

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени
академика Н. П. Лаверова Уральского отделения
Российской академии наук

На правах рукописи



Спицын Виталий Михайлович

**СОСТАВ И ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ
ЗЕМЛЯ (НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНЫХ ГРУПП): КОМПЛЕКСНЫЙ
АНАЛИЗ С ПРИМЕНЕНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ
МЕТОДОВ**

1.5.12. Зоология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, чл.-корр. РАН

Болотов И. Н.

Архангельск – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
Глава 1. Общая характеристика района исследования	14
Глава 2. Материалы и методы.....	20
2.1 Методы сбора и обработки наземных и почвенных насекомых.....	20
2.2 Сбор гидробионтов	21
2.3 Орнитологические учеты и учеты млекопитающих.	23
2.4 Выделение ДНК и амплификация генов	26
2.5 Филогенетические расчеты.....	29
Глава 3. Фауна основных таксономических групп архипелага Новая Земля.....	33
3.1 Класс малощетинковые черви – Oligochaeta.....	33
3.2 Класс жаброногие – Branchiopoda.....	33
3.3 Класс максиллоподы – Maxillopoda	35
3.4 Класс остракоды – Ostracoda	35
3.5 Класс высшие раки – Malacostraca.....	35
3.6 Класс паукообразные – Arachnida (без Acari).....	35
3.7 Класс насекомые (без двукрылых, вшей и пухоедов) – Insecta	36
3.8 Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia	41
3.9 Класс лучеперые рыбы – Actinopterygii.....	41
3.10 Класс птицы – Aves.....	43
3.11 Млекопитающие.....	48
Глава 4. Ревизия таксономического статуса некоторых новоземельских эндемиков.....	51

4.1. <i>Bombus (Pyrobombus) glacialis</i> Friese, 1902	51
4.2. <i>Dicrostonyx torquatus ungulatus</i> Baer, 1841	61
4.3. <i>Lemmus lemmus chernovi</i> Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021	64
4.4 <i>Rangifer tarandus</i> (Linnaeus, 1758) = <i>Rangifer tarandus pearsoni</i> Lydekker, 1902.....	72
Глава 5. Пути формирования фауны Новой Земли	74
Выводы	82
Список литературы	84
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационного исследования.....	105
Приложение Б. Аннотированный перечень основных групп животных архипелага Новая Земля	106
Приложение В. Перечень нуклеотидных последовательностей рода <i>Lepidurus</i>	125
Приложение Г. Места находок рода <i>Bombus</i> и морфология <i>B. hyperboreus</i> с архипелага Новая Земля	128
Приложение Д. Перечень видов с гнездовыми статусами птиц, наблюдаемых на модельных участках в 2015–2017 гг.....	130
Приложение Е. Список видов птиц архипелага Новая Земля	133
Приложение Ж. <i>Bombus glacialis</i> : ДНК-баркодинг, исследованный материал, особенности морфологии и экологии	140
Приложение Й. <i>Dicrostonyx torquatus</i> : перечень нуклеотидных последовательностей, использованных в исследовании.....	150
Приложение К. <i>Lemmus</i> : Перечень нуклеотидных последовательностей, филогения, типовой материал.....	160

Приложение Л. Медианная сеть гаплотипов последовательностей <i>COI</i> шмелей с Новой Земли и других арктических территорий	170
Приложение М. Перечень нуклеотидных последовательностей рода <i>Bombus</i>	171
Приложение Н. Медианная сеть гаплотипов последовательностей <i>16S</i> РНК <i>Euglesa globularis</i>	173

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Фауна островов привлекает внимание систематиков и биографов уже на протяжении нескольких веков [Wallace, 1855, 1857, 1860; MacArthur, Wilson, 1963, 1967]. Однако недавние исследования показывают, что таксономические гипотезы, основанные на морфологических данных, нередко требуют пересмотра и уточнения с учетом результатов изучения нуклеотидных последовательностей ДНК. Так, недавние молекулярно-генетические исследования показывают, что часть таксонов, ранее считавшиеся эндемичными для островов Российской Арктики, на самом деле принадлежат к широко распространенным видам [Kvie et al., 2016]. Другие островными виды, считавшиеся долгое время синонимами, напротив, оказались узколокальными эндемиками, представленными высоко дивергентными генетическими линиями, хорошо обособленными от сестринских материковых видов [Potapov et al., 2018; Spitsyn et al., 2021 b, c]. Но таких исследований на сегодняшний день немного, и подобные пробелы не позволяют установить пути формирования фауны. Также мы видим большие пробелы в наших знаниях фауны многих арктических островов и архипелагов. Все это не позволяет нам до конца понять статусы некоторых островных эндемиков, расположение плейстоценовых и голоценовых рефугиумов, а также историю заселения этих территорий.

Архипелаг Новая Земля – это одно из последних «белых пятен» на научной карте мира, своего рода затерянный мир, о фауне и биогеографии которого известно немного. Что касается обзора всей фауны Новой Земли, то известна только классическая работа Бэра [Baer, 1838] “*Vie Animale a Nowaia Ziemia*”. Последние сведения о фауне беспозвоночных животных архипелага были опубликованы в первой половине XX века [Rebel, 1923; Odhner, 1923; Friese, 1923; и др.]. В современном обзоре по фаунам Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли [Coulson et al., 2014] также детально

рассмотрены эти и другие старые работы и констатируется необходимость новых исследований этого уникального архипелага.

При этом провести моделирование путей формирования фауны архипелага Новая Земля возможно только, основываясь на данных молекулярно-генетического метода, позволяющего изучить филогенетические отношения таксонов видового и подвидового уровня.

Цель диссертационной работы – проведение комплексных исследований, направленных на получение информации о путях формирования фауны Новой Земли, инвентаризации таксономических статусов островных эндемиков и уровня генетического разнообразия архипелага.

Задачи диссертационной работы:

1. Инвентаризация фауны основных модельных групп животных Новой Земли;
2. Инвентаризация таксономических статусов некоторых новоземельских эндемиков;
3. Выявление новых эндемичных генетических линий различного таксономического уровня;
4. Создание модели путей формирования фауны Новой Земли.

Научная новизна. Для фауны архипелага Новая Земля впервые приведены 30 наземных и пресноводных таксонов из групп: щитни (Notostraca), остракоды (Ostracoda), амфиподы (Amphipoda), жуужелицы (Carabidae), чешуекрылые (Lepidoptera), моллюски (Mollusca), птицы (Aves), млекопитающие (Mammalia). Исключены из фауны 5 видов. Молекулярно-генетическими методами подтвержден таксономический статус эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus unguatus* Baer, 1841 Подвид является сохранившейся линией древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов, и находится в изоляции примерно 52–63 тысяч лет. На основе данных секвенирования полных митогеномов имеет генетическую дистанцию от других подвидов 0,7–1,2%.

Подтвержден таксономический статус реликтового вида шмелей *Bombus glacialis* Friese, 1902. Вид имеет генетическую дистанцию по гену *COI* от ближайшего вида 2,1%. Время изоляции вида на архипелаге Новая Земля, согласно данным калиброванной филогении, 50–148 тысяч лет. На основе молекулярно-генетического анализа по двум генам мы восстанавливаем вид щитня *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 и считаем его валидным таксоном, который существенно отличается от сестринского вида *L. arcticus* (Pallas, 1793) (дистанция между кладами по гену *COI* 5,7–8,2%). Вид *Lepidurus glacialis* обитает на архипелаге Шпицберген, Исландии, Новой Земле, Гыданском полуострове, Таймыре, Чукотке и в Канаде. Секвенирование митохондриальных и ядерных генов леммингов рода *Lemmus* с Новой Земли выявило их генетическую близость к норвежскому леммингу *Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758), а не к сибирскому *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792), как считалось ранее. В то же время значительные морфологические отличия от номинативного подвида и генетические дистанции по генам *cytb* (1,1%) и *COI* (1,0%), а также уникальные замены в ядерных генах *GHR* и *RAG1* дают нам право выделить данный таксон в отдельный подвид *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021 (реликтовая, эндемичная островная раса). Наличие на Новой Земле эндемичных таксонов, а также значительное количество видов, имеющих эндемичные гаплотипы, доказывают наличие на Новой Земле голоценовых и плейстоценовых рефугиумов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты проведенных исследований расширяют существующие представления о фауногенезе архипелага Новая Земля: найденные здесь эндемичные и реликтовые таксоны, а также значительное количество видов, имеющих эндемичные гаплотипы, доказывают наличие на Новой Земле голоценовых и плейстоценовых рефугиумов. Это также опровергает гипотезу о сплошном покровном оледенении на всей территории Новой Земли в два последних ледниковых максимума 60 и 20 тысяч лет назад. Некоторые из эндемичных

видов и подвидов (как, например, два эндемичных подвида леммингов) не могли попасть на архипелаг иначе, нежели по сухопутному мосту, который был во время оледенений. Они вряд ли могли заселить архипелаг во время межледниковий, когда Новая Земля была изолирована от материка и острова Вайгач проливами. Также в пользу наличия на Новой Земле рефугиумов говорит и тот факт, что фауна некоторых групп животных на архипелаге богаче фауны острова Вайгач, имеющего более южное положение и расположенного ближе к материку.

Результаты исследования используются в учебном процессе на кафедре биологии, экологии и биотехнологии Высшей школы естественных наук и технологий Северного Арктического федерального университета имени М. В. Ломоносова (Приложение А).

Положения, выносимые на защиту:

1. Два новоземельских подвида леммингов *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841 и *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021, а также номинативный подвид шмеля *Bombus glacialis* Friese, 1902 – валидные эндемичные и реликтовые таксоны;

2. Новая Земля являлась рефугиумом для арктической биоты в позднем Плейстоцене и Голоцене.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах подготовки диссертации, включая постановку целей и задач исследования. Автор организовал две экспедиции на Новую Землю (2015 и 2017 гг.) общей продолжительностью 62 суток, а также участвовал в экспедиционных работах на о. Колгуев (2018 г.), о. Вайгач (2015 г.), о. Долгий (2015 г.), о. Матвеев (2015 г.), о. Голец (2015 г.), архипелаге Земля Франца Иосифа (2015 г.), Югорском полуострове (2015 г.), в материковых тундрах побережий Белого моря (2020 г.), Ненецкого автономного округа (2015 и 2018 гг.) и Мурманской области (2018 г.). Автором лично была собрана большая часть биологического материала, используемого в работе (а именно высшие

раки 84 экз., жаброногие 101 экз., остракоды 11 экз., насекомые 434 экз., моллюски 104 экз., рыбы 96 экз., грызуны 43 экз., зайцеобразные 1 экз.), лично проведены учеты птиц и крупных млекопитающих (общая протяженность пеших маршрутов составила 470 км, лодочных 79 км, учетов с судов 2350 км и аэровизуальных 550 км). Препарирование и определение высших чешуекрылых (59 экз.), листоедов (1 экз.), а также грызунов (43 экз.), останков зайцеобразных (1 экз.) и рыб (96 экз.) проведены полностью автором. Автором лично обработаны материалы наземных, водных и авиаучетов птиц и крупных млекопитающих, включая идентификацию видов, как непосредственно в полевых условиях, так и по отснятому фотоматериалу. Препарирование и определение перепончатокрылых, микрочешуекрылых, жесткокрылых, моллюсков, ракообразных и других таксонов проведены совместно со специалистами по данным группам: к.б.н. Г. С. Потаповым (перепончатокрылые), к.б.н. Н. А. Зубрий (жесткокрылые), к.б.н. М. В. Козловым (микрочешуекрылые), к.б.н. Ю. В. Беспалой и к.б.н. О. В. Аксеновой (гидробионты). Автором лично проведен анализ литературных данных, обработаны полученные результаты и сформулированы выводы. Автором проанализированы 560 сиквенсов и 57 митогеномов, включая 200 сиквенсов и 1 митогеном, полученных впервые для данной работы. Автором лично получены и доказаны все основные результаты (в том числе подтверждена валидность ряда таксонов, выявлена новая эндемичная линия настоящих леммингов, доказано наличие рефугиумов), доказаны и сформулированы выводы, доказаны и опубликованы согласно зоологическому кодексу таксономические акты, приведенные в данной работе (за исключением новоземельского северного оленя, парафилитичность которого была показана в работе Квиа с соавторами [Kvie et al., 2016]).

Степень достоверности и апробация результатов. Обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в диссертационной работе, обеспечена применением современных методов, адекватных

поставленным задачам. Проанализирован большой объем данных, собранный автором в ходе экспедиционных работ. Обработано 874 экз. беспозвоночных и позвоночных животных, проанализированы 560 сиквенсов и 57 митогеномов, включая 200 сиквенсов и 1 митогеном, полученных впервые для данной работы. Выделение тотальной клеточной ДНК из образцов осуществлялось при помощи двух подходов. Выделение ДНК из чешуекрылых, перепончатокрылых и моллюсков проводилось с помощью протеиназы К с последующим выделением методом фенол-хлороформной экстракции, представленной в работе Дж. Самбрука и Д. В. Рассела [Sambrook, Russel, 2001]. Выделение ДНК из леммингов и щитней было проведено с использованием коммерческого набора NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия). Нуклеотидные последовательности, полученные в ходе исследования, и данные из баз NCBI GenBank и Bold Systems v4 объединялись и выравнивались с помощью алгоритма MUSCLE [Edgar, 2004], интегрированного в программу MEGA7 [Kumar et al., 2016]. Для определения оптимальных математических моделей эволюции генов использовали программу MEGA7 [Kumar et al., 2016]. Для реконструкций применялся метод максимального правдоподобия (maximum-likelihood; ML). ML-анализ проведен с использованием сервера IQ-TREE (W-IQ-TREE) [Nguyen et al., 2015; Trifinopoulos et al., 2016; Chernomor et al., 2016] со встроенным расчетом подходящих эволюционных моделей для каждого молекулярного маркера и сверхбыстрым бутстреп-анализом (Ultra-fast bootstrap) [Hoang et al., 2017]. Значения статистической значимости узлов были рассчитаны с использованием сверхбыстрого бутстреп-алгоритма, реализованного на веб-сервере IQ-TREE [Hoang et al., 2017]. Байесовский филогенетический анализ был выполнен в пакете программ MrBayes v. 3.2.6 [Ronquist et al., 2012] путем параллельных вычислений на кластере в суперкомпьютерном центре Сан-Диего через онлайн-портал CIPRES [Miller et al., 2010]. Сборка филогений проводилась через каждые 1000 поколений. Время дивергенции было оценено в пакете BEAST v. 1.10.4 с использованием

алгоритма случайных локальных молекулярных часов с моделью константного слияния (Constant Coalescent) [Drummond, Rambaut, 2007; Drummond et al., 2012]. Результаты прошли рецензирование и опубликованы в ведущих научных журналах, входящих в базы данных Web of Science и (или) Scopus.

Результаты исследования были представлены на региональных и всероссийских конференциях: «Гусеобразные северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование». Салехард 2015. Устный доклад «Фауна гусеобразных окрестностей Малых Кармакул (Южный остров, архипелаг Новая Земля)»; «Первый всероссийский орнитологический конгресс». Тверь 2018. Постерный доклад «Современная экспансия и залеты южных видов на север Архангельской области»; Первая молодежная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию». Устный доклад «Формирование фауны Новой Земли или был ли на Новой Земле рефугиум?»; Научная конференция «Российская Арктика» – отчетная конференция Архангельского центра Русского географического общества. Архангельск 2018. Пленарный доклад «Инвентаризация орнитофауны архипелага Новая Земля»; Всероссийская конференция с международным участием «Глобальные проблемы Арктики и Антарктики», посвященная 90-летию со дня рождения академика Николая Павловича Лаверова. Архангельск 2020. Доклад «О биологических характеристиках и питании арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) в новоземельских озерах»; II Международная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию». Архангельск 2020. Доклады: «Оценка уровня эндемизма дневных чешуекрылых о. Врангеля» и «Питание арктического гольца в озерах южного острова архипелага Новая Земля».

Исследования проводились в рамках темы ФНИР Российского музея центров биологического разнообразия Федерального исследовательского

центра комплексного изучения Арктики Уральского отделения РАН (номер гос. регистрации АААА-А17-117033010132-2).

Выполнение работы было поддержано грантами РФФИ №19-34-50016 «Изучение путей формирования островных фаун в Арктике с применением молекулярно-генетических методов (на примере архипелага Новая Земля)» (руководитель Махров А. А.) и №19-34-90012 «Изучение фауногенеза и видообразования на островах Российской Арктики и Дальнего Востока с применением молекулярных методов» (руководитель Болотов И. Н.).

Публикации. По теме диссертации автором опубликовано 29 работ, 16 из которых в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК Минобрнауки РФ и базы данных Web of Science и (или) Scopus.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю, чл.-корр. РАН Ивану Николаевичу Болотову.

Автор благодарен сотрудникам лаборатории молекулярной экологии и биогеографии к.т.н. Кондакову А. В. и к.б.н. Томиловой А. А. за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа, к.б.н. Гофарову М. Ю. и Когут Я. Е. за подготовку карт региона исследования. Искренняя благодарность выражается сотрудникам «Российского музея центров биоразнообразия» (УНУ РМЦБ) к.б.н. Аксеновой О. В., к.б.н. Беспалой Ю. В., к.б.н. Зубрий Н. А. и сотруднику лаборатории экологии популяций и сообществ к.б.н. Потапову Г. С. за консультацию по экологическим, таксономическим и организационным вопросам. Также автор выражает благодарность коллегам, участвовавшим и помогавшим в организации экспедиций на Новую Землю, к.б.н. Чураковой Е. Ю., к.б.н. Ануфриеву В. В., к.г.-м.н. Крячюнасу В. В., коллегам из Института проблем эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН к.б.н. Махрову А. А., к.б.н. Розенфельд С. Б., к.б.н. Макаровой О. Л., к.б.н. Артамоновой В. С. Автор благодарен сотрудникам Полярной станции «Малые Кармакулы», командам судов «Профессор Молчанов» и «Михаил Сомов» за помощь в проведении

исследований. А также Ардееву А. Г. (пос. Бугрино, о. Колгуев) за помощь в проведении полевых работ на острове Колгуев. Автор выражает свою признательность заведующей сектором аспирантуры ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН к.х.н. Тельтевской С. Е. Также автор благодарен своим соавторам Кульбергу Я., к.б.н. Козлову М. В., д.б.н. Филлипову Б. Ю., Болотову Н. И., к.б.н. Глазову П. М., к.б.н. Андрееву В. А., к.б.н. Колосовой Ю. С., Соколовой С. Е., к.б.н. Бабушкину Е. С., PhD Фроуфе Е., MD Гомес-Дос-Сантосу А., Тига-Тейкиру Дж., Спицыной Е. А., PhD Лопесу-Лиме М. Автор благодарит к.б.н. Мизина И. А. (Национальный парк «Русская Арктика») за предоставление фотографий *Nymphalis xanthomelas* (Esper, [1781]) с мыса Желания. Особую признательность автор выражает PhD Гаю Содерман за определение клопа *Chiloxanthus stellatus* (Curtis, 1835).

Глава 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Архипелаг Новая Земля – крупнейший архипелаг Европейского сектора Арктики. Общая площадь архипелага составляет 83 000 км². Архипелаг состоит из двух крупных (Северный и Южный) и множества мелких островов (о. Богатый, о. Кармакульский, Оранские острова, Петуховский архипелаг и другие). Площадь Северного острова составляет 48 904 км², Южного – 33 275 км². С запада Новая Земля омывается Баренцевым морем, с востока Карским морем [Новая Земля..., 2009]. Береговая линия островов со стороны Баренцева моря сильно изрезана крупными и мелкими заливами. Карское побережье характеризуется относительно прямолинейными очертаниями, нарушается только глубоко вдающимися заливами. Возвышенные, часто обрывистые берега (высотой 10–80 м) чередуются с низкими, пологими берегами [Каленич и др., 2004]. Архипелаг вытянут с севера на юг, самой северной точкой являются Большие Оранские острова (77°03' с.ш.), самой южной – Кусова Земля (70°28' с.ш.). Административно архипелаг входит в состав Архангельской области.

Большая часть Южного и Северного островов занята невысокими горами, средние высоты не превышают 500 метров, однако некоторые вершины имеют высоту 1200–1300 м над уровнем моря (Рисунок 1.1). Максимальную высоту имеет пик Высоцкого, который находится на Северном острове, он имеет высоту 1547 м. Севернее и южнее этого района, а также вдоль побережий горы постепенно снижаются, и ландшафт приобретает облик холмисто-грядового плоскогорья [Каленич и др., 2004]. Горный рельеф архипелага обуславливает высокое разнообразие биотопов, а также продвижение южных типов растительных сообществ, характерных для южных и типичных тундр, вплоть до 73° с.ш.

В геологическом отношении Новая Земля, как и большая часть Югорского полуострова и остров Вайгач являются северной оконечностью Уральских гор, а именно частью Новоземельско-Пайхойского коллизионного

пояса [Авенариус, 2008]. Современный облик архипелага, как и основные черты его геологических структур, были заложены в результате коллизионных процессов раннекембрийского этапа развития региона [Каленич и др., 2004]. Магматические формации архипелага представлены разновозрастными генерациями магматитов, регистрирующими основные тенденции в эволюции коры и мантии данного региона (от протоплатформенного к рифтогенному, далее – коллизионному и активному этапам тектогенеза). Разновозрастные магматические комплексы неравномерно распределены в пределах трех крупных тектонических блоков: Северный, Центральный и Южный. Всего фиксируется четыре генерации магматитов, относящихся к позднепротерозойско-вендскому, палеозойскому, мезозойскому и кайнозойскому этапам [Каленич и др., 2004].

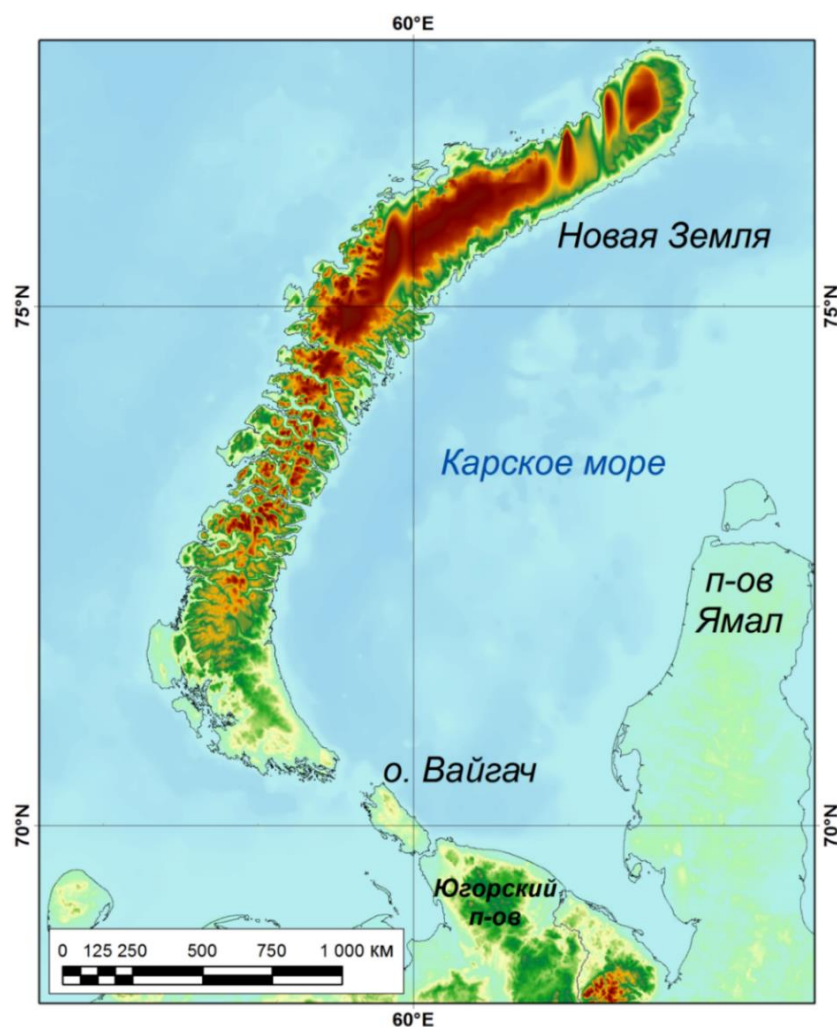


Рисунок 1.1 – Рельеф архипелага Новая Земля

Большая часть Северного острова покрыта ледниками. Территория от залива Иванова до губы Машигина покрыта сплошным ледниковым покровом, в отдельных местах мощность которого достигает 500 метров [Каленич и др., 2004]. В северной части Южного острова, вплоть до губы Безымянной, и южной части Северного острова простирается зона сетчатого оледенения, представленного разобщенными ледниками и фирновыми полями. Их площадь колеблется в среднем от 1 до 10 км², у наиболее крупных достигает 40–60 км² [Каленич и др., 2004]. Новая Земля расположена в зоне многолетнемерзлых пород, а точнее в зоне сплошной мерзлоты. Ее мощность здесь достигает 150–250 м, глубина максимальной протайки 20–40 см [Горячкин, 2010].

Климат Новой Земли определяется расположением за полярным кругом в арктическом поясе России между Баренцевым и Карским морями. Для территорий характерен арктический (субарктический) климат, с некоторыми чертами морского климата (Таблица 1.1). Характерны отрицательные среднегодовые температуры воздуха, короткая продолжительность теплого периода и невысокое количество осадков в год (до 500 мм/год). В холодное время года среднее количество дней в месяц с глубокими циклонами колеблется от 5 до 7, что является причиной резких изменений погоды, сопровождающихся штормовыми ветрами и метелями. Средняя продолжительность периода с устойчивыми морозами составляет 210–220 дней, на севере доходит до 240–250 дней [Новая Земля..., 2009].

Высокоарктическое положение Новой Земли обуславливает большие внутригодовые изменения суммарной солнечной радиации. Продолжительность полярного дня составляет около 3,5 месяцев, полярной ночи – около 4 месяцев. Средняя суточная суммарная солнечная радиация при безоблачном небе и средней прозрачности атмосферы изменяется от 0 (ноябрь–январь) до 33 мДж/м² (июнь) [Новая Земля..., 2009].

Таблица 1.1 – Характеристика климата о. Южный (Новая Земля) в сравнении с климатом о. Вайгач и Югорского полуострова [Атлас Арктики, 1985]

Характеристики	о. Южный (Новая Земля)	о. Вайгач	Югорский полуостров
Средняя температура января, °С	-18...-14°С	-18°С	-20...-18°С
Средняя температура июля, °С	+4...+6°С	+5°С	+6°С
Средняя годовая скорость ветра, м/сек	6,3–10,1	8,0	5,1–9,4
Преобладающие направления ветра в теплый период	северо-западное, северное	северо-восточное, северное и восточное	
Преобладающие направления ветра в холодный период	южное	южное и юго-западное	
Среднее годовое количество осадков, мм	400–500	400	300–500
Среднегодовая влажность воздуха, %	75–90%	82–91%	82–85%

Речная сеть Новой Земли представлена короткими, неглубокими реками. Реки текут по сравнительно прямым параллельным долинам с возвышенной части новоземельского хребта в Баренцево и Карское моря. Большинство рек текут только в летний период, а зимой промерзают до дна. Многие реки образуют в нижнем течении каньоны глубиной до 20–30 метров, а также пороги и водопады. Часть рек впадает в достаточно крупные и глубоко вдающиеся фьорды [Новая Земля..., 2009].

Озера архипелага различны по величине, генезису, химическому составу и условиям питания. На равнине озера реликтовые и термокарстовые, вдоль

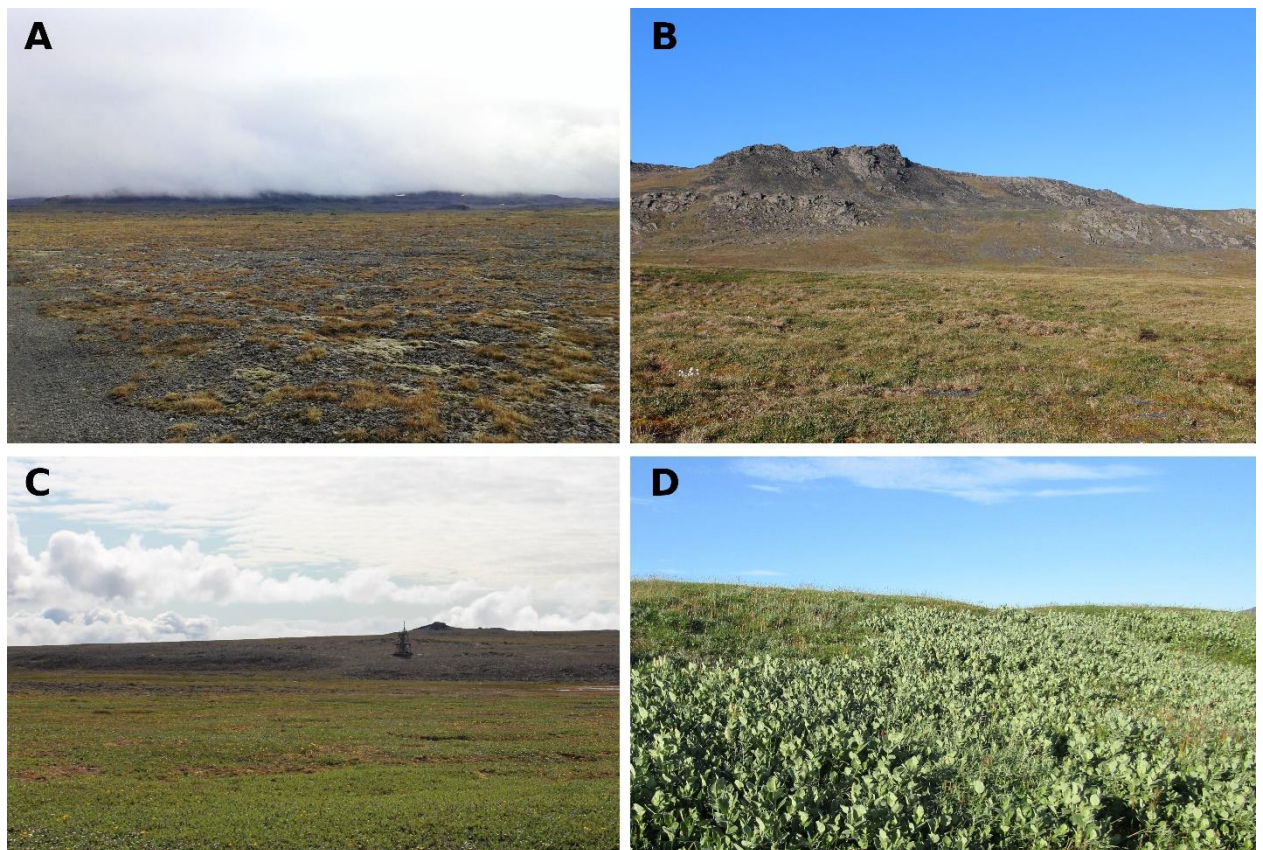
морского побережья – лагунные, отделенные от моря косами, в горах – ледниковые или подпруженные моренами. Наиболее крупные озера имеют площадь до 60 км², глубину до 90 м. Однако большинство озер Новой Земли относительно не крупные [Новая Земля..., 2009].

Согласно Б. А. Юрцеву [Yurtsev, 1994], архипелаг Новая Земля относится к зоне арктических тундр, по флористическому делению – к Евро-Западносибирской флористической провинции, а точнее к ее Урало-Новоземельской подпровинции. Согласно американской классификации и Циркумполярному атласу растительности Арктики [Walker et al., 2002, 2005], Новая Земля относится к зонам «В» – зона «стелющихся кустарничковых тундр» (prostrate dwarf shrub) и «А» – зона «подушковидных трав» (cushion forb).

Основные типы плакорных биотопов Южного острова Новой Земли – это каменистые тундры с фрагментарной растительностью, проективным покрытием около 20%, с доминированием злаков, мхов и лишайников (Рисунок 1.2 А), и ивковые каменистые тундры с проективным покрытием 50–60%, доминированием *Salix* sp., *Dryas* sp. и мхов. В понижениях и на террасах представлена мелкобугристая тундра с проективным покрытием 90–100%, в которой доминируют: *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex* sp., *Salix arctica*, *S. polaris* и мхи (Рисунок 1.2 В). На приморских равнинах формируется влажная мохово-ивковая тундра с доминированием *Salix arctica* и проективным покрытием 90–100% (Рисунок 1.2 С). Это наиболее характерные растительные сообщества для зоны арктических тундр. Однако благодаря специфическому рельефу в горных долинах формируется уникальный микроклимат, который позволяет формироваться растительным сообществам, более характерным для южных и типичных тундр. Так, в долине реки Безымянной нами отмечены заросли ив *Salix lanata* высотой до 50 см (Рисунок 1.2 D), а также богатые разнотравные луговины с полынью *Artemisia tilesii* высотой до 50 см и *Oxyria digyna* высотой

до 20 см. Подобные горные долины с южными типами растительных сообществ могут являться рефугиумами для многих видов животных.

Таким образом, комплекс абиотических факторов в районе исследования достаточно суров. Для района характерны низкие температуры, многолетняя и вечная мерзлота, сильные ветра, чередование полярного дня и полярной ночи. Однако для Новой Земли характерно относительно высокое разнообразие наземных биотопов благодаря горному рельефу и специфическому расположению горных долин.



А – каменистые тундры с фрагментарной растительностью;
 В – мелкобугристая тундра; С – влажная мохово-ивковая тундра с доминированием *Salix arctica*; D – заросли крупных ив *Salix lanata* в долине реки Безымянной (фото В. М. Спицына)

Рисунок 1.2 – Основные типы растительных сообществ Южного острова архипелага Новая Земля

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Методы сбора и обработки наземных и почвенных насекомых

Безвыборочный сбор чешуекрылых (Lepidoptera), перепончатокрылых (Hymenoptera), ручейников (Trichoptera) и веснянок (Plecoptera) проводился с помощью энтомологического сачка. Образцы чешуекрылых препарировались по общепринятым методикам [Steyskal et al., 1986; Schauff, 2001]. Препараты гениталий изготавливались стандартным методом для чешуекрылых [Robinson, 1976]. Для первичной обработки образцов гениталий использовался 8–10% КОН, в котором они варились от 1 до 3 мин. После чего с помощью двух препаровальных игл гениталии очищались от сегментов брюшка и внутренностей. Для окраски препаратов использовался Азур-Эозин по Романовскому «Минимед-Р». Предварительно выдержанные в 96% спирте гениталии накрывали каплей Азур-Эозина на 30–50 секунд, после чего промывали спиртом. Гениталии хранятся в спиртоглицериновой смеси в микропробирках, подколотых под образцом. Более подробные описания методик можно найти в нашей статье [Spitsyn et al., 2016].

Фотографии гениталий были сделаны с помощью стереомикроскопа (SteREO Discovery.V8, Carl Zeiss, Germany). Фотографии имаго были сделаны с помощью цифрового фотоаппарата Canon EOS 450D, объектива Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM (Japan). Все фотографии были обработаны с использованием программы GIMP 2.

Для сбора жуужелиц (Coleoptera: Carabidae), полужесткокрылых (Hemiptera) и паукообразных (Arachnida) использовался метод почвенных ловушек Барбера-Гейдеманна [Barber, 1931; Heydemann, 1956]. Для исследования использовались пластиковые стаканы объемом 0,5 л и диаметром отверстия 93 мм [Barber, 1931; Heydemann, 1956; Skuhrahy, 1956; Тихомирова, 1975]. В каждом биоценозе устанавливали по 20 ловушек, по 10 в серии, с

расстоянием между соседними ловушками и линиями 10 м. В качестве фиксатора использовали 4%-ый раствор формалина. Выемку материала и замену фиксатора осуществляли раз в декаду. Дополнительно для изучения приводной фауны жужелиц проводили ручной сбор жуков в приводных местообитаниях: побережье моря, озер и временных водоемов. Латинские названия жужелиц и их порядок принимаются по списку жужелиц Палеарктики [Löbl, Smetana, 2003].

Образцы *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Coleoptera* хранятся в Российском музее центров биоразнообразия (Russian Museum of Biodiversity Hotspots) ФИЦКИА УрО РАН. Также часть материала по чешуекрылым и полужесткокрылым (*Hemiptera*) хранится в коллекции Финского музея естественной истории (г. Хельсинки). Используются материалы, хранящиеся в Зоологическом институте Российской академии наук (г. Санкт-Петербург).

Для составления списка видов насекомых архипелага нами был использован ряд работ [Якобсон, 1898; Poppius, 1910; Morten, 1923; Ulmer, 1925; Potapov et al., 2017, 2019; Coulson et al., 2014; Polaszek, 2015; Yunakov, Korotyayev, 2007; Kullberg et al., 2018; Bepalaya et al. 2021; Bolotov et al. 2021 a, b; наши неопубликованные данные].

2.2 Сбор гидробионтов

Сбор моллюсков осуществлялся с помощью гидробиологического сачка и сита. Отобранный материал помещался в пробирки и заливался 96% этиловым спиртом. Моллюски были отобраны из озера с координатами 71°37'13" с.ш., 52°24'30" в.д. на полуострове Гусиная Земля в окрестностях Белушьей губы и двух озер, находящихся в окрестностях полярной станции Малые Кармакулы: озеро Святое (72°21'43" с.ш., 52°46'21" в.д.) и озеро Круглое (72°23'36" с.ш., 52°45'24" в.д.). В связи со специфическими условиями обитания моллюсков в

высокой Арктике, гидробиологический сачок был примотан к четырехметровому шесту. Все моллюски севернее 72° с.ш. были собраны с глубины 3 м и более. Сбор проходил с надувной резиновой лодки. Моллюски, собранные в окрестностях Белушьей губы, были пойманы на глубине 60–90 см. Образцы хранятся в Российском музее центров биоразнообразия (Russian Museum of Biodiversity Hotspots) ФИЦКИА УрО РАН.

Для составления списка видов моллюсков, а также других беспозвоночных гидробионтов архипелага нами был использован ряд работ [Odhner, 1923; Sidorov, 1925; Vekhoff, 1997; Вехов, 1997, 1998, 2000; Aim, 1914; Sars, 1925; Семенова, 2003; Coulson et al., 2014; Bernalaya et al., 2017, 2021; Соколова и др., 2019].

Восемьдесят девять экземпляров арктического гольца были добыты из озер Круглое (72°23'36" с.ш., 52°45'24" в.д.), Святое (72°21'43" с.ш., 52°46'21" в.д.), Горное (72°21'25" с.ш., 52°49'28" в.д.), Невзоровское (72°28'02" с.ш., 52°55'27" в.д.), Северное (72°55'12" с.ш., 53°47'05" в.д.), Верхнее (72°48'14" с.ш., 53°51'00" в.д.), губе Домашняя (72°20'21" с.ш., 52°48'08" в.д.) и реке Безымянная (72°49'14" с.ш., 53°48'02" в.д.). Семь экземпляров горбуши были добыты в губе Домашняя (72°20'21" с.ш., 52°48'08" в.д.). Рыбы добывались спиннингом на некрупные вращающиеся блесны и ставными сетями с ячейей 45 мм и 50 мм. У части рыб были промерены основные морфометрические показатели (AD, AB, AC, масса и др.), заспиртованы желудки и кусочки мяса для молекулярно-генетических исследований, молодь рыб была заспиртована целиком. Большинство образцов хранятся в Российском музее центров биоразнообразия (Russian Museum of Biodiversity Hotspots) ФИЦКИА УрО РАН, часть биологического материала для проведения молекулярно-генетических исследований была передана в Институт проблем эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН.

2.3 Орнитологические учеты и учеты млекопитающих.

Учеты птиц и млекопитающих на архипелаге проводились в 2015 и 2017 годах в 6 модельных точках (Рис. 2.1; Таблица 2.1), а также на морской акватории вокруг Северного и Южного островов на судах «Профессор Молчанов» и «Михаил Сомов». Лодочные маршруты на резиновых моторных лодках проводились в 3 точках: губа Безымянная (18–27 июля 2017 г.), Русская гавань (12 июля 2015 г.), Оранские острова (11–12 июля 2015 г.). Также было проведено 4 авиаучета с использованием вертолетов МИ-8 по маршрутам: окрестности Малых Кармакул (11 августа 2015 г.), Белушья губа–Безымянная губа (18, 24, 27 июля 2017 г.). При учетах птиц применялась фотофиксация с использованием следующих фотоаппаратов и объективов: Canon EOS 650D с объективом Tamron AF 70–300 mm Macro Zoom Lens; Canon 7D с объективом 100–400 mm; Canon EOS 7DDSD126251 с объективом Canon Zoom Lens EF 100–400 mm 1:4.5–5.6 LIS ULTRASONIC; Nikon D80с объективом Tamron 18–270 mm 1:3.5–6.3.

