

УДК 591.9

ФАУНА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР: ВКЛАД «СИБИРСКИХ» ВИДОВ

*О. Л. Макарова¹, В. В. Ануфриев², А. Б. Бабенко¹, М. С. Бизин¹, П. М. Глазов³,
А. А. Колесникова⁴, Ю. М. Марусик⁵, А. Г. Татаринов⁴*

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва
E-mail: ol_makarova@mail.ru

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
им. академика Н. П. Лаверова Российской академии наук, г. Архангельск

³Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт географии Российской академии наук, г. Москва

⁴Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар

⁵Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологических проблем
Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, г. Магадан

Проанализирована вся доступная информация по разнообразию животных (12 модельных групп) Ненецкого автономного округа (НАО). Видовое богатство фауны НАО не меньше, а по некоторым группам – выше такового в относительно хорошо изученных арктических регионах сходного размера и ландшафтного разнообразия, таких как п-ов Таймыр, Аляска, Гренландия и пр. На фоне преобладания широко распространенных (палеарктических и голарктических) элементов, для многих видов по территории НАО проходит восточная или западная граница ареала. В ряде таксонов (пауки, коллемболы) «сибирский вклад» (доля видов с преимущественно сибирским, восточно-палеарктическим или сибиро-неарктическим ареалом) значительно превышает европейский. Впервые в Российской Арктике были найдены представители типа волосатиков (*Nematomorpha*) и жуки семейства *Heteroceridae*, а жуки-могильщики (*Nicrophorus Fabricius, 1775*) – в Арктике в целом. Около 200 видов животных впервые обнаружены на территории НАО (131 вид насекомых, 47 – паукообразных, 19 – коллембол и пр.), при этом 27 видов беспозвоночных с «сибирскими» ареалами были впервые найдены в Европе, а 5 видов – в России. Участие арктических (в широком смысле) видов колеблется в отдельных модельных группах от 0 до 30%. Проанализированы миграционные и фауногенетические связи наземных млекопитающих НАО. Мнение о том, что, с зоологической точки зрения, исследованный регион может быть охарактеризован как «Сибирь в Европе» (Seebohm, 1880), получило новые подтверждения. Высказано предположение об остаточном характере европейских частей ареала большинства «сибирских» видов, распространение которых в Европе во время последнего оледенения могло быть значительно шире.

Ключевые слова: биоразнообразие, фауна, ареал, Арктика, Ненецкий автономный округ, млекопитающие, птицы, насекомые, паукообразные, коллемболы, дождевые черви.

ВВЕДЕНИЕ

Восточно-Европейские тундры относятся к Европейско-Западно-Сибирской (Ненецкой) провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978), характерными чертами которой считают сосуществование европейских и сибирских бореальных элементов, а также амфиатлантических океанических и сибирских континентальных арктических видов растений. Неоднократно отмечалось, что

зоогеографическое подразделение Голарктики первого уровня представляет большую трудность в силу отсутствия явных границ с другими областями, малой оригинальности фауны и регулярных изменений ареалов видов в течение плейстоцена (Wallace, 1876; Holt et al., 2013). Современные авторы, использующие строгие статистические методы кластеризации данных о встречаемости таксонов позвоночных животных (Proches, Ramdhani, 2012; Rueda et al., 2013), единодушны в первичности выделения единой циркумполярной Арктической зоогеографической области из-за большого сходства внутрорегиональных фаун и пост-

пенности секторных изменений. Дальнейшее подразделение территории палеарктического сектора Арктики соответствует северным отрезкам зоогеографических рубежей (рис. 1), проведенных исследователями, придававшими ведущее значение генетическим различиям европейской и сибирской фаун (Wallace, 1876; Пузанов, 1938; Johansen, 1955; и др.).

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основную территорию северо-востока Европейской части России в пределах НАО занимают ландшафты арктических, типичных и южных тундр. Площади, занятые лесотундровой и северо-таежной растительностью, невелики (Лавринен-

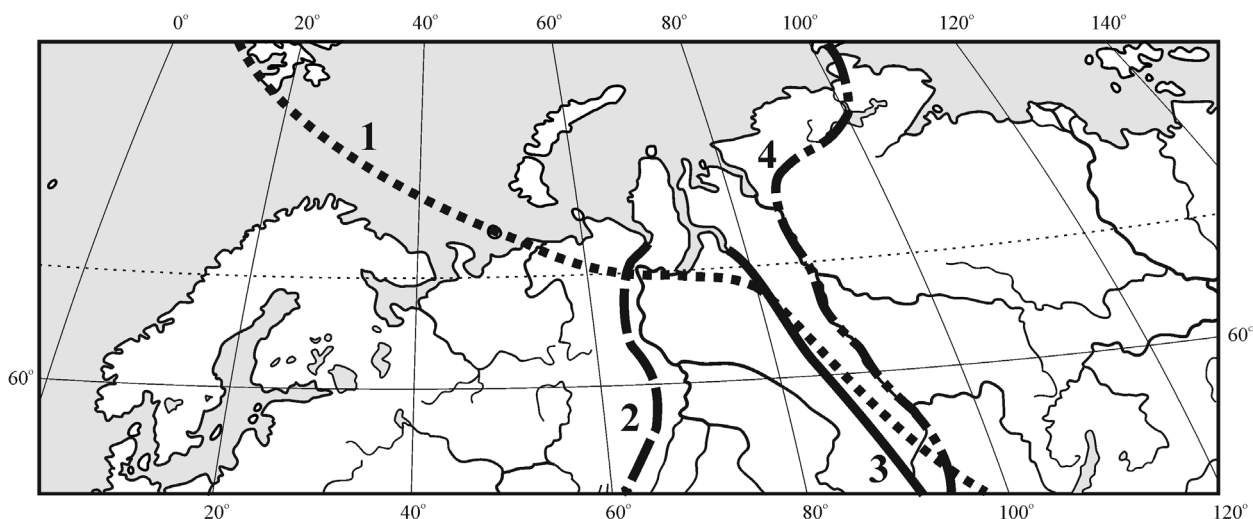


Рис. 1. Границы подобластей на севере Палеарктической зоогеографической области: 1, 2 – граница Европейской и Сибирской подобластей (1 – Марусик, 2007; 2 – Wallace, 1876); 3 – граница Европейско-Обской и Ангарской подобластей (Пузанов, 1938); 4 – линия Иохансена (Johansen, 1955)

Fig. 1. Subregional boundaries in the north of the zoogeographic Palaearctic Region: 1, 2 – boundary between the European and Siberian subregions (1 – Marusik, 2007; 2 – Wallace, 1876); 3 – boundary between the European-Ob' and Angara subregions (Puzanov, 1938); 4 – Johansen's Line (Johansen, 1955)

Целый ряд зоологов указывали на особенно высокую долю «сибирских» видов (основной ареал которых находится в Сибири, восточной Палеарктике или в восточной Палеарктике и Н-арктике) именно на территории северо-восточной Европы (Штегман, 1938; Еськов, 1988; Городков, 1992; Марусик, 2007). В XIX в. книга, посвященная птицам Печорского бассейна, даже получила говорящее название «Siberia in Europe» (Seebohm, 1880).

В рамках проекта ПРООН/ГЭФ и Минприроды России «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России» (2014–2016) авторы статьи приняли участие в создании ГИС по биоразнообразию Ненецкого автономного округа (НАО). Большую часть НАО занимают тундры, а на юге округа выражена полоса лесотундры, переходящая в северную тайгу (Лавриненко И., 2012). Целью работы стал анализ накопленной в ГИС информации для количественной оценки: 1) вклада «сибирских» видов в фауну округа и 2) выраженности арктического элемента в составе отдельных таксономических групп.

ко И., 2012). Климат НАО – арктический, морской на побережье; его континентальность возрастает с удалением от берега моря и в восточном направлении. Среднегодовая температура воздуха в тундровой зоне отрицательная, в пределах $-2.7...-7.0^{\circ}\text{C}$. Продолжительность вегетационного периода (с температурой воздуха 5°C и выше) 55–93 дня. Годовое количество осадков колеблется от 350 до 450 мм. Снежный покров лежит в течение 200–230 дней, его высота в конце зимы на открытых участках 29–55 см (Лавриненко, Лавриненко, 2018).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В программе EndNote была создана библиографическая база данных (БД), включающая 1167 публикаций, в которых есть данные о фауне НАО*. При составлении баз данных по распространению видов животных использовались

*Библиографическая БД (как и ГИС по биоразнообразию НАО) передана в КУ НАО Ненецкий информационно-аналитический центр. В ней содержатся pdf-файлы важнейших литературных источников и публикации исполнителей проекта.

