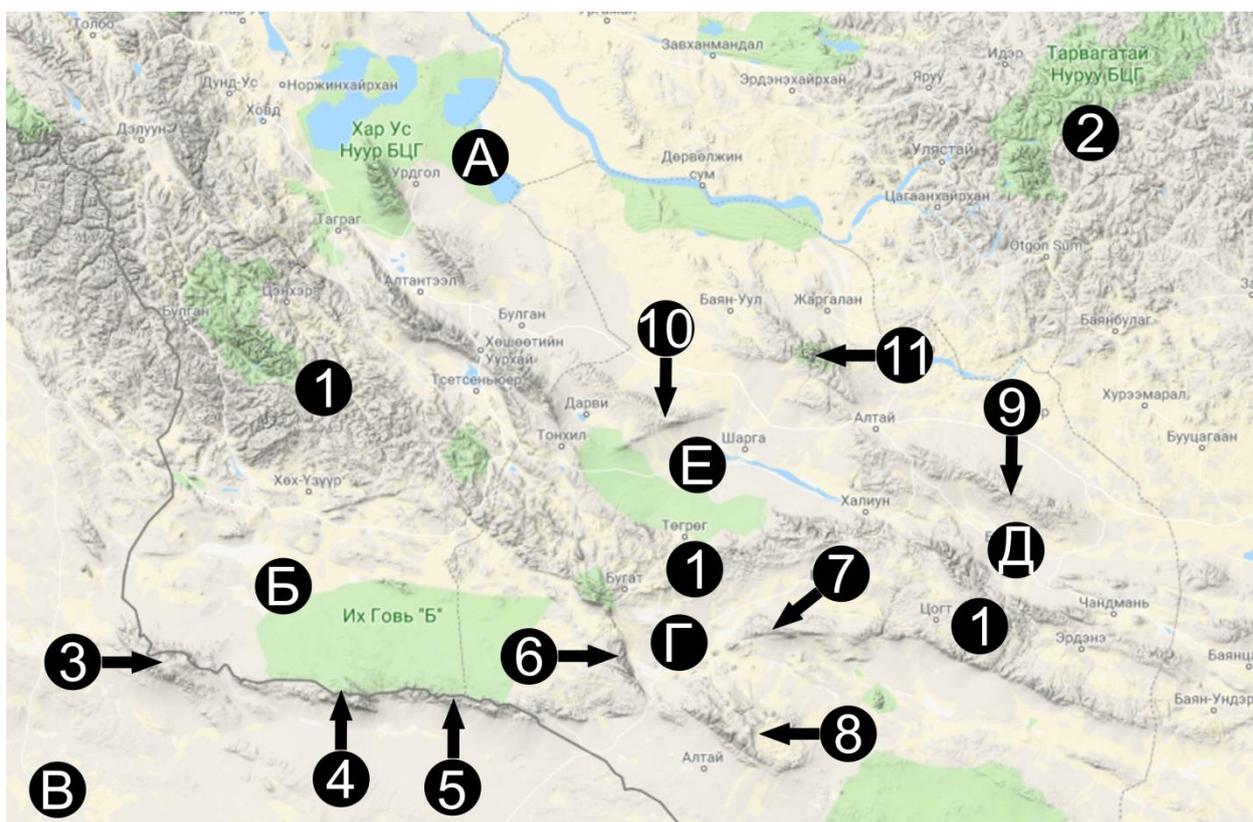


Рисунок 7. Основные элементы орографии южной части Монгольского Алтая. 1— основной массив Монгольского Алтая, 2—нагорье Хангай (не относится к Монгольскому Алтаю), 3—хребет Байтаг-Богд-Уул, 4—хребет Их-Хавтаг-Уул, 5—хребет Тахийн-Шар-Нуруу, 6 – хребет Хувчийн-Нуруу, 7—хребет Их-Таянгийн-Нуруу, 8—горный массив Адж-Богд, 9—хребет Шороотын-Нуруу, 10—хребет Дарвийн-Нуруу, 11 – хребет Хасагтын-Нуруу; А—котловина Больших Озёр, Б—котловина Барун-Хурай, В—котловина Лоемё-Гоби, Г—Алаг-Нурская впадина, Д—Бэгэрская впадина, Е—котловина Шаргын-Гоби.