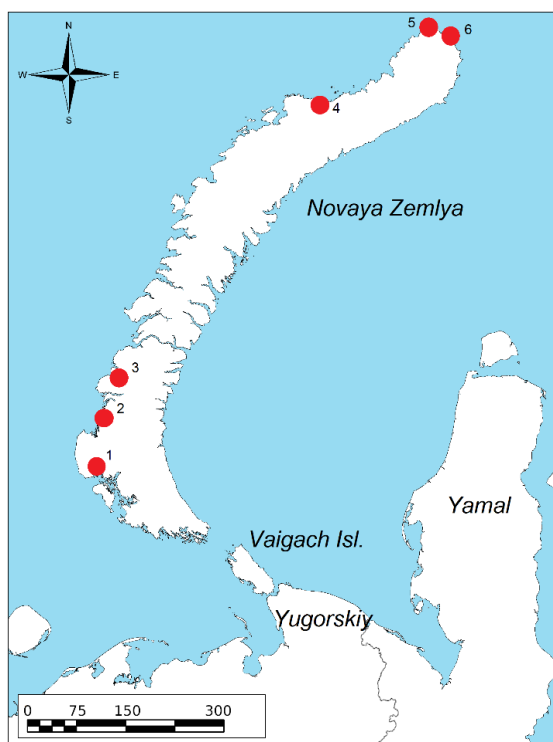


Рисунок 2.1 – Основные точки наземных работ на архипелаге Новая Земля. Номера соответствуют Таблице 2.1

Таблица 2.1 – Основные точки наземных работ на архипелаге Новая Земля

№	Район работ	Регион	Широта (с.ш.)	Долгота (в.д.)	Год
1	Белушья губа	Южный остров	71.5°	52.3°	2017
2	Малые Кармакулы	Южный остров	72.3°	52.7°	2015
3	Безымянная губа	Южный остров	72.8°	52.5°	2017
4	Русская Гавань, о. Богатый	Северный остров	76.2°	62.7°	2015
5	Оранские о-ва	Северный остров	77.0°	67.7 °	2015
6	Мыс Желания	Северный остров	76.8°	68.5°	2015

Учет птиц на пеших, водных и аэровизуальных маршрутах выполнен по стандартной методике без фиксированной ширины учетной полосы [Равкин, Челинцев, 1990]. На маршрутах отмечались взрослые птицы и их птенцы, а на пеших – и кладки яиц, видовая принадлежность которых устанавливалась непосредственно при проведении учета или позднее по фотографиям. Общая протяженность пеших маршрутов составила 470 км, лодочных – 79 км, учетов с судов – 2350 км и аэровизуальных – 550 км.

Для составления списка видов птиц архипелага нами был использован ряд работ [Калякин, 1993, 1999, 2001; Покровская, Тертицкий, 1993; Strøm et al., 1994; Успенский, 1998; Мискевич и др., 2011; Тихонов, 2009; Тертицкий, Покровская, 2011; Anker Nilssen et al., 2000; Хахин, 2000; Редькин, 2013; Спицын, 2015, 2018; Спицын и др., 2016; Розенфельд, Спицын, 2017; Spitsyn et al., 2018, 2020, 2021 a].

Для составления списка видов млекопитающих архипелага нами был использован ряд работ [Калякин, 1993; Wilson, Mittermeier, 2014; Kvie et al., 2016; Spitsyn, Bolotov, 2020; Burgin et al., 2020; Spitsyn et al., 2021 b, c].

В этой работе мы используем 4 гнездовых статуса:

1. Залетный – вид, ареал которого далек от Новой Земли, и присутствие вида на архипелаге случайно;
2. Вид, для которого Новая Земля является негнездовой частью ареала (в Таблице Д.1 Приложения обозначены «+»), эти виды регулярно посещают архипелаг во время миграций или используют эту территорию для линьки;
3. Вероятно гнездящийся вид – вид, для которого гнездование не доказано, но предполагается;
4. Гнездящийся вид – вид, для которого доказано гнездование (найден гнездо или птенцы) нами или по данным конца 20 века.

Также мы используем 4 категории численности для птиц:

1. Редкий – вид встречается на Новой Земле нерегулярно, может появляться не каждый сезон или численность его крайне низкая;
2. Малочисленный – вид, встречающийся на архипелаге регулярно, но нигде не достигающий высокой численности;
3. Обычный – вид, регулярно встречающийся на архипелаге, достигающий плотности населения 0,5–1 особей на км² для хищных птиц и 1–20 особей на км² для остальных видов;
4. Массовый – вид, регулярно встречающийся на архипелаге, достигающий плотности населения более 20 особей на км².

Грызуны были собраны с помощью давилок и закопанных пластиковых бутылок. С собранных зверьков снимали шкурку, которую засаливали и высушивали. Голову первоначально спиртовали, в дальнейшем череп вымачивали в 10% КОН и очищали от мягких тканей, после чего отбеливали в перекиси водорода и высушивали.

2.4 Выделение ДНК и амплификация генов

Выделение тотальной клеточной ДНК из образцов осуществлялось при помощи двух подходов (Таблица 2.2). Выделение ДНК из чешуекрылых, перепончатокрылых и моллюсков проводилось с помощью протеиназы К с последующим выделением методом фенол-хлороформной экстракции, представленной в работе Дж. Самбрука и Д. В. Рассела [Sambrook, Russel, 2001]. Стоит отметить, что продолжительность лизирования тканей протеиназой К для насекомых составляла от 180 до 210 минут, для моллюсков это время составляло 60 минут.

Таблица 2.2 – Методы выделения ДНК из исследуемых образцов животных

Объект исследования	Метод выделения ДНК
Чешуекрылые (отряд <i>Lepidoptera</i>)	Фенол-хлороформная экстракция [Sambrook, Russel, 2001]
Перепончатокрылые (род <i>Bombus</i>)	
Моллюски (семейство <i>Sphaeriidae</i>)	
Млекопитающие (род <i>Lemmus</i>)	Выделение с применением набора NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия) согласно прилагаемым инструкциям
Жаброногие (род <i>Lepidurus</i>)	

Выделение ДНК из леммингов и щитней было проведено с использованием коммерческого набора NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия) согласно инструкции для выделения ДНК из тканей, прилагаемой к набору. Из полученных образцов тотальной клеточной ДНК амплифицировали участки митохондриальной и ядерной ДНК. Наименование амплифицированных фрагментов генов и комбинации праймеров представлены в Таблице 2.3. Раствор для синтеза исследуемых фрагментов состоял из 100–150 нг ДНК, 2,5 мкл Таq-буфера (20 ммоль

Таблица 2.3 – Комбинации праймеров, использованных для амплификации и секвенирования фрагментов генов

Объект исследования	Наименование гена	Название праймера	Направление удлинения цепи праймером	Последовательность праймера, 5' - 3'	Источник литературы
1	2	3	4	5	6
Отряд Lepidoptera и род <i>Bombus</i>	Цитохром с-оксидаза I субъединица (<i>COI</i>)	C1-J-1718	Прямой	ggaggatttgaaattgattagttcc	[Simon et al., 1994]
		C1-N-2329	Обратный	actgtaaatatatgatgagctca	
		LepF	Прямой	attcaaccaatcataaagatattgg	[Hajibabaei et al., 2006]
		LepR	Обратный	taaacttctggatgtccaaaaaatca	
Семейство Sphaeriidae	Рибосомная рибонуклеиновая кислота 16S (<i>16S рРНК</i>)	16Sar	Прямой	cgctgtttatcaaaaacat	[Palumbi, 1996]
		16Sbr	Обратный	ccggtctgaactcagatcacgt	
	Транскрибируемый спейсер ITS1 (<i>ITS1</i>)	ITS1F	Прямой	taacaaggtttccgtaggtg	[White et al., 1996]
		ITS1R	Обратный	agctrgetgcggttcttcacga	
Подсемейство Arvicolinae	Цитохром с-оксидаза I субъединица (<i>COI</i>)	LoboF1	Прямой	kbtchacaaaycaayaargayathgg	[Lobo et al., 2013]
		LoboR1	Обратный	taaacytcwggrtgwccraaraayca	

Продолжение таблицы 2.3

1	2	3	4	5	6
	Цитохром b (<i>cytb</i>)	LemF	Прямой	gmtcccthctdggmcthtgcc	Праймеры разработаны в ходе исследования
		LemR	Обратный	gtwagbcctcgtytkgag	
	Рецептор гормона роста (<i>GHR</i>)	GHREXON10	Прямой	ggraarttrgaggaggtgaacacmatctt	[Adkins et al., 2001]
		GHREND	Обратный	ctactgcatgattttgttcagttggctgtgctcac	
	Ген, активирующий рекомбинацию 1 (<i>RAG1</i>)	S278F	Прямой	gagcagtctccagtagtccaga	[Schenk et al., 2013]
S281R		Обратный	ggtgcttacaactggctcca	[Justiniano et al., 2015]	
Семейство Триопсиде	Цитохром с-оксидаза I субъединица (<i>COI</i>)	LCO1490	Прямой	ggtcaacaatcataaagatattgg	[Folmer et al., 1994]
		HCO2198	Обратный	taaacttcagggtgaccaaaaaatca	
	Рибосомная рибонуклеиновая кислота 28S (<i>28S pPHK</i>)	D23F	Прямой	gagagtcaagagtacgtg	[Park, Foighil, 2000]
		D2	Обратный	tccgtgttcaagacgg	[Jovelin, Justine, 2001]

MgCl₂), 2,5 мкл раствора всех dNTP (2 ммоль), по 1 мкл обоих праймеров (10 пмоль), 1 ед. Taq-ДНК-полимеразы и доводили деионизированной водой (H₂O) до объема 25 мкл. Программа амплификации включала в себя этап первоначальной денатурации ДНК – 5 мин, +95°C; 26–34 циклов синтеза фрагмента ДНК: +95°C – 50 сек., +46–60°C – 50 сек., +72°C – 1 мин, а также этап окончательной элонгации цепи: +72 °C, 5 мин.

Образцы, подготовленные для секвенирования, передавали на анализ в Межинститутский Центр коллективного пользования «Геном» ИМБ РАН, где их секвенировали при помощи набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI PRISM 3730 (Applied Biosystems). Результаты анализа поступали в виде файлов в формате (*.abl). Полученные результаты последовательностей ДНК в прямом и обратном направлении расшифровывали и анализировали с использованием программы BioEdit 7.0.9. (<http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>) [Hall, 1999]. Все сиквенсы депонированы в международную базу генетических данных NCBI GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) с использованием стандартного протокола для оформления информации.

2.5 Филогенетические расчеты

Нуклеотидные последовательности, полученные в ходе исследования, и данные из баз NCBI GenBank и Bold Systems v4 объединялись и выравнивались с помощью алгоритма MUSCLE [Edgar, 2004], интегрированного в программу MEGA7 [Kumar et al., 2016].

Для осуществления филогенетического анализа полученные после обработки последовательности объединяли и конвертировали в nexus-формат на онлайн сервере FASTA sequence toolbox FaBox1.41 [Villesen, 2007]. Для определения оптимальных математических моделей эволюции генов использовали программу MEGA7 [Kumar et al., 2016] с последующим отбором моделей с

минимальным критерием Akaike. Для реконструкций применялся метод максимального правдоподобия (maximum-likelihood; ML). ML-анализ проведен с использованием сервера IQ-TREE (W-IQ-TREE) [Nguyen et al., 2015; Trifinopoulos et al., 2016; Chernomor et al., 2016] со встроенным расчетом подходящих эволюционных моделей для каждого молекулярного маркера и сверхбыстрым бутстреп-анализом (Ultra-fast bootstrap) [Hoang et al., 2017]. Значения статистической значимости узлов были рассчитаны с использованием сверхбыстрого бутстрэп-алгоритма, реализованного на веб-сервере IQ-TREE [Hoang et al., 2017]. Байесовский филогенетический анализ был выполнен в пакете программ MrBayes v. 3.2.6 [Ronquist et al., 2012] путем параллельных вычислений на кластере в суперкомпьютерном центре Сан-Диего через онлайн-портал CIPRES [Miller et al., 2010]. Сборка филогений проводилась через каждые 1000 поколений. После завершения МСМС-анализа (метод Монте-Карло с марковскими цепями) был проверен уровень конвергенции цепей и первые 15% циклов были исключены из анализа. Консенсусная филогения была рассчитана на основе оставшихся деревьев. Конвергенцию марковских цепей проверяли визуально на основе визуального анализа апостериорных оценок с помощью соответствующей программы (Tracer v. 1.7) [Rambaut et al., 2018]. Часть полученных филогенетических деревьев была визуализирована в программе FigTree v. 1.4.0. Медианные сети гаплотипов на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена COI были построены при помощи пакета программ для филогенетики Network v. 5.0.0.1 [Bandelt et al., 1999] с географической привязкой, что позволило определить области с максимальным генетическим разнообразием и выявить закономерности расселения отдельных линий.

Время дивергенции было оценено в пакете BEAST v. 1.10.4 с использованием алгоритма случайных локальных молекулярных часов с моделью константного слияния (Constant Coalescent) [Drummond, Rambaut, 2007; Drummond et al., 2012]. В качестве исходных данных мы использовали

редуцированный массив нуклеотидных последовательностей, содержащий до пяти гаплотипов *cytb* или *COI* на каждый таксон. В качестве наиболее подходящей эволюционной модели была выбрана HKY + G + I на основе информационного критерия Акайке в программе MEGA7 [Kumar et al., 2016]. Для датировки филогении рода *Lemmus* использовалась ранее опубликованная калибровка по датированной ископаемой находке [Abramson, Petrova, 2018] с некоторыми изменениями, а именно: стволовая линия клады *Lemmus*; оценка абсолютного возраста 2,6 млн лет; 95% верхняя граница 5,2 млн лет (в два раза больше возраста ископаемого); настройки BEAST: экспоненциальное распределение, среднее значение = 0,7, наиболее современный общий предок для *Lemmus lemmus chernovi* и *L. nigripes* (True, 1894). Кроме того, была использована следующая калибровка: *Lemmus* sp. «Якутская мумия»; оценка абсолютного возраста 0,04 млн лет (радиоуглеродное датирование); Верхний плейстоцен, Яно-Индибирская низменность, Якутия [Loratin et al., 2019]. Расчет анализа был проведен в трех повторностях, каждый с 50 миллионами поколений. Сборка деревьев проводилась каждые 1000 поколений. Расчеты были выполнены в Суперкомпьютерном центре Сан-Диего (США) через онлайн-портал CIPRES [Miller et al., 2010]. Первичные результаты анализа были проверены визуально с помощью Tracer v. 1.7 для оценки конвергенции марковских цепей и проверки эффективного размера выборки (ESS) [Rambaut et al., 2018]. Все значения ESS были >2000; апостериорные распределения были аналогичны начальным распределениям. Полученные филогении из трех независимых анализов были объединены с помощью LogCombiner v. 1.10.4 с использованием дополнительной пересборки на каждом 5000-м поколении [Drummond et al., 2012]. Первые 10% деревьев были исключены из анализа, поскольку начальные участки цепей не достигли конвергенции. Итоговая консенсусная филогения была рассчитана с помощью TreeAnnotator v. 1.10.4 [Drummond et al., 2012].

Для филогенетического анализа нами были получены 200 сиквенсов (Таблица 2.4) и один полный митохондриальный геном, а также использованы сиквенсы, опубликованные в ряде работ: Korn et al., [2013], Mantovani et al., [2009], Luchetti et al., [2019], Mathers et al., [2013], Gjershaug et al., [2013], Schmidt et al., [2015], Hebert et al., [2016], Stahlhut et al., [2013], Duennes et al., [2012], Lecocq et al., [2013], Palkopoulou et al., [2016], Brace et al., [2012], Fedorov, Goropashnaya, [1999, 2016], Conroy, Cook, [1999], Fedorov, [1999], Fedorov et al., [1999, 2003, 2020], Fedorov, Stenseth, [2001], Abramson et al., [2008, 2018], Lopatin et al., [2019], Stepan, Schenk, [2017], Abramson, Petrova, [2018], Wirta et al., [2015], Pedersen, [2003].

Таблица 2.4 – Количество сиквенсов полученных в этом исследовании. Первая цифра означает количество сиквенсов с Новой Земли, вторая с других островных и материковых территорий

Таксон	<i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>GHR</i>	<i>RAG1</i>	<i>16S</i>	<i>ITS1</i>	<i>EF-1a</i>
<i>Lepidurus</i>	4\13	-	-	-	-	-	-
<i>Bombus</i>	20\20	-	-	-	-	-	3\4
<i>Udea</i>	2\-	-	-	-	-	-	-
Geometridae	10\0	-	-	-	-	-	-
Sphaeriidae	-	-	-	-	11\14	6\-	-
<i>Salvelinus</i>	24\36	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i>	-	3\-	-	-	-	-	-
<i>Lemmus</i>	3\4	4\8	3\4	3\4	-	-	-

Глава 3. ФАУНА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

3.1 Класс малощетинковые черви – *Oligochaeta*

Класс малощетинковых червей на архипелаге представлен одним видом – *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) [Макарова, Колесникова, 2019]. Вид заселяет Южный остров. Нами вид был собран в районе полярной станции Малые Кармакулы (2015 г.) и в окрестностях губы Безымянной (2017 г.).

3.2 Класс жаброногие – *Branchiopoda*

Класс жаброногих в фауне архипелага представлен 3 отрядами: жаброноги (*Anostraca*), щитни (*Notostraca*) и ветвистоусые (*Cladocera*). Наиболее богат видами отряд ветвистоусых ракообразных и насчитывает 11 видов, принадлежащих к 9 родам. Фауна жаброногов насчитывает 4 вида, принадлежащих к 4 родам. Фауна щитней представлена 2 видами. По литературным данным, в фауну архипелага входит *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776) [Вехов, 1997, 1998; Vekhoff, 1997], однако молекулярно-генетические анализы собранных образцов показывают, что данный вид является сборным и состоит как минимум из двух видов с дистанцией между кладами по гену *COI* 5,7–8,2% (Рисунок 3.1). На основе данных молекулярно-генетического анализа по двум генам мы восстанавливаем *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 и считаем его валидным таксоном. *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776) был описан с реки Кара Югорского полуострова и обитает от Скандинавии до Якутии (включая остров Вайгач и Новую Землю). Близкий к нему вид *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 обитает на архипелаге Шпицберген, Исландии, Новой Земле, Гыданском

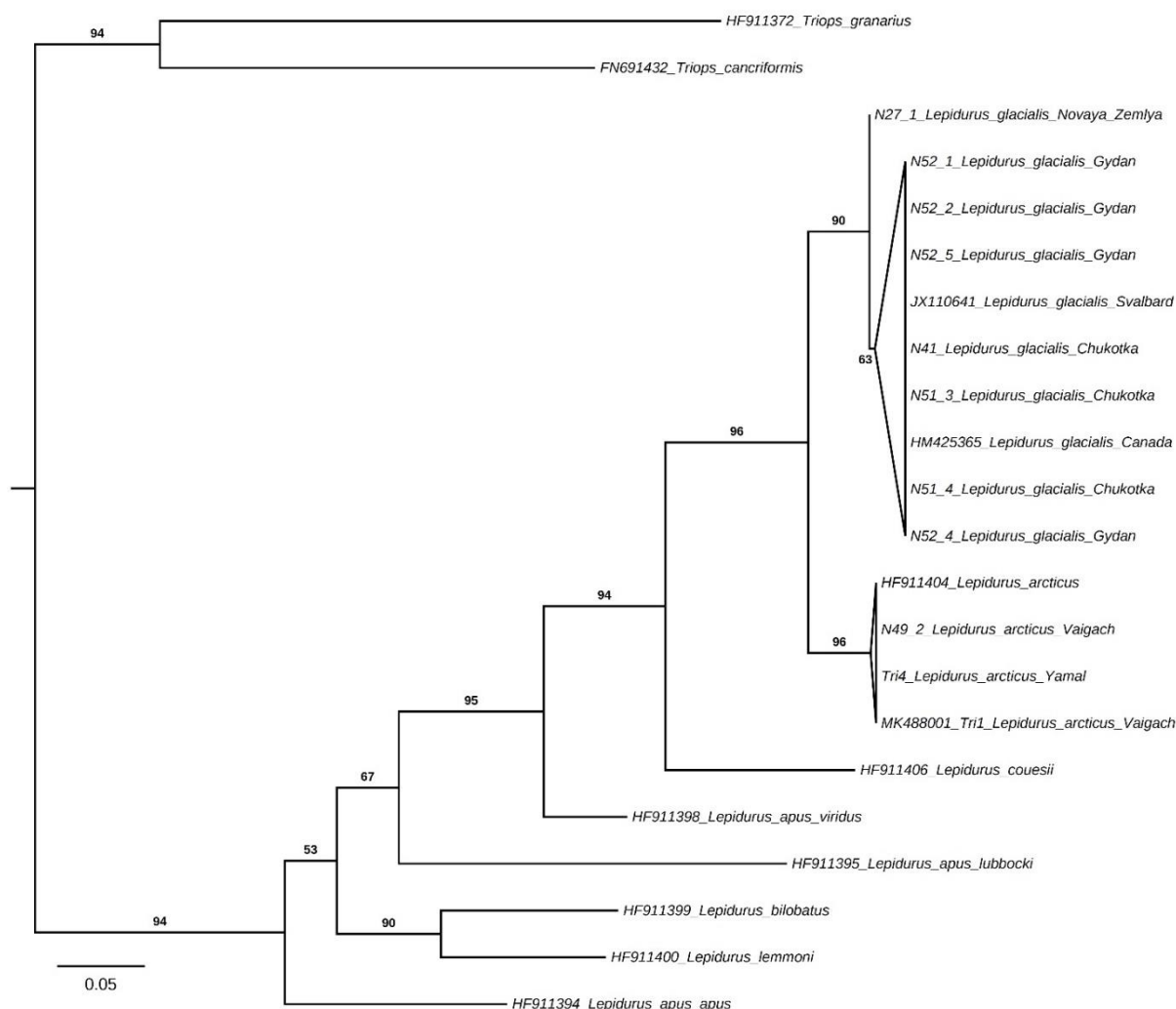


Рисунок 3.1 – Филогенетическая дендрограмма, построенная по гену *COI* и отражающая систематический статус *Lepidurus glacialis* Packard, 1883

полуострове, Таймыре, Чукотке и Канаде. Наличие *L. arcticus*, как и *L. glacialis* Packard, 1883, на Новой Земле подтверждены молекулярно-генетическими методами. Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Lepidurus*, использованных в исследовании, представлен в Таблице В.1 Приложения. Следует отметить, что фауна Branchiopoda Новой Земли более разнообразна, чем фауна острова Вайгач, занимающего более южное положение. Так, на последнем насчитывается 13 видов против 19 обитающих на Новой Земле [Bespalaya et al., 2021].

Полный список видов жаброногих представлен в Приложении Б.

3.3 Класс максиллоподы – Maxillopoda

Класс максиллоподы в фауне Новой Земли представлен 25 видами, принадлежащими к трем отрядам: Calanoidea, Cyclopoida и Harpacticoida. Самое высокое разнообразие наблюдается в отряде Cyclopoida, он представлен 10 видами. Вслед за ним идут Harpacticoida – 8 видов и Calanoidea – 7 видов [Bespalaya et al., 2021]. Список видов жаброногих представлен в Приложении Б.

3.4 Класс остракоды – Ostracoda

В фауне архипелага Новая Земля остракоды представлены 4 семействами, включающими 22 вида. Самое высокое разнообразие наблюдается в семействе Cyprididae – 9 видов. Вслед за ним идут Candonidae – 7 видов и Limnocytheridae – 4 вида. Самое низкое разнообразие наблюдается в семействе Cyprididae – 2 вида [Bespalaya et al., 2021]. *Leucocythere mirabilis* Kaufmann, 1892 приведена для фауны архипелага впервые [Bespalaya et al., 2021]. Список видов остракод представлен в Приложении Б.

3.5 Класс высшие раки – Malacostraca

До настоящего времени данных об обитании на Новой Земле высших раков не было. Однако во время нашей экспедиции 2015 года в окрестностях полярной станции Малые Кармакулы, в озерах Святое и Круглое, нами был обнаружен первый представитель высших раков на архипелаге – *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) [Bespalaya et al., 2021]. Список видов Malacostraca представлен в Приложении Б.

3.6 Класс паукообразные – Arachnida (без Acari)

Изучение фауны Araneae Новой Земли началось с конца 19 века [Ehlers, 1873; Neuglin, 1874; Koch, 1879]. На сегодняшний день фауна насчитывает 21

вид пауков, принадлежащих к 2 семействам (Приложение Б): Linyphiidae (20 видов) и Theridiidae (1 вид) [Tanasevitch, 2017]. Фауна острова Вайгач насчитывает 20 видов [Tanasevitch, 2017].

3.7 Класс насекомые (без двукрылых, вшей и пухоедов) – Insecta

Класс Insecta представлен в фауне Новой Земли 10 отрядами: Ephemeroptera, Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera, Phthiraptera, Plecoptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera и Diptera.

Последние сведения о фауне веснянок датируются 1923 годом, тогда К. Л. Мортеном были приведены для фауны архипелага 3 вида [Morten, 1923]. Среди водных насекомых Plecoptera – самый богато представленный отряд, фауна ручейников и поденок Новой Земли насчитывает по одному виду [Ulmer, 1925].

Жесткокрылые представлены семью семействами: Dytiscidae, Cucujidae, Tenebrionidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Carabidae и Staphylinidae [Якобсон, 1898; Coulson et al., 2014]. Самые многочисленные семейства – Carabidae и Staphylinidae, однако последнее нуждается в современной ревизии и здесь рассматриваться не будет. Семейство Dytiscidae представлено 2 видами: *Hydroporus acutangulus* Thomson, 1856 [Poppius, 1910] и *Agabus moestus* (Curtis, 1835) [Якобсон, 1898]. Последнего Якобсон приводит как *Agabus nigripalis* J.Sahlberg, 1880 [Якобсон, 1898]. Семейства Cucujidae и Tenebrionidae представлены искусственно завезенными видами (*Pediacus fuscus* и *Upis ceramboides*), и в настоящее время, вероятно, отсутствуют в фауне архипелага [Якобсон, 1898]. Фауна листоедов включает в себя 2 вида: *Hydrothassa hannoverana* (Fabricius, 1775) и *Chrysolina septentrionalis* (Menetries, 1851) [Якобсон, 1898]. Для последнего вида Новая Земля является типовым местообитанием.

Литературные данные указывают на то, что распространение жуужелиц на Север ограничено арктическими тундрами [Böcher, 1988; Chernov, Makarova,

2008]. Последним форпостом в продвижении Carabidae на Европейский Север можно считать Южный остров архипелага Новая Земля. Однако последние данные по фауне жувелиц данной территории датируются 1898 годом [Якобсон, 1898] и указывают на обитание здесь 4-х видов жувелиц: *Curtonotus alpinus* (Paykull, 1790), *Pterostichus ventricosus* (Eschscholtz, 1823), *P. brevicornis* (Kirby, 1837) и *P. haematorpus* (Dejean, 1831). В ходе наших работ впервые для фауны Carabidae острова обнаружены 5 видов: *Nebria nivalis* Paykull, 1798, *Nebria rufescens* (Strom, 1768), *Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Pterostichus (Cryobius) sp.* и *Bembidion hasti* Sahlberg, 1827. Таким образом, на сегодняшний день видовой список жувелиц архипелага Новая Земля насчитывает 9 видов.

Фауна блох Новой Земли представлена лишь одним видом *Mioctenopsylla arctica* Rothschild, 1922 [Coulson et al., 2014].

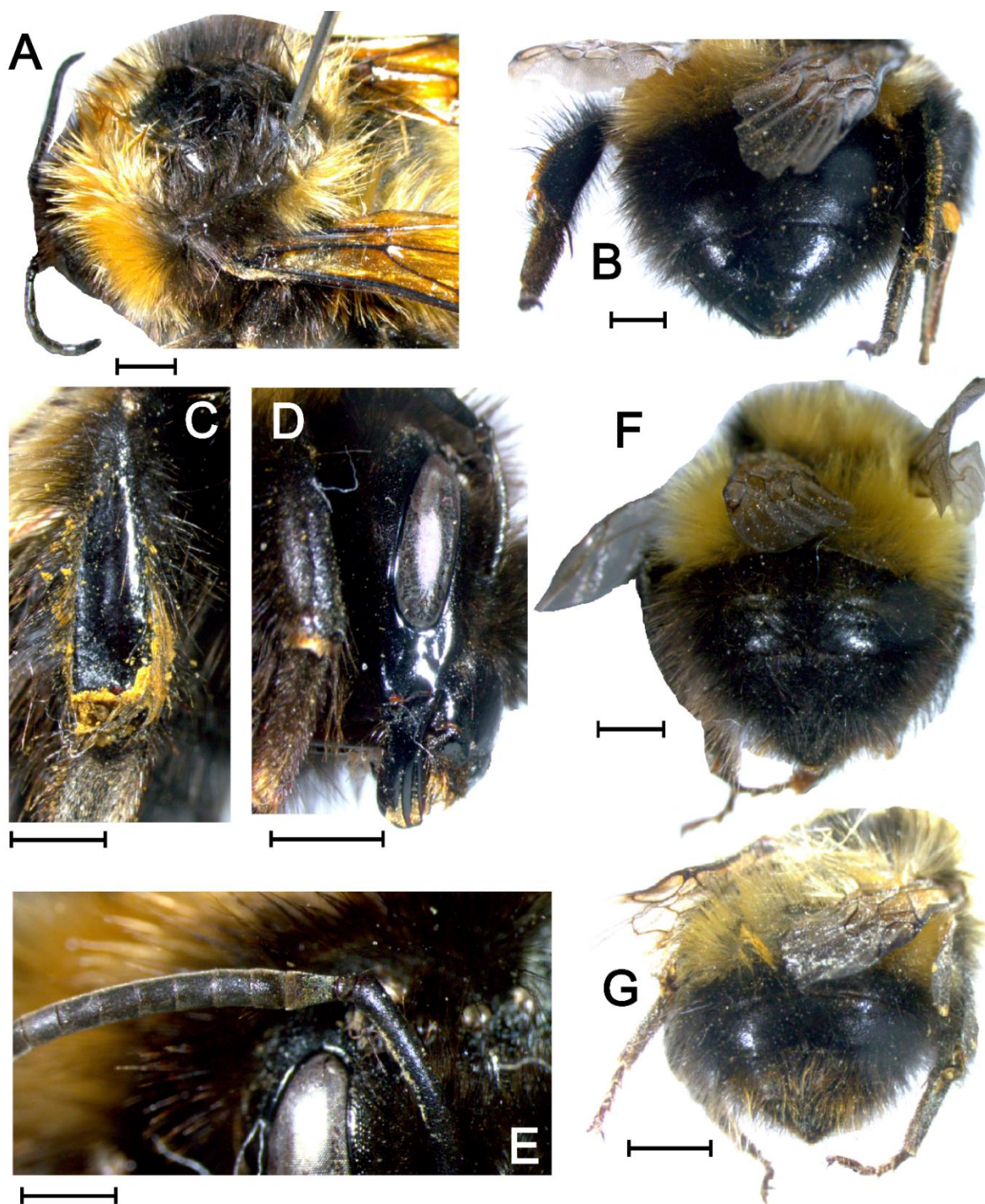
Фауна перепончатокрылых архипелага представлена 4 семействами: Tenthredinidae, Braconidae, Ichneumonidae и Apidae, однако хорошо изучена фауна только семейства пчелиных и включает в себя единственный род *Bombus*. Tenthredinidae и Ichneumonidae известны из работ Г. Г. Якобсона [1898], Braconidae приводит Коулсон [Coulson et al., 2014] со ссылками на старые работы, однако подобная информация значительно устарела и нуждается в значительном пересмотре. Род *Bombus* обитает на архипелаге до 74° с.ш. [Potapov et al., 2019; Приложение Б, Рисунок Г.1 Приложения] и насчитывает 3 вида: *Bombus hyperboreus* Schönherr, 1809, *B. pyrrhopygus* Friese, 1902 и *B. glacialis* Friese, 1902 [Potapov et al., 2019]. *B. pyrrhopygus* был описан с Южного острова Новой Земли, из Малых Кармакул. Во время экспедиции 2015 года нам удалось собрать топотипы *B. pyrrhopygus* (Рисунок 3.2). На Рисунке Г.2 Приложения проиллюстрирована морфология *B. hyperboreus*. Также на архипелаге была обнаружена медоносная пчела – *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, однако этот вид следует считать случайным мигрантом [Coulson et al., 2014;

Polaszek, 2015]. В целом, фауна перепончатокрылых насчитывает около 40 видов [Coulson et al., 2014].

Коулсон в своей работе отмечает, что фауна полужесткокрылых Новой Земли представлена только 1 видом тлей [Coulson et al., 2014], однако в этой публикации не учтена работа В. Л. Бианки [Bianchi, 1897], в которой приводится *Calacanthia trybomi* (J. Sahlberg, 1878) с Южного острова Новой Земли. Еще один вид клопов отметила в своей работе А. Н. Зиновьева [2020] – *Chiloxanthus stellatus* (Curtis, 1835). Нами в 2015 году также была собрана выборка более 100 экземпляров последнего вида.

Чешуекрылые архипелага представлены 36 видами, принадлежащими к 10 семействам. Однако только 8 из них были собраны с Северного острова, в основном вблизи пролива Маточкин Шар [Kullberg et al., 2018; Spitsyn et al., 2021d; наши неопубликованные данные]. Тринадцать видов приведены нами для Новой Земли впервые: *Plutella polaris* Stainton & Zeller in Stainton, 1880, *Argyroploce noricana* (Herrich-Schäffer, 1851), *Epinotia tedella* (Clerck, 1759), *Bryotropha galbanella* (Zeller, 1839), *Chionodes nubilella* (Zetterstedt, 1839), *Platyptilia calodactyla* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Udea* cf. *cacuminicola* Munroe, 1966 (Рисунок 3.3 А), *Udea alaskalis* (Gibson, 1920), *Nymphalis xanthomelas* (Esper, [1781]), *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860 (Рисунок 3.3 В), *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870) (Рисунок 3.3 С), *Entephria byssate* (Aurivillius, 1891) (Рисунок 3.3 D), *Arctia tundrana* (Tshistjakov, 1990) [Kullberg et al., 2018; наши неопубликованные данные]. Также нами был подтвержден статус *Argyroploce aquilonana* Karvonen, 1932. Четыре вида, ранее ошибочно включенные в фауну Новой Земли, были нами исключены из фауны архипелага: *Sterrhopterix fusca* (Haworth, 1809), *S. standfussi* (Wocke, 1851), *Phiaris glaciana* (Möschler, 1860) [Kullberg et al., 2018].

Самое высокое разнообразие представлено в семействе Noctuidae, которое насчитывает 8 видов, далее идут Nymphalidae (7 видов, включая мигрантов), Geometridae (5 видов) и Tortricidae (5 видов). Остальные семейства



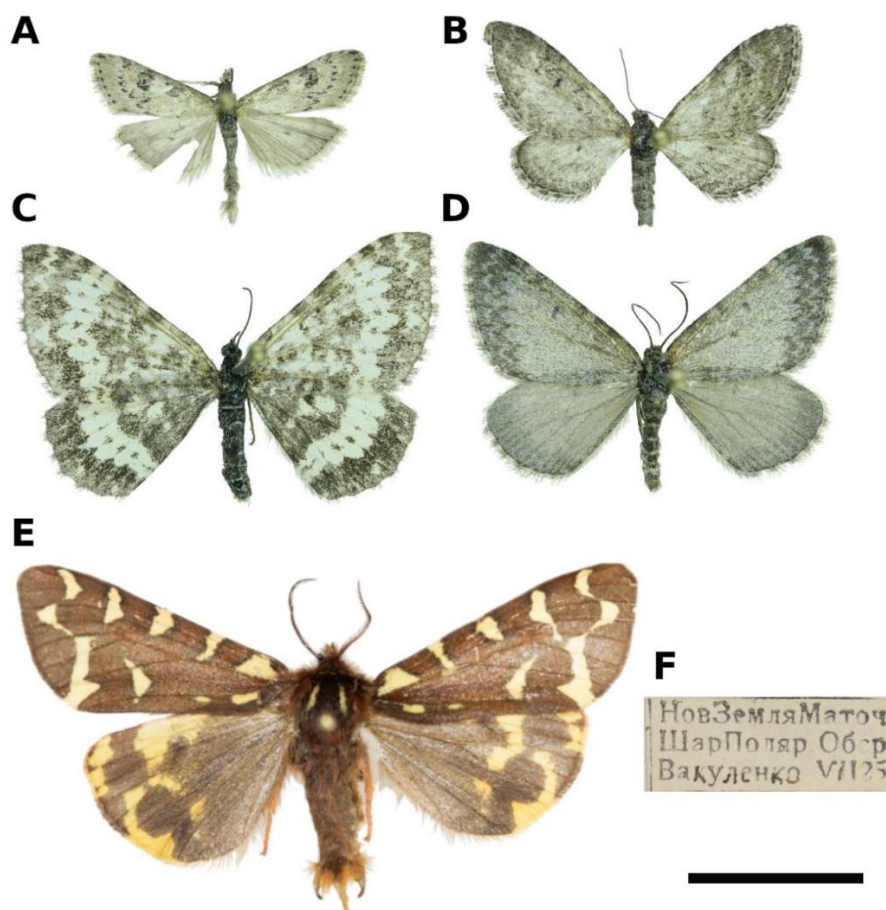
А – спинка (топотип РМЦБ ВМВ90, самка); В – брюшко (топотип РМБЦ ВМВ90, самка); С – задняя голень (топотип РМБЦ ВМВ90, самка); D – поверхность щек (топотип РМБЦ ВМВ90, самка); Е – усик (топотип РМБЦ ВМВ90, самка); F – брюшко (РМБЦ ВМВ88, рабочая особь); G – брюшко (РМБЦ ВМВ86, рабочая особь) (фото Г. С. Потапова)

Рисунок 3.2 – Морфология топотипов *Vombus pyrrhorugus*, Малые Кармакулы, Южный остров, Новая Земля

насчитывают от 1 до 3 видов. Примечательна находка *Plutella polaris* на Новой Земле: этот вид был недавно вновь обнаружен на Шпицбергене, где типовая серия была собрана в 1873 году [Kullberg et al., 2018].

В статье Я. Кульберга с соавторами [Kullberg et al., 2018] *Arctia lapponica* (Thunberg, 1791) была ошибочно исключена из списка фауны, однако 2 экземпляра *A. lapponica*, собранных в районе пролива Маточкин Шар в начале прошлого века, хранятся в коллекции Зоологического института Российской академии наук (г. Санкт-Петербург) (Рисунок 3.3 E–F).

Список видов насекомых архипелага представлен в Приложении Б.



A – *Udea* cf. *cacuminicola* Munroe, 1966, B – *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860, C – *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870), D – *Entephria byssate* (Aurivillius, 1891), E–F – *Arctia lapponica* (Thunberg, 1791). Масштабная линейка = 10 мм (фото В. М. Спицына, Н. А. Зубрий)

Рисунок 3.3 – Чешуекрылые архипелага Новая Земля

3.8 Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia*

До настоящего времени, с архипелага был известен единственный вид пресноводных моллюсков *Odhneripisidium conventus* (Clessin, 1877) [Odhner, 1923; Сидоров, 1925]. Однако в ходе полевых исследований нами были выявлены еще 2 вида: *Euglesa waldeni* (Kuiper, 1975) и *E. globularis* (Clessin in Westerlund, 1873) [Bespalaya et al., 2017; Соколова и др., 2019]. В целом, фауна моллюсков архипелага чрезвычайно бедна, к примеру, фауна острова Вайгач составляет уже 11 видов, в том числе 5 видов брюхоногих моллюсков (Gastropoda) [Bespalaya et al., 2021; Соколова и др., 2019].