только надежные печатные источники, архивы и коллекции авторов. Учитывались исключительно геоданные, т. е. отметки с географической привязкой, когда координаты находки были указаны (около 80% отметок) или могли быть определены косвенными методами. Проанализированы коллекции Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва), Института биологии Коми УрО РАН (Сыктывкар), Института экологических проблем Севера УрО РАН (Архангельск), Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан). ГИС по биоразнообразию НАО сформирована в среде ArcGis (Рожнов и др., 2019) и состоит из комплекса тематических слоев, что позволяет отражать в картографическом виде широкий комплекс параметров биологического разнообразия во взаимодействии с БД. Масштабируемая БД имеет общую для всех групп таблицу местонахождений (всего их 132),

за исключением базы по птицам, где зачастую документируются визуальные наблюдения на маршрутах. Сейчас БД включает сведения о 2035 видах животных (10 266 записей о распространении птиц и 7993 записи – по остальным группам) и содержит всю доступную на сегодняшний день информацию о биологии, экологии и распространении по территории НАО всех видов животных модельных групп.

Проанализирована фауна 12 основных (модельных) таксонов животных (табл. 1). Их выбор определялся: 1) большим биоценотическим значением; 2) высокой информативностью и пригодностью для биоиндикации состояния наземных экосистем; 3) возможностью сбора значительного нового материала; 4) наличием специалистов для таксономической идентификации.

В июле-августе 2015 г. были проведены экспедиционные работы («НАО-2015») в трех ма-

Таблица 1. Таксономическое разнообразие модельных групп животных в НАО¹

Table 1. Taxonomic diversity of model animal groups in the NAO¹

Модельная группа	Кол-во		Доля видов, %		Наиболее разнообразные семейства/отряды ⁴
	пунктов изучения	видов	арктических ²	«сибирских» ³	
Дождевые черви	30	2	–	–	Lumbricidae
Клещи	24	> 290	~ 23	~ 6	Ascidae Zerconidae Ceratozetidae
Пауки	22	233	9	31	Linyphiidae Lycosidae
Ногохвостки	28	192	~ 10	~ 30	Isotomidae Hypogastruridae Neanuridae Onychiuridae
Стрекозы	19	30	–	13	Libellulidae Coenagrionidae
Клопы	18	48	2	2	Miridae
Жуки	39	342	12	9	Carabidae Staphylinidae Dytiscidae Chrysomelidae
Двукрылые	41	569	~ 23	~ 1	Chironomidae
Дневные бабочки	34	73	20	11	Nymphalidae Satyridae Lycaenidae
Шмели	16	21	10	–	Apidae
Птицы	– ⁵	234 (149) ⁶	29	24	Passeriformes Charadriiformes Anseriformes
Млекопитающие наземные	27	33	18	18	Rodentia Carnivora Lipotyphla

¹По: Татаринов, 2016; Tanasevitch, Khruleva, 2017; Рожнов и др., 2019 и новым данным.

^{2,3}В широком смысле.

⁴Для беспозвоночных животных – семейства, для позвоночных – отряды.

⁵При изучении птиц широко используются маршрутные учеты различной протяженности, поэтому количество точек наблюдения не приводим.

⁶Из них гнездящихся.

лоизученных прибрежных районах Большеземельской тундры – Болванской, Паханческой и Хайпудырской губах Печорского моря, результаты которых значительно пополнили БД. Полевые исследования включали учеты (водные и пешие маршрутные, площадочные) млекопитающих и птиц по местообитаниям, кольцевание и наблюдение меченых птиц. При сборах беспозвоночных животных использовали: ручной разбор почвенных проб; установку почвенных, водных и оконных ловушек и «желтых тарелок»; флотацию; сифтование; кошение энтомологическим сачком; экстракцию мелких членистоногих в эклекторах Тульгрена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Созданная база данных позволила проанализировать таксономическую, географическую и экологическую структуру фауны НАО. Положение округа на границе между территориями европейского и сибирского, а также арктического и бореального биотических комплексов обусловило нахождение на этой территории восточных, западных, северных и южных границ ареалов многих видов животных. Особенно заметен переходный характер биоты НАО при оценке вклада «сибирских» и арктических видов (см. табл. 1; рис. 2–4).

Разнообразие и степень изученности модельных групп животных в НАО

Общая оценка видового богатства фауны НАО (см. табл. 1) показала ее относительно высокое таксономическое разнообразие (Макарова и др., 2016; Рожнов и др., 2019). Оно не меньше,

а по некоторым группам превышает таковое в относительно хорошо изученных арктических регионах сходного размера и ландшафтного разнообразия, таких как п-ов Таймыр, Аляска, Гренландия и пр. (табл. 2).

Данные по птицам и млекопитающим, накапливаемые в округе уже более 200 лет, значительно превосходят по объему и качеству сведения по другим модельным группам (Макарова и др., 2016). Наименее изученные, важные в биоценотическом отношении группы животных, исследования которых должны быть продолжены особенно интенсивно, – двукрылые насекомые и микроартроподы (коллемболы и клещи). Так, почти все виды двукрылых, обнаруженные в ходе экспедиции «НАО-2015» (89%), были впервые указаны для НАО (Сорокина, 2017; Рожнов и др., 2019; и др.). Среди коллембол и клещей доля видов, впервые найденных в округе начиная с 2012 г., составляет 52 и 40% соответственно (Бабенко, 2012; Мелехина, Зиновьева, 2012; Макарова, 2013; Babenko et al., 2017; и др.), тогда как среди пауков – только 8% (см. Marusik et al., 2016; Tanasevitch, Khruleva, 2017; новые данные). Накопленные материалы и критический анализ литературных сведений позволяют обоснованно утверждать, что основной состав фауны дождевых червей, дневных чешуекрылых и шмелей в регионе выявлен практически полностью (Потапов и др., 2013; Татаринцев, 2016; Макарова, Колесникова, 2019). Но даже применительно к такой относительно хорошо изученной группе, как жуки (Медведев, 2005; Долгин, Беньковский, 2011; Колесникова и др., 2017; и др.), интенсивный сбор представителей всех семейств в рам-

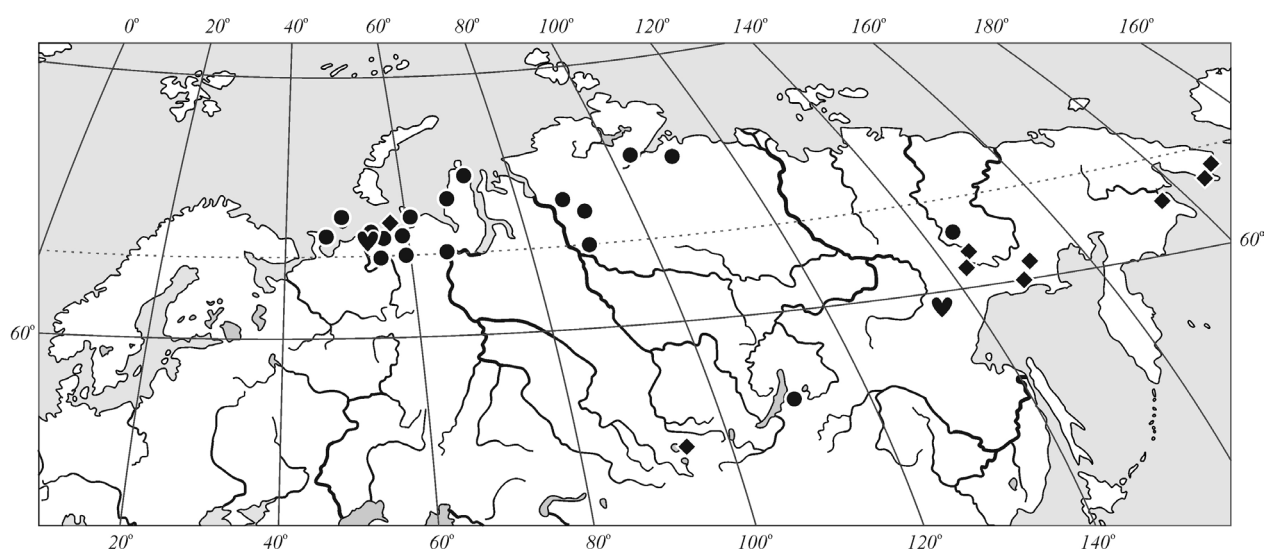


Рис. 2. Находки «сибирских» видов членистоногих на территории Ненецкого АО: ● – ногохвостки *Protaphorura jacutica* (Martynova, 1976), ◆ – клещи *Zerconopsis* sp., ♥ – клещи *Iphidozercon colliculatus* Gwiazdowicz et Marchenko, 2012

