

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2026 19 (3)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2026 19(3)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

**Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.**

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *М.И. Гладышев*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 3 от 18.10.2026. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издателя:

660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82, стр. 24, ауд. 117.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ

660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 12.10.2026. Формат 60х90/8. Усл. печ. л. 16,25.

Уч.-изд. л. 15,75. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 25987.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

GUEST EDITOR OF SPECIAL ISSUE

- Andrey Tatarinov, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

CONTENTS

Andrey G. Tatarinov

Editor's Preface of the Special Issue "Structure, Spatial Organization and Dynamics of the Fauna of the Bolshezemelskaya Tundra and the Polar Urals" 399

Andrey G. Tatarinov,

Maria A. Baturina, Alla A. Ditz, Sergey K. Kochanov,

Alexey A. Kudrin, Oksana I. Kulakova, Olga A. Loskutova,

Elena N. Melekhina, Oleg Yu. Mineev, Elena V. Panyukova,

Vasiliy I. Ponomarev, Elena B. Fefilova and Nikolay I. Filippov

Taxonomic Diversity of the Fauna of the Eastern European Hypoarctic Zone 401

Andrey G. Tatarinov and Oksana I. Kulakova

The Structure and Spatial Distribution of the Butterfly Fauna (Lepidoptera, Papilionidaea)

in the Eastern European Hypoarctic Zone..... 430

Anastasia A. Taskaeva, Aleksey A. Kudrin and Tatyana N. Konakova

Soil Invertebrate Population in the Bolshezemelskaya Tundra 451

Oksana I. Kulakova, Dmitry M. Shadrin and Andrey G. Tatarinov

Haplotypic Diversity in Hypoarctic Populations of *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808)

(Lepidoptera, Lycaenidae)..... 473

Maria A. Baturina, Elena B. Fefilova,

Olga A. Loskutova, Maksim A. Golubev and Aleksandra S. Bakashkina

Meiozoobenthos Diversity in Small Water Bodies

in the Bolshezemelskaya Tundra and Polar and Subpolar Urals 487

Vasily I. Ponomarev

Ichthyofauna of the Watershed Lakes in the Central Part of the Bolshezemelskaya Tundra 505

Sergey K. Kochanov and Oleg Y. Mineev

Dynamics of Species Diversity and Structure of Bird Communities in the Bolshezemelskaya Tundra 522

Oleg Y. Mineev and Sergey K. Kochanov

Species Diversity, Abundance and Distribution of Birds in the Sengyakha River Basin

(Malozemelskaya Tundra, Nenets Autonomous Okrug) 539

Anatoly N. Petrov and Natalia M. Bykhovets

The Abundance and Spatial Structure of the Red-Backed Vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) Populations

in Undisturbed and Restored Tundra Biogeocenoses 561

Anatoly N. Petrov, Anatoly V. Bobretsov,

Natalia M. Bykhovets and Dmitry M. Shadrin

Genetic Diversity of the Tundra Shrew (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae))

in the European Northeast of Russia 580

СОДЕРЖАНИЕ

А. Г. Татаринов

Предисловие редактора тематического выпуска «Структура, пространственная организация и динамика фауны Большеземельской тундры и Полярного Урала» 399

А. Г. Татаринов, М. А. Батурина, А. А. Дитц, С. К. Кочанов,

А. А. Кудрин, О. И. Кулакова, О. А. Лоскутова,

Е. Н. Мелехина, О. Ю. Минеев, Е. В. Панюкова,

В. И. Пономарев, Е. Б. Фефилова, Н. И. Филиппов

Таксономическое разнообразие фауны восточноевропейской Гипоарктики 401

А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова

Структура и пространственная дифференциация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionidae) восточноевропейской Гипоарктики 430

А. А. Таскаева, А. А. Кудрин, Т. Н. Конакова

Население почвенных беспозвоночных Большеземельской тундры 451

О. И. Кулакова, Д. М. Шадрин, А. Г. Татаринов

Гаплотипическое разнообразие гипоарктических популяций голубянки *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) (Lepidoptera, Lycaenidae) 473

М. А. Батурина, Е. Б. Фефилова,

О. А. Лоскутова, М. А. Голубев, А. С. Бакашкина

Разнообразие мейзообентоса малых водоемов

Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала 487

В. И. Пономарев

Ихтиофауна водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры 505

С. К. Кочанов, О. Ю. Минеев

Динамика видового разнообразия и структура сообществ птиц Большеземельской тундры 522

О. Ю. Минеев, С. К. Кочанов

Видовое разнообразие, численность и распределение птиц бассейна р. Сенгяхи (Малоземельская тундра, Ненецкий автономный округ) 539

А. Н. Петров, Н. М. Быховец

Численность и пространственная структура популяции красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов 561

А. Н. Петров, А. В. Бобрецов,

Н. М. Быховец, Д. М. Шадрин

Генетическое разнообразие тундряной бурозубки

(*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae)) на европейском северо-востоке России 580

Предисловие редактора тематического выпуска «Структура, пространственная организация и динамика фауны Большеземельской тундры и Полярного Урала»

В процессе всестороннего научного познания биологического разнообразия тех или иных территорий и акваторий особое место занимает изучение пространственного варьирования его компонентов в связи с историческими и антропогенными факторами, а также климатическими параметрами окружающей среды. Широко известный глобальный тренд – постепенное снижение разнообразия биоты в направлении от экватора к полюсам – достоверно выявлен лишь для самых крупных таксономических групп организмов и только в Северном полушарии. На региональном и локальном уровнях наблюдается постепенная редукция факторов макрогеографического варьирования и усиление влияния местных условий и биотических взаимодействий, как в отношении наземных, так и в более сглаженном виде водных экосистем. Выявление специфики территориального размещения разных таксонов живых организмов в отдельных регионах может дать богатый материал для понимания природы и общебиологических механизмов подобных различий.

Особый интерес для выявления закономерностей пространственного варьирования биологического разнообразия представляет восточноевропейский сектор Гипоарктики, большей частью занятый лесотундрой и тундрой и расположенный в зоне широко распространенной здесь многолетней мерзлоты. Регион адекватно отвечает всем требованиям, предъявляемым модельным территориям для проведения региональных хронологических исследований. Он имеет значительную долготную и широтно-зональную протяженность, характеризуется высоким ландшафтно-биотопическим разнообразием и выраженной мозаичностью природных сообществ. Местную фауну и флору отличает богатство географических элементов, что является следствием положения данной территории на рубежах Европы и Азии, арктического и умеренного географических поясов и отражением природного процесса в позднеледниково, голоцене и антропоцене. Самой характерной чертой, безусловно, можно назвать наличие в составе региональной биоты достаточно многочисленной плеяды «восточных» видов, у которых здесь проходят западные границы распространения, а основная часть ареала находится в Азии и Северной Америке. Впервые эту биогеографическую особенность отметил английский орнитолог Г. Сибом, изучавший в конце XIX века птиц Печорского края и образно назвавший его «Сибирью в Европе».

О «сибирских» видах на северо-востоке Русской равнины и Урале упоминалось во многих зоологических и ботанических работах. В ряде таксономических групп беспозвоночных (пауки, коллемболы) «сибирский вклад» (доля видов с преимущественно сибирским, восточно-палеарктическим или сибиро-неарктическим ареалом) значительно превышает европейский. Доля «сибирских» видов среди высших чешуекрылых и жуков, одних из самых разнообразных таксонов животных на Земле, ниже, но в региональной фауне составляет до 4 и 10 % соответственно. Европейский хариус (*Thymallus thymallus*) и сибирский хариус (*T. arcticus*) населяют (часто совместно) целый ряд горных озер и рек западных склонов Приполярного и Полярного

Урала. Сибирские виды птиц составляют почти четверть всех обитающих здесь видов; среди них сибирская завирушка (*Prunella montanella*) и сибирский соловей-красношейка (*Luscinia calliope*). Подобная ситуация наблюдается и среди видов млекопитающих: основное ядро уральской популяции пищухи (*Ochotona hyperborea*), характерного для Восточной Сибири вида, встречается на Приполярном Урале. Печоро-Илычский государственный заповедник и национальный парк «Югыд ва» являются единственными в Европе местами, где совместно обитают и скрещиваются куница (*Martes martes*) и соболь (*M. zibellina*).

Для определения роли исторических факторов в пространственной дифференциации региональной биоты накоплены достаточные сведения о характере, направленности и этапах природного процесса на изучаемой территории со времени последнего глобального (поздневалдайского на северо-востоке Европы) оледенения до наших дней.

В этом выпуске журнала будут представлены и обобщены важнейшие результаты многолетних исследований сотрудников Института биологии Коми НЦ УрО РАН, направленные на выявление специфики, особенностей структуры, пространственной организации, закономерностей формирования и динамики фауны и населения основных (модельных) таксонов животных на территории Большеземельской тундры и Полярного Урала в связи с современными изменениями природно-климатической обстановки, региональными историческими и антропогенными факторами. Данные группы животных отличает, с одной стороны, выраженная ландшафтно-зональная и биотопическая приуроченность, разнообразие экологических и фауногенетических связей. С другой стороны, высокий расселительный потенциал нивелирует жесткую зависимость современного распространения видов от внешних факторов, а быстрая реакция на изменение условий окружающей среды перестройками границ ареалов и численности популяций обуславливает высокие биоиндикационные свойства и возможность их использования в экологическом мониторинге.

Ведущий научный сотрудник
Института биологии Коми научного центра УрО РАН
д.б.н.

А. Г. Татаринов

EDN: YRWYFO

УДК 591.9 (470.1/.2)

Taxonomic Diversity of the Fauna of the Eastern European Hypoarctic Zone

Andrey G. Tatarinov*,
Maria A. Baturina, Alla A. Ditz,
Sergey K. Kochanov, Alexey A. Kudrin,
Oksana I. Kulakova, Olga A. Loskutova,
Elena N. Melekhina, Oleg Yu. Mineev,
Elena V. Panyukova, Vasiliy I. Ponomarev,
Elena B. Fefilova and Nikolay I. Filippov
*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 05.09.2026, accepted 27.09.2026

Abstract. The species diversity in 14 model taxonomic groups of invertebrates and vertebrates distributed across the territory of the Eastern European Hypoarctic zone has been characterized. The presented data were obtained during long-term field studies conducted by researchers of the Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences in the Kaninskaya, Malozemelskaya, and Bolshezemelskaya Tundras, the Pai-Khoy and the Yugorsky Peninsula, the Polar Urals, and the northern part of the Subpolar Urals. The faunal review considerably expands the data of the previous large-scale inventory of the fauna of the Nenets Autonomous Okrug carried out in 2014–2016.

Keywords: Eastern European Hypoarctic zone, taxonomic diversity, Nematoda, Oligochaeta, Crustacea, Oribatida, Chilopoda, Odonata, Ephemeroptera, Plecoptera, Orthoptera, Culicidae, Chironomidae, Hymenoptera, Pisces, Aves.

Acknowledgements. This work was carried out at the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, within the framework of the state assignment titled “Patterns

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tatarinov.a@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-9990-395X (Tatarinov A.); 0000-0002-6521-6609 (Baturina M.); 0000-0001-7524-3857 (Ditz A.); 0000-0002-5810-6452 (Kochanov S.); 0000-0003-4385-4746 (Kudrin A.); 0000-0002-9926-1141 (Kulakova O.); 0000-0002-9059-2745 (Loskutova O.); 0000-0002-3738-6520 (Melekhina E.); 0000-0002-6587-8653 (Mineev O.); 0000-0001-8546-3191 (Panyukova E.); 0000-0002-0863-736X (Ponomarev V.); 0000-0001-9329-3030 (Fefilova E.); 0000-0002-8692-5922 (Filippov N.)

of formation, spatial-structural organization, and dynamics of the fauna and animal populations of the European Northeast of Russia and adjacent Arctic and boreal territories under changing environmental conditions” (State Registration No. 125013101229–9).

Citation: Tatarinov A. G., Baturina M. A., Ditz A. A., Kochanov S. K., Kudrin A. A., Kulakova O. I., Loskutova O. A., Melekhina E. N., Mineev O. Yu., Panyukova E. V., Ponomarev V. I., Fefilova E. B., Filippov N. I. Taxonomic diversity of the fauna of the Eastern European Hypoarctic zone J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 401–429. EDN: YRWYFO



Таксономическое разнообразие фауны восточноевропейской Гипоарктики

А. Г. Татаринов, М. А. Батурина, А. А. Дитц, С. К. Кочанов,
А. А. Кудрин, О. И. Кулакова, О. А. Лоскутова,
Е. Н. Мелехина, О. Ю. Минеев, Е. В. Панюкова,
В. И. Пономарев, Е. Б. Фефилова, Н. И. Филиппов
*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. Охарактеризовано разнообразие видов 14 модельных таксономических групп беспозвоночных и позвоночных животных, распространенных на территории восточноевропейской Гипоарктики. Представленные сведения были получены в ходе многолетних полевых исследований специалистов Института биологии Коми НЦ УрО РАН на территории Канинской, Малоземельской и Большеземельской тундр, Пай-Хоя и Югорского п-ова, Полярного Урала и в северной части Приполярного Урала. Фаунистический обзор существенно дополняет материалы, предыдущей масштабной инвентаризации фауны Ненецкого автономного округа 2014–2016 гг.

Ключевые слова: восточноевропейская Гипоарктика, таксономическое разнообразие, нематоды, олигохеты, ракообразные, панцирные клещи, многоножки, стрекозы, прямокрылые, поденки, веснянки, комары, перепончатокрылые, рыбы, птицы.

Благодарности. Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды», гос. рег. № 125013101229–9.

Цитирование: Татаринов А. Г., Батурина М. А., Дитц А. А., Кочанов С. К., Кудрин А. А., Кулакова О. И., Лоскутова О. А., Мелехина Е. Н., Минеев О. Ю., Панюкова Е. В., Пономарев В. И., Фефилова Е. Б., Филиппов Н. И. Таксономическое разнообразие фауны восточноевропейской Гипоарктики // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 401–429. EDN: YRWYFO

Введение

Антропогенная трансформация природных ландшафтов и сообществ на фоне глобальных климатических флуктуаций приводит к значительным перестройкам в структуре и пространственной организации локальных и зональных флор и фаун, эти факторы существенно влияют на численность и встречаемость коренных видов и открывают пути для широкого расселения и натурализации чужеродных организмов в изменившихся условиях окружающей среды. Особенно заметны подобные изменения в биоразнообразии на Крайнем Севере и, в частности, в восточноевропейском секторе Гипоарктики, где в последние десятилетия многократно возросла антропогенная нагрузка на природные экосистемы, что обусловлено интенсивной разработкой месторождений полезных ископаемых, строительством линейных технических сооружений: автомагистралей, ЛЭП, нефте-, газопроводов, а также связано с перевыпасом домашних северных оленей практически на всей рассматриваемой территории.

В 2014–2016 гг. в рамках проекта ПРООН/ГЭФ и Минприроды России «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России» (Договор № 19/К/2014 от 20 ноября 2014 г.) была проведена масштабная инвентаризация флоры и фауны Ненецкого автономного округа. При участии сотрудников Института биологии Коми НЦ УрО РАН получены и переработаны сведения о 2035 видах животных и 1640 видах растений 15 модельных групп, также была подтверждена необходимость проведения дополнительных исследований животных и растительных компонентов биоты восточноевропейской тундры (Рожнов и др., 2019).

В данной работе обобщены сведения о разнообразии таксономических групп беспозвоночных и позвоночных животных, ко-

торые не были охарактеризованы или только кратко упоминались в предыдущем обзоре (Рожнов и др., 2019). Их выбор определялся прежде всего биоценотической значимостью в природных экосистемах восточноевропейской Гипоарктики, а также обширным материалом, накопленным в ходе многолетних полевых исследований специалистов Института биологии Коми НЦ УрО РАН на территории Канинской, Малоземельской и Большеземельской тундр, Пай-Хоя и Югорского п-ова, Полярного Урала и в северной части Приполярного Урала (рис. 1). Представлена информация по почвенным нематодам (А.А. Кудрин), почвенным дождевым червям (А.А. Дитц), водным кольчатым червям (М.А. Батурина), ракообразным (Е.Б. Феофилова), панцирным клещам (Е.Н. Мелехина), многоножкам (А.А. Дитц), стрекозам (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова), подёнкам и веснянкам (О.А. Лоскутова), прямокрылым (О.И. Кулакова, А.Г. Татаринов), хирономидам (О.А. Лоскутова), кровососущим комарам (Е.В. Панюкова), жалящим перепончатокрылым (Н.И. Филиппов), рыбам (В.И. Пономарев). В разделе по птицам авторы (С.К. Кочанов, О.Ю. Минеев) основной акцент сделали на описании многолетних изменений в составе орнитофауны под влиянием климатических и антропогенных факторов.

Почвенные нематоды (Nematoda)

О почвенных нематодах Большеземельской тундры до последнего времени ничего не было известно. В данном регионе нами осуществлены единичные исследования, которые касались подзоны южных тундр. Работы проводились на территории Большеземельской тундры в районе Падимейских озер, где были обследованы ивняковые, ерниковые, кустарничковые, пятнистые тундры, тундровые и пойменные луга. Другим районом ис-

лесникова и др., 2023). Два инвазивных вида, подстилочный *Dendrodrillus rubidus f. tenuis* и амфибиотический *Eiseniella tetraedra*, адаптировались к обитанию в экосистемах сероводородных источников в окрестностях Воркуты (Kolesnikova et al., 2019). *E. tetraedra* встречается и вблизи термальных источников Пымвашор. Численность люмбрицид в тундровых почвах невысокая: 1,6–4,8 экз./м² (Биоразнообразие..., 2007; Таскаева и др., 2017).

Водные кольчатые черви

Тундровая зона отличается разнообразием пресноводных водоемов, в которых среди донных беспозвоночных представители типа Annelida составляют наиболее значимую роль с позиций экологического и видового разнообразия. Ранее (Финогенова, 1962, 1966; Лукин, 1966; Залозный, 1978; Попченко, 1978, 1988) фауна олигохет, пиявок и пиявкоподобных паразитов (Annelida, Clitellata) была изучена в двух из трех крупнейших озерных экосистем Большеземельской тундры (система Вашуткиных озер, озеро Амбарты и некоторые другие озера бассейна реки Коротаихи) и бассейнах рек Колва и Адзъва.

На сегодняшний день фауна кольчатых червей водоемов различного типа Большеземельской тундры и Полярного Урала насчитывает всего 91 таксон олигохет (Oligochaeta), из которых 75 определены до видового статуса, плюс 18 видов – пиявки (Hirudinea) и пиявкоподобные паразиты (Acanthobdellea).

Наибольшее число видов олигохет по систематическому положению приходится на долю семейства Naididae (66 %), в составе которого наиболее разнообразны подсемейства Naidinae (35,1 % всей фауны) и Tubificinae (20,6 %). К остальным семействам (Enchytraeidae, Lumbriculidae, Lumbricidae, Propappidae) относятся от 1 до 15

видов. Фауна олигохет тундровых водоемов считается значительно беднее, чем в близлежащих северных территориях, например, Кольский полуостров и Карелия (Яковлев, 1982; Попченко, 1988). При довольно большом таксономическом разнообразии олигохет число массовых видов в водоемах сравнительно невелико: только виды *Lumbriculus variegatus*, *Tubifex tubifex* и *Spirosperma ferox* отмечены в более чем в 50 % водоемов исследованной территории. Всего по одному разу, преимущественно в тундровых водоемах, встречены *Dero dorsalis*, *Lumbriculus smirnovi*, *Pristina komi*, *P. rosea*, *Tatriella slovenica*, *Tubifex smirnovi*, *Vejdovskyella intermedia*. В водоемах Полярного Урала были редки *Pristina bilobata*, *Alexandrovina onegensis*, *Nais bretscheri*, *N. alpina*, *Propappus volki*, *Stylodrilus heringianus*, *Aulodrilus limnobius*, *Vejdovskyella comata*, *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Основными компонентами фауны олигохет являются виды с всесветным распространением или широко распространенные в Палеарктической или Голарктической зоогеографических областях (Попченко, 1988). В составе фауны известны виды со средиземноморским или понто-каспийским ареалами, расположенными в Южной или Юго-Восточной Европе: *Psammoryctides albicola*, *Potamothrix hammoniensis*, *Isochaetides michaelsoni*. Считается, что два последних вида распространяются на Север с помощью деятельности человека. Бореальный вид *Bratislavia palmeni* распространен по всей территории, включая арктическую тундру. Его ареал охватывает Северную Европу, Сибирь и Северную Америку. К сибирским элементам фауны можно отнести *Vejdovskyella macrochaeta* и *A. onegensis*.

Таксономическое разнообразие пиявок и пиявкоподобных в водоемах Большеземельской тундры и Полярного Урала, по нашим

и опубликованным данным (Лукин, 1966; Залозный, 1978; Baturina et al., 2020; Bolotov et al., 2022; Kaygorodova, Matveenko, 2023), включает 18 видов. Относительно ранее опубликованных данных, виды *Piscicola nordica*, *Erpobdella monostriata*, *Erpobdella* sp. впервые зарегистрированы для водоемов Большеземельской тундры – именно в системе Харбейских озер (Baturina et al., 2020; Kaygorodova, Matveenko, 2023). Виды *Glossiphonia arctica*, *G. nebulosa*, *G. balcanica* впервые отмечены только в водоемах Полярного Урала (Bolotov et al., 2022).

Большинство видов пиявок, зарегистрированных к северу от Полярного круга, характеризуются широкими ареалами, пересекающими ряд климатических зон. Вид *G. arctica* встречается исключительно в арктических районах и считается возможным эндемиком данного субрегиона (Bolotov et al., 2022). Для большинства евразийских арктических пиявок указывается европейское происхождение: *Glossiphonia concolor*, *G. nebulosa*, *G. verrucata*, *Helobdella stagnalis* и *Theromyzon maculosum*. Вид *Theromyzon tessulatum* имеет голарктическое распространение.

Ракообразные (Crustacea)

Из представителей класса ракообразных (Crustacea) в восточно-европейских тундрах встречаются из крупных гидробионтов (макрофауна водоемов): жаброноги (Anostraca), щитни (Notostraca), конхостраки (Conchostraca), бокоплавы (Amphipoda); микроскопических (мейофауна): веслоногие (Copepoda), ветвистоусые (Cladocera) и ракушковые (Ostracoda) ракообразные.

Крупные ракообразные (Anostraca, Notostraca, Amphipoda) в массе встречаются, как правило, в мелких безрыбных водоемах, изолированных или сообщающихся с крупными озерами или реками, изредка и единич-

но Conchostraca, Amphipoda можно обнаружить в пробах зообентоса рек и озер. Мелкие рачки (Copepoda, Cladocera, Ostracoda) зачастую доминируют по разнообразию, численности и биомассе в сообществах во всех типах водных экосистем европейских тундр: от временных луж до крупных рек и озер, где населяют биотопы всех глубинных горизонтов.

Первые данные по видовому разнообразию ракообразных европейских тундр относятся к началу XX века (Рылов, 1917, 1918–1922, 1930; Смирнов, 1936). Российскими и зарубежными специалистами были просмотрены гидробиологические пробы из Большеземельской тундры и бассейна Нижней Печоры, Кары, переданные в Зоологический институт РАН А. В. Журавским.

Более поздние специальные целенаправленные исследования фауны макро-ракообразных Большеземельской тундры были предприняты лишь в отношении Anostraca и Notostraca (Вехов, 1987, 1990; Vekhoff, 1992, 1993). Показательно, что они не добавили ничего нового по составу фауны к данным, обобщенным С. С. Смирновым (1936). Из щитней в Большеземельской тундре обитает один вид – *Lepidurus arcticus* (впервые найден А. В. Журавским в Большеземельской тундре в 1905 г.), из жаброногов отмечено 3 вида: *Branchinecta paludosa*, *Polyartemia forcipata* и *Pristicephalus josephinae*. Н. В. Вехов (Vekhoff, 1993) считает фауну Anostraca европейских тундр аллохтонной по происхождению, в отличие от автохтонной тундровой фауны Сибири, представленной 10 видами и подвидами, в том числе четырьмя эндемиками этого района. Среди трех видов европейских жаброногов эндемиков нет (есть эндемик архипелага Новая Земля – *Artemiopsis bungei plovornini*). *B. paludosa* и щитень *L. arcticus* имеют циркумполярное арктическое распространение, *P. forcipata* – аркто-бореальное

циркумполярное распространение (Vekhoff, 1993), основной ареал *P. josephinae* расположен в лесной зоне Европы (Смирнов, 1936). Находки последнего из этих видов в зоне тундр относятся к «реликтовой части его ареала» (Вехов, 1990). Нами этот вид был найден на восточном склоне Полярного Урала, ранее был указан для водоемов бассейна р. Кара (Смирнов, 1936), Воркутинской тундры (Вехов, 1990). Для популяций представителей аллохтонной тундровой фауны Anostraca выявлены морфологические и биологические особенности, которые имеют адаптационное значение (Вехов, 1987). Они проявляются главным образом в большей продолжительности репродуктивного периода особей, что обеспечивает большее число кладок латентных яиц.

Для Большеземельской тундры известно два вида Amphipoda: *Gammarus lacustris* и *Pallasea quadrispinosa* (Попова, 1976; Батурина и др., 2014). *G. lacustris* – голарктический вид, *P. quadrispinosa* – палеаркт (встречается в озерах аркто-бореальной зоны Европы и Сибири, эстуариях рек Балтийского моря) (Березина, 2016). Данные по биологии и продукционные характеристики популяции *P. quadrispinosa* крупной озерной системы Большеземельской тундры (Харбейские озера) получены Э.И. Поповой (Попова, 1976).

Сведения по видовому составу Conchostraca Большеземельской тундры и Полярного Урала отсутствуют. Эти ракообразные достаточно редко встречались в обследованных водоемах. Единичные особи найдены нами в небольших озерах Полярного Урала, дельты Печоры.

Изученность фауны ракообразных Cladocera и Copepoda Большеземельской тундры и Полярного Урала достаточно хорошая. Со второй половины XX века проводятся исследования этих групп в составе планктон-

ных и донных сообществ разнотипных водоемов (Боруцкий, 1966; Вехов, 1975, 1980, 1981; Барановская, 1978; Лоскутова, Фефилова, 1996; Fefilova et al., 2008, 2013; Кононова и др., 2014 и др.). По данным 1978 года (Барановская, 1978), для Большеземельской тундры было указано 75 видов Cladocera и Copepoda. К настоящему времени для данного региона известно 117 видов и подвидов этих ракообразных (Фефилова и др., 2021; Fefilova et al., 2022, 2024), из которых 55 (28 родов) – Cladocera и 62 – Copepoda (7 родов и 14 видов отряда Calanoida, 9 родов и 30 видов Cyclopoida и 12 родов, 18 видов Harpacticoida). На Полярном Урале зарегистрировано 20 видов Cladocera, относящихся к 13 родам, и 26 видов Copepoda (всего 5 видов 3 родов Calanoida, 9 видов 6 родов Cyclopoida и 12 видов 8 родов Harpacticoida). По числу видов фауна восточноевропейских тундр ветвистоусых и веслоногих ракообразных оказывается сравнимой и даже более богатой относительно других арктических регионов (Novichkova, Azovsky, 2017; Fefilova et al., 2022; Schartau et al., 2022), что в первую очередь может быть связано с ее лучшей изученностью, особенно состава мейо-бентических сообществ.

Фауна ветвистоусых ракообразных Большеземельской тундры и Полярного Урала представлена широко распространенными в Палеарктике видами, среди веслоногих ракообразных присутствуют таксоны с циркумполярными арктическими или аркто-горными ареалами, а также ареалами европейскими или сибирскими. Так, имеются указания для Большеземельской тундры каляноид *Eurytemora gracilis* (Sars, 1898) (Лоскутова, Фефилова, 1996), *Diaptomus glacialis*, распространенных лишь вдоль северного побережья Палеарктики (Фефилова, 2015). Вероятнее всего, еще по меньшей мере три вида рода *Eurytemora* (сем. Temoridae) могут быть встречены в устьях

рек, впадающих в Баренцево море и озерах лагунного типа: в Европе эти циркумполярные арктические виды были найдены в Малоземельской тундре и на островах Новой Земли, Вайгач (Фефилова, 2015). Широко распространены и многочисленны в водоемах Большеземельской тундры каляноиды сем. Diaptomidae. Помимо упомянутого выше *D. glacialis* виды родов *Eudiaptomus*, *Arctodiaptomus* зачастую обильны в тундровых озерах и мелких прудах. В зоопланктоне крупных озер совместно с *Heteroscope appendiculata* (сем. Temoridae) они составляют до 80 % биомассы зоопланктона (Кононова и др., 2014). Гораздо реже (но тоже в больших количествах) Calanoida присутствуют в мелких эфемерных водоемах Большеземельской тундры, где наблюдается укорочение сроков развития их популяций и образование латентных яиц, на стадии которых рачки переживают длительный неблагоприятный период высыхания и промерзания таких озерков (Вехов, 1980). Интересны с позиции хорологии находки в восточной части Большеземельской тундры и на Полярном Урале редкого вида каляноид *Acanthodiaptomus tibetanus* (Вехов, 1985), распространенного в горных областях Центральной и Восточной Сибири, Швеции, Мурманской области и на Тибете (Walseng et al., 1996).

В Большеземельской и/или Малоземельской тундре, на Полярном Урале проходят западные границы ареалов нескольких гарпактикоид (Harpacticoida): *Canthocamptus glacialis*, *Bryocamptus krochini*, *Moraria harbei*. Все эти виды широко распространены за Северным полярным кругом азиатской части Палеарктики, из них *B. krochini* обитает в крупных озерах восточной части Большеземельской тундры (Большой Харбей, Амбарты), Полярного Урала (Кома-ты, Большой Нгосавей), недавно обнаружен в восточной части Малоземельской тундры. *C. glacialis*

нами был найден в старичных озерах р. Кара, оз. Большой Нгосавей (Полярный Урал) и на Южном острове Новой Земли, основной ареал вида лежит в тундровой зоне Сибири (Фефилова, 2015). Также в Сибири, в мелких водоемах и лужах на плато Путорана, в дельте р. Лены часто встречается *M. harbei*, который в Большеземельской тундре встречен в единственном аналогичном водоеме на водосборе Харбейских озер (район Воркуты). Распространение *Bryocamptus cuspidatus*, напротив, преимущественно европейское (Фенноскандия, Альпы, Татры, Карпаты), крайняя восточная граница ареала этого вида лежит, вероятно, в Малоземельской тундре (вид изредка встречался в Мурманской области и нижнем течении р. Печоры) (Фефилова, 2015). Однако на Полярном Урале в оз. Большая Лахорта вне пределов основного ареала обнаружена популяция *B. cuspidatus*, с выраженными морфологическими отличиями от первоописания вида и европейских популяций. Другой представитель рода *Bryocamptus* – подвид *B. zschokkei komi*, описанный из бассейна р. Усы, – широко распространен в восточной части Большеземельской тундры и до сих пор является условным эндемиком этого региона (Фефилова, 2015). Этот вид доминирует по численности среди гарпактикоид в донных сообществах озер Большой Харбей, Науль-то (Лоскутова, Фефилова, 1996), Вашуткиных озерах, изредка встречается в мелких тундровых лужах (Fefilova et al., 2013). Обнаружены копеподы в уникальных биотопах Большеземельской тундры – единственных за Северным полярным кругом термальных источниках урочища “Пымвашор”. Наряду с обычными для водоемов тундры видами Cyclopoida здесь в массе встречена гарпактикоида *Bryocamptus* cf. *pygmaeus*. Для этого рачка источники руч. Пымвашор являются крайне-северным местонахождением.

В отличие от каляноид и гарпактикоид циклопоиды проявляют себя как таксон, чье пространственное распределение подчиняется закономерности снижения видового богатства от южных районов востока России к Крайнему Северу: в Большеземельской тундре и на Полярном Урале обитают плюрозональные виды Cyclopoida. В озерах тундры в летний период они не доминируют по численности и биомассе в зоопланктоне и зообентосе, уступая по этим показателям каляноидам (в зоопланктоне) и гарпактикоидам (зообентос). Хотя циклопоиды населяют все возможные биотопы и экосистемы тундровой зоны: литораль, пелагиаль и бенталь крупных озер, в том числе лагунного типа, мелкие пруды и временные лужи, ручьи, реки, устья рек и т.д.

Можно сказать, что в отношении ветвистоусых ракообразных (Cladocera) появляется та же тенденция в организации их разнообразия на Крайнем Севере и в анализируемых регионах (Schartau et al., 2022).

Видовой состав ракушковых ракообразных (Ostracoda) анализируемых районов Крайнего Севера не изучен. Хотя эта группа низших ракообразных учитывалась в составе групп зообентоса, и известно, что остракоды постоянно присутствуют в сообществах тундровых и горных водоемов разного типа. Например, в оз. Большой Торавей встречаемость остракод составляла 74 % (Лоскутова, Фефилова, 1996).

Панцирные клещи (Oribatida)

В настоящее время список орибатид восточноевропейского сектора Гипоарктики включает 163 вида, 81 род и 45 семейств. Ведущие семейства Ceratozetidae, Crotoniidae, Oppiidae, Suctobelbidae, Damaeidae, Brachychthoniidae, Phthiracaridae, Humerobatidae, Achipteridae, Puncatoribatidae

и Galumnidae объединяют около 60 % всех видов. В целом можно сделать вывод, что для фауны орибатид восточноевропейской Гипоарктики характерна относительная бедность таксономического состава по сравнению с более низкими широтами и западными регионами. С продвижением от таежной зоны к арктическим островам сохраняется ведущее значение семейств Oppiidae, Suctobelbidae, Brachychthoniidae, Camisiidae, Ceratozetidae.

В зоогеографической структуре фауны орибатид преобладают широко распространенные голарктические, космополитные и полукосмополитные виды. Доля палеарктических видов невелика (23 %), что отличает фауну тундровой зоны от таежной (Melekhina, 2020). Обнаружены виды, основной ареал которых находится в Сибири и на Дальнем Востоке: *Banksinoma setosa*, *Moritzoppia unicarinata clavigera*, *Pyroppia lanceolata*, *Heminothrus sibiricus*.

Ландшафтно-зональная специфика фауны орибатид восточноевропейских тундр проявляется в малочисленности группы арктических видов, как в материковой тундре, так и на арктических островах (Мелехина, 2011; Melekhina, 2020). Большинство видов имеет полизональное и температурное распределение. Зарегистрирован лишь один арктический вид – *Svalbardia paludicola*, который был отмечен на Югорском п-ове (Мелехина, Зиновьева, 2012), в Большеземельской тундре (Melekhina, 2020) и на Полярном Урале (Сидорчук, 2009). При проведении комплексной оценки биологического разнообразия, включая почвенных беспозвоночных, в крупном арктическом регионе – Ненецком автономном округе (Рожнов и др., 2019), доля арктической фракции в фауне панцирных клещей была определена в 4 %, в то время как для гамазовых клещей она составила 42 %.

Выделяется комплекс аркто-бореальных видов: *Heminothrus punctatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia reticulata*, *Diapterobates notatus*, *Edwardzetes edwardsi*, *M. unicarinata clavigera*, *P. lanceolata*, *B. setosa*, *Sphaerozetes arcticus*, *Peloribates pilosus*.

В состав фауны Полярного и Приполярного Урала, о. Вайгач входят виды, которые Л. Субиас (Subias, 2004) назвал бореально-альпийскими: *Camisia borealis*, *C. lapponica*, *Heminothrus humicola*, *H. punctatus*, *H. reticulata*, *M. unicarinata clavigera*, *E. edwardsi*, *Melanozetes mollicomus*, *D. notatus*, *Mycobates sarekensis*. Для видов *C. sphaerica*, *Ameronothrus lineatus*, *Melanozetes sellnicki*, *Diapterobates variabilis*, этот автор указал бореальное распространение.

К индикаторному комплексу видов, характерных для восточноевропейских тундр, можно отнести виды: арктический *S. paludicola*, аркто-бореальные *D. notatus*, *C. sphaerica*, *H. reticulata*, *H. punctatus*, температурные *Liochthonius lapponicus*, *Moritzoppiella neerlandica*, *E. edwardsi*, полизональные *Camisia horrida*, *Suctobelbella hammeri*, *Ceratoppia bipilis*.

Многоножки (Chilopoda, Henicopidae, Lithobiidae)

Многоножки в Большеземельской тундре и на Полярном Урале представлены четырьмя видами: *Lamyctes emarginatus*, *Lithobius curtipes*, *L. forficatus*, *L. crassipes*. *L. emarginatus* предпочитает увлажненные местообитания – берега рек, морские побережья, болота, ивняки (Andersson, 2006), зарегистрирован в единичном экземпляре в тундровой луговине, бассейн р. Черная (Конакова и др., 2017). *L. curtipes* часто является единственным регистрируемым представителем многоножек в северных провинциях европейской части России, распространен до арктиче-

ских тундр (Konakova et al., 2020). Это транс-палеарктический эвритопный подстилочный вид многоножек, в одинаковой степени заселяющий тундровые и лесотундровые биоценозы (Колесникова, 2022). Вид *L. forficatus* широко распространен в Западной Азии, Европе, Северной Африке, но его редкие находки в регионе ограничены лесотундрой. Эти три вида отмечены в Большеземельской тундре, а на Полярном Урале многочислен *L. curtipes* и встречается схожий с ним экологически вид *L. crassipes* (Козьминых, 2018). Многоножки предпочитают влажные почвы, их скопления можно обнаружить у корней березы и ивы. В кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах плотность многоножек низкая – 1,6–3,2 экз./м², в кустарничково-моховых тундрах численность изменяется значительно в пределах 1,6–32,0 экз./м², в березняковых и ивняковых сообществах плотность высокая – 16–25,6 экз./м² (Биоразнообразие..., 2007; Колесникова и др., 2008; Таскаева и др., 2015, 2017).

Стрекозы (Odonata)

На территории восточноевропейской Гипоарктики к 2015 г. было зарегистрировано 28 видов стрекоз из шести семейств (Татаринov и др., 2015). Исследования последних десяти лет в Большеземельской тундре и на Полярном Урале добавили к этому списку еще 6 видов. Основу таксономического разнообразия региональной одонатофауны составляют четыре семейства: Libellulidae, Coenagrionidae, Corduliidae и Aeschnidae. По типу ландшафтно-зонального распределения преобладают температурные виды, гипоарктических стрекоз всего две: бабка *Somatochlora sahlbergi* и коромысло *Aeshna subarctica*. В связи с этим видовое богатство региональной одонатофауны закономерно снижается в северном направлении. В полосе лесотундры Русской равнины зарегистрирован 31 вид, на Урале – 30 видов,

в подзоне южной тундры уже 19 и 22 вида соответственно. Долготный тренд таксономического разнообразия стрекоз на рассматриваемой территории не выражен: в видовом составе преобладают представители транспалеарктической и голарктической групп. К «сибирской» плеяде относится стрекоза-белонос *Libellula orientalis*, распространенная на запад до Нижней Печоры, с некоторыми оговорками к ней можно присоединить стрелку *Coenagrion hylas*, основная часть ареала которой лежит в азиатских секторах и только небольшой географический изолят известен из Центральной Европы.