3.9 Класс лучеперые рыбы – *Actinopterygii*

Пресноводная ихтиофауна (включая проходные виды) представлена 3 видами рыб: арктическим гольцом (*Salvelinus alpinus*) (Рисунок 3.4 А), горбушей (*Oncorhynchus gorbuscha*) (Рисунок 3.4 В) и трехиглой колюшкой (*Gasterosteus aculeatus*). Арктический голец – основной обитатель пресноводных водоемов Южного острова Новой Земли. Обитает в виде проходной и оседлой формы. Предположительно обитает в большинстве крупных непромерзающих озер и заходит на нерест в большинство рек Южного острова. Во время наших работ вид отмечался в озерах Круглое, Святое, Горное, Невзоровское, Северное, Верхнее и реках Домашняя и Безымянная. Молодь гольца встречается в мелких ручьях, куда, вероятно, вытесняется под прессом хищничества крупных рыб.

Горбуша заходит на нерест в реки Южного острова с 1989 года, когда впервые была поймана в устье рек Савиной и Лиственничной (Карское побережье) [Калужный и др., 1990]. Нами вид был отмечен в начале августа 2015 года в губе Домашней (западное побережье). По данным метеорологов, этот интродуцированный вид стабильно попадает в уловах. Это дает нам право предполагать, что икра и мальки горбуши выживают в реках архипелага,

тогда как предыдущие авторы считали это невозможным [Калюжный и др., 1990].

Трехиглая колюшка недавно была отмечена в пресных водоемах в окрестностях губы Абросимова (Карское побережье) [Bolshakova, Bolshakov, 2018]. Вид был встречен в мелких промерзающих водоемах, что позволяет нам предположить, что оседлых популяций в пресных водах вид не образует.

Вероятно, в ихтиофауне острова присутствует еще один вид, существование которого ставится под сомнение – это пресноводная форма трески (*Gadus morhua*). Вид был встречен в безымянном озере на юго-восточной оконечности Новой Земли зимой 1939–1940 годов [Харди и др., 2008]. Озеро было отделено от моря узкой галечной грядой, что указывает на то, что треска оказалась изолирована случайно. Подобные случаи встречаются и на других арктических территориях [Харди и др., 2008], однако, как считает Д. С. Харди и др., [2008], эта популяция должна была вымереть.

Летом 2015 года от метеорологов полярной станции Малые Кармакулы была получена информация о треске из озера Горное. Со слов метеорологов, две особи пресноводной трески были добыты в конце зимы в озере Горное (72°21'32" с.ш., 52°49'35" в.д.). Следует отметить, что озеро находится в значительном удалении от моря и располагается в горах значительно выше уровня моря. Этот уникальный случай не имеет аналогов, однако данная информация требует подтверждения, поскольку выловленные рыбы не сохранились.

В целом, ихтиофауна архипелага изучена недостаточно, имеется лишь несколько работ, посвященных фауне пресноводных рыб, и еще меньше работ, рассматривающих вопросы их экологии в водоемах Новой Земли [Тарасов и др., 1995; Бурмагин и др., 2020].



А – арктический голец (*Salvelinus alpinus*), пойман в озере Северное (72°55'12" с.ш., 53°47'05" в.д.), июль 2017 г.; В – горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*), поймана в губе Домашняя (72°20'18" с.ш., 52°48'05" в.д.), август 2015 г. (фото В. М. Спицына)

Рисунок 3.4 – Представители ихтиофауны архипелага Новая Земля

3.10 Класс птицы – Aves

После всплеска исследований орнитофауны Новой Земли в конце 20 века [Калякин, 1993; Покровская, Тертицкий, 1993; Strøm et al., 1994; Успенский, 1998], вот уже около 25 лет нет современной информации о численности новоземельских птиц. Большинство последних публикаций по Новой Земле не содержат современных данных и в основном приводят данные конца прошлого века [Anker-Nilssen et al., 2000; Тихонов, 2009; Тертицкий, Покровская, 2011]. Современные данные есть лишь в нескольких публикациях последнего

десятилетия. По орнитофауне южного острова есть информация по окрестностям Малых Кармакул [Спицын, 2015; Спицын и др., 2016; Spitsyn et al., 2017] и островам Петуховского архипелага [Мискевич и др., 2011]. По Северному острову есть лишь данные по территориям, входящим в Национальный парк «Русская Арктика» [Гаврило, 2015; Розенфельд, Спицын, 2017].

Орнитофауна Новой Земли насчитывает 111 видов, относящихся к 28 семействам, принадлежащим 13 отрядам, включая залетных и гнездившихся в 19 веке [Spitsyn et al., 2020; Приложение Б, Д, Е]. Тем не менее только 46 видов размножаются на архипелаге. Двадцать пять видов являются постоянными посетителями архипелага, но не размножаются там или их гнездование не подтверждено, 39 видов залетных и 1 вид (*Aquila chrysaetos*) обитал на архипелаге в 19 веке. Во время наших исследований в 2015 и 2017 годах было зарегистрировано 48 видов, из которых 22 размножались (Таблица Д.1 Приложения). Здесь мы рассматривали виды как размножающиеся, если их гнездование было подтверждено во время наших исследований или в конце 20 века. Тем не менее общая картина не полностью отражена, потому что некоторые виды могут гнездиться нерегулярно или нерегулярно посещать архипелаг.

Самый многочисленный отряд в фауне Новой Земли – ржанкообразные (Charadriiformes) – насчитывает 43 вида: 22 вида куликов, 4 вида поморников, 11 видов чаек и крачек и 6 видов морских птиц. Среди куликов во время орнитологических исследований 2015–2017 годов нами было встречено 9 видов. Наиболее массовыми были галстучники (*Charadrius hiaticula*) и камнешарки (*Arenaria interpres*). Вдоль морских побережий, вплоть до мыса Желания, часто встречаются морские песочники (*Calidris maritima*). Нередко встречался во всех точках работ на Южном острове кулик-воробей (*Calidris minuta*). Остальные виды не образуют столь высокой плотности. Единственная самка хрустана (*Eudromias morinellus*) с птенцом была встречена в долине реки

Безымянной. С 2020 года хрустан внесен в Красную Книгу Российской Федерации. Золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria*), чей статус на архипелаге по-прежнему остается невыясненным, была встречена нами в окрестностях Белушьей губы. Плосконосые (*Phalaropus fulicarius*) и круглоносые (*Phalaropus lobatus*) плавунчики встречались в окрестностях Белушьей губы, а одиночная самка последнего была встречена в окрестностях Малых Кармакул. Чернозобики (*Calidris alpina*) регулярно встречались только в окрестностях Белушьей губы, севернее (Малые Кармакулы, губа Безымянная) встречались лишь одиночные особи. Остальные гнездящиеся виды (*Calidris temminckii*, *C. alba*), а также виды, для которых Новая Земля является негнездовой частью ареала (*Pluvialis squatarola*, *Philomachus pugnax*, *Calidris ferruginea*), нами встречены не были. Все 4 вида поморников регистрировались нами в 2015–2017 годах. Большой поморник (*Stercorarius skua*) был встречен на Оранских островах и в трех основных точках работ на Южном острове. Средние и длиннохвостые поморники (*S. pomarinus*, *S. longicaudus*) местами массово встречались на Южном острове и единично в акватории Северного острова. Короткохвостый поморник (*S. parasiticus*) был отмечен на полярной станции Малые Кармакулы и в губе Безымянной. Среди морских птиц самой массовой является толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), также часто встречаются чистики (*Cephus grylle*). Опасения вызывают популяции гагарки (*Alca torda*) и тонкоклювой кайры (*Uria aalge*), во время обследования птичьих базаров в 2015–2017 годах не было отмечено ни одной особи.

Второе место по количеству видов занимают гусеобразные. Отряд насчитывает 25 видов, из которых 8 видов гнездятся, 7 являются залетными. Представители этого отряда, белощекая казарка (*Branta leucopsis*) и тундровый гуменник (*Anser fabalis rossicus*), благодаря своей массовости, являются основными фитофагами тундры. Обыкновенная гага также входит в список самых типичных обитателей Новой Земли. Вид встречается повсеместно: вдоль всего побережья архипелага, и гнездится вплоть до Оранских островов

[Розенфельд, Спицын, 2017]. Для многих видов, чей гнездовой ареал заканчивается на севере лесной зоны, Новая Земля является важным местом линьки не размножающихся особей. Так, сюда откочевывают не размножающиеся большие (*Mergus merganser*) и средние крохали (*M. serrator*), лесные гуменники (*Anser fabalis fabalis*) (Рисунок 3.5) и другие виды.



Новая Земля, река Безымянная (фото В. М. Спицына)

Рисунок 3.5 – Лесной гуменник (*Anser fabalis fabalis*) в стае линных тундровых гуменников (*Anser fabalis rossicus*)

Примечателен залет на мыс Желания лебедя-шипунa (*Cygnus olor*), чей гнездовой ареал находится на несколько тысяч километров южнее, тем не менее вид в настоящее время стремительно расширяет свой ареал и систематически регистрируется в северных районах [Андреев, Спицын, 2015; Коузов, 2016; Бузун, Храбрый, 2017; Спицын и др., 2018; Жукова, 2018]. На сегодняшний день это самая северная находка вида.

Третий по видовому богатству отряд – воробьинообразные (22 вида), однако большая часть видов являются залетными (13 видов) и только 6 видов гнездится на архипелаге. Два самых обычных вида для архипелага – это пуночка (*Plectrophenax nivalis*) и рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris*). Несколько реже встречаются лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*) и белая трясогузка (*Motacilla alba*). Белая трясогузка – единственный представитель насекомоядных птиц на Новой Земле.

Основные виды хищных птиц – это белая сова (*Bubo scandiaca*) и мохноногий канюк (*Buteo lagopus*). Как известно, мохноногий канюк специализируется на добыче грызунов, однако при недостатке корма он может практически полностью переходить на питание птицами [Куликова, Покровский, 2016; наши неопубликованные данные]. Но в отличие от предыдущих наблюдений, когда птицы питались гусятами и птенцами куропаток [Куликова, Покровский, 2016], нами был отмечен случай выкармливания птенцов слетками пуночек.

Помимо зимняка, фауна ястребообразных содержит еще 3 вида, один из которых залетный (*Accipiter gentilis*), второй вид обитал на архипелаге в 19 веке (*Aquila chrysaetos*) и третий вид – белохвостый орлан (*Haliaeetus albicilla*), гнездовой статус которого до сих пор не установлен. Соколообразные представлены 3 видами, из которых только для сокола-сапсана (*Falco peregrinus*) зафиксировано гнездование. Все представители этого отряда очень редко встречаются на архипелаге.

Курообразные представлены двумя видами: белой (*Lagopus lagopus*) и тундряной куропаткой (*L. muta*).

Четыре отряда представлены исключительно залетными видами. Это олушеобразные (*Morus bassanus* и *Phalacrocorax carbo*), журавлеобразные (*Grus grus*), стрижеобразные (*Apus apus*) и ракшеобразные (*Coracias garrulus*).

Во время наших исследований впервые были отмечены следующие виды и подвиды: *Anser fabalis fabalis* (Latham, 1787) (Рисунок 3.5), *Cygnus olor*

(Gmelin, 1789), *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758), *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (ранее в публикациях под *L. argentatus* понимали *L. heuglini*).

3.11 Млекопитающие

Фауна млекопитающих Новой Земли в настоящее время насчитывает 10 видов (19 видов с китообразными, отмеченными в акватории), однако в прошлом она была представлена 16 видами (с китообразными 25 видов) (Приложение Б) [Калякин, 1993; Wilson, Mittermeier, 2014; Spitsyn et al., 2020]. Отряд грызуны (Rodentia) представлен лишь 2 видами, норвежским (*Lemmus lemmus*) и копытным (*Dicrostonyx torquatus*) леммингами [Spitsyn et al., 2021 b, c]. На близлежащих территориях, на Югорском полуострове и острове Вайгач, отряд представлен значительно богаче: 4–6 видами [Калякин, 1993]. Парнокопытные (Artiodactyla) архипелага представлены одним видом – северный олень (*Rangifer tarandus*). Отряд хищные (Carnivora) – самый многочисленный на Новой Земле и насчитывает 6 видов. Он представлен белым медведем (*Ursus maritimus*) (Рисунок 3.7 А), песцом (*Vulpes lagopus*) (Рисунок 3.7 В), одичалыми домашними собаками (*Canis familiaris*)¹, атлантическим моржом (*Odobenus rosmarus rosmarus*) (Рисунок 3.7 С), морским зайцем (*Erignathus barbatus*) и кольчатой нерпой (*Phoca hispida*).

Долгое время предполагалось наличие в фауне архипелага зайца-беляка (*Lepus timidus*). Однако задокументированных свидетельств встреч зайца-беляка на архипелаге до настоящего времени не было. В 2017 году нами в окрестностях губы Безымянная были найдены обломки нижней челюсти, что подтверждает присутствие вида на архипелаге (Рисунок 3.6) [Spitsyn, Volotov, 2020]. Тем не менее статус вида остается неясен. Вполне вероятно, что вид периодически посещает архипелаг, не образуя жизнеспособных популяций.

¹ Согласно последнему перечню видов млекопитающих домашняя собака и волк относятся к разным видам, а не к подвидам как считалось ранее (Burgin et al., 2020).

Помимо зайца-беляка, мы впервые вносим в список видов архипелага одичавших домашних собак, следы которых неоднократно отмечались в районе полярной станции «Малые Кармакулы».



Рисунок 3.6 – Обломки нижней челюсти зайца-беляка, найденные в окрестностях губы Безымянная (фото В. М. Спицына)

Во время полевых работ следы пребывания леммингов встречались во всех точках работ: от Белушьей губы (Южный остров) до мыса Желания, однако живых зверьков мы встретили лишь в двух точках. В окрестностях Малых Кармакул встречались как норвежские, так и копытные лемминги. Последние были приурочены к сухим каменистым тундрам, в то время как норвежские обитали в более влажных низинных тундрах с более высокой биомассой. Норвежские лемминги были достаточно многочисленны. В 2017 году в районе губы Безымянной был резкий спад численности леммингов, нами был встречен только один экземпляр копытного лемминга.

Песцы были встречены в окрестностях Малых Кармакул, озера Невзоровское и губы Безымянной. В окрестностях Малых Кармакул было обнаружено жилое логово со щенками. Несмотря на распространенное мнение, что основным кормом песца являются лемминги, все наблюдаемые нами охоты песца производились на линных гурменников (2 успешные). Во всех случаях

песец дожидался выхода птиц из воды на кормежку в тундру, где их успешно душил.

Белые медведи были встречены нами в Малых Кармакулах и Русской гавани. Дохлый медвежонок был найден на Оранских островах. Олени массово встречались в окрестностях губы Безымянной, и на вертолетном учете от северного побережья залива Мюллера до губы Безымянной. Две особи северного оленя были встречены в районе озера Невзоровское (12 км от полярной станции Малые Кармакулы). Моржи отмечались нами в 2015 году в окрестностях мыса Желания (11 особей), на Оранских островах (161 особь) и на острове Богатый (12 особей).

Из китообразных в акватории Новой Земли встречаются 9 видов, принадлежащих 5 семействам [Wilson, Mittermeier, 2014; Приложение Б].



А – белый медведь (*Ursus maritimus*) в окрестностях полярной станции «Малые Кармакулы»; В – песец (*Vulpes lagopus*) в долине реки Безымянной; С – атлантический морж (*Odobenus r. rosmarus*), Оранские острова (фото В. М. Спицына)

Рисунок 3.7 – Представители отряда хищные (Carnivora) архипелага Новая Земля

Глава 4. РЕВИЗИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА НЕКОТОРЫХ НОВОЗЕМЕЛЬСКИХ ЭНДЕМИКОВ

4.1. *Bombus (Pyrobombus) glacialis* Friese, 1902

Различные морфы и вариации *Bombus (Pyrobombus) lapponicus* (Fabricius, 1793) были выявлены многими авторами [Friese, 1902; Sparre-Schneider, 1909; Скориков, 1912; Skorikov, 1937; Pittioni, 1942, 1943]. Тем не менее одна из форм *B. lapponicus*, которая описана с Новой Земли, оставалась неполно исследованной [Svensson, 1979; Rasmont, Iserbyt, 2016], главным образом, вследствие труднодоступности арктических территорий России.

Эту форму относят к подвиду *B. lapponicus glacialis* Friese, 1902 или даже отдельному виду *B. glacialis*, который изолирован на арктических островах, а именно на Новой Земле, Колгуеве и Врангеле [Friese, 1902, 1905; Sparre-Schneider, 1909; Skorikov, 1937; Pittioni, 1942, 1943; Панфилов, 1978; Купянская, 1995; Rasmont, Iserbyt, 2016]. Известно, что он не найден на материке. До настоящего времени таксономический статус этой формы был неизвестен.

Однако проведенные нами молекулярно-генетические исследования дают возможность выделить *Bombus glacialis* в самостоятельный вид (Рисунок 4.4, 4.5; Приложение Ж).

***Bombus glacialis* Friese, 1902** (Рисунок 4.1, 4.2, 4.3; Рисунки Ж1–Ж.2 Приложения)

Bombus lapponicus subsp. *glacialis* Friese, 1902: 495 [introduced as Sparre-Schneider's manuscript name]; Friese, [1905]: 515.

Bombus lapponicus sensu Friese, 1923 non Fabricius, 1793. – Friese, [1923]: 4.

Bombus lapponicus var. *errans* Friese, 1923: 4.

Bombus lapponicus var. *errans* var. *aberrans* Friese, 1923: 4 [intraspecific name (Art. 45.6.1 of ICZN), unavailable (Art. 45.5 of ICZN)].

Pratibombus glacialis Sparre-Schneider, 1902. – Skorikov, [1937]: 60.

Bombus glacialis Sparre-Schneider, 1902. – Panfilov, [1978]: 512.

Bombus glacialis Friese, 1902. – Rasmont, Iserbyt, [2016]; Rasmont et al., [2015]: 172; Potapov et al., [2018]: 635.

Морфология.

Исследование морфологических признаков *B. glacialis* основано на типовом экземпляре (самка), находящимся в Музее Тромсе, в коллекциях Шпарре-Шнайдера. Этот экземпляр расположен в ящике типовых коллекций насекомых, но без типовой этикетки. Он обозначен как “Nova Semlja. v. *glacialis* Sp. Schn.” Общий вид типового экземпляра представлен на Рисунке 4.1.

Переописание *B. glacialis*.

Самка (музейный № TSZX 7288) (Рисунок 4.2).

Поверхность щек блестящая. Их нижняя часть с крупной пунктировкой, дорсальнее этой поверхности мелкая пунктировка с мелкими бороздами, поверхность выше мандибулярного мышцелка с мелкой пунктировкой. Верхняя часть щек с небольшим количеством мелкой пунктировки.

Базальная поверхность мандибул блестящая со слабо развитой шагреневостью, базальный киль блестящий, мелкая пунктировка редка в середине, крупная пунктировка рассеяна.

Лабральная борозда широкая, туберкулы пунктированы во внутреннем углу, на латеральной части с редкой пунктировкой, ламелла полукруглая.

Клипеус сбоку слабо выпуклый. Спереди поверхность клипеуса блестящая. Центральная часть его с крупной и мелкой пунктировкой. В нижней части пунктировка становится сбоку постепенно более густой.

Супра-орбитальная линия касается теменных глазков сзади.

Поверхность вокруг теменных глазков и верхней части глаз. Поверхность соседняя к теменным глазкам блестящая и не пунктированная, ближе к глазам с

редкой пунктировкой. Пунктировка поверхности ниже оцеллярно-орбитального поля более густая и ближе к глазам намного гуще. Пунктировка поверхности выше оцеллярно-орбитального поля и выше глаз густая.

Дорсальная борозда щек слабо развита. Поверхность на темени между пунктировкой бороздчатая и матовая.

Каждый глаз в середине внутреннего края слабо изогнут.

Первые три сегмента флагуллума. А3 длиннее, чем А4, но короче, чем А4+А5.

Мезонотум сбоку густо пунктирован и постепенно уменьшается в густоте в направлении средней части. В середине блестящий с редкой пунктировкой.

Поверхность корбикулы умеренно шагрeneвая и блестящая, апикально более отчетливо шагрeneвая. Внутренняя апикальная часть голени прямая. Максимальная длина базитарзуса расположена апикально. Поверхность базитарзуса блестящая со слабо развитой шагрeneвостью.

Поверхность 5 и 6 тергитов. Т5 и Т6 блестящие и гладкие со следами шагрeneвости.

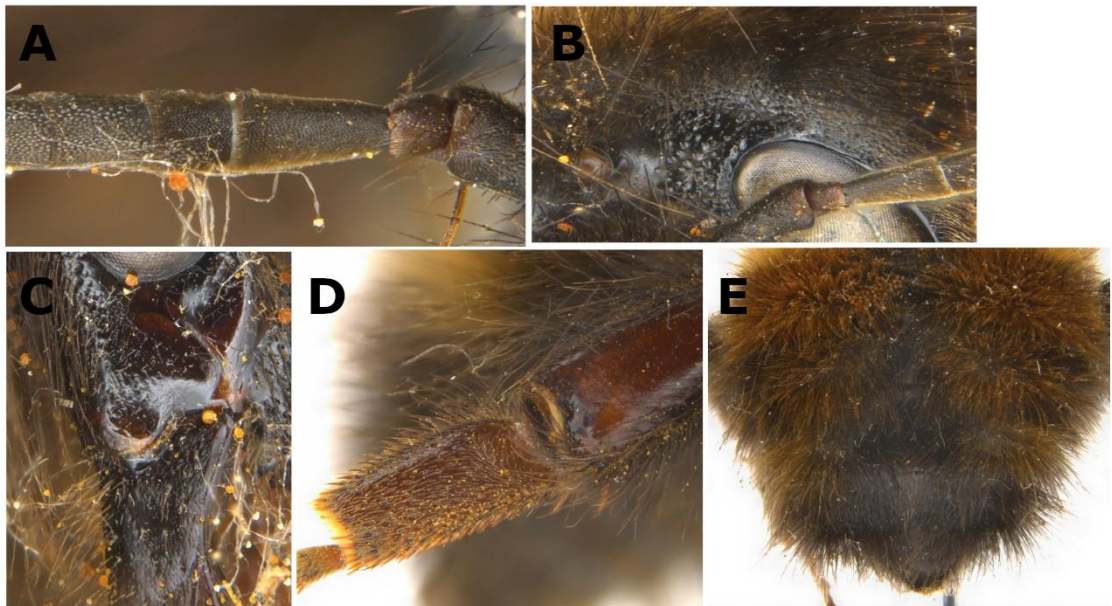
Окраска. Голова и лицо черные, темя с примесью желтых волосков. Грудь черная, волоски на переднеспинке и задней части щитика желтые. Желтые волоски на переднеспинке достигают края эпистернума. Все ноги черные. Т1 желтый, в середине с примесью черных волосков. Т2 и Т3 оранжево-железистые, в середине с примесью черных волосков. Т4 в середине черный, сбоку с пучками желтых волосков. Т5 черный. Т6 с небольшим числом черных волосков.

Ниже мы даем морфологические признаки наших экземпляров *B. glacialis* с Новой Земли. Относительно самок и рабочих, мы даем только отличия от типового экземпляра.

Самка (ВМВ 78). На середине Т2 и Т3 только немного черных волосков, остальная часть оранжево-железистая.



Рисунок 4.1 – Общий вид типового экземпляра (самка) *Bombus glacialis* из коллекций Музея Тромсе (фото Jostein Kjærandsen)



А – первые три сегмента флагуллума; В – поверхность вокруг и выше глаз; С – поверхность щек и базальной части мандибул; D – базитурзус; Е – метасома (фото Jostein Kjærandsen)

Рисунок 4.2 – Морфологические признаки типового экземпляра (самка) *Bombus glacialis* из коллекций Музея Тромсе



Рисунок 4.3 – Общий вид гениталий и 7 стернита *Bombus glacialis* (фото Г. С. Потапова)

Самки (ВМВ 84, ВМВ 79). Базальная поверхность мандибул блестящая, без отчетливой шагреневости. Т5 блестящий со следами шагреневости. Т6 блестящий и гладкий без шагреневости. Т1 с боковыми пучками желтых волосков, середина в черных волосках. Т2 и Т3 оранжево-железистые, ВМВ 79 в середине тергита имеет отчетливую примесь черных волосков, ВМВ 84 только небольшое число черных волосков.

Морфологические признаки рабочих (ВМВ 82, ВМВ 83) не так отчетливы, как у самок. Базальная поверхность мандибул блестящая, без отчетливой шагреневости. Т5 и Т6 блестящие и гладкие без отчетливой шагреневости. Т1 желтый, середина с примесью черных волосков. Т2 и Т3 оранжево-красные, середина с небольшим числом черных волосков. Т4 и Т5 в середине черные, с боков с пучками желтых волосков. Все ноги черные, но экземпляр ВМВ 83 имеет примесь желтых волосков на задней голени и базитарзусе.

Самец (ВМВ 80).

Поверхность щек блестящая. Нижняя их часть с крупной пунктировкой, дорсальнее этой поверхности мелкая пунктировка. Верхняя часть щек с редкой пунктировкой.

Супра-орбитальная линия пересекает теменные глазки.

Поверхность вокруг теменных глазков и верхней части глаз. Поверхность соседняя к теменным глазкам блестящая и не пунктированная, ближе к глазам с редкой рассеянной пунктировкой. Пунктировка поверхности ниже и выше оцеллярно-орбитального поля густая.

Дорсальная борозда щек слабо развита. Поверхность темени между пунктировкой бороздчатая и матовая.

Каждый глаз в середине внутреннего края слабо изогнут.

Первые три сегмента флагуллума. А3 длиннее, чем А4. А3+А4 длиннее, чем А5.

Мезонотум сбоку густо пунктирован и постепенно уменьшается в густоте в направлении средней части. В середине блестящий с редкой пунктировкой.

Поверхность голени – блестящая с умеренно развитой шагреневостью. Базитарзус в направлении базальной части постепенно сужается.

7 стернит с боковыми пучками волосков и без отчетливых волосков между ними. Боковые края стернита практически параллельные.

Гениталии. Внутренняя апикальная часть гонококсита изогнута внутрь. Внутренняя базальная часть гоностилуса без выроста. Боковая часть вольселлы округлая, апикальный отросток изогнутый. Прямая вершина вальвы слабо сужается апикально.

Окраска. Голова черная с желтыми волосками на темени и клипеусе. Грудь черная с желтой переднеспинкой, которая продолжается ниже эпистернума. Щитик с желтыми волосками. Все ноги черные, но задняя голень и базитарзус с примесью желтых волосков. Т1 черный, сбоку с желтыми волосками. Т2 и Т3 красные. Т4 и Т5 с красноватыми волосками в середине, с боков желтые. Т6 с черными волосками в середине и красноватыми с боков. Т7 черный с красноватыми волосками.

Ниже мы приводим сравнительные диагнозы для *B. glacialis* и *B. lapponicus* (Таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Сравнительные диагнозы *Bombus glacialis* и *Bombus lapponicus* [Potapov et al., 2017]

<i>B. glacialis</i>	<i>B. lapponicus</i> [по Svensson, 1979]
<i>Самки</i>	
Базальная поверхность мандибул блестящая со слабо развитой шагреневостью или без отчетливой шагреневости	Базальная поверхность мандибул блестящая с очень слабой шагреневостью
Дорсальная борозда щек слабо развита	Дорсальная борозда щек отчетлива
T5 и T6 блестящие и гладкие без отчетливой шагреневости	T5 слабо шагреневый, T6 со следами шагреневости
T4 в середине черный, сбоку с пучками желтых волосков. T5 черный. T6 с небольшим числом черных волосков	T4 в основании красный, с боков и апикально с желтыми волосками. T5 желтый, в середине с темно-красноватыми волосками. T6 с небольшим числом коричнево-черных волосков
<i>Самцы</i>	
Супра-орбитальная линия пересекает теменные глазки	Супра-орбитальная линия касается теменных глазков сзади
Дорсальная борозда щек слабо развита.	Дорсальная борозда щек вполне отчетлива.
7 стернит с боковыми пучками волосков и без отчетливых волосков между ними	7 стернит. Боковые апикальные пучки волосков отчетливы и между ними в среднем 47 волосков
T6 с черными волосками в середине и красноватыми с боков. T7 черный с красноватыми волосками	T6 ярко-красноватый с небольшим числом желтых волосков сбоку, в середине небольшое число черных волосков. T7 красноватый с некоторым число черных волосков

Полученные нами результаты молекулярно-генетического анализа показывают, что *B. glacialis* является отдельным видом (Рисунок 4.4). Изучение морфологических признаков не дает такой четкий результат. Возможная причина, это то, что виды *B. lapponicus*-group имеют довольно значительную вариабельность морфологических признаков и окраски [Løken, 1973; Svensson, 1979]. Так, например, долгое время было предметом дискуссий, являются ли *B. lapponicus* и *B. monticola* отдельными видами или нет [Gjershaug et al., 2013].

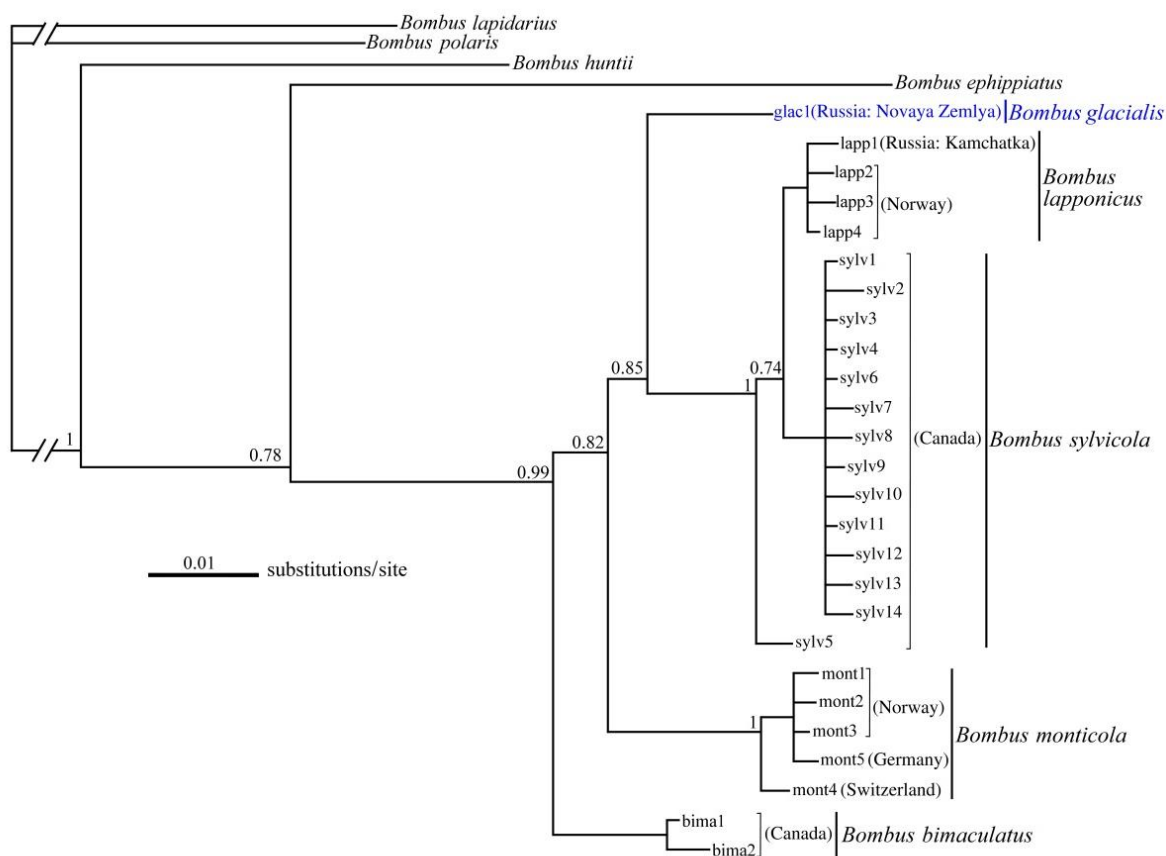
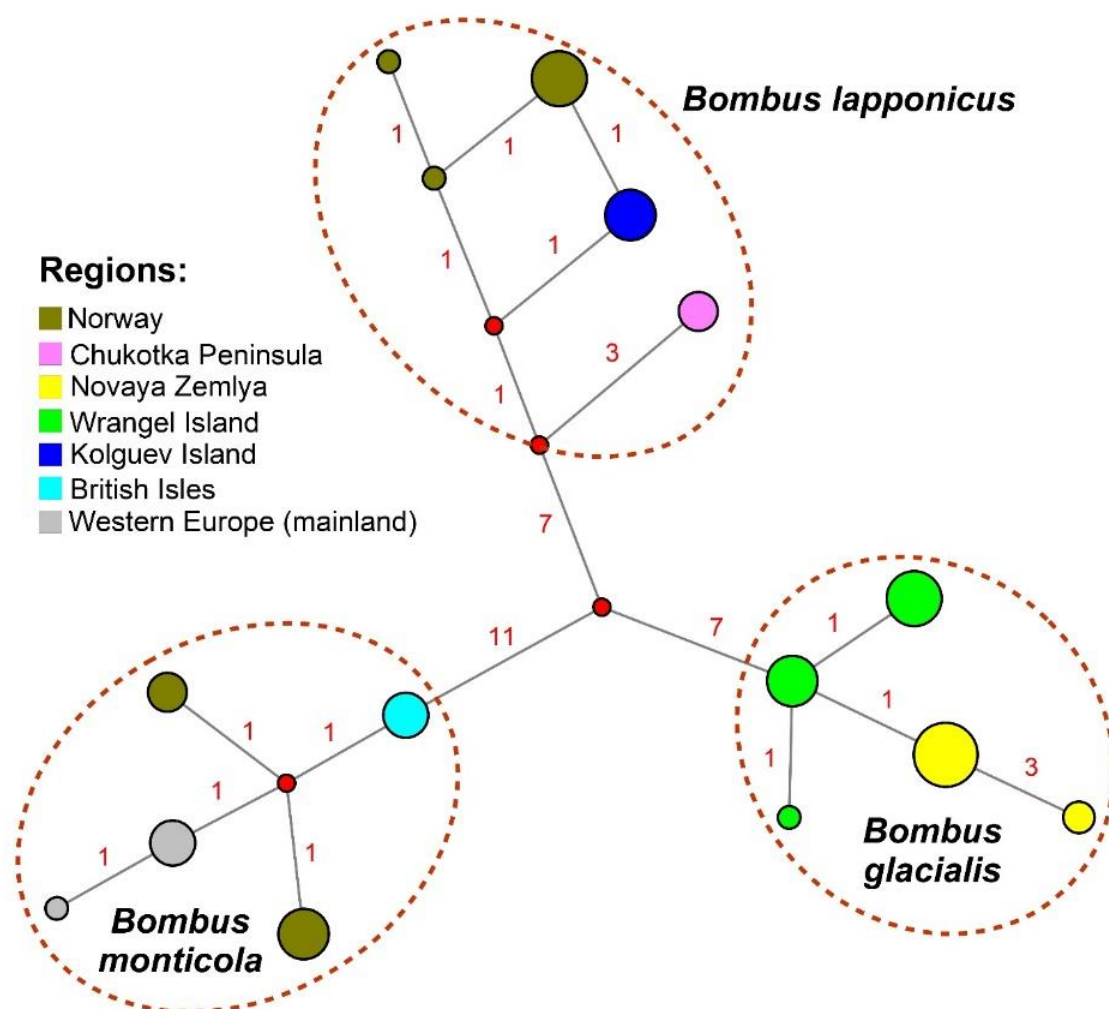


Рисунок 4.4 – Дендрограмма *Bombus lapponicus*-group по гену *COI*

Во время экспедиции 2018 года на остров Колгуев нами была собрана репрезентативная выборка *B. lapponicus/glacialis* с центральной и южной части острова. Несмотря на то, что конец брюшка некоторых особей меланизирован и морфологически они напоминают *B. glacialis*, по молекулярно-генетическим данным все экземпляры оказались представителями *B. lapponicus*. Экземпляры

B. glacialis с острова Врангеля, любезно предоставленные М. В. Березиным, были подтверждены молекулярно-генетическим анализом [Potapov et al., 2021]. По результатам ДНК-баркодинга на острове Врангеля было выявлено 3 эндемичных гаплотипа, отличающихся на 1–2 замены. С Новой Земли известны 2 эндемичных гаплотипа, отличающихся на 3 нуклеотидные замены. Минимальное расстояние между гаплотипами с острова Врангеля и архипелага Новая Земля соответствует одной замене (Рисунок 4.5) [Potapov et al., 2021].

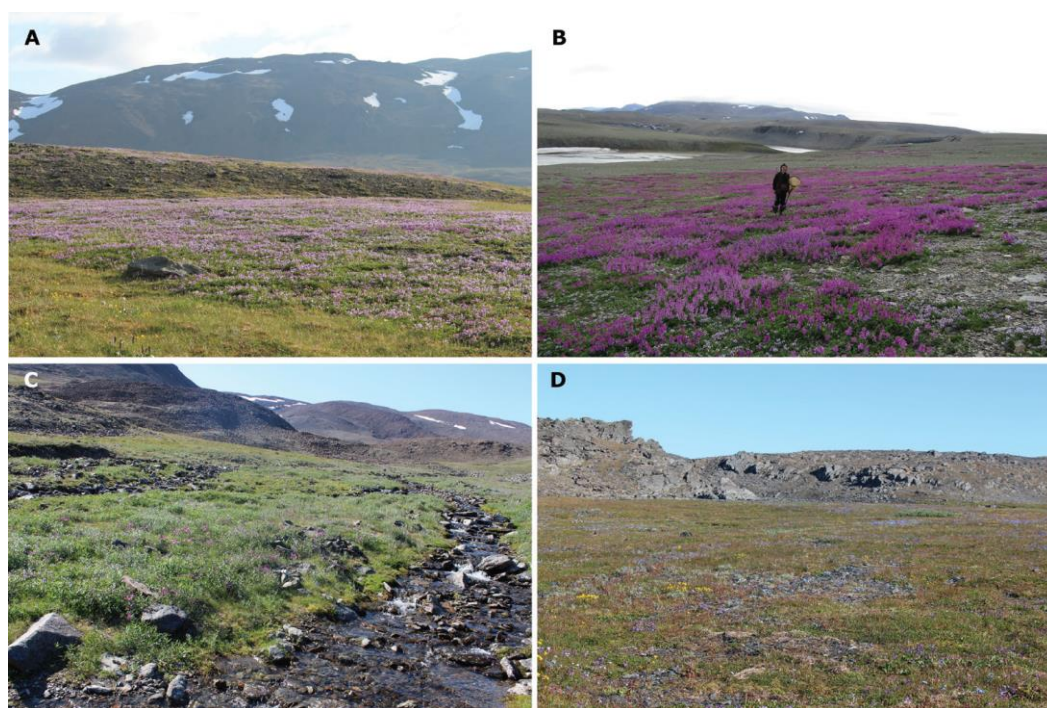


Размер круга пропорционален количеству последовательностей, принадлежащих к определенному гаплотипу. Красные числа возле ветвей указывают количество нуклеотидных замен между гаплотипами

Рисунок 4.5 – Медианная сеть гаплотипов последовательностей гена *COI* для видов комплекса *Bombus lapponicus* (N = 55).

Биотопическая приуроченность и особенности биологии.

В отличие от видов, обитающих в более южных районах, *B. glacialis* не совершает длинных перелетов от мест гнездования к местам фуражировки. Вероятно, это поведенческий ответ на постоянную опасность быть унесенными ветром. Гнезда располагаются в норах леммингов или в расщелинах скал. От гнезд в доступной близости должны располагаться биотопы, в которых есть весь спектр кормовых растений (Рисунок 4.6). Вероятно, в начале сезона шмели начинают фуражировку на ивах (в столь ранние сроки экспедиционные работы на архипелаге не проводились), в дальнейшем переключаются на бобовые, основное значение для них имеют *Astragalus alpinus* и *Hedysarum arcticum*. В августе, когда бобовые отцветают, шмели переходят на питание *Chamaenerion latifolium*, произрастающим преимущественно вдоль ручьев.