Fig. 2. Records of “Siberian” arthropod species in the Nenets Autonomous Okrug: ● – springtail *Protaphorura jacutica* (Martynova, 1976), ◆ – mite *Zerconopsis* sp., ♥ – mite *Iphidozercon colliculatus* Gwiazdowicz et Marchenko, 2012

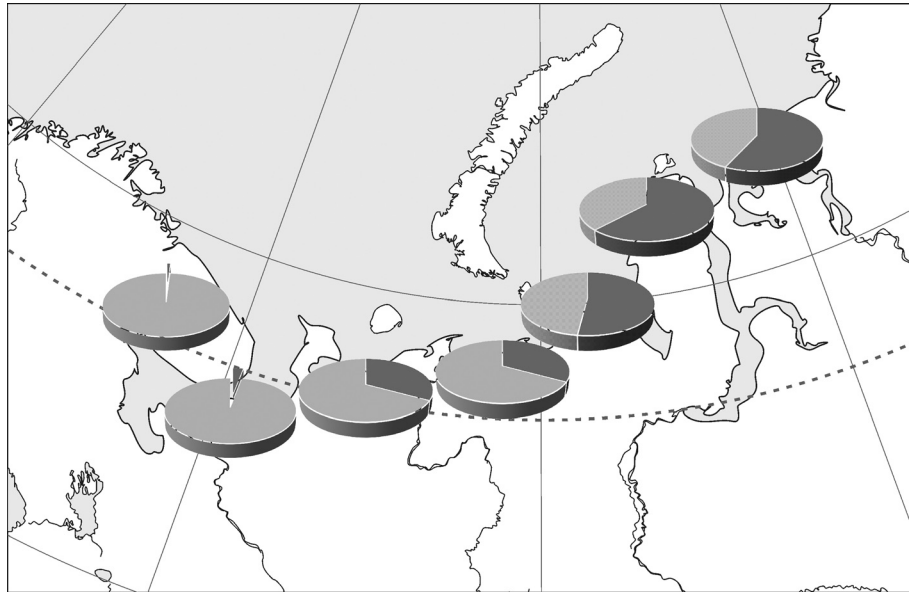


Рис. 3. Доля «сибирских» видов пауков (темный сектор) в фауне севера Восточной Европы и Западной Сибири (по: Танасевич, Нехаева, 2014; Tanasevitch, Rybalov, 2015; Marusik et al., 2016; Tanasevitch, Khruleva, 2017; Нехаева, 2018; Nekhaeva, 2018; новым данным)

Fig. 3. Share of “Siberian” spider species (dark sector) in the north of East Europe and the north of West Siberia (after Tanasevitch, Nekhaeva, 2014; Tanasevitch, Rybalov, 2015; Marusik et al., 2016; Tanasevitch, Khruleva, 2017; Nekhaeva, 2018a, b; new data)

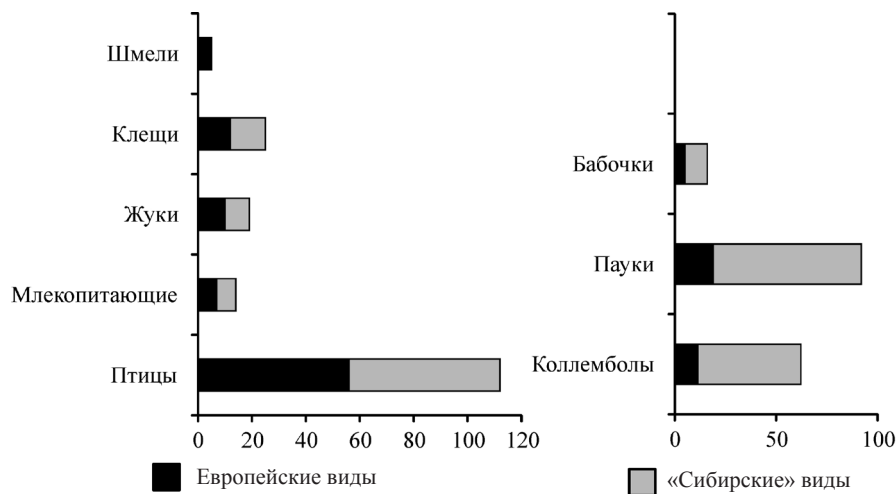


Рис. 4. Соотношение чисел европейских и «сибирских» видов в фауне основных групп животных Ненецкого АО

Fig. 4. Ratio of numbers of European and "Siberian" species in the fauna of the main animal groups in the Nenets Autonomous Okrug

ках «НАО-2015» и привлечение для определения специалистов увеличили объем колеоптерофауны округа на 20% (Prokin et al., 2017; Сажнев, 2018; Рожнов и др., 2019; и др.).

Новые находки животных на территории НАО

Экспедиционные работы 2015 г. включали широкий спектр методов сбора беспозвоночных, к определению которых были привлечены многие специалисты-систематики. Это позволило значительно увеличить объем информации о

разнообразии животных в НАО. Впервые в Российской Арктике были найдены представители типа волосатиков (Nematomorpha) и жуки семейства Heteroceridae (см. Сажнев, 2018), а жуки-могильщики (*Nicrophorus* Fabricius, 1775) – в Арктике в целом. Фауну НАО пополнил 201 вид беспозвоночных животных (в том числе 131 вид насекомых). Это «расширило», порой на тысячи километров, ареалы многих видов. Так, впервые на территории Европы отмечены 29 видов (насекомых, паукообразных, моллюсков), чей основ-

Таблица 2. Разнообразие коллембол и свободноживущих клещей в фауне крупных арктических регионов

Table 2. Species diversity of springtails and free-living mites in the faunas of large Arctic regions

Регион	Таксон	
	Collembola	Acari
Ненецкий АО	192	290
Аляска*	241	276
Таймыр**	190	320
Гренландия	197	254

Примечание. По Babenko, Fjellberg, 2006; Makarova, 2015; Babenko et al., 2017; Рожнов и др., 2019.

*К западу от р. Маккензи, северная и северо-западная равнины, северные предгорья хребта Брукса.

**Безлесная часть полуострова.

ной ареал находится в сибирском, восточно-палеарктическом или сибиро-американском секторе Голарктики (примеры на рис. 2). Четыре вида тлей и один род почвенных клещей (*Rackia* Mahunka, 1975) впервые найдены в России (Khaustov, Makarova, 2016; Stekolshchikov, 2017). Установлено 17 новых для науки видов микроартропод, пять из них уже описаны (Khaustov, Makarova, 2016; Babenko et al., 2017).

Представленность «сибирских» и арктических видов в разных группах животных фауны НАО

При анализе ареалов видов 12 модельных групп животных было установлено, что на фоне преобладания широко распространенных (палеарктических и голарктических) форм видовые списки 10 групп содержат «сибирские» элементы (см. табл. 1). Общее число таких видов среди модельных групп около 220 (чуть более 10%). Однако «сибирских» видов почти нет среди очень слабо изученных в НАО двукрылых насекомых (всего около 1%) и совсем нет среди хорошо известных шмелей (Потапов и др., 2013). Даже среди пресноводных моллюсков, с широкими в целом ареалами, во всех пунктах работ экспедиции 2015 г. обнаружен *Lymnaea dolgini* Gundrizer et Starobogatov, 1979 (Беспалая и др., 2017), ранее считавшийся сибирским эндемиком. Больше всего «сибирских» видов среди ногохвосток (30%), пауков (31%) и птиц (24%).

Более четверти отмеченных в НАО видов ногохвосток (51 вид из 192) не встречаются в континентальной части Западной Европы и могут разумно рассматриваться как «сибирская» фракция в фауне коллембол восточно-европейских тундр. При этом «сибирское влияние» не ограничено только восточными районами (о. Вайгач или о. Долгий), но заметно и много западнее, в частности на о. Колгуев и даже на п-ове Канин. Часть этих видов отмечены и к западу от НАО, но толь-

ко с арктических островов (Шпицберген и др.) или даже «проникает» в Гренландию. В Западной Европе все эти виды обычно рассматриваются как настоящие арктические формы, хотя некоторые из них могут быть широко распространены в Сибири. Восточные границы ареалов таких видов находятся на обширной территории – от Восточной Сибири до Канады. Таким образом, фауну коллембол восточно-европейских тундр можно считать своеобразным сибирским анклавом в Европе.