Все новые для восточноевропейской Гипоарктики виды стрекоз обнаружены вблизи крупных речных артерий, пересекающих подзоны растительности с юга на север. Возле г. Нарьян-Мара и урочища Пустозёрск были зарегистрированы на стадии имаго температурные стрелка *Ischnura pumilio*, коромысло *Aeshna cyanea*, стрекоза плоская *Libellula depressa*. Нет сомнений в том, что Северный Полярный круг они пересекли по широкой долине Нижней Печоры. Этим же путем сюда проникли и красотка *Callopteryx virgo*, бабка *Cordulia aenea*, дедки *Gomphus vulgatissimus*, *Ophiogomphus cecilia*, северная граница ареала которых ранее проходила в подзоне крайне-северной тайги. Аналогичная картина наблюдается на восточном макросклоне Полярного Урала, куда по долине Оби и ее основным притокам в последнее десятилетие расселились красотка *C. virgo*, лютка *Lestes sponsa*, стрелки *Coenagrion puella*, *I. pumilio*. Особняком среди новых для региона видов стоят бабка *Somatochlora graeseri* и стрелка *Coenagrion glaciale*. Первый вид, являющийся двойником гипоарктического вида *S. Sahlbergi*, был приведен для Северного и Полярного Урала (Brockhaus, 2013) и подтвержден нашими дополнительными исследованиями в среднем

течении р. Соби на восточном макросклоне Полярного Урала и в верхнем течении р. Кары. Стрелка *C. glaciale* указывалась для северных районов Архангельской области (Bernard, Daraz, 2010), нами была обнаружена в верхнем течении р. Сулы.

Поденки (Ephemeroptera)

В настоящее время в восточноевропейском секторе Гипоарктики выявлено 38 видов поденок из 10 семейств, еще 11 таксонов пока определены только до рода. Наиболее представлено семейство Baetidae, на долю которого приходится треть видов. На Полярном Урале список фауны включает 28 таксонов, из них 19 видов, 9 остальных таксонов определены до рода. В Большеземельской тундре отмечено 40 таксонов, из них 34 вида. Для Тиманских рек в целом указано 43 вида поденок (Шубина, 2006). Сборы в Малоземельской тундре в 2016 г. на р. Сула дополнили список поденок следующими видами: *Parameletus chelifer*, *Ecdyonurus joernensis*, *Habrophlebia lauta*, *Caenis horaria*. Основу географической структуры фауны формируют европейско-сибирские виды, на долю которых приходится 71 % выявленного состава. Циркумполярные виды составляют 18,4 %, европейские – 8 %, один вид *Cinygma lyriformis* имеет сибирско-американское распространение. Подавляющее число видов поденок можно отнести к бо-реальному комплексу.

Веснянки (Plecoptera)

Фауна веснянок Полярного Урала и Большеземельской тундры до начала наших исследований в 1980 г. была мало изучена. Первые сведения были приведены Ф. Клапалекком (1916), который указал для Полярного Урала 6 видов: *Acrynapteryx compacta*, *Chloroperla venosa* – ныне *Isoperla grammatica*, *Capnia zaicevi*, *C. atra*, *Capnia* sp., *Nemoura arctica*. К.Ф. Седых

(1983) в результате энтомологических сборов приводит 15 видов веснянок. Для Полярного Урала в настоящее время известно, по нашим и литературным данным, 19 таксонов веснянок, из них определено 13 видов (Биоразнообразие..., 2007). На территории Большеземельской тундры пока выявлено 15 видов веснянок, 10 из которых в бассейне р. Колвы (Сообщества..., 2011). Веснянки Малоземельской тундры представлены в бентосе р. Сулы преимущественно молодыми личинками из родов *Taeniopteryx*, *Capnia* и *Leuctra*. Сборы имаго выявили наличие еще семи видов, из которых наиболее многочисленными были *N. arctica*, *Diura nansenii*, *Nemurella pictetii* и *Leuctra hippopus*. Менее разнообразна фауна веснянок в ручьях; в курыях обнаружены лишь очень мелкие личинки *Nemoura*. Всего в реках Малоземельской тундры обнаружено на сегодняшний день 10 видов веснянок (Лоскутова, 2021).

В целом фауна веснянок исследованной территории – это типичная фауна водоемов Европейского Севера. В целом она мало специфична и складывается из широко распространенных видов. Исключение составляют лишь представители сибирской фауны *Capnia pygmaea* и *Mesocapnia variabilis*. Кроме того, сюда проникает ряд видов с широкими европейскими ареалами: *Isogenus nubecula*, *Brachyptera braueri* и *Capnia bifrons*. В составе фауны присутствуют виды, распространение которых ограничено высокими широтами (*Nemoura sahlbergi*, *N. arctica*, *C. pygmaea*, *C. zaicevi*, *M. variabilis*, *D. nansenii*). Наблюдается заметное обеднение фауны веснянок по направлению к северу. Так, на Северном Урале выявлено 30, на Приполярном – 25, на Полярном – 13 видов (Лоскутова, 2006).

Прямкрылые (Orthoptera)

На территории Большеземельской тундры и Полярного Урала в общей сложности

зарегистрировано 13 видов прямкрылых из трех семейств. Видовое богатство отряда в аркто-бореальных регионах закономерно уменьшается в северном направлении. Так, на северо-востоке Русской равнины на широтном градиенте от южной тайги до южной тундры число видов прямкрылых в зональных фаунах уменьшается в 5 раз (Кулакова, Татаринов, 2020). Снижение видового богатства в северном направлении идет плавно, без резких скачков и качественных перестроек состава, что наблюдается во многих таксономических группах насекомых. Виды прямкрылых постепенно «выпадают» из зональных фаун, единственным «новым» представителем отряда в гипоарктической фауне является кобылка *Podismopsis poppiusi*. В полосе лесотундры зарегистрировано 12 видов прямкрылых, в подзоне южной тундры их число снижается до шести. Широтный тренд снижения видового богатства всего отряда в регионе определяется прежде всего семейством Саранчовых (Acrididae), число видов которых в Заполярье уменьшается в 4,5 раза по сравнению с южной тайгой. Семейство Прыгунчики (Tetrigidae) здесь представлено практически в том же составе, что и в таежной зоне. Крупные представители семейства Кузнечиковых (Tettigoniidae) *Decticus verrucivorus*, *Roeseliana roeselii* севернее Полярного круга встречаются спорадически, единично и только в пределах населенных пунктов, куда проникают, очевидно, по травянистым рудеральным стациям вдоль ж.-д. дорог, автотрасс, ЛЭП, нефте-, газопроводов. Коренными обитателями сухих мохово-кустарничковых, мохово-лишайниковых и каменистых лишайниковых тундр, тундровых лужаек нивальных склонов Полярного Урала являются кобылки *Podisma pedestris*, *Bohemanella frigida*, *Gomphocerus sibiricus*.

Кровососущие комары (Diptera, Culicidae)

В Большеземельской тундре отмечено 20 видов кровососущих комаров, а на участках высокогорных тундр Полярного Урала обнаружено только 7 видов. Это связано с особенностями обитания кровососущих комаров в равнинных тундровых и горно-тундровых условиях. Горные условия мало благоприятны для развития представителей данного семейства. На Полярном Урале преобладают виды, отнесенные к субголарктической арктобореомонтанной группе: *Aedes hexodontus*, *Ae. impiger*, *Ae. pionips*. Встречаются виды более широко распространенные и экологически пластичные трансголарктические полизоны: *Ae. punctor*, *Ae. communis*, *Ae. cataphylla* и *Ae. excrucians*. Более благоприятные условия для развития и распространения кровососущих комаров образуются в межгорных понижениях, заполненных водами озер и рек, стекающих с возвышенных участков. Доминирующее положение в структуре фауны здесь занимают типично тундровые виды, для развития которых необходимы открытые неглубокие водоемы с плоским дном, богатые водной растительностью и детритом.

В отличие от горных условий на равнинных территориях Большеземельских тундр преобладают сильно заболоченные участки. Повсеместно здесь отмечается и доминирует трансголарктический полизональный *Ae. punctor*. Широко распространен вид трансголарктический полизональный *Ae. cataphylla*. По нашим наблюдениям, этот вид был встречен в измененных условиях южных тундр на участке сеяного луга в окрестностях г. Воркуты в третьей декаде июня, при этом развитие личинок в водоемах еще не начиналось, снег полностью не сошел, и нападали только самки, зимующие на стадии имаго. В городских условиях отмечен *Culiseta*

alaskaensis. Высокое разнообразие семейства Culicidae в биоценозах Большеземельских тундр достигается за счет пойменных местообитаний. Окружающие территории многочисленных рек и озер служат местом развития для летних видов. Здесь встречаются редкие на всем протяжении ареала виды – транспалеарктический полизональный *Aedes leucomelas* и транспалеарктический субаркто-температный *Culiseta bergrothi*. В последние десятилетия (с 2006 по 2024 г.) уменьшилась относительная численность ранее обычного для Большеземельской тундры вида *C. alaskaensis*, теперь этот вид встречается единично и в городских условиях, ранее он отмечался только в естественных биоценозах. В городских условиях также обитает космополит *Culex pipiens*, указанный как заносный вид с 1980 г. (Остроушко, 1987, 1989).

Имаго тундровых видов хорошо приспособлены к сопротивлению ветрам, характерным для открытых пространств. Котки на лапках этих видов особой формы, с зубчиком, цепляясь которым за опору (мох, лишайник, травянистая растительность), самки *Ae. impiger*, *Ae. pionips*, по нашим наблюдениям, удерживались на опоре при порывах ветра более 10 м/с, такой тип поведения связан с обитанием на открытых безлесных пространствах тундр, в условиях отсутствия естественных укрытий и при небольшом числе прокормителей. Известно, что самки *Ae. hexodontus* первую кладку яиц осуществляют за счет накопленных на личиночной стадии питательных веществ, т.е. автогенно – без кровососания, но эта кладка малочисленна, хоть и обеспечивает резерв вида в сложных условиях существования на севере. Автогенность рассматривают как дополнительную адаптацию для уменьшения смертности особей во время первого гонотрофического цикла и поддержания некоторой

численности вида при отсутствии прокормителей (Николаева, 1982).

Хирономиды (Diptera, Chironomidae)

На территории Большеземельской тундры и Полярном Урале выявлено 302 таксона хирономид, из них 258 видов. 44 таксона определено до рода. В Большеземельской тундре хирономиды многочисленны во всех водоемах и донных биотопах (Зверева, 1966; Беляков, Скворцов, 1994; Батурина и др., 2012). Здесь наиболее полно изучена фауна хирономид системы Вашуткиных, Харбейских озер, оз. Амбарты (Алексеевнина, Преснова, 1978) и рек бассейна р. Колвы. Имеющиеся архивные данные Института биологии и вышедшая позже публикация (Кондратьева и др., 2014) позволили составить список хирономид Харбейских озер по личинкам и имаго. Общий список включает 140 видов и форм комаров-звонцов: Tanypodinae – 14 видов и форм, Diamesinae – 3, Prodiamesinae – 3, Orthoclaadiinae – 52, Chironominae – 68. Из списка фауны 46 видов имеют голарктическое распространение, 33 – палеарктическое, 27 – имеют более широкий ареал распространения, для остальных 34 таксонов точное распространение не установлено. В дальнейшем были исследованы хирономиды из проб зообентоса озер Большеземельской тундры, относящиеся к бассейнам рек Адзья и Море-Ю и ручья Пымвашор, пополнившие список фауны 22 видами. В списке хирономид р. Колвы приводится 108 видов и форм (Сообщества..., 2011). Таким образом, общий список хирономид водоемов Большеземельской тундры на сегодняшний день включает 222 таксона, из них 186 видов.

Сравнивая фауну хирономид Большеземельской тундры (преимущественно Харбейских озер) с озерами других регионов северной части России, видно, что она

существенно отличается. Так, в Хибинских озерах Зеленцовым выявлено 97 видов хирономид, относящихся к 6 подсемействам (Зеленцов, 2009). При этом общих видов для этих систем озер всего 20. В Харбейских озерах, в частности, не обнаружены виды подсемейства Podonominae. Также отмечено, что доля видов подсем. Orthoclaadiinae ниже (37 %), по сравнению с Хибинскими озерами (64 %), но при этом выше доля видов подсемейства Chironominae – 48,6 и 24,7 % соответственно. Для более северных регионов, таких как острова арктической части России, указывается 105 видов хирономид (Крашенинников, Гаврило, 2013). При этом общих для Харбейских озер и озер Арктических о-вов видов всего 11. В последних преобладают виды подсемейства Orthoclaadiinae – 76 % от общего числа видов.

Фауне комаров-звонцов Полярного Урала посвящено несколько работ (Богданов и др., 2004; Биоразнообразие..., 2007), в которых отмечено 87 видов и форм. Всего, по литературным и оригинальным данным, в фауне хирономид берегового хребта Пай-Хой и Полярного Урала выявлено 154 вида и формы, относящиеся к 75 родам из 6 подсемейств (Крашенинников и др., 2015). Один вид оказался новым для науки – *Rheocricotopus* (s.str.) *gavrilovae* Krasheninnikov, 2015. По типам распространения фауна комаров-звонцов Югорского полуострова и Полярного Урала представлена палеарктическими (51,2 %) и голарктическими (48,8 %) видами. Среди палеарктов большую долю составляют виды с палеарктическим трансевразийским полидизъюнктивным типом ареала (40,7 %), менее многочисленны западнопалеарктические (28,1 %), уральские (14,1 %), европейско-сибирские (10,9 %), палеарктические арктические (3,1 %), палеарктические аркто-альпийские (3,1 %) виды.

Жалящие перепончатокрылые (Hymenoptera, Aculeata)

Данная группа стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Apocrita), выделенная на данный момент в ранге инфраотряда, в восточноевропейском секторе Гипоарктики исследована неравномерно и в целом слабо. Имеющиеся данные в большинстве своем касаются двух городов Большеземельской тундры: на западе – это Нарьян-Мар и окрестности, расположенные в пойме Печоры, на востоке – это агломерация Воркуты и прилегающая территория. Но даже и там видовой состав выявлен фрагментарно, исключением являются представители рода *Bombus*, материалы по которым собраны в Малоземельской тундре, на п-ове Канин и о-вах Вайгач, Долгий, Колгуев. В общей сложности на указанных территориях обнаружен 21 вид шмелей (Филиппов, 2015; Рожнов и др., 2019). На текущий момент в исследуемом регионе зарегистрировано 11 семейств: Andrenidae, Apidae, Chrysididae, Colletidae, Crabronidae, Formicidae, Halictidae, Megachilidae, Pompilidae, Sphecidae, Vespidae, включающих 26 родов и не менее чем 63 вида. Максимальный вклад в таксономическое разнообразие вносит семейство Пчелиные (Apidae) – 22 вида, также велика доля складчатокрылых ос (Vespidae) – 9, муравьев (Formicidae) – не менее 8, песочных ос (Crabronidae) – не менее 7. Основу фауны составляют виды с обширным ареалом: транспалеарктические и голарктические. Наибольшее число видов жалящих отмечается в интразональных сообществах, таких как речные долины, линейные сооружения (автомобильные и железные дороги, трубопроводы), которые создают коридоры для проникновения на Север видов, не характерных для тундр и лесотундр, что обогащает фауны этих природных зон. В зональных сообще-

ствах преобладают аркто-бореальные виды, число которых не велико. Также необходимо отметить, что области распространения многих таксонов имеют обширные дизъюнкции, что, скорее всего, связано с малым числом подходящих для формирования устойчивых популяций мест обитания на северном пределе распространения. Из имеющихся на настоящий момент данных можно сделать вывод, что таксономическое разнообразие жалящих перепончатокрылых (Aculeata) Гипоарктики на уровне видов и родов ожидает существенного дополнения, а на уровне семейств возможно пополнение списка 1–2 таксонами.

Рыбы (Pisces)

Большеземельская тундра остается слабо изученной в ихтиофаунистическом отношении уже в силу ее исключительной насыщенности водными объектами. В частности, на Европейском Севере России насчитывается 232419 озер общей площадью 13756 км² (Россия: водно-ресурсный потенциал, 1998). По оценкам Института озераедения РАН, большинство из них располагается в пределах Большеземельской тундры. Эти озера относятся к бассейнам рек Усы и Печоры, а также ряда водотоков, напрямую впадающих в Баренцево и Карское моря (реки Кара, Коротаиха, Таботаяха, Море-Ю, Седьяха, Наульяха, Черная и др.).

В настоящее время относительно детально изучена фауна рыб лишь некоторых озерно-речных систем восточной (Вашуткины, Падимейские и Харбейские озера), западной (оз. Веякоты) и центральной (Пильненская группа озер, водоемы бассейна р. Море-Ю, Наульто и Бол. Торавей) частей Большеземельской тундры (Сидоров, 1974; Шубин, Сидоров, 1996; Козьмин, Булатова, 2018; Пономарев, 2023 и др.). Также в последние годы достаточно подробно исследована

ихтиофауна горных и предгорных озер западных склонов Полярного Урала (Пономарев, 2017, 2022, 2024, 2026).

Таксономический состав фауны рыб пресноводных озер Большеземельской тундры и европейской части Полярного Урала по состоянию изученности на данный момент представлен одним классом, включающим 7 отрядов, 7 семейств, 14 родов и 18 видов. Наиболее богаты видами семейство Карповые (4 вида) и Лососевые (8 видов). Четыре отряда включают только одно семейство, один род и один вид. Отряд окунеобразных представлен двумя видами рыб.

Большая часть пресноводной ихтиофауны Большеземельской тундры представлена арктическим пресноводным ихтиофаунистическим комплексом (Никольский, 1980): европейская ряпушка *Coregonus albula*, сиг *C. lavaretus*, чир *C. nasus*, пелядь *C. peled*, сибирская ряпушка *C. sardinella*, нельма *Stenodus nelma* и налим *Lota lota*. Бореальный предгорный комплекс включает европейского хариуса *Thymallus thymallus*, обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus*, усатого гольца *Barbatula barbatula* и обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio*, а бореальный равнинный комплекс – золотого карася *Carassius carassius*, язя *Leuciscus idus*, плотву *Rutilus rutilus*, щуку *Esox lucius*, ерша *Gymnocephalus cernua* и окуня *Perca fluviatilis*. Еще один вид (девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*) относится к понтокаспийскому ихтиофаунистическому комплексу.

Птицы (Aves)

В тундрах материковой части Большеземельской тундры, Югорского п-ова и Полярного Урала в начале прошлого века отмечено пребывание 104 видов птиц из семи отрядов (Брандт, 1856; Seebohm, Harvie Brown, 1876; Pearson, 1898; Керцелли, 1911; Дмоховский,

1933; и др.), в настоящее время это число возросло до 198 видов (117 гнездящихся) (Естафьев и др., 1995; Минеев, Минеев, 2012; Рожнов и др., 2019; Кочанов, Минеев, 2024; и др.). Тем не менее разнообразие гнездящихся птиц увеличилось всего лишь на 13 видов – со 104 до 117, а основу необионтной орнитофауны региона составляют залетные виды и виды с невыясненным статусом. За последние 100 лет отмечено продвижение на север и восток границ распространения более 20 видов и ранее обитавших птиц (белошекая казарка – *Branta leucopsis*, кряква – *Anas platyrhynchos*, чирок свистунок – *Anas crecca*, обыкновенный гоголь – *Bucephala clangula*, рябинник – *Turdus pilaris* и др.) и увеличение степени оседлости ряда видов (серая ворона – *Corvus cornix*, полевой воробей – *Passer montanus*).

Основные изменения в фауне, населении и ареалах птиц связаны с различными факторами, среди которых наиболее существенными являются изменение климата, оленеводство, добыча и транспортировка углеводородов, урбанизация природных сообществ (Вартапетов, 2000; Lehtikainen, Sparks, 2010; Кочанов, Минеев, 2024; и др.). На Европейском Севере и на Северо-Востоке в арктических и особенно субарктических широтах (Павлов, Ананьева, 2004; и др.) потепление климата составляет до 0,06–0,08 °C/год, что привело к значительным изменениям в растительности (Болотов, 2006; Елсаков, 2013) и обогащению видового разнообразия птиц.

По происхождению фауна гнездящихся птиц (Штегман, 1938) представлена 8 фаунистическими комплексами, среди которых наибольшее представительство в видовом разнообразии имеют широко распространенные (34), арктические (38) и сибирские (32) виды. В коренных местообитаниях, не нарушенных хозяйственной деятельностью, в населении

птиц доминируют представители сибирского (45 % общей численности) и арктического (до 24 %) происхождения, главным образом питающиеся кормами животного происхождения (более 70 % населения) и гнездящиеся в наземном ярусе растительности (до 85 %). В ряду антропогенной трансформации местообитаний в сообществах птиц прослеживается ярко выраженная тенденция к уменьшению видового разнообразия – от нативных биотопов, где указанный индекс изменяется 1,7–3,2, в среднем 2,4 до 1,2–2,2, в среднем 1,6, в сильно измененных местообитаниях (урбанизированных территориях). При этом в видовом разнообразии и населении птиц снижается роль арктических (с 24 до 3,5 %) и сибирских (с 45 до 14 %) видов и увеличивается представительство широко распространенных (с 18 до 55 %) видов. Среди антропогенных факторов, влияющих на уровень видового разнообразия птиц в фауне Крайнего Севера, наиболее масштабным является оленеводство. Расширяющееся оленеводство также воздействует на природные экосистемы. Оленьи пастбища на территории НАО занимают около 13186,1 тыс. га, что составляет 74,5 % от общей площади земельного фонда округа, а поголовье их насчитывает 175,5 тысяч. Олени в гнездовой период наносят существенный вред, уничтожая кладки и птенцов. При этом у птиц исторически выработался ряд адаптаций к прессу оленеводства, выражающихся в максимальном использовании непригодных для выпаса территорий (Естафьев, Минеев, 1983) и повторных кладках (Головатин и др., 2008).

Заключение

Несмотря на многолетнюю историю зоологических исследований и собранный внушительный материал по основным биоценологически и хозяйственно значимым группам

животных, фауна восточноевропейской Гипоарктики остается неравномерно изученной как в таксономическом, так и географическом отношении. Связано это с труднодоступностью большинства районов, высокими логистическими расходами, суровыми климатическими условиями и отсутствием многих профильных специалистов, готовых проводить свои исследования на Крайнем Севере.

Инвентаризация региональной фауны, результаты которой были опубликованы ранее (Рожнов и др., 2019) и приведены в настоящем обзоре, показала необходимость проведения дополнительных исследований в подзоне типичных тундр, на Югорском п-ове и Пай-Хое, на севере п-ова Канин (Канинский Камень), о-вах Колгуев и Вайгач. Неизученными на территории восточноевропейской Гипоарктики остаются многие таксономические группы насекомых: низшие чешуекрылые, большинство семейств двукрылых, паразитические и сидячебрюхие перепончатокрылые, ряд семейств жесткокрылых, равнокрылые. В некоторых районах специальных энтомологических исследований практически не проводилось. Например, с территории Малоземельской тундры и Северного Тимана (Тиманская тундра) совсем нет сведений о таких в целом превосходно исследованных групп, как стрекозы и булавоусые чешуекрылые. Также практически отсутствуют данные о составе водной фауны в целом и структуре рыбного населения в частности для абсолютного большинства рек Большеземельской тундры, напрямую впадающих в Баренцево и Карское моря.

Рост антропогенной нагрузки на природные ландшафты и сообщества восточноевропейской Гипоарктики вследствие интенсификации добычи полезных ископаемых, дорожного строительства в Большеземельской тундре, бассейне р. Кары, планов

по промышленному и транспортному освоению Малоземельской тундры и Северного Тимана, увеличивающейся урбанизации в совокупности с четко обозначившейся в последнее десятилетие тенденцией к потеплению климата позволяют уверенно прогнозировать скорое расселение из лесной зоны за пределы Северного Полярного круга и натурализацию в местных условиях многих адвентивных видов животных. Этот процесс обязательно отразится на структуре зональных и локальных фаун, животном населении, приведет к снижению обилия коренных видов. В связи с этим проведение натурных полевых ра-

бот по выявлению естественной структуры и пространственной дифференциации фауны и населения животных в районах еще незатронутых хозяйственной деятельностью наряду с мониторинговыми наблюдениями на антропогенно трансформированных территориях имеет большое значение для создания экологически ответственной и устойчивой системы промышленного освоения Крайнего Севера, для выявления наиболее уязвимых в этом процессе экосистем, грамотного планирования системы региональной сети ООПТ и охраны популяций редких и исчезающих видов.

Список литературы / References

Алексеевнина М. С., Преснова Е. В. (1978) Хирономиды тундровых озер. *Флора и фауна водоемов Европейского Севера*. Ленинград, Наука, с. 72–74 [Aleksevnina M. S., Presnova E. V. (1978) Chironomids of tundra lakes. *Flora and fauna of water bodies of the European North*. Leningrad, Nauka, p. 72–74 (in Russian)]

Барановская В. К. (1978) Crustacea Систематический список беспозвоночных из водоемов Большеземельской тундры. *Флора и фауна водоемов Европейского Севера*. Ленинград, Наука, с. 174–177 [Baranovskaya V. K. (1978) Crustacea (systematic list of invertebrates from the water bodies of the Bolshezemelskaya Tundra). *Flora and fauna of the water bodies of the European North*. Leningrad, Nauka, p. 174–177 (in Russian)]

Батурина М. А., Лоскутова О. А., Фефилова Е. Б., Хохлова Л. Г. (2012) Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных. *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 4: 21–29 [Baturina M. A., Loskutova O. A., Fefilova E. B., Khokhlova L. G. (2012) Zoobenthos of the lake Bolshoi Kharbei (Bolshezemelskaya tundra): modern state and analysis of retrospective data. *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 4: 21–29 (in Russian)]

Батурина М. А., Лоскутова О. А., Щанов В. М. (2014) Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 7(4): 332–356 [Baturina M. A., Loskutova O. A., Shchanov V. M. (2014) Structure and distribution of zoobenthos of the Kharbey lake system. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 7(4): 332–356 (in Russian)]

Беляков В. П., Скворцов В. В. (1994) Макро- и мейобентос, их продукция. *Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры)*. СПб, Наука, с. 183–202 [Belyakov V. P., Skvortsov V. V. (1994) Macro- and meiobenthos and their production. *Features of the structure of ecosystems of lakes in the Far North (using lakes of the Bolshezemelskaya Tundra as an example)*. St. Petersburg, Nauka, p. 183–202 (in Russian)]

Березина Н. А. (2016) Амфиподы. *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос*. Алексеев В. Р., Цалолыхин С. Я. (ред.) Москва, Санкт-Петербург, Товарищество научных изданий КМК, с. 122–145 [Berezina N. A. (2016) Amphipods. *Identification Key to freshwater zooplankton and zoobenthos in European Russia. Vol. 2. Zoobenthos*. Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (Eds.) Moscow, Saint Petersburg, KMK Scientific Press LTD, p. 122–145 (in Russian)]

Биоразнообразие экосистем Полярного Урала (2007) Гецен М. В. (ред.) Сыктывкар, 252 с. [Biodiversity of the Polar Ural ecosystems (2007) Getsen M. V. (Ed.) Syktyvkar, 252 p. (in Russian)]

Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Гаврилов А. Л., Мельниченко И. П., Степанов Л. Н., Ярушина М. И. (2004) *Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала*. Екатеринбург, УрО РАН, 168 с. [Bogdanov V. D., Bogdanova E. N., Gavrilov A. L., Melnichenko I. P., Stepanov L. N., Yarushina M. I. (2004) *Bioresources of the aquatic ecosystems of the Polar Urals*. Ekaterinburg, UrB RAS, 168 p. (in Russian)]

Болотов И. Н. (2006) *Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области Плейстоценовых материковых оледенений. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Сыктывкар, 44 с. [Bolotov I. N. (2006) *Spatiotemporal heterogeneity of the taiga biome in the region of Pleistocene continental glaciations. Abstract of a dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences*. Syktyvkar, 44 p. (in Russian)]

Боруцкий Е. В. (1966) Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) Вашуткиных озер (бассейна р. Усы). *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР*. Москва, Наука, с. 51–62 [Borutsky E. V. (1966) Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of the Vashutkin Lakes (Usa River basin). *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 51–62 (in Russian)]

Брандт И. Ф. (1856) Позвоночные животные Северо-Европейской России, и в особенности Северного Урала. *Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. 2*. СПб., с. 60–71 [Brandt I. F. (1856) Vertebrates of Northern European Russia, and, particularly, the Northern Urals. *The Northern Urals and the Pai-Khoi Coastal. Vol. 2*. St. Petersburg, p. 60–71 (in Russian)]

Вартапетов Л. Г. (2000) Эколого-экономическая оценка воздействия разработки нефтяных месторождений на население птиц и эффективность ООПТ для сохранения орнитокомплексов в северной тайге Западной Сибири. *Исследования эколого-географических проблем природопользования для обеспечения территориальной организации и устойчивого развития нефтегазовых регионов России: теория, методы, практика. Материалы I Всероссийской научно-практической конференции (Нижневартовск, 1–2 октября 2000 года)*. Нижневартовск, с. 148–151 [Vartapetov L. G. (2000) Ecological and economic assessment of the impact of oil field development on bird populations and the effectiveness of protected areas for the conservation of avian assemblages in the northern taiga of Western Siberia. *Research on the ecological-geographic aspects of natural resource use to ensure the spatial organization and sustainable development of Russia's oil and gas regions: theory, methods, and practice. Proceedings of the 1st All-Russian Scientific and Practical Conference (Nizhnevartovsk, October 1–2, 2000)*. Nizhnevartovsk, p. 148–151 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1975) Зоопланктон озер Большеземельской тундры. *Зоологический журнал*, 54(2): 181–187 [Vekhov N. V. (1975) Zooplankton of the lakes of the Bolshezemelskaya Tundra. *Journal of Zoology [Zoologicheskii zhurnal]*, 54(2): 181–187 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1980) Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. II Временные водоемы. *Биологические науки*, 2: 44–49 [Vekhov N. V. (1980) Biology of copepods of tundra water bodies. II Temporary water bodies. *Biological Sciences* [Biologicheskije nauki], 2: 44–49 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1981) Фауна ветвистоусых ракообразных семейств Daphniidae и Bosminidae и их распространение в арктических и субарктических водоемах Европы. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 86(6): 51–59 [Vekhov N. V. (1981) Fauna of cladoceran crustaceans of the families Daphniidae and Bosminidae and their distribution in Arctic and subarctic water bodies of Europe. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 86(6): 51–59 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1985) Распространение и жизненный цикл *Acanthodiaptomus tibetanus* (Daday, 1908) (Copepoda: Diaptomidae) в субарктических водоемах Европы. *Биология внутренних вод*, 66: 31–34 [Vekhov N. V. (1985) Distribution and life cycle of *Acanthodiaptomus tibetanus* (Daday, 1908) (Copepoda: Diaptomidae) in subarctic water bodies of Europe. *Inland Water Biology* [Biologiya vnutrennikh vod], 66: 31–34 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1987) Изменчивость жизненных циклов северных видов жаброногих ракообразных (Anostraca, Notostraca) в пределах ареала в Европе. *Экология*, 6: 44–53 [Vekhov N. V. (1987) Variability of the life cycles of northern species of branchiopod crustaceans (Anostraca, Notostraca) within their range in Europe. *Ecology* [Ekologiya], 6: 44–53 (in Russian)]

Вехов Н. В. (1990) *Pristicephalus josephinae* (Grube) (Anostraca, Chirocephalidae) из пойменных тундровых озер реликтовой части ареала северо-востока европейской территории СССР. *Биологические науки*, 5: 35–38 [Vekhov N. V. (1990) *Pristicephalus josephinae* (Grube) (Anostraca, Chirocephalidae) from floodplain tundra lakes in the relict part of the range in the northeast of the European territory of the USSR. *Biological Sciences* [Biologicheskije nauki], 5: 35–38 (in Russian)]

Головатин М. Г., Морозова Л. М., Пасхальный С. П., Эктова С. Н. (2008) Изменение растительности и животного населения в тундрах Ямала под действием интенсивного выпаса домашних оленей. *Вестник Саратовского государственного университета им. Н. И. Вавилова*, 9: 13–18 [Golovatin M. G., Morozova L. M., Paskhalny S. P., Ektova S. N. (2008) Changes of vegetation and animal populations under the influence of intensive grazing of home reindeer in Yamal tundra. *Bulletin of the N. I. Vavilov Saratov State Agrarian University* [Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta im. N. I. Vavilova], 9: 13–18 (in Russian)]

Дмоховский А. В. (1933) Птицы средней и нижней Печоры. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 42(2): 214–242 [Dmokhovskiy A. V. (1933) Birds of the middle and lower Pechora. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 42(2): 214–242 (in Russian)]

Елсаков В. В. (2013) Использование материалов спутниковых съемок для анализа значений хлорофилльного индекса тундровых фитоценозов. *Исследование Земли из космоса*, 1: 60–70 [Elsakov V. V. (2013) Use of the satellite data in chlorophyll index investigation at tundra communities. *Exploring the Earth from Space* [Issledovanie zemli iz kosmosa], 1: 60–70 (in Russian)]

Естафьев А. А., Воронин Р. Н., Минеев Ю. Н., Кочанов С. К., Бешкарев А. Б. (1995) *Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. Том 1, Часть 1*. СПб, Наука, 325

с. [Estafeyev A. A., Voronin R. N., Mineev Yu. N., Kochanov S. K., Beshkarev A. B. (1995) *Fauna of European North-East of Russia. Birds. Non-passerines. Vol. 1, Part 1.* St. Petersburg, Nauka, 325 p. (in Russian)]

Естафьев А. А., Минеев Ю. Н. (1983) Орнитологическая характеристика лесного «острова» на реке Море-ю в Большеземельской тундре. *Труды Коми филиала Академии наук СССР, № 69.* Сыктывкар, с. 39–49 [Estafeyev A. A., Mineev Yu. N. (1983) Ornithological characteristics of a forest “island” on the More-yu River in the Bolshezemelskaya Tundra. *Proceedings of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences, No. 69.* Syktyvkar, p. 39–49 (in Russian)]

Залозный Н. А. (1978) Пиявки. *Флора и фауна водоемов Европейского Севера.* Сыктывкар, с. 58–60 [Zalozny N. A. (1978) Leeches. *Flora and fauna of the reservoirs of the European North.* Syktyvkar, p. 58–60 (in Russian)]

Зверева О. С. (1966) Личинки Chironomidae периферийных водоемов бассейна р. Усы. *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР.* Москва, Наука, с. 89–102 [Zvereva O. S. (1966) Chironomidae larvae of peripheral water bodies in the Usa River basin. *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR.* Moscow, Nauka, p. 89–102 (in Russian)]

Зеленцов Н. И. (2009) Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Хибинских озер Кольского полуострова. *Евразийский энтомологический журнал*, 8(S1): 89–92 [Zelentsov N. I. (2009) The chironomid fauna (Diptera, Chironomidae) of the Khibiny's lakes of Kola Peninsula. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 8(S1): 89–92 (in Russian)]

Керцелли С. В. (1911) *По Большеземельской тундре с кочевниками.* Архангельск, 116 с. [Kertselli S. V. (1911) *Along the Bolshezemelskaya Tundra with the Nomads.* Arkhangelsk, 116 p. (in Russian)]

Клапалек Ф. (1916) Веснянки. *Научные результаты экспедиции братьев Кузнецовых на полярный Урал в 1909 г. под начальством О. О. Баклунда. Выпуск 28. Записки Императорской академии наук. Серия 8. По физико-математическому отделению.* Санкт-Петербург, с. 6–12 [Klapálek F. (1916) Stoneflies. *Scientific results of the Kuznetsov brothers' expedition to the Polar Urals in 1909 under the leadership of O. O. Backlund. Issue 28. Memoirs of the Imperial Academy of Sciences. Series 8. Physics and Mathematics Department.* Saint Petersburg, p. 6–12 (in Russian)]

Козьмин А. К., Булатова И. В. (2018) Рыбохозяйственная оценка озер Ненецкого автономного округа. *Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования.* Санкт-Петербург, с. 204–211 [Kozmin A. K., Bulatova I. V. (2018) Fishery assessment of the lakes of the Nenets Autonomous Okrug. *Fishery water bodies of Russia: fundamental and applied research.* Saint Petersburg, p. 204–211 (in Russian)]

Козьминых В. О. (2018) Материалы к каталогу многоножек (Myriapoda) Урала. Таблица для определения видов, встречающихся на Урале и сопредельных территориях. *Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан*, 20: 46–68 [Kozminykh V. O. (2018) Materials for the catalogue of millipedes (Myriapoda) of the Urals. A table for identifying species found in the Urals and adjacent territories. *Materials on the Flora and Fauna of the Republic of Bashkortostan* [Materialy po flore i faune Respubliki Bashkortostan], 20: 46–68 (in Russian)]

Колесникова А. А. (2022) Многоножки (Myriapoda) Европейского Северо-Востока России. *Биота, генезис и продуктивность почв. Материалы XIX Всероссийского совещания*

по почвенной зоологии. Улан-Удэ, БНЦ СО РАН, с. 97–98 [Kolesnikova A. A. (2022) Myriapoda of the north-east of European Russia. *Biota, genesis and soil productivity. Proceedings of the 19th All-Russian Conference on Soil Zoology*. Ulan-Ude, Buryat Scientific Center SB RAS, p. 97–98 (in Russian)]

Колесникова А. А., Долгин М. М., Акулова Л. И. (2023) Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*, 1: 19–36 [Kolesnikova A. A., Dolgin M. M., Akulova L. I. (2023) Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Komi Republic. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* [Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 1: 19–36 (in Russian)]

Колесникова А. А., Мелехина Е. Н., Таскаева А. А. (2008) Почвенные беспозвоночные в субарктических тундрах европейской части России. *Север: арктический вектор социально-экологических исследований*. Сыктывкар, с. 295–315 [Kolesnikova A. A., Melekhina E. N., Taskaeva A. A. (2008) Soil invertebrates in the subarctic tundras of the European part of Russia. *North: the Arctic vector of socio-ecological research*. Syktyvkar, p. 295–316 (in Russian)]

Конакова Т. Н., Колесникова А. А., Таскаева А. А., Накул Г. Л. (2017) Разнообразие почвенных беспозвоночных бассейна р. Черная (Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ). *Евразийский энтомологический журнал*, 16(1): 88–98 [Konakova T. N., Kolesnikova A. A., Taskaeva A. A., Nakul G. L. (2017) Diversity of soil invertebrates in ecosystems of the Chernaya river basin, the Bolshezemelskaya tundra, Nenetskiy Autonomnyi Okrug, Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 16(1): 88–98 (in Russian)]

Кондратьева Т. А., Назарова Л. Б., Лоскутова О. А., Батурина М. А. (2014) Предварительные данные по фауне хирономид (Chironomidae, Diptera, Insecta) Харбейских озер. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 7(4): 357–371 [Kondratjeva T. A., Nazarova L. B., Loskutova O. A., Baturina M. A. (2014) Preliminary data on chironomid fauna (Chironomidae, Diptera, Insecta) of Kharbey lakes. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 7(4): 357–371 (in Russian)]