Тем не менее, маловероятно, что эти специализированные виды, связанные с гамадами (каменистыми пустынями), распространены на территории Джунгарской равнины широко, так как в последней представлены в основном песчаные и глинистые пустыни, чередующиеся с солончаками и солёными озёрами. Только лишь в восточной части Джунгарской равнины, примыкающей к Монгольскому Алтаю, имеются каменистые пустыни, удобные для обитания обсуждаемых, вероятно высокоспециализированных таксонов. Наше предположение о петрофильности, во всяком случае, некоторых из Gnaphosidae, обитающих в пустынных котловинах АГС, подкрепляется обнаружением у некоторых из них соответствующих, явно петрофильных адаптаций. В качестве примера можно привести уплощение тела и удлинение конечностей в совокупности с увеличением числа шипов на них у *F. mikhailovi*.

Своеобразие фауны пустынных котловин Монгольской части АГС прослеживается и на других группах организмов. Чётко это видно при анализе растительного покрова АГС. Согласно фитогеографическим выделам, предложенным ботаниками, Монгольский Алтай подразделяется на две части: западную – Алтае-Джунгарскую, и восточную – Западно-Монгольскую [Камелин и др., 2005]. Эти фитогеографические провинции разделены по линии основного водораздельного хребта Монгольского Алтая. Такая же закономерность наблюдается и в распространении энтомофауны [Яковлев, Гуськова, 2013]. Энтомофауна “джунгарского” склона Монгольского Алтая, примыкающего к котловине Барун-Хурай, имеет в своём составе эндемичные виды и подвиды чешуекрылых и жуков, не встречающиеся в других частях Западной Монголии [Гуськова,

Яковлев, 2011; Яковлев, 2012; Mikhailov, Gus'kova, 2013; Yakovlev, 2015]. Своеобразие фауны этой территории проявляется на таксономическом уровне даже у позвоночных животных. Так, например, недавно было выяснено, что популяция ящерицы пёстрой круглоголовки (*Phrynocephalus versicolor* Strauch, 1876), обитающая в Джунгарской Гоби, образует самостоятельную таксономически обособленную группу и заслуживает выделения в отдельный таксон подвидового или даже видового уровня [Орлова и др., 2014].

Эндемики другого типа – высокогорные эндемики, распределены по территории АГС более равномерно, предсказуемо концентрируясь в самых высоких её частях. Все они принадлежат к одному роду - *Parasyrisca*. Этот род имеет Голарктическое распространение и насчитывает к настоящему моменту более полусотни описанных видов. Почти все виды *Parasyrisca* обитают в высокогорной зоне. Подавляющее большинство видов являются локальными эндемиками одного горного хребта [Ovtsharenko et al., 1995]. Из 15 видов рода *Parasyrisca*, найденных в АГС, 12 являются её эндемиками. Большинство эндемичных видов *Parasyrisca* в АГС аллопатричны. Эта закономерность в небольшой степени нарушается в российской части АГС, где на одном и том же хребте могут жить сразу два вида (однако в разных биотопах). В Монгольском Алтае все виды рассматриваемого рода строго аллопатричны и обитают, в основном, в абсолютно изолированных высокогорьях, окружённых степными и пустынными котловинами.