На севере Европы тенденция поступательно-го увеличения к востоку доли видов, основной ареал которых находится в Сибири, лишь недавно показана для микроартропод (Babenko et al., 2017), но хорошо документирована на материале пауков (см. рис. 3). На востоке округа вклад таких видов в аранеофауну возрастает до 52% (Tanasevitch, Khruleva, 2017). Между тем среди жуков НАО (самый разнообразный отряд животных на Земле) доля сибирских видов оказалась на удивление низкой – всего 9% (Колесникова и др., 2017; Prokin et al., 2017; и др.).

Соотношение чисел европейских и «сибирских» видов в фауне НАО весьма различно среди модельных групп (см. рис. 4). Доли этих фауногенетических элементов практически равны у жуков, птиц и млекопитающих, тогда как «сибирское влияние» значительно сильнее «европейского» у пауков и ногохвосток. Не удается связать эти различия с общим разнообразием и геологическим возрастом группы, размером животных и способом расселения. Нельзя исключить, что наблюдаемые различия определяются особенностями эволюции отдельных таксонов и размерами ареалов их представителей в целом.

В связи этим очень показателен пример трех различных групп почвенных микроартропод, характеризующихся близким размерным диапазоном и сходными возможностями расселения. Если среди коллембол «сибирский вклад» превышает «европейский» почти в 5 раз (соответственно 51 и 11 видов), то среди клещей относительно хорошо изученных групп (Mesostigmata и Oribatida) доля европейских и «сибирских» видов почти равна (12 и 13 видов соответственно), причем большая часть этих «секторных» видов (22 из 25) – мезостигматические (см. рис. 4, табл. 3). Среди панцирных клещей Северной Евразии в целом преобладают виды с широкими ареалами – голарктическими полизональными. Среди мезостигматических клещей НАО, «сибирское влияние» (11% видов) нивелируется значительным участием представителей североатлантического литорального комплекса (10%) (Макарова и др., 2018).

Доля арктических в широком смысле видов, ареалы которых в равнинных районах не выходят за границы тундрового биома (т. е. собствен-

Таблица 3. Ареалогическая структура фауны основных групп микроартропод Ненецкого АО: доли европейских, «сибирских» и циркумполярных криобионтных видов, %

Table 3. Areographic structure of the fauna of the main microarthropod groups in the NAO: shares of European, “Siberian”, and circumpolar cryobiontic species (%)

Таксон	Европейские		«Сибирские»	Циркумполярные криобионты (арктические и арктомонтанные)
	Всего	Литоральные		
Collembola	6	3	30	10
Mesostigmata	10	10	11	42
Oribatida	2	1	1	4

но арктических, метарктических и арктомонтанных), колеблется в отдельных модельных группах от полного отсутствия (у дождевых червей и стрекоз) до 29% (у птиц). Вклад арктических видов в орнитофауну маршей Большеземельской тундры, впервые подробно изученных в ходе экспедиции «НАО-2015», оказался еще выше – 33–43% в отдельных районах (Рожнов и др., 2019).

Арктическая фракция по-разному выражена в фауне ведущих отрядов клещей НАО. У гамазовых клещей (*Mesostigmata*) доля арктических и арктомонтанных видов очень высока – 42%, многие виды имеют циркумполярные ареалы. Среди панцирных клещей (*Oribatida*) арктические виды единичны (4%). Значительно большая специализация арктической фауны гамазовых клещей, по сравнению с панцирными, хорошо известна (рис. 5).

Нельзя исключить, что различия в ареалогии этих групп связаны с их разным геологическим возрастом и скоростью эволюции. Панцирные клещи известны уже из отложений девона (Norton et al., 1988), а скорость их формообразования считается беспрецедентно низкой (Криволицкий, 1973). Напротив, самая ранняя находка *Mesostigmata* датируется только ранним мелом

(Е. Сидорчук, уст. сообщ.). Недавние молекулярные исследования показали экстремально большую скорость нуклеотидных замен (Murell et al., 2005), а также высокий средний уровень дивергенции относительно внешних групп (Klompren et al., 2007) внутри *Mesostigmata* в сравнении со всеми другими хелицеровыми.

Связи восточно-европейских и сибирских популяций млекопитающих

Оценка «сибирского влияния» на северо-востоке Европы будет весьма неполной без учета миграционных и филогенетических связей наземных млекопитающих, обитающих на территории Ненецкого автономного округа.

Данными мечения песка *Alopex lagopus* (Linnaeus, 1758), проведенного в первой половине XX в., было доказано, что ежегодно во время зимних миграций часть животных этого вида с территории тундровой зоны Обского Севера прикочевывает в восточно-европейские тундры (Сдобников, 1940; Максимов, 1945). В период с 1958 по 1961 г. доля таких мигрантов в зимнем населении песка на территории НАО составляла от 30 до 45% (Шиляева, 1965). Вероятно, эти миграции из западно-сибирских в восточно-

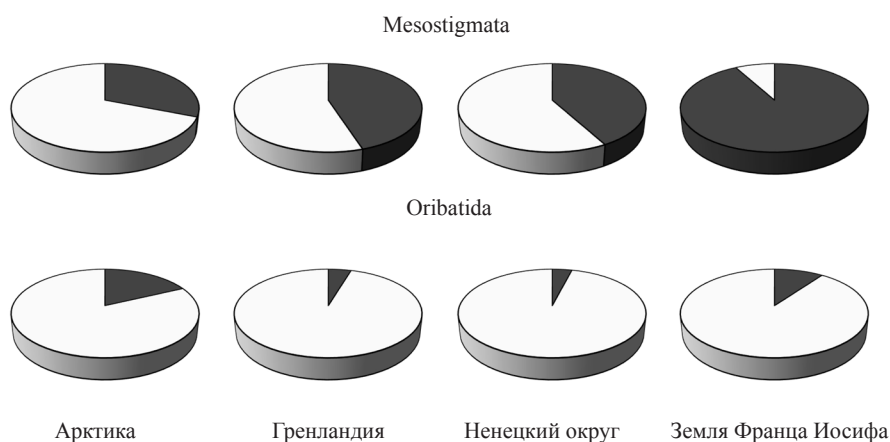


Рис. 5. Доля криобионтных (арктических и арктомонтанных) видов (темный сектор) в почвенной фауне двух ключевых отрядов клещей в различных арктических регионах (по: Hodkinson et al., 2013; Makarova, 2015, 2018; Рожнов и др., 2019)

Fig. 5. Share of cryobiontic (Arctic and arctomontane) species (dark sector) in the soil fauna of two key mite orders in different Arctic regions (after Hodkinson et al., 2013; Makarova, 2015, 2018; Rozhnov et al., 2019)

европейские тундры продолжают и в настоящее время. Косвенным подтверждением этому является статистика вспышек эпизоотий бешенства в оленеводческих хозяйствах НАО и динамики численности песца, являющегося основным источником распространения бешенства, на п-ове Ямал. Количество инфицированных бешенством домашних оленей на территории НАО возрастает в годы, которым предшествовала высокая летняя численность песца на Ямале (Романенко и др., 2016).

Белый медведь *Ursus maritimus* Phipps, 1774, обитающий на побережье Ненецкого автономного округа и островах Печорского моря, относится к карско-баренцевоморской популяции и совершает сезонные миграции с акватории и побережья Карского моря в Баренцево и обратно (Беликов, 2011).

Филогенетический анализ диких и домашних северных оленей материковой части НАО (по мтДНК) выявил близкое родство этих копытных с оленями тундровой зоны Сибири. Среди оленей рассматриваемого региона относительно высока встречаемость гаплотипов, отмеченных ранее в группировках диких северных оленей Таймыра. Это подтверждает единство происхождения оленей Восточно-Европейской равнины и тундровых оленей Сибири, обычно классифицируемых как подвид *Rangifer tarandus sibiricus* Murrau, 1886 (Королев и др., 2017).