Кононова О. Н., Дубовская О. П., Фефилова Е. Б. (2014) Зоо- и некрозоопланктон Харбейских озер Большеземельской тундры (по исследованиям 2009–2012 годов). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 7(3): 303–327 [Kononova O. N., Dubovskaya O. P., Fefilova E. B. (2014) Zooplankton and dead zooplankton in Kharbeykie Lakes of Bolshezemelskaya Tundra (period from 2009 to 2012). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 7(3): 303–327 (in Russian)]

Кочанов С. К., Минеев О. Ю. (2024) Современная фауна и население птиц Ненецкого АО и ее изменения. *Музей. Город. Регион*. Нарьян-Мар, с. 94–102 [Kochanov S. K., Mineev O. Yu. (2024) Current avifauna and bird populations of the Nenets Autonomous Okrug and their changes. *Museum. City. Region*. Naryan-Mar, p. 94–102 (in Russian)]

Крашенинников А. Б., Гаврило М. В. (2013) Новые сведения по фауне комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) архипелага Земля Франца-Иосифа. *Евразийский энтомологический журнал*, 12(2): 157–160 [Krashenninnikov A. B., Gavilo M. V. (2013) New data on the chironomids (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) of Franz Joseph Land Archipelago. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 12(2): 157–160 (in Russian)]

Крашенинников А. Б., Орел О. В., Лоскутова О. А. (2015) Новые сведения по фауне комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) хребта Пай-Хой и Полярного Урала. *Евразийский энтомологический журнал*, 14(5): 416–428 [Krashennnikov A. B., Orel O. V., Loskutova O. A. (2015) New data on chironomid fauna (Diptera, Chironomidae) of the Pay-Khoy ridge and the Polar Urals, Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 14(5): 416–428 (in Russian)]

Кулакова О. И., Татаринов А. Г. (2020) Фауна и ландшафтно-зональное распределение прямокрылых (Orthoptera) Республики Коми (Россия). *Кавказский энтомологический бюллетень*, 16(1): 15–20 [Kulakova O. I., Tatarinov A. G. (2020) Fauna and landscape-zonal distribution of Orthoptera in the Komi Republic (Russia). *Caucasian Entomological Bulletin* [Kavkazskii entomologicheskii byulleten'], 16(1): 15–20 (in Russian)]

Лоскутова О. А. (2006) *Веснянки (Plecoptera). Фауна Европейского Северо-Востока России. Том 9.* СПб, Наука, 224 с. [Loskutova O. A. (2006) *Stoneflies (Plecoptera). Fauna of the European Northeast of Russia. Volume 9.* St. Petersburg, Nauka, 224 p. (in Russian)]

Лоскутова О. А. (2021) Зообентос заполярной реки Сулы (Северный Тиман, Малоземельская тундра). *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*, 3: 109–118 [Loskutova O. A. (2021) Zoobenthos of the arctic river Sula (Northern Timan, Malozemelskaya tundra). *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* [Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 3: 109–118 (in Russian)]

Лоскутова О. А., Фефилова Е. Б. (1996) Гидробиологическая характеристика озер северной части Большеземельской тундры. *Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, том 147.* Сыктывкар, с. 952–962 [Loskutova O. A., Fefilova E. B. (1996) Hydrobiological characterization of lakes in the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra. *Some approaches to organizing environmental monitoring in the North. Proceedings of the Komi Science Centre UrB RAS, Vol. 147.* Syktyvkar, p. 952–962 (in Russian)]

Лукин Е. И. (1966) Новые данные о распространении пиявок в бассейне р. Печоры. *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР.* Москва, Наука, с. 71–75 [Lukin E. I. (1966) New data on the distribution of leeches in the Pechora River basin. *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR.* Moscow, Nauka, p. 71–75 (in Russian)]

Макарова О. Л., Колесникова А. А. (2019) Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, 5: 466–477 [Makarova O. L., Kolesnikova A. A. (2019) Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the tundra of Eastern Europe. *Biology Bulletin*, 46(5): 438–449]

Мелехина Е. Н. (2011) Таксономическое разнообразие и ареалогия орибатид (Oribatei) Европейского Севера России. *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 2: 30–37 [Melekhina E. N. (2011) Taxonomic diversity and areology of oribatid mites (Oribatei) of the European North of Russia. *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 2: 30–37 (in Russian)]

Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. (2014) Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae). *Зоо-*

ологический журнал, 93(1): 53–64 [Meshcheryakova E. N., Berman D. I. (2014) Cold hardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae). *Entomological Review*, 94(4): 486–497]

Мелехина Е. Н., Зиновьева А. Н. (2012) Первые сведения о панцирных клещах (Acari: Oribatida) хребта Пай-Хой (Югорский полуостров). *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 2: 42–50 [Melekhina E. N., Zinovyeva A. N. (2012) First data on oribatid mites (Acari: Oribatida) of Pay-Khoy ridge (Yugor Peninsula). *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 2: 42–50 (in Russian)]

Мигунова В. Д., Таболин С. Б., Рыбалов Л. Б. (2024) Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод Южной Чукотки. *Почвоведение*, 8: 1102–1113 [Migunova V. D., Tabolin S. B., Rybalov L. B. (2024) Ecological structure of soil nematode communities of southern Chukotka. *Eurasian Soil Science*, 57(8): 1343–1352]

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. (2012) Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова. СПб., Наука, 383 с. [Mineyev Yu. N., Mineyev O. Yu. (2012) *Birds of the Bolshezemelskaya tundra and the Yugorskiy peninsula*. Saint Petersburg, Nauka, 383 p. (in Russian)]

Николаева Н. В. (1982) Автогенность в популяциях кровососущих комаров на Южном Ямале (Culicidae). *Паразитология*, 16(4): 298–305 [Nikolaeva N. V. (1982) Autogeneity in populations of blood-sucking mosquitoes in the Southern Yamal. *Parasitology* [Parazitologiya], 16(4): 298–305 (in Russian)]

Никольский Г. В. (1980) Структура вида и закономерности изменчивости рыб. Москва, Пищевая промышленность, 184 с. [Nikolsky G. V. (1980) *Species structure and patterns of fish variability*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost, 184 p. (in Russian)]

Остроушко Т. С. (1987) Эколого-фаунистический обзор кровососущих комаров Большеземельской тундры. Труды Коми филиала АН СССР, № 86. Сыктывкар, с. 58–67 [Ostroushko T. S. (1987) Ecological and faunistic review of blood-sucking mosquitoes of the Bolshezemelskaya Tundra. *Proceedings of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences*, No. 86. Syktyvkar, p. 58–67 (in Russian)]

Остроушко Т. С. (1989) Экология и распространение комаров *Culex pipiens* L. в Коми АССР. Труды Коми научного центра Уральского отделения АН СССР, № 100. Сыктывкар, с. 94–101 [Ostroushko T. S. (1989) Ecology and distribution of *Culex pipiens* L. mosquitoes in the Komi ASSR. *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences*, No. 100. Syktyvkar, p. 94–101 (in Russian)]

Павлов А. В., Ананьева Г. В. (2004) Оценка современных изменений температуры воздуха на территории криолитозоны России. *Криосфера Земли*, 8(2): 3–9 [Pavlov A. V., Ananjeva G. V. (2004) Assessment of the contemporary air temperature change over the permafrost territory of Russia. *Earth's Cryosphere* [Kriosfera Zemli], 8(2): 3–9 (in Russian)]

Пономарев В. И. (2017) Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала. *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 2: 16–29 [Ponomarev V. I. (2017) Fishes of lakes of the western slopes of the Pre-Polar and Polar Urals. *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 2: 16–29 (in Russian)]

Пономарев В. И. (2022) Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала. *Биология внутренних вод*, 2: 158–169 [Ponomarev V. I.

(2022) Vertical distribution of ichthyofauna in lakes on the western slopes of the Subpolar and Polar Urals. *Inland Water Biology*, 15(2): 149–159]

Пономарев В. И. (2023) Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря). *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 6: 37–46 [Ponomarev V. I. (2023) The structure of ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea). *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 6: 37–46 (in Russian)]

Пономарев В. И. (2024) Особенности структуры и питания рыбного населения горных ледниковых озер западных склонов Урала. *Биология внутренних вод*, 17(6): 960–972 [Ponomarev V. I. (2024) Features of the structure and nutrition of the fish population in mountain glacial lakes on the western slopes of the Urals. *Inland Water Biology*, 17(6): 1054–1065]

Пономарев В. И. (2026) Ихтиофауна бассейна реки Кара. *Вопросы ихтиологии*, 66(1): 3–17 [Ponomarev V. I. (2026) Ichthyofauna of the Kara River basin. *Journal of Ichthyology*, 66(1): 13–25]

Попова Э. И. (1976) Бентос оз. Б. Харбей и его продукция. *Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры*. Ленинград, Наука, с. 101–109 [Popova E. I. (1976) Benthos of Lake B. Kharbey and its productivity. *Productivity of lakes in the eastern part of the Bolshezemelskaya Tundra*. Leningrad, Nauka, p. 101–109 (in Russian)]

Попченко В. И. (1978) Малощетинковые черви. *Флора и фауна водоемов Европейского Севера*. Ленинград, с. 51–58 [Popchenko V. I. (1978) Oligochaete worms. *Flora and fauna of water bodies of the European North*. Leningrad, p. 51–58 (in Russian)]

Попченко В. И. (1988) Водные малощетинковые черви (*Oligochaeta limicola*) Севера Европы. Ленинград, Наука, 288 с. [Popchenko V. I. (1988) *Aquatic oligochaetes (Oligochaeta limicola) of Northern Europe*. Leningrad, Nauka, 288 p. (in Russian)]

Рожнов В. В., Лавриненко И. А., Разживин В. Ю., Макарова О. Л., Лавриненко О. В., Ануфриев В. В., Бабенко А. Б., Бизин М. С., Глазов П. М., Горячкин С. В., Колесникова А. А., Матвеева Н. В., Пестов С. В., Петровский В. В., Покровская О. Б., Танасевич А. В., Татаринов А. Г. (2019) Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия). *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 4(2): 1–28 [Rozhnov V. V., Lavrinenko I. A., Razzhivin V. Yu., Makarova O. L., Lavrinenko O. V., Anufriev V. V., Babenko A. B., Bizin M. S., Glazov P. M., Goryachkin S. V., Kolesnikova A. A., Matveyeva N. V., Pestov S. V., Petrovskii V. V., Pokrovskaya O. B., Tanasevich A. V., Tatarinov A. G. (2019) Biodiversity revision of a large arctic region as a basis for its monitoring and protection under conditions of active economic development (Nenetsky Autonomous Okrug, Russia). *Nature Conservation Research*, 4(2): 1–28 (in Russian)]

Россия: водно-ресурсный потенциал (1998) Черняев А. М. (ред.) Екатеринбург, Аэрокосмоэкология, 342 с. [Russia: water resource potential (1998) Chernyaev A. M. (Ed.) Yekaterinburg, Aerokosmoeкологиya, 342 p. (in Russian)]

Рылов В. М. (1917) Материалы к фауне свободноживущих пресноводных Copepoda Северной России. Часть I. Calanoida и Cyclopoida (partim). *Ежегодник Зоологического музея Российской академии наук*, 22: 247–310 [Rylov V. M. (1917) Materials for the fauna of free-living freshwater Copepoda of northern Russia. Part I. Calanoida and cyclopoida (partim). *Yearbook of the Zoological*

Museum of the Russian Academy of Sciences [Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Rossiiskoi akademii nauk], 22: 247–310 (in Russian)]

Рылов В. М. (1918–1922) Материалы к фауне свободноживущих пресноводных Copepoda Северной России. Часть II. Cyclopoida (окончание) и Harpacticoida. *Ежегодник Зоологического музея Российской академии наук*, 23: 43–96 [Rylov V. M. (1918–1922) Materials for the fauna of free-living freshwater Copepoda of northern Russia. Part II. Cyclopoida (the end) and Harpacticoida. *Yearbook of the Zoological Museum of the Russian Academy of Sciences* [Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Rossiiskoi akademii nauk], 23: 43–96 (in Russian)]

Рылов В. М. (1930) Пресноводные Calanoida С. С. С. Р. Определители организмов пресных вод С. С. С. Р. А. Пресноводная фауна. Выпуск I. Ленинград, 287 с. [Rylov V. M. (1930) *Freshwater Calanoida of the USSR. Identification keys to freshwater organisms of the USSR. A. Freshwater fauna. Issue I.* Leningrad, 287 p. (in Russian)]

Седых К. Ф. (1983) Проблема сохранения уникальной энтомофауны Полярного Урала. *Фауна и экология насекомых Урала*. Свердловск, с. 44 [Sedykh K. F. (1983) The problem of preserving the unique entomofauna of the Polar Urals. *Fauna and ecology of insects of the Urals*. Sverdlovsk, p. 44 (in Russian)]

Сидоров Г. П. (1974) Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Ленинград, Наука, 164 с. [Sidorov G. P. (1974) *Fish resources of the Bolshezemelskaya Tundra*. Leningrad, Nauka, 164 p. (in Russian)]

Сидорчук Е. А. (2009) К фауне панцирных клещей (Acariformes, Oribatida) Полярного Урала. *Зоологический журнал*, 88(7): 800–808 [Sidorchuk E. A. (2009) New data on the fauna of oribatid mites (Acariformes, Oribatida) from the Polar Urals. *Entomological Review*, 89(5): 554–563]

Смирнов С. С. (1936) Phyllopoda Арктики. *Труды арктического института*, 51: 1–98 [Smirnov S. S. (1936) Phyllopoda of the Arctic. *Transactions of the Arctic Institute* [Trudy arkticheskogo instituta], 51: 1–98 (in Russian)]

Сообщества гидробионтов нефтезагрязненных акваторий бассейна реки Печора (2011) Захаров А. Б., Лоскутова О. А., Фефилова Е. Б., Хохлова Л. Г., Шубин Ю. П. Сыктывкар, 268 с. [Communities of hydrobionts in oil-contaminated water areas of the Pechora River basin (2011) Zakharov A. B., Loskutova O. A., Fefilova E. B., Khokhlova L. G., Shubin Yu. P. Syktyvkar, 268 p. (in Russian)]

Таскаева А. А., Колесникова А. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. (2017) Зооэдафон восточноевропейских тундр. *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 4: 15–24 [Taskaeva A. A., Kolesnikova A. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. (2017) Zooedaphon of the East-European tundra. *Bulletin of the Komi Science Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 4: 15–24 (in Russian)]

Таскаева А. А., Кудрин А. А., Конакова Т. Н., Колесникова А. А. (2015) Разнообразие почвенных беспозвоночных окрестностей Падимейских озер (Большеземельская тундра). *Евразийский энтомологический журнал*, 14(5): 480–488 [Taskaeva A. A., Kudrin A. A., Konakova T. N., Kolesnikova A. A. (2015) Diversity of soil invertebrates in ecosystems near the Padimeyskie lakes in the Bolshezemelskaya tundra region of Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 14(5): 480–488 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И., Лоскутова О. А. (2015) Структура фауны и эколого-географические особенности стрекоз (Insecta, Odonata) восточноевропейской Гипоаркти-

ки. *Евразийский энтомологический журнал*, 14(6): 505–510 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I., Loskutova O. A. (2015) The structure of the fauna, ecological and geographical feature of dragonflies (Insecta, Odonata) of the East European Hypoarctic. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 14(6): 505–510 (in Russian)]

Фефилова Е. Б. (2015) *Веслоногие раки (Copepoda)*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 319 с. [Fefilova E. B. (2015) *Copepods (Copepoda)*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 319 p. (in Russian)]

Фефилова Е. Б., Расова Е. Е., Велегжанинов И. О. (2021) Исследования морфологии и генетики веслоногих раков (Copepoda) в зонах теплового загрязнения рек Республики Коми. *Сибирский экологический журнал*, 28(6): 737–745 [Fefilova E. B., Rasova E. E., Velegzhaninov I. O. (2021) Morphological and genetic studies of copepods in river areas affected by thermal pollution in the Komi republic. *Contemporary Problems of Ecology*, 14(6): 626–632]

Филиппов Н. И. (2015) Разнообразие и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) комплексного заказника «Хребтовый». *Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых природных территорий Европейского Севера и Урала*. Сыктывкар, с. 167–170 [Filippov N. I. (2015) Diversity and ecology of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) in the «Khrebtovy» complex nature reserve. *Current state and prospects for the development of the network of specially protected natural areas in the European North and the Urals*. Syktyvkar, p. 167–170 (in Russian)]

Финогенова Н. П. (1962) К изучению малощетинковых червей бассейна р. Усы. *Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы*. Москва, Ленинград, с. 219–224 [Finogenova N. P. (1962) On the study of Oligochaeta of the Usa River basin. *Fishes of the Usa River basin and their food resources*. Moscow, Leningrad, p. 219–224 (in Russian)]

Финогенова Н. П. (1966) Малошетинковые черви Вашуткиных озер. *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР*. Москва, Наука, с. 63–70 [Finogenova N. P. (1966) Oligochaete worms of the Vashutkin Lakes. *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 63–70 (in Russian)]

Штегман Б. К. (1938) *Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. Том I, Вып. 2*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 164 с. [Schtegman B. K. (1938) *The basics of ornithogeographical division of Palearctic. Fauna USSR. Birds. Volume 1. Issue 2*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 164 p. (in Russian)]

Шубин Ю. П., Сидоров Г. П. (1996) Рыбохозяйственная характеристика некоторых озер северной части Большеземельской тундры. *Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 147*. Сыктывкар, с. 152–160 [Shubin Yu. P., Sidorov G. P. (1996) Fishery characteristics of some lakes in the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra. *Some approaches to organizing environmental monitoring in the North. Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 147*. Syktyvkar, p. 152–160 (in Russian)]

Шубина В. Н. (2006) *Бентос лососевых рек Урала и Тимана*. СПб., Наука, 410 с. [Shubina V. N. (2006) *Benthos of salmon rivers of the Urals and Timan*. St. Petersburg, Nauka, 410 p. (in Russian)]

Яковлев В. А. (1982) Антропогенное воздействие на зообентос олиготрофного водоема (на примере оз. Имандра). *Состояние природной Среды Кольского Севера и прогноз ее изме-*

нения. Апатиты, с. 36–47 [Yakovlev V.A. (1982) Anthropogenic impact on the zoobenthos of an oligotrophic reservoir (using Lake Imandra as an example). *The state of the natural environment of the Kola North and the forecast of its changes*. Apatity, p. 36–47 (in Russian)]

Andersson G. (2006) Habitat preferences and seasonal distribution of developmental stadia in *Lamycetes emarginatus* (Newport, 1844) (*L. fulvicornis* Meinert, 1868) and comparisons with some *Lithobius* species (Chilopoda, Lithobiomorpha). *Norwegian Journal of Entomology*, 53(2): 311–320

Baturina M.A., Kaygorodova I.A., Loskutova O.A. (2020) New data on species diversity of Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) in the Kharbey lakes system, Bolshezemelskaya tundra (Russia). *ZooKeys*, 910: 43–78

Bernard R., Daraz B. (2010) Relict occurrence of East Palaearctic dragonflies in northern European Russia, with first records of *Coenagrion glaciale* in Europe (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology*, 13(1): 39–62

Bolotov I.N., Kondakov A.V., Eliseeva T.A., Aksenova O.V., Babushkin E.S., Bespalaya Yu. V., Chertoprud E.S., Dvoryankin G.A., Gofarov M. Yu., Klass A.L., Konopleva E.S., Kropotin A.V., Lyubas A.A., Makhrov A.A., Palatov D.M., Shevchenko A.R., Sokolova S.E., Spitsyn V.M., Tomilova A.A., Vikhrev I.V., Zubrii N.A., Vinarski M.V. (2022) Cryptic taxonomic diversity and high-latitude melanism in the glossiphoniid leech assemblage from the Eurasian Arctic. *Scientific Reports*, 12: 20630

Brockhaus T. (2013) Odonata records from the Polar Ural and the Petchoro-Ilycheski zapovednik, Komi Republic, Russian Federation. *Notulae Odonatologicae*, 8(2): 17–36

de Goede R.G. M., Bongers T. (1998) *Nematode communities of northern temperate grassland ecosystems*. Focus Verlag, Giessen, 338 p.

Fefilova E., Dubovskaya O., Frolova L., Abramova E., Kononova O., Nigamatzyanova G., Zuev I., Kochanova E. (2022) Biogeographic patterns of planktonic and meiobenthic fauna diversity in inland waters of the Russian Arctic. *Freshwater Biology*, 67(1): 78–94

Fefilova E., Dubovskaya O., Kononova O., Khokhlova L. (2013) A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic: European and Siberian. *Journal of Natural History*, 47(5–12): 805–819

Fefilova E.B., Loskutova O.A., Pestov S.V. (2008) Micro-benthic crustacean communities in tundra lakes of North-East European Russia. *Aquatic Ecology*, 42(3): 449–461

Fefilova E.B., Novikov A.A., Chertoprud E.S. (2024) A new species of the genus *Moraria* T. Scott et A. Scott, 1893 (Copepoda: Harpacticoida) from Russian Arctic. *Arthropoda Selecta*, 33(1): 53–64

Holovachov O. (2014) Nematodes from terrestrial and freshwater habitats in the Arctic. *Biodiversity Data Journal*, 2: e1165

Kaygorodova I., Matveenko E. (2023) Diversity of the *Piscicola* species (Hirudinea, Piscicolidae) in the Eastern Palaearctic with a description of three new species and notes on their biogeography. *Diversity*, 15(1): 98

Kolesnikova A.A., Baturina M.A., Shadrin D.M., Konakova T.N., Taskaeva A.A. (2019) New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra. *ZooKeys*, 885: 15–25

Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A.A. (2020) Soil invertebrates occurrences in European North-East of Russia. *Biodiversity Data Journal*, 8: e58836

- Kudrin A. A., Tsurikov S. M., Tiunov A. V. (2015) Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 86: 193–200
- Kuzmin L. L. (1976) Free-living nematodes in the tundra of western Taimyr. *Oikos*, 27(3): 501–505
- Lehikoinen E., Sparks T. H. (2010) Changes in migration. *Effects of climate change on birds. Vol. 1*. Møller A. P., Fiedler W., Berthold P. (Eds.) Oxford University Press, p. 89–112
- Melekhina E. N. (2020) Analysis of oribatid fauna of the East European tundra with first reported data of Subpolar Urals. *Diversity*, 12(6): 235
- Novichkova A. A., Azovsky A. I. (2017) Factors affecting regional diversity and distribution of freshwater microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) at high latitudes. *Polar Biology*, 40(1): 185–198
- Pearson H. J. (1898) Notes on the Birds observed on Waigats, Novaya Zemlya, and Dolgoi Island, in 1897. *Ibis*, 40(2): 185–208
- Ruess L., Schmidt I. K., Michelsen A., Jonasson S. (2001) Manipulations of a microbial based soil food web at two arctic sites – evidence of species redundancy among the nematode fauna? *Applied Soil Ecology*, 17(1): 19–30
- Schartau A. K., Mariash H. L., Christoffersen K. S., Bogan D., Dubovskaya O. P., Fefilova E. B., Hayden B., Ingvason H. R., Ivanova E. A., Kononova O. N., Kravchuk E. S., Lento J., Majaneva M., Novichkova A. A., Rautio M., Ruhland K. M., Shaftel R., Smol J. P., Vrede T., Kahilainen K. K. (2022) First circumpolar assessment of Arctic freshwater phytoplankton and zooplankton diversity: spatial patterns and environmental factors. *Freshwater Biology*, 67(1): 141–158
- Seebohm H., Harvie Brown J. A. (1876) Notes on the birds of the Lower Pechora. *Ibis* (separate): 1–90
- Subías L. S. (2004) Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo. *Graellsia*, 60 (número extraordinario): 3–305
- Vekhoff N. V. (1993) The fauna and zoogeography of fairy and tadpole shrimps of Russia and adjacent lands (Crustacea Anostraca, Notostraca). *Arthropoda Selecta*, 2(3): 11–42
- Vekhoff N. V. (1992) Rare and little known species of fairy shrimps (Crustacea Anostraca) in Russian and Kazakhstani faunas (addenda to the descriptions). *Arthropoda Selecta*, 1(1): 75–85 (in Russian, with extended English summary)
- Walseng B., Halvorsen G., Huru H., Nøst T., Schartau A. K. L. (1996) *Acanthodiaptomus tibetanus* Daday, 1908 (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae): new records of a very rare species. *Crustaceana*, 69(7): 868–877

EDN: YADYEB

УДК 595.789(470.1/.2)

The Structure and Spatial Distribution of the Butterfly Fauna (Lepidoptera, Papilionidaea) in the Eastern European Hypoarctic Zone

Andrey G. Tatarinov* and Oksana I. Kulakova

*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 26.08.2026, accepted 09.09.2026

Abstract. The butterfly fauna of the Eastern European Hypoarctic zone includes 84 species of 6 families and 37 genera. The present article analyzes in detail 14 local faunas, whose composition and the habitat status of the species have been most fully identified. The study shows that the local faunas of the Polar and Prepolar Urals are superior to the lowland faunas in terms of species richness due to the presence of specific montane species, which may constitute up to 25 % of the total fauna. However, a comparison of local faunas, taking into account the habitat status of the species, did not show any pronounced lowland–mountain specificity: both lowland and mountain faunas mainly consist of common indigenous species, and the determining factor in their grouping is the level of species richness. The richest faunas are formed near large rivers, in regions with a developed transport network and considerable areas of anthropogenic natural communities. As climate is warming, these factors of geo-diversity contribute to the rapid penetration of temperate species into the Hypoarctic zone and their quick naturalization in local conditions. Thus, the composition and the landscape–zonal structure of the Hypoarctic faunas are gradually transformed, acquiring a boreal appearance. A biogeographic feature of the butterfly fauna of the Eastern European Hypoarctic zone is the presence of “Siberian” species: the Ural Mountains constrain the westward dispersal of 10 species and 2 subspecies, and the geographic range of 8 more species extends to the western boundaries of the Bolshezemelskaya Tundra.

Keywords: Butterflies, Eastern European Hypoarctic zone, local fauna.

Acknowledgements. This work was carried out at the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, within the framework of the state assignment titled “Patterns

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tatarinov.a@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-9990-395X (Tatarinov A.); 0000-0002-9926-1141 (Kulakova O.)

of formation, spatial-structural organization, and dynamics of the fauna and animal populations of the European Northeast of Russia and adjacent Arctic and boreal territories under changing environmental conditions” (State Registration No. 125013101229–9).

Citation: Tatarinov A. G., Kulakova O. I. The structure and spatial distribution of the butterfly fauna (Lepidoptera, Papilionidaea) in the Eastern European Hypoarctic zone J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 430–450. EDN: YADYEB



Структура и пространственная дифференциация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionidaea) восточноевропейской Гипоарктики

А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова

*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. Фауна булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики включает 84 вида из шести семейств и 37 родов. В статье подробно анализируются 14 локальных фаун, для которых наиболее полно выявлен состав и определен статус обитания видов. Установлено, что локальные фауны Полярного и Приполярного Урала по уровню видового богатства превосходят равнинные фауны за счет специфичных монтанных видов, удельный вес которых в их составе может достигать 25 %. Однако сравнение локальных фаун с учетом статуса обитания видов не показало выраженной равнинно-горной специфики: как равнинные, так и горные фауны в основном складываются из общих коренных видов, и определяющим фактором их группировки является уровень видового богатства. Наиболее богатые фауны формируются вблизи крупных речных артерий, на территориях с развитой транспортной сетью и значительными площадями антропогенных природных сообществ. На фоне потепления климата названные факторы георазнообразия способствуют интенсивному проникновению в Заполярье температурных видов, быстрой их натурализации в местных условиях. В результате состав и ландшафтно-зональная структура гипоарктических фаун постепенно трансформируются, приобретая бореальный облик. Биogeографической особенностью фауны булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики является наличие в ее составе сибирских видов: 10 видов и 2 подвида ограничены в своем распространении на запад Уральским хребтом, еще у 8 видов ареал простирается до западных окраин Большеземельской тундры.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, восточноевропейская Гипоарктика, локальная фауна.

Благодарности. Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Закономерности формирования, пространственно-структурной

организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды», гос. рег. № 125013101229–9.

Цитирование: Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Структура и пространственная дифференциация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionidaea) восточноевропейской Гипоарктики // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 430–450. EDN: YADYEB

Введение

Одним из признанных и перспективных модельных объектов хронологических исследований являются булавоусые, или дневные чешуекрылые. Это относительно многочисленная и широко распространенная группа насекомых, рассматриваемая в настоящее время в ранге надсемейства Papilionoidea (Regier et al., 2009; Mutanen et al., 2010). Мировая фауна насчитывает около 18 000 видов булавоусых чешуекрылых, объединяемых в 7–10 семейств (Van Nieukerken et al., 2011). В разной степени они представлены практически во всех климатических зонах, высотных поясах и природных сообществах.

Булавоусых чешуекрылых отличает выраженная ландшафтная и биотопическая приуроченность видов, разнообразие экологических и фауногенетических связей. Высокий миграционный потенциал нивелирует жесткую зависимость современного распространения представителей надсемейства от исторических факторов, а быстрая реакция на изменение условий окружающей среды колебанием границ ареалов и численности видовых популяций обуславливает высокие биоиндикационные свойства. Для хронологического анализа очень важны хорошая таксономическая изученность булавоусых чешуекрылых, наличие богатых коллекционных материалов из различных регионов, легкость визуальной фиксации и определения видов.

Большой интерес представляет изучение территориального распределения булавоусых

чешуекрылых в условиях зональных и горных тундровых и лесотундровых ландшафтов. Современное видовое богатство фауны булавоусых чешуекрылых Арктики (в широком смысле) превышает 100 постоянно обитающих здесь (коренных) видов, что свидетельствует о весьма высоких приспособительных возможностях дневных бабочек в условиях высоких широт. В этом отношении они одного уровня с перепончатокрылыми, заметно уступая лишь двукрылым (Чернов, 1978; Чернов, Татаринов, 2006).

Изучение структуры и пространственной дифференциации фауны булавоусых чешуекрылых в восточноевропейском секторе Гипоарктики остается одним из актуальных и перспективных направлений региональной биогеографии, несмотря на сравнительно длительную историю исследований. Вероятно, одними из первых коллекторов чешуекрылых здесь были Э.К. Гофман и Ф. Брант во время знаменитой Северо-Уральской экспедиции Русского географического общества 1847–1850 гг. на Северный, Приполярный, Полярный Урал и Пай-Хой. Более конкретные сведения о булавоусых чешуекрылых из гипоарктической зоны Восточной Европы стали поступать в первом десятилетии XX в. Летом 1903 г. на северном побережье п-ова Канин проводил сборы Б.Р. Поппиус (Porpius, 1906). Из-за неблагоприятных погодных условий ему удалось обнаружить здесь лишь четыре вида: чернушек *Erebia euryale*, *E. pandrose*, репейницу *Vanessa cardui* и какую-то не опре-

деленную перламутровку. Годом раньше, в 1902 г. в южной части п-ова Б.М. Житков (1904) собрал небольшую энтомологическую коллекцию, в которой были три вида булавоусых чешуекрылых, позже определенные С.С. Четвериковым как (в современной интерпретации) перламутровка *Boloria aquilonaris*, голубянки *Plebeius idas* и *Aricia artaxerxes*.

В 1904–1909 гг. известным исследователем Печорского края А.В. Журавским во время комплексных географических экспедиций в Большеземельскую тундру, на Приполярный, Полярный Урал и в Приуралье проводились сборы и наблюдения булавоусых чешуекрылых. Однако в авторских работах (Журавский, 1909) они упоминаются в основном на уровне родов. Так, во время путешествия по р. Колве в Большеземельской тундре в 1907–1908 гг. исследователь пишет о массовом скоплении у воды каких-то белянок (вероятно, *Pieris napi* или мигрирующих *Aporia crataegi*), большом количестве в луговых местообитаниях двух видов р. *Erebia*, какой-то желтушки, перламутровок, голубянок, но конкретно называет лишь нимфалид *Vanessa cardui*, *Nymphalis antiopa*. Небольшие лепидоптерологические материалы в Большеземельской тундре и на Югорском п-ове были собраны ветеринарным врачом С.В. Карцелли в 1908–1909 гг. Из статьи Н.Я. Кузнецова (1925) следует, что именно в это время сделаны здесь первые интересные находки таких видов, как перламутровки *Clossiana angarensis*, *Issoria eugenia*, чернушки *Erebia discoidalis*, *E. edda*. Нахождение здесь перламутровки *I. eugenia* упоминается в специальной работе о распространении данного вида (Кириченко, 1908).

В 1909 г. в бассейне р. Кары на Полярном Урале работала экспедиция, организованная предпринимателями братьями Кузнецовыми, в состав которой входил известный колеоптеролог Ф.А. Зайцев. Благодаря его попутным

сборам булавоусых чешуекрылых в регионе впервые были обнаружены белянка *Pontia callidice*, перламутровки *Clossiana polaris*, *C. chariclea*, *C. improba*, сатириды *Erebia rossii*, *E. fasciata*, *Oeneis melissa* (Кузнецов, 1925). А.Н. Толмачев в своем отчете об экспедиции 1925 г. на севере о. Колгуев привел сведения о встречах здесь одной «Argynnis», двух «Satyriden» и одной «Colias sp.», отметив попутно, что бабочки были немногочисленны (Болотов, 2011). Н.Я. Кузнецов (1925) упомянул о находке на о. Колгуев одного экземпляра чернушки *Erebia rossii*.

В советский период до 1960-х гг. опубликованных данных о сборах булавоусых чешуекрылых в гипоарктической зоне Восточной Европы нами не обнаружено. В 1960–1980-х гг. попутные сборы на территории Большеземельской тундры, северо-востоке Малоземельской тундры, на Югорском п-ове и Пай-Хое делали сотрудники Института биологии Коми – филиала АН СССР. Эти материалы сейчас хранятся в научной зоологической коллекции института.

С середины XX в. лепидоптерофауну Полярного Урала изучал К.Ф. Седых, который дневным бабочкам всегда уделял особое внимание. Результаты своих исследований он опубликовал в ряде научных статей (Седых, 1968, 1970, 1977) и монографии «Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные» (1974). В этот ряд надо поставить и работы В.Н. Олышванга, П.Ю. Горбунова (Горбунов, Олышванг, 1991, 1993).

Целенаправленное и углубленное изучение фауны восточноевропейской Гипоарктики началось во второй половине 1990-х гг. В этот период сотрудниками отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Сыктывкарского государственного университета проводились лепидоптерологические исследования в бассейне Нижней Печоры, на оз. Голодная губа и Ненецкой гряде,

в окрестностях г. Нарьян-Мара, в разных географических точках Большеземельской тундры, на п-ове Канин, о. Колгуев, Приполярном и Полярном Урале, Пай-Хое в районе хребта Малая Падая. На п-ове Канин и о. Колгуев булавоусых чешуекрылых также изучал И. Н. Болотов (г. Архангельск). На о. Вайгач попутные сборы чешуекрылых сделаны А. А. Колесниковой (г. Сыктывкар) и сотрудниками Института проблем экологии Севера (г. Архангельск), на о. Долгий – О. Л. Макаровой (г. Москва).

В настоящее время практически неизученными в лепидоптерологическом отношении остаются территории Малоземельской и Тиманской тундр. Требуется дополнительные исследования на Югорском п-ове, Пай-Хое, севере п-ова Канин (Канинский Камень), о. Колгуев, о. Вайгач.

Цель данной работы – на основе накопленных материалов описать структуру фауны булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики и проанализировать ее ландшафтно-зональную дифференциацию на данной территории.

Материалы и методы

Статья основана на фаунистических материалах, собранных авторами с 1993 по 2025 г. в гипоарктической зоне европейской части России от п-ова Канин до Полярного и Приполярного Урала (рис. 1). Было обследовано порядка 30 географических пунктов, подробно рассматриваются 14 локальных фаун булавоусых чешуекрылых, наиболее полно выявленных и рассредоточенных по всему региону (табл. 1). Видовой состав

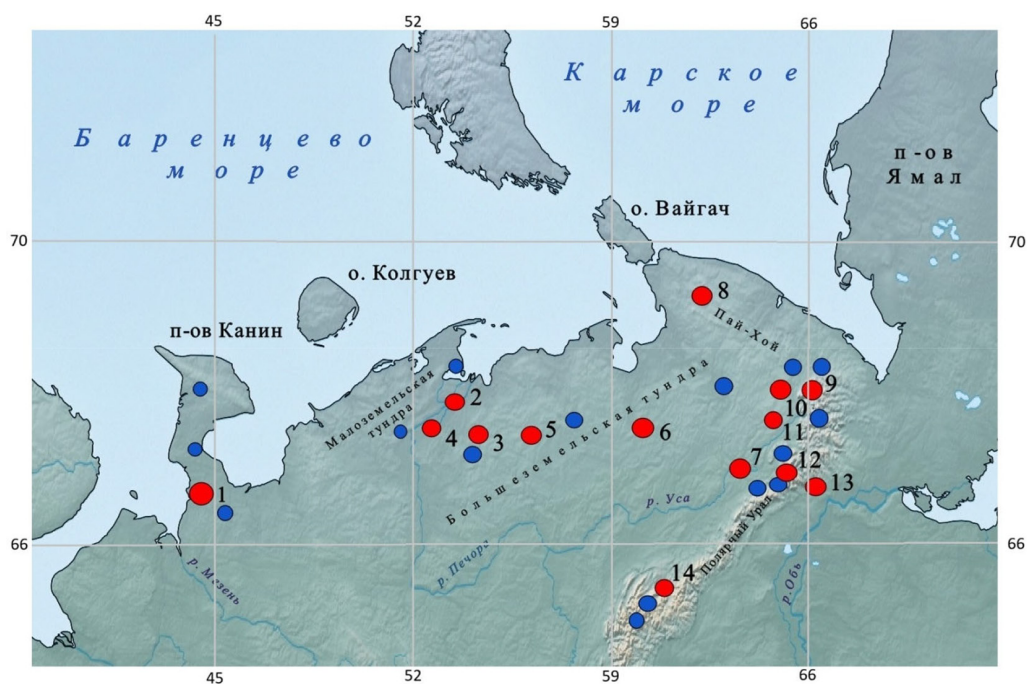


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Красными кружками обозначены анализируемые локальные фауны (1–14), синими кружками – локалитеты, в которых также проводились сборы материала по булавоусым чешуекрылым

Fig. 1. A diagrammatic map of the study area. The red circles indicate the analyzed local faunas (1–14), the blue circles indicate localities in which samples of butterflies were also collected

Таблица 1. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики

Table 1. Local faunas of the butterflies of the Eastern European Hypoarctic zone

№ п/п	Условное обозначение локальной фауны	Координаты*	Географическое положение	Источник информации	Число видов
1	Несь	66.600 N, 44.628 E	п-ов Канин, полоса лесотундры, Ненецкий АО	Болотов, 2011; Татаринов, 2016	33
2	Голодная Губа	67.936 N, 52.742 E	Малоземельская тундра, подзона южной тундры, Ненецкий АО	Татаринов, 2016	34
3	Нарьян-Мар	67.643 N, 53.043 E	Большеземельская тундра, подзона южной тундры, Ненецкий АО	Татаринов, Кулакова, 2005, 2024; Татаринов, 2016	49
4	Шапкина	67.539 N, 55.021 E	Большеземельская тундра, подзона южной тундры, Ненецкий АО	сборы авторов в 2003 г.	35
5	Янгеч-Мыльк	67.436 N, 55.390 E	Большеземельская тундра, подзона южной тундры, Ненецкий АО	сборы А. Г. Татаринова в 1997 г.	28
6	Падимейты	67.582 N, 62.099 E	Большеземельская тундра, подзона южной тундры, Ненецкий АО	сборы авторов в 2009 г.	28
7	Сейда	67.052 N, 63.051 E	Полярное Приуралье, полоса лесотундры, Республика Коми	сборы авторов в 1993, 1994, 1997, 2008, 2018, 2019, 2023, 2024 гг.	59
8	Малая Падся	69.067 N, 62.145 E	Пай-Хой, подзона типичной тундры, Ненецкий АО	Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, 2016	16
9	Кара	67.937 N, 65.595 E	Заполярный Урал, подзона южной тундры, Республика Коми, Ямало-Ненецкий АО	Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, 2016; Татаринов, Кулакова, 2017	51
10	Хальмер-Ю	68.133 N, 64.699 E	Заполярное Предуралье, подзона южной тундры, Республика Коми	Татаринов, Кулакова, 2010; Татаринов, 2016	45
11	Воркута	67.523 N, 64.037 E	Полярное Предуралье, подзона южной тундры, Республика Коми	Седых, 1974; Татаринов, Кулакова, 2005, 2019; Татаринов, 2016	61
12	Полярный Урал	67.015 N, 65.089 E	Полярный Урал, подзона южной тундры, Республика Коми	Седых, 1974, 1977; Горбунов, Олышванг, 1993; Татаринов, Горбунов, 2014	65
13	Красный Камень	66.916 N, 65.768 E	Полярный Урал, полоса лесотундры, Ямало-Ненецкий АО	Седых, 1974, 1977; Горбунов, Олышванг, 1993; Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, 2016; Татаринов, Кулакова, 2024	76
14	Малдынырд	65.367 N, 60.641 E	Приполярный Урал, подзона крайнесеверной тайги, Республика Коми	Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, Кулакова, 2018	68

* – ориентировочные географические координаты местоположения локальной фауны, десятичный формат, N – с.ш., E – в.д.