Необходимо подчеркнуть, что большинство видов рода *Parasyrisca*, обитающих в АГС, принадлежат к группе видов *Parasyrisca rotanini*, которая насчитывает в своём составе 39 видов. Эта группа видов имеет широкое распространение: от Западного Кавказа до северо-восточной Сибири. В АГС отмечены 13 видов из группы видов *Parasyrisca rotanini*, 11 из которых являются эндемиками. Для сравнения: на Памире обитает 6 видов, 5 из которых эндемичны, на Кавказе 4 эндемичных вида и в Тянь-Шане 6 видов, 3 из которых эндемичны. Таким образом, АГС является центром видового разнообразия этой группы видов.

Изолированные высокогорные массивы, в которых обитают многие виды *Parasyrisca*, широко распространены в Монгольском Алтае и примыкающих к нему пустыне Гоби и Котловине Больших Озёр. Однако по причине их труднодоступности изучены лишь немногие из них. В будущем при исследовании неизученных к настоящему моменту изолированных высокогорных массивов Монгольского Алтая практически наверняка будут в соответствующем числе найдены и новые для науки виды *Parasyrisca*.

Важно отметить, что узколокальный высокогорный эндемизм в АГС известен и в других семействах пауков. Наиболее ярко это выражено у пауков-волков (семейство Lycosidae) так называемого *Acantholycosa*-комплекса. В АГС этот комплекс представлен родами *Acantholycosa* Dahl, 1908 и *Mongolicosa* Marusik, Azarkina et Koponen, 2004. Обитают эти пауки в высокогорных каменистых биотопах (осыпях, курумах). Невзирая на то, что род *Acantholycosa*, включающий 31 вид, распространён по всей Голарктике, две трети видов этого рода являются эндемиками высокогорий АГС [Fomichev et al., 2016; Marusik et al., 2004]. Такую же картину демонстрирует и менее широко распространённый сибирско-центрально-азиатский род *Mongolicosa*, из 12 видов которого 5 эндемичны для АГС [Fomichev, Marusik, 2017a; 2018]. Эндемичные для АГС виды *Mongolicosa* обитают в тех же самых высоких, изолированных горных хребтах, окружённых степями и пустынями, что и *Parasyrisca*, населяя те же самые биотопы (Рисунок 8). Интересно отметить, что в соседней с АГС территории – в Джунгарском Алатау среди высокогорных Lycosidae известен пример эндемизма родового уровня [Fomichev, Marusik, 2017d] – род *Dzhungarocosa* Fomichev et Marusik, 2017. Среди пауков-гнафозид примеров эндемизма на таком таксономическом уровне нет ни в АГС, ни на соседних территориях.

Помимо пауков, выраженную склонность к формированию многочисленных узколокальных высокогорных эндемиков в АГС проявляют жужелицы (Coleoptera: Carabidae) [Belousov, Kabak, 1996; Dudko, Shilenkov, 2001; Дудко и др., 2012].

Опираясь на всё вышеизложенное, можно прийти к выводу, что высокий уровень эндемизма пауков-гнафозид АГС складывается из сочетания двух компонентов: котловинных пустынных эндемиков и высокогорных эндемиков. Необычно высокие показатели эндемизма фауны Gnaphosidae АГС объясняются своеобразной орографией этой горной системы. В Монгольском Алтае это выражается в чередовании очень высоких и при этом изолированных горных хребтов с низкими замкнутыми котловинами. В российской части АГС это проявляется в значительной расчленённости рельефа, большой амплитуде высот и параллельной или веерообразной ориентации большей части горных хребтов при их разделённости глубокими продольными долинами.