Повсеместно высокое генетическое разнообразие митохондриальных линий узкочерепной полевки, ареал которой в настоящее время сильно фрагментирован, указывает на их длительное существование *in situ* (Petrova et al., 2015). При этом особи из северо-западного фрагмента ареала, включающего восточно-европейские тундры и Ямал, принадлежат к той же гаплогруппе, что и обитатели Западно-Сибирской равнины и Алтая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительный вклад «сибирских» видов в фауну различных групп животных Ненецкого АО (до 31%) подтверждает вывод, сделанный 140 лет назад на орнитологическом материале. С зоологической точки зрения, исследованный регион может быть охарактеризован как «Сибирь в Европе» (Seeböhm, 1880). Однако климатические колебания плейстоцена значительно меняли ландшафты северной Евразии, и границы современных ареалов многих «сибирских» видов на тысячи километров отстоят от пунктов их ископаемых находок (Сооре, 1979; и др.). То есть наблюдаемая в настоящее время картина распространения «сибирских» видов на территории северо-восточной Европы представляет собой не итог развития фауны, а ее «менталь-

ный снимок» (Штегман, 1950). Целый ряд видов, распространение которых в Старом Свете сейчас ограничено территорией Сибири, в периоды похолоданий позднего плейстоцена были широко распространены по всей Палеарктике, в том числе в Западной Европе. Таковы многие виды жуков, хорошо сохраняющихся в отложениях (Сооре, 1979; Назаров, 1984; Fikáček et al., 2011; Legalov et al., 2015), и млекопитающих – представителей лемминговой и мамонтовой фауны (Маркова, ван Кольфсхотен, 2008; и др.). Нельзя исключить, что остаточными являются и некоторые европейские популяции самого холодостойчивого дождевого червя *Eisenia n. nordenskioldi* (Eisen, 1879), основной ареал которого находится в Сибири, а находки на большей части Восточной Европы связаны с поймами рек, причем только на территории, которая была свободной от ледника (Макарова, Колесникова, 2019). Таким образом, в указанных случаях нужно говорить не о проникновении «сибирских» видов с востока, а о сохранении ими своих позиций при изменении климата в подходящих условиях.

Работы проведены при всемерной поддержке проекта ПРООН/ГЭФ и Минприроды России «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России» (руководители проекта – В. В. Рожнов, С. А. Шейнфельд, И. О. Костин; 2014–2016) и продолжают сейчас в рамках грантов РФФИ (№ 17-04-01603 «Членистоногие арктических маршей: особенности населения и региональная специфика», № 18-05-60057 «"Позеленение" тундры как драйвер современной динамики арктической биоты»), Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» и госзадания № 0148-2019-0007. Создание баз данных и ГИС по биоразнообразию НАО проведено при основном участии В. Ю. Разживина (БИН РАН). Большую помощь в организации полевых работ оказали сотрудники Ненецкого государственного заповедника (директор – С. А. Золотой), региональный координатор проекта С. А. Уваров, работники Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции (директор – Т. М. Романенко). Успех работ экспедиции 2015 г. был во многом определен нашими коллегами – О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко, Г. А. Тюсовым (БИН РАН) и безкорыстной работой Нарьян-Марского авиаотряда (директор – В. Е. Остапчук). В подготовке иллюстраций и поиске литературы большую помощь оказал К. В. Макаров (МПУ).

ЛИТЕРАТУРА

Бабенко А. Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова // Зоол. журн. 2012. Т. 9, № 4. С. 411–427.

Беликов С. Е. Белый медведь Российской Арктики // Наземные и морские экосистемы (Вклад России в Международный полярный год 2007/08) / ред. Г. Г. Матишов, А. А. Тишков. М., СПб.: ООО «Паулсен», 2011. С. 263–291.

- Беспалая Ю. В., Аксенова О. В., Болотов И. Н. и др. Фауна пресноводных моллюсков прибрежных низменностей Печорского моря (Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 1. С. 25–32.
- Городков К. Г. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) / ред. Э. П. Нарчук. Л. : ЗИН АН СССР, 1992. С. 45–56.
- Долгин М. М., Беньковский А. О. Жуки-листоеды. Фауна европейского Северо-Востока России. СПб. : Наука, 2011. Т. 8. Ч. 3. 291 с.
- Еськов К. Ю. Пауки (Aranei) Средней Сибири : Материалы по фауне Средней Сибири и прилегающих районов Монголии. М. : ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. С. 101–155.
- Колесникова А. А., Долгин М. М., Конакова Т. Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae). Фауна европейского северо-востока России. Т. 81. Ч. 4. Сыктывкар : Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2017. 340 с.
- Королев А. Н., Мамонтов В. Н., Холодова М. В. и др. Полиморфизм контрольного региона мтДНК северных оленей (*Rangifer tarandus*) материковой части европейского Северо-Востока России // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 1. С. 106–118. DOI: 10.7868/S0044513417010147
- Криволицкий Д. А. Темпы формообразования и пути приспособительной эволюции у панцирных клещей // Экология. 1973. № 3. С. 75–80.
- Лавриненко И. А. Использование дистанционных методов при геоботаническом районировании восточно-европейских тундр // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2012. Т. 9, № 3. С. 269–276.
- Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. Зональная растительность равнинных восточно-европейских тундр // Растительность России. 2018. № 32. С. 35–108. DOI: 10.31111/vegrus/2018.32.35
- Макарова О. Л., Бабенко А. Б., Бизин М. С. Вклад сибирских видов в фауну почвенных микроартропод северной Европы // Проблемы почвенной зоологии : Материалы XVIII Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 129–130.
- Макарова О. Л., Колесникова А. А. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы // Известия РАН. Сер. Биол. 2019. № 5. В печати.
- Макарова О. Л., Рожнов В. В., Лавриненко И. А. и др. Изученность биоты Ненецкого автономного округа – аналитический обзор // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа. Ростов-на-Дону : ЮНЦ РАН, 2016. Вып. 13. С. 240–248.
- Максимов А. А. О миграции песка на севере Европейской части СССР // Бюл. МОИП. 1945. Т. 50, № 5–6. С. 32–39.
- Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т. (ред.). Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену. М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2008. 556 с.
- Марусик Ю. М. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2007. 36 с.
- Медведев А. А. Жуки-щелкуны. Фауна европейского Северо-Востока России. СПб. : Наука, 2005. Т. 8. Ч. 1. 158 с.
- Мелехина Е. Н., Зиновьева А. Н. Первые сведения о панцирных клещах (Acari: Oribatida) хребта Пай-Хой (Югорский полуостров) // Известия Коми науч. центра УрО РАН. 2012. Вып. 2 (10). С. 42–50.
- Назаров В. И. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 205 / ред. А. П. Расницын. М. : Наука, 1984. 96 с.
- Нехаева А. А. Фауна и население пауков (Arachnida, Aranei) Кольского полуострова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2018. 22 с.
- Потапов Г. С., Колосова Ю. С., Гофаров М. Ю. Зональное распределение видов шмелей (Hymenoptera, Apidae) на Европейском Севере России // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 10. С. 1246–1252. DOI: 10.7868/S0044513413100103
- Пузанов И. И. Зоогеография. М. : Учпедгиз, 1938. 360 с.
- Рожнов В. В., Лавриненко И. А., Разживин В. Ю. и др. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4. № 2. В печати.
- Романенко Т. М., Ануфриев В. В., Вылко Ю. П. и др. Об эпизоотической ситуации по бешенству в оленеводстве Ненецкого автономного округа // Вестник гос. аграрного ун-та Северного Зауралья. 2016. № 1 (32). С. 91–98.
- Сажнев А. С. Фауна жесткокрылых семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) севера Европейской части России // Тр. Казанского отд-ния Русского энтомолог. о-ва : Материалы докл. II Чтений памяти проф. Эдуарда Александровича Эверсмана. Казань : ООО «Олитех», 2018. Вып. 5. С. 43–47.
- Сдобников В. М. Опыт массового мечения песцов // Проблемы Арктики. 1940. № 12. С. 106–110.
- Сорокина В. С. Мускоидные мухи (Diptera, Muscoidea) северных территорий России // Евразият. энтомолог. журн. 2017. Т. 16, № 1. С. 44–56.
- Танасевич А. В., Нехаева А. А. Предварительные итоги аранеологических исследований в Пинежском заповеднике (Arachnida, Aranei) // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера : Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию заповедника «Пинежский» (2–5 сент. 2014 г., Пинега). Ижевск, 2014. С. 204–207.
- Татаринов А. Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2016. 255 с.
- Шильева Л. М. Состояние популяций песка на Европейском Севере и использование его запасов // Вопр. охотничьего хозяйства и звероводства. М., 1965. С. 140–146.
- Штегман Б. К. О путях формирования фаун и методике их изучения // Известия Всесоюз. географ. о-ва. 1950. Т. 82, № 4. С. 392–395.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М. ; Л., АН СССР, 1938. Т. 1. 157 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область / ред. Б. А. Юрцев. Л. : Наука, 1978. С. 9–104.