и структура большинства из них были представлены и обсуждались в наших публикациях ранее (Татаринов, Долгин, 1999, 2001; Татаринов, Кулакова, 2005, 2007а, б, 2010, 2017, 2018, 2024; Татаринов, Горбунов, 2014; Татаринов, 2016).

Сходство локальных фаун определялось с помощью процедуры кластерного анализа. В качестве показателя соответствия использовался индекс Жаккара. Графически иерархическая классификация отображалась в виде дендрограммы, построенной методом присоединения по средней арифметической (невзвешенной) оценке сходства. Расчеты и построение дендрограммы выполнено с помощью компьютерной программы Past v.4.0.

В качестве показателей, характеризующих таксономическое разнообразие, взяты «пропорции фауны»: среднее число видов в семействе (в/с), видов в роде (в/р) и родов в семействе (р/с) и представленность таксона на изучаемой территории.

Научная номенклатура булавоусых чешуекрылых представлена по «Каталогу чешуекрылых России» (2019).

Результаты и обсуждение

По состоянию на 2025 г. выявленная фауна булавоусых чешуекрылых восточно-европейской Гипоарктики включает 84 вида из шести семейств и 37 родов (табл. 2). В 14 избранных локальных фаунах обнаружен 81 представитель надсемейства (табл. 3). Таким образом, представленность видового состава в локальных фаунах и географическое расположение последних вполне удовлетворяют требованиям хорологического анализа.

Пропорции региональной фауны булавоусых чешуекрылых: в/с – 13,8, в/р – 2,2, р/с – 6,2. К трем ведущим родам принадлежит 28 видов: *Clossiana* (11 видов, 13,2 % состава), *Erebia* (9, 10,8 %), *Oeneis* (8, 9,6 %). Остальные представлены 1–4 видами и объединяют около 66 % родового спектра. Как известно, соотношение числа видов и родов отражает основные фауногенетические тенденции (Чернов, 2002). Низкая видовая насыщенность родов может свидетельствовать о преобладании аллохтонных процессов в становлении фауны на фоне сложных изменений природной обстановки на крайнем северо-востоке Европы в позднеледниковье и голоцене.

Таблица 2. Таксономическая структура фауны булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики

Table 2. Taxonomic structure of the butterfly fauna of the Eastern European Hypoarctic zone

Семейство	Число		Представленность (% от объема таксона в мировой фауне)*
	родов	видов	
Hesperiidae	3	5	0,12
Papilionidae	2	2	0,36
Pieridae	7	13	1,11
Lycaenidae	10	15	0,29
Nymphalidae	11	27	0,71
Satyridae	4	22	0,92
ИТОГО	37	84	0,47

* – % от мирового объема всех семейств булавоусых чешуекрылых.

Таблица 3. Состав и статус обитания видов булавоулых чешуекрылых в локальных фаунах восточноевропейской Гипоарктики

Table 3. The composition and habitat status of butterfly species in the local faunas of the Eastern European Huroarctic zone

Название вида	Русская равнина										Урал			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Pyrus centaureae</i> (Ramb.)	●	—	●	●	—	●	●	—	●	●	●	●	●	●
<i>P. andromedae</i> (Wall.)	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	—	—	▲	▲	▲
<i>Cartrocephalus palaemon</i> (Pall.)	○	○	○	○	○	○	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>C. silvicolus</i> (Meig.)	—	○	○	—	—	○	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Hesperia comma</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Papilio machaon</i> L.	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	■	■	■	●
<i>Parnassius phoebus</i> (F.)	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	Δ	—	▲	▲	▲
<i>Leptidea sinapis</i> (L.)	○	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	○
<i>L. morsei</i> (Fent.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	○	○
<i>Aporia crataegi</i> (L.)	□	□	□	□	—	—	□	—	□	□	□	□	□	□
<i>Pieris napi</i> (L.)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	●
<i>P. rapae</i> (L.)	○	□	□	□	—	—	□	—	□	—	□	□	□	□
<i>Pontia callidice</i> (Hbn.)	—	—	—	—	—	—	□	—	▲	Δ	□	▲	▲	▲
<i>Euchloe creusa</i> (Dbl.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Anthocharis cardamines</i> (L.)	○	○	○	○	○	○	○	—	○	○	○	○	○	●
<i>Colias hyale</i> (L.)	—	—	—	□	—	—	□	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. hecla</i> Lfbv.	—	—	—	—	Δ	Δ	●	●	●	●	●	●	●	▲
<i>C. palaeno</i> (L.)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Gonepteryx rhamni</i> (L.)	□	—	□	□	—	—	□	—	—	—	□	□	□	□
<i>Callophrys rubi</i> (L.)	○	○	○	○	—	○	○	—	—	—	○	○	○	●
<i>Lysaena helle</i> ([Den. et Schiff.])	○	○	○	○	—	○	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>L. phlaeas</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	○	—	○	○	○	○	○	—
<i>L. hippothoe</i> (L.)	—	○	○	○	—	○	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>L. dispar</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	□	—	□	—

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Название вида	Русская равнина										Урал			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Cupido minimus</i> (Fuss.)	—	—	○	—	—	—	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Celastrina argiolus</i> (L.)	—	—	○	○	—	—	○	—	—	—	○	—	○	○
<i>Plebeius idas</i> (L.)	○	○	○	○	—	—	○	—	—	—	○	○	○	○
<i>Agriades glandon</i> (Prun.)	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	△	—	▲	▲	▲
<i>A. opilete</i> (Knoch)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Aricia artaxerxes</i> (F.)	○	○	○	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	○
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esp.)	—	○	○	—	—	—	○	—	—	—	—	—	—	○
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rott.)	○	○	○	—	—	—	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Polyommatus icarus</i> (Rott.)	○	—	○	—	—	—	+	—	○	—	○	+	+	○
<i>P. eros</i> (Oesh.)	—	—	—	—	—	—	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Neptis rivularis</i> (Scop.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Nymphalis antiopa</i> (L.)	+	—	□	□	—	—	●	—	+	□	□	□	○	○
<i>N. xanthomelas</i> (Esp.)	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□
<i>N. utricae</i> (L.)	○	—	■	—	—	—	○	—	—	—	○	+	■	○
<i>Polygonia c-album</i> (L.)	—	—	+	—	—	—	○	—	—	—	+	+	■	○
<i>Vanessa atalanta</i> (L.)	—	—	□	—	—	—	□	—	—	□	□	□	□	□
<i>V. cardui</i> (L.)	□	□	□	□	—	□	□	□	□	□	□	□	□	□
<i>Araschnia levana</i> (L.)	○	—	+	—	—	—	■	—	—	—	■	+	■	○
<i>Argynnis paphia</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	□	□
<i>A. aglaja</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	□	□
<i>Issoria eugenia</i> (Ev.)	—	—	○	○	○	○	○	—	○	○	○	○	○	○
<i>Brenthis ino</i> (Rott.)	—	—	■	—	—	—	■	—	■	■	■	■	■	○
<i>Boloria alaskensis</i> (Holl.)	—	●	—	—	△	—	—	●	▲	△	△	▲	▲	▲
<i>B. aquilonaris</i> (Stich.)	●	●	●	●	●	—	●	—	●	●	●	●	●	●

Table 3. Continued

[illegible]

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Название вида	Русская равнина										Урал			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>E. dabanensis</i> Ersh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	▲	—
<i>Oeneis ammon</i> Elw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	▲	—
<i>Oe. bore</i> (Schn.)	—	●	●	●	●	●	●	—	●	●	●	●	●	●
<i>Oe. jutta</i> (Hbn.)	●	—	—	—	—	—	●	—	—	—	●	○	●	●
<i>Oe. magna</i> Gr.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	●	+	●	●
<i>Oe. melissa</i> (F.)	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	—	—	▲	▲	▲
<i>Oe. norna</i> (Thnb.)	●	●	●	●	●	●	●	—	●	●	●	●	●	●
<i>Oe. patrushevae</i> Korsh.	—	—	—	—	—	—	●	—	●	●	●	●	●	●
<i>Oe. polixenes</i> (F.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	▲	+	—

Локальные фауны 1–14 см. табл. 1. ● – коренной вид, заселяющий зональные типы местообитаний; ○ – обитатель интразональных и антропогенных местообитаний; ▲ – вид с выраженной приуроченностью к горным местообитаниям и ландшафтам; Δ – вид с выраженной приуроченностью к различного рода возвышенностям (моренным грядам, холмам-мусорам, речным каньонам) на равнинных и предгорных территориях; ■ – адвентивный или натурализовавшийся в последние два десятилетия вид; □ – регулярный или спорадический сезонный мигрант; + единичные находки вида с неясным статусом обитания, неподтверждённая информация из литературных источников и устных сообщений других исследователей.

Для многих таксономических групп растений и животных характерно увеличение видового богатства в горных районах по сравнению с прилегающими равнинами (Малышев, 1969; Cook, 1969; Currie, Paquin, 1987; Морозова, 2008). Не являются исключением в этом отношении и булавоусые чешуекрылые восточноевропейского сектора Гипоарктики (рис. 2). Более того, равнинные фауны практически полностью включаются в уральские, в горной стране не обнаружена только чернушка *E. pandrose*, распространенная на п-ове Канин и о. Колгуев. На Урале обитают криоксерофильные и петрофильные виды, отсутствующие в тундрах Русской равнины или приуроченные к различным возвышенным элементам рельефа в Приуралье. Удельный вес таких дифференцирующих монтанных (гольцовых и гольцово-альпийских) видов в локальных фаунах Полярного Урала и крайнесеверотаежной провинции Приполярного Урала может достигать 25 %. Речь идет о толстоголовке *P. andromedae*, парусни-

ке *P. phoebus*, белянке *P. callidice*, северных подвидах голубянок *A. glandon aquilo*, *P. eros extremiorientalis*, перламутровке *C. tritonia*, сатиридах *E. dabanensis*, *Oe. ammon*, *Oe. melissa*. На восточном макросклоне Полярного Урала однажды была зафиксирована белянка *E. creusa* (Morgun, 2017), западная граница распространения которой проходит по р. Енисею, а Западно-Сибирскую равнину периодически пересекают, вероятно, лишь единичные бабочки-мигранты. По факту монтанными видами в региональной фауне являются желтушка *Colias tyche* (Böb.), сатириды *Oe. polixenes*, *Oe. magna*. Они встречаются только на Урале, хотя в азиатских и североамериканских секторах два первых вида заселяют не только горные, но и зональные тундры, а два последних – лесотундровые редколесья, лиственничные леса и мари Сибири и Дальнего Востока. Желтушка *C. tyche* также обитает в горах Скандинавии, на северо-востоке Европы она очень редка, поэтому в анализируемые списки локальных фаун не попала. К ним

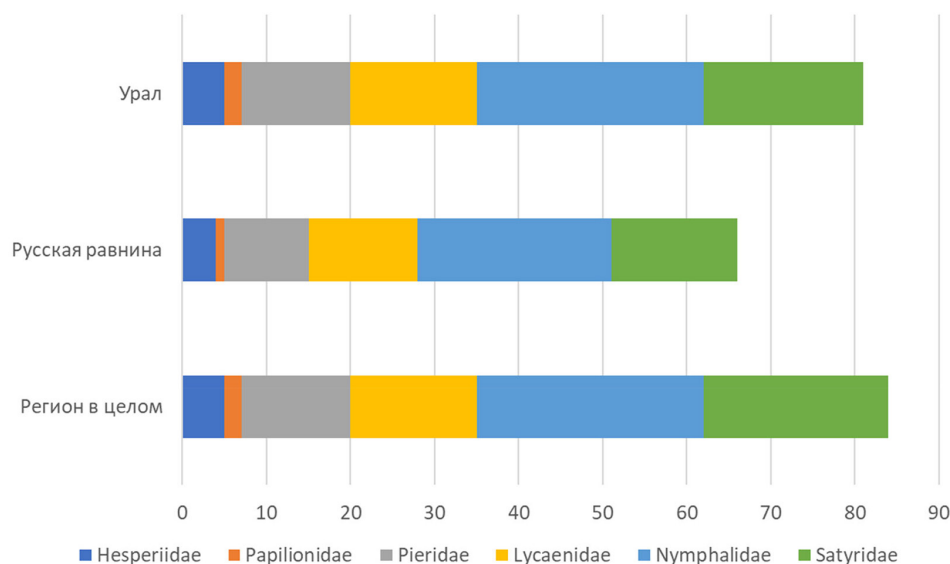


Рис. 2. Видовая насыщенность семейств булавоусых чешуекрылых в фауне восточноевропейской Гипоарктики

Fig. 2. Species density of the butterfly families in the fauna of the Eastern European Hypoarctic zone

с некоторой долей условности можно отнести еще чернушку *E. edda*, которая также отсутствует в составе избранных локальных фаун, но встречается в Приполярном Приуралье (гряда Чернышева) и на восточных склонах Приполярного и Северного Урала.

Тем не менее объяснять более высокий уровень таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых в гипоарктической зоне Урала, чем на Русской равнине, только наличием монтанных видов нельзя. Относительно небольшая высота Урала (менее 2000 м над ур.м.) нивелирует отличия в видовом составе и богатстве горных и равнинных фаун. Специфичные субальпийские и альпийские фауны, так же как флоры и ландшафты, в этой горной стране не формируются. Локальные фауны булавоусых чешуекрылых слагаются в основном за счет общих с равниной видов в зависимости от зонального местоположения. Мозаичность местообитаний и вертикальная поясность растительности в горах обуславливают интерградацию в одних локалитетах монтанных видов и видов с широкой гипсометрической амплитудой обитания и, как следствие, приводят к увеличению видовой плотности (числа видов на единицу площади). На локальном уровне прослеживается тенденция к снижению числа видов булавоусых чешуекрылых с увеличением высоты местности, однако варьирование видового богатства на гипсометрическом профиле также определяется действием местных ландшафтно-топологических факторов: крутизной, экспозицией, расчлененностью склонов, характером фитопооясного континуума и т.п. Обсуждение данного вопроса выходит за тематические рамки данной статьи.

Важную роль в пространственной дифференциации флор и фаун играют ландшафтно-топологические факторы, которые в настоящее время ассоциируются с по-

нятием «георазнообразия» (Морозова, 2008). В качестве ведущего фактора георазнообразия часто выступает совокупность рек и других постоянно и временно действующих водотоков, а также озер, болот и водохранилищ. В полосе лесотундры и южной тундре местообитания в долинах рек и ручьев, вокруг озер, в ложбинах стока, с отличным от плакорных сообществ составом растительности и более мягкими мезоклиматическими условиями, обеспечивают высокую представленность (более 50 %) в локальных фаунах температурных видов булавоусых чешуекрылых (рис. 3). Многие из них благодаря развитым интразональным местообитаниям в долинах крупных рек выходят далеко за пределы своей зоны экологического оптимума. Например, достаточно многочисленные локальные популяции температурных интратеннозональных голубянок *Aricia artaxerxes*, *E. eumedon* обнаружены нами у оз. Голодная Губа, входящего в систему Нижней Печоры (~ 68° с.ш.). В других провинциях северо-востока Русской равнины и Урала они не встречаются севернее 65 параллели.

На видовое богатство и структуру локальных фаун булавоусых чешуекрылых косвенное, но весьма значительное воздействие оказывает и направленность водотоков (распределение по бассейнам). А.П. Шенников (1935, 1940) обращал внимание на важную «коридорную» роль речных долин в расселении растений. В полной мере это относится и к булавоусым чешуекрылым. Река Печора и ее крупнейший приток Уса, очерчивающие материковые рубежи Большеземельской тундры, имеют развитую сеть северных притоков, которые берут свое начало в подзоне южной тундры (реки Шапкина, Лая, Колва, Б. Роговая, Адзъва, Сейда). С юга впадают реки Цильма, Пижма, Ижма, Лыжа, Б. Сыня, Косью, Лемва со своими притоками. Долины

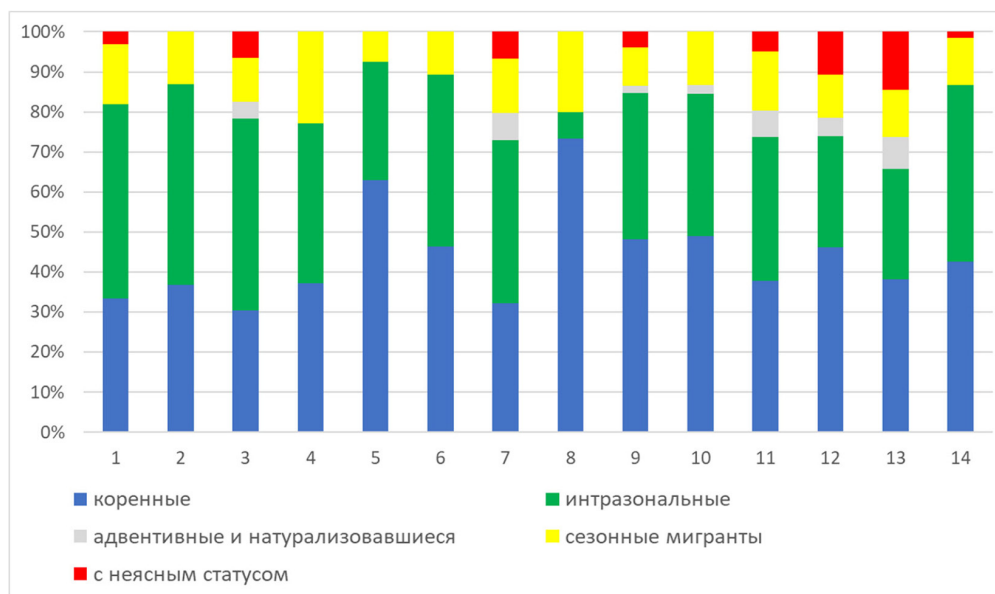


Рис. 3. Соотношение видов булавоусых чешуекрылых с разным статусом обитания в локальных фаунах восточноевропейской Гипоарктики. Локальные фауны 1–14 см. табл. 1

Fig. 3. Percentages of butterfly species with different habitat statuses in the local faunas of the Eastern European Hypoarctic zone. Local faunas 1–14 see Table 1

и поймы всех этих водотоков второго, третьего и других порядков создают систему речных коридоров, по которым из таежной зоны в Гипоарктику и проникают температурные виды булавоусых чешуекрылых. Естественно, что заполярные популяционные группировки у многих из них сформировались еще в позднем голоцене, однако и в настоящее время миграционный поток видов не только не иссяк, но и усилился. Индикатором этого процесса может служить регулярное появление в пойменных местообитаниях крупных рек Большеземельской тундры, Полярного Урала белянок *C. hyale*, *G. rhamni*, нимфалид *N. antiopa*, *A. paphia*, *A. aglaja* и других сезонных мигрантов.

Связь с антропогенными условиями является мощным фактором расширения северных пределов распространения наземных животных (Чернов, 1978; Settele et al., 2008). На пространственную организацию фауны булавоусых чешуекрылых антропогенное влия-

ние проявляется в первую очередь через факторы георазнообразия. Выпадающие из общего тренда в сторону увеличения показатели видового богатства часто характеризуют локальные фауны крупных населенных пунктов и их окрестностей. Объясняется это не столько многолетними наблюдениями, которые, как известно, пополняют фаунистические списки в основном за счет случайных заносов и сезонных мигрантов (Макаров, Маталин, 2009), сколько наличием антропогенных и трансформированных человеком природных сообществ, густой сетью покрывающих эти территории. Они значительно расширяют в гипоарктической зоне площади и спектр местообитаний коренных популяций булавоусых чешуекрылых и способствуют скорому закреплению небионтных видов. Однако самое большое влияние на варьирование таксономического разнообразия булавоусых чешуекрылых в настоящее время оказывает развивающийся комплекс линейных хозяйственных сооружений.

Это актуально для северо-востока Русской равнины, территорию которой почти в меридиональном направлении пересекают ж.-д. магистраль Котлас – Воркута, нефте-, газопроводы, ЛЭП, автомобильные трассы. Подобные технические коммуникации обязательно сопровождаются на местности цепочкой открытых местообитаний опушечно-лесного, редколесного, лугового, рудерального облика, в зоне тундры – травянистыми ивняками и лугоподобными ассоциациями интразонального типа. Таким образом, аналогично и совместно с речными долинами они выполняют функцию квазиприродных коридоров, по которым бабочки расселяются из других, главным образом южных, областей.

Особенно показательно влияние перечисленных факторов георазнообразия на локальную фауну Красный Камень (13), которая находится на восточном макросклоне Полярного Урала в районе Собь-Елецкого перевала. В настоящее время она является самой богатой по числу выявленных видов булавоусых чешуекрылых, четверть из которых проникла на ее территорию в последние 30 лет. Расселение видов шло на фоне обозначившейся тенденции к потеплению климата по речным долинам Оби и Усы и их притоков, а также вдоль ж.-д. ветки, пересекающей осевую часть Урала. Значительная часть адвентивных видов успешно натурализовалась в местных природных сообществах. В результате удельный вес интразонального комплекса, который образуют коренные обитатели интразональных местообитаний, адвентивные и натурализовавшиеся виды, сезонные мигранты, виды с неясным статусом обитания, в ландшафтно-зональной структуре фауны превысил 60 %. Многолетние изменения в локальной фауне Красный Камень были подробно описаны и проанализированы нами в специальной статье (Татаринov, Кулакова, 2024).

Наименьший уровень видового богатства булавоусых чешуекрылых зафиксирован в локальной фауне Малая Падья (8), находящейся в типичных тундрах берегового хребта Пай-Хой. Несомненно, что основной причиной этого являются именно суровые климатические условия, в которых шансы на выживание у булавоусых чешуекрылых невелики даже в интразональных местообитаниях. Кроме того, разнотравных луговин, ивняков в долинах рек, ручьев, вокруг озер, тундровых лужаек на нивальных склонах здесь значительно меньше, чем в подзоне южной тундры и особенно на Урале, водотоки направлены к побережью Баренцева и Карского морей, что исключает проникновение по речным коридорам температурных видов с юга. Постоянным обитателем интразональных местообитаний возле хребта Малая Падья, в верховьях рек Васьяха, Большой Ою (Великая) мы считаем лишь белянку *P. napi*. Встреченных здесь парусника *P. machaon*, нимфалид *N. xanthomelas*, *V. cardui* относим к категории сезонных мигрантов.

Биогеографической особенностью европейского северо-востока России является наличие в составе флоры и фауны видов, у которых здесь проходят западные рубежи распространения, а основная часть ареалов лежит в азиатских секторах, у некоторых еще и на территории североамериканского континента. У булавоусых чешуекрылых основная часть «сибирских» видов обитает именно в гипоарктической зоне. Подробно данный вопрос обсуждался нами в специальных статьях (Макарова и др., 2019; Татаринov, Кулакова, 2019). Здесь отметим, что кроме 10 видов и двух подвидов с западной границей распространения на Урале, в зональных и интразональных местообитаниях тундры Русской равнины встречаются восточно-евроазиатские перламутровки *I. eugenia*, *C. angarensis*, сатириды *E.*

jeniseiensis, *Oe. patrushevae*, в последние годы таксономически обособляемые от североамериканских популяций чернушки *E. lena* (бывший субголарктический вид *E. discoidalis*), *E. semo* (*E. fasciata*), а также восточноевропейско-неарктические перламутровка *B. alaskensis* и чернушка *E. rossii*. Достоверно установленные на сегодняшний день западные границы распространения этих видов проходят по нижнему течению р. Печоры. С большой долей вероятности можно предполагать, что западная периферия их ареалов включает не только Большеземельскую, но и Мало-земельскую тундру и Северный Тиман (Тиманскую тундру). В работе Н.Я. Кузнецова (1925) есть упоминание о находке чернушки *E. semo* в 1910 г. у западных отрогов Северного Тимана на долготе п-ова Канин. В самих канинских тундрах представители «сибирской» плеяды булавоусых чешуекрылых пока не обнаружены (Болотов, 2011; Татаринov, 2016). На самом п-ове Канин видов гипоарктического ландшафтно-зонального комплекса в сравнении с Большеземельской тундрой и Уралом встречается значительно меньше, кроме гипоаркто-бореальных (*C. palaeno*, *B. aquilonaris*, *C. eunomia*, *C. freija*, *C. frigga*) и северо-бореальных (*E. embla*, *Oe. jutta*) это лишь сатириды *E. disa*, *Oe. norna*. Арктические (эварктические и гемиарктические) виды, распространенные в Гипоарктической зоне Восточной Европы, – желтушки *C. hecla*, *C. tyche*, перламутровки *C. polaris*, *C. improba*, *C. chariclea* – вполне могут быть найдены в северной части п-ова на возвышенностях Канина Камня. Относительно высокий уровень видового богатства в полосе лесотундры здесь обеспечивается за счет интразональных видов, в подробно обследованной локальной фауне Несь (1) на их долю приходится 67 % состава. В прибаломорских тундрах (окрестности с. Шойна) было выявлено всего 8 видов

булавоусых чешуекрылых (Болотов, 2011). Трудно сказать, такое низкое видовое богатство связано с ландшафтно-биотопическими и климатическими условиями местности или же объясняется недоизученностью этой локальной фауны. По этой причине в сравнительный анализ мы ее не включили. Напомним, что на погодные условия, неблагоприятные для энтомологических сборов, сетовал Б.Р. Поппиус (Poppius, 1906), посетивший данный район в начале XX века.

Кластерный анализ не выявил выраженной равнинно-горной специфики разделения локальных фаун булавоусых чешуекрылых на территории восточноевропейской Гипоарктики (рис. 4). В их группировании даже с учетом статуса обитания видов определяющее значение имеет уровень видового богатства. По данному принципу четко обособилась обедненная пайхойская фауна (8). Фауна

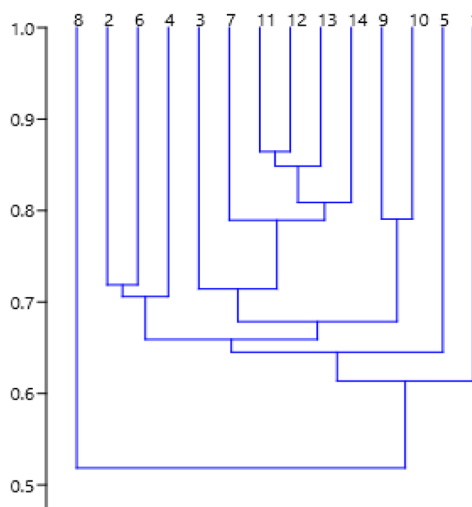


Рис. 4. Дендрограмма сходства локальных фаун булавоусых чешуекрылых восточноевропейской Гипоарктики по составу видов с учетом их статуса обитания. Локальные фауны 1–14 см. табл. 1

Fig. 4. Dendrogram of the similarity in species composition between the butterfly local faunas of the Eastern European Hypoarctic zone, taking into account the species habitat status. Local faunas 1–14 see Table 1

Нарьян-Мара (3), самая богатая в Большеземельской тундре, присоединалась на достаточно высоком уровне (более 70 %) к фаунам Урала и Приуралья (7, 11–14) с высоким уровнем видового разнообразия. Для этой группы локальных фаун характерны близость к крупным речным артериям (Печора, Уса, Обь с притоками 1-го порядка), транспортная сеть, значительная антропогенная трансформация природных сообществ. Это еще раз доказывает сходный характер пространственного ва-

рирования таксономического разнообразия локальных фаун булавоусых чешуекрылых Русской равнины и Уральской горной страны. Несмотря на то что долготный вектор группирования равнинных гипоарктических фаун на представленной дендрограмме не выражен, нельзя исключать, что после получения дополнительных материалов от фаун Большеземельской тундры обособятся локальные фауны Канина, Тимана и Малоземельской тундры.

Список литературы / References

- Болотов И. Н. (2011) Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев. *Зоологический журнал*, 91(11): 1365–1373 [Bolotov I. N. (2012) The fauna and ecology of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Kanin Peninsula and Kolguev Island. *Entomological Review*, 92(3): 296–304]
- Горбунов П. Ю., Олышванг В. Н. (1991) Опыт ценогенетического подхода к охране регионального таксономического разнообразия насекомых (на примере дневных бабочек Урала). *Изучение редких животных в РСФСР*. Москва, с. 4–24 [Gorbunov P. Yu., Olshvang V. N. (1991) The experience of a cenogenetic approach to the protection of regional taxonomic diversity of insects (a case study of butterflies of the Urals). *The study of rare animals in the RSFSR*. Moscow, p. 4–24 (in Russian)]
- Горбунов П. Ю., Олышванг В. Н. (1993) Фауна дневных бабочек Уральского Заполярья. *Фауна и экология насекомых Урала*. Пермь, с. 19–34 [Gorbunov P. Yu., Olshvang V. N. (1993) Butterfly fauna of the Ural Arctic region. *Fauna and ecology of insects of the Urals*. Perm, p. 19–34 (in Russian)]
- Житков Б. М. (1904) По Канинской тундре. *Отчеты экспедиции императорского Русского географического общества на Канин полуостров в 1902 году. Записки императорского Русского географического общества по общей географии, том 41, № 1*. Санкт-Петербург, Типография М. М. Стасюлевича, с. 1–170 [Zhitzkov B. M. (1904) Across the Kanin Tundra. *Reports of the expedition of the Imperial Russian Geographical Society to the Kanin Peninsula in 1902. Notes of the Imperial Russian Geographical Society on general geography, Volume 41, No 1*. Saint-Petersburg, M. M. Stasyulevich's Printing House, p. 1–170 (in Russian)]
- Журавский А. В. (1909) Результаты исследований «Приполярного» Запечорья в 1907 и 1908 годах. *Известия Императорского Русского географического общества*, 45(1): 197–231 [Zhuravsky A. V. (1909) The results of research of the “Circumpolar” Zapechorye in 1907 and 1908. *Bulletin of the Imperial Russian Geographical Society* [Izvestiya Imperatorskogo Russkogo geograficheskogo obshchestva], 45(1): 197–231 (in Russian)]
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России* (2019) Издание 2. С. Ю. Синёв (ред.) Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН, 448 с. [Catalog of Lepidoptera of Russia (2019) Edition 2. Sinev S. Y. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute RAS, 448 p. (in Russian)]
- Кириченко А. Н. (1908) Географическое распространение *Argynnis eugenia* Ev. (Lepidoptera, Nymphalidae) по новейшим данным. *Русское энтомологическое обозрение*, 8(2): 151–154

[Kirichenko A. N. (1908) Geographical distribution of *Argynnis eugenia* Ev. (Lepidoptera, Nymphalidae) according to the latest data. *Russian Entomological Review* [Russkoe entomologicheskoe obozrenie], 8(2): 151–154 (in Russian)]

Кузнецов Н. Я. (Kuznetsov N. J.) (1925) Some new Eastern and American elements in the fauna Lepidoptera of Polar Europa. *Доклады АН СССР. Серия А*: 119–122 [Kuznetsov N. J. (1925) Some new Eastern and American elements in the fauna Lepidoptera of Polar Europa. *Reports of the USSR Academy of Sciences. Series A* [Doklady AN SSSR. Seriya A]: 119–122]

Макаров К. В., Маталин А. В. (2009) Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтона). *Виды и сообщества в экстремальных условиях*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, София, Pensoft, с. 353–374 [Makarov K. V., Matalin A. V. (2009) Ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in the Lake Elton region, southern Povolzh'e: a case study of a local fauna. *Species and communities in extreme environments*. Moscow, KMK Scientific Press, Sofia, Pensoft, p. 353–374 (in Russian)]

Макарова О. Л., Ануфриев В. В., Бабенко А. Б., Бизин М. С., Глазов П. М., Колесникова А. А., Марусик Ю. М., Татаринов А. Г. (2019) Фауна Восточно-Европейских тундр: вклад «сибирских» видов. *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*, 1: 59–71 [Makarova O. L., Anufriyev V. V., Babenko A. B., Bizin M. S., Glazov P. M., Kolesnikova A. A., Marusik Yu. M., Tatarinov A. G. (2019) Fauna of the East European tundra: the input of “Siberian” species. *Bulletin of the North-Eastern Science Center FEB RAS* [Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN], 1: 59–71 (in Russian)]

Малышев Л. И. (1969) Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. *Ботанический журнал*, 54(8): 1137–1147 [Malyshev L. I. (1969) Floral richness as dependent on external conditions and historical factors. *Journal of Botany* [Botanicheskii zhurnal], 54(8): 1137–1147 (in Russian)]

Морозова О. В. (2008) Таксономическое богатство флоры Восточной Европы. Факторы пространственной дифференциации. Москва, Наука, 328 с. [Morozova O. V. (2008) *The taxonomic richness of the flora of Eastern Europe. Factors of spatial differentiation*. Moscow, Nauka, 328 p. (in Russian)]

Седых К. Ф. (1968) О древности энтомофауны горных систем северо-востока Европейской части СССР – Южного Тимана и Полярного Урала. *Природная обстановка и фауны прошлого*. Киев, Наукова Думка, с. 102–122 [Sedykh K. F. (1968) On the antiquity of the entomofauna of the mountain systems of the north-east of the European part of the USSR – the Southern Timan and the Polar Urals. *The Natural Environment and Fauna of the Past Eras*. Kyiv, Naukova Dumka, p. 102–122 (in Russian)]

Седых К. Ф. (1970) Происхождение и видовой состав дневных чешуекрылых Полярного Урала и прилегающих к нему областей. *Биологические основы использования природы Севера*. Сыктывкар, Коми книжное издательство, с. 132–136 [Sedykh K. F. (1970) The origin and species composition of diurnal Lepidoptera of the Polar Urals and adjacent regions. *Biological foundations of nature management in the North*. Syktyvkar, Komi Book Publishing House p. 132–136 (in Russian)]

Седых К. Ф. (1974) Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, Коми книжное издательство, 192 с. [Sedykh K. F. (1974) *The Animal world of the Komi ASSR. Invertebrates*. Syktyvkar, Komi Book Publishing House, 192 p. (in Russian)]

Седых К. Ф. (1977) Новые виды, подвиды и дополнения к фауне чешуекрылых Коми АССР. *Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке Европейской части СССР*. Сыктывкар, с. 97–108 [Sedykh K. F. (1977) New species, subspecies and additions to the fauna of Lepidoptera of the Komi ASSR. *Geographical aspects of the protection of flora and fauna in the north-east of the European part of the USSR*. Syktyvkar, p. 97–108 (in Russian)]

Татаринов А. Г. (2016) *География дневных чешуекрылых Европейского северо-востока России*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 255 с. [Tatarinov A. G. (2016) *Geography of the Butterflies of the European North-East of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 255 p. (in Russian)]

Татаринов А. Г., Горбунов П. Ю. (2014) Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала. *Зоологический журнал*, 93(1): 108–128 [Tatarinov A. G., Gorbunov P. Yu. (2014) The structure and spatial organization of the butterfly fauna (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Ural Mountains. *Entomological Review*, 94(4): 541–561]

Татаринов А. Г., Долгин М. М. (1999) *Булавоусые чешуекрылые. Фауна европейского Северо-Востока России. Том 7, часть 1*. СПб, Наука, 183 с. [Tatarinov A. G., Dolgin M. M. (1999) *Butterflies. Fauna of the European North-East of Russia. Vol. 7, Part 1*. St. Petersburg, Nauka, 183 p. (in Russian)]

Татаринов А. Г., Долгин М. М. (2001) *Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на Европейском северо-востоке России*. СПб, Наука, 244 с. [Tatarinov A. G., Dolgin M. M. (2001) *Species diversity of the Butterflies in the European Northeast of Russia*. St. Petersburg, Nauka, 244 p. (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2005) Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Большеземельской тундры. *Евразийский энтомологический журнал*, 4(4): 331–337 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2005) Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Bolshezemelskaya Tundra in the northeast of the European part of Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 4(4): 331–337 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2007a) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) Европейского севера России: верхнее течение реки Шапкина. *Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки*, 1: 70–78 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2007a) Local faunas of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the European North of Russia: head reaches of the Shapkina river. *Bulletin of Pomor University. Series: Natural and Exact Sciences* [Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tochnye nauki], 1: 70–78 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2007b) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) Европейского северо-востока России: нижнее течение р. Хальмер-Ю. *Беспозвоночные Европейского северо-востока России. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 183*. Сыктывкар, Коми научный центр УрО РАН, с. 256–265 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2007b) Butterfly local faunas (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) of the European Northeast of Russia: the lower reaches of the Halmer River. *Invertebrates of the European Northeast of Russia. Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 183*. Syktyvkar, Komi Science Centre UrB RAS, p. 256–265 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2010) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) Европейского севера России: Падимейские озера,