А – каменистые сухие злаково-разнотравные тундры с доминированием *Astragalus alpinus*; В – каменистые тундры с доминированием *Hedysarum arcticum*; С – фитоценозы с *Chamaenerion latifolium* вдоль ручьев; D – злаково-разнотравные луговины в верхних частях склонов холмов и сопок (фото В. М. Спицына, Е. Ю. Чураковой)

Рисунок 4.6 – Местообитания *Bombus glacialis* на Новой Земле

Еще одной интересной особенностью, помогающей виду выживать в условиях высокой Арктики, является ускоренные темпы жизненного цикла и раннее начало вылета перезимовавших самок (Рисунок Ж.3 Приложения). Так, у *B. glacialis* на Новой Земле самки начинают появляться в первой половине июня, в то время как у *B. hyperboreus* во второй половине июня, а у *B. pyrrhopygus* с середины июля.

Биотопы, в которых были встречены особи *B. glacialis* на острове Врангеля приведены на Рисунке Ж.4 Приложения.

4.2. *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841

Эндемичный подвид копытного лемминга, описанный с Новой Земли Карлом Бэрмом, до настоящего времени не был подтвержден молекулярно-генетическими методами. Этот факт давал повод усомниться в валидности этого таксона. Во время экспедиции 2015 года на Южный остров архипелага Новая Земля нами была собрана серия топотипов *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841. Проведенный молекулярно-генетический анализ подтвердил наличие высокодивергентной эндемичной линии (Рисунок 4.7).

***Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841** (Рисунки 4.8, 4.9, Приложение Й)

Типовое местообитание: Новая Земля.

Диагноз. Окраска дорсальной стороны более пестрая, чем у номинативного подвида, с большей примесью серых тонов, особенно на верхней поверхности головы (Громов, Ербаева, 1995).

Материал: Россия, Новая Земля, остров Южный, окрестности полярной станции Малые Кармакулы, 72°21'41" с.ш., 52°46'19" в.д., сухие, каменистые дриадово-ивковые тундры, с проективным покрытием 50–60%, 24–31.07.2015, Spitsyn leg. Музейные номера: Lem010, Lem012–Lem016, Lem026.

Морфология.

Шерсть на спинной стороне пепельно-серая с черными или красно-коричневыми кончиками (ближе к бокам), на брюшной стороне – бело-серая, основания волосков серые. Нос коричнево-серый, щеки – пепельно-серые. Длина волосков на спинной стороне 12–16 мм, на брюшной 9–12 мм. Вибрисы до 24 мм. Окрашены в черный цвет. Длина тела 120 мм. Хвост кремовый, длина хвоста 11 мм, кисточка 11 мм. Длина задней ступни 13 мм. Морфология черепа и зубной системы проиллюстрирована на Рисунке 4.9.

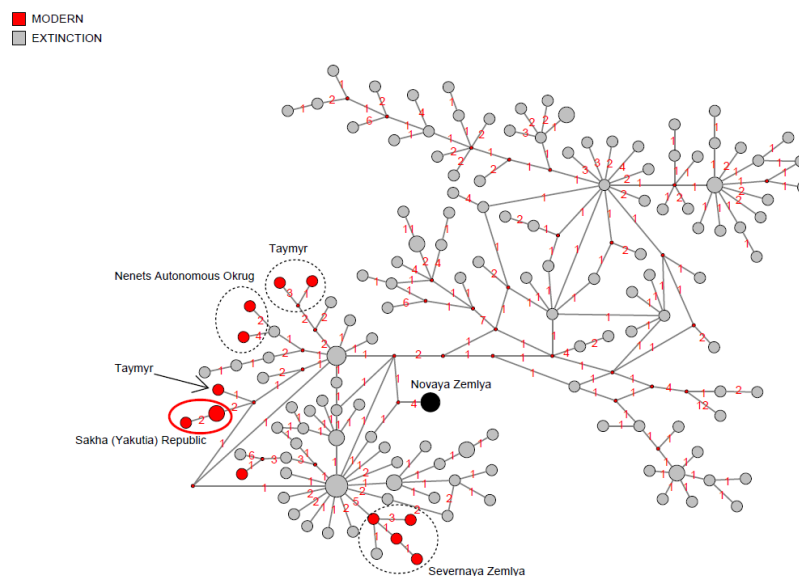
Молекулярно-генетический анализ.

Dicrostonyx torquatus ungulatus Baer, 1841 является реликтом практически полностью вымершей клады копытных леммингов, расцвет которой приходился на плейстоцен. От современных линий копытных леммингов отличается на 1,2–1,9% по гену *cytb*. Следует также отметить, что на архипелаге Северная Земля также обитает реликтовый подвид, который до настоящего времени остается неописанным. *D. t. ungulatus*, как и неописанный подвид с Северной Земли, принадлежат к другимкладам, нежели лемминги, обитающие на близлежащих материковых территориях (полуостров Таймыр и Ненецкий автономный округ).

Биотопическая приуроченность.

Новоземельский копытный лемминг предпочитает сухие каменистые (горные) тундры с преобладанием дриады (*Dryas* sp.) и карликовых ивок (*Salix* sp.), с низким проективным покрытием, а также злаково-разнотравные луговины в верхних частях склонов холмов и сопок. Благодаря этим биотопическим предпочтениям им, предположительно, удастся уходить от конкуренции с *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021 который предпочитает сырые, часто заболоченные тундры с высоким проективным покрытием. *D. t. ungulatus* обитает вплоть до самой северной оконечности Новой Земли, однако в северных районах встречается достаточно

редко и, вероятно, периодически вымирает, после чего при вспышках численности заселяется вновь.



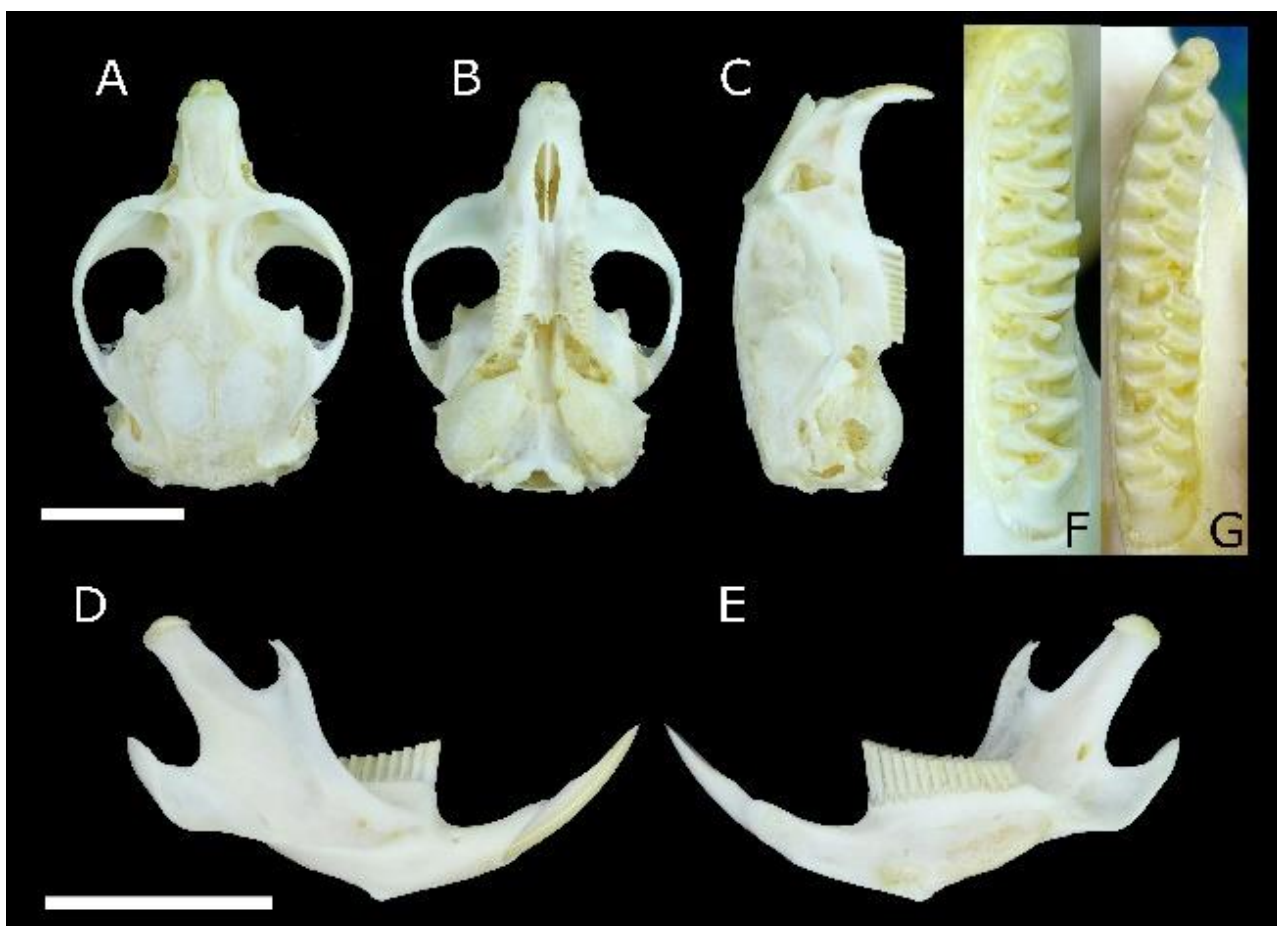
Новоземельский подвид (*D. t. ungulatus* Baer, 1841) представлен черным кружком. Размер круга пропорционален количеству последовательностей, принадлежащих определенному гаплотипу. Красные числа возле ветвей указывают количество нуклеотидных замен между гаплотипами

Рисунок 4.7 – Медианная сеть современных (красные и черные) и вымерших (плейстоценовых) (серые) гаплотипов последовательностей гена *cytb* леммингов *Dicrostonyx torquatus*



А – вид сверху; В – вид снизу. Масштабная линейка = 10 мм (фото В. М. Спицына)

Рисунок 4.8 – Топотип *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841, остров Южный, Новая Земля



А – вид сверху; В – вид снизу; С – вид сбоку; D, Е – нижняя челюсть; F – жевательные поверхности верхних коренных зубов; G – жевательные поверхности нижних коренных зубов. Масштабная линейка = 10 мм (фото В. М. Спицына)

Рисунок 4.9 – Череп, нижняя челюсть и жевательные поверхности коренных зубов *Dicrostonyx torquatus unguulatus* Baer, 1841, топотип, остров Южный, Новая Земля

4.3. *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021

Ранее считалось, что на Новой Земле обитает сибирский лемминг – *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) [Wilson, Reeder, 2005; Wilson, Mittermeier, 2014; Wilson et al., 2017]. Подобное заключение было сделано на основе их морфологического сходства. Однако благодаря молекулярно-генетическому анализу удалось выяснить, что представители рода *Lemmus*, обитающие на Новой Земле, принадлежат к дивергентной линии норвежского лемминга

Lemmus lemmus (Linnaeus, 1758), который представлен эндемичным подвидом *L. lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021 [Spitsyn et al., 2021b].

***Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021** (Рисунки 4.10–4.13, Приложение К)

Типовое местообитание: архипелаг Новая Земля, остров Южный, полярная станция «Малые Кармакулы» (Рисунок 4.13 В).

Диагноз. От номинативного подвида отличается покровительственной желто-серой окраской, отсутствием черных пятен на дорсальной стороне и более крупными размерами [Spitsyn et al., 2021 b].

Молекулярный диагноз. Новый подвид отличается от *Lemmus lemmus lemmus* фиксированными нуклеотидными заменами в митохондриальных генах *cytb* (12А, 36С, 189Т, 441Т, 573А, 726G, 765Т) и *COI* (198С, 200А, 302Т, 542А, 602С) и ядерных генах *GHR* (860С) и *RAG1* (599Т) (Таблица К.4 Приложения).

Типовой материал: голотип: самец ПМЦБ Lem005: «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3822°N, 52.7506°E, altitude 17 m, wet saxifrage-roseroot communities, 23.vii.2015, Spitsyn leg.»

Паратипы: «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3822°N, 52.7506°E, altitude 17 m, wet saxifrage-roseroot communities, 27.vii–01.viii.2015, Spitsyn leg.» 11 экземпляров (ПМЦБ Lem001–Lem004, Lem006, Lem007, Lem011, Lem019, Lem022, Lem023, Lem027); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3575°N, 52.7799°E, altitude 27 m, dry lichen-moss rocky tundra, 1.viii.2015, Spitsyn leg.» 1 экземпляр (ПМЦБ Lem028); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3934°N, 52.7566°E, altitude 40 m, dry lichen-moss rocky tundra, 23.vii.2015, Spitsyn leg.» 2 экземпляра (ПМЦБ Lem008, Lem009); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.4058°N, 52.8285°E, altitude 60 m, dry tundra with

Dryas octopetala and *Astragalus alpinus*, 27.vii.2015, Spitsyn leg.» 2 экземпляра (PMЦБ Lem020, Lem021); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3797°N, 52.7525°E, altitude 20 m, wet moss-sedge-willow tundra, 28–31.vii.2015, Spitsyn leg.» 4 экземпляра (PMЦБ Lem017, Lem018, Lem024, Lem025); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, near Malye Karmakuly Polar Station, 72.3739°N, 52.7167°E, altitude 28 m, stinkweed (*Artemisia tilesii*) assemblages, 5.viii.2015, Spitsyn leg.» 1 экземпляр (PMЦБ Lem031); «Russia, Novaya Zemlya, Southern Island, Bezymyannaya Bay, 72.8°N, 52.5°E, 2017, local collector leg» 1 экземпляр (PMЦБ Lem029).

Морфология.

Голотип самец (Рисунки 4.11 А, 4.12 А-С, 4.12 G-Н, 4.12 К-L, Рисунок К.1 Приложение). Масса тела – 74 г. Длина тела – 130 мм, хвоста – 13 мм. Длина задней лапы – 15 мм. Длина верхнего молярного ряда – 8,5 мм, нижнего молярного ряда – 8,3 мм. Цвет дорсальной поверхности серовато-желтый, с нечеткой продольной черной полосой в передней части от шеи до носа. Скулы темно-серые, нос буровато-серый. Вентральная поверхность светлая, кремово-желтая. Хвост кремовый. Вибриссы до 33 мм длиной, черные с желтой вершиной. Морфология черепа проиллюстрирована на Рисунке 4.12. Морфологическая изменчивость. Средняя длина тела типовых особей $110,9 \pm 19,6$ мм (min–max = 85–160 мм; n = 21). Цвет дорсальной поверхности – серовато-желтый у взрослых особей и красноватый у молодых, с нечеткой продольной черной полосой (Рисунок К.1 Приложения).

Этимология. Подвид назван в память академика РАН Юрия Ивановича Чернова (1934–2012), выдающегося российского зоолога, биогеографа и исследователя Арктики.

Распространение и биотопическая приуроченность.

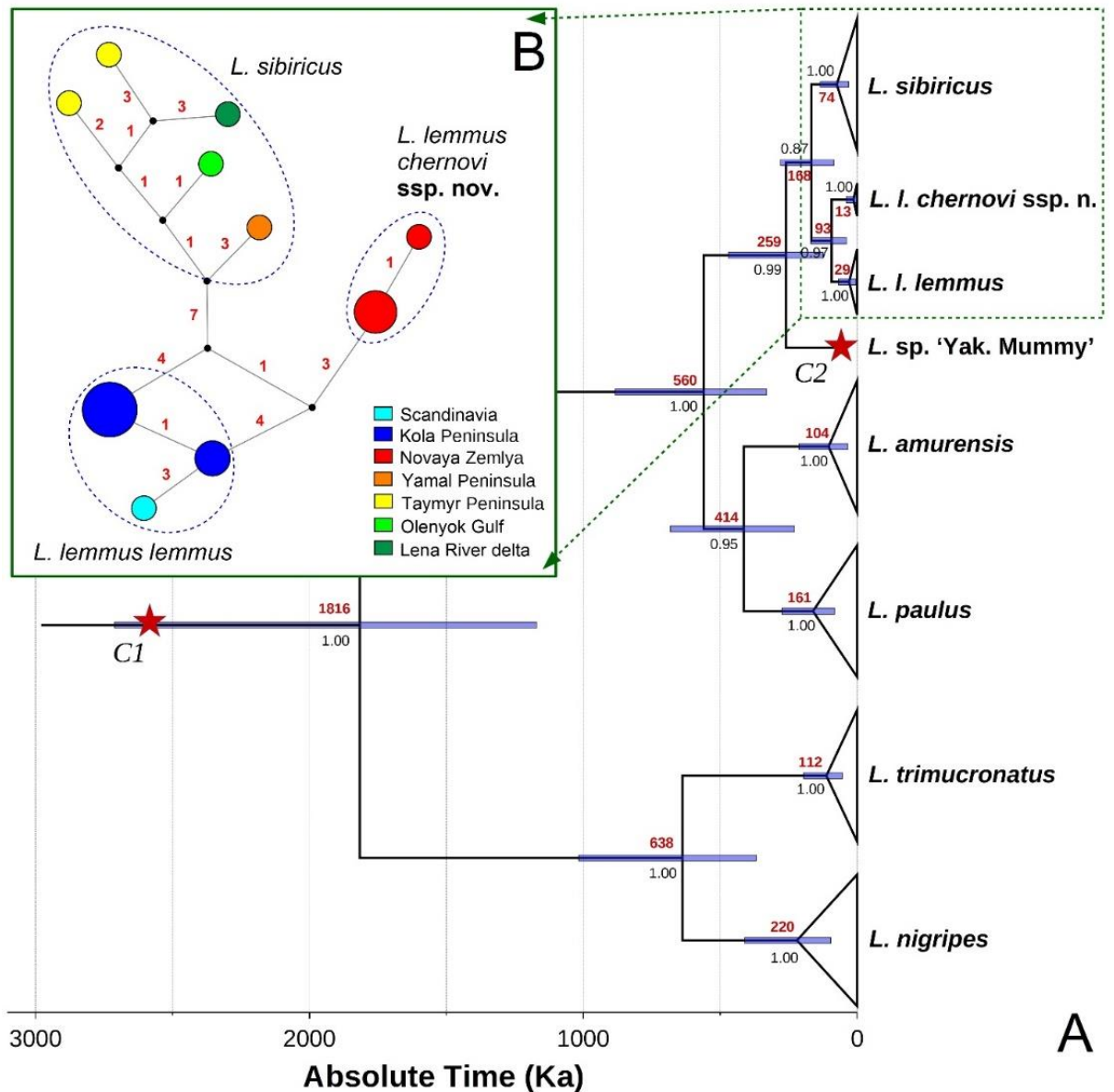
Подвид является эндемиком Южного острова архипелага Новая Земля. Достоверных находок с Северного острова Новой Земли нет. Населяет

преимущественно низинные тундры и лугоподобные сообщества с высоким проективным покрытием (обычно более 80%).

Молекулярно-генетический анализ.

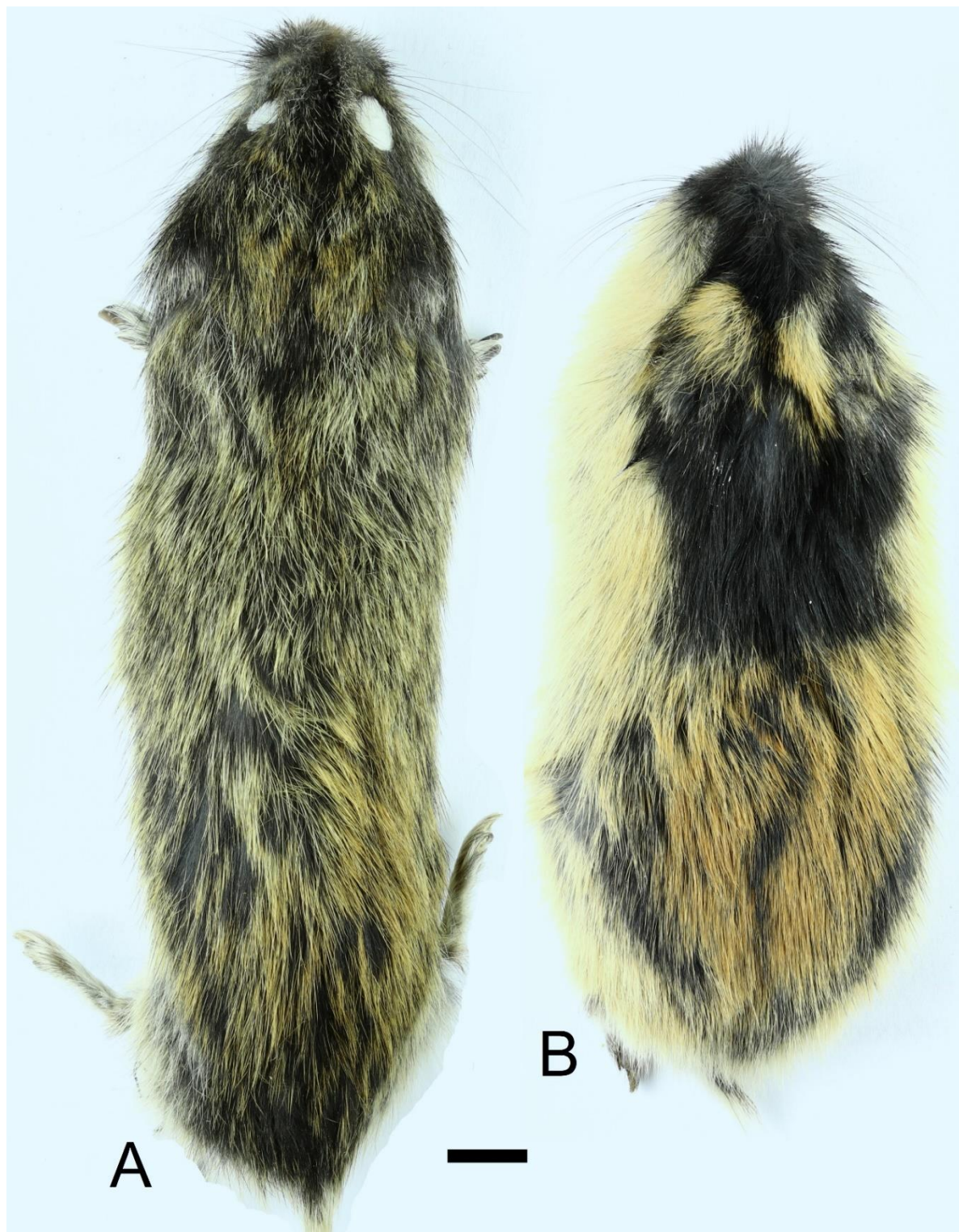
Наш молекулярный анализ недавно собранных образцов леммингов с Новой Земли показывает, что это дивергентная филогенетическая линия норвежского лемминга (Рисунок 4.10). Среднее нескорректированное расстояние по гену *cytb* от номинативного подвида 1,1% и от сибирского лемминга 1,8%. По гену *COI* от номинативного подвида отличается на 1,0%, от сибирского лемминга на 2,2% [Spitsyn et al., 2021 b; Таблица К.3 Приложения]. Кроме того, у новоземельского лемминга имеются две диагностические нуклеотидные замены во фрагментах генов *GHR* и *RAG1* [Spitsyn et al., 2021 b].

Комментарии. Моделирование разграничения видов (Рисунок К.2 Приложения) предполагает, что *Lemmus lemmus* и *L. sibiricus* могут принадлежать к одному полиморфному виду, хотя генетические дистанции между этими таксонами соответствуют межвидовой разнице (Таблица К.3 Приложения), что подтверждает современную концепцию двух молодых аллопатрических видов [Wilson, Reeder, 2005; Lagerholm et al., 2014, 2017; Wilson et al., 2017; Abramson, Petrova, 2018; Abramson et al., 2018].



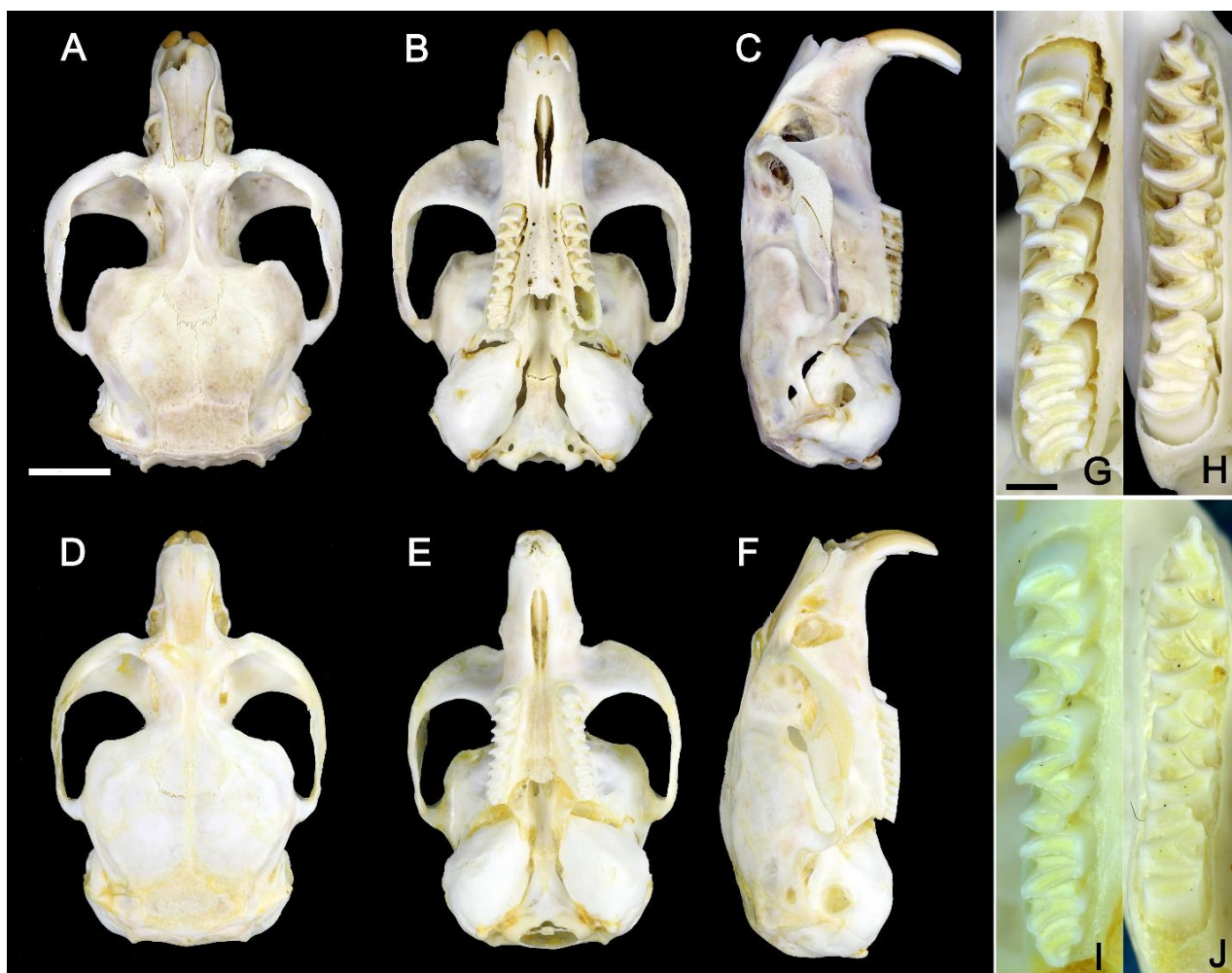
А – ультраметрическая хронограмма рода *Lemmus*, откалиброванная с помощью ископаемых остатков, полученная с помощью BEAST v. 1.10.4 для набора данных по гаплотипам гена *cytb*. Столбцы указывают 95% доверительный интервал расчетного времени расхождения (в тыс. лет). Красные и черные числа возле узлов означают средний возраст (в тыс. лет) и BPP BEAST соответственно. Для калибровки использован *Lemmus* sp. «Якутская мумия» возрастом 40 тыс. лет. Таксоны внешней группы (*Dicrostonyx torquatus*, *D. hudsonius*, *Synaptomys cooperi* и *Myopus schisticolor*) не показаны; В – Медианная сеть гаплотипов норвежского и сибирского леммингов на основе последовательностей *cytb* (N = 17). Размер круга пропорционален количеству доступных последовательностей, принадлежащих определенному гаплотипу. Маленькие черные точки указывают на гипотетические гаплотипы. Красные числа возле ветвей – количество нуклеотидных замен между гаплотипами

Рисунок 4.10 – Филогения и филогеография рода *Lemmus*



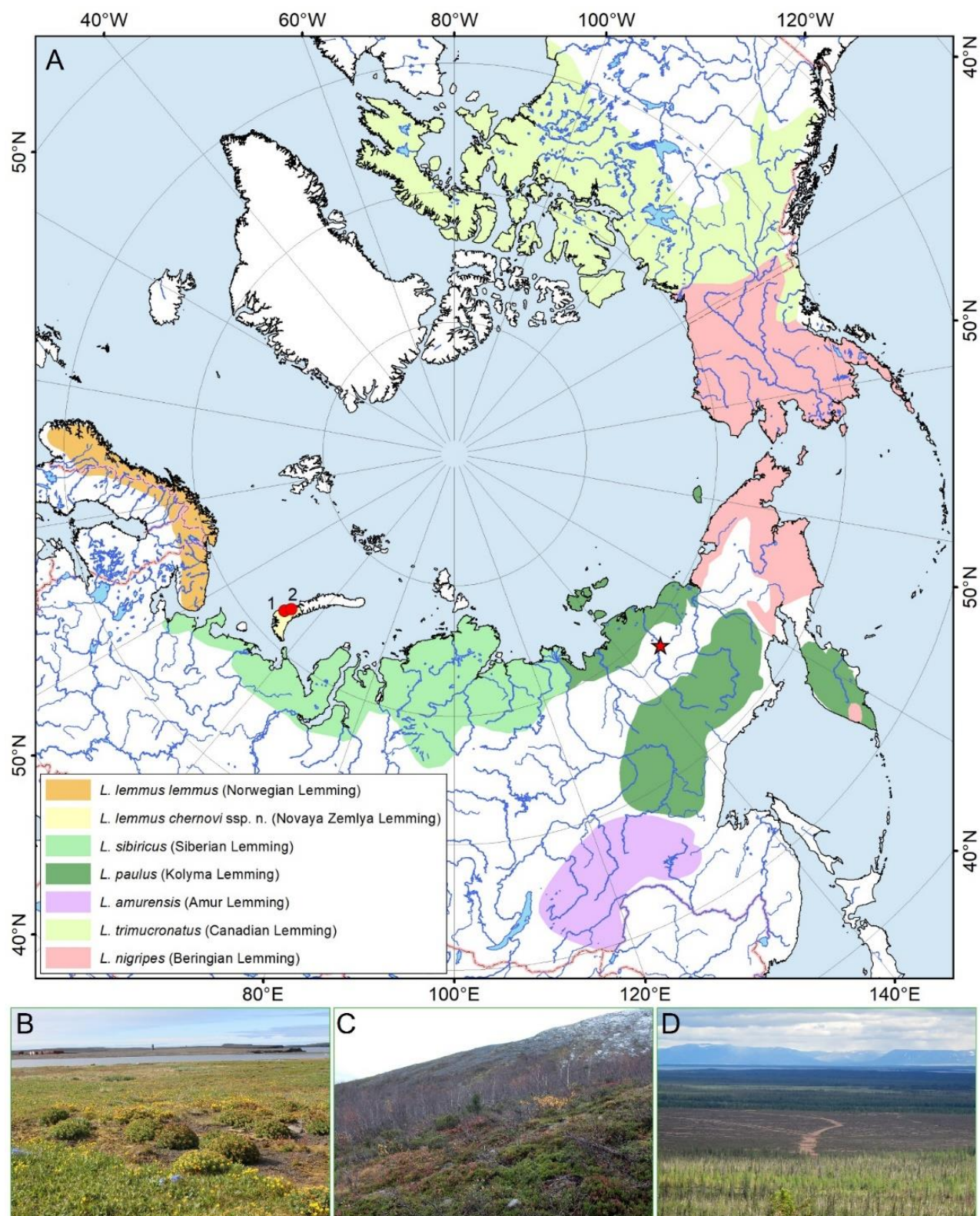
А – *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021 (holotype, РМБЦ Lem005); В – *L. lemmus lemmus* (РМБЦ Lem040, Кольский полуостров).
Масштабная линейка = 10 мм (фото В. М. Спицына)

Рисунок 4.11 – Дорсальная сторона особей двух подвидов *Lemmus lemmus*



А, В, С – череп *L. l. chernovi* (голотип, РМБЦ Lem005): А – вид сверху; В – вид снизу; С – вид сбоку; D, E, F – череп *L. l. lemmus* (РМБЦ Lem040, Кольский полуостров): D – вид сверху; E – вид снизу; F – вид сбоку; G, H – жевательные поверхности коренных зубов *L. l. chernovi*: G – верхняя челюсть; H – нижняя челюсть; I, J – жевательные поверхности коренных зубов *L. l. lemmus*: I – верхняя челюсть; J – нижняя челюсть. Масштабная линейка = 10 мм (фото В. М. Спицына)

Рисунок 4.12 – Сравнение черепов и жевательные поверхности коренных зубов двух подвидов *Lemmus lemmus*



А – Ареалы видов рода *Lemmus* (Wilson, Mittermeier, 2014; Spitsyn et al., 2021 b);
 В – типовое местообитание *L. lemmus chernovi*, Новая Земля, остров Южный; С –
 биотоп *L. lemmus lemmus*, п-ов. Кольский, Хибини; D – биотоп *L. sibiricus*, п-
 ов. Таймыр (фото В. М. Спицына [В, С], Н. А. Зубрий [D])

Рисунок 4.13 – Ареалы и биотопы представителей рода *Lemmus*

4.4 *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758)
= *Rangifer tarandus pearsoni* Lydekker, 1902

Еще одним эндемиком Новой Земли считался новоземельский северный олень – *Rangifer tarandus pearsoni* Lydekker, 1902 (Рисунок 4.14). Однако генетические исследования не подтверждают валидность этого таксона [Kvie et al., 2016]. Как видно из нетворка, опубликованного в статье [Kvie et al., 2016] (Рисунок 4.15), популяция с Новой Земли имеет ряд гаплотипов, распространенных на острове Белый (Ямал), в материковой части Ненецкого автономного округа, Республики Коми, острова Колгуев, архипелаге Шпицберген, а также гаплотипы вымерших оленей с архипелага Земля Франца Иосифа. Даже если исключить гаплотипы, распространенные на острове Колгуев, откуда на Новую Землю завозились домашние олени в 20 веке, подвид все равно является парафилетическим, неся в себе гаплотипы других островных и материковых территорий, которых нет на острове Колгуев (в том числе и вымерших оленей с архипелага Земля Франца Иосифа) и, соответственно, которые не завезены искусственно. Об этом же говорит наличие в группе «островных гаплотипов» (которую можно рассматривать как шпицбергенского северного оленя – *R. t. platyrhynchus* Vrolik, 1829) и гаплотипов с материковой части Ненецкого автономного округа и Республики Коми. Данные гаплотипы либо идентичные, либо отличаются на единичные замены.

Следует также отметить, что заселение даже дальних островных территорий (Шпицберген) произошло относительно недавно – примерно 5–6,7 тысяч лет назад [Kvie et al., 2016], что также не дает поводов выделять островные популяции в отдельные подвиды.



Рисунок 4.14 – Северный олень (*Rangifer tarandus*) в долине реки Безымянной (фото В. М. Спицына)

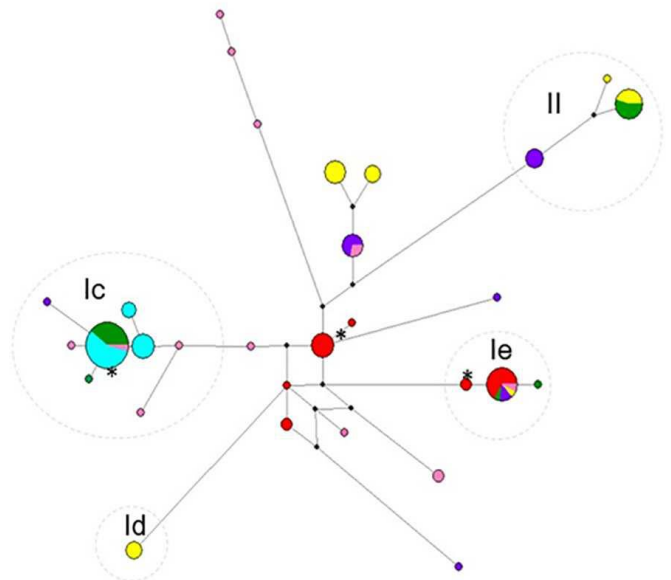


Рисунок 4.15 – Генетическое разнообразие северного оленя [из статьи Kvie et al., 2016]

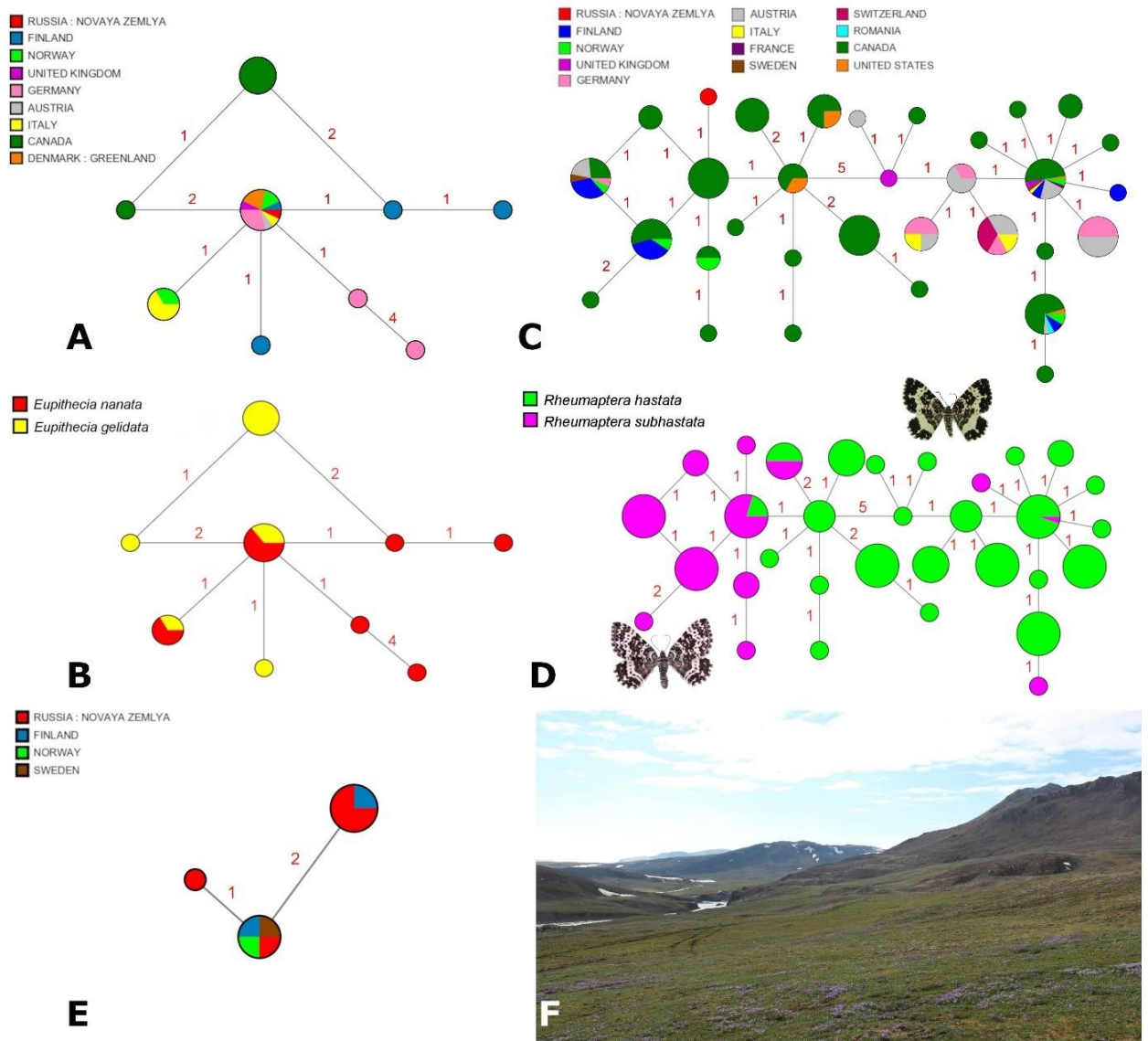
Глава 5. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ НОВОЙ ЗЕМЛИ

Фауну Новой Земли можно разделить на две большие группы: виды, пришедшие на архипелаг в последние 6–10 тысяч лет, и виды, сохранившиеся в плейстоценовых и голоценовых рефугиумах, пережившие на архипелаге оледенения и температурные максимумы.