Babenko A. B., Fjellberg A. Collembola septentrionale: A catalogue of springtails of the Arctic region. M. : KMK Scientific Press Ltd., 2006. 190 p.

Babenko A., Potapov M., Taskaeva A. A. The collembolan fauna of the East European tundra // Russian Entomological Journal. 2017. Vol. 26, No. 1. P. 1–30.

Coore G. R. Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography, and ecology // Annual Review of Ecology and Systematics. 1979. Vol. 10. P. 247–267.

Fikáček M., Prokin A., Angus R. B. A long-living species of the hydrophiloid beetles: *Helophorus sibiricus* from the early Miocene deposits of Kartashevo (Siberia, Russia) // Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects : Honouring Alexandr Rasnitsyn / eds. D. E. Shcherbakov, M. S. Engel, M. J. Sharkey. ZooKeys. 2011. Vol. 130. P. 239–254.

Hodkinson I. D., Babenko A., Behan-Pelletier V. et al. Chapter 7. Terrestrial and Freshwater Invertebrates // Arctic Biodiversity Assessment. Status and Trends in Arctic Biodiversity / ed. H. Meltofte. Akureyri : CAFF, 2013. P. 196–223.

Holt B. G., Lessard J.-P., Borregaard M. K. et al. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world // Science. 2013. Vol. 339. P. 74–78. DOI: 10.1126/science.1228282

Johansen H. Die Jennissei-Faunenscheide // Zoologische Jahrbücher. 1955. Bd. 83, Hf. 3/4. S. 237–247.

Khaustov A. A., Makarova O. L. First record of the mite genus *Rackia* (Acari: Heterostigmatina: Neopygmephoridae) from Arctic Russia with the description of a new species // Acarina. 2016. Vol. 24, No. 1. P. 55–60. DOI: 10.21684/0132-8077.2016.24.1.55.60

Klompen H., Lekveishvili M., Black IV. W. C. Phylogeny of parasitiform mites (Acari) based on rRNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2007. Vol. 43, No. 3. P. 936–951. DOI: 10.1016/j.ympev.2006.10.024

Legalov A. A., Dudko R. Yu., Zinovyev E. V. Subfossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the central part of West Siberia provide evidence of range expansion during the last glaciations // Quaternary International. 2015. 420. P. 233–241. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.11.043

Makarova O. Free-living mites (Acari) of the coldest Old World territory (Franz Josef Land Archipelago): diversity, geographical ranges, assemblages // Proceedings of the XV International Congress of Acarology (Antalya, Turkey, 2–8 September, 2018). 2018. P. 127.

Makarova O. L. Gamasid mites (Parasitiformes, Mesostigmata) of the European Arctic and their distribution patterns // Entomological Review. 2013. Vol. 93, No. 1. P. 113–133. DOI: 10.1134/S0013873813010156

Makarova O. L. The fauna of free-living mites (Acari) of Greenland // Entomological Review. 2015. Vol. 95, No 1. P. 108–125. DOI: 10.1134/S0013873815010133

Marusik Yu. M., Koponen S., Makarova O. L. A survey of spiders (Aranei) collected in the Arctic island Dolgoy (69°12' N), Barents Sea // Arachnology. 2016. Vol. 17, No. 1. P. 10–24. DOI: 10.13156/ arac.2006.17.1.10

Murell A., Dobson S. J., Walter D. E. et al. Relationships among the three major lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) inferred from small subunit rRNA: paraphyly of the Parasitiformes with respect to the Opiioacariformes and relative rates of nucleotide substitution // Invertebrate Systematics. 2005. Vol. 19, No. 5. P. 383–389. DOI: 10.1071/IS05027

Nekhaeva A. A. Spiders (Arachnida, Aranei) of the High Arctic Shokalsky Island (73° N), the Kara Sea, Russia // Arthropoda Selecta. 2018. Vol. 27, No. 4. P. 367–372.

Norton R. A., Bonamo P. M., Grierson J. D., Shear W. A. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York State // Journal of Paleontology. 1988. Vol. 62, No. 2. P. 259–269.

Petrova T. V., Zakharov T. S., Samiya R., Abramson N. I. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiodopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pleistocene prosperity // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2015. Vol. 53, No. 2. P. 97–108. DOI: 10.1111/jzs.12082

Proches S., Ramdhani S. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses // BioScience. 2012. Vol. 62, No. 3. P. 260–270. DOI: 10.1525/bio.2012.62.3.7

Prokin A. A., Makarova O. L., Petrov P. N. Water beetles (Coleoptera) of coastal areas of the Bolshezemelskaya Tundra, extreme northeastern Europe // Aquatic Insects. 2017. Vol. 38, No. 4. P. 197–218. DOI: 10.1080/01650424.2017.1387270

Rueda M., Rodriguez M. A., Hawkins B. A. Identifying global zoogeographical regions: lessons from Wallace // Journal of Biogeography. 2013. Vol. 40. P. 2215–2225. DOI: 10.1111/jbi.12214

Seeböhm H. Siberia in Europe: a visit to the valley of the Petchora, in North-East Russia; with description of the natural history, migration of birds, etc. London : John Murray, 1880. 311 p.

Stekolshchikov A. V. Contribution to the aphid fauna (Hemiptera: Sternorrhyncha, Aphidomorpha) of the Nenets Autonomous Okrug // Entomologist's Monthly Magazine. 2017. Vol. 153. P. 131–155.

Tanasevitch A. V., Khruleva O. A. Spiders (Aranei) of the typical tundra subzone of the Yugorsky Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. 2017. Vol. 26, No. 4. P. 341–368.

Tanasevitch A. V., Rybalov L. B. Fauna and distribution of spiders (Aranei) of the Arctic tundra in northern Yamal Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. 2015. Vol. 24, No. 2. P. 215–230.

Wallace A. R. The Geographical distribution of animals. New York, Harper and Brothers, 1876. 503 p.

Поступила в редакцию 11.12.2018 г.

Поступила после доработки 31.01.2019 г.

FAUNA OF THE EAST EUROPEAN TUNDRA: THE INPUT OF “SIBERIAN” SPECIES

**O. L. Makarova¹, V. V. Anufriyev², A. B. Babenko¹, M. S. Bizin¹, P. M. Glazov³,
A. A. Kolesnikova⁴, Yu. M. Marusik⁵, A. G. Tatarinov⁴**

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow*

²*Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk*

³*Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Moscow*

⁴*Institut of Biology, Komi Science Centre, Ural Department of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

⁵*Institute of the Biological Problems of the North,*

Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan

All available information on animal diversity (12 model groups) in the Nenets Autonomous Okrug (NAO) was analyzed. In general, the taxonomic abundance of the NAO fauna is no less, and in some animal groups even exceeds that in relatively well-studied Arctic regions of similar size and landscape diversity, such as the Taymyr Peninsula, Alaska, Greenland, etc. The widespread species (Palaeartic and Holarctic) were found prevalent, but many species show western or eastern range limits within the NAO area. In some taxonomic groups studied (spiders, collembolans), the “Siberian input”, i. e. the proportion of species with predominantly Siberian, East Palaeartic, or Siberian-Nearctic distributional patterns, significantly exceeds the “European”. For the first time in the Russian Arctic, members of hair-worms (Phylum Nematomorpha) and the beetle Heteroceridae family were found, whereas burying beetles (genus *Nicrophorus* Fabricius, 1775) were first recorded in the whole Arctic. About 200 species of invertebrates (including 131 insects, 46 arachnids, 19 collembolans, etc.) appear to be new to the NAO fauna, including 27 species previously unknown in Europe, and 5 species that are new to the Russian fauna. The participation of Arctic species (in the broad sense) varies from 0 to 30% in different model groups. In some terrestrial mammals, the migration pathways and faunogenetic connections have been analyzed. The old statement that, from a zoological viewpoint, the area researched can be characterized as “Siberia in Europe” (Seeböhm, 1880) has received new confirmation. A residual nature of the European parts of ranges in most “Siberian” species, whose former distributions during the latest glaciation might have been much wider, is hypothesized.

Keywords: biodiversity, fauna, area, Arctic, Nenets Autonomous Okrug, mammals, birds, Insecta, Arachnida, Collembola, earth worms.