верхнее течение р. Большая Роговая. *Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки*, 1: 72–80 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2010) Local faunas of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the European North of Russia: Padimey lakes, head reaches of the Bolshaya Rogovaya river. *Bulletin of Pomor University. Series: Natural Sciences* [Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki], 1: 72–80 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2017) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Европейского севера России: верхнее течение реки Кары. *Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*, 1: 36–43 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2017) Local faunas of butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera) in the European North of Russia: head reaches of the Kara river. *Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch RAS* [Vestnik instituta biologii Komi nauchnogo tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN], 1: 36–43 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2018) Высшие чешуекрылые Печоро-Ильчского заповедника и национального парка «Югыд ва». Сыктывкар, ИБ Коми НЦ УрО РАН, 156 с. [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2018) *Macrolepidoptera of the Pechora-Ilychsky Nature Reserve and Yugyd Va National Park*. Syktyvkar, IB Komi SC UrO RAS, 156 p. (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2019) Восточные географические элементы в фауне высших чешуекрылых (Macrolepidoptera) Европейского северо-востока России. *Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*, 2: 21–27 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2019) Eastern geographical elements of the Macrolepidoptera fauna in the Far North-East of Russia. *Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch RAS* [Vestnik instituta biologii Komi nauchnogo tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN], 2: 21–27 (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2024) Динамика состава, встречаемости и численности видов булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) на восточном макросклоне Полярного Урала: 30 лет наблюдений. *Амурский зоологический журнал*, 16(3): 789–812 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2024) Dynamics of composition, occurrence and abundance of lepidoptera (Lepidoptera, Papilionoidea) species on the eastern macroslope of the Polar Urals: 30 years of observations. *Amurian Zoological Journal* [Amurskii zoologicheskii zhurnal], 16(3): 789–812 (in Russian)]

Чернов Ю. И. (1978) Структура животного населения Субарктики. Москва, Наука, 167 с. [Chernov Yu. I. (1978) *Structure of the animal population in the Subarctic*. Moscow, Nauka, 167 p. (in Russian)]

Чернов Ю. И. (2002) Биота Арктики: таксономическое разнообразие. *Зоологический журнал*, 81(12): 1411–1431 [Chernov Yu. I. (2002) Arctic biota: taxonomic diversity. *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 81(12): 1411–1431 (in Russian)]

Чернов Ю. И., Татаринов А. Г. (2006) Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) в фауне Арктики. *Зоологический журнал*, 85(10): 1205–1229 [Chernov Yu. I., Tatarinov A. G. (2006) Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the Arctic fauna. *Entomological Review*, 86(7): 760–786]

Шенников А. П. (1935) Принципы ботанической классификации лугов. *Советская ботаника*, 5: 35–49 [Shennikov A. P. (1935) Principles of botanical classification of meadows. *Soviet Botany* [Sovetskaya botanika], 5: 35–49 (in Russian)]

Шенников А. П. (1940) К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР. *Труды Ботанического института АН СССР*, 3(4): 35–46 [Shennikov A. P. (1940) On

the botanical geography of the forest Northeast of the European part of the USSR. *Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences* [Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR], 3(4): 35–46 (in Russian)]

Cook R. E. (1969) Variation in species density of North American birds. *Systematic Biology*, 18(1): 63–84

Currie D. J., Paquin V. (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329(6137): 326–327

Morgun D. V. (2017) New data on the distribution of butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) of the Kara river basin arctic tundra (Polar Urals). *Russian Entomological Journal*, 26(4): 343–347

Mutanen M., Wahlberg N., Kaila L. (2010) Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1695): 2839–2848

Poppius B. (1906) Beiträge zur Kenntniss der Lepidopteren-Fauna der Halbinsel Kanin. *Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica*, 28(3): 1–11

Regier J. C., Zwick A., Cummings M. P., Kawahara A. Y., Cho S., Weller S., Roe A., Baixeras J., Brown J. W., Parr C., Davis D. R., Epstein M., Hallwachs W., Hausmann A., Janzen D. H., Kitching I. J., Solis M. A., Yen S. H., Bazinet A. L., Mitter C. (2009) Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1): 280

Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kühn I., van Swaay C., Verovnik R., Warren M., Wiemers M., Hanspach J., Hickler T., Kühn E., van Halder I., Veling K., Vliegenthart A., Wynhoff I., Schweiger O. (2008) Climatic risk atlas of European butterflies. *BioRisk*, 1: 1–712

Van Nieukerken E. J., Kaila L., Kitching I. J., Kristensen N. P., Lees D. C., Minet J., Mitter C., Mutanen M., Regier J. C., Simonsen T. J., Wahlberg N., Yen S.-H., Zahiri R., Adamski D., Baixeras J., Bartsch D., Bengtsson B. Å., Brown J. W., Bucheli S. R., Davis D. R., De Prins J., De Prins W., Epstein M. E., Gentili-Poole P., Gielis C., Hättenschwiler P., Hausmann A., Holloway J. D., Kallies A., Karsholt O., Kawahara A. Y., Koster S. J. C., Kozlov M. V., Lafontaine J. D., Lamas G., Landry J.-F., Lee S., Nuss M., Park K.-T., Penz C., Rota J., Schintlmeister A., Schmidt B. C., Sohn J.-C., Solis M. A., Tarmann G. M., Warren A. D., Weller S., Yakovlev R. V., Zolotuhin V. V., Zwick A. (2011) Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *Zootaxa*, 3148(1): 212–221

EDN: OKVOUW

УДК 631.46

Soil Invertebrate Population in the Bolshezemelskaya Tundra

Anastasia A. Taskaeva*,
Aleksey A. Kudrin and Tatyana N. Konakova
*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 03.08.2026, accepted 31.08.2026

Abstract. A comprehensive survey was conducted on the soil invertebrate communities associated with the dominant plant formations in the Bolshezemelskaya Tundra (European Russia). Nematode genus richness ranged from 22 to 41 genera; peak abundances were observed in shrub tundra and post-agrogenic ecosystems and the lowest abundances were found in floodplain meadows and willow stands. Collembola assemblages included 8 to 42 species, exhibiting the highest species richness in both dwarf shrub and shrub tundra, with maximum abundance occurring in ridge-hollow complexes. Statistically significant differences in the composition and structure of nematode and collembolan communities were evident among different biotope types. Soil macrofauna comprised 24 taxa, with the greatest taxonomic richness observed in dwarf shrub tundra and post-agrogenic ecosystems, and the lowest richness in bog habitats and floodplain meadows. Across most biotopes, Diptera (constituting up to 30 % of the macrofauna) and Araneae were dominant taxa; however, in floodplain meadows Coleoptera and Lumbricidae were more prevalent. Staphylinidae and Carabidae attained high abundances in post-agrogenic ecosystems, whereas Lithobiidae were particularly abundant in shrub tundra. The data demonstrate pronounced spatial heterogeneity and ecological specificity in soil fauna within the Bolshezemelskaya Tundra, highlighting the critical role of plant community composition in shaping soil invertebrate assemblages and their structural attributes. This study advances our understanding of the biogeographical patterns and ecological dynamics governing soil invertebrate communities in Arctic ecosystems.

Keywords: nematodes, springtails, macrofauna, structure of soil population, European part of Russia.

Acknowledgements. The work is supported by the Scientific Project of the State order of the Government of Russian Federation to Institute of Biology Komi SC UB RAS No. 125013101229–9.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: taskaeva@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-4519-8458 (Taskaeva A.); 0000-0003-4385-4746 (Kudrin A.); 0000-0002-3641-3339 (Konakova T.)

Citation: Taskaeva A. A., Kudrin A. A., Konakova T. N. Soil invertebrate population in the Bolshezemelskaya Tundra. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 451–472. EDN: OKVOUW



Население почвенных беспозвоночных Большеземельской тундры

А. А. Таскаева, А. А. Кудрин, Т. Н. Конакова
*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. Проведено комплексное обследование населения почвенных беспозвоночных основных растительных сообществ Большеземельской тундры (европейская часть России). Разнообразие нематод включает 22–41 род, с максимальной численностью в кустарниковых тундрах и постагрогенных экосистемах и минимальными показателями в пойменных лугах и ивняках. Группировки коллембол насчитывают от 8 до 42 видов, с их наибольшим разнообразием в кустарниковых и кустарничковых тундрах и максимальной численностью в грядово-мочажинных комплексах. Показаны существенные отличия структуры сообществ нематод и коллембол между различными типами биотопов. В почвенной макрофауне зарегистрировано 24 таксона с максимальной таксономической насыщенностью в кустарничковых тундрах и постагрогенных экосистемах и минимальной – в болотных комплексах и пойменных лугах. Доминантами во всех биотопах являются двукрылые (до 30 %), а также пауки, за исключением пойменных лугов, где повышается доля жуков и дождевых червей. В постагрогенных экосистемах высокого уровня обилия достигают стафилиниды и жужелицы, в кустарниковых тундрах – многоножки. Полученные данные отражают значительное пространственное разнообразие и экологическую специфичность почвенной фауны Большеземельской тундры, подчеркивая важность растительных ассоциаций в формировании почвенных сообществ и их структурных характеристик. Исследование расширяет понимание биогеографии и экологической динамики почвенных беспозвоночных в арктических экосистемах.

Ключевые слова: нематоды, коллемболы, макрофауна, структура почвенного населения, европейская часть России.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР № 125013101229–9.

Цитирование: Таскаева А. А., Кудрин А. А., Конакова Т. Н. Население почвенных беспозвоночных Большеземельской тундры // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 451–472. EDN: OKVOUW

Введение

Почвенные беспозвоночные представляют собой значительную часть (59 %) глобального биоразнообразия, состоящего из чрезвычайно разного набора таксонов, включая нематод, коллембол, дождевых червей и многих других животных (Anthony et al., 2023). Благодаря своей активности и биотическим взаимодействиям друг с другом, а также с растениями и микробами, почвенная фауна имеет важное значение в процессах разложения подстилки и органического вещества, плодородия почвы и ряда других экосистемных услуг (Crowther et al., 2019). Кроме того, она служит важным трофическим ресурсом для многих наземных позвоночных и беспозвоночных. Поэтому знания о населении почвенной биоты важны при разработке стратегий сохранения биоразнообразия и мониторинга природных и антропогенных воздействий. Кроме того, изучение особенностей ценотических группировок может быть полезным при оценке изменений, происходящих в результате глобального потепления климата (Рожнов и др., 2019).

Драматические изменения окружающей среды, отмеченные в настоящее время, наиболее заметны в высоких широтах. Одним из интересных районов для изучения таких изменений является Большеземельская тундра, где с 1970-х гг. зарегистрировано увеличение среднегодовой температуры воздуха при многолетнем тренде $+0,06\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ (IPCC, 2021). Кроме того, за последние десятилетия произошли существенные перемены в структуре растительных сообществ тундровой зоны, проявившиеся в увеличении обилия, высоты и проективного покрытия кустарникового яруса (Myers-Smith et al., 2011), которое определяет и температурный режим почвы (Sturm et al., 2001). Установлено, что под кустарниковой тундрой формируются почвы с относительно “холодным” режимом, тогда

как почвы под кустарниковой растительностью характеризуются более мягкими температурными условиями (Мажитова, 2008). Увеличение температуры, в свою очередь, обуславливает протаивание многолетнемерзлых пород (Biskaborn et al., 2019), что в конечном итоге приводит к изменениям свойств почвы, оказывающих влияние на ее биоразнообразие и функции (Blankinship et al., 2011; Bellard et al., 2012). С учетом глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия на экосистемы особую актуальность приобретает исследование интразональных сообществ, выполняющих функцию экологических «коридоров», способствуя расселению видов, включая проникновение южных видов в северные широты. Как правило, такие ландшафты отличаются высоким уровнем биоразнообразия и гетерогенностью условий, что способствует адаптации и миграции организмов.

С развитием угольной промышленности на Крайнем Севере (Воркутинский район) и необходимостью обеспечения населения местной продукцией молочного животноводства в конце 50-х гг. прошлого столетия началось активное сельскохозяйственное освоение тундровых ландшафтов, не имеющее аналогов в России и за рубежом (Хантимер, 1974). К настоящему времени на заброшенных землях сформировались новые, постагрогенные экосистемы, характеризующиеся другим составом и структурой растительности. Сравнивая особенности животного населения природных биогеоценозов и агроценозов, в качестве ведущего фактора отбора М. С. Гиляров выдвигал разнообразие растительного покрова (Гиляров, 1980). Поэтому Большеземельская тундра, охватывающая типичные, южные тундры и полосу лесотундры с ее интразональными ландшафтами и уникальным экспериментом по «залужению» тундры

является уникальной территорией, позволяющей прогнозировать долгосрочные изменения как растительных сообществ (Lavrinenko et al., 2022), так и животных (Рожнов и др., 2019). Несмотря на экстремальные факторы среды – короткий вегетационный период, низкие температуры и ограниченную доступность органического вещества, – почвы этого региона заселены разнообразными группами беспозвоночных, играющих ключевую роль в функционировании экосистем.

Несмотря на относительную доступность, к настоящему времени наиболее полно изучена только фауна отдельных таксонов. Так, видовой список коллембол включает 193 вида (Babenko et al., 2017; Таскаева и др., 2019, 2024; Konakova et al., 2022), пауков – 180 видов (Tanasevitch, Koronen, 2006), жукелиц – 104, стафилинид – 76, щелкунов – 16 видов (Колесникова и др., 2017; Konakova et al., 2022; Konakova, 2022), панцирных клещей – 55 видов (Melekhina, 2020), червей – 5, многоножек – 3 вида (Kolesnikova et al., 2019; Макарова, Колесникова, 2019; Konakova et al., 2022; Konakova, 2022; Колесникова и др., 2023), нематод – 45 родов (Таскаева и др., 2015; Кудрин и др., 2019). Вместе с тем данных о населении почвенных беспозвоночных исследуемой территории не так много. Имеются сведения о структуре сообществ нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных окрестностей г. Воркуты (Горячкин и др., 2011; Таскаева и др., 2017, 2019, 2023; Кудрин и др., 2019), Падимейских озер (Таскаева и др., 2015), р. Черная (Конакова и др., 2017) и р. Большая Роговая (Таскаева и др., 2024). Они показали, что нематоды высокого уровня разнообразия и численности в тундровой зоне достигают в луговых растительных ассоциациях, ногохвостки – в кустарничковых тундрах, а представители макрофауны – в кустарничковых и кустарниковых тундрах.

Основная задача настоящего сообщения – обобщить имеющиеся данные по населению нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных основных растительных ассоциаций Большеземельской тундры и оценить роль фитоценоза в определении разнообразия, численности и структуры доминирования данных групп.

Материалы и методы

Характеристика района исследований

Территория, в рамках которой обсуждается заявленная тема статьи, располагается на крайнем северо-востоке Европейского континента и включает Ненецкий автономный округ и северную часть Республики Коми. Большеземельская тундра (БТ) простирается почти на 500 км с запада на восток от правобережья нижней Печоры до Полярного Урала и хребта Пай-Хой и на 200 км к северу от Полярного круга до побережья Баренцева моря. В ее рельефе преобладают моренные равнины с небольшими грядами – мусюрами. Климат рассмотренной территории является умеренно континентальным с преобладанием пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким холодным летом. Среднегодовая температура воздуха изменяется от -2°C на западе до -8°C на востоке, степень суровости и континентальности возрастает в направлении с юго-запада на северо-восток. Годовая сумма осадков составляет 373 мм, в направлении с севера на юг увеличивается от 300 до 446 мм, а коэффициент увлажнения почв уменьшается от 2,2 до 1,3. В результате на севере в течение всего теплого периода почвы испытывают переувлажнение, а на юге переувлажнены лишь ранним летом и осенью. Территория БТ характеризуется широким распространением многолетнемерзлых пород (Русанова, 2010).

Население почвенных беспозвоночных исследовано в растительных ассоциациях, более или менее полно отражающих основное разнообразие растительности Большеземельской тундры. Краткие описания основаны на классификации растительности европейской части России (Городков, 1935; Производительные силы..., 1954; Растительность..., 1980; Дедов, 2006). К зональному типу растительности относятся различные типы тундр, а также болота, к интразональному типу – луга и ивняки, располагающиеся в поймах рек, по приречным склонам, по незаболоченным берегам озёр, по ручьям, лощинам и т.д.

Кустарниковые тундры (КТ) характерны, как правило, для полосы южных тундр, представлены сообществами с господством *Betula nana* L. при участии *Salix lanata* L., *Salix phylicifolia* L., *Salix glauca* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 15–35 % и состоит из *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Staud., *Empetrum hermafroditum* (Lange). Среди травянистых растений наиболее обильны *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop, *Solidago virgaurea* L., *Pedicularis lapponica* L. Моховой покров хорошо развит. На бугорках преимущественно небольшими пятнами встречаются кустистые и листоватые лишайники, в микропонижениях – пятна сфагновых мхов.

Кустарничковые тундры (КчТ) играют заметную роль в подзоне типичных тундр. Кустарничково-моховые тундры формируются на плоских, но дренируемых участках водоразделов и пологих склонов, кустарничково-лишайниковые тундры занимают вершины и склоны небольших возвышенностей, но встречаются также на морских террасах. Состав кустарничкового яруса этих тундр варьирует мало. Повсеместно домини-

рует *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *Betula nana* L., ивы (*Salix lanata* L., *Salix glauca* L.) приобретают приземистую форму роста (высота 10–15 см). В моховом покрове в зависимости от степени увлажнения преобладают *Hylocomium splendens* (Hedw.), виды р. *Dicranum* и *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske. Лишайники представлены разными видами р. *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*.

Грядово-мочажинные болота (ГМБ) занимают обширные площади и представляют собой своеобразные комплексные торфяники с невысокими и сравнительно сухими грядами, которые чередуются с плоскими топками мочажинами. В растительном покрове гряд главное участие принимают *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum*, лишайники р. *Cetraria*, *Cladonia*. В мочажинах развит сплошной покров сфагновых мхов.

Ивняки разнотравные (ИР) встречаются в самых разнообразных условиях, но чаще – в нижних частях хорошо дренированных склонов и по лощинам. В составе травостоя господствует разнотравье, представленное пестрой смесью видов, из которых более других выделяются *Geranium sylvaticum* L., *Persicaria bistorta* Samp., *Ranunculus borealis* Trautv., *Veronica longifolia* L., *Filipendula ulmaria* L. Напочвенный покров либо отсутствует, либо слабо развит.

Пойменные луга (ПЛ) располагаются на различных уровнях средних частей поймы, иногда в прирусловой зоне. Они характеризуются пестрыми по составу разнотравными и злаковыми травостоями с преобладанием вейников и ряда тундрово-мезофитных злаков или гигрофитных осок, образующих сомкнутый ярус.

Постагrogenные экосистемы (ПАЭ) сформированы на месте многолетних и однолетних сеяных лугов. В конце 50-х гг. XX в. под

руководством И. С. Хантимера были проведены исследования по сельскохозяйственному освоению почв материковой тундры, разработаны и внедрены в производство заполярных совхозов метод «залужения» – создания сеяных лугов с учетом природно-климатических условий специально подобранными местными видами многолетних и однолетних трав (Хантимер, 1974). Технология создания таких лугов состояла в многократном дисковании тракторной бороной на глубину 15 см. При этом были уничтожены растительный покров, биогенно-аккумулятивный органогенный горизонт почвы, проведено известкование почвы и внесены минеральные удобрения. На одних участках была высеяна смесь многолетних трав лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.) и мятлика лугового (*Poa pratensis* L.), на других – овес (*Avena sativa* L.) и овсяно-гороховая смесь (*Avena sativa* + *Pisum sativum* L.). После прекращения в конце 90-х гг. прошлого столетия их сельскохозяйственного использования участки пашни, где высевали однолетние и многолетние культуры, стали удобным объектом для изучения постагрогенной трансформации пахотных угодий в тундровой зоне (Таскаева и др., 2019).

Методы учета

Материал собран в июле-августе в период с 2007 по 2017 г. по стандартной методике (Potapov et al., 2022) в различных локалитетах Большеземельской тундры: в районе бассейна р. Черная (68°26' N, 56°34' E), окрестностей Падимейских озер (67°51' N, 63°22' E) и Воркутинского района (67°26' N, 63°48' E). Всего исследовано 51 биотоп. Для изучения нематод на каждом участке были отобраны почвенные образцы размером 5x5 см на глубину 5 см в пятикратной повторности. Их экстракция осуществлялась при помощи

модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 часов. Фиксация материала проведена 4 %-ным формалином. Для выявления таксономического состава нематод было идентифицировано не менее 100 экземпляров из каждой пробы с использованием установленных ключей (Jairajpuri, Ahmad, 1992; Гагарин, 1993; Brzeski, 1998). Учет коллембол проводили преимущественно с помощью метода почвенных проб размером 5x5x10 или 10x10x10 см в 5–25-кратной повторности для каждого биотопа с последующей экстракцией в воронках Тулльгрена до полного высыхания почвы. Их идентификация проведена до уровня вида с помощью соответствующих определителей (Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001 и др.). Для изучения крупных беспозвоночных были отобраны пробы размером 25x25 см в 5–8-кратной повторности с последующей ручной разборкой. В связи с труднодоступностью мест сбора материала, а в некоторых случаях и ограниченностью сроков полевых работ, для оценки таксономического богатства в работу были включены данные с проб на микроартропод, что позволяет учесть все группы организмов почвенной макрофауны, присутствующие в образце (Gongalsky, 2021). Видовая идентификация некоторых таксонов (червей, многоножек, жуков) приведена в датасетах (Konakova et al., 2022; Konakova, 2022). Суммарно нами проанализировано более 1200 проб, из которых извлечено и идентифицировано более 100 тыс. особей почвенных беспозвоночных.

Методы анализа

Под видовым (для коллембол), родовым (для нематод) и таксономическим (для макрофауны) богатством понимали общее количество видов, родов, таксонов, соответственно; под насыщенностью – среднее количество видов / родов / таксонов в одной пробе (Пота-

пов, Кузнецова, 2011). Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение $\pm$ стандартная ошибка). Для оценки влияния типа фитоценоза на численность и таксономическую насыщенность применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с последующим апостериорным сравнением групп на основе теста Тьюки (Tukey's HSD test). Значимость различий структуры сообществ нематод и коллембол между типами биотопов выполняли с помощью перестановочного многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA; 999 перестановок) на основе относительного обилия таксонов. Визуализацию различий в структуре сообществ осуществляли методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) на основе матриц расстояний Брея-Кертиса, а для графического отображения структуры доминирования использовали пузырьковые диаграммы. Статистический анализ выпол-

нен с использованием программной среды R 4.1.0 (R Core Team, 2025).

Результаты

Нематоды

Комплексы нематод Большеземельской тундры включают 22–41 род. Максимальные значения численности отмечены в кустарниковых тундрах и постагрогенных экосистемах, а минимальные – в пойменных лугах и ивняках. Родовая насыщенность достигает максимальных показателей в пойменных лугах и постагрогенных экосистемах, а ивняки характеризуются минимальными значениями (табл. 1). Население нематод изученных тундровых сообществ значительным образом отличается друг от друга (рис. 1), что подтверждается данными PERMANOVA ($F = 11,02$; $p < 0,001$) и обусловлено разным составом основных доминантов. Так, в кустарниковых тундрах высокого относительного обилия до-

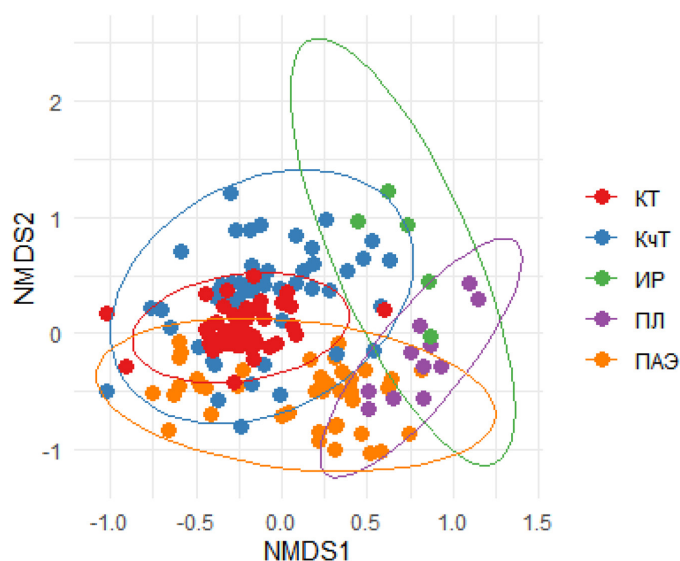


Рис. 1. Ординация (NMDS) сообществ нематод различных типов тундровых биотопов на основе относительного обилия родов. Обозначения растительных ассоциаций указаны в табл. 1

Fig. 1. Ordination (NMDS) of nematode communities in different types of tundra landscapes based on the relative abundance of genus. Designations of plant associations are given in Table 1

Таблица 1. Разнообразие и численность почвенной фауны Болшеземельской тундры

Table 1. Diversity and abundance of the soil fauna of the Bolshezemelskaya Tundra

	КТ	КчТ	ГМБ	ИР	ПЛ	ПАЭ	F
Немагоды							
Родовое богатство	37 (3–20)	36 (9–18)	–	22 (12–13)	32 (15–21)	41 (17–26)	
Родовая насыщенность	9,0 ± 0,4 ^b	7,2 ± 0,4 ^c	–	6,4 ± 1,0 ^c	10,1 ± 0,9 ^{ab}	11,5 ± 0,6 ^a	10,4***
Численность, тыс. экз./100г	6,8 ± 1,1 ^a	1,7 ± 0,3 ^b	–	0,1 ± 0,003 ^c	0,1 ± 0,01 ^c	4,2 ± 0,5 ^a	23,5***
Количество проб	53	46	–	7	13	40	
Коллемболы							
Видовое богатство	77 (16–38)	89 (19–42)	49 (18–29)	32 (14–21)	47 (8–23)	51 (13–23)	
Видовая насыщенность	10,0 ± 0,4 ^a	9,5 ± 0,4 ^a	12,9 ± 0,4 ^b	6,5 ± 0,9 ^c	5,3 ± 0,5 ^c	7,8 ± 0,2 ^c	17,23***
Численность, тыс. экз./м ²	22,4 ± 2,4 ^a	41,8 ± 4,4 ^b	54,2 ± 6,6 ^b	30,1 ± 7,8 ^a	21,1 ± 5,2 ^a	15,3 ± 1,5 ^a	14,87***
Количество проб	158	171	32	20	38	88	
Крупные почвенные беспозвоночные							
Таксономическое богатство	16 13 / 12	17 14 / 10	4 1 / 4	9 8 / 6	14 12 / 8	16 15 / 10	
Таксономическая насыщенность	1,4 ± 0,2 ^a 1,4 ± 0,1 ^a	1,6 ± 0,1 ^a 1,4 ± 0,1 ^a	0,6 ± 0,2 ^a 1,3 ± 0,2 ^a	1,4 ± 0,4 ^a 1,4 ± 0,3 ^a	1,3 ± 0,1 ^a 0,9 ± 0,2 ^a	2,8 ± 0,3 ^b 3,0 ± 0,2 ^b	4,51*** 17,41***
Численность, экз./м ²	32,9 ± 5,4 ^a 584,4 ± 81,4 ^{bc}	42,8 ± 4,1 ^{ab} 666,9 ± 58,2 ^{bc}	12,8 ± 6,0 ^{ab} 1085,7 ± 159,3 ^{ab}	68,9 ± 16,5 ^{ab} 880 ± 203,6 ^{ac}	30,6 ± 4,3 ^{ab} 515,8 ± 119,7 ^c	91,3 ± 14,2 ^b 938,3 ± 87,6 ^a	3,18** 6,62***
Количество проб	182 54 / 128	258 101 / 157	19 5 / 14	28 13 / 15	73 35 / 38	84 24 / 60	

Примечание: прочерк означает, что пробы не отбирались. Разные буквы указывают на достоверные различия между исследованными участками на основе теста Tukey HSD test (p-level of significance: ** = < 0,01; *** = < 0,001). Обозначения биотопов: КТ – кустарниковые тундры, КчТ – кустарничковые тундры, ГМБ – Грядово-мочажинные болота, ИР – ивняки разнотравные, ПЛ – пойменные луга, ПАЭ – постагrogenные экосистемы. Для нематод и коллембол в скобках указаны минимальные и максимальные значения количества родов / видов на участок, для макрофауны – в числителе указаны значения параметров при ручном разборе, в знаменателе – при эклаторной выгонке.

стигают представители родов *Aphelenchoides* (10 %), *Dorylaimus* (5 %) и *Heterodera* (5 %), в кустарничковых тундрах – *Plectus* (19 %). В ивняках разнотравных доля рода *Actinolaimus* в среднем достигает 36 %. На пойменных лугах преобладают представители рода *Mesodorylaimus* (22 %) и *Tylencholaimus*, а в постагрогенных экосистемах (ПАЭ) – представители рода *Acrobeloides* (29 %), *Eucephalobus* и *Tylenchorhynchus*. Среди общих черт, характерных для большинства исследованных биотопов, можно выделить доминирование родов *Acrobeloides*, *Eudorylaimus* и *Plectus* (рис. 2).

Коллемболы

Группировки ногохвосток зональных местообитаний Большеземельской тундры характеризуются достаточно обычным для однократных учетов уровнем видового богатства от 16 до 42 видов (медиана 25). Наиболее разнообразно население кустарничковых и кустарниковых тундр, хотя уровень видовой насыщенности достигает высоких

значений в грядово-мочажинном комплексе (табл. 1). Самые бедные группировки коллембол характерны для разнотравных ивняков и лугов, располагающихся в пойме рек и озер, а также постагрогенных экосистем Большеземельской тундры, в которых отмечено от 8 до 23 видов (медиана 18). Максимальные значения численности отмечены для грядово-мочажинного комплекса и кустарничковых тундр, а минимальные – для постагрогенных экосистем (табл. 1). Анализ, проведенный на основе многомерного шкалирования (NMDS), показал своеобразие населения коллембол обследованных растительных ассоциаций (рис. 3), что подтверждается данными PERMANOVA ($F = 11,73$; $p < 0,001$). Несмотря на то что набор доминантов в группировках ногохвосток довольно узок и повсеместно преобладает широко распространенный вид *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871) (14–26 %), подавляющее большинство видов, характерных для конкретных местообитаний, являются массовыми не только

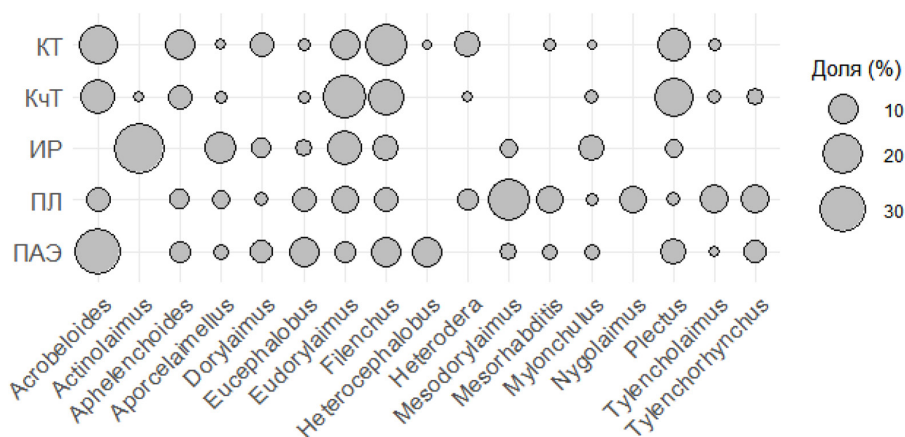


Рис. 2. Пузырчатая диаграмма относительного обилия (%) отдельных родов нематод в различных типах тундровых биотопов. Показаны доминирующие таксоны (относительное обилие достигает 5 %, по крайней мере в одном из биотопов). Размер окружности указывает на величину относительного обилия таксона. Обозначения растительных ассоциаций указаны в табл. 1

Fig. 2. Bubble plot of relative abundance (%) of individual nematode genus in different tundra habitat types. Dominant taxa (relative abundance attains 5 % in at least one habitat) are shown. The circle size indicates the relative abundance of the taxon. Designations of plant associations are given in Table 1

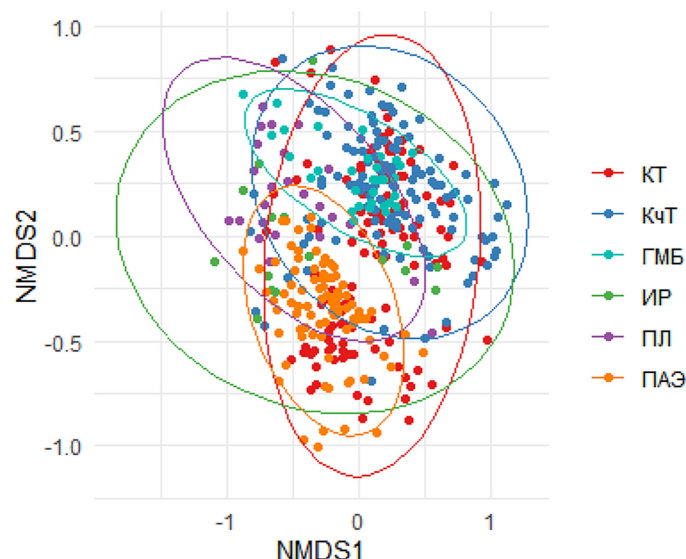


Рис. 3. Ординация (NMDS) сообществ коллембол различных типов тундровых биотопов на основе относительного обилия видов. Обозначения растительных ассоциаций указаны в табл. 1

Fig. 3. Ordination (NMDS) of collembola communities of different types of tundra landscapes based on the relative abundance of taxa. Designations of plant associations are given in Table 1

в данной группировке, но и присутствуют в достаточно широком спектре разных сообществ. Например, в кустарниковых и кустарничковых тундрах высокого уровня обилия достигает *Tetracanthella wahlgreni* Axelson, 1907 (17 %), в ивняках разнотравных – *Isotoma viridis* Bourlet, 1839 (15 %), *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer, 1898), в постагрогенных экосистемах – *Desoria tshernovi* (Martynova, 1974) (36 %). Еще два вида *Folsomia manolachei* Bagnall, 1939 и *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896) доминируют в пойменных лугах, где на их долю приходится более 40 % (рис. 4). Иными словами, группировки коллембол в большей степени отличаются обилием видов, обычных для данной территории, нежели наличием в составе специфических форм.

Крупные почвенные беспозвоночные

В составе почвенной макрофауны отмечено 24 таксона крупных почвенных беспозвоночных. При этом наименьшее количество таксонов (4) зарегистрировано на грядово-

мочажинных болотах, наибольшее (по 16–17) – в кустарниковых и кустарничковых тундрах, а также в постагрогенных экосистемах (табл. 1). Анализ материала после выгонки показывает, что при ручном разборе проб недоучитывается по 1–5 таксонов почвенной макрофауны. Для постагрогенных экосистем, как при ручном разборе, так и при эклекторной выгонке, зарегистрированы наибольшие значения таксономической насыщенности. Максимальные значения численности при ручном разборе проб выявлены в постагрогенных экосистемах, а при экстракции проб – еще и в грядово-мочажинных болотных комплексах. Состав доминирующих групп в различных растительных ассоциациях существенно не различается. Во всех изученных биогеоценозах преобладает семейство двукрылых, на долю которых приходится до 30 % и более (рис. 5). Также во всех растительных ассоциациях высока доля пауков, за исключением пойменных лугов, где их относительное обилие снижается до 10 %, при этом увеличива-

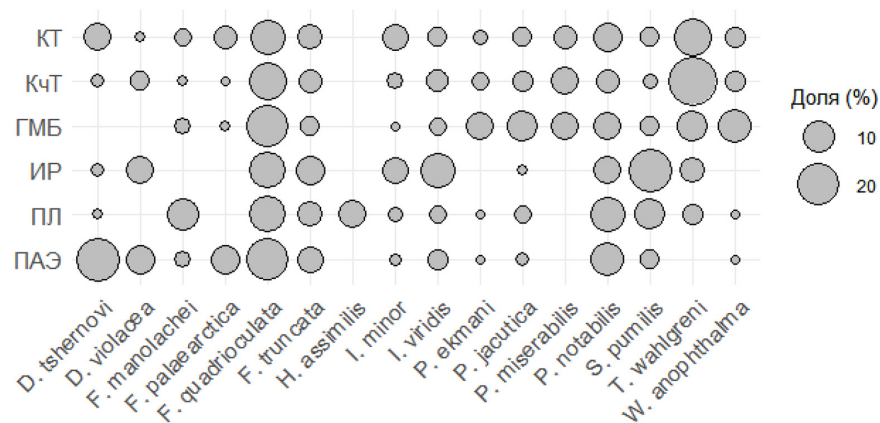


Рис. 4. Пузырчатая диаграмма относительного обилия (%) отдельных видов коллембол в различных типах тундровых биотопов. Показаны доминирующие виды (относительное обилие достигает 5 %, по крайней мере в одном из биотопов). Размер окружности указывает на величину относительного обилия вида. Обозначения растительных ассоциаций указаны в табл. 1

Fig. 4. Bubble plot of relative abundance (%) of collembola species in different tundra habitat types. Dominant species (relative abundance attains 5 % in at least one habitat) are shown. The circle size indicates the relative abundance of the taxon. Designations of plant associations are given in Table 1

ется доля жуков и их личинок, а также дождевых червей. Доля последних также несколько выше в ивняках разнотравных и составляет около 10 %. В постагрогенных экосистемах возрастает обилие стафилинид (до 20 %) и жужелиц (до 10 %), личинок Homoptera. Многоножки наибольшего обилия достигают в кустарниковых тундрах. Остальные таксоны являются малочисленными и редкими. Оценка структуры доминирования таксонов макрофауны по данным ручной разборки и эклекторной выгонки не выявила существенных различий (рис. 5А и 5Б). При любом методе учета доминантными таксонами являются двукрылые и пауки. Однако отмечено небольшое смещение доли тех или иных таксонов, а в отдельных случаях их полное отсутствие либо появление новых таксонов в числе групп с долей больше 10 %. Так при ручном разборе проб в числе таких таксонов появляются моллюски, доля которых в постагрогенных экосистемах составляет около 20 %, и личинки листоедов (до 10 %) в кустар-

никовых тундрах (рис. 5А). На болотах отмечены только представители двукрылых. При эклекторной выгонке (рис. 5Б) увеличивается доля стафилинид практически на всех участках, но отмечается снижение доли жужелиц. В болотных комплексах число регистрируемых таксонов увеличивается до четырех. Все эти изменения связаны, как правило, с размерами животных (более крупные особи не могут пройти через сетку воронки эклектора), либо с размерами проб (более активные беспозвоночные реже отлавливаются маленькими пробами).