Так, к первой группе можно отнести многих чешуекрылых (Lepidoptera). Из отсекуенных нами трех видов пядениц *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860, *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870), *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891) все оказались либо носителями широко распространенных гаплотипов, либо отличаются от распространенных гаплотипов на одну замену (Рисунок 5.1). Однако даже в последнем случае нельзя утверждать, что эти гаплотипы эндемичны, учитывая практически полное отсутствие сиквенсов соответствующих генов с территории России. Следует также отметить, что, по всей вероятности, *Eupithecia gelidata* является младшим синонимом *E. nanata* (Hubner, [1813]), а *R. subhastata* (Nolcken, 1870) младшим синонимом *Rheumaptera hastata* (Linnaeus, 1758), так как оба вида не образуют четко оформленных клад, не имеют уникальных гаплотипов и являются парафелитическими таксонами (см. Рисунок 5.1).

К первой группе относятся два вида перепончатокрылых: *Bombus hyperboreus* Schönherr, 1809 и *B. pyrrhopygus* Friese, 1902, в то время как *B. glacialis* Friese, 1902 является носителем эндемичных гаплотипов [Potarov et al., 2019]. Так, *B. pyrrhopygus* является носителем гаплотипа, распространенного от Норвегии до полуострова Камчатка. *B. hyperboreus* представлен двумя гаплотипами, один из которых встречается в Сибири, второй отличается от первого на одну замену [Potarov et al., 2019; Рисунок Л.1 Приложения]. Северные олени, генетическая структура популяций которых была подробно описана в предыдущей главе, также попадают в эту группу. Из гидробионтов в эту группу попадают два вида из рода *Euglesa*. Так, представители *Euglesa*

globularis имеют гаплотип идентичный особям с острова Вайгач и отличающийся всего на одну замену от гаплотипа с Гыданского полуострова (Рисунок Н.1 Приложения).



A–B – *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860; C–D – *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870); E – *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891); F – Биотоп, Южный остров, архипелаг Новая Земля (фото В. М. Спицына)

Рисунок 5.1 – Медиальная сеть гаплотипов трех видов пядениц по гену *COI* и биотоп, в котором обитают данные виды на Южном острове Новой Земли

Вторая группа видов наиболее интересна, наличие этих таксонов на архипелаге опровергает гипотезу о сплошном покровном оледенении Новой Земли как минимум во время двух последних температурных минимумов 60 и 20 тыс. лет назад. Так, по версии Джона Инге Свендсена с соавторами, 60 тысяч лет назад ледник покрывал территорию от Северного моря до западной части моря Лаптевых (включая все острова и архипелаги в этом диапазоне), а 20 тысяч лет назад ледник покрывал территорию от Ирландии до запада Таймыра (Рисунок 5.2) [Svendsen et al., 2004]. Однако молекулярно-генетические исследования не согласуются с этими палеогеографическими моделями.

Описанный нами подвид норвежского лемминга *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021 имеет генетическую дистанцию от номинативного подвида по гену *COI* на 1,0% и по гену *cytb* на 1,1% [Spitsyn et al., 2021 b]. Минимальное время расхождения этих таксонов 93 тысячи лет (Рисунок 4.10). Учитывая, что лемминги, кроме как по сухопутному мосту, никак не могли попасть на архипелаг, а сухопутные мосты были только во время температурных минимумов (в межледниковье уровень моря был либо сопоставим с современным, либо превышал современные показатели), данный факт является доказательством наличия плейстоценовых рефугиумов на архипелаге и, как следствие, отсутствия покровного оледенения.

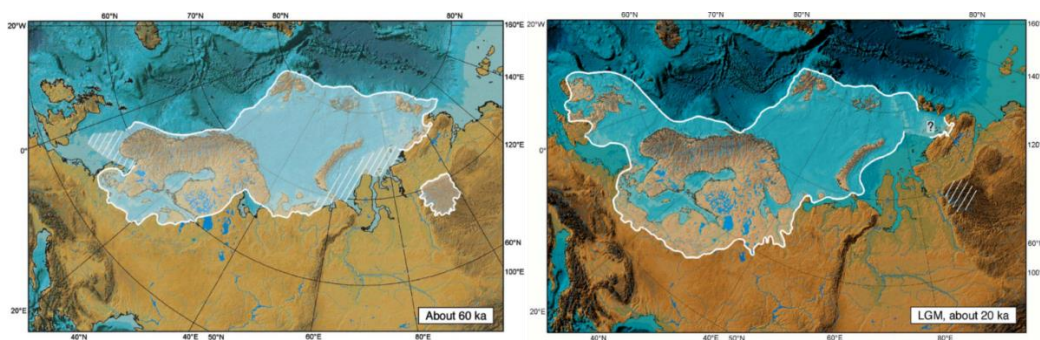
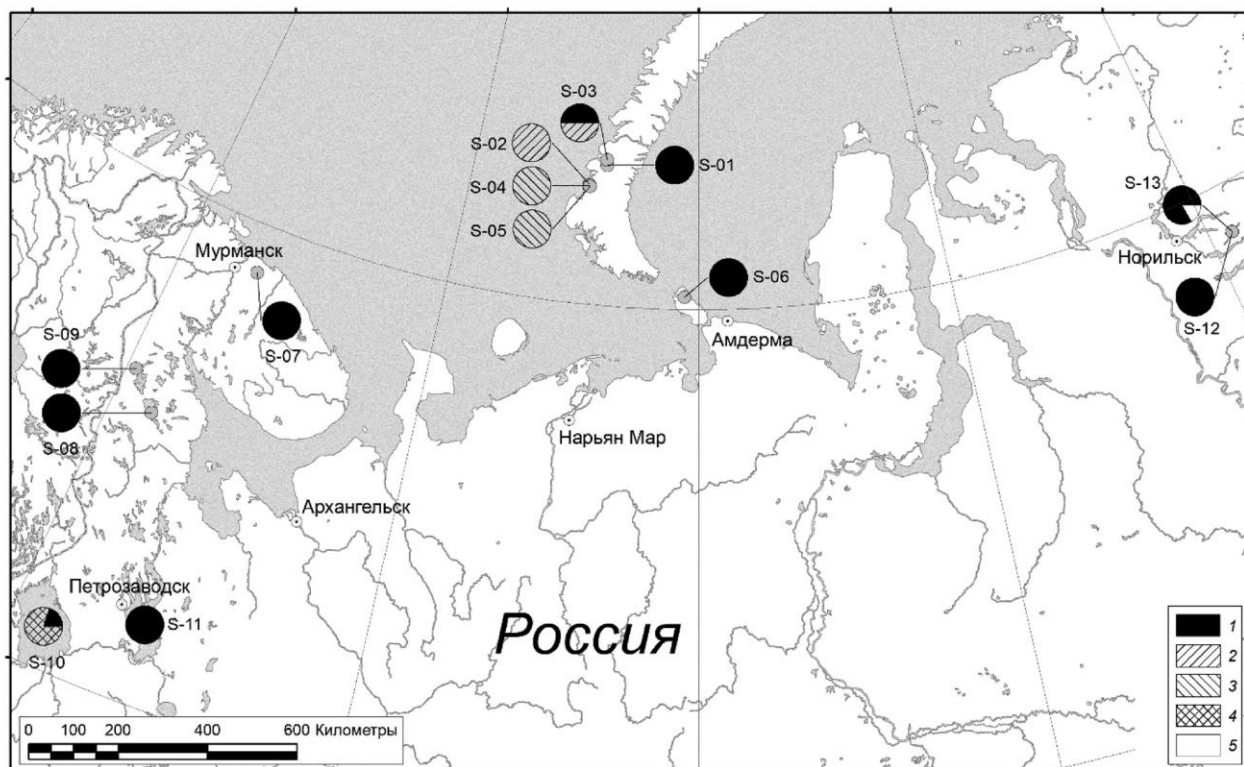


Рисунок 5.2 – Территории, которые, как предполагалось, находились под покровным оледенением в два последних температурных минимума 60 и 20 тысяч лет назад согласно палеогеографическим реконструкциям Джона Инге Свендсена с соавторами [Svendsen et al., 2004]

Доказательством наличия плейстоценовых рефугиумов также является обитание на архипелаге эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Вагн, 1841. Этот подвид является сохранившейся линией древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов (Рисунок 4.7). Этот таксон также не мог попасть на архипелаг никаким другим способом, кроме как по сухопутному мосту до или во время последних двух ледниковых максимумов. Это подтверждают и данные анализа полных митохондриальных геномов. Расхождение групп копытных леммингов, обитающих на Таймыре, Ямале и в бассейне Печеры произошло 63,8–52,0 тыс. лет назад [Fedorov et al., 2020], в это же время и *D. torquatus ungulatus* обособился от материковых подвигов [Spitsyn et al., 2021 с; Таблица Й.2 Приложения]. Соответственно, как минимум последний ледниковый максимум подвид пережил изолированно на архипелаге.

Помимо этих двух таксонов, в горных озерах Новой Земли выявлено 2 эндемичных гаплотипа арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) [Makhrov et al., 2019]. Следует отметить, что арктический голец является видом, характеризующимся высокой фенотипической изменчивостью наряду с практически полной генетической однородностью от Кольского полуострова до полуострова Таймыр [Makhrov et al., 2019]. На всей этой территории представлен только один широкораспространенный гаплотип Salv1 (Рисунок 5.3). Эндемичные гаплотипы имеются только в Ладожском озере (Salv4) и в озере Собачье (Salv5) на полуострове Таймыр, где, по всей вероятности, были плейстоценовые рефугиумы. При этом в данных озерах обитают совместно как особи, имеющие широкораспространенный гаплотип Salv1, так и эндемичный гаплотип (Salv4 в Ладожском озере и Salv5 в озере Собачье). В изолированных озерах Новой Земли встречаются только эндемичные гаплотипы Salv2 и Salv3, а в озерах, имеющих выход в море либо только широкораспространенный гаплотип Salv1, либо, как в озере Северное, широкораспространенный (Salv1) и эндемичный (Salv2) гаплотипы [Makhrov et al., 2019]. Максимальная дистанция

между озерами Новой Земли, в которых были найдены эндемичные гаплотипы, 70 км. Таким образом, можно заключить, что предки голец с гаплотипами



Обозначение гаплотипов: 1 – Salv1; 2 – Salv2; 3 – Salv3; 4 – Salv4; 5 – Salv5
[Makhrov et al., 2019]

Рисунок 5.3 – Места сбора образцов и частота гаплотипов гена *COI* в выборках арктического гольца

Salv2 и Salv3 пережили последние оледенения в озерах архипелага, после оледенений Новую Землю, как и другие арктические районы, заселили представители с широкораспространенным гаплотипом Salv1.

Щитень *Lepidurus glacialis* Packard, 1883, обитающий на архипелаге, также имеет эндемичный гаплотип гена *COI*. Генетическая дистанция между новоземельским гаплотипом и ближайшими гаплотипами с Гыданского полуострова составляет 0,61–0,76%.

Bombus glacialis Friese, 1902 также имеет эндемичные гаплотипы на архипелаге Новая Земля (Рисунок 4.5). Расчетное время расхождения

популяции острова Врангеля и популяции архипелага Новая Земля 50–148 тысяч лет [Potapov et al., 2021].

Имеющиеся данные позволяют предполагать, что, помимо плейстоценовых рефугиумов, на Новой Земле располагались и голоценовые рефугиумы (частично существуют до настоящего времени). Во время температурного максимума 4–6 тысяч лет назад, леса доходили до побережий арктических морей [Васильчук и др., 1983], при этом некоторые высокоарктические виды в это время вымерли. Предположительно, в это время вымерли популяции *B. glacialis*, обитавшие на материке, сохранившись только на двух островах – острове Южный Новой Земли и острове Врангеля. Также на Новой Земле сохранились потомки древних копытных леммингов, имевших расцвет во время ледниковых максимумов. Помимо Новой Земли, другая линия древних копытных леммингов сохранилась на острове Большевик архипелага Северная Земля. Линия с Новой Земли была описана как *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Вагн, 1841, подвид с Северной Земли до настоящего времени не описан. Оба этих таксона отличаются от современных копытных леммингов, распространившихся в настоящее время в материковых тундрах, (помимо существенных генетических различий) особенностями строения зубной системы [Abramson, Smirnov, 2004].

Благодаря своему географическому положению, вытянутости с юга на север и горному рельефу, Новая Земля оказалась наиболее удачным голоценовым рефугиумом для высокоарктических видов. При потеплении климата виды могли как продвигаться на север, так и подниматься выше в горы, при похолоданиях происходили обратные процессы.

В целом фауна формировалась тремя основными путями. Западный путь – это путь вселения европейских видов по осушенному шельфу во время последних ледниковых периодов. Таким путем на архипелаг проник *Lemmus lemmus chernovi*. Вероятно, этим же путем в современное время могут попадать на архипелаг гидробионты, приликая к лапкам перелетных птиц, так как это

основной путь миграции птиц на архипелаг. Восточный путь – это путь вселения сибирских видов по осушенному шельфу во время последних ледниковых периодов. Этим путем на архипелаг попали *Bombus glacialis*, *Lepidurus glacialis* и др. Южный путь – это путь вселения видов с острова Вайгач с пересечением пролива Карские ворота. Этим путем виды колонизируют архипелаг в современности.

Часть видов колонизировали архипелаг несколько раз, как например, арктический голец *Salvelinus alpinus* и северные олени *Rangifer tarandus* (для последнего имеются в виду только естественные вселения). Некоторые виды проникли на архипелаг благодаря человеку, это одичавшие домашние собаки *Canis familiaris* Linnaeus, 1758 и завезенные северные олени с острова Колгуев (вселение последних, по всей вероятности, не оказало большого влияния на генофонд популяции). Часть видов и подвидов в настоящее время проникают на архипелаг, не образуя жизнеспособных популяций, или для них Новая Земля не является местом гнездования. Это такие виды как *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758), *Morus bassanus* (Linnaeus, 1758), *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), *Branta canadensis* (Linnaeus, 1758), *Cygnus olor* (Gmelin, 1789), *Pica pica* (Linnaeus, 1758), *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758, *C. cornix* Linnaeus, 1758, *C. corax* Linnaeus, 1758 и другие. В основном в данную группу попадают виды с высокими миграционными возможностями: это птицы, некоторые виды насекомых (преимущественно из отрядов Hymenoptera и Lepidoptera) и млекопитающих.

В этой работе мы провели ревизию большинства таксономических групп животных архипелага Новая Земля, выяснили таксономические статусы некоторых новоземельских эндемиков, подтвердили наличие плейстоценовых и голоценовых рефугиумов на данной территории, а также выявили основные закономерности формирования фауны. Однако расширенное изучение фауны архипелага остается одной из важных задач для зоологов в Арктике. В будущем необходимо провести ревизию фауны двукрылых, мелких перепончатокрылых,

паразитических насекомых (блох, вшей, пухоедов), продолжить исследования по выявлению видов водных насекомых, жесткокрылых и чешуекрылых. Также до настоящего времени не закрыт вопрос со статусом эндемичного подвида бабочки-желтушки *Colias tyche zemblica* Verhulst, 1999. Однако, учитывая общую генетическую однородность чешуекрылых северной Евразии, скорее всего, этот подвид является младшим синонимом номинативного. Также интересной темой исследований является современное заселение видами архипелага, переход от случайных миграций к созданию временных популяций, а затем и оседлых. Учитывая наличие на архипелаге эндемичных таксонов и уникальных эндемичных гаплотипов, считаем необходимым создания ООПТ в северной части Южного острова архипелага Новая Земля.

ВЫВОДЫ

1. Для фауны архипелага Новая Земля впервые приведены 30 таксонов из групп: щитни (Notostraca), остракоды (Ostracoda), амфиподы (Amphipoda), жужелицы (Carabidae), чешуекрылые (Lepidoptera), моллюски (Mollusca), птицы (Aves), млекопитающие (Mammalia). Исключены из фауны 5 видов.
2. Подтвержден таксономический статус реликтового вида шмелей *Bombus glacialis* Friese, 1902. Вид имеет генетическую дистанцию по гену *COI* от ближайшего вида 2,1%. Подтверждены находки вида на острове Врангеля, в то время как находки на полуострове Канин и острове Колгуев оказались меланизированными особями *B. lapponicus* (Fabricius, 1793). Время изоляции вида на архипелаге Новая Земля, согласно данным калиброванной филогении, 50–148 тысяч лет.
3. Вид щитней *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776) в его современном понимании по молекулярно-генетическим данным является комплексом из двух самостоятельных таксонов видового уровня с дистанцией между кладами по гену *COI* 5,7–8,2%. На основе молекулярно-генетического анализа по двум генам мы восстанавливаем вид *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 и считаем его валидным. Этот вид обитает на архипелаге Шпицберген, Исландии, Новой Земле, Гыданском полуострове, Таймыре, Чукотке и Канаде.
4. Молекулярно-генетическими методами подтвержден таксономический статус эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Вагг, 1841. Подвид является сохранившимся представителем почти вымершей линии древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов. По расчетным данным, он находится в изоляции на архипелаге примерно 52–63 тысяч лет. На основе данных секвенирования полных митогеномов имеет дистанцию от других подвигов 0,7–1,2%.

5. Секвенирование митохондриальных и ядерных генов представителей рода *Lemmus* с Новой Земли выявило их генетическую близость к норвежскому леммингу *Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758), а не к сибирскому *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792), как считалось ранее. В то же время значительные морфологические отличия от номинативного подвида и генетические дистанции по генам *cytb* (1,1%) и *COI* (1,0%), а также уникальные замены в ядерных генах *GHR* и *RAG1* дают нам право выделить данный таксон в отдельный реликтовый, эндемичный подвид *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021.

6. Наличие на Новой Земле эндемичных таксонов, а также значительное количество видов, имеющих эндемичные гаплотипы митохондриальной и ядерной ДНК, доказывают существование на архипелаге голоценовых и плейстоценовых рефугиумов. Это также опровергает наличие покровного оледенения всей территории Новой Земли в течение двух последних ледниковых максимумов 60 и 20 тысяч лет назад. Некоторые из этих таксонов (как, например, два эндемичных подвида леммингов) не могли попасть на архипелаг другим способом, кроме как по сухопутному мосту, который был во время оледенений. Соответственно, эти виды вряд ли могли заселить архипелаг во время межледниковий, когда Новая Земля была изолирована проливами от материка и от острова Вайгач. Также в пользу наличия на Новой Земле рефугиумов говорит и тот факт, что фауна некоторых групп животных (Branchiopoda, Araneae и др.) на архипелаге богаче фауны острова Вайгач, имеющего более южное положение и расположенного ближе к материку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авенариус, И. Г. Морфоструктурный анализ при изучении культурного и природного наследия Западно-Арктического региона России / И. Г. Авенариус. – Москва : Paulsen, 2008. – 188 с.
2. Андреев, В. А. Весенние орнитологические находки в Архангельске в 2015 году / В. А. Андреев, В. М. Спицын // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Т. 24. – № 1149. – С. 1925–1927.
3. Бузун, В. А. 2017. История появления лебедя-шипуна *Cygnus olor* на гнездовании в Ленинградской области / В. А. Бузун, В. М. Храбрый // Русский орнитологический журнал. – 2017. – Т. 26. – № 1483. – С. 3321–3323.
4. Бурмагин, М. В. О биологических характеристиках и питании арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) в новоземельских озерах / М. В. Бурмагин, О. В. Аксенова, В. М. Спицын [и др.] // Глобальные проблемы Арктики и Антарктики [электронный ресурс] : сборник науч. материалов Всерос. конф. с междунар. участием, посвящен. 90-летию со дня рождения акад. Николая Павловича Лаверова / Отв. ред. акад. РАН А. О. Глико, акад. РАН А. А. Барях, чл.-корр. РАН К. В. Лобанов, чл.-корр. РАН И. Н. Болотов. – Архангельск, 2020. – С. 394–398.
5. Васильчук, Ю. К. Некоторые черты палеографии голоцена Ямала / Ю. К. Васильчук, Е. А. Петрова, А. К. Серова // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 1983. – № 52. – С. 73–89.
6. Вехов, Н. В. Изменчивость жизненных циклов северных видов жаброногих ракообразных (Anostraca, Notostraca) в пределах ареала в Европе / Н. В. Вехов // Экология. – 1987. – № 6. – С. 44–55.
7. Вехов, Н. В. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водоемах островов восточной части Баренцева региона / Н. В. Вехов // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76. – № 6. – С. 657–666.

8. Вехов, Н. В. Беспозвоночные животные внутренних водоемов архипелага / Н. В. Вехов // Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Труды Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ) под общей редакцией П. В. Боярского. Книга 1. – Москва : Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия, 1998. – С. 182–193.
9. Вехов, Н. В. Ракообразные водоемов полярных пустынь архипелага Новая Земля (Евро-Арктический Баренцевоморский регион) / Н. В. Вехов // Вестник зоологии. – 2000. – Т. 34. – № 3. – С. 17–22.
10. Гаврило, М. В. Распределение обыкновенной гаги в прибрежной акватории севера Новой Земли осенью 2014 г. / М. В. Гаврило // Гусеобразные Северной Евразии: изучение сохранение и рациональное использование : тезисы докладов международной конференции (Салехард, 30 ноября – 6 декабря 2015 г.). – С. 20.
11. Горячкин, С. В. Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция) / С. В. Горячкин. – Москва : ГЕОС, 2010. – 412 с.
12. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 1995. – 239 с.
13. Жукова, Т. А. Обзор современных встреч лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Архангельской области / Т. А. Жукова // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27. – № 1579. – С. 1167–1170.
14. Зиновьева, А. Н. Клопы-прибрежники (Heteroptera: Saldidae) европейского северо-Востока России / А. Н. Зиновьева // Евразийский энтомологический журнал. – Вып. 19. – № 2. – С. 77–84.
15. Калюжный, Э. Е. Стрэинг горбуши в Карское море / Э. Е. Калюжный, В. И. Волошин, Ю. А. Клочков // Рыбное хозяйство. – 1990. – № 5. – С. 45.
16. Калякин, В. Н. Фауна птиц и млекопитающих Новоземельского региона и оценка ее состояния / В. Н. Калякин // Новая Земля. Исследования природной

среды Новой Земли. Труды МАКЭ под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Институт наследия, 1993. – Т. II. – Вып. III. – С. 23–90.

17. Коузов, С. А. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin, 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения / С. А. Коузов // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 2016. – Вып. 3. – № 2. – С. 38–69.

18. Куликова, О. Я. Успешное гнездование мохноногого канюка при отсутствии в тундре мелких млекопитающих / О. Я. Куликова, И. Г. Покровский // Русский орнитологический журнал. – 2016. – Т. 25. – № 1268. – С. 1144–1145.

19. Купянская, А. Н. Семейство Apidae / А. Н. Купянская // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Санкт-Петербург : Наука, 1995. – Т. 4. – Ч. 1. – С. 551–580.

20. Макарова, О. Л. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы / О. Л. Макарова, А. А. Колесникова // Известия РАН. – 2019. – № 5. – С. 466–477.

21. Мискевич, И. В. Острова Петуховского архипелага на Новой Земле в проливе Карские ворота: история, природа, экология: комплексная экспедиция «По следам поморов» / И. В. Мискевич, Д. С. Мосеев, Л. А. Самохин. – Архангельск : Соломбальская типография, 2011. – 75 с.

22. Каленич, А. П. Новая Земля и остров Вайгач: Геологическое строение и минерагения / А. П. Каленич, В. В. Орго, Н. Н. Соболев [и др.] // Санкт-Петербург : НИИГА-ВНИИОкеангеология. – 2004. – Т. 205. – 174 с.

23. Новая Земля. Монография / Под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Paulsen, 2009. – 410 с.

24. Панфилов, Д. В. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные / Д. В. Панфилов // Определитель насекомых европейской части СССР. – Ленинград : Наука, 1978. – Т. 3. – № 1. – С. 508–519.

25. Покровская, И. В. Современное состояние промысловой авифауны Новой Земли / И. В. Покровская, Г. М. Тертицкий // Новая Земля. Труды МАКЭ под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Институт наследия, 1993. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 91–97.
26. Равкин, Е. С. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Е. С. Равкин, Н. Г. Челинцев. – Москва, 1990. – 33 с.
27. Редькин, Я. А. Пепельная, или тундряная, чечетка / Я. А. Редькин // Полный определитель птиц европейской части России / под общей редакцией д.б.н. М. В. Калякина. – Москва : Фитон XXI, 2013. – Ч. 3. – С. 278–279.
28. Розенфельд, С. Б. Результаты рекогносцировочных орнитологических наблюдений в рамках экспедиции «Арктический плавучий университет 2015» на НИС «Профессор Молчанов» / С. Б. Розенфельд, В. М. Спицын // Русский орнитологический журнал. – 2017. – Т. 26. – № 1443. – С. 1901–1909.
29. Семенова, Л. М. Видовой состав и распространение остракод (Crustacea, Ostracoda) в водоемах архипелага Новая Земля и острова Вайгач / Л. М. Семенова // Биология внутренних вод. – 2003. – № 2. – С. 20–26.
30. Сидоров, С. А. К вопросу о пресноводных моллюсках рода *Pisidium* на Новой Земле / С. А. Сидоров // Труды пловучего Морского Научного Института. – Москва : Пловучий Морской Научный Институт, 1925. – Вып. 12. – С. 103–104.
31. Скориков, А. С. *Bombus lapponicus* (F.) и его вариации (Hymenoptera, Bombidae) / А. С. Скориков // Русское энтомологическое обозрение. – 1912. – Т. 12. – № 1. – С. 95–102.
32. Соколова, С. Е. Моллюски в зообентосе озер архипелага Новая Земля и острова Вайгач / С. Е. Соколова, Ю. В. Беспалая, О. В. Аксенова [и др.] // Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий : сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием II Юдахинские чтения (Архангельск, 24–28 июня 2019 г.). – С. 507–508.

- 33.** Спицын, В. М. Фауна гусеобразных окрестностей Малых Кармакул (Южный остров, архипелаг Новая Земля) / В. М. Спицын // Гусеобразные Северной Евразии: изучение сохранение и рациональное использование : тезисы докладов международной конференции (Салехард, 30 ноября – 6 декабря 2015 г.). – С. 84–85.
- 34.** Спицын, В. М. Современная экспансия и залеты южных видов птиц на север Архангельской области / В. М. Спицын, В. А. Андреев, Г. С. Потапов [и др.] // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27. – № 1579. – С. 1170–1171.
- 35.** Спицын, В. М. Численность и распределение гусеобразных в окрестностях полярной станции Малые Кармакулы (Южный остров Новой Земли) летом 2015 г. / В. М. Спицын, С. Б. Розенфельд, Я. Е. Когут // Казарка. – 2016. – Т. 19. – Вып. 1. – С. 28–43.
- 36.** Тарасов, Г. А. Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф) / Г. А. Тарасов, В. И. Мысливец, Ю. В. Краснов [и др.]. – Апатиты : Кольский научный центр РАН, 1995. – 198 с.
- 37.** Тертицкий, Г. М. О фауне и населении птиц Новой Земли / Г. М. Тертицкий, И. В. Покровская // Русский орнитологический журнал. – 2011. – Т. 20. – № 688. – С. 1827–1836.
- 38.** Тихомирова, А. Л. Учет напочвенных беспозвоночных / А. Л. Тихомирова // Методы почвенно-зоологических исследований. – Москва : Наука, 1975. – С. 73–85.
- 39.** Тихонов, А. Н. Животный мир / А. Н. Тихонов // Острова и архипелаги Российской Арктики. Новая Земля / под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Европейские издания – Paulsen, 2009. – С. 351–363.
- 40.** Успенский, С. М. Рыбы, птицы и млекопитающие / С. М. Успенский // Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Книга 1. Труды МАКЭ под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Институт наследия, 1998. – С. 194–227.

- 41.** Харди, Д. С. Изоляция популяций атлантической трески *Gadus morhua* (Gadiformes) в северных меромиктических озерах – повторяющийся в Арктике феномен / Д. С. Харди, К. Б. Рено, В. П. Пономаренко [и др.] // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 2. – С. 179–190.
- 42.** Хахин, Г. В. Животный мир (позвоночные) севера архипелага Новая Земля / Г. В. Хахин // Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Книга 2. Часть 2. История изучения и освоения Новой Земли. Труды МАКЭ под общей редакцией П. В. Боярского. – Москва : Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия имени Д. С. Лихачева, 2000. – С. 64–66.
- 43.** Якобсон, Г. Г. Зоологические исследования на Новой Земле в 1896. Насекомые Новой Земли / Г. Г. Якобсон // Зап. Импер. Акад. наук. – 1898. – Сер. 8. – Т. 8. – № 1. – С. 171–244.
- 44.** Abramson, N. I. Genetic analysis of type material of the Amur lemming resolves nomenclature issues and creates challenges for the taxonomy of true lemmings (*Lemmus*, Rodentia: Cricetidae) in the eastern Palearctic / N. I. Abramson, T. V. Petrova // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2018. – Vol. 182. – № 2. – P. 465–477.
- 45.** Abramson, N. I. Lemmings of Bolshevik Island (the Severnaya Zemlya Archipelago) is a Relict of the Last Glacial Epoch / N. I. Abramson, N. G. Smirnov // Doklady Biological Sciences. – 2004. – Vol. 397. – P. 326–329.
- 46.** Abramson, N. I. The taxonomy and phylogeography of Palearctic true lemmings (*Lemmus*, Cricetidae, Rodentia): New insights from cyt b data / N. I. Abramson, A. Y. Kostygov, E. N. Rodchenkova // Russian Journal of Theriology. – 2008. – Vol. 7. – № 1. – P. 17–23.
- 47.** Abramson, N. Long-standing taxonomic and nomenclature issue of *Lemmus obensis chrysogaster* Allen, 1903 (Rodentia, Cricetidae) resolved / N. Abramson, N. Dokuchaev, T. Petrova // Mammalia. – 2018. – Vol. 82. – P. 167–172.

- 48.** Adkins, R. M. Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes / R. M. Adkins, E. L. Gelke, D. Rowe [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2001. – Vol. 18. – P. 777–791.
- 49.** Aim, G. Beitrage zur Kenntnis der nordlichen und arktischen Ostracoden fauna / G. Aim // *Arkiv för zoologi*. – 1914. – Vol. 9. – P. 1–19.
- 50.** Anker-Nilssen, T. The status of marine birds breeding in the Barents Sea Region / T. Anker-Nilssen, V. Bakken, H. Strøm (Eds.) [et al.] // *The Auk*. – 2001. – Vol. 118. – № 4. – P. 1115–1117.
- 51.** Bandelt, H. J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H. J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl // *Molecular Biology and Evolution*. – 1999. – Vol. 16. – № 1. – P. 37–48.
- 52.** Barber, H. Traps for cave – inhabiting insects / H. Barber // *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*. – 1931. – Vol. 46. – № 3. – P. 259–266.
- 53.** Bespalaya, Yu. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) / Yu. Bespalaya, A. Przhiboro, O. Aksenova [et al.] // *Polar Biology*. – 2021. – Vol. 44. – № 1. – P. 539–557.
- 54.** Bespalaya, Yu. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence / Yu. Bespalaya, I. Bolotov, O. Aksenova [et al.] // *Polar Biology*. – 2017. – Vol. 40. – № 10. – P. 2119–2126.
- 55.** Böcher, J. The Coleoptera of Greenland. Meddelelser om Grønland / J. Böcher // *Bioscience*. – 1988. – Vol. 26. – P. 1–100.
- 56.** Bolotov, I. N. Long-distance dispersal of migrant butterflies to the Arctic Ocean islands, with a record of *Nymphalis xanthomelas* at the northern edge of Novaya Zemlya (76.95°N) / I. N. Bolotov, I. A. Mizin, A. A. Zheludkova [et al.] // *Nota Lepidopterologica*. – 2021b. – Vol. 44. – P. 73–90.
- 57.** Bolotov, I. N. New occurrences, morphology, and imaginal phenology of the rarest Arctic tiger moth *Arctia tundra* (Erebidae: Arctiinae) / I. N. Bolotov,

- V. M. Spitsyn, E. S. Babushkin [et al.] // *Ecologica Montenegrina*. – 2021a. – Vol. 39. – P. 121–128.
- 58.** Bolshakova, Ya. Yu. Ichthyofauna of the Eastern Coast Bays of the Novaya Zemlya Archipelago / Ya. Yu. Bolshakova, D. V. Bolshakov // *Oceanology*. – 2018. – Vol. 58. – № 2. – P. 228–232.
- 59.** Brace, S. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability / S. Brace, E. Palkopoulou, L. Dalen [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2012. – Vol. 109. – № 50. – P. 20532–20536.
- 60.** Burgin, C. J. Illustrated Checklist of the Mammals of the World. Volume 2: Eulipotyphla to Carnivora / C. J. Burgin, D. E. Wilson, R. A. Mittermeier [et al.] – Barcelona : Lynx Edicions, 2020. – 535 p.
- 61.** Chernomor, O. Terrace aware data structure for phylogenomic inference from supermatrices / O. Chernomor, A. von Haeseler, B. Q. Minh // *Systematic Biology*. – 2016. – Vol. 65. – P. 997–1008.
- 62.** Chernov, Yu. I. Beetles (Coleoptera) in High Arctic / Yu. I. Chernov, O. L. Makarova // *Back to the Roots and Back to the Future: Towards a New Synthesis Amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology, Proceedings* / L. Penev, T. L. Erwin, T. Assmann (Eds.). – Sofia ; Moscow : Pensoft Publishers, 2008. – P. 207–240.
- 63.** Conroy, C. J. MtDNA evidence for repeated pulses of speciation within arvicoline and murid rodents / C. J. Conroy, J. A. Cook // *The Journal of Mammalian Evolution*. – 1999. – Vol. 6. – P. 221–245.
- 64.** Coulson, S. J. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Berents Sea, Svalbard, Franz Josef land and Novaya Zemlya / S. J. Coulson, P. Convey, K. Aakra [et al.] // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2014. – Vol. 68. – P. 440–470.

- 65.** Drummond, A. J. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 / A. J. Drummond, M. A. Suchard, D. Xie. [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2012. – Vol. 29. – P. 1969–1973.
- 66.** Drummond, A. J. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees / A. J. Drummond, A. Rambaut // *BMC Evolutionary Biology*. – 2007. – Vol. 7. – № 214. – P. 1–8.
- 67.** Duennes, M. A. Geographical patterns of genetic divergence in the widespread Mesoamerican bumble bee *Bombus ephippiatus* (Hymenoptera: Apidae) / M. A. Duennes, J. D. Lozier, H. M. Hines [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – Vol. 64. – № 1. – P. 219–231.
- 68.** Edgar, R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput / R. C. Edgar // *Nucleic Acids Research*. – 2004. – Vol. 32. – № 5. – P. 1792–1797.
- 69.** Ehlers, E. On the fauna of Nowaja Semlja / E. Ehlers // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1873. – Ser. 4. – Vol. 11. – № 66. – P. 464–465.
- 70.** Fedorov, V. B. Complete mitochondrial genome of the Eurasian collared lemming *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779 (Rodentia: Arvicolinae) / V. B. Fedorov, A. V. Goropashnaya // *Mitochondrial DNA Part B*. – 2016. – Vol. 1. – № 1. – P. 824–825.
- 71.** Fedorov, V. B. Contrasting mitochondrial DNA diversity estimates in two sympatric genera of Arctic lemmings (*Dicrostonyx*, *Lemmus*) indicate different responses to Quaternary environmental fluctuations / V. B. Fedorov // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 1999. – Vol. 266. – P. 621–626.
- 72.** Fedorov, V. B. Glacial survival of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation / V. B. Fedorov, N. C. Stenseth // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2001. – Vol. 268. – № 1469. – P. 809–814.
- 73.** Fedorov, V. B. Impact of past climate warming on genomic diversity and demographic history of collared lemmings across the Eurasian Arctic /

- V. B. Fedorov, E. Trucchi, A. V. Goropashnaya [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2020. – Vol. 117. – № 6. – P. 3026–3033.
- 74.** Fedorov, V. B. Phylogeography of lemmings (*Lemmus*): no evidence for postglacial colonization of Arctic from the Beringian refugium / V. B. Fedorov, A. V. Goropashnaya, M. Jaarola [et al.] // Molecular Ecology. – 2003. – Vol. 12. – P. 725–731.
- 75.** Fedorov, V. B. The importance of ice ages in diversification of arctic collared lemmings (*Dicrostonyx*): evidence from the mitochondrial cytochrome b region / V. B. Fedorov, A. V. Goropashnaya // Hereditas. – 1999. – Vol. 130. – № 3. – P. 301–307.
- 76.** Fedorov, V. Phylogeographic structure and mitochondrial DNA variation in true lemmings (*Lemmus*) from the Eurasian Arctic / V. Fedorov, A. Goropashnaya, G. H. Jarrell [et al.] // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – Vol. 66. – P. 357–371.
- 77.** Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh [et al.] // Molecular Marine Biology and Biotechnology. – 1994. – Vol. 3. – № 5. – P. 294–299.
- 78.** Friese, H. Die arktischen Hymenoptera mit Ausschluss der Tenthrediniden / H. Friese // Fauna Arctica. Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen, mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördlichen Eismeer im Jahre 1889 / F. Römer, F. Schaudinn (Eds.). – 1902. – Vol. 2. – P. 439–500.
- 79.** Friese, H. Hymenoptera, Apidae / H. Friese // Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921 / O. Hultedahl (Ed.). – 1923. – № 14. – P. 3–9.
- 80.** Friese, H. Neue oder wenig bekannte Hummeln des Russischen Reiches (Hymenoptera) / H. Friese // Annuaire du Musée Zoologique de L'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg. – 1905. – Vol. 9. – P. 507–523.

- 81.** Gjershaug, J. O. Species status of *Bombus monticola* Smith (Hymenoptera: Apidae) supported by DNA barcoding / J. O. Gjershaug, A. Staverløkk, O. Kleven [et al.] // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3716. – № 3. – P. 431–440.
- 82.** Hajibabaei, M. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera / M. Hajibabaei, D. H. Janzen, J. M. Burns [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2006. – Vol. 103. – № 4. – P. 968–971.
- 83.** Hall, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
- 84.** Hebert, P. D. Counting animal species with DNA barcodes: Canadian insects / P. D. Hebert, S. Ratnasingham, E. V. Zakharov [et al.] // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2016. – Vol. 371. – № 1702. – P. 1–10.
- 85.** Heuglin, M. T. von. Reisen nach dem Nordpolarmeer in den Jahren 1870 und 1871 / M. T. von. Heuglin // *Beiträge zur Fauna, Flora und Geologie von Spitzbergen und Novaja Semlja* / M. T. von. Heuglin. – Braunschweig : Druck und Verlag von George Westermann, 1874. – Vol. VIII. – P. 1–352.
- 86.** Heydemann, B. Über die Bedeutung der “Formalinfallen” für die zoologische Landesforschung / B. Heydemann // *Faun. Mitt. Norddeutschland*. – 1956. – Bd. 6. – S. 19–24.
- 87.** Hoang, D. T. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation / D. T. Hoang, O. Chernomor, A. von Haeseler [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2017. – Vol. 35. – P. 518–522.
- 88.** Jovelin, R. Phylogenetic relationships within the polyopisthocotylean monogeneans (Platyhelminthes) inferred from partial 28S rDNA sequences / R. Jovelin, J. L. Justine // *International Journal for Parasitology*. – 2001. – Vol. 31. – № 4. – P. 393–401.