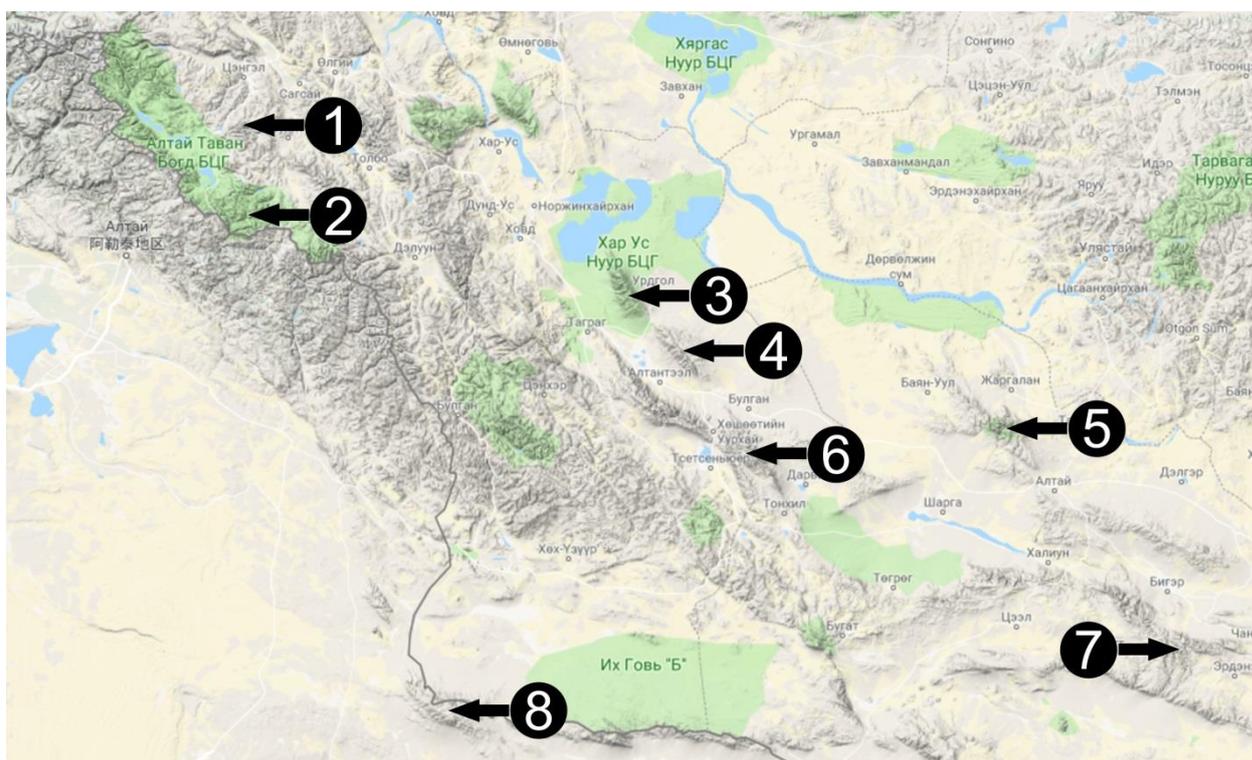


Рисунок 8. Узколокальный высокогорный эндемизм у пауков-гнафозид рода *Parasyrisca* и пауков-волков родов *Acantholycosa* и *Mongolicosa* в Монгольском Алтае. 1–северная часть хребта Цэнгэл-Хайрхан-Нуруу (*P. szinetari*, *M. cherepanovi*); 2–южная часть хребта Цэнгэл-Хайрхан-Нуруу (*P. kosachevi*); 3–хребет Джаргалант-Хайрхан (*P. tronovorom*, *M. uncia*); 4–хребет Бумбат-Хайран-Богд (*P. polchaninovae*, *M. ozkutuki*); 5–хребет Хасагтын-Нуруу (*P. platnicki*, *A. kronestedti*); 6 – хребет Сутай-Уул (*M. azarkinae*); 7–хребет Цахир-Хаалгын-Нуруу (*A. vahterae*); 8–хребет Байтаг-Богд-Уул (*M. przhewalskii*) (по Fomichev, Marusik, 2017a; 2018; Fomichev, Marusik et Sidorov, 2018; Marusik, Fomichev, 2019).