Обсуждение

Полученные данные не позволяют однозначно утверждать, что Большеземельская тундра резко выделяется по составу и структуре почвенных беспозвоночных среди других районов Севера со сходной растительностью и условиями. Напротив, наблюдается значительное сходство. Комплексы доминирующих таксонов нематод и коллембол явля-

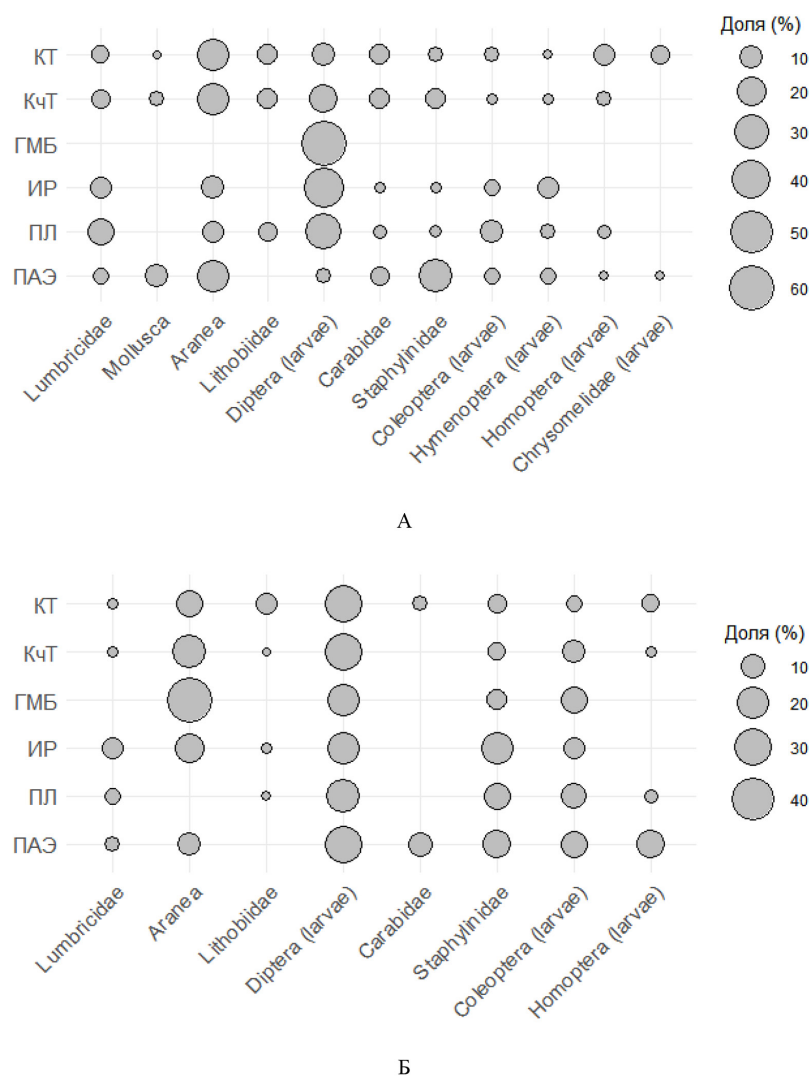


Рис. 5. Пузырчатая диаграмма относительного обилия (%) отдельных таксонов крупных почвенных беспозвоночных в различных типах тундровых биотопов. Размер окружности указывает на величину относительного обилия таксона. (А) – ручной разбор; (Б) – электорная экстракция. Обозначения растительных ассоциаций указаны в табл. 1

Fig. 5. Bubble plot of relative abundance (%) of individual taxa of large soil invertebrates in different types of tundra biotopes. The circle size indicates the relative abundance of the taxon. (A) – manual sorting; (Б) – funnel extraction. Designations of plant associations are given in Table 1

ются типичными и широко распространенными как для тундровых, так и для бореальных экосистем. Несмотря на то что родовая насыщенность нематод (6–11 родов на пробу) оказалась ниже, чем в таежной зоне, где она составила 9–15 родов на пробу (Kudrin et al., 2015; Butenko et al., 2017), для всех рассмотренных растительных ассоциаций характерно высо-

кое относительное обилие родов *Acrobeloides*, *Eudorylaimus* и *Plectus*, что свойственно как тундровым (Мигунова и др., 2024), так и бореальным местообитаниям (Kudrin et al., 2021). Дифференциация же сообществ обусловливается локальными экологическими условиями и трофическими связями: например, доминирование хищных и политрофных форм

(*Actinolaimus*, *Mylnochulus*, *Aporcelaimellus*) в ивняках, равно как и повышенное относительное обилие фитотрофных нематод (*Heterodera*, *Tylenchorhynchus*) в кустарниковых тундрах и постагрогенных экосистемах. Среди коллембол отмечена политопность массовых видов, что является характерной чертой тундровых районов Палеарктики (Бабенко, 2012, 2013, 2017; Бабенко, Антипова, 2022). Как показали предыдущие исследования (Бабенко, 2012), такая схожесть, скорее всего, является общей закономерностью, связанной с умеренной экстремальностью условий тундр и их относительной «оптимальностью» как для гипоарктических, так и для бореальных видов.

Однако по некоторым количественным показателям, в частности по видовой насыщенности и численности коллембол, изученные группировки оказываются несколько беднее, чем в аналогичных биотопах Кольского полуострова, Таймыра или Чукотки. Так, группировки коллембол в Большеземельской тундре относительно богаты видами (8–42), и, как правило, не сильно уступают по этому показателю лесным сообществам (14–41) Русской равнины (Кузнецова, 2005; Таскаева, 2009, 2021). Похожее число видов (21–49, 20–43, 17–36) отмечалось для Кольского п-ва (Бабенко, 2012), п-ва Ямал (Бабенко, Антипова, 2022) и восточной Чукотки (Бабенко, 2017). Соответствующие показатели для п-ва Таймыр достоверно выше – 22–56 видов (Бабенко, 2013). При более строгом подходе, т.е. при учете видовой насыщенности в однотипных растительных ассоциациях других субарктических районов Евразии, группировки ногохвосток обследуемого района немного выпадают из общего диапазона варьирования разнообразия, демонстрируя более низкие показатели. Например, число видов, зарегистрированных на одну пробу, в кустарнич-

ковых тундрах оказалось в 1,5–2 раза ниже, чем в других вышеупомянутых районах Палеарктики (Бабенко, Антипова, 2022). Такие обобщенные данные, с одной стороны, очень сильно зависят от числа и характера местобитаний, обследованных в том или ином районе, а с другой стороны, определяются численностью населения, которая в рассматриваемых нами тундрах не слишком высока и весьма изменчива. Для большинства обследованных растительных ассоциаций Большеземельской тундры численность составляет 15–54 тыс. экз./м², что несколько ниже таковой лесных сообществ Русской равнины, где она достигает 20–80 тыс. экз./м² (Кузнецова, 2005; Таскаева, 2009, 2021), и в 2–3 раза ниже, чем в субарктических районах Евразии (Taskaeva et al., 2020; Бабенко, Антипова, 2022). Полученные нами результаты не соответствуют данным глобального обзора распределения тундрового биота (Potapov et al., 2023) и выпадают из общего ряда. Однако ранее уже неоднократно отмечалось, что численность – это динамичный показатель, который зависит от ряда факторов (Кузнецова, 2005).

Сравнение полученных данных по макрофауне с результатами других исследований в тундровой зоне затруднено, поскольку существующие работы, как правило, посвящены отдельным таксономическим группам (черви, жесткокрылые, пауки и др.). Кроме того, для сбора крупных почвенных беспозвоночных применяется несколько методик, что зачастую приводит к несопоставимым результатам. Так, почвенные пробы не всегда позволяют одинаково эффективно отлавливать крупных беспозвоночных из-за различий в размере, окраске, подвижности и локальном распространении, что приводит к большому числу «пустых» проб и снижает точность оценки численности и таксономического богатства (Lavelle et al., 2022). В то же

время экстракция с помощью эклекторов, наоборот, ведет к увеличению численности на порядок отдельных групп почвенных беспозвоночных (например, дождевых червей) (Макарова, Колесникова, 2019). Об этом свидетельствуют и полученные нами результаты. Некоторые таксоны фиксируются только при ручном разборе проб, другие, как правило, наиболее мелких размеров (например, личиночные стадии или некоторые представители сем. Staphylinidae) лишь при эклекторной выгонке. При этом показатели численности возрастают в 10 и более раз, что дает весьма спорные и практически несопоставимые результаты. Стоит также отметить, что в работе приведены данные при выгонке проб на микроатропод, размер которых априори увеличивает показатель численности и обуславливает отсутствие крупных представителей макрофауны (например, жуужелиц). Таким образом, для выявления более полного таксономического состава макрофауны необходимо применять несколько методов сбора материала, в том числе и довыгонку проб после ручной разборки. Тем не менее отмеченное преобладание двукрылых (около 60 % от общего обилия энтомофауны) в сообществах почвенной макрофауны является характерной чертой тундровых ландшафтов (Чернов и др., 2014). Пауки также являются одной из самых успешных групп в тундре благодаря своей высокой экологической пластичности, при этом не зависят в своем распространении от растительности или наличия особых субстратов (Нехаева, 2018). Среди жесткокрылых наибольший адаптивный успех имеют пять семейств: Carabidae, Staphylinidae, Dytiscidae, Chrysomalidae и Curculionidae (Чернов и др., 2014), зарегистрированные и в наших сборах. Фауна многоножек и дождевых червей тундровых экосистем обеднена, что обусловлено суровыми климатическими условиями

и преобладанием кислых почв с низким содержанием кальция и согласуется с данными литературы (Zenkova, 2016; Макарова, Колесникова, 2019).

Результаты аналогичного исследования (Колесникова, Конакова, 2019), проведенного в таежной зоне, показали, что в бореальных лесах, в отличие от тундр, наблюдаются более выраженные отличия в соотношении основных таксономических групп в зависимости от типа леса. В лесных биотопах доминируют типичные лесные представители – многоножки и пауки, а жуужелицы и стафилиниды входят в число доминантов лишь в сосновых лесах. Высокие показатели численности и таксономического богатства макрофауны характерны для типичных зеленомошных лесов и зональных тундр. В средней тайге на полях с многолетними травами, аналогично с ПАЭ, отмечаются высокие показатели численности макрофауны с преобладанием дождевых червей и жесткокрылых (Акулова, 2005). Однако в умеренных и тропических широтах численность макрофауны снижается при сельскохозяйственном воздействии (Lavelle et al., 2022). В целом практически все таксоны (по крайней мере, в единичных экземплярах) встречаются повсеместно в тундровой зоне, а доминантные группы охватывают широкий спектр географических и экологических условий. Таким образом, почвенная фауна Большеземельской тундры является типичной, но в некоторых аспектах обедненной, что, вероятно, связано с локальными климатическими или эдафическими условиями.

Наши результаты демонстрируют важную роль растительности в определении разнообразия, численности и структуры доминирования почвенных беспозвоночных в тундровой зоне. Статистически значимые различия между сообществами всех трех групп животных в разных растительных ассоциациях свидетельствуют о сильном влия-

нии фактора фитоценоза. Так, максимальные значения численности нематод приурочены к кустарниковым тундрам, что соответствует глобальным данным по тундровому биому (5196 экз./100 г; van den Hoogen et al., 2019), коллембол – к грядово-мочажинным комплексам и кустарничковым тундрам, макрофауны – к ПАЭ, ГМБ и ивнякам разнотравным. Более того, дифференциация сообществ обусловлена разным составом доминантов: например, среди нематод в ивняках разнотравных преобладают представители рода *Actinolaimus*, а в постагrogenных экосистемах – *Acrobeloides*. Среди коллембол в кустарниковых и кустарничковых тундрах доминирует *Tetracanthella wahlgreni*, в ивняках разнотравных – *Sphaeridia pumilis*, в ПАЭ – *Desoria tshernovi*. Несмотря на то что доминирующими группами среди почвенной макрофауны во всех растительных сообществах являются личинки двукрылых и пауки, в пойменных фитоценозах и постагrogenных участках высокого уровня обилия достигают Staphylinidae. Растительность, по-видимому, создает специфический микроклимат, определяет количество и качество органического вещества, формируя тем самым уникальные условия для развития определенных таксонов.

Зональные биотопы (кустарниковые и кустарничковые тундры) подтвердили свою роль как ключевой компонент, поддерживающий высокое разнообразие и численность всех групп почвенной фауны. Именно в этих биотопах зарегистрированы максимальные или близкие к максимальным значения таксономического богатства нематод, коллембол и макрофауны. В противоположность этому, интразональные сообщества (пойменные луга и ивняки разнотравные) не показали ожидаемо высокого разнообразия и численности. Гипотеза об эффекте «коридора», который мог бы обогатить их фауну за счет

видов-иммигрантов, не нашла подтверждения для коллембол и макрофауны, показатели которых здесь были минимальными. Однако для нематод была обнаружена другая закономерность: хотя их общая численность в пойменных лугах и ивняках разнотравных была низкой, структура сообществ кардинально отличалась от зональных типов за счет доминирования специфических родов. Таким образом, интразональные биотопы могут играть важную роль в поддержании β -разнообразия, обеспечивая существование уникальных комбинаций таксонов.

Наше исследование наглядно демонстрирует, что роль одного и того же фитоценоза в поддержании разнообразия почвенной фауны неодинакова для различных групп. Например, в постагrogenных экосистемах обнаружены высокая численность и максимальное родовое богатство нематод (41 род). Для макрофауны ПАЭ также демонстрируют пиковые значения таксономической насыщенности и численности. В то же время для коллембол данный тип биотопа оказался одним из самых бедных и малочисленных местообитаний. Это указывает на то, что при оценке значимости экосистем необходим группоспецифичный подход, и обобщения для всей «почвенной фауны» могут быть некорректны.

Результаты работы указывают на высокую экологическую ценность постагrogenных экосистем. История их использования (распашка, высеивание трав, внесение удобрений) создала уникальные для тундровой зоны условия, которые положительно сказались на разнообразии и численности, по крайней мере, нематод и макрофауны. По всей видимости, определенные типы антропогенной деятельности в Арктике могут не только деградировать, но и формировать новые, высокопродуктивные почвенные экосистемы, становясь очагами локального биоразнообразия.

Заключение

Таким образом, сообщества почвенных беспозвоночных Большеземельской тундры, будучи в целом типичными для Севера, демонстрируют сложную и неоднозначную картину распределения. Их структура детерминирована в первую очередь растительностью, причем вклад различных фитоценозов в поддержание регионального разнообразия принципиально различен для нематод, коллембол и макрофауны. Исследование показывает, что на стадии длительного (свыше

30 лет) восстановления после определенных видов агрогенного воздействия формируются почвенные сообщества, которые по показателям разнообразия могут превосходить исходные ненарушенные тундровые биотопы. Это свидетельствует о высоком восстановительном потенциале тундровых экосистем и указывает на то, что долгосрочные последствия антропогенных воздействий являются сложными и неоднозначными, включая не только деградацию, но и возможность формирования сообществ с новыми свойствами.

Список литературы / References

- Акулова Л. И. (2005) *Животное население (мезофауна) почв среднетаежных луговых экосистем европейского северо-востока России. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Сыктывкар, 22 с. [Akulova L. I. (2005) *Soil animal populations (mesofauna) in middle taiga meadow ecosystems of the European Northeast of Russia. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Syktyvkar, 22 p. (in Russian)]
- Бабенко А. Б. (2012) Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова. *Зоологический журнал*, 91(4): 411–427 [Babenko A. B. (2012) Springtails (Hexapoda, Collembola) of tundra landscapes of the Kola Peninsula. *Entomological Review*, 92(5): 497–515]
- Бабенко А. Б. (2013) «Коллемболы западного Таймыра»: сорок лет спустя. *Зоологический журнал*, 92(4): 428–444 [Babenko A. B. (2013) “Collembola of the Western Taimyr:” forty years later. *Entomological Review*, 93(6): 737–754]
- Бабенко А. Б. (2017) Ногохвостки (Collembola) восточной Чукотки: особенности фауны и населения. *Зоологический журнал*, 96(10): 1141–1164 [Babenko A. B. (2017) Springtails (Collembola) of eastern Chukotka: characteristics of the fauna and species assemblages. *Entomological Review*, 97(7): 870–892]
- Бабенко А. Б., Антипова М. Д. (2022) Особенности фауны и населения ногохвосток (Hexapoda, Collembola) восточного Ямала. *Зоологический журнал*, 101(7): 736–753 [Babenko A. B., Antipova M. D. (2022) Peculiarities of the collembolan fauna and assemblages (Hexapoda, Collembola) of Eastern Yamal. *Entomological Review*, 102(5): 639–657]
- Гагарин В. Г. (1993) *Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран*. СПб., Гидрометеиздат, 352 с. [Gagarin V. G. (1993) *Free-living nematodes in freshwater bodies of Russia and neighboring countries*. St.-Peterburg, Gidrometeoizdat, 352 p. (in Russian)]
- Гиляров М. С. (1980) *Биогеоценология и агроценология*. Пушино, Научный центр биологических исследований АН СССР, 16 с. [Gilyarov M. S. (1980) *Biogeocenology and agroecology*. Pushchino, Scientific Center for Biological Research, USSR Academy of Sciences, 16 p. (in Russian)]
- Городков Б. Н. (1935) *Растительность тундровой зоны СССР*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 142 с. [Gorodkov B. N. (1935) *Vegetation of the tundra zone of the USSR*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of USSR, 142 p. (in Russian)]

Горячкин С.В., Гиличинский Д.А., Губин С.В., Лаптева Е.М., Лупачев А.В., Федоров-Давыдов Д. Г., Заовская Э.П., Мажитова Г.Г., Мергелов Н.С., Виноградова Ю.А., Мелехина Е.Н., Таскаева А.А. (2011) Состояние арктических и субарктических почв на период Международного полярного года. *Полярная криосфера и воды суши*. Котляков В.М. (ред.) Москва, Paulsen, с. 193–217 [Goryachkin S. V., Gilichinskii D. A., Gubin S. V., Lapteva E. M., Lupachev A. V., Fedorov-Davidov D. G., Zazovskaya E. P., Mazhitova G. G., Mergelov N. S., Vinogradova Yu. A., Melekhina E. N., Taskaeva A. A. (2011) The condition of arctic and subarctic soils within the International Polar Year. *Polar Cryosphere and Inland Waters*. Kotlyakov V. M. (Ed.) Moscow, Paulsen, p. 193–217 (in Russian)]

Дедов А.А. (2006) *Растительность Малоземельской и Тиманской тундр*. Сыктывкар, 160 с. [Dedov A. A. (2006) *Vegetation of the Malozemelskaya and Timanskaya tundra*. Syktyvkar, 160 p. (in Russian)]

Колесникова А.А., Долгин М.М., Акулова Л.И. (2023) Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*, 1: 19–36 [Kolesnikova A. A., Dolgin M. M., Akulova L. I. (2023) Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Komi Republic. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* [Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 1: 19–36 (in Russian)]

Колесникова А.А., Долгин М.М., Конакова Т.Н. (2017) *Жужелицы (Coleoptera, Carabidae). Фауна европейского северо-востока России, том VIII*. Сыктывкар, ИБ Коми НЦ УрО РАН, 340 с. [Kolesnikova A. A., Dolgin M. M., Konakova T. N. (2017) *Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae). Fauna of the European Northeast of Russia, Volume 8*. Syktyvkar, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 340 p. (in Russian)]

Колесникова А.А., Конакова Т.Н. (2019) Почвенная мезофауна бореальных лесов европейского северо-востока России. *Евразийский энтомологический журнал*, 18(5): 312–319 [Kolesnikova A. A., Konakova T. N. (2019) Soil macrofauna of the boreal forests in the north-eastern part of European Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 18(5): 312–319 (in Russian)]

Конакова Т.Н., Колесникова А.А., Таскаева А.А., Накул Г.Л. (2017) Разнообразие почвенных беспозвоночных бассейна р. Чёрная (Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ). *Евразийский энтомологический журнал*, 16(1): 88–98 [Konakova T. N., Kolesnikova A. A., Taskaeva A. A., Nakul G. L. (2017) Diversity of soil invertebrates in ecosystems of the Chernaya river basin, the Bolshezemelskaya Tundra, Nenetskiy Avtonomnyi Okrug, Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 16(1): 88–98 (in Russian)]

Кудрин А.А., Конакова Т.Н., Таскаева А.А. (2019) Сообщества почвенных нематод различных тундровых фитоценозов, отличающихся степенью развития кустарникового яруса. *Экология*, 6: 419–428 [Kudrin A. A., Konakova T. N., Taskaeva A. A. (2019) Communities of soil Nematodes of various tundra phytocenoses differing in the development level of the shrub layer. *Russian Journal of Ecology*, 50(6): 526–534]

Кузнецова Н.А. (2005) *Организация сообществ почвообитающих коллембол*. Москва, ГНО Прометей, 244 с. [Kuznetsova N. A. (2005) *Organization of soil-dwelling Collembola communities*. Moscow, Prometei, 244 p. (in Russian)]

Макарова О. Л., Колесникова А. А. (2019) Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, 5: 466–477 [Makarova O. L., Kolesnikova A. A. (2019) Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the tundra of Eastern Europe. *Biology Bulletin*, 46(5): 438–449]

Мажитова Г. Г. (2008) Температурные режимы почв в зоне несплошной многолетней мерзлоты европейского северо-востока России. *Почвоведение*, 1: 54–67 [Mazhitova G. G. (2008) Soil temperature regimes in the discontinuous permafrost zone in the east European Russian arctic. *Eurasian Soil Science*, 41(1): 48–62]

Мигунова В. Д., Таболин С. Б., Рыбалов Л. Б. (2024) Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод Южной Чукотки. *Почвоведение*, 8: 1102–1113 [Migunova V. D., Tabolin S. B., Rybalov L. B. (2024) Ecological structure of soil nematode communities of southern Chukotka. *Eurasian Soil Science*, 57(8): 1343–1352]

Нехаева А. А. (2018) Фауна и население пауков (Arachnida, Aranei) Кольского полуострова. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Москва, 23 с. [Nekhaeva A. A. (2018) *Fauna and population of spiders (Arachnida, Aranei) on the Kola Peninsula. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Moscow, 23 p. (in Russian)]

Потапов М. Б., Кузнецова Н. А. (2011) Методы исследования сообществ микроартропод. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 84 с. [Potapov M. B., Kuznetsova N. A. (2011) *Methods for studying microarthropod communities: a manual for students and postgraduates*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 84 p. (in Russian)]

Производительные силы Коми АССР. Том 3, Часть 1. Растительный мир (1954) Остроумов Н. А. (ред.) Москва, Ленинград, 378 с. [*Productive forces of the Komi ASSR. Vol. 3, Part 1. Flora* (1954) Ostroumov N. A. (Ed.) Moscow, Leningrad, 378 p. (in Russian)]

Растительность европейской части СССР (1980) Ленинград, Наука, 429 с. [*Vegetation of the European part of the USSR* (1980) Leningrad, Nauka, 429 p. (in Russian)]

Рожнов В. В., Лавриненко И. А., Разживин В. Ю., Макарова О. Л., Лавриненко О. В., Ануфриев В. В., Бабенко А. Б., Бизин М. С., Глазов П. М., Горячкин С. В., Колесникова А. А., Матвеева Н. В., Пестов С. В., Петровский В. В., Покровская О. Б., Танасевич А. В., Татаринов А. Г. (2019) Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия). *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 4(2): 1–28 [Rozhnov V. V., Lavrinenko I. A., Razzhivin V. Yu., Makarova O. L., Lavrinenko O. V., Anufriev V. V., Babenko A. B., Bizin M. S., Glazov P. M., Goryachkin S. V., Kolesnikova A. A., Matveyeva N. V., Pestov S. V., Petrovskii V. V., Pokrovskaya O. B., Tanasevich A. V., Tatarinov A. G. (2019) Biodiversity revision of a large arctic region as a basis for its monitoring and protection under conditions of active economic development (Nenetsky Autonomous Okrug, Russia). *Nature Conservation Research*, 4(2): 1–28 (in Russian)]

Русанова Г. В. (2010) Полигенез и эволюция почв Субарктического сектора (на примере Большеземельской тундры). Спб., Наука, 166 с. [Rusanova G. V. (2010) *Polygenesis and evolution of soils of the Subarctic sector: a case study of the Bolshezemelskaya Tundra*. Saint Petersburg, Nauka, 166 p. (in Russian)]

Таскаева А. А. (2009) Коллемболы (Collembola) пойменных сообществ таежной зоны Республики Коми. *Зоологический журнал*, 88(9): 1055–1063 [Taskaeva A. A. (2009) Springtail

(Collembola) communities in floodplains of the taiga zone of the Komi Republic. *Entomological Review*, 89(8): 965–974]

Таскаева А. А. (2021) Сообщества коллембол (Hexapoda, Collembola) хвойных лесов в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства. *Сибирский экологический журнал*, 28(6): 767–782 [Taskaeva A. A. (2021) Collembola communities (Hexapoda, Collembola) of coniferous forests in the zone of influence of pulp and paper industry. *Contemporary Problems of Ecology*, 14(6): 651–664]

Таскаева А. А., Колесникова А. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. (2017) Зооэдафон восточно-европейских тундр. *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 4: 15–24 [Taskaeva A. A., Kolesnikova A. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. (2017) Zooedaphon of the East-European tundra. *Proceedings of the Komi Science Centre UB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 4: 15–24 (in Russian)]

Таскаева А. А., Конакова Т. Н., Новаковский А. Б. (2023) Структура разнообразия коллембол южных тундр в разных масштабах исследования. *Принципы экологии*, 3: 51–64 [Taskaeva A. A., Konakova T. N., Novakovsky A. B. (2023) The structure of the springtail diversity in the southern tundra at different scales of study. *Principles of the Ecology* [Printsipy ekologii], 3: 51–64 (in Russian)]

Таскаева А. А., Кудрин А. А., Конакова Т. Н., Колесникова А. А. (2015) Разнообразие почвенных беспозвоночных окрестностей Падимейских озер (Большеземельская тундра). *Евразийский энтомологический журнал*, 14(5): 480–488 [Taskaeva A. A., Kudrin A. A., Konakova T. N., Kolesnikova A. A. (2015) Diversity of soil invertebrates in ecosystems near the Padimeyskie lakes in the Bolshezemelskaya Tundra region of Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 14(5): 480–488 (in Russian)]

Таскаева А. А., Мандрик Е. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. (2019) Характеристика сообществ микроартропод постагрогенных и естественных тундровых почв европейского северо-востока России. *Почвоведение*, 6: 711–721 [Taskaeva A. A., Mandrik E. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. (2019) Characteristics of the microarthropod communities in postagrogenic and tundra soils of the European Northeast of Russia. *Eurasian Soil Science*, 52(6): 661–670]

Таскаева А. А., Филиппов Н. И., Дитц А. А. (2024) Локальные фауны ногохвосток (Hexapoda: Collembola) экосистем лесотундры европейского Севера России на примере бассейнов рек Сула и Большая Роговая. *Евразийский энтомологический журнал*, 23(3): 119–127 [Taskaeva A. A., Filippov N. I., Ditts A. A. (2024) Local fauna of springtails (Hexapoda: Collembola) of forest-tundra ecosystems of the European North of Russia on example of the basins of the Sula and Bolshaya Rogovaya rivers. *Euroasian Entomological Journal* [Evraziatskii entomologicheskii zhurnal], 23(3): 119–127 (in Russian)]

Хантимер И. С. (1974) *Сельскохозяйственное освоение тундры*. Ленинград, Наука, 227 с. [Khantimer I. S. (1974) *Tundra agriculture development*. Leningrad, Nauka, 227 p. (in Russian)]

Чернов Ю. И., Макарова О. Л., Пенев Л. Д., Хрулева О. А. (2014) Отряд жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в фауне Арктики. Сообщение 1. Состав фауны. *Зоологический журнал*, 93(1): 7–44 [Chernov Y. I., Makarova O. L., Penev L. D., Khruleva O. A. (2014) Beetles (Insecta, Coleoptera) in the arctic fauna: communication 1. Faunal composition. *Entomological Review*, 94(4): 438–478]

Anthony M. A., Bender S. F., van der Heijden M. G. A. (2023) Enumerating soil biodiversity. *PNAS*, 120(33): e2304663120

- Babenko A. B., Potapov M. B., Taskaeva A. A. (2017) The collembolan fauna of the East European tundra. *Russian Entomological Journal*, 26(1): 1–30
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4): 365–377
- Biskaborn B. K., Smith S. L., Noetzli J., Matthes H., Vieira G., Streletskiy D. A., Schoeneich P., Romanovsky V. E., Lewkowicz A. G., Abramov A., Allard M., Boike J., Cable W. L., Christiansen H. H., Delaloye R., Diekmann B., Drozdov D., Etzelmüller B., Grosse G., Guglielmin M., Ingeman-Nielsen T., Isaksen K., Ishikawa M., Johansson M., Johannsson H., Joo A., Kaverin D., Kholodov A., Konstantinov P., Kröger T., Lambiel Ch., Lanckman J.-P., Luo D., Malkova G., Meiklejohn I., Moskalenko N., Oliva M., Phillips M., Ramos M., Sannel A. B. K., Sergeev D., Seybold C., Skryabin P., Vasiliev A., Wu Q., Yoshikawa K., Zheleznyak M., Lantuit H. (2019) Permafrost is warming at a global scale. *Nature Communications*, 10: 264
- Blankinship J. C., Niklaus P. A., Hungate B. A. (2011) A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 165(3): 553–565
- Brzeski M. W. (1998) *Nematodes of Tylenchina in Poland and temperate Europe*. Warsaw, Museum and Institute of Zoology of the Polish Academy of Sciences, 396 p.
- Butenko K. O., Gongalsky K. B., Korobushkin D. I., Ekschmitt K., Zaitsev A. S. (2017) Forest fires alter the trophic structure of soil nematode communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 109: 107–117
- Crowther T. W., van den Hoogen J., Wan J., Mayes M. A., Keiser A. D., Mo L., Averill C., Maynard D. S. (2019) The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365(6455): eaav0550
- Fjellberg A. (1998) *The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha. Fauna Entomologica Scandinavica, Volume 35*. Leiden, Brill, 184 p.
- Fjellberg A. (2007) *The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. Fauna Entomologica Scandinavica, Volume 42*. Leiden, Brill, 264 p.
- Gongalsky K. B. (2021) Soil macrofauna: study problems and perspectives. *Soil Biology and Biochemistry*, 159: 108281
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S. L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M. I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J. B. R., Maycock T. K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R., Zhou B. (Eds.) Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, Cambridge University Press, 2391 p.
- Jairajpuri M. S., Ahmad W. (1992) *Dorylaimida: free-living, predaceous and plant- parasitic Nematodes*. Leiden, E. J. Brill, 458 p.
- Kolesnikova A. A., Baturina M. A., Shadrin D. M., Konakova T. N., Taskaeva A. A. (2019) New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra. *ZooKeys*, 885: 15–25
- Konakova T. (2022) Large soil invertebrates of the Bolshezemelskaya Tundra (European North-East Russia). Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Sampling event dataset <https://www.gbif.org/dataset/80c15676-ac8b-4959-a727-4051c504ab2d>
- Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A. (2022) Soil invertebrate occurrences in European North-East of Russia. Version 1.11. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of

the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. <https://www.gbif.org/dataset/a3f7d0d8-d9e1-42ae-b1f7-d1fc445b931d>

Kudrin A. A., Tsurikov S. M., Tiunov A. V. (2015) Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 86: 193–200

Kudrin A. A., Zuev A. G., Taskaeva A. A., Konakova T. N., Kolesnikova A. A., Gruzdev I. V., Gabov D. N., Yakovleva E. V., Tiunov A. V. (2021) Spruce girdling decreases abundance of fungivorous soil nematodes in a boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 155: 108184

Lavelle P., Mathieu J., Spain A., Brown G., Fragoso C., Lapied E., De Aquino A., Barois I., Barrios E., Barros M. E., Bedano J. C., Blanchart E., Caulfield M., Chagueza Y., Dai J., Decaëns T., Dominguez A., Dominguez Y., Feijoo A., Folgarait P., Fonte S. J., Gorosito N., Huerta E., Jimenez J. J., Kelly C., Loranger G., Marchão R., Marichal R., Praxedes C., Rodriguez L., Rousseau G., Rousseau L., Ruiz N., Sanabria C., Suarez J. C., Tondoh J. E., De Valença A., Vanek S. J., Vasquez J., Velasquez E., Webster E., Zhang C. (2022) Soil macroinvertebrate communities: a world-wide assessment. *Global Ecology and Biogeography*, 31(7): 1261–1276

Lavrinenko O. V., Tyusov G. A., Petrovsky V. V. (2022) Impact of climate warming on floristic diversity of the East European tundra. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 13(1): 35–48

Melekhina E. N. (2020) Analysis of oribatid fauna of the East European tundra with first reported data of Subpolar Urals. *Diversity*, 12(6): 235

Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Levesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Siegwart Collier L., Weijers S., Rozema J., Rayback S. A., Schmidt N. M., Schaepman-Strub G., Wipf S., Rixen C., Menard C. B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H. E., Hik D. S. (2011) Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4): 045509

Potapov M. (2001) *Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 3. Isotomidae*. Görlitz, 601 p.

Potapov A. M., Sun X., Barnes A. D., Briones M. J., Brown G. G., Cameron E. K., Chang C.-H., Cortet J., Eisenhauer N., Franco A. L. C., Fujii S., Geisen S., Gongalsky K. B., Guerra C., Haimi J., Handa I. T., Janion-Scheepers C., Karaban K., Lindo Z., Mathieu J., Moreno M. L., Murvanidze M., Nielsen U. N., Scheu S., Schmidt O., Schneider C., Seeber J., Tsiafouli M. A., Tuma J., Tiunov A. V., Zaitsev A. S., Ashwood F., Callaham M., Wall D. H. (2022) Global monitoring of soil animal communities using a common methodology. *Soil Organisms*, 94(1): 55–68

Potapov A. M., Guerra C. A., van den Hoogen J., Babenko A., Bellini B. C., Berg M. P., Chown S. L., Deharveng L., Kováč L., Kuznetsova N. A., Ponge J. F., Potapov M. B., Russell D. J., Alexandre D., Alatalo J. M., Arbea J. I., Bandyopadhyaya I., Bernava V., Bokhorst S., Bolger T., Castaño-Meneses G., Chauvat M., Chen T. W., Chomel M., Classen A. T., Cortet J., Čuchta P., de la Pedrosa A. M., Ferreira S. S. D., Fiera C., Filser J., Franken O., Fujii S., Gagnon Koudji E., Gao M., Gendreau-Berthiaume B., Gomez-Pamies D. F., Greve M., Handa I. T., Heiniger C., Holmstrup M., Homet P., Ivask M., Janion-Scheepers C., Jochum M., Joimel S., Jorge B. C. S., Jucevica E., Ferlian O., de Oliveira Filho L. C. I., Klauber-Filho O., Baretta D., Krab E. J., Kuu A., de Lima E. C. A., Lin D., Lindo Z., Liu A., Lu J. Z., Luciañez M. J., Marx M. T., McCary M. A., Minor M. A., Nakamori T., Negri I., Ochoa-Hueso R., Palacios-Vargas J. G., Pollierer M. M., Querner P., Raschmanová N., Rashid M. I., Raymond-Léonard L. J., Rousseau L.,

Saifutdinov R.A., Salmon S., Sayer E.J., Scheunemann N., Scholz C., Seeber J., Shveenkova Y.B., Stebaeva S.K., Sterzynska M., Sun X., Susanti W.I., Taskaeva A.A., Thakur M.P., Tsiafouli M.A., Turnbull M.S., Twala M.N., Uvarov A.V., Venier L.A., Widenfalk L.A., Winck B.R., Winkler D., Wu D., Xie Z., Yin R., Zeppelini D., Crowther T.W., Eisenhauer N., Scheu S. (2023) Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails. *Nature Communications*, 14: 674

R Core Team (2025) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Sturm M., McFadden J. P., Liston G.E., Chapin F.S., Racine Ch. H., Holmgren J. (2001) Snow-shrub interactions in arctic tundra: a hypothesis with climatic implications. *Journal of Climate*, 14(3): 336–344

Tanasevitch A.V., Koponen S. (2006) Spiders (Aranei) of the southern tundra in the Russian Plain. *Arthropoda Selecta*, 15(4): 295–345

Taskaeva A.A., Kolesnikova A.A., Nakul G.L. (2020) Springtails (Hexapoda, Collembola) of some plant communities of the Pechora Delta. *Russian Entomological Journal*, 29(4): 343–349

van den Hoogen J., Geisen S., Routh D., Ferris H., Traunspurger W., Wardle D.A., de Goede R.G. M., Adams B.J., Ahmad W., Andriuzzi W.S., Bardgett R.D., Bonkowski M., Campos-Herrera R., Cares J.E., Caruso T., de Brito Caixeta L., Chen X., Costa S.R., Creamer R., da Cunha Castro J.M., Dam M., Djigal D., Escuer M., Griffiths B.S., Gutiérrez C., Hohberg K., Kalinkina D., Kardol P., Kergunteuil A., Korthals G., Krashevskaya V., Kudrin A.A., Li Q., Liang W., Magilton M., Marais M., Rodríguez Martín J.A., Matveeva E., Mayad E.H., Mulder C., Mullin P., Neilson R., Nguyen T.A. D., Nielsen U.N., Okada H., Palomares Rius J.E., Pan K., Peneva V., Pellissier L., da Silva J.C. P., Pitteloud C., Powers T.O., Powers K., Quist C.W., Rasmann S., Sánchez Moreno S., Scheu S., Setälä H., Sushchuk A., Tiunov A. V., Trap J., van der Putten W., Vestergård M., Villenave C., Waeyenberge L., Wall D.H., Wilschut R., Wright D.G., Yang J., Crowther T.W. (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768): 194–198

Zenkova I. V. (2016) Myriapods (Myriapoda) occurring on plains and in mountain ecosystems on the Kola Peninsula (Russia). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 80(1): 87–99

EDN: YLITEP

УДК 595.789: 591.15 (470.1)

Haplotypic Diversity in Hypoarctic Populations of *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) (Lepidoptera, Lycaenidae)

Oksana I. Kulakova*,
Dmitry M. Shadrin and Andrey G. Tatarinov
*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 04.09.2026, accepted 30.09.2026

Abstract. Novel data on haplotypic diversity in natural populations of *Polyommatus eros* in the Polar Urals and the Putorana plateau, where the northern boundary of the species' distribution is located, have been obtained. A comparative analysis of all available data from the gene bank for the studied species was carried out, revealing a total of 22 haplotypes. Approximately 70 % of the studied material belongs to the H1 haplotype, which absolutely prevails in the samples from the northern periphery of the species' range. This indicates a high level of genetic similarity and subspecific identity among the hypoarctic populations of *P. eros*, despite their wide distribution and geographical isolation.

Keywords: *Polyommatus eros*, Polar Ural, Putorana Plateau, haplotypes, COI

Acknowledgements. This work was carried out at the Institute of Biology of Komi Science Centre UB RAS within the framework of the State Assignment on the topic “Patterns of formation, spatial-structural organisation and dynamics of the fauna and animal populations of the European Northeast of Russia and adjacent Arctic and boreal territories under changing environmental conditions” (State Registration No. 125013101229–9).