- 89.** Justiniano, R. Testing diversification models of endemic Philippine forest mice (*Apomys*) with nuclear phylogenies across elevational gradients reveals repeated colonization of isolated mountain ranges / R. Justiniano, J. J. Schenk, D. S. Balete [et al.] // *Journal of Biogeography*. – 2015. – Vol. 42. – P. 51–64.
- 90.** Koch, L. Arachniden aus Sibirien und Novaja Semlja eingesammelt von der schwedischen Expedition im Jahre 1875 / L. Koch // *Kongliga Svenska vetenskapsakademiens handlingar*. – 1879. – Bd. 16. – H. 5. – S. 1–136.
- 91.** Korn, M. Molecular phylogeny of the Notostraca / M. Korn, N. Rabet, H. V. Ghate [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2013. – Vol. 69. – № 3. – P. 1159–1171.
- 92.** Kullberg, J. Moths and butterflies (Insecta: Lepidoptera) of the Russian Arctic islands in the Barents Sea / J. Kullberg, B. Y. Filippov, V. M. Spitsyn [et al.] // *Polar Biology*. – 2018. – № 42. – P. 335–346.
- 93.** Kumar, S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // *Molecular Biology and Evolution*. – 2016. – Vol. 33. – P. 1870–1874.
- 94.** Kvie, K. S. Colonizing the High Arctic: Mitochondrial DNA Reveals Common Origin of Eurasian Archipelagic Reindeer (*Rangifer tarandus*) / K. S. Kvie, J. Heggenes, D. G. Anderson [et al.] // *PLoS ONE*. – 2016. – Vol. 11. – № 11. – P. 1–15.
- 95.** Lagerholm, V. K. On the origin of the Norwegian lemming / V. K. Lagerholm, E. Sandoval-Castellanos, D. Ehrich [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2014. – Vol. 23. – P. 2060–2071.
- 96.** Lagerholm, V. K. Run to the hills: gene flow among mountain areas leads to low genetic differentiation in the Norwegian lemming / V. K. Lagerholm, K. Norén, D. Ehrich [et al.] // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2017. – Vol. 121. – № 1. – P. 1–14.
- 97.** Lecocq, T. Scent of a break-up: phylogeography and reproductive trait divergences in the red-tailed bumblebee (*Bombus lapidarius*) / T. Lecocq,

- S. Dellicour, D. Michez [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2013. – Vol. 13. – № 263. – P. 1–17.
- 98.** Löbl, I. Catalogue of Palaearctic Coleoptera / I. Löbl, A. Smetana (Eds.). – Apollo Books : Stenstrup, 2003. – Vol. 1. – 818 p.
- 99.** Lobo, J. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans / J. Lobo, P. M. Costa, M. AL. Teixeira [et al.] // BMC Ecology. – 2013. – Vol. 13. – № 34. – P. 1–8.
- 100.** Løken, A. Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae) / A. Løken // Norsk Entomologisk Tidsskrift / A. Løken. – Norway : Universitetsforlaget, 1973. – Vol. 20. – № 1. – P. 1–218.
- 101.** Lopatin, A. V. A finding of a frozen mummy of a lemming (Rodentia, Cricetidae, *Lemmus*) in the Upper Pleistocene of Yakutia / A. V. Lopatin, N. G. Solomonov, N. V. Serdyuk [et al.] // Doklady Biological Sciences. – 2019. – Vol. 489. – P. 169–173.
- 102.** Luchetti, A. Mitochondrial genome diversity and evolution in Branchiopoda (Crustacea) / A. Luchetti, G. Forni, A. M. Skaist [et al.] // Zoological Letters. – 2019. – Vol. 5. – № 15. – P. 1–13.
- 103.** MacArthur, R. H. An equilibrium theory of insular zoogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson // Evolution. – 1963. – Vol. 17. – № 4. – P. 373–387.
- 104.** MacArthur, R. H. The theory of island biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson. – Princeton, NJ : Princeton Univ. Press, 1967. – 293 p.
- 105.** Makhrov, A. A. Resident and Anadromous Forms of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) from North-East Europe: An Example of High Ecological Variability without Speciation / A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, V. M. Spitsyn [et al.] // Doklady Biochemistry and Biophysics. – 2019. – Vol. 485. – P. 119–122.
- 106.** Mantovani, B. Molecular taxonomy and phylogeny of Italian *Lepidurus* taxa (Branchiopoda: Notostraca) / B. Mantovani, M. Cesari, F. Scanabissi // Italian Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 76. – № 4. – P. 358–365.

- 107.** Mathers, T. C. High lability of sexual system over 250 million years of evolution in morphologically conservative tadpole shrimps / T. C. Mathers, R. L. Hammond, R. A. Jenner [et al.] // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 13. – № 30. – P. 1–11.
- 108.** Miller, M. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees / M. Miller, W. Pfeiffer, T. Schwartz // 2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE). – New Orleans, LA : IEEE, 2010. – P. 1–8.
- 109.** Morten, K. J. Plecoptera / K. J. Morten // Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921 / O. Holtendahl (Ed.). – Kristiania : Det Norske Videnskaps-Akademi, 1923. – № 16. – P. 1–6.
- 110.** Nguyen, L.-T. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies / L.-T. Nguyen, H. A. Schmidt, A. von Haeseler [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2015. – Vol. 32. – P. 268–274.
- 111.** Odhner, N. H. Mollusca *Pisidium conventus* Clessin (*P. clessini* Surbeck, partum) / N. H. Odhner // Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921. – Kristiania : A. W. Broggers Bogtrykkeri, 1923. – № 6.
- 112.** Palkopoulou, E. Synchronous genetic turnovers across Western Eurasia in Late Pleistocene collared lemmings / E. Palkopoulou, M. Baca, N. I. Abramson [et al.] // *Global Change Biology*. – 2016. – Vol. 22. – № 5. – P. 1710–1721.
- 113.** Palumbi, S. R. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction / S. R. Palumbi // *Molecular Systematics* / D. M. Hillis, B. K. Mable, C. Moritz (Eds.). – Sunderland, MA : Sinauer, 1996. – P. 205–247.
- 114.** Panfilov, D. V. The keys for the species of Family Apidae – Bees / D. V. Panfilov // The keys for insects of the European part of USSR / G. S. Medvedev (Ed.). – Leningrad : Nauka, 1978. – Vol. 3. – № 1. – P. 508–519.
- 115.** Park, J. K. Sphaeriid and corbiculid clams represent separate heterodont bivalve radiations into freshwater environments / J. K. Park, D. Ó. Foighil // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2000. – Vol. 14. – № 1. – P. 75–88.

- 116.** Pedersen, B. V. European bumblebees (Hymenoptera: Bombini) – phylogenetic relationships inferred from DNA sequences / B. V. Pedersen // *Insect Systematics & Evolution*. – 2003. – Vol. 33. – № 4. – P. 361–386.
- 117.** Pittioni, B. Die borealpinen Hummeln und Schmarotzerhummeln (Hymen., Apidae, Bombinae). Teil 1 / B. Pittioni // *Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia*. – 1942. – Bd XV. – S. 155–218.
- 118.** Pittioni, B. Die borealpinen Hummeln und Schmarotzerhummeln (Hymen., Apidae, Bombinae). Teil 2 / B. Pittioni // *Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia*. – 1943. – Bd. XVI. – S. 1–78.
- 119.** Polaszek, A. (2015) Fauna Europaea: *Apis mellifera*. In: Mitroiu, M.-D. (2015) Fauna Europaea: Hymenoptera. Fauna Europaea version 2020.08, <https://fauna-eu.org>.
- 120.** Poppius, B. R. Die Coleopteren des arktischen Gebietes / B. R. Poppius // *Fauna Arctica*. – 1910. – Bd. 5. – S. 289–447.
- 121.** Potapov, G. S. An integrative taxonomic approach confirms the valid status of *Bombus glacialis*, an endemic bumblebee species of the High Arctic / G. S. Potapov, A. V. Kondakov, V. M. Spitsyn [et al.] // *Polar Biology*. – 2018. – Vol. 41. – P. 629–642.
- 122.** Potapov, G. S. Pollinators on the polar edge of the Ecumene: taxonomy, phylogeography, and ecology of bumble bees from Novaya Zemlya / G. S. Potapov, A. V. Kondakov, B. Yu. Filippov [et al.] // *ZooKeys*. – 2019. – Vol. 866. – P. 85–115.
- 123.** Potapov, G. S. The last refugia for a polar relict pollinator: Isolates of *Bombus glacialis* on Novaya Zemlya and Wrangel Island indicate its broader former range in the Pleistocene / G. S. Potapov, M. V. Berezin, Yu. S. Kolosova [et al.] // *Polar Biology*. – 2021. – Vol. 44. – P. 1691–1709.
- 124.** Rambaut, A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 / A. Rambaut, A. J. Drummond, D. Xie [et al.] // *Systematic Biology*. – 2018. – Vol. 67. – P. 901–904.

- 125.** Rasmont, P. Atlas of the European Bees: genus *Bombus* / P. Rasmont, S. Iserbyt. – [2010–2014] // Atlas Hymenoptera. – URL: <http://www.atlashymenoptera.net/page.aspx?id=169> (accessed: 16.10.2019).
- 126.** Rasmont, P. Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees / P. Rasmont, M. Franzén, T. Lecocq [et al.] // *BioRisk*. – 2015. – Vol. 10. – P. 1–246.
- 127.** Rebel, H. Lepidoptera von Novaja Semlja / H. Rebel // Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921. – 1923. – № 7. – P. 1–15.
- 128.** Robinson, G. S. The preparation of slides of Lepidoptera genitalia with special reference to the Microlepidoptera / G. S. Robinson // *Entomologist's Gazette*. – 1976. – Vol. 27. – P. 127–132.
- 129.** Ronquist, F. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space / F. Ronquist, M. Teslenko, P. van der Mark [et al.] // *Systematic Biology*. – 2012. – Vol. 61. – P. 539–542.
- 130.** Sambrook, J. Molecular cloning. A laboratory manual. Vol. 1 / J. Sambrook, D. W. Russel. – New York : Cold Spring Harbor Laboratory, 2001. – 630 p.
- 131.** Sars, G. O. An account of the Crustacea of Norway. Vol. IX: Ostracoda / G. O. Sars. – Bergen : The Bergen Museum, 1925
- 132.** Schauff, M. E. Collecting and preserving insects and mites: techniques and tools / M. E. Schauff (Ed.) ; Systematic Entomology Laboratory, USDA, National Museum of Natural History. – Beltsville, MD : Systematic Entomology Laboratory, USDA ; Washington, DC : National Museum of Natural History, [2001?]. – 69 p.
- 133.** Schenk, J. J. Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents / J. J. Schenk, K. C. Rowe, S. J. Stepan // *Systematic Biology*. – 2013. – Vol. 62. – P. 837–864.
- 134.** Schmidt, S. DNA barcoding largely supports 250 years of classical taxonomy: identifications for Central European bees (Hymenoptera, Apoidea partim) / S. Schmidt, C. Schmid-Egger, J. Moriniere [et al.] // *Molecular Ecology Resources*. – 2015. – Vol. 15. – № 4. – P. 985–1000.

- 135.** Simon, C. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers / C. Simon, F. Frati, A. Beckenbach [et al.] // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1994. – Vol. 87. – P. 651–701.
- 136.** Skorikov, A. S. Die grönländischen Hummeln im Aspekte der Zirkumpolarfauna / A. S. Skorikov // *Særtryk af Entomologiske Meddelelser*. – 1937. – № 20. – P. 37–64.
- 137.** Skuhrawy, V. Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer / V. Skuhrawy // *Beiträge zur Entomologie*. – 1956. – Bd. 6. – Nr. 3/4. – S. 285–287.
- 138.** Sparre-Schneider, J. Hymenoptera aculeata im arktischen Norwegen / J. Sparre-Schneider // *Tromsø Museums Aarshefter*. – 1909. – Vol. 29. – P. 81–160.
- 139.** Spitsyn, V. M. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia / V. M. Spitsyn, I. N. Bolotov, A. V. Kondakov [et al.] // *Ecologica Montenegrina*. – 2021b. – Vol. 40. – P. 93–117.
- 140.** Spitsyn, V. M. An updated annotated list of birds of the Novaya Zemlya archipelago / V. M. Spitsyn, P. M. Glazov, V. V. Anufriev [et al.] // *Biharean Biologist*. – 2020. – Vol. 14. – № 2. – P. 98–104.
- 141.** Spitsyn, V. M. Annotated list of bird species of the Malye Karmakuly Polar Station, Yuzhny Island of Novaya Zemlya / V. M. Spitsyn, S. R. Rozenfeld, N. I. Bolotov // *Biharean Biologist*. – 2018. – Vol. 12. – № 1. – P. 21–26.
- 142.** Spitsyn, V. M. Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia / V. M. Spitsyn, A. V. Kondakov, E. Froufe [et al.] // *Ecologica Montenegrina*. – 2021c. – Vol. 40. – P. 133–139.
- 143.** Spitsyn, V. M. First record of *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758) from Novaya Zemlya, Russian Arctic / V. M. Spitsyn, N. I. Bolotov // *Check List*. – 2020. – Vol. 16. – № 1. – P. 59–61.
- 144.** Spitsyn, V. M. First record of the genus *Aethalida* Walker, 1865 (Lepidoptera: Erebidae: Arctiinae) from Flores Island, East Nusa Tenggara, Indonesia /

V. M. Spitsyn, I. N. Bolotov, M. Y. Gofarov [et al.] // *Ecologica Montenegrina*. – 2016. – Vol. 6. – P. 56–60.

145. Spitsyn, V. M. Life in the extreme environment: Structure and species richness of bird assemblages on Yuzhny Island of Novaya Zemlya, Russia / V. M. Spitsyn, Y. E. Kogut, I. N. Bolotov // *Ecologica Montenegrina*. – 2021a. – Vol. 39. – P. 46–58.

146. Spitsyn, V. M. New records of moths (Lepidoptera) from Novaya Zemlya, Arctic Russia, with a supplement of DNA barcoding data // V. M. Spitsyn, A. V. Kondakov, A. A. Tomilova [et al.] // *Russian Entomological Journal*. – 2021d. – Vol. 30. – № 2. – P. 178–181.

147. Stahlhut, J. K. DNA barcoding reveals diversity of hymenoptera and the dominance of parasitoids in a sub-arctic environment / J. K. Stahlhut, J. Fernandez-Triana, S. J. Adamowicz [et al.] // *BMC Ecology*. – 2013. – Vol. 13. – № 2. – P. 1–13.

148. Steppan, S. J. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates / S. J. Steppan, J. J. Schenk // *PLoS ONE*. – 2017. – Vol. 12. – № 8. – P. 1–31.

149. Steyskal, G. C. Insects and mites: techniques for collection and preservation / G. C. Steyskal, W. L. Murphy, E. M. Hoover (Eds.). – Washington, DC : U.S. Dept. of Agriculture, 1986. – № 1443. – 103 p.

150. Strøm, H. Seabird Censuses on Novaya Zemlya 1994 / H. Strøm, I. J. Øien, J. Opheim [et al.] // *Norwegian Ornithological Society Report*. – 1994. – Vol. 2. – P. 1–38.

151. Svendsen, J. I. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia / J. I. Svendsen, H. Alexanderson, V. I. Astakhov [et al.] // *Quaternary Science Reviews*. – 2004. – Vol. 23. – № 11–13. – P. 1229–1271.

152. Svensson, B. G. *Pyrobombus lapponicus* auct., in Europe recognized as two species: *P. lapponicus* (Fabricius, 1793) and *P. monticola* (Smith, 1849)

- (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae) / B. G. Svensson // *Entomologica Scandinavica*. – 1979. – Vol. 10. – P. 275–296.
- 153.** Tanasevitch, A. V. Spiders (Aranei) of the Novaya Zemlya Archipelago and the Vaygach Island, Russia / A. V. Tanasevitch // *Arthropoda Selecta*. – 2017. – Vol. 26. – № 2. – P. 145–153.
- 154.** Trifinopoulos, J. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis / J. Trifinopoulos, L. T. Nguyen, A. von Haeseler [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 2016. – Vol. 44. – № W1. – P. W232– W235.
- 155.** Ulmer, G. Ephemeropteren und Trichopteran von Novaya Zemlya / G. Ulmer // *Norw. Nov. Zemlya Exp. 1921* / O. Holtendahl (Ed.). – № 29. – Kristiania : Det norske videnskaps-akademi, 1925. – P. 1–4.
- 156.** Vekhoff, N. V. Large branchiopod Crustacea (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata) of the Barents Region of Russia / N. V. Vekhoff // *Hydrobiologia*. – 1997. – Vol. 359. – P. 69–74.
- 157.** Villesen, P. FaBox: an online toolbox for fasta sequences / P. Villesen // *Molecular Ecology Notes*. – 2007. – Vol. 7. – № 6. – P. 965–968.
- 158.** Wallace, A. R. On the zoological geography of the Malay Archipelago / A. R. Wallace // *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology*. – 1860. – Vol. 4. – P. 172–184.
- 159.** Wallace, A. R. XLV.—On the natural history of the Aru Islands / A. R. Wallace // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1857. – Vol. 20. – № 121. – P. 473–485.
- 160.** Wallace, A. R. XVIII.—On the law which has regulated the introduction of new species / A. R. Wallace // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1855. – Vol. 16. – № 93. – P. 184–196.
- 161.** White, L. R. Molecular genetic identification tools for the unionids of French Creek, Pennsylvania / L. R. White, B. A. McPheron, J. R. Stauffer Jr. // *Malacologia*. – 1996. – Vol. 38. – P. 181–202.

- 162.** Williams, P. H. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*) / P. H. Williams, S. A. Cameron, H. M. Hines // *Apidologie*. – 2008. – Vol. 39. – P. 46–74.
- 163.** Wilson, D. E. Handbook of the Mammals of the World. Volume 4: Sea Mammals / D. E. Wilson, R. A. Mittermeier (Eds.). – Barcelona : Lynx Edicions, 2014. – 614 p.
- 164.** Wilson, D. E. Handbook of the Mammals of the World. Volume 7: Rodents II / D. E. Wilson, T. E. Lacher, R. A. Mittermeier (Eds.). – Barcelona : Lynx Edicions, 2017. – 1008 p.
- 165.** Wilson, D. E. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference / D. E. Wilson, D. M. Reeder (Eds.). – 3rd ed. – Johns Hopkins University Press : Baltimore, MD, 2005. – 2142 p.
- 166.** Wirta, H. Establishing a community-wide DNA barcode library as a new tool for arctic research / H. Wirta, G. Varkonyi, C. Rasmussen [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2015. – Vol. 16. – № 3. – P. 809–822.
- 167.** Yunakov, N. N. A review of the weevil subgenus *Metaphyllobius* Smirnov (Coleoptera, Curculionidae, Entiminae) from eastern Europe and Siberia / N. N. Yunakov, B. A. Korotyaev // *Entomological Review*. – 2007. – Vol. 87. – P. 1045–1059.
- 168.** Yurtsev, B. A. Floristic division of the Arctic / B. A. Yurtsev // *Journal of Vegetation Science*. – 1994. – Vol. 5. – P. 765–776.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Справка о внедрении результатов диссертационного исследования

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова»
ВЫСШАЯ ШКОЛА ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК И ТЕХНОЛОГИЙ

тел.: 8(8182) 21-61-00, доб. 2210
e-mail: s.lukina@narfu.ru

<http://www.narfu.ru>
наб. Северной Двины, д. 17,
г. Архангельск, 163002

26.01.2022 № 00-26/490

на № _____ от _____

Справка

О внедрении в учебный процесс на кафедре биологии, экологии и биотехнологии Высшей школы естественных наук и технологий результатов кандидатской диссертации Спицына Виталия Михайловича «Состав и пути формирования фауны архипелага Новая Земля (на примере модельных групп): комплексный анализ с применением молекулярно-генетических методов».

Собранная при проведении исследований по теме диссертации коллекция беспозвоночных и позвоночных животных используется на лабораторных занятиях по дисциплине «Зоология». Полученные в ходе выполнения диссертации данные по фауне и биогеографии архипелага Новая Земля используются в лекционных курсах дисциплин «Биологические исследования в Арктике» и «Разнообразие и экология водных животных в Арктике».

Директор ВШЕНиТ



S.F. Lukina

С.Ф.Лукина

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

**Аннотированный перечень основных групп животных
архипелага Новая Земля****Класс малощитинковые черви – Oligochaeta**

[Макарова, Колесникова, 2019]

Отряд Harlotaxida Brinkhurst, 1971

Семейство Lumbricidae Rafinesque-Schmaltz, 1815

1. *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)

Класс жаброногие – Branchiopoda[Vekhoff, 1997; Вехов, 1998, 2000; Coulson et al., 2014; Bepalaya et al., 2021;
наши неопубликованные данные]**Отряд Anostraca G. O. Sars, 1867**

Семейство Branchinectidae Daday, 1910

1. *Branchinecta paludosa* (O. F. Müller, 1788)

Семейство Chirocephalidae Daday de Dées, 1910

2. *Polyartemia forcipata* Fischer, 1851
3. *Artemiopsis bungei plovornini* Jaschnov, 1925
4. *Branchinectella media* (Schmankewitsch, 1873)

Отряд Notostraca G. O. Sars, 1867

Семейство Triopsidae Keilhack, 1909

5. *Lepidurus glacialis* Packard, 1883
6. *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776)

Отряд Spinicaudata Linder, 1945

Семейство Cyzicidae Stebbing, 1910

7. *Caenestheria propinqua* (Sars, 1901)
8. *Caenestheria sahlbergi* (Simon, 1886)

Отряд Cladocera Latreille, 1829

Семейство Chydoridae Stebbing, 1902

9. *Alona guttata* G.O. Sars, 186210. *Coronatella rectangula* (G.O. Sars, 1862)

Семейство Bosminidae Baird, 1845

11. *Bosmina obtusirostris* G.O. Sars, 1862

Семейство Eurycercidae Kurz, 1875

12. *Camptocercus fennicus* Stenroos, 1898

Семейство Chydoridae Stebbing, 1902

13. *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785)14. *Eurycercus glacialis* Lilljeborg, 188715. *Tretocephala ambigua* (Lilljeborg, 1900)

Семейство Daphniidae Straus, 1820

16. *Daphnia middendorffiana* Fischer, 185117. *Daphnia longiremis* G.O. Sars, 186218. *Daphnia pulex* Leydig, 1860

Семейство Macrotrichidae Norman and Brady 1867

19. *Macrothrix hirsuticornis* Norman & Brady, 1867**Класс Максиллоподы – Maxillopoda**

[Вехов, 1997, 1998, 2000; Coulson et al., 2014; Bespalaya et al., 2021]

Отряд Calanoida Sars, 1903

Семейство Diaptomidae Baird, 1850

1. *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel, 1885)2. *Diaptomus glacialis* Lilljeborg, 18893. *Mixodiaptomus theeli* (Lilljeborg, 1889)

Семейство Temoridae Giesbrecht, 1893

4. *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880)5. *Eurytemora raboti* Richard, 1897

6. *Hetercope borealis* (Fischer, 1851)

Семейство Centropagidae Giesbrecht, 1893

7. *Limnocalanus grimaldii macrurus* G.O. Sars, 1863

Отряд Cyclopoida Burmeister, 1834

Семейство Cyclopidae Rafinesque, 1815

8. *Acanthocyclops capillatus* (G.O. Sars, 1863)

9. *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853)

10. *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820)

11. *Cyclops abyssorum* G.O. Sars, 1863

12. *Cyclops scutifer* G.O. Sars, 1863

13. *Cyclops strenuus* Fischer, 1851

14. *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875

15. *Diacyclops crassicaudis* (G.O. Sars, 1863)

16. *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851)

17. *Eucyclops speratus* (Lilljeborg, 1901)

Отряд Harpacticoida G. O. Sars, 1903

Семейство Canthcamptidae G. O. Sars, 1906

18. *Attheyella nordenskjoldi* (Lilljeborg, 1902)

19. *Canthocamptus glacialis* Lilljeborg, 1902

20. *Canthocamptus staphylinus* (Jurine, 1820)

21. *Mesochra lilljeborgi* Boeck, 1864

22. *Moraria schmeili* Van Douwe, 1903

Семейство Ameiridae Boeck, 1865

23. *Nitocra typica* Boeck, 1864

Семейство Tachidiidae Sars G.O., 1909

24. *Microarthridion littorale* (Poppe, 1881)

25. *Tachidius longicornis* Olofsson, 1918

Класс Остракоды – Ostracoda

[Aim, 1914; Sars, 1925; Вехов, 1997, 1998, 2000; Семенова, 2003,
Bespalaya et al., 2021]

Отряд Podocopida Sars, 1866

Семейство Cyprididae Baird, 1845

1. *Tonnacypris glacialis* (G.O. Sars, 1890)
2. *Eucypris pigra* (Fischer, 1851)

Семейство Limnocytheridae Klie, 1938

3. *Leucocythere mirabilis* Kaufmann, 1892
4. *Leucocythere* sp.
5. *Limnocytherina sanctipatricii* Negadaev-Nikonov, 1967
6. *Limnocythere inopinata* (Baird, 1843)

Семейство Candonidae Kaufmann, 1900

7. *Candona candida* Baird, 1845
8. *Candona lapponica arctica* Alm, 1914
9. *Candona rectangula* Alm, 1914
10. *Candona sibirica* G.W. Muller, 1912
11. *Fabaeformiscandona groenlandica* (Brehm, 1911)
12. *Fabaeformiscandona pedata* Alm, 1914
13. *Fabaeformiscandona acuminata* (Fischer, 1851)

Семейство Cyprididae Baird, 1845

14. *Cypridocypsis vidua* (O.F. Muller, 1776)
15. *Cyclocypris globosa* (Sars, 1863)
16. *Cyclocypris ovum* (Jurine, 1820)
17. *Cyclocypris laevis* (O.F. Muller, 1776)
18. *Cyclocypris serena* (Koch, 1838)
19. *Cypridopsis* sp.1
20. *Cyclocypris* sp.2
21. *Cypria* sp.

22. *Cyprois marginata* (Straus, 1821)**Класс высшие раки – Malacostraca**

[Bespalaya et al., 2021]

Отряд Amphipoda Latreille, 1816

Семейство Pontoporeiidae Dana, 1853

1. *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855)

Класс Паукообразные – Arachnida

[Tanasevitch, 2017]

Отряд Araneae Clerck, 1757

Семейство Linyphiidae Blackwall, 1859

1. *Agyneta nigripes* (Simon, 1884)
2. *Agyneta similis* (Kulczyński, 1926)
3. *Arcterigone pilifrons* (L. Koch, 1879)
4. *Diplocephalus barbiger* (Roewer, 1955)
5. *Erigone arctica palaeartica* Braendegaard, 1934
6. *Erigone arctica* Chamberlin et Ivie, 1947
7. *Erigone psychrophila* Thorell, 1872
8. *Erigone remota* L. Koch, 1869
9. *Erigone tirolensis* L. Koch, 1872
10. *Gibothorax tchernovi* Eskov, 1989
11. *Halorates boreus* (L. Koch, 1879)
12. *Halorates holmgreni* (Thorell, 1871)
13. *Halorates spetsbergensis* (Thorell, 1872)
14. *Hilaira glacialis* (Thorell, 1871)
15. *Hilaira nivalis* Holm, 1937
16. *Hilaira proletaria* (L. Koch, 1879)
17. *Hybauchenidium aquilonare* (L. Koch, 1879)

18. *Masikia indistincta* (Kulczyński, 1908)

19. *Mughiphantes sobrius* (Thorell, 1871)

20. *Oreoneta leviceps* (L. Koch, 1879)

Семейство Theridiidae Sundevall, 1833

21. *Thymoites oleatus* (L. Koch, 1879)

Класс насекомые – Insecta (без двукрылых, вшей и пухоедов)

[Якобсон, 1898; Poppius, 1910; Morten, 1923; Ulmer, 1925; Potapov et al., 2019; Coulson et al., 2014; Jong, 2011; Yunakov, Korotyayev, 2007; Kullberg et al., 2018;

Зиновьева, 2020; Vespalya et al., 2021; Bolotov et al., 2021 a, b; наши

неопубликованные данные]

Отряд Ephemeroptera Hyatt et Arms, 1891

Семейство Baetidae Leach, 1815

1. *Acentrella lapponica* Bengtsson, 1912

Отряд Plecoptera Burmeister, 1839

Семейство Capniidae Banks, 1900

2. *Capnia vidua* (Klapalek, 1904)

3. *Capnia zaicevi* (Klapalek, 1914)

Семейство Nemouridae Newman, 1853

4. *Nemoura arctica* Esben-Petersen, 1910

Отряд Hymenoptera Linnaeus, 1758 (без Tenthredinidae, Braconidae и Ichneumonidae)

Семейство Apidae Latreille, 1802

5. *Bombus hyperboreus* Schönherr, 1809,

6. *Bombus pyrrhopygus* Friese, 1902

7. *Bombus glacialis* Friese, 1902

8. *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (случайный мигрант)

Отряд Coleoptera Linnaeus, 1758 (без Staphylinidae)

Семейство Dytiscidae Latreille, 1802

9. *Hydroporus acutangulus* Thomson, 1856

10. *Agabus moestus* (Curtis, 1835) = *Agabus nigripalis* J. Sahlberg, 1880
(Якобсон, 1898)

Семейство Cucujidae Latreille, 1802

11. *Pediacus fuscus* (Erichson, 1845)

Семейство Tenebrionidae Latreille, 1802

12. *Upis ceramboides* (Linnaeus, 1758)

Семейство Chrysomelidae Latreille, 1802

13. *Chrysolina septentrionalis* (Menetries, 1851) (типовое местообитание
Новая Земля)

14. *Hydrothassa hannoverana* (Fabricius, 1775)

Семейство Curculionidae Latreille, 1802

15. *Phyllobius pomaceus* Gyllenhal, 1834

Семейство Carabidae Latreille, 1802

16. *Nebria nivalis* Paykull, 1798

17. *Nebria rufescens* (Strom, 1768)

18. *Bembidion hasti* Sahlberg, 1827

19. *Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758)

20. *Pterostichus ventricosus* Eschscholtz 1823

21. *Pterostichus brevicornis* (Kirby, 1837)

22. *Pterostichus haematopus* (Dejean, 1831)

23. *Pterostichus* (*Cryobius*) sp.

24. *Curtonotus alpinus* (Paykull, 1790)

Отряд Hemiptera (без Aphididae)

Семейство Saldidae Amyot et Serville, 1843

25. *Chiloxanthus stellatus* (Curtis, 1835)

Отряд Siphonaptera Latreille, 1825

Семейство Ceratophyllidae Dampf, 1908

26. *Mioctenopsylla arctica* Rothschild, 1922

Отряд Trichoptera Kirby, 1813

Семейство Apataniidae Wallengren, 1886

27. *Apatania zonella* Zetterstedt, 1840

Отряд Lepidoptera Linnaeus, 1758

Семейство Plutellidae Guenee, 1845

28. *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758)

29. *Plutella polaris* Stainton & Zeller in Stainton, 1880

30. *Plutella mariae* Rebel, 1923

Семейство Tortricidae Latreille, 1803

31. *Argyroploce mengelana* (Fernald, 1894)

32. *Argyroploce aquilonana* Karvonen, 1932

33. *Argyroploce noricana* (Herrich-Schäffer, 1851)

34. *Epinotia tedella* (Clerck, 1759)

35. *Gypsonoma parryana* (Curtis, 1835)

Семейство Gelechiidae Stainton, 1854

36. *Bryotropha galbanella* (Zeller, 1839)

37. *Chionodes nubilella* (Zetterstedt, 1839)

Семейство Pterophoridae Latreille, 1802

38. *Platyptilia calodactyla* (Denis & Schiffermüller, 1775)

Семейство Pyralidae Latreille, 1802

39. *Udea alaskalis* (Gibson, 1920)

40. *Udea* cf. *cacuminicola* Munroe, 1966

Семейство Pieridae Duponchel, 1835

41. *Colias tyche werdandi* Zetterstedt, 1840

Семейство Nymphalidae Rafinesque, 1815

42. *Nymphalis xanthomelas* (Esper, [1781])

43. *Boloria chariclea* (Schneider, 1794)

44. *Boloria polaris* (Boisduval, 1828)

45. *Boloria frigga* (Thunberg, 1791)

46. *Boloria improba* (Butler, 1877)

47. *Erebia disa* (Thunberg, 1791)

48. *Erebia fasciata* Butler, 1868

Семейство Geometridae Leach, 1815

49. *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860

50. *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870)

51. *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891)

52. *Psychophora sabini* Kirby, 1824

53. *Psychophora cinderella* Viidalepp, 2001

Семейство Erebidae Leach, 1815

54. *Arctia tundrana* (Tshistjakov, 1990)

55. *Arctia lapponica* (Thunberg, 1791)

Семейство Noctuidae Latreille, 1809

56. *Apamea lateritia* (Hufnagel, 1766)

57. *Polia richardsoni* (Curtis, 1834)

58. *Lasionycta staudingeri* (Aurivillius, 1891)

59. *Xestia quieta* (Hübner, 1813)

60. *Xestia lyngei* (Rebel, 1923)

61. *Xestia liquidaria* (Eversmann, 1848)

62. *Xestia aequaeva* (Benjamin, 1934)

63. *Xestia thula* (Lafontaine & Kononenko, 1983)

Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia

[Odhner, 1923; Sidorov, 1925; Bessalaya et al., 2017, 2021; Соколова и др., 2019]

Отряд Sphaeriida Deshayes, 1855

Семейство Sphaeriidae Deshayes, 1855

1. *Euglesa globularis* (Clessin in Westerlund, 1873)

2. *Euglesa waldeni* (Kuiper, 1975)

3. *Odhneripisidium conventus* (Clessin, 1877)**Класс лучеперые рыбы – Actinopterygii**

[Калюжный и др., 1990; Bolshakova, Bolshakov, 2018]

Отряд Salmoniformes Bleeker, 1859

Семейство Salmonidae G. Cuvier, 1816

1. *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758)
2. *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (интродуцированный вид)

Отряд Scorpaeniformes Greenwood et al., 1966

Семейство Gasterosteidae Bonaparte, 1831

3. *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758

Класс птицы – Aves

[Калякин, 1993, 1999, 2001; Покровская, Тертицкий, 1993; Strøm et al., 1994; Успенский, 1998; Мискевич и др., 2011; Спицын, 2015, 2018; Спицын и др., 2016; Розенфельд, Спицын, 2017; Тихонов, 2009; Тертицкий, Покровская, 2011; Anker Nilssen et al., 2000; Хахин, 2000; Редькин, 2013; Spitsyn et al., 2018, 2020, 2021a]

Отряд Gaviiformes Wetmore & Miller, 1926

Семейство Gaviidae Coues, 1903

1. *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763) – гнездится. Малочисленный.
2. *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.
3. *Gavia immer* (Brünnich, 1764) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.
4. *Gavia adamsii* (J.E. Gray, 1859) – гнездится. Редкий.

Отряд Procellariiformes Fürbringer, 1888

Семейство Procellariidae Leach, 1820

5. *Fulmarus glacialis* (Linnaeus, 1761) – гнездится. Обычный на морских побережьях.

Отряд Suliformes Sharpe, 1891

Семейство Sulidae Reichenbach, 1849

6. *Morus bassanus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Семейство Phalacrocoracidae Reichenbach, 1850

7. *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Отряд Anseriformes Wagler, 1831

Семейство Anatidae Leach, 1820

8. *Branta canadensis* (Linnaeus, 1758) – залетный.

9. *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803) – гнездится. Массовый на Южном острове.

10a. *Branta bernicla hrota* (O. F. Müller, 1776) – вероятно-гнездящийся на Северном острове. Редкий.

10b. *Branta bernicla bernicla* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.

11. *Branta ruficollis* (Pallas, 1769) – залетный.

12. *Anser albifrons* (Scopoli, 1769) – гнездится. В изученных областях малочисленный.

13. *Anser erythropus* (Linnaeus, 1758) – залетный. Был отмечен единственный случай гнездования.

14a. *Anser fabalis rossicus* Buturlin, 1933 – гнездится. Массовый на Южном острове.

14b. *Anser fabalis fabalis* (Latham, 1787) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.

15. *Anser caerulescens* (Linnaeus, 1758) – залетный. Был отмечен единственный случай гнездования.

16. *Anser brachyrhynchus* Baillon, 1834 – залетный. Был отмечен единственный случай гнездования.

17. *Cygnus olor* (Gmelin, 1789) – залетный.
18. *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Был отмечен единичный случай гнездования. Редкий.
19. *Cygnus bewickii* Yarrell, 1838 – гнездится. Малочисленный.
20. *Anas crecca* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.
21. *Anas penelope* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.
22. *Aythya marila* (Linnaeus, 1761) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.
23. *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758) – залетный.
24. *Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Численность подвержена сильным колебаниям.
25. *Bucephala islandica* (Gmelin, 1789) – залетный.
26. *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный в подходящих биотопах.
27. *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.
28. *Polysticta stelleri* (Pallas, 1769) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Имеются единичный случай гнездования. Малочисленный.
29. *Melanitta nigra* (Linnaeus, 1758) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.
30. *Melanitta fusca* (Linnaeus, 1758) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.
31. *Mergus serrator* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.
32. *Mergus merganser* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.

Отряд Accipitriformes Vieillot, 1816

Семейство Accipitridae Vieillot, 1816

33. *Accipiter gentilis* (Linnaeus, 1758) – залетный.

34. *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763) – гнездится. Обычный.

35. *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758) – вид обитал на архипелаге в 19 веке.

36. *Haliaeetus albicilla* (Linnaeus, 1758) – гнездовой статус неизвестен. Редкий.

Отряд Falconiformes Leach, 1820

Семейство Falconidae Leach, 1820

37. *Falco rusticolus* Linnaeus, 1758 – вид обитал на архипелаге в 19 веке.

38. *Falco peregrinus* Tunstall, 1771 – гнездится. Редкий.

39. *Falco columbarius* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.

Отряд Galliformes Temminck, 1820

Семейство Phasianidae Horsfield, 1821

40. *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758) – вероятно гнездящийся. Редкий.

41. *Lagopus muta* (Montin, 1776) – гнездится. Редкий.

Отряд Gruiformes Bonaparte, 1854

Семейство Gruidae Vigors, 1825

42. *Grus grus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Отряд Charadriiformes Huxley, 1867

Семейство Charadriidae Leach, 1820

43. *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.

44. *Pluvialis fulva* (Gmelin, 1789) – залетный.

45. *Pluvialis apricaria* (Linnaeus, 1758) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.

46. *Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758 – гнездится. Массовый.

47. *Eudromias morinellus* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.

Семейство Haematopodidae Bonaparte, 1838

48. *Haematopus ostralegus* Linnaeus, 1758 – залетный.

Семейство Scolopacidae Rafinesque, 1815

49. *Arenaria interpres* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный.

50. *Tringa erythropus* (Pallas, 1764) – залетный.

51. *Phalaropus fulicarius* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный, обычный в подходящих биотопах.

52. *Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758) – спорадически гнездящийся. Малочисленный.

53. *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758) – вероятно гнездящийся. Малочисленный.

54. *Calidris minuta* (Leisler, 1812) – гнездится. Обычный.

55. *Calidris temminckii* (Leisler, 1812) – гнездится. Малочисленный.

56. *Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.

57. *Calidris alpina* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычен в южной части Южного острова.

58. *Calidris maritima* (Brünnich, 1764) – гнездится. Обычный.

59. *Calidris canutus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

60. *Calidris alba* (Pallas, 1764) – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Отмечено разовое гнездование. Редкий.

61. *Limicola falcinellus* (Pontoppidan, 1763) – залетный.

62. *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758) – залетный.

63. *Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

64. *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Семейство Stercorariidae Gray, 1871

65. *Stercorarius skua* Brünnich, 1764 – гнездится. Малочисленный.

66. *Stercorarius pomarinus* (Temminck, 1815) – гнездится. Обычный, массовый в некоторых областях.

67. *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный, возможны резкие колебания численности.

68. *Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819 – гнездится. Обычный, массовый в некоторых областях.

Семейство Laridae Vigors, 1825

69. *Larus fuscus* Linnaeus, 1758 – залетный.