ВЫВОДЫ

1. На территории Алтайской горной страны выявлено 114 видов из 15 родов пауков семейства Gnaphosidae. По своему видовому богатству АГС сопоставима с другими горными территориями Северной Евразии (Кавказом, Уралом, горами Средней Азии и Тувы). В отношении таксономического состава АГС наиболее близка к соседней Туве и Уралу (степень сходства по коэффициенту Шимкевича-Симпсона равна 70% и 64% соответственно). Такое выраженное сходство гнафозидофаун АГС, Тувы и Урала

достигается в первую очередь за счёт широкораспространённых (транспалеарктических и евросибирских) видов.

2. В фауне пауков-гнафозид АГС значительна доля эндемичных видов, составляющая 21,93% от её состава. Фауна Gnaphosidae АГС по уровню своего эндемизма существенно превосходит другие горные территории Северной Евразии, а именно Кавказа (где уровень эндемизма 9,91%), Урала (1,28%) и Тувы (3,28%), и приближается к такому в горах Средней Азии (36,15%).

3. Алтайская горная страна является центром видового разнообразия высокоспециализированных пустынных и высокогорных пауков-гнафозид. Род *Berlandina* Dalmas, 1922, насчитывающий в мировой фауне 38 видов, распространённых главным образом в аридных территориях Палеарктики и северной части Афротропического региона, в АГС представлен 7 видами, 4 из которых являются эндемиками, а 1 – субэндемиком. Пустынный род *Fedotovia* Charitonov, 1946, распространённый от Ирана до Монголии, включает всего 4 вида, 3 из которых обитают в АГС и являются эндемиками или субэндемиками этой территории. Голарктический высокогорный род *Parasyrisca* Schenkel, 1963, включающий 55 видов, представлен на территории АГС 15 видами, из числа которых 12 являются эндемиками АГС, причём, как правило, встречаясь лишь на одном горном хребте.

4. Эндемичные виды распределены по территории АГС неравномерно, в связи с чем выделяется два их типа: котловинные и высокогорные. Пустынные котловины монгольской части АГС являются очагами эндемизма на этой территории. Наиболее хорошо выраженная область концентрации котловинных эндемиков – изолированная котловина Барун-Хурай с 7 узколокальными пустынными видами-эндемиками. Высокогорные эндемики распространены в пределах АГС более равномерно, концентрируясь в наиболее высоких её частях. Все высокогорные эндемики АГС принадлежат к одному роду *Parasyrisca* с 12 эндемичными видами, почти все из которых аллопатричны и населяют наиболее высокие части хребтов. Именно благодаря представителям этого рода особенно ярко выражен эндемизм в изолированных высокогорных массивах Монгольского Алтая.

5. Различные высотные пояса АГС вносят неодинаковый вклад в формирование своеобразия фауны пауков-гнафозид этой горной страны. Лесной и степной пояса населены главным образом широкоареальными видами, обычными для любой из локальных фаун Северной Евразии. Основной вклад в оригинальность фауны гнафозид АГС вносят высокогорный и пустынный пояса (последний представлен только в Монгольском Алтае). Присутствие эндемичных видов в фауне высокогорного пояса возрастает с севера на юг и достигает максимальных значений в Монгольском Алтае.

6. Северный, Западный, Центральный, Юго-Восточный и Монгольский Алтай существенно отличаются друг от друга в плане населяющих их пауков-гнафозид. Центральный Алтай является связующим звеном между фаунами различных регионов АГС, фауна которого в равной мере сходна с таковыми Западного и Юго-Восточного Алтая. Такая особенность Центрального Алтая объясняется экспозиционным характером размещения биотопов в этом регионе АГС. Облесённые Северный и Западный Алтай демонстрируют значительное сходство своих гнафозидофаун. Монгольский Алтай обособлен от других регионов АГС в наибольшей степени, демонстрируя слабовыраженную связь только с Юго-Восточным Алтаем (38% сходства). Выраженная обособленность Монгольского Алтая от других регионов АГС обеспечивается необычно большим количеством эндемичных видов в его гнафозидофауне.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ и входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

Фомичев, А.А. Особенности фауны пауков-Гнафозид (Aranei: Gnaphosidae Росецк, 1898) Алтайских гор / А.А. Фомичев // Acta Biologica Sibirica. – 2019. – Т. 5 (1). – С. 147-160.