Citation: Kulakova O. I., Shadrin D. M., Tatarinov A. G. Haplotypic diversity in hypoarctic populations of *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) (Lepidoptera, Lycaenidae). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 473–486. EDN: YLITEP



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kulakova@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-9926-1141 (Kulakova O.); 0000-0003-4365-0145 (Shadrin D.); 0000-0002-9990-395X (Tatarinov A.)

**Гаплотипическое разнообразие
гипоарктических популяций голубянки
Polyommatus eros (Ochsenheimer, 1808)
(Lepidoptera, Lycaenidae)**

О. И. Кулакова, Д. М. Шадрин, А. Г. Татаринцов
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар

Аннотация. Получены первые сведения о гаплотипическом разнообразии в природных популяциях голубянки *Polyommatus eros* на Полярном Урале и плато Путорана, где проходит северная граница распространения вида. Проведен сравнительный анализ всех имеющихся данных из Генбанка по исследуемому виду, всего выявлено 22 гаплотипа. Около 70 % изученного материала принадлежит к гаплотипу H1, который абсолютно преобладает в выборках с северной периферии видового ареала. Это свидетельствует о высоком уровне генетического сходства и подвидовой идентичности гипоарктических популяций голубянки *P. eros*, несмотря на их обширное распространение и географическую изолированность.

Ключевые слова: голубянка *Polyommatus eros*, Полярный Урал, плато Путорана, гаплотипы, COI.

Благодарности. Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды», гос. рег. № 125013101229–9.

Цитирование: Кулакова О. И., Шадрин Д. М., Татаринцов А. Г. Гаплотипическое разнообразие гипоарктических популяций голубянки *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) (Lepidoptera, Lycaenidae) // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 473–486. EDN: YLITEP

Введение

Голубянка *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) – трансевразийский гипоаркто-температно-монтанный вид, ареал которого сильно фрагментирован. В Западной и Центральной Европе она имеет преимущественно монтанное (горное) распределение в Пиренеях, горах Центрального Французского массива, Альпах, Апеннинах и на Балканах. Географические изоляты существуют на северо-западе, северо-

востоке и юго-востоке Малой Азии, на севере Иранского нагорья, в осевой части Большого Кавказа, а также на Приполярном и Полярном Урале. В Азии эта голубянка распространена на севере Центральной Сибири, в Забайкалье, Центральной Якутии и Северо-Восточной Сибири, на севере Дальнего Востока до Магаданской области и Камчатского края включительно.

Фрагментированное распространение и некоторые отличия в крыловом рисунке, раз-

мерных характеристиках и структуре гениталий у особей изолированных популяционных группировок *P. eros* послужили основанием для описания исследователями более десятка таксонов видовой группы, ранг, валидность и география которых в разное время трактовались по-разному (Balint, Johnson, 1997; Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Страдомский, 2005; Корб, Большаков, 2011; Kudrna et al., 2011; Tshikolovets, 2011; Дубатовол и др., 2019; и др.). Применение молекулярно-генетических методов позволило скорректировать таксономию голубянок группы *P. eros* (Водолажский, Страдомский, 2008а, б; Водолажский и др., 2009; Wiemers et al., 2010). Так, комбинированный анализ несцепленных митохондриальных и ядерных маркеров ДНК исключил видовую самостоятельность таксонов *boisduvalii* Herrich-Schäffer, 1844 и *erotides* Staudinger, 1892, переподчинив их до ранга подвидов *P. eros* (Водолажский и др., 2009). Таким образом, ареал данного вида значительно увеличился за счет крупного фрагмента на юго-западе и юге Восточно-Европейской равнины и Южном Урале, где распространен подвид *P. eros boisduvalii*, и территории, протяженной от юга Западной Сибири до южного Забайкалья включительно (ареал подвида *P. eros erotides*).

Гипоарктические популяции *P. eros* исследователи относили к трем таксонам: *kamtshadalis* Sheljuzhko, 1933 (т.м. “Ostküste von Kamtschanka, Ust-Kamtchatsk”), *extremiorientalis* Kurentzov, 1970 (т.м. “распространен от Верхоянского хребта до Колымского включительно”), *taimyrensis* Korshunov, 1982 (т.м. “среднее течение р. Рыбная”, южная часть плато Путорана) с присвоением им видового, полувидового и подвидового ранга (Коршунов, 2002; Gorbunov, Kosterin, 2003; Страдомский, 2005; Tshikolovets, 2011). Изучение последовательностей COI мтДНК

у экземпляров из географических точек, близких к типовым местонахождениям таксонов *kamtshadalis* и *extremiorientalis*, позволило рассматривать их в ранге подвигов *P. eros* (Водолажский, Страдомский, 2008б). На этом же основании географически изолированная полярноуральская популяция была отнесена к подвиду *P. eros taimyrensis* (Водолажский, Страдомский, 2008б), хотя материал с плато Путорана, откуда описан таксон *taimyrensis*, исследован не был. Несмотря на установленную высокую генетическую однородность, не до конца понятен уровень отношений и географическое разграничение между выделяемыми подвидами таксонами *P. eros taimyrensis*, *P. eros extremiorientalis* и *P. eros kamtshadalis*.

Благодаря развитию молекулярно-филогенетических методов исследования, накопленному материалу, стало возможным более адекватно решать спорные вопросы микросистематики чешуекрылых и реконструировать процессы становления современных ареалов видов, в том числе посредством изучения именно их гаплотипического разнообразия на основании последовательности COI мтДНК (Кулакова и др., 2022, 2024).

Надо отметить, что жизнеспособность популяций в процессе расселения видов или в условиях географической изоляции во многом определяется их генетическим разнообразием. В одних случаях снижение генетического разнообразия популяций сопровождается снижением их адаптационных возможностей к стрессовым воздействиям окружающей среды, особенно на периферии ареала. В других случаях известно, что у некоторых видов чешуекрылых популяции генетически не дифференцированы и могут относиться к одной гаплогруппе (генетической линии) или, наоборот, имеют свои уникальные гаплотипы на краю ареала (Кулакова и др., 2024). Таким

образом, исследования по выявлению, изучению гаплотипов и их разнообразия у видов чешуекрылых на границах распространения приобретают особую актуальность.

К сожалению, материалов по гаплотипическому разнообразию голубянки *P. eros* в литературе практически нет. Сведения о последовательностях, используемых в филогенетическом анализе, из других частей видового ареала, представленных в данной работе, в базах генетических данных малочисленны.

Цель данной работы – описать и проанализировать гаплотипическое разнообразие гипоарктических популяций голубянки *P. eros* с Полярного Урала и западной части плато Путорана и на этой основе с привлечением материалов из генетических баз данных и литературы попытаться решить вопросы их таксономии, номенклатуры и филогеографии.

Материалы и методы

Материалом для статьи послужили серии имаго голубянки *P. eros*, собранные А.Г. Татариновым в западной части плато Путорана (г. Талнах) в 2022 г. и на восточном макросклоне Полярного Урала (урочище Красный Камень) в 2023 г. В общей сложности к молекулярно-филогенетическому анализу были привлечены образцы 48 экз. имаго *P. eros* из этих двух выборок и дополнительно четыре экз. имаго голубянки *Polyommatus icarus*, собранные А.В. Мазеевой в Кировской области в 2022 г.

Все наши полученные последовательности (52 образца) исследуемых образцов депонированы в базу данных GenBank с присвоенными номерами (табл. 1). Дополнительно был проанализирован доступный материал по *P. eros* (54 образца), *Polyommatus eroides* (3 образца), *Polyommatus erotides* (Staudinger,

Таблица 1. Материал, использованный при изучении гаплотипического разнообразия голубянки группы *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808)

Table 1. Material examined in the study of haplotypic diversity within the *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) species group

Вид	Место сбора оригинального материала, данные Genbank	Номер образца в Genbank, (кол-во образцов)	Автор коллекции, в скобках идентификатор в коллекции
<i>P. eros</i>	Россия, Республика Коми, Полярный Урал	PX444946 – PX444958 (13)	Кулакова О.И. (Polar_Ural)
	Россия, Плато Путорана, г. Талнах	PX444959 – PX444993 (35)	Кулакова О.И. (Talnah)
	Италия	OQ181629 (1)	Peter Huemer (TLMF_Lep_33451)
		MN142902, MN140711 (2)	Emilio Balletto (RVcoll.14-E115, RVcoll.14-I097)
		MN142543 (1)	Stefano Scalercio (RVcoll.14-E117)
		MN142129, MN141391, MN138509, MN141082, MN140813, JN084685 (6)	Leonardo Dapporto (15-M250, RVcoll14A083, RVcoll14A084, 15-M856, 15-M837, RVcoll.07D815)

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Вид	Место сбора оригинального материала, данные Genbank	Номер образца в Genbank, (кол-во образцов)	Автор коллекции, в скобках идентификатор в коллекции
	Франция	MW503428 (1)	Dinca V. (RVcoll15J298)
		MN142350, MN143377 (2)	Roger Vila (RVcoll.10-C085, RVcoll.10-B865)
	Австрия	MW503394, MW501846 (2)	Dinca V. (RVcoll15I764, RVcoll15I269)
		MN144340, MN144993, MN144052, HM425868 (4)	Peter Huemer (TLMF Lep 05853, TLMF Lep 14357, TLMF Lep 05852, TLMF Lep 00381)
		MN141197 (1)	Benjamin Wiesmair (TLMF Lep 22176)
	Сербия	MW500112, MW501537 (2)	Dinca V. (RVcoll.14-F299, RVcoll.14-F306)
	Греция	MW502484, MW502960, MW502708, MW502673, MW500284, MW500012, MW502631, MW499988 (8)	Dinca V. (RVcoll.14-G453, RVcoll.14-G066, RVcoll.14-G085, RVcoll.14-F984, RVcoll.14-F975, RVcoll.14-G072, RVcoll.14-G103, RVcoll.14-F605)
	Швейцария	MW501084, MW500971, MW500386, JN084684 (4)	Dinca V. (RVcoll15G314, RVcoll15G864, RVcoll15H580, RVcoll.09X293)
		MN142638 (1)	Jurgen Couckuyt (RVcoll.14-V291)
		MK186698, MK186697 (2)	Schneider Karin (GBIFCH-BOL_LEPAA_0375, GBIFCH-BOL_LEPAA_0520)
	Россия, Магадан	GU244492 (1)	Martin Wiemers (RU02003)
	Болгария	MW502213, MW499539, MW499170, MW502276 (4)	Dinca V. (RVcoll.14-C790, RVcoll.14-C958, RVcoll10B401, RVcoll14O332)
	Украина	MW499205 (1)	E. Karolinskiy (RVcoll.14-V059)
		MW500627 (1)	Serhii Trotsenko (RVcoll.14-N424)
	Испания	GU676964 (1)	Munguira, Miguel L. (RVcoll.07-W164)
		GU676759, GU676758 (2)	Hernandez-Roldan, Juan (Vcoll.07-W200, RVcoll.07-W199)
		GU675794, GU675793, JN084686 (3)	Dinca V., Vila R. (RVcoll.08-R233, RVcoll.08-R232, RVcoll.07W163)
		GU676070, HM901446, HM901366 (3)	Vila R. (RVcoll.09-V828, RVcoll.09-V839, RVcoll.09-T064)

Таблица 1. Окончание

Table 1. Continued

Вид	Место сбора оригинального материала, данные Genbank	Номер образца в Genbank, (кол-во образцов)	Автор коллекции, в скобках идентификатор в коллекции
	Турция	AY557126 (1)	Martin Wiemers (MW99579)
<i>P. eroides</i>	Болгария	JN084683, JN084682 (2)	Dinca, V., Dapporto, L. and Vila, R. (RVcoll.09V961, RVcoll.07D671)
	Греция	AY556857 (1)	Wiemers, M. (JC00042)
<i>P. erotides</i>	Россия (Алтай)	FJ663988 (1)	Vladimir A. Lukhtanov (2005-LOWA-137)
	Казахстан	JX093470 (1)	Lukhtanov, V. (AD03B040)
<i>P. icarus</i>	Россия (Кировская область)	PX444994 – PX444997 (4)	Kulakova O.I. (Kirov region)
	Эстония	MW503533 (1)	Dinca V. (MM23820)

1892) (2 образца) и *P. icarus* (1 образец) из генетических баз.

Биологический материал – брюшко бабочки – фиксировали в очищенном 96 % этаноле. Выделение геномной ДНК из 52 образцов проводили с помощью ионообменной смолы Chelex-100 («Sigma-Aldrich», США). Образец помещали в 15 мкл 10 % раствора Chelex-100 и инкубировали в твердотельном термостате при температуре 55 °C в течение 30 минут при периодическом перемешивании. Далее в течение 10 минут инкубировали при температуре 99 °C. Выделенная ДНК хранилась при температуре –20 °C.

В качестве молекулярного маркера для анализа гаплотипического разнообразия был выбран стандартный ДНК-баркод (фрагмент гена *COI* длиной 658 п.н.). Для амплификации фрагмента *COI* использовались праймеры HCO2198 (5' TAAACTTCAG GTGACCAAAAAATCA 3') и LCO1490 (5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3') (Folmer et al., 1994). Амплификацию фрагмен-

та проводили в реакционной смеси объемом 50 мкл, содержащей 10 мкл ScreenMix («Евроген», Россия), 10 мкл каждого праймера (0,3 мкМ) («Евроген», Россия), 18,0 мкл ddH₂O («Ambion», США) и 2,0 мкл геномной ДНК (1–100 нг). Амплификацию проводили в термодинамическом цикле T-100 («Биорад», США) по следующей схеме: предварительная денатурация – 95 °C (5 мин); следующие пять циклов: денатурация – 90 °C (30 сек), отжиг – 45 °C (60 сек), элонгация – 72 °C (90 сек); затем 27 циклов: денатурация – 90 °C (30 сек), отжиг – 55 °C (45 сек), элонгация – 72 °C (60 сек) и финальная элонгация – 72 °C (2 мин). Продукты реакции амплификации разгонялись электрофорезом в 1,3 %-ном агарозном геле с 1х триацетатным буферным раствором с бромистым этидием и визуализировались при помощи трансиллюминатора UVT-1 (Биоком, Москва). Для очистки полученного ПЦР продукта использовался набор CleanUp Standart (Евроген, Россия). Концентрацию ДНК и ПЦР продуктов измеряли на флуориметре Qubit 3 (Invitrogen, США).

Секвенирование проводилось на базе центра коллективного пользования «Молекулярная биология» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН на приборе НАНОФОР 05 (Синтол, Россия) с использованием набора реагентов BigDye Terminator v. 3.1 (Invitrogen, США). Выравнивание нуклеотидных последовательностей с применением алгоритма ClustalW и построение филогенетического древа проводили в программе Mega X (Thompson et al., 1994; Kumar et al., 2018). Идентификация полученных последовательностей проводилась с использованием ресурсов GenBank, BLAST (NCBI, 2026) и BOLD Systems (BOLD Systems, 2026). Гаплотипическое (*hd*) разнообразие и число вариабельных (полиморфных) сайтов (*S*) оценивались с помощью программы DNAsp 6 (Rozas et al., 2017). Медианная сеть митохондриальных гаплотипов была построена в программе Network 10200 с использованием алгоритма Median Joining (Bandelt et al., 1999). Каждый гаплотип в медианной сети представлен кругом, и его размер пропорционален количеству образцов, показывающих его уникальную последовательность, таким образом, распространенные гаплотипы кажутся крупнее, а редкие – мельче (рис. 1). Гаплотипы изображены с использованием цветов, присвоенных каждой локальной фауне/стране, полученных после анализа основных координат (рис. 1).

Результаты и обсуждение

Для обеих анализируемых выборок имаго голубянки *P. eros* на общую длину (*L*) сравниваемых последовательностей 630 п.н. пришлось 22 вариабельных сайта. Гаплотипическое разнообразие (*hd*) всех 107 образцов, включенных в анализ, составило 0,654, разнообразие 48 образцов, собранных на северо-западе видового ареала, составило 0,191.

Анализ нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *COI* мтДНК всех полу-

ченных нами и имеющихся в базах данных образцов позволил выявить 22 гаплотипа (H1 – H22) (рис. 1, табл. 2). Было показано, что на исследуемой территории нет уникальных гаплотипов, все образцы вошли в первые два гаплотипа (H1 и H2), причем в первый гаплотип вошли все образцы с Полярного Урала и часть с Плато Путорана, во второй гаплотип оставшиеся образцы с Плато Путорана (рис. 1).

Самым распространенным является гаплотип H1, который включил в себя 62 из всех 107 образцов *P. eros*, включенных в анализ. Из этих 62 образцов 43 собраны в изучаемом регионе: Полярный Урал (13), плато Путорана (Талнах) (30), что составляет почти 70 % от всего количества образцов в данном гаплотипе. Остальные образцы, попавшие в данную группу (19 шт.), взяты из базы данных GenBank (NCBI, 2026) и принадлежат к различным регионам Западной Европы (табл. 1).

В гаплотип H5 вошло девять образцов (Болгария – 6, Сербия – 1, Греция – 2), в H2 (плато Путорана (Талнах)), H3 (Греция) и H16 (Испания) вошло по пять образцов, в H13 (Италия) – три образца, в H6 (Украина) и H12 (Италия) – по два образца. Остальные гаплотипы имели по одному образцу и принадлежат также к различным регионам Западной Европы (табл. 1).

Анализ нуклеотидных последовательностей гаплотипов H2, H5, H7, H9, H11, H14 и H17 показал наличие в них по одной замене в положениях 609 (A/G), 465 (C/A), 267 (G/A), 564 (G/A), 3 (T или G /A), 579 (T/ C) соответственно для каждого гаплотипа относительно остальной выборки образцов, включенных в анализ. Образцы, вошедшие в гаплотип H2, были собраны в России на плато Путорана (Талнах), в H5 вошли образцы из Болгарии, Сербии и Греции, в H7 и H14 – из Австрии, в H9 – из Франции, H11– из Италии, в H17 – из Испании (табл. 2).

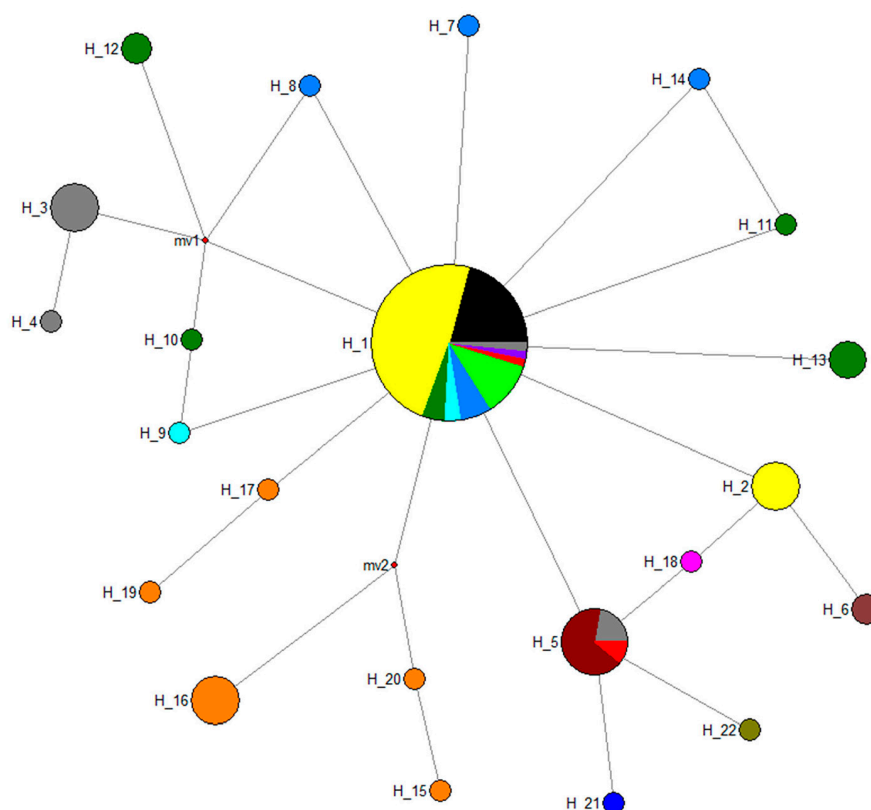


Рис. 1. Медианная сеть митохондриальных гаплотипов (митотипов), идентифицированных в изученных выборках голубянки группы *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) на основе анализа нуклеотидной последовательности фрагмента гена COI. Цветовые обозначения стран: черный – Полярный Урал (Россия): H1 ($n=13$); желтый – плато Путорана (Талнах, Россия): H1 ($n=30$), H2 ($n=5$); зеленый – Италия: H1 ($n=3$), H10 ($n=1$), H11 ($n=1$), H12 ($n=2$), H13 ($n=3$); бирюзовый – Франция: H1 ($n=2$), H9 ($n=1$); синий – Австрия: H1 ($n=4$), H7 ($n=1$), H8 ($n=1$), H14 ($n=1$); красный – Сербия: H1 ($n=1$), H5 ($n=1$); серый – Греция: H1 ($n=1$), H3 ($n=5$), H4 ($n=1$), H5 ($n=2$); салатовый – Швейцария: H1 ($n=7$); фиолетовый – Магадан (Россия): H1 ($n=1$); бордовый – Болгария: H5 ($n=6$); коричневый – Украина (Харьков): H6 ($n=2$); фуксия – Турция: H18 ($n=1$); оранжевый – Испания: H15 ($n=1$), H16 ($n=5$), H17 ($n=1$), H19 ($n=1$), H20 ($n=1$); васильковый – Алтай (Россия): H21 ($n=1$); хаки – Казахстан: H22 ($n=1$)

Fig. 1. Median network of mitochondrial haplotypes (mitotypes) identified in the examined samples of the *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) species group based on the analysis of the nucleotide sequence of the COI gene fragment. Color coding for locations: black – Polar Urals (Russia): H1 ($n=13$); yellow – Putorana Plateau (Talnakh, Russia): H1 ($n=30$), H2 ($n=5$); green – Italy: H1 ($n=3$), H10 ($n=1$), H11 ($n=1$), H12 ($n=2$), H13 ($n=3$); turquoise – France: H1 ($n=2$), H9 ($n=1$); blue – Austria: H1 ($n=4$), H7 ($n=1$), H8 ($n=1$), H14 ($n=1$); red – Serbia: H1 ($n=1$), H5 ($n=1$); gray – Greece: H1 ($n=1$), H3 ($n=5$), H4 ($n=1$), H5 ($n=2$); light green – Switzerland: H1 ($n=7$); purple – Magadan (Russia): H1 ($n=1$); burgundy – Bulgaria: H5 ($n=6$); brown – Ukraine (Kharkiv): H6 ($n=2$); fuchsia – Turkey: H18 ($n=1$); orange – Spain: H15 ($n=1$), H16 ($n=5$), H17 ($n=1$), H19 ($n=1$), H20 ($n=1$); cornflower blue – Altai (Russia): H21 ($n=1$); khaki – Kazakhstan: H22 ($n=1$)

В нуклеотидных последовательностях гаплотипов H10, H12, H13, H16, H18, H19, H20 и H21 имеется по две замены в положениях 252 (C/T) и 564 (A/G), 252 (C/T) и 264 (G/A), 159 (C/T) и 543 (T/C), 31 (T/C) и 576 (C/T), 465

(A/C) и 609 (G/A), 279 (A/G) и 579 (C/T), 57 (G/A) и 576 (C/T), 12 (A/G) и 207 (C/T) соответственно для каждого гаплотипа относительно остальной выборки (табл. 2). Образцы, вошедшие в гаплотипы H10, H12 и H13, собраны

Таблица 2. Варибельные сайты гена цитохромоксидазы (COI) мтДНК голубянки группы *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) в исследованных образцах

Table 2. Variable sites in the cytochrome oxidase (COI) gene of the *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) species group in the examined samples

Гаплотип (число образцов)	Варибельные сайты																			
	3	12	18	31	57	159	195	198	207	240	252	264	267	279	465	487	495	543	564	576
H_1 (62)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_2 (5)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_3 (5)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	T	T	G	A	A	T	A	A	T	A	C
H_4 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	T	T	G	A	A	T	A	A	T	A	C
H_5 (9)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	C	A	A	T	A	C
H_6 (2)	A	A	G	T	G	C	A	A	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_7 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	G	A	A	A	A	T	A	C
H_8 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	-	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_9 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	G	C
H_10 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	T	G	A	A	A	A	A	T	G	C
H_11 (1)	T	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_12 (2)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	T	A	A	A	A	A	A	T	A	C
H_13 (3)	A	A	A	T	G	T	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	C	A	C
H_14 (1)	G	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_15 (1)	A	A	A	T	A	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	G	A	T	A	T
H_16 (5)	A	A	A	C	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	T
H_17 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_18 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	A	C	A	A	T	A	C
H_19 (1)	A	A	A	T	G	C	A	G	C	C	C	G	A	G	A	A	A	T	A	C
H_20 (1)	A	A	A	T	A	C	A	G	C	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	T
H_21 (1)	A	G	A	T	G	C	A	G	T	C	C	G	A	A	A	A	A	T	A	C
H_22 (1)	A	A	A	T	A	C	G	A	C	C	C	G	A	A	A	A	G	T	A	C

Примечание. Полу жирным шрифтом обозначены варибельные сайты, характерные для гаплотипов. Верхняя строчка – позиция варибельного сайта в выравненной последовательности.

в Италии, H16, H19 и H20 собраны в Испании, H18 в Турции, H21 в России на Алтае (табл. 2). В нуклеотидных последовательностях гаплотипов H3 и H6 имеется по три замены в положениях 240 (C/T), 252 (C/T), 465 (A/T) и 18 (A/G), 198 (G/A), 609 (G/A) соответственно. Образцы, вошедшие в гаплотипы H3 и H6, собраны в Греции и Украине соответственно. Также в гаплотипах H4, H15 и H22 имеется по четыре замены в положениях 240 (C/T), 252 (C/T), 465 (A/T), 609 (G/A) и 57 (G/A), 487

(A/G), 576 (C/T), 579 (C/T) и 57 (G/A), 195 (A/G), 198 (G/A), 495 (A/ G) соответственно. Образцы, вошедшие в гаплотипы H4, H15 и H22, собраны в Греции, Испании и Казахстане соответственно. В гаплотипе H8 из Австрии нет замен нуклеотидов, но имеется единственная делеция в положении 252.

Группирование гаплотипов в медианной сети в целом подтверждает и уточняет характер взаимоотношений и миграционные пути распространения исследуемой бабочки

P. eros. Образцы с гаплотипом H5 (Болгария, Греция, Сербия) и по одному образцу из гаплотипа H21 с Алтая, H22 из Казахстана выделились в отдельный кластер. Два образца из Болгарии и один из Греции из данного гаплотипа в Генбанке обозначены как *P. eroides*, образец с Алтая (H21) и образец из Казахстана (H22) обозначен в Генбанке как *P. erotides*, однако все они на полученном филогенетическом древе четко присоединились к группе (кластеру) гаплотипа H5 и/или являются производными от него (рис. 2). Данный факт говорит о том, что все образцы принадлежат к одному виду – *P. eros*.

Остальные гаплотипы, выявленные на северо-западе ареала вида *P. eros*, образуют кластер вокруг доминирующего гаплотипа H1 и, вероятно, представляют собой его производные формы (рис. 1).

Наличие всего лишь двух гаплотипов в выборках голубянки *P. eros* с плато Путорана (H1, H2) и Полярного Урала (H1) указывает на низкую степень генетической изменчивости и подвидовую идентичность обеих популяций, несмотря на их географическую изоляцию расстоянием в 1000 км. Опираясь на палеогеографические материалы, можно предположить, что на Полярный Урал данный вид проник в послеледниковую эпоху со стороны осушенного шельфа Карского моря, когда началось проникновение на восток Европейского субконтинента сибирских (ангарских) видов (Татаринов, Кулакова, 2019). В Каталоге чешуекрылых России (Дубатолов и др., 2019) все гипоарктические популяции вида отнесены к подвиду *P. eros extremiorientalis* Kurentzov, 1970. С этим можно предварительно согласиться, так как у единственного изученного экз. из Магаданской области, которая территориально относится к типовому местонахождению данного таксона, также выяв-

лен лишь один наиболее распространенный гаплотип H1 (рис. 3).

Объем доступного для анализа материала по гаплотипическому разнообразию голубянок группы *P. eros* позволил приблизиться к пониманию характера микроэволюционных событий, который привел к формированию наблюдаемого географического распределения гаплотипов на географической карте (рис. 3), что, в свою очередь, поможет решить существующие таксономические и номенклатурные проблемы. На данном этапе можно констатировать высокий уровень генетического сходства гипоарктических популяций голубянки *P. eros* с горными (альпийскими и балканскими) группировками, в которых также абсолютно доминирует гаплотип H1.

Заключение

Несомненно, современное фрагментированное распространение голубянки *P. eros* имеет историческую основу. Глобальные климатические колебания в позднем плейстоцене и голоцене вызывали неоднократные смещения природных зон в Евразии, задавая тон расселению и изоляции популяционных группировок. В конечном итоге данное обстоятельство отразилось и на их генетической структуре.

Гаплотипическое разнообразие и географическая изменчивость голубянки *P. eros* играют ключевую роль в понимании экологической динамики гипоарктических экосистем. Наличие двух и более замен отмеченных для большинства гаплотипов исследуемых образцов указывает на уровень генетического различия между разно удаленными популяциями голубянки *P. eros*. Выявленный уровень разнообразия указывает на эволюционную историю, при которой образуются генетические отличия, влияющие на фенотип, на биологические процессы (сро-



Рис. 2. Филогенетическое древо голубянок группы *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) по данным анализа последовательностей COI мтДНК. Филогенетическое древо построено с использованием дискретного метода максимального правдоподобия (ML), в качестве поддержки узлов представлены значения коэффициента бутстрэпа

Fig. 2. Phylogenetic tree of the *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) species group based on COI mtDNA sequence analysis. The phylogenetic tree was constructed using the discrete maximum likelihood (ML) method; bootstrap values supporting each node are provided

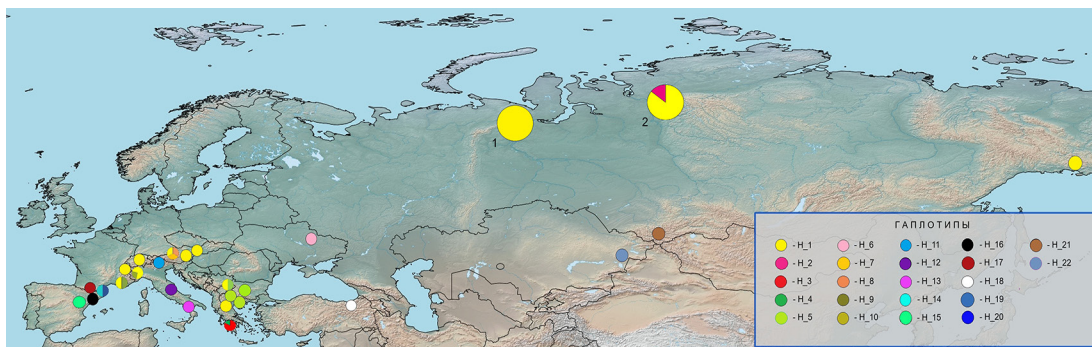


Рис. 3. Карта-схема распределения гаплотипов в выборках голубянок группы *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808). Крупно выделены и цифрами обозначены анализируемые выборки с Полярного Урала (1) и плато Путорана (2)

Fig. 3. Distribution map of haplotypes in the *Polyommatus eros* (Ochsenheimer, 1808) species group. Sampling localities in the Polar Urals (1) and the Putorana Plateau (2) are represented by larger circles and labeled with numbers

ки лёта, питание, размножение и откладка яиц), а также на адаптации к местным условиям, таким как климат, доступ к пищевым ресурсам и взаимодействие с другими видами, что приведет к формированию локальных популяций с уникальными гаплотипами. Что, в свою очередь, позволяет уточнить систематическую принадлежность образцов и их филогенетические связи.

Таким образом, полученные результаты позволили дать оценку гаплотипическому разнообразию бабочек голубянки *P. eros* на северной периферии ареала. Установлено, что в наших гипоарктических популяциях вида абсолютно преобладает гаплотип H1, который также очень часто встречается в альпийских и балканских горных популяциях голубянок видовой группы *P. eros*.

Список литературы / References

Водолажский Д.И., Вимерс М., Страдомский Б.В. (2009) Сравнительный анализ последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК голубянок подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*). *Кавказский энтомологический бюллетень*, 5(1): 115–120 [Vodolazhsky D.I., Wiemers M., Stradomsky B.V. (2009) A comparative analysis of mitochondrial and nuclear DNA sequences in blue butterflies of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae: *Polyommatus*). *Caucasian Entomological Bulletin* [Kavkazskii entomologicheskii byulleten'], 5(1): 115–120 (in Russian)]

Водолажский Д.И., Страдомский Б.В. (2008a) Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров мтДНК. Часть I. *Кавказский энтомологический бюллетень*, 4(1): 123–130 [Vodolazhsky D.I., Stradomsky B.V. (2008a) Phylogenetic analysis of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) based on mtDNA markers. Part I. *Caucasian Entomological Bulletin* [Kavkazskii entomologicheskii byulleten'], 4(1): 123–130 (in Russian)]

Водолажский Д.И., Страдомский Б.В. (2008b) Исследование филогенеза подрода *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) с использованием маркеров

мтДНК. Часть II. *Кавказский энтомологический бюллетень*, 4(2): 237–242 [Vodolazhsky D.I., Stradomsky B.V. (2008b) Phylogenetic analysis of subgenus *Polyommatus* (s. str.) Latreille, 1804 (Lepidoptera: Lycaenidae) based on mtDNA markers. Part II. *Caucasian Entomological Bulletin* [Kavkazskii entomologicheskii byulleten'], 4(2): 237–242 (in Russian)]

Дубатолов В. В., Лухтанов В. А., Стрельцов А. Н. (2019) Семейство Lycaenidae. *Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2-е*. Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН, с. 204–214 [Dubatolov V. V., Lukhtanov V. A., Streltsov A. N. (2019) Family Lycaenidae. *Catalogue of the Lepidoptera of Russia. Edition 2*. St. Petersburg, Zoological Institute RAS, p. 204–214 (in Russian)]

Корб С. К., Большаков Л. В. (2011) Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoformes) бывшего СССР. Издание второе, переработанное и дополненное. *Эверсмания*, S2: 3–124 [Korb S. K., Bolshakov L. V. (2011) A catalogue of butterflies (Lepidoptera: Papilionoformes) of the former USSR. Second edition, reformatted and updated. *Eversmannia*, S2: 3–124 (in Russian)]

Коршунов Ю. П. (2002) *Булавоусые чешуекрылые Северной Азии*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 419 с. [Korshunov Yu. P. (2002) *Scale-winged moths of Northern Asia*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 419 p. (in Russian)]

Кулакова О. И., Татаринов А. Г., Шадрин Д. М. (2022) Видовой состав беляночек рода *Leptidea* billberg (Lepidoptera, Pieridae) на северо-востоке Европы по результатам ДНК-штрихкодирования. *Энтомологическое обозрение*, 101(4): 789–799 [Kulakova O. I., Tatarinov A. G., Shadrin D. M. (2022) Species composition of wood whites of the genus *Leptidea* Billberg (Lepidoptera, Pieridae) in Northeastern Europe based on DNA barcoding. *Entomological Review*, 102(7): 996–1003]

Кулакова О. И., Шадрин Д. М., Татаринов А. Г. (2024) Гаплотипическое разнообразие беляночки *Leptidea morsei* (Fenton, 1882) (Lepidoptera, Pieridae) на северо-западной периферии ареала. *Генетика*, 60(9): 54–62 [Kulakova O. I., Shadrin D. M., Tatarinov A. G. (2024) Haplotypic diversity of *Leptidea morsei* (Fenton, 1882) (Lepidoptera, Pieridae) on the northwestern periphery of the area. *Russian Journal of Genetics*, 60(9): 1187–1193]

Страдомский Б. В. (2005) *Голубянки подсемейства Polyommatinae Европейской России, Центрального и Западного Кавказа*. Ростов-на-Дону, 148 с. [Stradomsky B. V. (2005) *Azure blues (subfamily Polyommatinae) of the European Russia, Central and Western Caucasus*. Rostov-na-Donu, 148 p. (in Russian)]

Татаринов А. Г., Кулакова О. И. (2019) Восточные географические элементы в фауне высших чешуекрылых (Macrolepidoptera) европейского северо-востока России. *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*, 2: 21–27 [Tatarinov A. G., Kulakova O. I. (2019) Eastern geographical elements of the Macrolepidoptera fauna in the Far North-East of Russia. *Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences* [Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN], 2: 21–27 (in Russian)]

Balint Z., Johnson K. (1997) Reformation of the *Polyommatus* section with a taxonomic and biogeographic overview (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommadini). *Neue Entomologische Nachrichten*, 40: 1–68

Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48

BOLD Systems. Published on the Internet. 2026. [URL: <http://www.boldsystems.org/>] (Accessed 15 February 2026)

Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294–299

Gorbunov P., Kosterin O. (2003) *The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Volume 1*. Moscow, Rodina and Fodio, Cheliabinsk, Gallery Fund, 392 p.

Kudrna O., Harpke A., Lux K., Pennerstorfer J., Schweiger O., Settele J., Wiemers M. (2011) *Distribution atlas of butterflies in Europe*. Halle, Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V., 576 p.

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549

NCBI. *National Center for Biotechnology Information*. Published on the Internet. (2026) [URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>] (Accessed 25 February 2026)

Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J. C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S. E., Sánchez-Gracia A. (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12): 3299–3302

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22): 4673–4680

Tshikolovets V.V. (2011) *Butterflies of Europe and the Mediterranean area*. Pardubice, Tshikolovets Publications, 544 p.

Wiemers M., Stradomsky B. V., Vodolazhsky D.I. (2010) A molecular phylogeny of *Polyommatus* s. str. and *Plebicula* based on mitochondrial COI and nuclear ITS2 sequences (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology*, 107(3): 325–336

EDN: ZVNYKK

УДК 574.5(470.1)

Meiozoobenthos Diversity in Small Water Bodies in the Bolshezemelskaya Tundra and Polar and Subpolar Urals

Maria A. Baturina^{a*},
Elena B. Fefilova^a, Olga A. Loskutova^a,
Maksim A. Golubev^{a, b} and Aleksandra S. Bakashkina^{a, b}

^a*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

^b*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 30.07.2026, accepted 29.08.2026

Abstract. The present study reports results of characterizing comparatively the meiozoobenthos structure of small water bodies (ponds, puddles) in three regions of the extreme northeast of European Russia and the adjacent Trans-Urals. In July and August, 54 water bodies were investigated: in the southeastern part of the Bolshezemelskaya Tundra (41 water bodies), on the eastern slope of the Polar Urals (9 water bodies), and on the western slope of the Subpolar Urals (4 water bodies). Eleven taxonomic groups of aquatic organisms and 60 species of oligochaetes (Oligochaeta) and crustaceans (Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida) have been identified. Rare species of copepods (*Moraria harbei*), cladocerans (*Rhynchotalona latens*), and oligochaetes (*Bratislavia palmeni*) for the study regions and Russia have been recorded. The greatest richness of species was found in the Subpolar Urals. In terms of abundance, meiobenthos was dominated by nematodes and copepods. The Canonical Correspondence Analysis (CCA) showed that the main environmental factors determining the meiofauna structure of the benthic communities in the study water bodies are calcium and sodium ion concentrations and the value of water pH. The abundance of some dominant species of aquatic organisms was associated with the gradient of these factors and total iron concentration, while others were not linked to them. The data obtained confirm the sensitivity of meiozoobenthos diversity indicators to environmental chemistry and the regional specificity of meiofauna. The results emphasize the need to take into account the characteristics

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: baturina@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-6521-6609 (Baturina M.); 0000-0001-9329-3030 (Fefilova E.); 0000-0002-9059-2745 (Loskutova O.); 0009-0003-7011-9090 (Golubev M.); 0009-0002-4607-4243 (Bakashkina A.)

of these communities and taxocenoses in small water bodies when assessing and monitoring biodiversity in northern ecosystems.