70. *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Отмечено разовое гнездование.

71. *Larus heuglini* Bree, 1876 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Малочисленный.

72. *Larus glaucoides* Meyer, 1822 – гнездится. Редкий.

73. *Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767 – гнездится. Обычный, массовый в некоторых областях.

74. *Larus marinus* Linnaeus, 1758 – гнездится. Малочисленный.

75. *Larus canus* Linnaeus, 1758 – залетный.

76. *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Массовый.

77. *Rhodostethia rosea* (MacGillivray, 1824) – залетный.

78. *Pagophila eburnea* (Phipps, 1774) – гнездится. Редкий.

79. *Sterna paradisaea* Pontoppidan, 1763 – гнездится. Обычный, массовый в некоторых областях.

Семейство Alcidae Leach, 1820

80. *Alle alle* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный в некоторых областях.

81. *Alca torda* Linnaeus, 1758 – Новая Земля не является гнездовой частью ареала. Редкий.

82. *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763) – гнездится. Редкий.

83. *Uria lomvia* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Массовый.

84. *Cerphus grylle* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный, массовый в некоторых районах.

85. *Fratercula arctica* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.

Отряд Strigiformes Wagler, 1830

Семейство Strigidae Vigors, 1825

86. *Bubo scandiaca* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный, популяция подвержена сильным колебаниям численности.

87. *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763) – залетный. Отмечено разовое гнездование.

Отряд Apodiformes Peters, 1940

Семейство Apodidae Hartert, 1897

88. *Apus apus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Отряд Coraciiformes Forbes, 1884

Семейство Coraciidae Vigors, 1825

89. *Coracias garrulus* Linnaeus, 1758 – залетный.

Отряд Passeriformes Linnaeus, 1758

Семейство Hirundinidae Vigors, 1825

90. *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758 – залетный.

Семейство Alaudidae Vigors, 1825

91. *Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Массовый.

Семейство Motacillidae Horsfield, 1821

92. *Anthus pratensis* (Linnaeus, 1758) – вероятно гнездящийся. Редкий.

93. *Anthus cervinus* (Pallas, 1811) – вероятно гнездящийся. Малочисленный.

94. *Motacilla tschutschensis* J. F. Gmelin, 1789 – залетный.

95. *Motacilla citreola* Pallas, 1776 – залетный.

96. *Motacilla alba* Linnaeus, 1758 – гнездится. Малочисленный, обычный в некоторых районах Южного острова.

Семейство Sturnidae Rafinesque, 1815

97. *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758 – залетный.

Семейство Corvidae Vigors, 1825

98. *Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758) – залетный.

99. *Pica pica* (Linnaeus, 1758) – залетный.

100. *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758 – залетный.

101. *Corvus cornix* Linnaeus, 1758 – залетный.

102. *Corvus corax* Linnaeus, 1758 – залетный.

Семейство Muscicapidae Vigors, 1825

103. *Ficedula parva* (Pallas, 1764) – залетный.

104. *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) – залетный.

105. *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Малочисленный.

Семейство Turdidae (Rafinesque, 1815)

106. *Turdus iliacus* Linnaeus, 1766– залетный.

Семейство Passeridae Illiger, 1811

107. *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758) – залетный.

Семейство Fringillidae Leach, 1820

108. *Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758) – вероятно гнездящийся. Редкий.

109. *Acanthis hornemanni* (Holbøll, 1843) – гнездится. Редкий.

Семейство Calcariidae Ridgway, 1901

110. *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Обычный.

111. *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758) – гнездится. Массовый.

Класс млекопитающие – Mammalia

[Калякин, 1993; Wilson, Mittermeier, 2014; Kvie et al., 2016; Spitsyn, Bolotov, 2020; Spitsyn et al., 2021 b, c]

Отряд Rodentia Bowdich, 1821

Семейство Cricetidae Fischer-Waldheim, 1817

1. *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021

2. *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841

Отряд Lagomorpha Brandt, 1855

Семейство Leporidae Fischer, 1817

3. *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758)

Отряд Artiodactyla Owen, 1848

Семейство Cervidae Goldfuss, 1820

4. *Rangifer tarandus tarandus* (Linnaeus, 1758) = *Rangifer tarandus pearsoni* Lydekker, 1902

Отряд Carnivora Bowdich, 1821

Семейство Canidae G. Fischer, 1817

5. *Vulpes lagopus* (Linnaeus, 1758)

6. *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 (вид обитал в 19 веке)

7. *Canis lupus* Linnaeus, 1758 (вид обитал в 19 веке)

8. *Canis familiaris* Linnaeus, 1758

Семейство Ursidae Fischer-Waldheim, 1817

9. *Ursus maritimus* Phipps, 1774

Семейство Mustelidae Fischer-waldheim, 1817

10. *Gulo gulo* Linnaeus, 1758 (вид обитал в 19 веке)

Семейство Odobenidae Allen, 1880

11. *Odobenus rosmarus rosmarus* Linnaeus, 1758

Семейство Phocidae Gray, 1821

12. *Erignathus barbatus* Erxleben, 1777

13. *Phoca hispida* Schreber, 1775

14. *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) (вид обитал в 19 веке)

15. *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791) (вид обитал в 19 веке)

16. *Cystophora cristata* Erxleben, 1777(вид обитал в 19 веке)

Отряд Cetacea Brisson, 1762

Семейство Balaenidae Gray, 1821

17. *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758

Семейство Balaenopteridae Gray, 1864

18. *Balaenoptera asutorostrata* Lacépède, 1804

19. *Balaenoptera musculus* (Linnaeus, 1758)

20. *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758)

21. *Megaptera novaeangliae* Borowski, 1781

Семейство Monodontidae Gray, 1821

22. *Monodon monoceros* Linnaeus, 1758

23. *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)

Семейство Delphinidae Gray, 1821

24. *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758)

Семейство Phocoenidae Gray, 1825

25. *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758)

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Lepidurus*Таблица В.1 – Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Lepidurus* использованных в исследовании

Вид	Обозначение гаплотипов	COI № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. glacialis</i>	N27_1	-	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N50_1	-	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N50_2	-	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N50_3	-	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N52_1	-	Гыданский полуостров	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N52_2	-	Гыданский полуостров	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N52_3	-	Гыданский полуостров	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N52_4	-	Гыданский полуостров	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N52_5	-	Гыданский полуостров	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	-	JX110641	Шпицберген	Mathers et al. [2013]
<i>L. glacialis</i>	N41	-	Чукотка	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N51_1	-	Чукотка	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N51_2	-	Чукотка	наши неопубликованные данные

Продолжение таблицы В.1

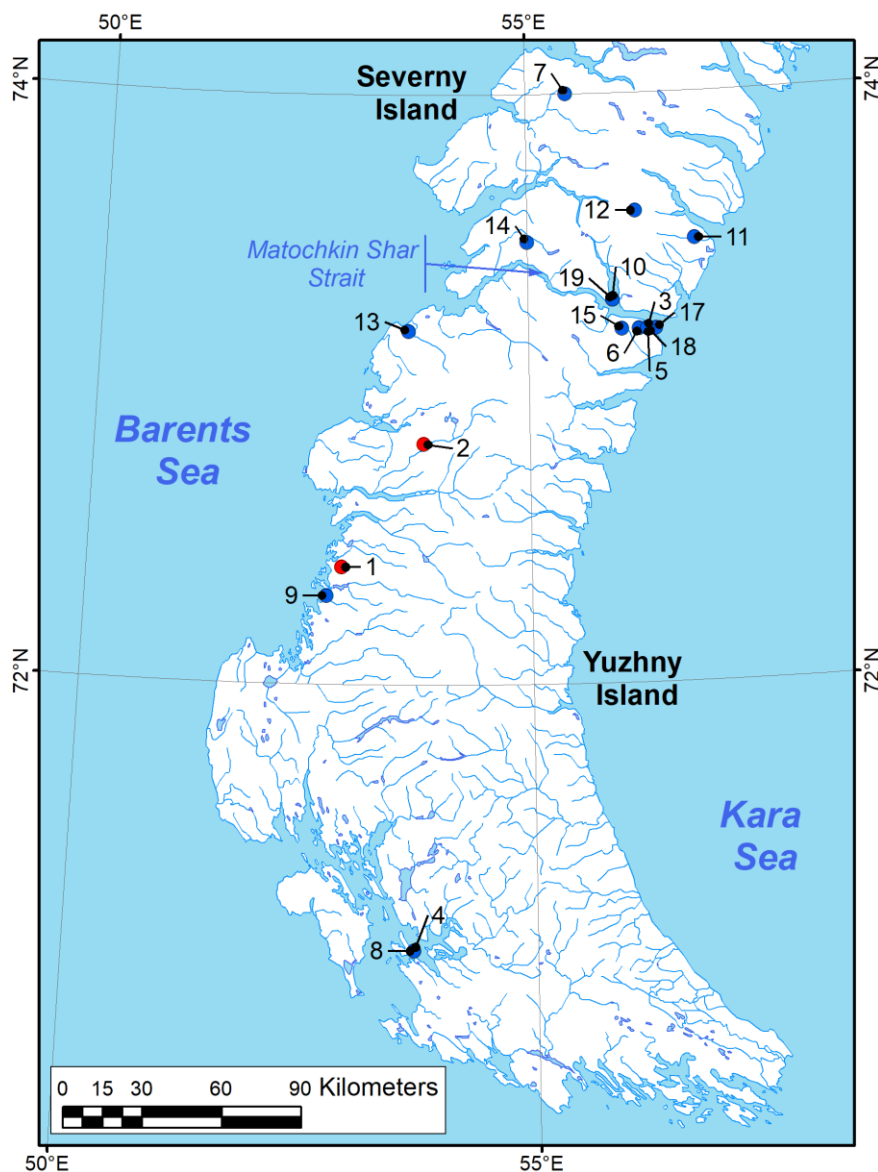
Вид	Обозначение гаплотипов	COI № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. glacialis</i>	N51_3	-	Чукотка	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N51_4	-	Чукотка	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	N51_5	-	Чукотка	наши неопубликованные данные
<i>L. glacialis</i>	-	HM425365	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	HM425364	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	HM425363	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	HM425362	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	HM425361	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	MG319292	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	MG317439	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	MG317360	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	MG312030	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	MG310385	Канада	-
<i>L. glacialis</i>	-	DQ148286	Исландия	Mantovani et al. [2009]
<i>L. glacialis</i>	-	DQ834545	Исландия	Mantovani et al. [2009]
<i>L. glacialis</i>	-	MK579380	Исландия	Luchetti et al. [2019]
<i>L. arcticus</i>	-	HF911404	Норвегия	Korn et al. [2013]
<i>L. arcticus</i>	-	HF911403	Норвегия	Korn et al. [2013]
<i>L. arcticus</i>	Tri1	MK488001	о. Вайгач	Bespalaya et al. [2021]
<i>L. arcticus</i>	Tri2_2	MK488002	о. Вайгач	Bespalaya et al. [2021]
<i>L. arcticus</i>	Tri4	-	п-ов Ямал	наши неопубликованные данные
<i>L. arcticus</i>	N49_2	-	о. Вайгач	наши неопубликованные данные

Продолжение таблицы В.1

Вид	Обозначение гаплотипов	COI № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. apus apus</i>	-	HF911394	Польша	Korn et al. [2013]
<i>L. apus lubbocki</i>	-	HF911395	Италия	Korn et al. [2013]
<i>L. apus viridis</i>	-	HF911398	Австралия	Korn et al. [2013]
<i>L. bilobatus</i>	-	HF911399	США	Korn et al. [2013]
<i>L. lemmoni</i>	-	HF911400	Канада	Korn et al. [2013]
<i>L. couesii</i>	-	HF911406	Канада	Korn et al. [2013]

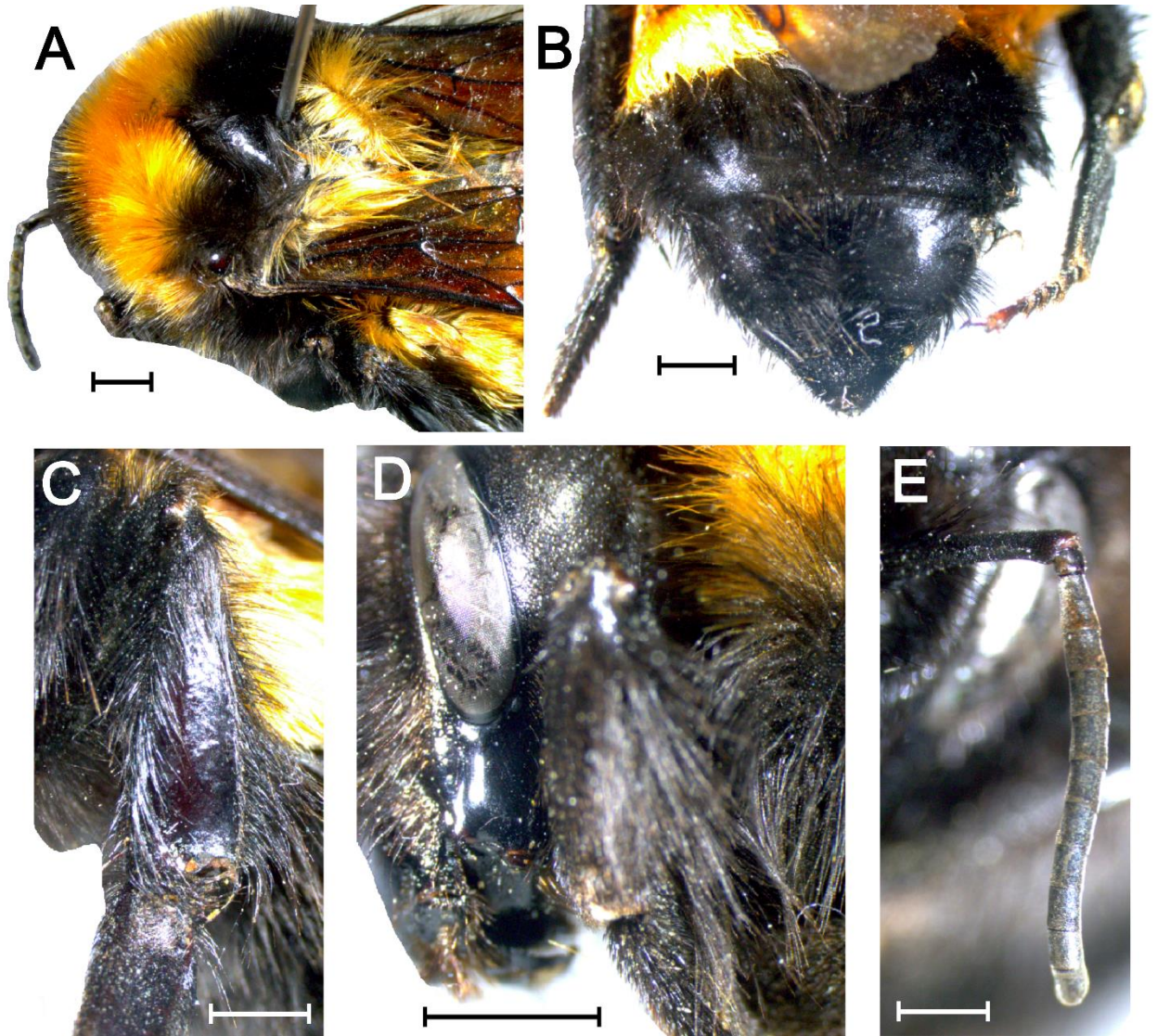
ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Места находок рода *Bombus* и морфология *B. hyperboreus* с архипелага
Новая Земля



1 – Малые Кармакулы; 2 – Губа Безымянная. Находки 19 – начала 20 веков: 3 – Маточкин Шар; 4 – Костин Шар; 5 – Маточкин Шар, радиостанция; 6 – Маточкин Шар, Ручей Ночуева; 7 – Губа Крестовая; 8 – Губа Пропащая; 9 – Малые Кармакулы; 10 – Губа Верхняя Тюленья; 11 – Губа Чекина; 12 – озеро Новосильцева; 13 – река Песчанка; 14 – река Бычкова; 15 – Маточкин Шар, мыс Поперечный; 16 – Маточкин Шар, побережье; 17 – Маточкин Шар, гора Ближняя; 18 – Маточкин Шар, наблюдательный пункт

Рисунок Г.1 – Места находок рода *Bombus* на архипелаге Новая Земля



А – спинка; В – брюшко; С – задняя голень; D – поверхность щек; E – усик
(РМБЦ ВМВ88, рабочая особь) (фото Г. С. Потапова)

Рисунок Г.2 – Морфология *Bombus hyperboreus*, Малые Кармакулы, Южный остров, Новая Земля (РМБЦ ВМВ87, самка)

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

**Перечень видов с гнездовыми статусами птиц, наблюдаемых на
модельных участках в 2015–2017 гг**

Таблица Д.1 – Перечень видов с гнездовыми статусами птиц, наблюдаемых на модельных участках в 2015–2017 гг.

№	Species	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan, 1763)		?						+
2	<i>Gavia arctica</i> (Linnaeus, 1758)		A	A					
3	<i>Fulmarus glacialis</i> (Linnaeus, 1761)		+		+		A		+
4	<i>Branta leucopsis</i> (Bechstein, 1803)	A	C	C					
5	<i>Anser albifrons</i> (Scopoli, 1769)	C	C	A					
6a	<i>Anser fabalis rossicus</i> Buturlin, 1933	B	C	C					
6b	<i>Anser fabalis fabalis</i> (Latham, 1787)			+					
7	<i>Cygnus olor</i> (Gmelin, 1789)							+	
8	<i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1838	A	A	C					
9	<i>Histrionicus histrionicus</i> (Linnaeus, 1758)		+						
10	<i>Clangula hyemalis</i> (Linnaeus, 1758)	A	C	A					
11	<i>Somateria mollissima</i> (Linnaeus, 1758)	A	C	A	+	A	C	C	+
12	<i>Somateria spectabilis</i> (Linnaeus, 1758)	A	C	C				+	
13	<i>Polysticta stelleri</i> (Pallas, 1769)			A					
14	<i>Mergus merganser</i> Linnaeus, 1758		+	+				+	+
15	<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763)		C	C					
16	<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)		+						
17	<i>Falco peregrinus</i> Tunstall, 1771			B					
18	<i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)		?						
19	<i>Lagopus muta</i> (Montin, 1776)		?						

№	Species	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
20	<i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	B							
21	<i>Charadrius hiaticula</i> Linnaeus, 1758	C	B	C					
22	<i>Eudromias morinellus</i> (Linnaeus, 1758)			C					
23	<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	B	B	A					
24	<i>Phalaropus fulicarius</i> (Linnaeus, 1758)	B							
25	<i>Phalaropus lobatus</i> (Linnaeus, 1758)	A	+						
26	<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	B	C	C					
27	<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus, 1758)	B	A	B					
28	<i>Calidris maritima</i> (Brünnich, 1764)		B			A		B	
29	<i>Stercorarius skua</i> Brünnich, 1764	A	A	A			A		
30	<i>Stercorarius pomarinus</i> (Temminck, 1815)		B		+				+
31	<i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus, 1758)		A	A	+				+
32	<i>Stercorarius longicaudus</i> Vieillot, 1819	C	B	A	+				+
33	<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763					+			
34	<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876								+
35	<i>Larus hyperboreus</i> Gunnerus, 1767	B	C	C	+	C	C	C	+
36	<i>Larus marinus</i> Linnaeus, 1758	A	A	A	+			A	
37	<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus, 1758)		C	C	+	C	C	C	+
38	<i>Sterna paradisaea</i> Pontoppidan, 1763					C	C	C	+
39	<i>Alle alle</i> (Linnaeus, 1758)								+
40	<i>Uria lomvia</i> (Linnaeus, 1758)		C	C	+	C	C	C	+
41	<i>Cepphus grille</i> (Linnaeus, 1758)		C	C	+	C	C	C	+
42	<i>Fratercula arctica</i> (Linnaeus, 1758)		C	C					

Продолжение таблицы Д.1

№	Species	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
43	<i>Bubo scandiaca</i> (Linnaeus, 1758)		A						
44	<i>Eremophila alpestris</i> (Linnaeus, 1758)	A	C	C					
45	<i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	C	A	C					
46	<i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)			C					
47	<i>Calcarius lapponicus</i> (Linnaeus, 1758)	B	A	A					
48	<i>Plectrophenax nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	C	C	C		A	C	B	

Примечание – I – Белушья губа; II – Малые Кармакулы; III – Безымянная губа; IV – акватория Южного острова; V – Русская Гавань, о. Богатый; VI – Оранские острова; VII – мыс Желания; VIII – акватория Северного острова; А – птицы, наблюдаемые в период гнездования в местах их размножения; В – возможно, гнездящиеся птицы (продемонстрировано гнездовое поведение); С – подтвержденное гнездование (гнездо с яйцами или с птенцами, выводками или птенцами); «+» – птицы, наблюдаемые в морских водах, бродячие виды или линные птицы.

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Список видов птиц архипелага Новая Земля

Таблица Е.1 – Список видов птиц архипелага Новая Земля, включая информацию о наличии видов на архипелаге за последние три столетия и их гнездовой статус

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
Отряд Gaviiformes Wetmore & Miller, 1926				
1	<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan, 1763)	нет данных	гнездится	+
2	<i>Gavia arctica</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
3	<i>Gavia immer</i> (Brünnich, 1764)	нет данных	+	-
4	<i>Gavia adamsii</i> (J.E. Gray, 1859)	+	гнездится	-
Отряд Procellariiformes Fürbringer, 1888				
5	<i>Fulmarus glacialis</i> (Linnaeus, 1761)	нет данных	гнездится	+
Отряд Suliformes Sharpe, 1891				
6	<i>Morus bassanus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
7	<i>Phalacrocorax carbo</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
Отряд Anseriformes Wagler, 1831				
8	<i>Branta canadensis</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
9	<i>Branta leucopsis</i> (Bechstein, 1803)	нет данных	гнездится	гнездится
10a	<i>Branta bernicla hrota</i> (O. F. Müller, 1776)	+	вероятно гнездящийся	-
10b	<i>Branta bernicla bernicla</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	-
11	<i>Branta ruficollis</i> (Pallas, 1769)	залетный	залетный	-
12	<i>Anser albifrons</i> (Scopoli, 1769)	нет данных	гнездится	гнездится
13	<i>Anser erythropus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный*	-

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
14a	<i>Anser fabalis rossicus</i> Buturlin, 1933	нет данных	гнездится	гнездится
14b	<i>Anser fabalis fabalis</i> (Latham, 1787)	нет данных	-	+
15	<i>Anser caerulescens</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный*	-
16	<i>Anser brachyrhynchus</i> Baillon, 1834	-	залетный*	-
17	<i>Cygnus olor</i> (Gmelin, 1789)	-	-	залетный
18	<i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+*	-
19	<i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1838	нет данных	гнездится	гнездится
20	<i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	нет данных	+	-
21	<i>Anas penelope</i> Linnaeus, 1758	нет данных	+	-
22	<i>Aythya marila</i> (Linnaeus, 1761)	нет данных	+	-
23	<i>Histrionicus histrionicus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	залетный
24	<i>Clangula hyemalis</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
25	<i>Bucephala islandica</i> (Gmelin, 1789)	-	залетный	-
26	<i>Somateria mollissima</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
27	<i>Somateria spectabilis</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
28	<i>Polysticta stelleri</i> (Pallas, 1769)	нет данных	+*	+
29	<i>Melanitta nigra</i> (Linnaeus, 1758)	+	вероятно гнездящийся	-
30	<i>Melanitta fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-
31	<i>Mergus serrator</i> Linnaeus, 1758	нет данных	+	-
32	<i>Mergus merganser</i> Linnaeus, 1758	нет данных	+	+

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
Отряд Accipitriformes Vieillot, 1816				
33	<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
34	<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763)	нет данных	гнездится	гнездится
35	<i>Aquila chrysaetos</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-
36	<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Отряд Falconiformes Leach, 1820				
37	<i>Falco rusticolus</i> Linnaeus, 1758	+	+	-
38	<i>Falco peregrinus</i> Tunstall, 1771	нет данных	гнездится	+
39	<i>Falco columbarius</i> Linnaeus, 1758	+	+	-
Отряд Galliformes Temminck, 1820				
40	<i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	вероятно гнездящийся	?
41	<i>Lagopus muta</i> (Montin, 1776)	нет данных	гнездится	?
Отряд Gruiformes Bonaparte, 1854				
42	<i>Grus grus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
Отряд Charadriiformes Huxley, 1867				
43	<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	+	-
44	<i>Pluvialis fulva</i> (Gmelin, 1789)	-	залетный	-
45	<i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
46	<i>Charadrius hiaticula</i> Linnaeus, 1758	нет данных	гнездится	гнездится
47	<i>Eudromias morinellus</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
48	<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
49	<i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus, 1758	-	залетный	-
50	<i>Tringa erythropus</i> (Pallas, 1764)	-	залетный	-
51	<i>Phalaropus fulicarius</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
52	<i>Phalaropus lobatus</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	периодически гнездящийся	+
53	<i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	+	вероятно гнездящийся	-
54	<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	гнездится	гнездится	гнездится
55	<i>Calidris temminckii</i> (Leisler, 1812)	нет данных	гнездится	-
56	<i>Calidris ferruginea</i> (Pontoppidan, 1763)	нет данных	+	-
57	<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
58	<i>Calidris maritima</i> (Brünnich, 1764)	нет данных	гнездится	+
59	<i>Calidris canutus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
60	<i>Calidris alba</i> (Pallas, 1764)	нет данных	+*	-
61	<i>Limicola falcinellus</i> (Pontoppidan, 1763)	-	залетный	-
62	<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
63	<i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
64	<i>Limosa lapponica</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
65	<i>Stercorarius skua</i> Brünnich, 1764	+	гнездится	+

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
66	<i>Stercorarius pomarinus</i> (Temminck, 1815)	нет данных	гнездится	+
67	<i>Stercorarius parasiticus</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
68	<i>Stercorarius longicaudus</i> Vieillot, 1819	нет данных	гнездится	гнездится
69	<i>Larus fuscus</i> Linnaeus, 1758	-	залетный	-
70	<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763	нет данных	+*	+
71	<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876	нет данных	+	+
72	<i>Larus glaucoides</i> Meyer, 1822	нет данных	гнездится	-
73	<i>Larus hyperboreus</i> Gunnerus, 1767	гнездится	гнездится	гнездится
74	<i>Larus marinus</i> Linnaeus, 1758	нет данных	гнездится	+
75	<i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758	залетный	-	-
76	<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
77	<i>Rhodostethia rosea</i> (MacGillivray, 1824)	-	залетный	-
78	<i>Pagophila eburnea</i> (Phipps, 1774)	нет данных	гнездится	-
79	<i>Sterna paradisaea</i> Pontoppidan, 1763	гнездится	гнездится	гнездится
80	<i>Alle alle</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
81	<i>Alca torda</i> Linnaeus, 1758	+	+	-
82	<i>Uria aalge</i> (Pontoppidan, 1763)	нет данных	гнездится	-
83	<i>Uria lomvia</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
84	<i>Cephus grylle</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится
85	<i>Fratercula arctica</i> (Linnaeus, 1758)	гнездится	гнездится	гнездится
Отряд Strigiformes Wagler, 1830				
86	<i>Bubo scandiaca</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
87	<i>Asio flammeus</i> Pontoppidan, 1763	-	залетный*	-
Отряд Apodiformes Peters, 1940				
88	<i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
Отряд Coraciiformes Forbes, 1884				
89	<i>Coracias garrulus</i> Linnaeus, 1758	-	залетный	-
Отряд Passeriformes Linnaeus, 1758				
90	<i>Hirundo rustica</i> Linnaeus, 1758	залетный	залетный	-
91	<i>Eremophila alpestris</i> (Linnaeus, 1758)	+	гнездится	гнездится
92	<i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	вероятно гнездящийся	-
93	<i>Anthus cervinus</i> (Pallas, 1811)	нет данных	вероятно гнездящийся	-
94	<i>Motacilla tschutschensis</i> J. F. Gmelin, 1789	-	-	залетный
95	<i>Motacilla citreola</i> Pallas, 1776	-	залетный	-
96	<i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	нет данных	гнездится	гнездится
97	<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	-	залетный	-
98	<i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
99	<i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
100	<i>Corvus frugilegus</i> Linnaeus, 1758	-	залетный	-
101	<i>Corvus cornix</i> (Linnaeus, 1758)	залетный	залетный	-
102	<i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	залетный	залетный	-
103	<i>Ficedula parva</i> (Pallas, 1764)	-	-	залетный
104	<i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	-	залетный	-
105	<i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится

Продолжение таблицы Е.1

№	Вид	19 век	20 век	2015-2017 гг.
106	<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	-	залетный	-
107	<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	залетный	залетный	-
108	<i>Acanthis flammea</i> (Linnaeus, 1758)	-	вероятно гнездящийся	-
109	<i>Acanthis hornemanni</i> (Holbøll, 1843)	нет данных	гнездится	-
110	<i>Calcarius lapponicus</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	+
111	<i>Plectrophenax nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	нет данных	гнездится	гнездится

Примечание – «*» – виды, для которых отмечено разовое гнездование; «-» – вид не наблюдался.

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

***Bombus glacialis*: ДНК-баркодинг, исследованный материал, особенности морфологии и экологии**

Таблица Ж.1 – Перечень нуклеотидных последовательностей *Bombus glacialis* и *B. lapponicus* использованных в исследовании

Вид	COI № в GenBank/ BOLD	Место сбора	Литература
<i>B. glacialis</i>	MT053051	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053052	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053053	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053054	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053055	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053056	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053057	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053058	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053059	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053060	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053061	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	MT053062	о. Врангеля	Potapov et al. [2021]
<i>B. glacialis</i>	KY202838	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	KY202839	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	KY202840	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	KY202841	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	KY202842	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	KY202843	Малые Кармакулы, Новая Земля	Potapov et al. [2018]
<i>B. glacialis</i>	MK530671	Губа Безымянная, Новая Земля	Potapov et al. [2019]
<i>B. glacialis</i>	MK530672	Губа Безымянная, Новая Земля	Potapov et al. [2019]
<i>B. glacialis</i>	MK530673	Губа Безымянная, Новая Земля	Potapov et al. [2019]
<i>B. glacialis</i>	MK530674	Губа Безымянная, Новая Земля	Potapov et al. [2019]
<i>B. lapponicus</i>	MT053066	о. Колгуев	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053067	о. Колгуев	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053068	о. Колгуев	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053069	о. Колгуев	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053070	о. Колгуев	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053063	Чукотка: Певек	Potapov et al. [2021]

Вид	COI № в GenBank/ BOLD	Место сбора	Литература
<i>B. lapponicus</i>	MT053064	Чукотка: Певек	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	MT053065	Чукотка: Певек	Potapov et al. [2021]
<i>B. lapponicus</i>	KF434326	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434327	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434328	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434329	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434330	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434331	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434332	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. lapponicus</i>	KF434333	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	BEEEE116-15	Англия	BOLD IDS
<i>B. monticola</i>	BEEEE311-16	Англия	BOLD IDS
<i>B. monticola</i>	BEEEE312-16	Англия	BOLD IDS
<i>B. monticola</i>	BEEEE335-16	Англия	BOLD IDS
<i>B. monticola</i>	KJ838349	Западная Европа	Schmidt et al. [2015]
<i>B. monticola</i>	KJ838456	Западная Европа	Schmidt et al. [2015]
<i>B. monticola</i>	KJ837131	Западная Европа	Schmidt et al. [2015]
<i>B. monticola</i>	KJ837543	Западная Европа	Schmidt et al. [2015]
<i>B. monticola</i>	GU705913	Западная Европа	Schmidt et al. [2015]
<i>B. monticola</i>	KF434334	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434335	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434336	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434337	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434338	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434339	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434340	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. monticola</i>	KF434341	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	KR877360	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. sylvicola</i>	KR925226	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. sylvicola</i>	KR901735	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. sylvicola</i>	KR887029	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. sylvicola</i>	KR873621	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. sylvicola</i>	JX833556	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX833403	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX833225	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832832	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832765	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832664	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832481	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832463	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX832394	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX831972	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX831869	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX831415	Канада	Stahlhut et al. [2013]

Вид	COI № в GenBank/ BOLD	Место сбора	Литература
<i>B. sylvicola</i>	JX831392	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX831022	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830973	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830929	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830838	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830711	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830666	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830482	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830382	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830233	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830229	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830178	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830151	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX830103	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829997	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829755	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829732	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829557	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829234	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829096	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX829055	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX828829	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. sylvicola</i>	JX828560	Канада	Stahlhut et al. [2013]
<i>B. ehippiatus</i>	JF799015	Мексика	Duennes et al. [2012]
<i>B. bimaculatus</i>	KR793419	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. bimaculatus</i>	KR792081	Канада	Hebert et al. [2016]
<i>B. huntii</i>	JN400357	США	Duennes et al. [2012]
<i>B. polaris</i>	AF279481	-	-
<i>B. lapidaries</i>	KC915730	-	Lecocq et al. [2013]

Таблица Ж.2 – Перечень экземпляров *Bombus glacialis* и *B. lapponicus* ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В ИССЛЕДОВАНИИ

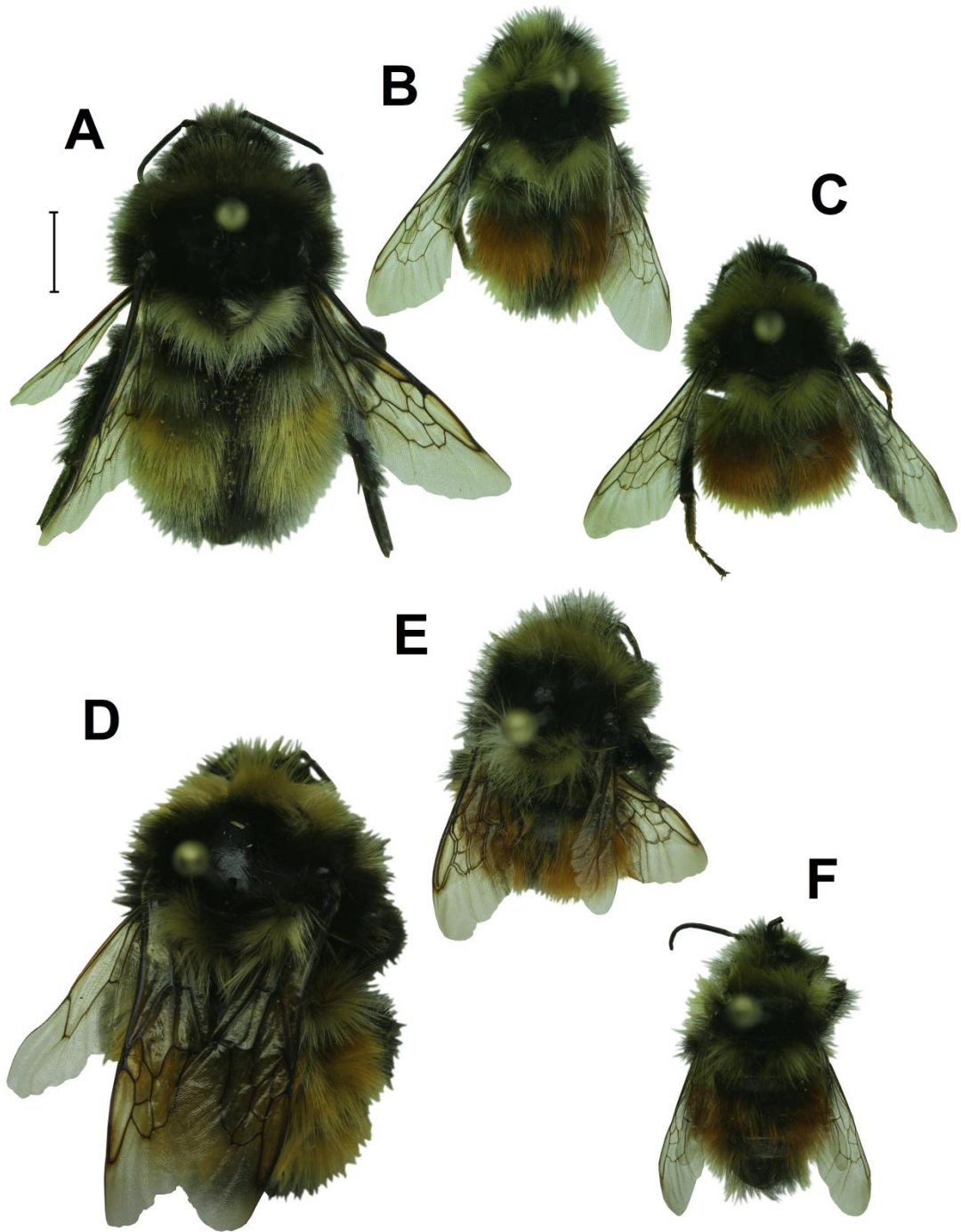
Место сбора	Широта	Долгота	Дата сбора	Биотоп	Вид
о. Врангеля	70.98N	179.58W	20.07.2017	Луговины на склоне	<i>B. glacialis</i> (1♀, 1♂, 1♂)
о. Врангеля	71.12N	179.72E	25.07.2017	Луговины на склоне	<i>B. glacialis</i> (1♂)
о. Врангеля	70.93N	179.57W	26.07.2017	Луговины на берегу реки	<i>B. glacialis</i> (2♀, 1♂, 3♂)
о. Врангеля	71.02N	179.13E	28.07.2017	Луговины на берегу реки	<i>B. glacialis</i> (1♀, 1♂)
о. Врангеля	71.08N	179.26E	01.08.2017	Луговины на склоне	<i>B. glacialis</i> (1♂, 1♂)
о. Врангеля	71.02N	179.13E	03.08.2017	Луговины на берегу реки	<i>B. glacialis</i> (1♀, 2♂)
Новая Земля: Малые Кармакулы	72.3992N	52.8671E	27.07.2015	Луговины	<i>Bombus glacialis</i> (1♀, 1♂)
Новая Земля: Малые Кармакулы	72.3742N	52.7806E	28.07.2015	Луговины	<i>B. glacialis</i> (2♀, 1♂)
Новая Земля: Малые Кармакулы	72.3739N	52.7167E	05.08.2015	Луговины	<i>B. glacialis</i> (1♀)
Новая Земля: Малые Кармакулы	72.4229N	52.8143E	06.08.2015	Луговины	<i>B. glacialis</i> (1♂)
Новая Земля: Губа Безымянная	72.8338N	53.3781E	23.07.2017	Тундра с доминированием <i>Astragalus alpinus</i>	<i>B. glacialis</i> (5♀)
Новая Земля: Губа Безымянная	72.8120N	53.8411E	23.07.2017	Тундра с доминированием <i>Astragalus alpinus</i>	<i>B. glacialis</i> (1♂)
Новая Земля: Губа Безымянная	72.8528N	53.7134E	19-26.07.2017	Тундра с доминированием <i>Astragalus alpinus</i>	<i>B. glacialis</i> (1♀, 6♀)
Новая Земля: Губа Безымянная	72.8667N	53.6335E	19-21.07.2017	Тундра с доминированием <i>Hedysarum arcticum</i>	<i>B. glacialis</i> (1♂)

Продолжение таблицы Ж.2

Место сбора	Широта	Долгота	Дата сбора	Биотоп	Вид
Новая Земля: Губа Безымянная	72.8335N	53.7339E	19-26.07.2017	Тундра с доменированием <i>Artemisia tilesii</i> и <i>Salix lanata</i>	<i>B. glacialis</i> (2♀)
о. Колгуев	68.78N	49.28E	5-15.08.2018	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (9♀, 11♂)
о. Колгуев	68.9- 69.8N	49.0-49.3E	5-7.08.2018	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (7♀, 1♀, 27♂)
о. Колгуев	69.0194N	48.7211E	8-9.08.2018	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (7♀, 10♂)
о. Колгуев	69.0422N	48.7463E	9.08.2018	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (17♀, 4♂)
о. Колгуев	68.9730N	48.8825E	10.08.2018	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (1♂)
Чукотка: Певек	69.7N	170.3167E	10.07.2017	Тундра	<i>B. lapponicus</i> (2♀)
Чукотка: Певек	69.7N	170.3E	13.07.2017	Луговины на склоне	<i>B. lapponicus</i> (1♀, 1♂)