Fomichev, A.A. On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the Altai Republic (Russia) / A.A. Fomichev // Acta Arachnologica. – 2015. – V. 64, № 2. – P. 63-70.

Fomichev, A.A. New data on the spiders (Arachnida: Aranei) from Altai Territory, Russia / A.A. Fomichev // Arthropoda Selecta. – 2016a. – V. 25, № 1. – P. 119-126.

Fomichev, A.A. New data on spiders (Arachnida: Aranei) from south-western Mongolia / A. A. Fomichev // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnskiy Melitopol State Pedagogical University. – 2016b. – V. 6, № 2. – P. 101-106.

Fomichev, A.A. New data on spiders (Arachnida: Aranei) of the Altai Republic, Russia / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik // Arthropoda Selecta. – 2011. – V. 20, № 2. – P. 117-123.

Fomichev, A.A. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 4. A review of *Fedotovia* Charitonov, 1946 / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik // Zootaxa. – 2015a. – V. 3948, № 1. – P. 93-108.

Fomichev, A.A. First description of the male of *Drassodes kaszabi* (Aranei, Gnaphosidae) / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik // Vestnik Zoologii. – 2015b. – V. 49, № 5. – P. 467-470.

Fomichev, A.A. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 8. New data on *Berlandina* and *Gnaphosa* from Mongolia / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik // Zootaxa. – 2017a. – V. 4258, № 1. – P. 69-80.

Fomichev, A.A. *Gnaphosa serzonshteini*, a replacement name for *Gnaphosa zonsteini* Fomichev & Marusik, 2017 (Araneae: Gnaphosidae) / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik // Zootaxa. – 2017b. – V. 4286, № 3. – P. 431.

Fomichev, A.A. A new species of *Gnaphosa* Latreille, 1804 (Aranei: Gnaphosidae) from Western Mongolia / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik, M.M. Omelko // Arthropoda Selecta. – 2013. – V. 22, № 2. – P. 153-156.

Fomichev, A.A. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Aranei). 9. New data on the *Parasyrisca potanini*-group from Central Asia / A.A. Fomichev, Y.M. Marusik, V.V. Sidorov // Arthropoda Selecta. – 2018. – V. 27, № 2. – P. 155-168.

Marusik, Y.M. A new species of *Parasyrisca* Schenkel, 1963 (Araneae, Gnaphosidae) from the Altai / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev** // Zootaxa. – 2010. – V. 2626. – P. 65–68.

Marusik, Y.M. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 7. Review of the *Parasyrisca vinosa*-group / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev** // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnskiy Melitopol State Pedagogical University. – 2016a. – V. 6, № 2. – P. 110-118.

Marusik, Y.M. 2016b. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 5. On *Synaphosus* from Central Asia / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev** // Zootaxa. – 2016b. – V. 4178, № 3. – P. 428-442.

Marusik, Y.M. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 1. On the *Berlandina* Dalmas, 1922 (Gnaphosinae) from Mongolia and adjacent regions / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev**, M.M. Omelko // Zootaxa. – 2014a. – V. 3827, № 2. – P. 187-213.

Marusik, Y.M. A survey of East Palaearctic Gnaphosidae (Araneae). 2. Two new *Gnaphosa* Latreille, 1804 species from Western Mongolia / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev**, M.M. Omelko // ZooKeys. – 2014b. – V. 426. – P. 1-9.

Marusik, Y.M. New data on *Parasyrisca* (Araneae: Gnaphosidae) from Mongolia / Y.M. Marusik, **A.A. Fomichev**, M.M. Omelko // Zootaxa. – 2019. – V. 4688, № 2. – P. 199-212.