REFERENCES

- Babenko, A. B.*, 2012, Springtails (Hexapoda, Collembola) of Tundra Landscapes of the Kola Peninsula, *Entomological Review*, 92, 5, 497–515, DOI: 10.1134/S0013873812050028.
- Babenko, A. B.; Fjellberg, A.*, 2006, Collembola Septentrionale: A Catalogue of Springtails of the Arctic Region, Moscow, KMK Scientific Press Ltd.
- Babenko, A.; Potapov, M.; Taskaeva, A. A.*, 2017, The Collembolan Fauna of the East European Tundra, *Russian Entomological Journal*, 26, 1, 1–30.
- Belikov, S. E.*, 2011, Polar Bear of the Russian Arctic, *Terrestrial and Maritime Ecosystems, Input of Russia in the International Polar Year 2007/08*, Eds. G. G. Matishov, A. A. Tishkov, Moscow, St. Petersburg, Paulsen, 263–291 [In Russian].
- Bespalaya, Yu. V.; Aksenova, O. V.; Bolotov, I. N.; Kondakov, A. V.; Kogut, Ya. E.*, 2017, Freshwater Mollusc Fauna of Coastal Lowlands of the Pechora Sea (Bolshezemelskaya Tundra, Nenets Autonomous District), *Fauna of the Urals and Siberia*, 1, 25–32 [In Russian].
- Coope, G. R.*, 1979, Late Cenozoic Fossil Coleoptera: Evolution, Biogeography, and Ecology, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 247–267.
- Dolgin, M. M.; Bienkowski, A. O.*, 2011, Leaf-Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae), Fauna of the European North-East of Russia, 8, Part 3, St. Petersburg, Nauka [In Russian].
- Eskov, K. Yu.*, 1988, Spiders (Aranei) of the Middle Siberia, *Materials on the Fauna of Central Siberia and Adjacent Areas of Mongolia*, Moscow, IEMEZ AN USSR, 101–155 [In Russian].
- Fikáček M.; Prokin A.; Angus R. B.*, 2011, A Long-Living Species of the Hydrophiloid Beetles: *Helophorus sibiricus* from the Early Miocene Deposits of Kartashevo (Siberia, Russia), *Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects: Honouring Aleksandr Rasnitsyn*, Eds. D. E. Shcherbakov, M. S. Engel, M. J. Sharkey, *ZooKeys*, 130, 239–254.
- Gorodkov, K. G.*, 1992, Types of Diptera Arealis in Siberia, *Systematics, Zoogeography, and Karyology of Diptera (Insecta: Diptera)*, Ed. E. P. Narchuk, Leningrad, ZIN AN USSR, 45–56 [In Russian].
- Hodkinson, I. D.; Babenko, A.; Behan-Pelletier, V.; Boucher, J.; Boxshall, G.; Brodo, F.; Coulson, S. J.; De Smet, W.; Dozsa-Farkas, K.; Elias, S.; Fjellberg, A.; Fochetti, R.; Footitt, R.; Hessen, D.; Hobaek, A.; Holmstrup, M.*

- Koponen, S.; Liston, A.; Makarova, O.; Marusik, Yu. M.; Michelsen, V.; Mikkola, K.; Mustonen, T.; Pont, A.; Renaud, A.; Rueda, L. M.; Savage, J.; Smith, H.; Samchyshyna, L.; Velle, G.; Viehberg, F.; Vikberg, V.; Wall, D. H.; Weider, L. J.; Wetterich, S.; Yu., Q.; Zinovjev, A., 2013, Chapter 7. Terrestrial and Freshwater Invertebrates, *Arctic Biodiversity Assessment, Status, and Trends in Arctic Biodiversity*, Ed. H. Meltofte, Akureyri, CAFF, 196–223.
- Holt, B. G.; Lessard, J.-P.; Borregaard, M. K.; Fritz, S. A.; Araujo, M. B.; Dimitrov, D.; Fabre, P.-H.; Graham, C. H.; Graves, G. R.; Jönsson, K. A.; Nogues-Bravo, D.; Wang, Z.; Whittaker, R. J.; Fjeldsa, J.; Rahbek, C., 2013, An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World, *Science*, 339, 74–78, DOI: 10.1126/science.1228282
- Johansen, H., 1955, Die Jennissei-Faunenscheide, *Zoologische Jahrbücher*, 83, 3/4, 237–247.
- Khaustov, A. A.; Makarova, O. L., 2016, First Record of the Mite Genus *Rackia* (Acari: Heterostigmatina: Neopygmephoridae) from Arctic Russia with the Description of a New Species, *Acarina*, 24, 1, 55–60, DOI: 10.21684/0132-8077.2016.24.1.55.60
- Klompen, H.; Lekveishvili, M.; Black IV, W. C., 2007, Phylogeny of Parasitiform Mites (Acari) Based on rRNA, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 3, 936–951, DOI: 10.1016/j.ympev.2006.10.024
- Kolesnikova, A. A.; Dolgin, M. M.; Konakova, T. H., 2017, Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae). Fauna of the European North-East of Russia, 8, Part 4, Syktyvkar, Institute of Biology, Ural Branch of RAS [In Russian].
- Korolev, A. N.; Mamontov, V. N.; Kholodova, M. V.; Baranova, A. I.; Shadrin, D. M.; Poroshin, E. A.; Yefimov, V. A.; Kochanov, S. K., 2017, Polymorphism of the MtDNA Control Region in Reindeer (*Rangifer tarandus*) from the Mainland of the Northeastern Part of European Russia, *Zool. Zh.*, 44 (8), 882–893 [In Russian], DOI: 10.1134/S1062359017080106
- Krivolutskii, D. A., 1973, Rates of Formation and the Paths of Adaptive Evolution in Beetle-Mites (Oribatida), *Russian Journal of Ecology*, 3, 75–80 [In Russian].
- Lavrinenko, I. A., 2012, Using Remote Sensing Methods in Geobotanic Zoning of East European Tundras, *Modern Problems of Remote Soundng of the Earth from Space*, 9, 3, 269–276 [In Russian].
- Lavrinenko, O. V.; Lavrinenko, I. A., 2018, Zonal Vegetation of the East European Plain Tundras, *Vegetation of Russia*, 32, 35–108 [In Russian], DOI: 10.31111/vegus/2018.32.35
- Legalov, A. A.; Dudko, R. Yu.; Zinovyeve, E. V., 2015, Sub-Fossil Weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the Central Part of West Siberia Provide Evidence of Range Expansion During the Last Glaciations, *Quaternary International*, 420, 233–241, DOI : 10.1016/j.quaint.2015.11.043
- Makarova, O. L., 2013, Gamasid Mites (Parasitiformes, Mesostigmata) of the European Arctic and their Distribution Patterns, *Entomological Review*, 93, 1, 113–133, DOI: 10.1134/S0013873813010156
- Makarova, O. L., 2015, The Fauna of Free-Living Mites (Acari) of Greenland, *Entomological Review*, 95, 1, 108–125, DOI: 10.1134/S0013873815010133
- Makarova, O., 2018, Free-Living Mites (Acari) of the Coldest Old World Territory (Franz Josef Land Archipelago): Diversity, Geographical Ranges, Assemblages, *Proceedings of the XV International Congress of Acarology (September 2–8, 2018)*, Antalya, Turkey, 127.
- Makarova, O. L.; Babenko, A. B.; Bizin, M. C., 2018, Input of Siberian Species to the Soil Microarthropod Fauna of North Europe, *Problems of Soil Zoology, Proceedings of the XVIII All-Russian Conference on Soil Zoology*, Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 129–130 [In Russian].
- Makarova, O. L.; Kolesnikova, A. A., 2019, Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in Tundras of East Europe, *Biology Bulletin*, 5, In press [In Russian].
- Makarova, O. L.; Rozhnov, V. V.; Lavrinenko, I. A.; Razzhivin, V. Yu.; Lavrinenko, O. V.; Anufriev, V. V.; Babenko, A. B.; Glazov, P. M.; Kolesnikova, A. A.; Matveyeva, N. V.; Pestov, S. V.; Pokrovskaya, O. B.; Tanasevitch, A. V.; Tatarinov, A. G., 2016, State of Knowledge of the Nenets Autonomous District Biota: Analytical Review, *Comprehensive Studies of the Nature of Svalbard and the Adjacent Shelf*, Iss. 13, Rostov-on-Don, Southern Scientific Centre of RAS, 240–248 [In Russian].
- Maksimov, A. A., 1945, On the Arctic Fox Migration in the North of the USSR European Part, *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*, 50, 5–6, 32–39 [In Russian].
- Markova, A. K.; Kolfschoten van, T. (eds.), 2008, Evolution of European Ecosystems during the Transition from the Pleistocene to the Holocene, Moscow, KMK Scientific Press Ltd. [In Russian].
- Marusik, Yu. M., 2007, Spiders (Arachnida: Aranei) of the Asiatic Part of Russia: Taxonomy, Fauna, Zoogeography, Doct. Diss., St. Petersburg University [In Russian].
- Marusik, Yu. M.; Koponen, S.; Makarova, O. L., 2016, A Survey of Spiders (Aranei) Collected in the Arctic Island Dolgiy (69°12' N), Barents Sea, *Arachnology*, 17, 1, 10–24, DOI: 10.13156/ arac.2006.17.1.10
- Medvedev, A. A., 2005, Click Beetles, *Fauna of the European Northeast of Russia*, 8, Part 1, St. Petersburg, Nauka [In Russian].
- Melekhina, E. N.; Zinovyeve, A. N., 2012, First Information on Oribatid Mites (Acari: Oribatida) of the Pay-Khoy Range (Yugorsky Peninsula), *Proceedings of the Komi Scientific Center of UB RAS*, Iss. 2, 10, 42–50 [In Russian].
- Murell, A.; Dobson, S. J.; Walter, D. E.; Campbell, N. J. H.; Shao, R.; Barker, S. C., 2005, Relationships Among the Three Major Lineages of the Acari (Arthropoda: Arachnida) Inferred from Small Subunit rRNA: Paraphyly of the Parasitiformes with Respect to the Opilioacari-formes and Relative Rates of Nucleotide Substitution, *Invertebrate Systematics*, 19, 5, 383–389, DOI: 10.1071/IS05027
- Nazarov, V. I., 1984, Reconstruction of Landscapes of Belarus according to Paleontomological Data (Anthropogen), *Tr. Paleontol. Instituta AN USSR*, Ed. A. P. Rasnitsyn, 205 [In Russian].
- Nekhaeva, A. A., 2018a, Spiders (Arachnida, Aranei) of the High Arctic Shokalsky Island (73° N), the Kara Sea, Russia, *Arthropoda Selecta*, 27, 4, 367–372.
- Nekhaeva, A. A., 2018b, Fauna and Population of Spiders (Arachnida, Aranei) of the Kola Peninsula, Abstr. Diss. Cand. Sci. (Biol.), Moscow, Institute of Ecology & Evolution RAS [In Russian].