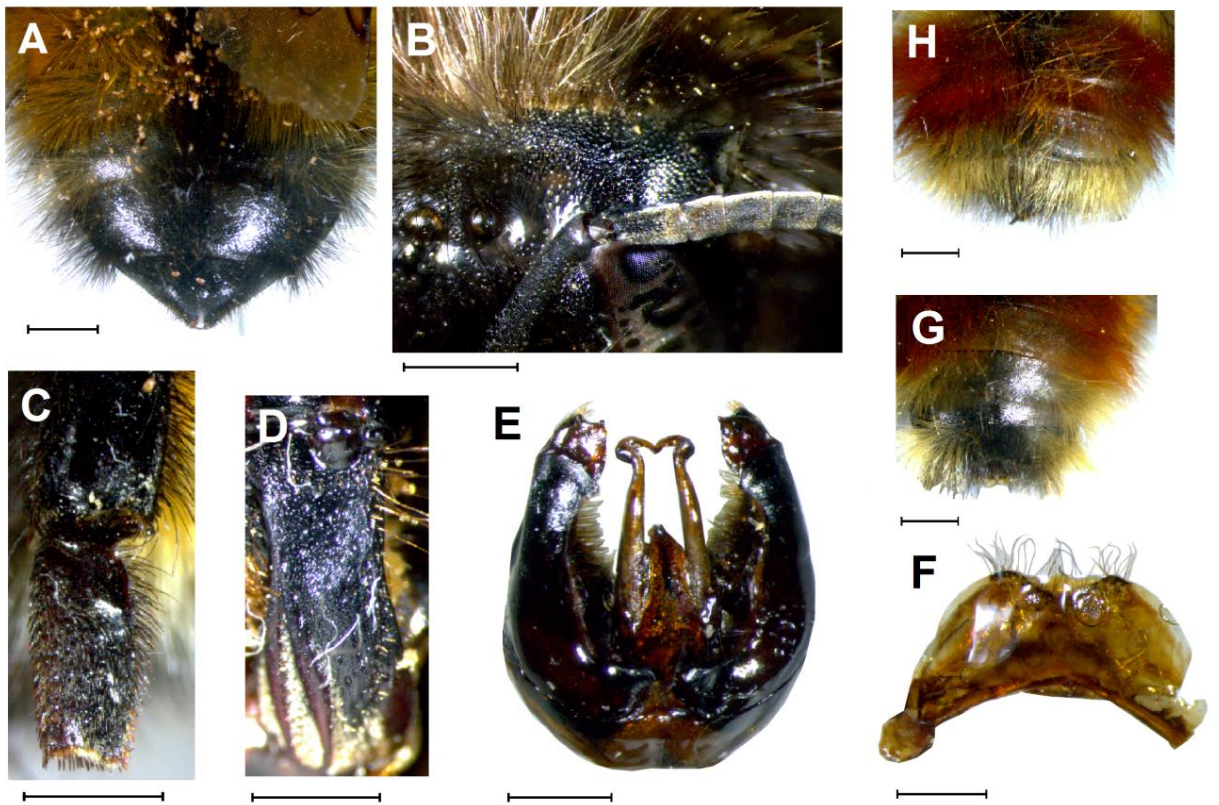
Таблица Ж.3 – Генетическая дистанция (%) между видами *B. lapponicus*-group по митохондриальному гену *COI*

	<i>B. lapponicus</i>	<i>B. sylvicola</i>	<i>B. monticola</i>	<i>B. bimaculatus</i>
<i>Bombus sylvicola</i>	0.7			
<i>Bombus monticola</i>	2.5	3.2		
<i>Bombus bimaculatus</i>	2.7	2.8	3.1	
<i>Bombus glacialis</i>	2.1	2.8	3.1	3.4



A – самка; B – рабочая особь; C – самец; и Новой Земли: D – самка; E – рабочая особь; F – самец. Масштабная линейка = 5 мм (фото Г. С. Потапова)

Рисунок Ж.1 – *Bombus glacialis* с острова Врангеля



А – брюшко (РМЦБ ВМВ180, самка); В – поверхность вдоль сложного глаза и первые членики усика (таже самка); С – задний базитарзус (таже самка); D – базальная поверхность мандибул; Е – гениталии самца (РМЦБ ВМВ182, самец); F – седьмой стернит (самец); G – брюшко (самец); H – брюшко (РМЦБ ВМВ184, рабочая). Масштабная линейка = 2 мм (А, С, G, H) и = 1 мм (В, D, F) (фото Г. С. Потапова)

Рисунок Ж.2 – Морфологические особенности *Bombus glacialis* с острова Врангеля

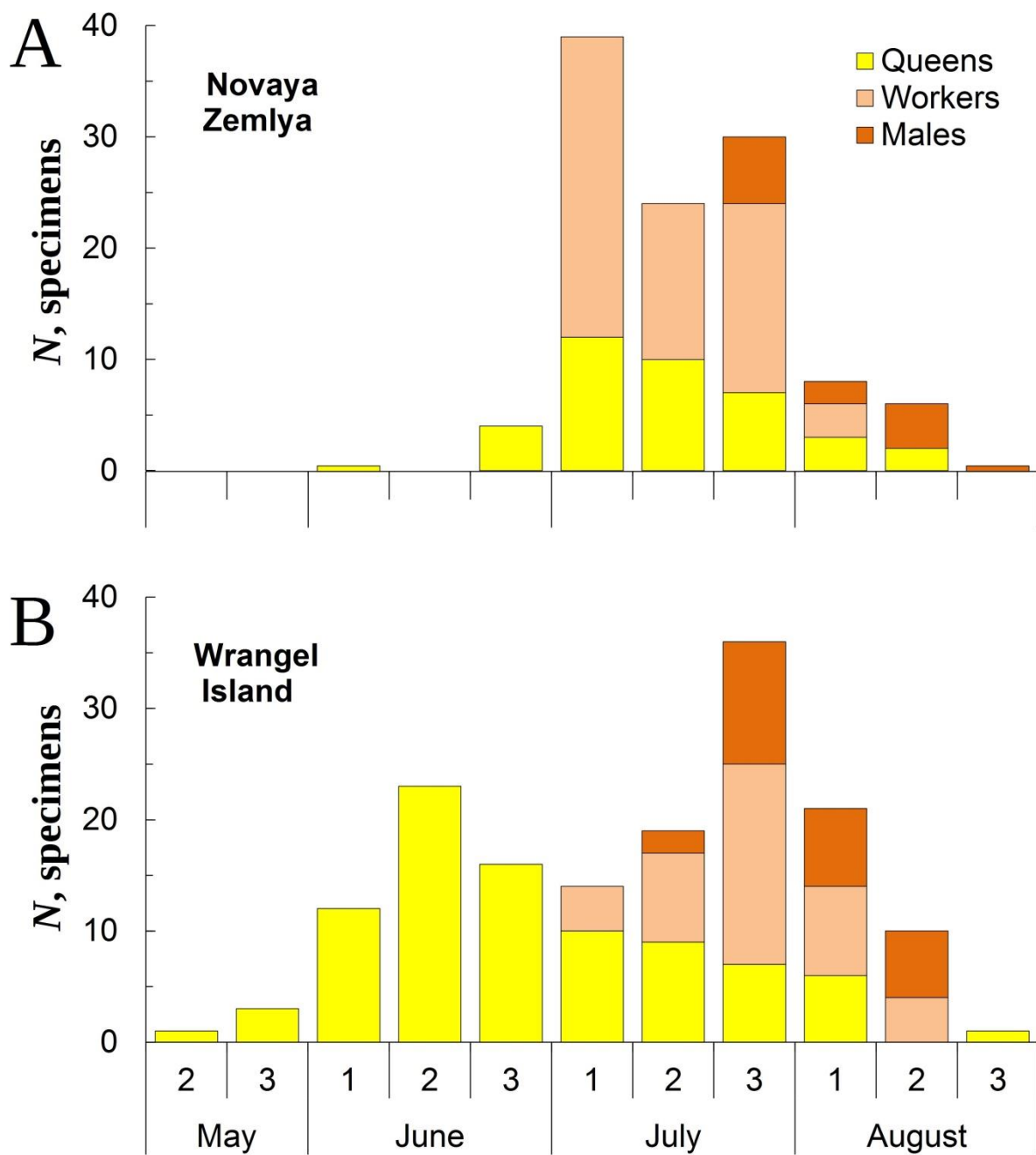
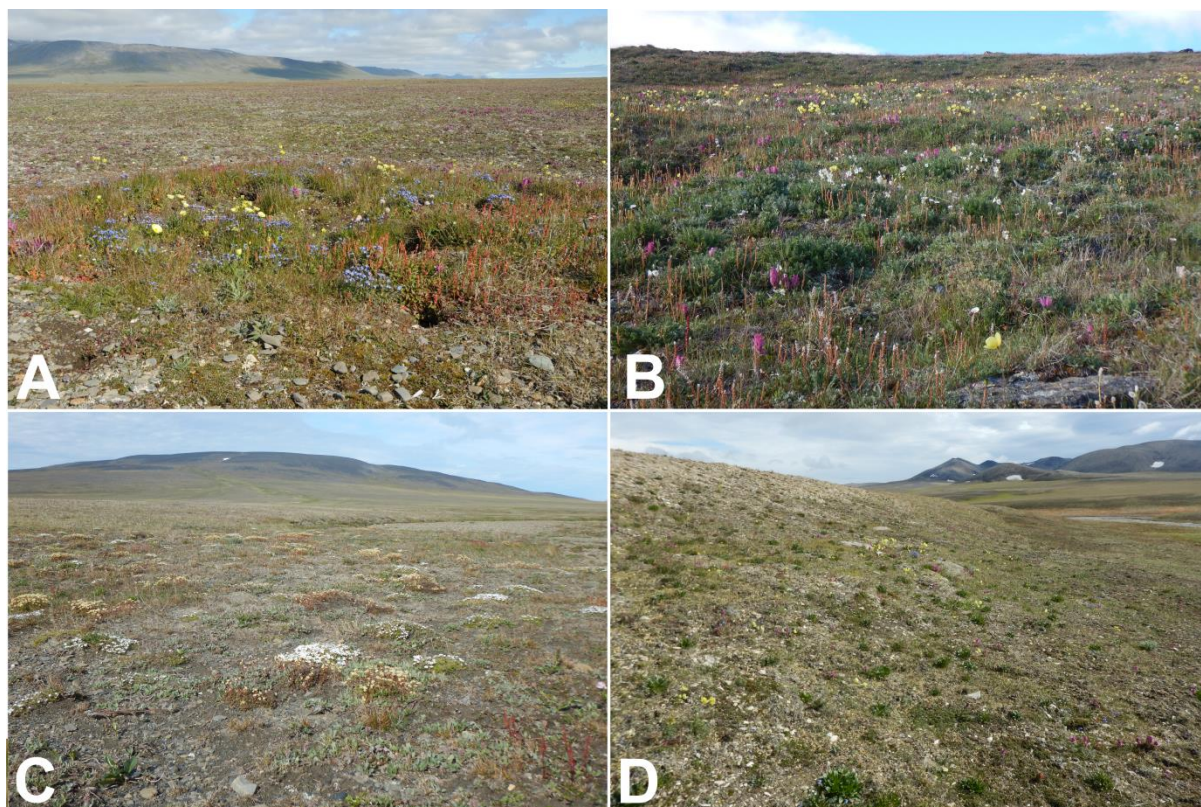


Рисунок Ж.3 – Фенология *Bombus glacialis* на Новой Земле (А) и острове Врангеля (В) по декадным периодам (сводные данные по историческим и недавним находкам)



А – сухая фрагментарная тундра с луговинами в местах скопления леммингов, берег реки Сомнительной, 70.93°N, 179.57°W, 20 м над ур. м., 26.07.2017; В – травно-осоковая тундро-степь с мохово-осоково-разнотравными лугами, южный склон Сомнительных гор, 70.98°N, 179.58°W, выс. 190 м над ур. м., 20.07.2017; С – мохово-ивковые тундры в долине реки, р. Неожиданная, 71.02°N, 179.13°E, выс. 90 м над ур. м., 28–29.08.2017; D – фрагментарные мохово-травянисто-дриадовые тундровые и травяные луговые пятна на склонах долины реки, р. Гусиная, 71.08°N, 179.27°E, выс. 130 м над ур. м., 1.08.2017 (фото М. В. Березина)

Рисунок Ж.4 – Биотопы, в которых встречался *Bombus glacialis* на острове Врангеля

ПРИЛОЖЕНИЕ Й

***Dicrostonyx torquatus*: перечень нуклеотидных последовательностей,
использованных в исследовании**

Таблица Й.1 – Перечень нуклеотидных последовательностей *Dicrostonyx torquatus*, использованных в исследовании

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. t. ungulatus</i>	-	современный	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>D. t. ungulatus</i>	-	современный	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>D. t. ungulatus</i>	-	современный	Новая Земля	наши неопубликованные данные
<i>D. torquatus</i>	KT867537	современный	Россия: Таймыр	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867536	современный	Россия: Якутия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867534	современный	Россия: Якутия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867533	современный	Россия: Якутия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867532	современный	Россия: Таймыр	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867531	современный	Россия: Таймыр	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867529	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867528	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867527	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867526	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867525	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867524	Плейстоцен	Россия: Новосибирские острова	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867523	Плейстоцен	Россия: Новосибирские острова	Palkoroulou et al. [2016]

Таксон	сyтb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	KT867522	Плейстоцен	Россия: Новосибирские острова	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867521	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867520	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867519	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867518	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867516	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867515	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867514	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867513	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867511	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867510	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867508	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867507	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867506	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867505	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867504	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867503	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867502	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867501	Плейстоцен	Россия: Пермский край	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867498	Плейстоцен	Россия: Читинская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867497	Плейстоцен	Россия: Якутия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867496	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	KT867495	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867494	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867493	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867492	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867491	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867490	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867489	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867488	Плейстоцен	Россия: Республика Башкортостан	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867487	Плейстоцен	Россия: Свердловская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867486	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867485	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867484	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867483	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867482	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867481	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867480	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867479	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867478	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867477	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867476	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867475	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867474	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	KT867473	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867472	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867471	Плейстоцен	Германия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867470	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867469	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867468	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867467	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867466	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867465	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867462	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867461	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867460	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867459	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867458	Плейстоцен	Россия: Ненецкий автономный округ	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867457	Плейстоцен	Россия: Ненецкий автономный округ	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867455	Плейстоцен	Россия: Ненецкий автономный округ	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867454	Плейстоцен	Россия: Ненецкий автономный округ	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867453	Плейстоцен	Россия: Ненецкий автономный округ	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867452	Плейстоцен	Россия: Чукотка	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867451	Плейстоцен	Россия: Чукотка	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867446	современный	Россия: Северная Земля	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867445	современный	Россия: Северная Земля	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867444	современный	Россия: Северная Земля	Palkoroulou et al. [2016]

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	KT867443	современный	Россия: Северная Земля	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867441	Плейстоцен	Россия: Северная Земля	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867440	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867439	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867436	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867435	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867434	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867433	Плейстоцен	Россия: Свердловская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867432	Плейстоцен	Россия: Свердловская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867431	Плейстоцен	Россия: Свердловская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867429	Плейстоцен	Россия: Свердловская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867425	Плейстоцен	Россия: Якутия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867424	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867423	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867418	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867417	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867416	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867415	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867414	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867413	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867412	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	KT867411	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867410	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867409	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867408	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867407	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867406	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867403	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867402	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867401	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867400	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867399	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867398	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867397	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867395	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867393	Плейстоцен	Россия: Республика Коми	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867390	Плейстоцен	Россия: Брянская область	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867389	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867386	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867383	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867382	Плейстоцен	Бельгия	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	KT867381	Плейстоцен	Польша	Palkoroulou et al. [2016]
<i>D. torquatus</i>	JX867604	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867603	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]

Таксон	cytb № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	JX867602	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867601	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867600	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867595	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867594	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867593	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867592	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867588	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867587	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867585	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867584	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867583	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867582	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867581	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867579	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867578	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867576	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867575	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867574	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867573	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867572	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867571	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867570	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867569	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]

Таксон	цитб № в GenBank	Возраст	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	JX867568	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867567	Плейстоцен	Бельгия	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867566	Плейстоцен	Великобритания	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	JX867564	Плейстоцен	Великобритания	Brace et al. [2012]
<i>D. torquatus</i>	KX066190	современный	Россия: Чукотка	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AJ238425	современный	Россия	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AJ238424	современный	Россия	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AJ238423	современный	Россия	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AJ238422	современный	Россия	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AJ238421	современный	Россия: Ненецкий автономный округ	Fedorov, Goropashnaya [2016]
<i>D. torquatus</i>	AF119275	современный	Россия: Ненецкий автономный округ	Conroy, Cook [1999]
<i>D. torquatus</i>	AJ131442	современный	Россия	Fedorov [1999]
<i>D. torquatus</i>	AJ131441	современный	Россия: Якутия, р. Колыма	Fedorov [1999]
<i>D. torquatus</i>	AJ131440	современный	Россия	Fedorov [1999]
<i>D. torquatus</i>	AJ131439	современный	Россия	Fedorov [1999]

Таблица Й.2 – Перечень нуклеотидных последовательностей полных митохондриальных геномов *Dicrostonyx torquatus*, использованных в исследовании

Таксон	№ в GenBank	Место сбора	Литература
<i>Dicrostonyx torquatus ungulatus</i>	MW401673	Новая Земля	Spitsyn et al. [2021 c]
<i>D. torquatus</i>	MN792933	р. Печора	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792951	р. Печора	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792952	р. Печора	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792953	р. Печора	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792948	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792957	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792958	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792932	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792956	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792965	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792966	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792967	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792975	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792954	п-ов Ямал	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792931	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792946	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792964	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792968	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792969	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792970	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792971	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792972	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792973	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792974	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792976	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792980	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792981	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792935	п-ов Таймыр	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792934	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792950	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792944	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792945	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792955	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]

Таксон	№ в GenBank	Место сбора	Литература
<i>D. torquatus</i>	MN792959	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792961	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792977	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792979	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792983	междуречье Яны и Колымы	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792936	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792937	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792938	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792939	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792940	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792941	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792942	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792947	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792943	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792949	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	KX066190	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792962	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792960	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792963	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792978	Чукотка	Fedorov et al. [2020]
<i>D. torquatus</i>	MN792982	Чукотка	Fedorov et al. [2020]

ПРИЛОЖЕНИЕ К

***Lemmus*: Перечень нуклеотидных последовательностей, филогения,
типовой материал**

Таблица К.1 – Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Lemmus* из базы данных GenBank, использованных в исследовании

Вид	Суть № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>Lemmus lemmus lemmus</i> (Linnaeus, 1758)	AF348392	Финляндия	Fedorov, Stenseth [2001]
<i>L. lemmus lemmus</i> (Linnaeus, 1758)	AF348391	Норвегия	Fedorov, Stenseth [2001]
<i>L. lemmus lemmus</i> (Linnaeus, 1758)	FJ025984	Швеция	Abramson et al. [2008]
<i>L. lemmus lemmus</i> (Linnaeus, 1758)	AY219145	Россия: Кольский п-ов	Fedorov et al. [2003]
<i>L. lemmus lemmus</i> (Linnaeus, 1758)	FJ025985	Россия: Кольский п-ов	Abramson et al. [2008]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	AF348389	Россия: п-ов Ямал	Fedorov, Stenseth [2001]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	AF348390	Россия: п-ов Ямал	Fedorov, Stenseth [2001]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	AJ012672	Россия: Якутия	Fedorov et al. [1999]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	AY219140	Россия: Таймыр	Fedorov et al. [2003]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792) [topotype of this taxon]	AJ012671	Россия: п-ов Ямал	Fedorov et al. [1999]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	AY219143	Россия: Таймыр	Fedorov et al. [2003]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792) [topotype of <i>L. obensis bungei</i> Vinogradov, 1926]	FJ025981	Россия: Якутия, дельта реки Лена	Abramson et al. [2008]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	FJ025980	Россия: Якутия, дельта реки Лена	Abramson et al. [2008]
<i>L. sibiricus</i> (Kerr, 1792)	FJ025986	Россия: п-ов Ямал	Abramson et al. [2008]
<i>L. sp.</i> “Якутская мумия”	N/A	Россия: Якутия, правый берег реки Тирехтях, бассейн реки Индигирки [плейстоцен; калиброванный ¹⁴ C возраст = 41305–41885 лет назад]	Lopatin et al. [2019]

Вид	Суть № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	AJ012673	Россия: Якутия, дельта реки Лена	Fedorov et al. [1999]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KY754011	Россия: Якутия, дельта реки Колыма	Steppan, Schenk [2017]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914 [topotype of this taxon]	AJ012674	Россия: Якутия, дельта реки Колыма	Fedorov et al. [1999]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	AY219144	Россия: Якутия, р. Колыма	Fedorov et al. [2003]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	AY219141	Россия: Новосибирские острова, о. Котельный	Fedorov et al. [2003]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	AY219142	Россия: Новосибирские острова	Fedorov et al. [2003]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	FJ025977	Россия: Камчатка, кальдера вулкана Узон	Abramson et al. [2008]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	FJ025979	Россия: Камчатка, кальдера вулкана Узон	Abramson et al. [2008]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	AJ012678	Россия: Камчатка, кальдера вулкана Узон	Fedorov et al. [1999]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455623	Россия: Магаданская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455624	Россия: Магаданская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455625	Россия: Магаданская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455626	Россия: Магаданская область, р. Яма	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455627	Россия: Магаданская область, р. Яма	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914	KX455621	Россия: п-ов Камчатка	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914 [holotype of <i>L. amurensis ognevi</i> Vinogradov, 1933]	KX455622	Россия: Якутия	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. paulus</i> Allen, 1914 [topotype of <i>L. portenkoi</i> Chernyavskii, 1967]	AJ012677	Россия: о. Врангеля	Fedorov et al. [1999]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924 [holotype of this taxon]	KX455628	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]

Вид	Суть № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455629	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455630	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455631	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455632	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455633	Россия: Амурская область	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455636	Россия: Якутия	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455634	Россия: Якутия	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. amurensis</i> Vinogradov, 1924	KX455635	Россия: Забайкалье	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894) [topotype of this taxon]	AY219164	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894) [lectotype of <i>L. flavescens</i> Vinogradov, 1926]	KX455619	Россия: п-ов Камчатка	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894) [topotype of <i>L. obensis chrysogaster</i> Allen, 1903]	KT877362	Россия: Магаданская область	Abramson et al. [2018]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	KX455620	Россия: п-ов Камчатка	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	KX455618	Россия: Чукотка	Abramson, Petrova [2018]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AJ012675	Россия: Чукотка	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219158	Канада: Юкон	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AJ012676	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219146	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894) [topotype of <i>L. alascensis</i> Merriam, 1900]	AY219147	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]

Вид	Суть № в GenBank	Место сбора	Литература
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219148	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219149	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219152	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894) [topotype of <i>L. minusculus</i> Osgood, 1904]	AY219153	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. nigripes</i> (True, 1894)	AY219154	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825) [topotype of this taxon]	AY219162	Канада: Нунавут	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219161	Канада: Нунавут	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219155	Канада: Нунавут	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219159	Канада: Нунавут	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219163	Канада: Северо-Западные территории	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219156	Канада: Северо-Западные территории	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219157	Канада: Северо-Западные территории	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219167	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219150	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]
<i>L. trimucronatus</i> (Richardson, 1825)	AY219151	США: Аляска	Fedorov et al. [2003]

Таблица К.2 – Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Lemmus*, полученных из экземпляров, хранящихся в Российском музее центров биоразнообразия ФИЦКИА УрО РАН, использованных в исследовании

Вид	<i>Cytb</i>	<i>COI</i>	<i>GHR</i>	<i>RAG1</i>	Музей- ный номер	Место сбора	Координаты
<i>L. lemmus chernovi</i> [holotyp]	MK895056	N/A	N/A	N/A	Lem005	Россия: Новая Земля, Малые Кармакулы	72.3822°N 52.7506°E
<i>L. lemmus chernovi</i>	MK895057	MK895068	MK895075	MK895082	Lem008	Россия: Новая Земля, Малые Кармакулы	72.3933°N 52.7567°E
<i>L. lemmus chernovi</i>	MK895058	MK895069	MK895076	MK895083	Lem020	Россия: Новая Земля, Малые Кармакулы	72.4058°N 52.8286°E
<i>L. lemmus chernovi</i>	MK895059	MK895070	MK895077	MK895084	Lem029	Россия: Новая Земля, Губа Безымянная	72.8500°N 52.6500°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	MK895061	MK895072	MK895079	MK895086	Lem035	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	MK895062	MK895073	MK895080	MK895087	Lem036	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	MK895063	N/A	N/A	N/A	Lem037	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	MK895064	MK895074	MK895081	MK895088	Lem038	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	MK895065	N/A	N/A	N/A	Lem039	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E

Продолжение таблицы К.2

Вид	<i>Cytb</i>	<i>COI</i>	<i>GHR</i>	<i>RAG1</i>	Музей- ный номер	Место сбора	Координаты
<i>L. lemmus lemmus</i>	МК895066	N/A	N/A	N/A	Lem040	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. lemmus lemmus</i>	МК895067	N/A	N/A	N/A	Lem041	Россия: Кольский п-ов, Хибины	67.6633°N 33.7064°E
<i>L. sibiricus</i>	МК895060	МК895071	МК895078	МК895085	Lem034	Россия: Таймыр	69.4533°N 88.6697°E



A – РМЦБ Lem019; B – РМЦБ Lem029; C – РМЦБ Lem001; D – РМЦБ Lem027;
 E – РМЦБ Lem020; F – РМЦБ Lem021; G – РМЦБ Lem003; H – РМЦБ Lem003
 (фото В. М. Спицына)

Рисунок К.1 – Морфологическая вариабельность новоземельского норвежского лемминга (паратипы)

Таблица К.3 – Генетические дистанции (средние нескорректированное расстояние %) между таксонами *Lemmus* на основе последовательностей митохондриальных генов *cytb* (ниже диагонали) и *COI* (выше диагонали)

Таксон	<i>L. lemmus chernovi</i>	<i>L. lemmus lemmus</i>	<i>L. sibiricus</i>
<i>L. lemmus chernovi</i>		1.0	2.2
<i>L. lemmus lemmus</i>	1.1		2.1
<i>L. sibiricus</i>	1.8	2.1	

Таблица К.4 – Полиморфизм в последовательностях ядерных генов *GHR* и *RAG1* *Lemmus* spp. Цифры в верхнем ряду относятся к положениям нуклеотидов в выравниваемых последовательностях, буквы – это коды FASTA для нуклеотидов. Точки указывают на нуклеотид, соответствующий первой последовательности

Таксон	<i>GHR</i>				<i>RAG1</i>				
	439	719	812	860	332	436	440	546	599
<i>L. lemmus lemmus</i>	C	C	C	T	C	A	C	C	C
<i>L. lemmus chernovi</i>	.	.	.	C	T
<i>L. sibiricus</i>	C/T	C/T	C/T	C	C/T	A/G	C/T	C/T	T

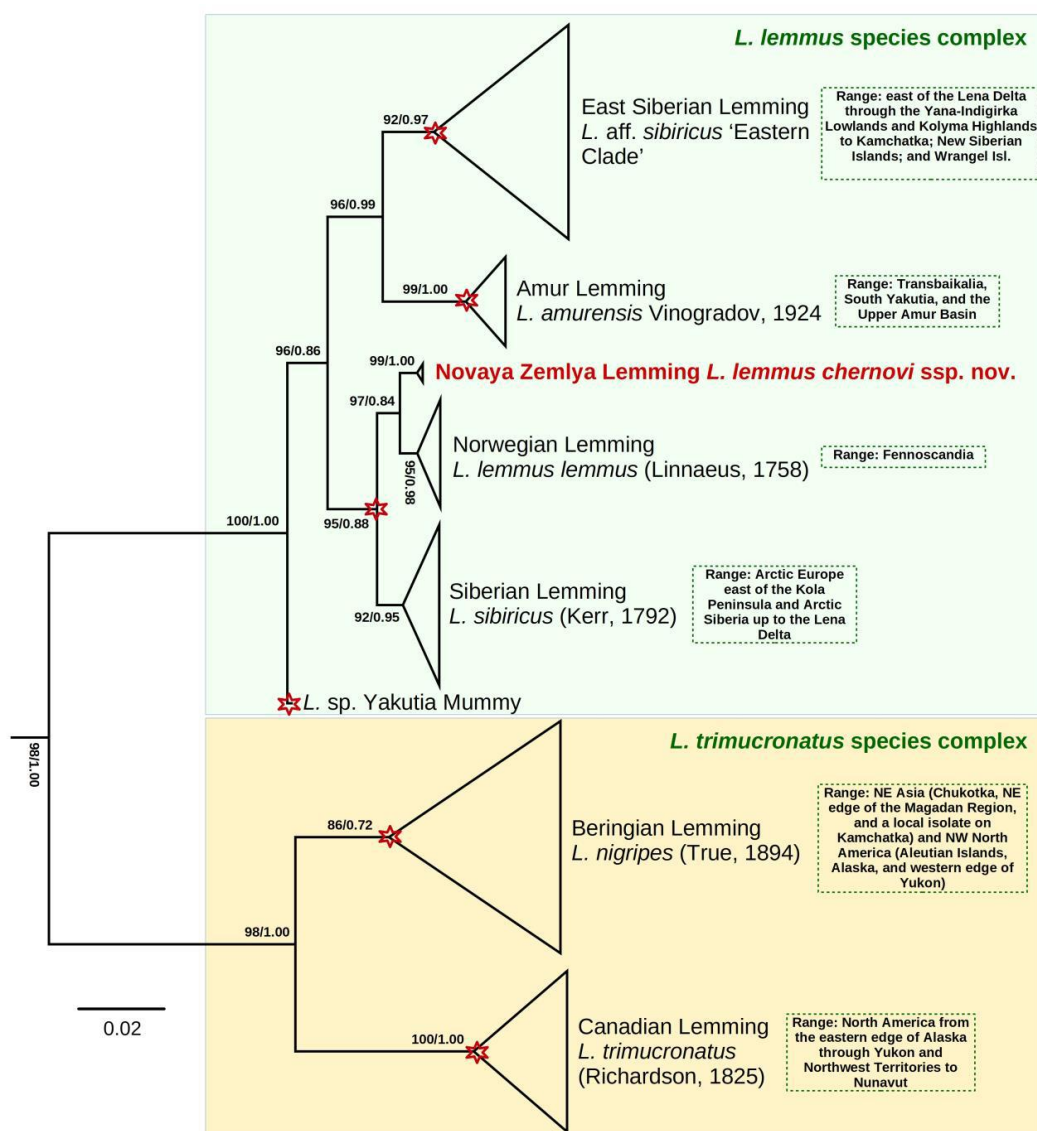
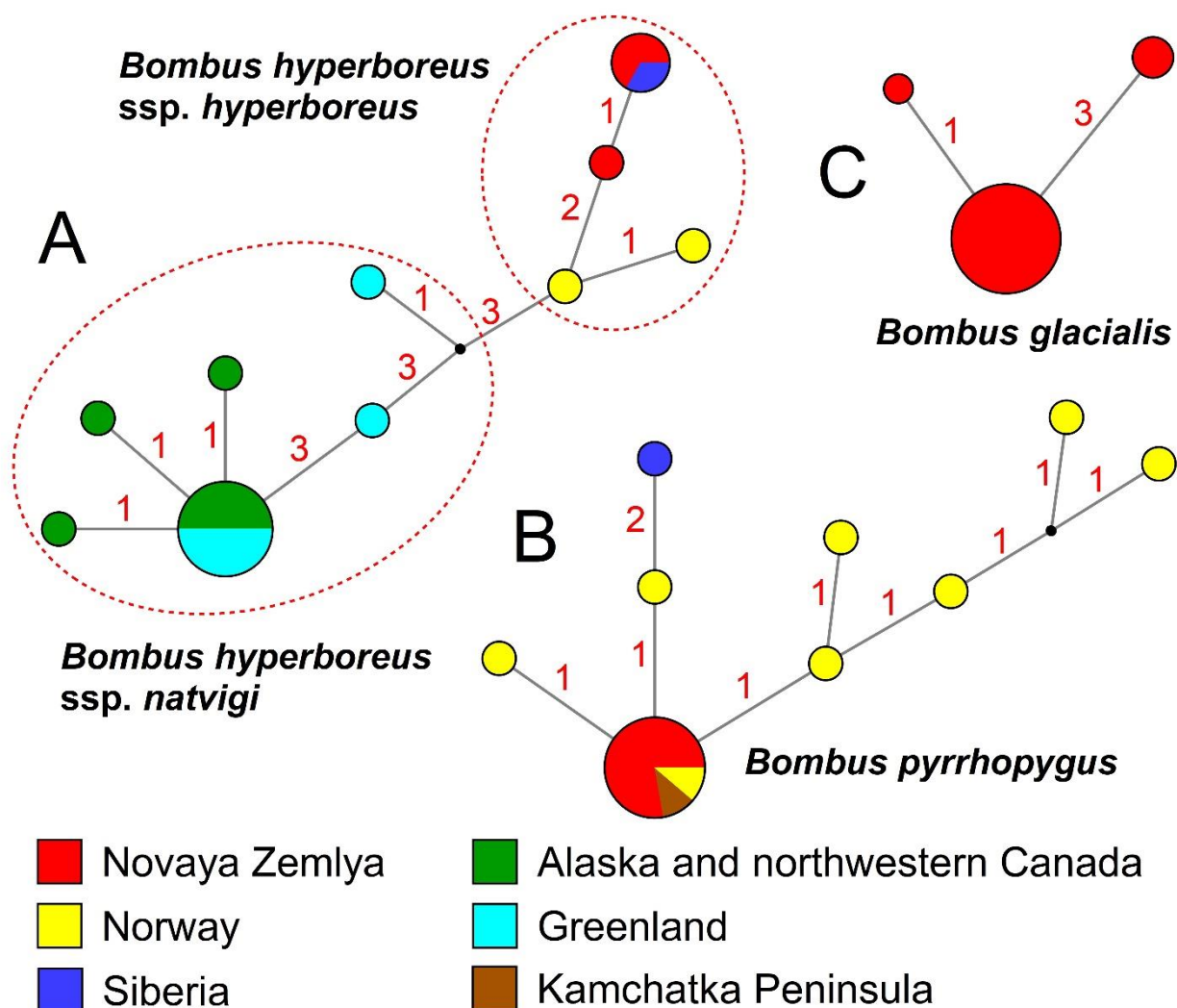


Рисунок К.2 – Филогения, основанная на методе максимального правдоподобия (IQ-TREE), для таксонов *Lemmus*. Рассчитана на основе гаплотипов гена *cytb*. Новоземельский лемминг (*Lemmus lemmus chernovi*) окрашен в красный цвет. Числа возле узлов – это значения поддержки сверхбыстрой начальной загрузки / байесовские апостериорные вероятности. Красные звездочки указывают предполагаемые клады на уровне видов, поддерживаемые моделями определения видовых границ bPTP и sPTP. Масштабная линейка указывает относительное число нуклеотидных замен. Таксоны внешней группы (*Dicrostonyx torquatus*, *D. hudsonius*, *Synaptomys cooperi* и *Myopus schisticolor*) не показаны

ПРИЛОЖЕНИЕ Л

Медианная сеть гаплотипов последовательностей *COI* шмелей с Новой Земли и других арктических территорий



A – *Bombus hyperboreus*; B – *B. Pyrrhopygus*; C – *B. glacialis*. Размер круга пропорционален количеству доступных последовательностей, принадлежащих определенному гаплотипу (наименьший круг = одна последовательность). Черные точки указывают на гипотетические гаплотипы. Красные числа возле ветвей указывают количество замен нуклеотидов между гаплотипами

Рисунок Л.1 – Медианное соединение гаплотипических сетей доступных последовательностей *COI* шмелей с Новой Земли и других арктических территорий

ПРИЛОЖЕНИЕ М

Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Bombus*

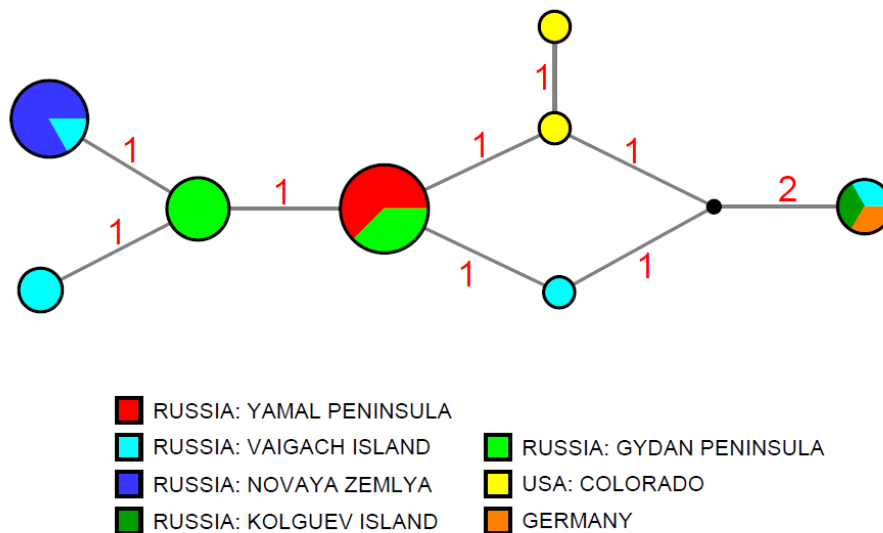
Таблица М.1 – Перечень нуклеотидных последовательностей рода *Bombus*, использованных в исследовании

Вид	COI № в GenBank/ BOLD	Место сбора	Литература
<i>Bombus pyrrhopygus</i> [топотип]	MK530667	Новая Земля, Малые Кармакулы	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i> [топотип]	MK530668	Новая Земля, Малые Кармакулы	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	MK530679	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	MK530680	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	MK530681	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	MK530682	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	MK530684	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	AF279481	Россия: Камчатка	NCBI GenBank
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	KF434342	Норвегия	Gjershaug et al. [2013]
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	NOAPI563-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	NOAPI641-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS403-14	Россия: Красноярский край	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS446-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS456-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS466-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS467-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	WASPS471-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	MK530666	Новая Земля, Малые Кармакулы	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus hyperboreus</i>	MK530685	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]

Вид	COI № в GenBank/ BOLD	Место сбора	Литература
<i>Bombus hyperboreus</i>	MK530686	Новая Земля, Губа Безымянная	Potapov et al. [2019]
<i>Bombus hyperboreus</i>	NOAPI569-14	Норвегия	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	AY181107	Норвегия	Pedersen [2003]
<i>Bombus hyperboreus</i>	WASPS422-14	Россия: Якутия	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	AY181109	Гренландия	Pedersen [2003]
<i>Bombus hyperboreus</i>	AY181108	Гренландия	Pedersen [2003]
<i>Bombus hyperboreus</i>	KU374724	Гренландия	Wirta et al. [2015]
<i>Bombus hyperboreus</i>	KU373302	Гренландия	Wirta et al. [2015]
<i>Bombus hyperboreus</i>	KU374134	Гренландия	Wirta et al. [2015]
<i>Bombus hyperboreus</i>	WASPS704-16	США: Аляска	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BEECF600-11	Канада	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BBWP646-12	США	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BEECF714-11	Канада	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BEECF715-11	Канада	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BEECF716-11	Канада	BOLD IDS
<i>Bombus hyperboreus</i>	BEECF730-11	Канада	BOLD IDS

ПРИЛОЖЕНИЕ Н

Медианная сеть гаплотипов последовательностей *16S* РНК *Euglesa globularis*



Размер круга пропорционален количеству доступных последовательностей, принадлежащих определенному гаплотипу. Черные точки представляют собой гипотетические гаплотипы. Красные числа возле ветвей указывают количество замен нуклеотидов между гаплотипами

Рисунок Н.1 – Медианная сеть гаплотипов последовательностей *16S* РНК образцов *Euglesa globularis* из Российской Арктики (п-ов Ямал, остров Вайгач, архипелаг Новая Земля, остров Колгуев, полуостров Гыдан), Германии и США (Колорадо) (n = 26)