- Norton, R. A.; Bonamo, P. M.; Grierson, J. D.; Shear, W. A., 1988, Oribatid Mite Fossils from a Terrestrial Devonian Deposit near Gilboa, New York State, *Journal of Paleontology*, 62, 2, 259–269.
- Petrova, T. V.; Zakharov, T. S.; Samiya, R.; Abramson, N. I., 2015, Phylogeography of the Narrow-Headed Vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) Inferred from Mitochondrial Cytochrome B Sequences: an Echo of Pleistocene Prosperity, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53, 2, 97–108, DOI: 10.1111/jzs.12082
- Potapov, G. S.; Kolosova, Yu. S.; Gofarov, M. Yu., 2013, Zonal Distribution of Bumblebee Species (Hymenoptera, Apidae) in the European North of Russia, *Zool. Zh.*, 92, 10, 1246–1252 [In Russian], DOI: 10.7868/S0044513413100103
- Proches, S.; Ramdhani, S., 2012, The World's Zoogeographical Regions Confirmed by Cross-Taxon Analyses, *BioScience*, 62, 3, 260–270, DOI: 10.1525/bio.2012.62.3.7
- Prokin, A. A.; Makarova, O. L.; Petrov, P. N., 2017, Water Beetles (Coleoptera) of Coastal Areas of the Bolshezemelskaya Tundra, Extreme Northeastern Europe, *Aquatic Insects*, 38, 4, 197–218, DOI: 10.1080/01650424.2017.1387270
- Puzanov, I. I., 1938, Zoogeography, Moscow, Uchpedgiz [In Russian].
- Romanenko, T. M.; Anufriev, V. V.; Vylko, Yu. P.; Laishev, K. A.; Ivleva, M. V., 2016, On the Rabies Epizootic Situation in Reindeer Herding of the Nenets Autonomous Okrug, *Vestnik of the State Agrarian University of Northern Zaural'ye*, 1, 32, 91–98 [In Russian].
- Rozhnov, V. V.; Lavrinenko, I. A.; Razzhivin, V. Yu.; Makarova, O. L.; Lavrinenko, O. A.; Anufriev, V. V.; Babenko, A. B.; Bizin, M. S.; Glazov, P. M.; Goryachkin, C. V.; Kolesnikova, A. A.; Matveyeva, N. V.; Pestov, S. V.; Petrovskii, V. V.; Pokrovskaya, O. B.; Tanasevich, A. V.; Tatarinov, A. G., 2019, Revision of Biodiversity of a Large Arctic Region as a Basis for Its Monitoring and Protection in the Conditions of Active Economic Development (Nenets Autonomous Okrug), *Nature Conservation Research*, 4, 2, In press [In Russian].
- Rueda, M.; Rodriguez, M. A.; Hawkins, B. A., 2013, Identifying Global Zoogeographical Regions: Lessons from Wallace, *Journal of Biogeography*, 40, 2215–2225, DOI: 10.1111/jbi.12214
- Sazhnev, A. S., 2018, Beetle Fauna of the Family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in the North of the European Part of Russia, *Proceedings of the Kazan Branch of the Russian Entomological Society, Reports of the II Readings in Memory of Professor Edward Aleksandrovich Eversman*, Kazan, Olitekh, Iss. 5, 43–47 [In Russian].
- Sdobnikov, V. M., 1940, Experience of the Arctic Fox Mass Tagging, *Problemy Arktiki*, 12, 106–110 [In Russian].
- Seebohm, H., 1880, Siberia in Europe: a Visit to the Valley of the Petchora, in North-East Russia; with Description of the Natural History, Migration of Birds, etc., London, John Murray.
- Shilyaeva, L. M., 1965, State of the Arctic Fox Populations in the European North and the Use of Its Stocks, *Issues of Hunting and Fur-Farming*, Moscow, 140–146 [In Russian].
- Shtegman, B. K., 1938, Basics of the Palaearctic Ornithogeographical Division, *Fauna of the USSR, Birds, 1*, Moscow, Leningrad, AN USSR [In Russian].
- Shtegman, B. K., 1950, On Ways of the Fauna Formation and Methods to Study Them, *Izvestiya Vsesoyuznogo Geograficheskogo Obshchestva*, 82, 4, 392–395 [In Russian].
- Sorokina, V. S., 2017, Muscoid Flies (Diptera, Muscoidea) of the Northern Territories of Russia, *Euroasian Entomological Journal*, 16, 1, 44–56 [In Russian].
- Stekolshchikov, A. V., 2017, Contribution to the Aphid Fauna (Hemiptera: Sternorrhyncha, Aphidomorpha) of the Nenets Autonomous Okrug, *Entomologist's Monthly Magazine*, 153, 131–155.
- Tanasevitch, A. V.; Khruleva, O. A., 2017, Spiders (Aranei) of the Typical Tundra Subzone of the Yugorsky Peninsula, Russia, *Arthropoda Selecta*, 26, 341–368.
- Tanasevitch, A. V.; Nekhaeva, A. A., 2014, Preliminary Results of Arachnological Research in the Pinezhsky State Reserve (Arachnida, Aranei), *Preservation and Study of Geo- and Biodiversity in the Protected Areas of the European North, Materials of the Conference Dedicated to the 40th Anniversary of the Pinezhsky Reserve (September 2–5, 2014, Pinega)*, Izhevsk, 204–207 [In Russian].
- Tanasevitch, A. V.; Rybalov, L. B., 2015, Fauna and Distribution of Spiders (Aranei) of the Arctic Tundra in Northern Yamal Peninsula, Russia, *Arthropoda Selecta*, 24, 2, 215–230.
- Tatarinov, A. G., 2016, Geography of Diurnal Lepidopteran of the European North-East of Russia, Moscow, KMK Scientific Press Ltd. [In Russian].
- Wallace, A. R., 1876, The Geographical Distribution of Animals, New York, Harper and Brothers.
- Yurtsev, B. A.; Tolmachev, A. I.; Rebristaya, O. V., 1978, Floristic Limitation and Division of the Arctic, *Arctic Floristic Region*, Ed. B. A. Yurtsev, Leningrad, Nauka, 9–104 [In Russian].