Keywords: meiobenthic crustaceans, oligochaetes, environmental factors, Bolshezemelskaya Tundra, Polar Urals, Subpolar Urals.

Acknowledgements. We are grateful to A. Yu. Sinev, an expert in Cladocera, for confirming the species identity of *Rhynchotalona latens*.

This work was carried out as part of the state contract “Patterns of formation, spatial-structural organization, and dynamics of the fauna and animal populations of Northeastern European Russia and adjacent arctic and boreal territories in changing environmental conditions” (2025–2029) No. 125013101229–9.

Citation: Baturina M. A., Fefilova E. B., Loskutova O. A., Golubev M. A., Bakashkina A. S. Meiozoobenthos diversity in small water bodies in the Bolshezemelskaya Tundra and Polar and Subpolar Urals. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 487–504. EDN: ZVNYKK



Разнообразие мейзообентоса малых водоемов Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала

М. А. Батурина^а, Е. Б. Фефилова^а,
О. А. Лоскутова^а, М. А. Голубев^{а, б}, А. С. Бакашкина^{а, б}

^аИнститут биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук

Российская Федерация, Сыктывкар

^бСыктывкарский государственный университет
имени Питирима Сорокина

Российская Федерация, Сыктывкар

Аннотация. В работе представлены результаты сравнительной характеристики структуры мейзообентоса малых водоемов (озерков, луж) трех районов крайнего северо-востока европейской части России и прилегающего Зауралья. В июле-августе исследованы 54 водных объекта юго-восточной части Большеземельской тундры (41 водоем), восточного склона Полярного (9 водоемов) и западного склона Приполярного Урала (4 водоема). Выявлено 11 таксономических групп гидробионтов и 60 видов малощетинковых червей (Oligochaeta) и ракообразных (Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida). Зарегистрированы редкие для исследованных районов и России виды копепод (*Moraria harbei*), кладоцер (*Rhynchotalona latens*) и олигохет (*Bratislavia palmeni*). Отмечено невысокое сходство в видовых списках исследованных районов. Наибольшее богатство видов выявлено на Приполярном Урале. По численности в мейобентосе преобладали нематоды и веслоногие ракообразные. Проведенный анализ соответствий (ССА) показал, что основными

экологическими факторами, определяющими структуру мейофауны донных сообществ изученных водоемов, являются концентрации ионов кальция, натрия и величина pH воды. Численность отдельных доминирующих видов гидробионтов была связана с градиентом этих показателей и концентрацией общего железа, тогда как другие отличались нейтральным отношением к ним. Полученные данные подтверждают чувствительность показателей разнообразия мейозообентоса к химизму среды, региональную специфичность мейофауны и акцентируют внимание на необходимости учета характеристик этих сообществ и таксоценозов в малых водоемах при оценке биоразнообразия и мониторинге его состояния на Севере.

Ключевые слова: мейобентосные ракообразные, малощетинковые черви, факторы среды, Большеземельская тундра, Полярный Урал, Приполярный Урал.

Благодарности. Благодарим специалиста по ветвистоусым ракообразным А. Ю. Синева за подтверждение видовой принадлежности *Rhynchotalona latens*.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды» (2025–2029 гг.) № 125013101229–9.

Цитирование: Батурина М. А., Фефилова Е. Б., Лоскутова О. А., Голубев М. А., Бакашкина А. С. Разнообразие мейозообентоса малых водоемов Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 487–504. EDN: ZVNYKK

Введение

Малые водоемы являются важным элементом высокоширотных ландшафтов (Fefilova et al., 2022; Башинский и др., 2023). Выраженная сезонная и межгодовая динамика, глубокий прогрев и гидрохимические особенности могут определять в летний период их повышенную продуктивность и ускоренный круговорот веществ (Chertoprud, Novichkova, 2021; Gurney et al., 2022; Chertoprud, Novichkova, 2023). Небольшие глубины таких водоемов, выстланных моховыми матами с детритом, где концентрируется мейофауна (циклопоиды, гарпактикоиды, наидиды, энхитреиды и молодь хирономид), служат зонами генерации биомассы и “инкубаторами биоразнообразия” даже при нестабильном гидрологическом режиме (Chertoprud, Novichkova, 2023). Изолированные мелкие водоемы обогащают разнообразие, усиливают

биогеографическую мозаичность арктических и субарктических регионов за счет формирования в них уникальных сообществ, зачастую с редкими и узко распространенными таксонами в составе (Chertoprud et al., 2022; Fefilova et al., 2022; Novikov et al., 2023).

В североамериканском и скандинавском секторах Арктики структура и динамика сообществ малых водоемов изучены достаточно хорошо (Christoffersen et al., 2008; Rautio et al., 2008; Muster et al., 2013). Напротив, в восточно-европейском секторе Гипоарктики и прилегающем Зауралье сведения о донных сообществах таких экосистем фрагментарны (Лоскутова и др., 2026), хотя этот район характеризуется высокой плотностью мелких водоемов, питающихся снеговыми и ледниковыми водами (Хохлова, Фефилова, 2014). Недавние исследования макрозообентоса (Лоскутова и др., 2026)

показали отчетливые различия в его составе и структуре между комплексами малых водоемов Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала. Из представителей мейофауны в Большеземельской тундре, на Полярном Урале ранее были изучены ветвистоусые и веслоногие ракообразные (Вехов, 1980; Fefilova et al., 2008, 2013, 2022) и олигохеты, в том числе мейобентосные (Финогенова, 1966; Попченко, 1988; Baturina et al., 2014, 2020), причем в лимнических экосистемах разного типа. В результате было выявлено высокое разнообразие этих групп в мелких водоемах, их своеобразие по сравнению с фауной и ее разнообразием в озерах. Однако комплексные исследования всего мейобентоса тундровых и горных лимнических экосистем северо-востока европейской части России до сих пор не проводились.

Целью настоящей работы является изучение фауны мейобентоса малых водоемов на Полярном, Приполярном Урале и в юго-восточной части Большеземельской тундры, выявление закономерностей ее пространственного распределения в условиях климатических и гидрохимических градиентов.

Материалы и методы

Исследования проводились на севере европейской части России и в Зауралье: в юго-восточной части Большеземельской тундры, на Полярном и Приполярном Урале (рис. 1). Изучение мейобентоса 1–2 августа в 2009 г. (водоемы 1–27) и 29–30 июля в 2010 г. (водоемы 28–41) осуществлялось в рамках гидробиологических исследований временных водоемов на водосборе Харбейских озер (рис. 1). На Полярном Урале пробы отбирали 14–15 июля 2022 г. (водоемы 47–50) и 17–19 июля 2024 г. (водоемы 42–46) в окрестностях железнодорожной станции «Полярный Урал» и пос. Харп (рис. 1). На Приполярном Урале исследования проведены 17–19 июля 2023 г. в районе оз. Боль-

шие Балбанты (водоемы 51–54). Всего было исследовано 54 малых водоема (луж, мочажин, озерков).

Одновременно со сбором гидробиологических проб определяли площадь водоема, измеряли его глубину, температуру воды, отмечали характер грунта и растительности, отбирали воду на гидрохимический анализ. Количественный анализ химического состава воды малых водоемов выполнен в экоаналитической лаборатории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по аттестованным методикам измерений.

Изученные водные объекты Большеземельской тундры расположены на заболоченных равнинных участках, сложенных торфянистыми и подзолистыми почвами, подстилаемыми многолетнемерзлыми породами (Хохлова, Фефилова, 2014). Площадь водоемов варьировала от 9 до 400 м², глубина – 0,2–0,8 м, дно выстилало в основном илы и детрит, водная растительность была представлена осоками и мхами (рис. 1а, б). Вода в обследованных тундровых лужах, мочажинах и озерах характеризовалась кислой реакцией (рН 4,9–6,9), низкой минерализацией и высоким содержанием органического вещества, что связано с влиянием торфяных почв, застойного водообмена и ограниченного дренажа в условиях вечной мерзлоты (Хохлова, Фефилова, 2014). Температура воды варьировала по водоемам от 7,2 до 25,2 °С.

Девять исследованных малых водоемов Полярного Урала приурочены к предгорным и межгорным понижениям, лежат на высотах 69–164 м над уровнем моря (Лоскутова и др., 2026). Они характеризовались площадями от 6 до 500 м², глубиной 0,3–1,5 м. Вода в них была слабощелочная (рН 7,5–7,8), более минерализованная по сравнению с водоемами Большеземельской тундры (электропроводность 135–280 мкС/см). В водоемах Полярного Урала зарегистрировано низкое содержание биогенных элементов, в них преобладали песчано-иловые

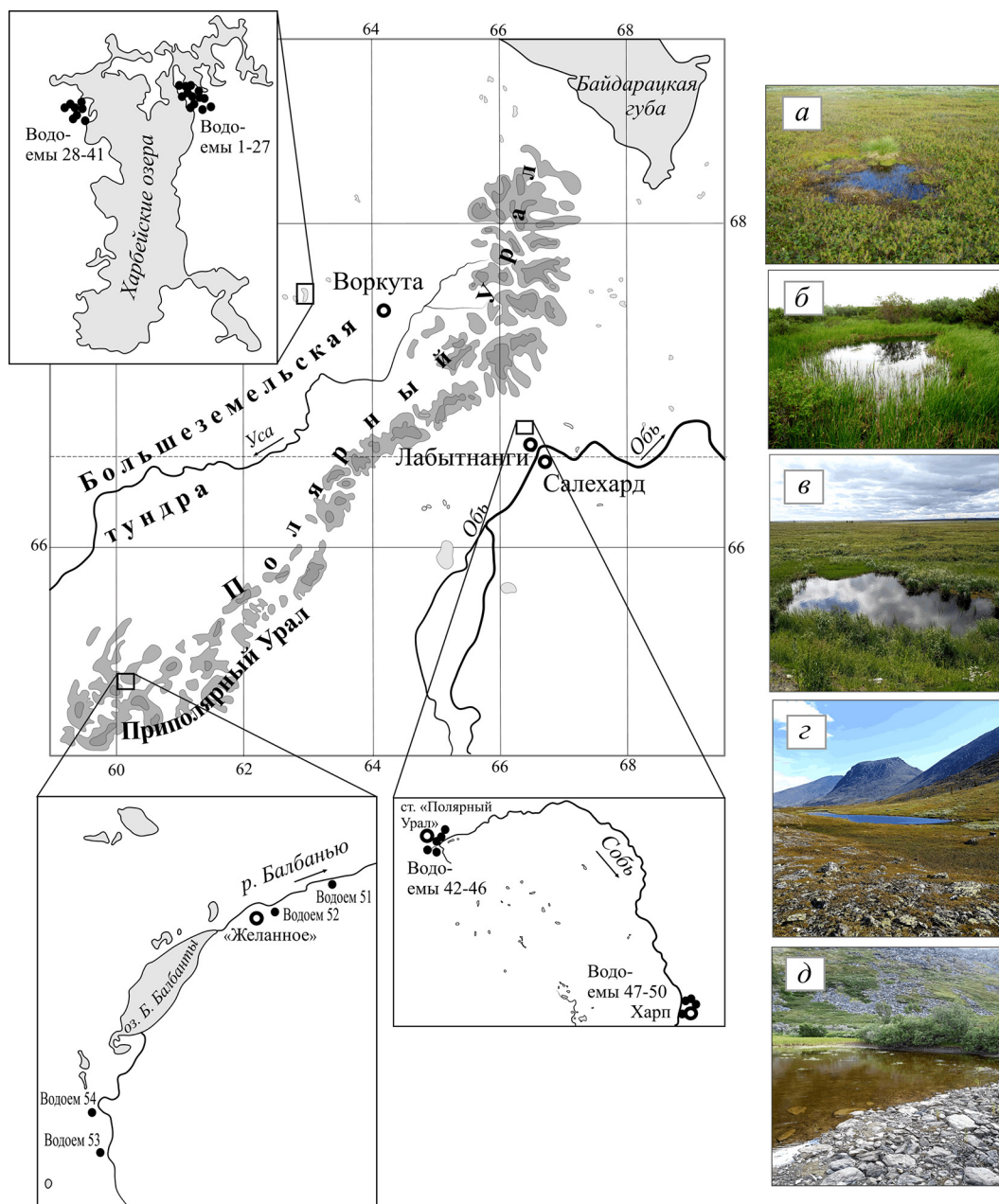


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала и некоторые из обследованных водоемов: а, б – Большеземельской тундры, в – Полярного Урала, г, д – Приполярного Урала

Fig. 1. A diagrammatic map of sample collection sites and some of the water bodies studied: а, б – Bolshezemelskaya Tundra, в – the Polar Urals, г, д – the Subpolar Urals

донные субстраты, растительность была представлена в основном хвощами (Лоскутова и др., 2026). Значения температуры воды в исследованных водоемах Полярного Урала составляли 16,9–23,0 °C.

На Приполярном Урале исследованные водоемы представляли собой пересыхающие в летний период ручьи у подножия гор, превратившиеся в цепочку небольших луж и озерков (рис. 1г, д). Водоемы площадью 100–2100 м²

и глубиной до 2 м располагались на высоте 640–680 м над уровнем моря. Вода в них имела нейтральную реакцию, высокую прозрачность и низкую электропроводность (9,3–22,9 мкС/см). Грунты преимущественно валунные, иногда с песчаным налетом или обросшие мхом. Температура воды в объектах этого района была 20,3–23,0 °С.

Пробы бентоса отбирали с помощью гидробиологического скребка (газ 125 мкм) с шириной лезвия 10 или 20 см. Площадь пробы в зависимости от размера водоема составляла 0,1 или 0,4 м². Образцы фиксировали 4%-м формалином. Размерные группы макро- и мейобентоса анализировались отдельно. К мейобентосу относили организмы, размер которых не превышал 2 мм. Оценивалась численность всех организмов этой размерной группы. Для трех из них (*Cladocera* (только в водоемах Полярного и Приполярного Урала), *Copepoda* (*Cyclopoida*, *Harpacticoida*) и *Oligochaeta*) был определен видовой состав. Для идентификации видов ракообразных использовали ключи: (Алексеев, 2010; Фефилова, 2015; Коровчинский и др., 2021), для определения малощетинковых червей – (Чекановская, 1962; Timm, 2009; Schmelz, Collado, 2010). Для микроскопии организмов использовались Leica DM 4000 B и «Аппаратно-программный комплекс микроскопии и микроанализа (АПК МиМ БИО, вар. 6)». Фотографии редкого вида кладоцеры получены с помощью АПК МиМ БИО, вар. 6 и флуоресцентного микроскопа Nexscope NIB 950FL-DIC v2.

Для выделения ключевых факторов, влияющих на структуру сообществ, был использован канонический анализ соответствий (canonical correspondence analysis – CCA). В качестве матрицы сообществ использовали сводную таблицу по пробам, численности групп и видов. В анализе задействовали долю каждой группы (%) от общей численности мейобентоса или долю вида (%) от общей численности так-

сономической группы. В качестве вторичной матрицы использовали по пробам локальные экологические (гидрохимические, гидрофизические) характеристики: pH, общую минерализацию (мг/дм³), концентрации Cl⁻, SO₄²⁻, HCO₃⁻, Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺, Fe, NH₄⁺ (мг/дм³), ХПК (мг/дм³), цветность воды (град.), температуру воды (°С). Здесь же учитывались: глубина водоема (м), наличие детрита в донном субстрате, обилие на нем (ранги от 1 до 5) водорослевых, моховых обрастаний и высшей водной растительности. Чтобы снизить влияние случайных факторов на появление единичных видов, из анализируемых матриц были удалены виды с встречаемостью менее 50 %. Статистическую обработку и визуализацию данных проводили при помощи программных средств Excel и R версии 4.5.4.

Результаты

Всего в составе мейобентоса исследованных водоемов отмечено 11 таксономических групп организмов (табл. 1). Наиболее часто в пробах встречались *Cyclopoida*, *Nematoda* и *Oligochaeta*. В водоемах Большеземельской тундры было зарегистрировано девять групп, среднее число групп на водоем составляло $3 \pm 0,5$. Наиболее распространены из них *Cyclopoida*, *Nematoda*, *Oligochaeta* и *Hydracarina* (табл. 1), редко встречались *Collembola* и *Tardigrada*.

В малых водоемах Полярного Урала *Cyclopoida*, *Nematoda* и *Oligochaeta* были обнаружены во всех пробах (табл. 1). Число групп на водоем в этом районе составляло $7 \pm 0,6$ и варьировало от 4 до 10.

В водоемах Приполярного Урала было учтено 11 таксономических групп, из них *Cyclopoida*, *Harpacticoida* и *Hydracarina* обнаружены во всех водоемах (табл. 1). Среднее число групп на пробу составляло $7,3 \pm 1,0$. К редким группам в этих водоемах, как

Таблица 1. Встречаемость групп организмов в мейобентосе исследованных водоемов Большеземельской тундры (БТ), Полярного (ПУ) и Приполярного (ППУ) Урала

Table 1. The occurrence of groups of organisms in the meiobenthos of the study water bodies in the Bolshezemelskaya Tundra (БТ), Polar (ПУ) and Subpolar (ППУ) Urals

Группа	Встречаемость (%)			
	Все водоемы (n=54)	БТ (n=41)	ПУ (n=9)	ППУ (n=4)
Hydrozoa (гидры)	3,7	0,0	11,1	25,0
Turbellaria (ресничные черви)	3,7	0,0	11,1	25,0
Nematoda (круглые черви)	68,5	61,0	100,0	75,0
Oligochaeta (малощетинковые черви)	68,5	61,0	100,0	75,0
Cladocera (ветвистоусые ракообразные)	51,9	41,5	88,9	75,0
Cyclopoida (циклопоиды)	83,3	78,0	100,0	100,0
Harpacticoida (гарпактикоиды)	37,0	24,4	66,7	100,0
Ostracoda (ракушковые ракообразные)	42,6	34,1	66,7	75,0
Hydracarina (водяные клещи)	66,7	58,5	88,9	100,0
Tardigrada (тихоходки)	22,2	12,2	55,6	50,0
Collembola (ногохвостки)	16,7	9,8	44,4	25,0

и на Полярном Урале, относились Hydrozoa и Turbellaria.

В составе мейобентоса водоемов всех исследованных районов выявлено 60 видов (табл. 2), из них зарегистрирован 21 вид малощетинковых червей (35 % общего списка) и 39 – ракообразных (65 %). Наблюдались различия между исследованными районами в видовом богатстве и составе этих групп. Тридцать шесть видов Oligochaeta, Cyclopoida и Harpacticoida отмечено для Большеземельской тундры. Наиболее часто в пробах встречались олигохеты семейства Lumbriculidae, *T. tubifex* и *N. variabilis*, копеподы: *A. vernalis*, *E. serrulatus*, *B. arcticus* и *M. duthiei*. Только в этом районе было отмечено около половины всех найденных видов подсемейств Naidinae, Pristinae, Tubificinae и семейств Lumbriculidae, Lumbricidae, виды ракообразных: *A. venustus*, *D. languidoides*, *A. nordenskioldii*, *C. cf. staphylinus*, *P. schmeili* и *M. harbei*.

В девяти исследованных водоемах Полярного Урала зарегистрировано 28 видов

(47,5 % общего видового списка таксонов), преимущественно ракообразных (табл. 2). По частоте встречаемости в пробах преобладали *N. communis*, *A. vernalis*, *C. cf. sphaericus*, *M. viridis*. Только на Полярном Урале нами найдены *Enchytraeus* gr. *buchholzi*, *A. quadrangularis*, *D. bicuspidatus*, *D. nanus*.

В четырех водоемах Приполярного Урала обнаружено 32 вида (54,2 % всего списка), из них большая часть – ракообразные. Относительно выявленной на Полярном Урале фауна ветвистоусых ракообразных в этом районе была богаче почти вдвое. Только в водоемах Приполярного Урала было найдено дополнительно шесть видов кладоцер (табл. 2), а также копеподы: *A. capillatus*, *E. macruroides*, *E. speratus*, *B. krochini*, *M. insignipes*. В водоеме Приполярного Урала (52 на рис. 1) обнаружен редкий вид (Коровчинский и др., 2021) ветвистоусого рачка: *R. latens*. Партеогенетические самки этого вида в массе (всего 29 экземпляров) обнаружены на валунном заиленном субстрате в озерке

Таблица 2. Видовой состав малощетинковых червей (Oligochaeta) и ракообразных (Cladocera, Copepoda) в мейобентосе водоемов Большеземельской тундры (БТ), Полярного (ПУ) и Приполярного Урала (ППУ)

Table 2. Species composition of oligochaetes (Oligochaeta) and crustaceans (Cladocera, Copepoda) in the meiobenthos of water bodies of the Bolshezemelskaya Tundra (БТ), Polar (ПУ) and Subpolar Urals (ППУ)

Вид, форма	Встречаемость (%)			
	Все водоемы (n=54)	БТ (n=41)	ПУ (n=9)	ППУ (n=4)
OLIGOCHAETA				
<i>Nais communis</i> Piguet	18,5	2,4	66,7	75,0
<i>N. pardalis</i> Piguet	3,7	4,9	0,0	0,0
<i>N. pseudobutusa</i> Piguet	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>N. variabilis</i> Piguet	9,3	9,8	0,0	25,0
<i>Bratislavia palmeni</i> (Munsterhjelm)	11,1	4,9	44,4	0,0
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem)	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen)	3,7	2,4	11,1	0,0
<i>Pristina bilobata</i> (Bretscher)	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Cernosvitoviella</i> spp.	5,6	4,9	11,1	0,0
<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen)	3,7	2,4	11,1	0,0
<i>C. sphagnetorum</i> (Vejdovský)	3,7	4,9	0,0	0,0
<i>Marionina</i> spp.	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Enchytraeus</i> gr. <i>buchholzi</i>	7,4	0,0	44,4	0,0
<i>Mesenchytraeus armatus</i> (Levinsen)	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Lumbricillus</i> cf. <i>lineatus</i>	1,85	4,9	0,0	25,0
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny)	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)	18,5	17,1	22,2	25,0
<i>Lamprodrilus</i> spp.	3,7	4,9	0,0	0,0
<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Vejdovský)	3,7	4,9	0,0	0,0
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen	3,7	2,4	11,1	0,0
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)	11,1	14,6	0,0	0,0
CLADOCERA				
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	7,4	—	22,2	50,0
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	11,1	—	44,4	50,0
<i>A. guttata</i> Sars	5,6	—	11,1	50,0
<i>A. intermedia</i> Sars	1,9	—	0,0	25,0
<i>A. quadrangularis</i> (O. F. Müller)	3,7	—	22,2	0,0
<i>Alonella excisa</i> Fischer	11,1	—	22,2	100,0
<i>Chydorus</i> cf. <i>sphaericus</i> (O. F. Müller)	20,4	—	66,7	100,0
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)	1,9	—	0,0	25,0
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O. F. Müller)	11,1	—	44,4	50,0
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	1,9	—	0,0	25,0
<i>Macrothrix</i> sp.	1,9	—	0,0	25,0
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O. F. Müller)	5,6	—	0,0	75,0
<i>Rhynchotalona latens</i> (Sarmaja-Korjonen, Hakojärvi et Korhola)	1,9	—	0,0	25,0

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Вид, форма	Встречаемость (%)			
	Все водоемы (n=54)	БТ (n=41)	ПУ (n=9)	ППП У (n=4)
COPEPODA: CYCLOPOIDA				
<i>Acanthocyclops capillatus</i> (Sars)	3,7	0,0	0,0	50,0
<i>A. robustus</i> (Sars)	7,4	0,0	33,3	25,0
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	29,6	17,1	88,9	25,0
<i>A. venustus</i> (Norman et Scott)	7,4	9,8	0,0	0,0
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> Claus	3,7	0,0	22,2	0,0
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg)	3,7	0,0	11,1	25,0
<i>D. crassicaudis</i> (Sars)	3,7	2,4	11,1	0,0
<i>D. languidoides</i> (Lilljeborg)	5,6	7,3	0,0	0,0
<i>D. nanus</i> (Sars)	1,9	0,0	11,1	0,0
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg)	1,9	0,0	0,0	25,0
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	18,5	9,8	33,3	75,0
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg)	1,8	0,0	0,0	25,0
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	3,7	0,0	11,1	25,0
<i>Megacyclus viridis</i> (Jurine)	14,8	2,4	55,6	50,0
<i>M. gigas</i> (Claus)	5,6	4,9	0,0	25,0
COPEPODA: HARPACTICOIDA				
<i>Attheyella nordenskioldii</i> (Lilljeborg)	7,4	9,8	0,0	0,0
<i>Bryocamptus arcticus</i> (Lilljeborg)	20,4	14,6	22,2	75,0
<i>B. krochini</i> (Borutzky)	1,9	0,0	0,0	25,0
<i>B. vejovskyi</i> (Mrazek)	9,3	7,3	22,2	0,0
<i>Canthocamptus microstaphylinus</i> (Wolf)	5,6	0,0	22,2	25,0
<i>C. cf. staphylinus</i> (Jurine)	5,6	4,9	0,0	0,0
<i>Pesceus schmeili</i> (Mrazek)	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>Maraenobiotus insignipes</i> (s.str.) (Lilljeborg)	3,7	0,0	0,0	50,0
<i>Moraria duthiei</i> (Scott)	14,8	14,6	0,0	50,0
<i>M. harbei</i> Fefilova, Novikov & Chertoprud	1,9	2,4	0,0	0,0
<i>M. mrazeki</i> Scott	11,1	2,4	33,3	50,0

Примечание: – виды не определялись.

площадью около 2000 м² (рис. 1д) при температуре воды 23,0 °С, рН – 6,2, низкой минерализации (электропроводность 9,3 мкС/см). Вид был идентифицирован по следующим особенностям строения: тело овальное, довольно высокое (рис. 2а, б), рострум в два раза длиннее антеннулы (рис. 2а, в, стрелки 1), членики антенн равной длины (рис. 2в,

стрелка 2), постабдомен короткий с четырьмя крупными зубцами (рис. 2г, стрелка 3). Длина найденных рачков составляла около 0,35 мм.

Средняя численность мейобентоса в малых водоемах Полярного Урала более чем в два раза превышала таковую в водоемах Большеземельской тундры (табл. 3) и в четыре раза – в водоемах Приполярного Урала.

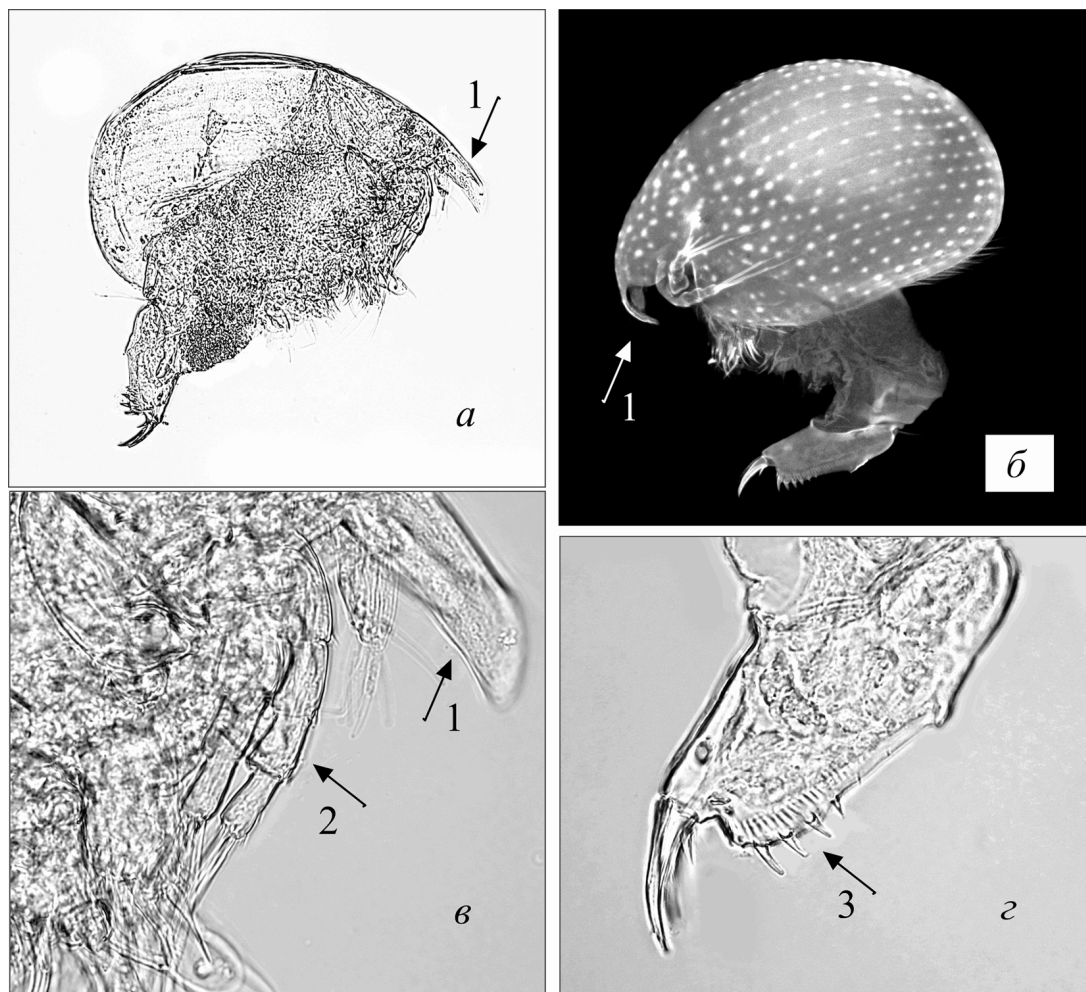


Рис. 2. *Rhynchotalona latens* из водоема Приполярного Урала. а, б – общий вид партеногенетической самки, в – рострум и антенна, г – постабдомен. Стрелками показаны характерные для вида признаки в строении (см. текст): 1 – рострума, 2 – антенны, 3 – постабдомена. На фото, сделанном с помощью флуоресцентного микроскопа (б), подсвеченные точки – бугорки на раковине

Fig. 2. *Rhynchotalona latens* from the water body of the Subpolar Urals. а, б – habitus of the parthenogenetic female, в – rostrum and antenna, г – postabdomen. The features in the structure characterizing the species are shown by arrows: 1 – rostrum, 2 – antenna, 3 – postabdomen. In the photo taken with a fluorescent microscope (б), the highlighted points are tubercles on the shell

При этом доля мейобентоса в составе общего бентоса водоемов была примерно на одном уровне – около 60–70 %.

В некоторых малых водоемах Большеземельской тундры донная фауна была представлена исключительно мелкими формами беспозвоночных, преимущественно водными клещами и нематодами, или только ракушковыми ракообразными. В целом в составе

мейобентоса водоемов этого района высоким составом отличались Nematoda и ракообразные, в сумме составляющие 55 % общей численности сообщества. Здесь по количеству среди ракообразных доминировали Ostracoda и Cyclopoida. Около 70 % численности Cyclopoida приходилось на неполовозрелых представителей родов *Acanthocyclops* и *Megacyclops*. В составе других групп вы-

сокая численность отмечалась для видов: *N. variabilis* (13 % общей численности олигохет), *T. tubifex* (20,1 %) и сем. Lumbriculidae (в сумме более 30 %), *A. nordenskioldii* (22,3 % общей численности гарпактикоид), *B. arcticus* (16,9 %), *M. duthiei* (22,3 %), *M. harbei* (20,2 %).

Средняя численность сообществ в малых водоемах Полярного Урала определялась в основном количеством ракообразных, в сумме составляющих 72,3 % показателя для всего мейобентоса (табл. 3). Наиболее многочисленными здесь были неидентифицированные неполовозрелые Cyclopoida, а также вид *A. vernalis* (11,4 % численности Cyclopoida). Среди малощетинковых червей доминировали по числу *N. communis* (45,2 % обилия Oligochaeta), *B. palmeni* (19,4 %

и *C. glandulosa* (11,3 %), среди ветвистоусых ракообразных – *A. affinis* (27,7 % общей численности Cladocera), *C. cf. sphaericus* (61,3 %). Среди гарпактикоид количественно преобладал *B. arcticus* (45,8 % обилия Harpacticoida).

В малых водоемах Приполярного Урала средняя численность мейобентоса была невысокой (табл. 3). Основную ее долю составляли микроракообразные, преимущественно молодь Cyclopoida и Ostracoda, значительная доля приходилась на нематод. Среди Cladocera высоким обилием характеризовались *A. harpae* (25,4 % обилия Cladocera) и *C. sphaericus* (20,6 %). Среди гарпактикоид доминировали *B. arcticus* (71,3 % численности Harpacticoida) и *M. mrazeki* (14,1 %). Наибольшее количество олигохет приходилось на *N. communis* (78,7 %

Таблица 3. Средняя численность (N, тыс. экз./м²) и доля (%) групп от общей численности бентоса (мейобентоса) в водоемах Полярного (ПУ) и Приполярного Урала (ППУ), Большеземельской тундры (БТ)

Table 3. Average abundance (N, thousand specimens/m²) and proportion (%) of groups relative to the total abundance of benthos (meiobenthos) in the water bodies of the Polar (ПУ) and Subpolar Urals (ППУ), Bolshezemelskaya Tundra (БТ)

группа	БТ		ПУ		ППУ	
	N	% от всего бентоса (% от мейобентоса)	N	% от всего бентоса (% от мейобентоса)	N	% от всего бентоса (% от мейобентоса)
Hydrozoa*	-	-	-	-	0,04	0,3 (0,5)
Turbellaria	0,0	0,0	0,002	0,0 (0,0)	0,1	1,0 (1,4)
Nematoda	3,4	15,3 (25,6)	4,7	8,2 (12,4)	0,7	5,6 (7,9)
Oligochaeta	0,8	3,5 (5,9)	0,9	1,6 (2,4)	0,3	2,3 (3,2)
Cladocera	1,6	7,5 (12,5)	4,6	8,0 (12,0)	4,5	37,2 (52,4)
Cyclopoida	2,8	12,9 (21,5)	21,2	36,9 (55,5)	1,5	11,9 (16,9)
Harpacticoida	0,4	1,9 (3,2)	1,2	2,1 (3,2)	0,8	6,2 (8,8)
Ostracoda	2,3	10,6 (17,8)	0,6	1,1 (1,6)	0,2	1,7 (2,4)
Collembola	0,014	0,1 (0,1)	0,028	0,0 (0,1)	0,007	0,06 (0,08)
Tardigrada	0,042	0,2 (0,3)	0,045	0,1 (0,1)	0,02	0,2 (0,3)
Hydracarina	1,7	7,8 (13,1)	4,8	8,4 (12,6)	0,5	4,4 (6,2)
N мейобентоса	13,1±3,9 (Me 4,1)	59,9	38,2±28,5 (Me 7,0)	66,5	8,6±2,5 (Me 8,2)	71

Примечание: * встречены только в качественных пробах; жирным шрифтом – преобладающие группы; Me – медиана.

численности Oligochaeta) и представителей сем. Enchytraeidae (16,2 %).

Анализ соответствий (ССА), выполненный для сообществ беспозвоночных и доминирующих видов мейобентоса (рис. 3), выявил отдельные градиенты экологических переменных, вероятно, определяющие структуру сообществ: доля объясненной вариации составляет 43,5 % для таксономических групп (рис. 3а) и 39,7 % для доминирующих видов (рис. 3б). Наиболее значимыми факторами оказались химические характеристики воды – концентрации Ca^{2+} ($p < 0,05$), Na^+ ($p < 0,01$), Fe ($p < 0,01$) и значения pH ($p < 0,05$). Turbellaria, Oligochaeta, Tardigrada демонстрировали положительную связь с концентрацией Na^+ , жесткостью воды (Ca^{2+}) и показателем кислотности среды. Ostracoda и Hydrozoa также, согласно полученным результатам анализа, предпочитали более минерализованную воду. Тогда как между относительной численностью Nematoda, Harpacticoida, Collembola и Hydracarina и этими показателями (pH, концентрация Ca^{2+} , Na^+) обнаружена отрицательная связь. Среди олигохет виды *N. pardalis* и *S. appendiculata* были ассоциированы преимущественно с повышенным содержанием ионов кальция (рис. 3б). К этой же группе относились *N. variabilis*, *N. pseudobutusa* и *M. viridis*, положение показателей обилия которых совпадало с направлением градиентов Na^+ , HCO_3^- и pH. В противоположной зоне градиентов этих факторов и ассоциированно с содержанием общего железа располагались показатели обилия *A. venustus*, *M. duthiei*, *B. arcticus*, *B. palmeni* и представителей рода *Cernosvitoviella*. Центральная область ССА-ординации была занята показателями для видов с широкой экологической толерантностью, развитие которых в исследованных водоемах не проявляло выраженной связи с влиянием отдельных факторов. К та-

ким видам относились, например, *T. tubifex*, *Lumbriculus* sp. (олигохеты), *A. vernalis*, *E. serrulatus* (копеподы).

Обсуждение результатов

Известно (Gurney et al., 2022), что распределение водных организмов в арктических, субарктических районах детерминировано сочетанием крупных абиотических градиентов и локальных условий среды: температура, значение pH воды, кислородные условия и минерализация воды формируют стабильные пространственные градиенты, которые определяют в том числе различия между типами водоемов. Мелкие изолированные водоемы отличаются высокой динамичностью средовых условий (Хохлова, Фефилова, 2014), что может приводить к снижению в них богатства биоты, тогда как крупные и стабильные экосистемы поддерживают более сложные сообщества, ключевыми детерминантами структуры которых являются морфометрические характеристики водоема и гидрологическая стабильность (Chertoprud et al., 2022, 2023). Эти закономерности подтверждаются результатами исследований макрозообентоса (Chertoprud et al., 2022) и зоопланктона (Fefilova et al., 2013, 2022; Chertoprud, Novichkova, 2023). В то же время значителен вклад мейофауны малых водоемов в формировании регионального биоразнообразия, где важнейшую роль играет гидроморфологическая мозаичность, которая создает разнообразие условий среды (Chertoprud, Novichkova, 2021; Fefilova et al., 2022).

Так, в результате анализа макрозообентоса малых водоемов Полярного, Приполярного Урала и Большеземельской тундры ранее было показано (Лоскутова и др., 2026) четкое пространственное разделение структурных характеристик донных сообществ в зависимости от географической широты,

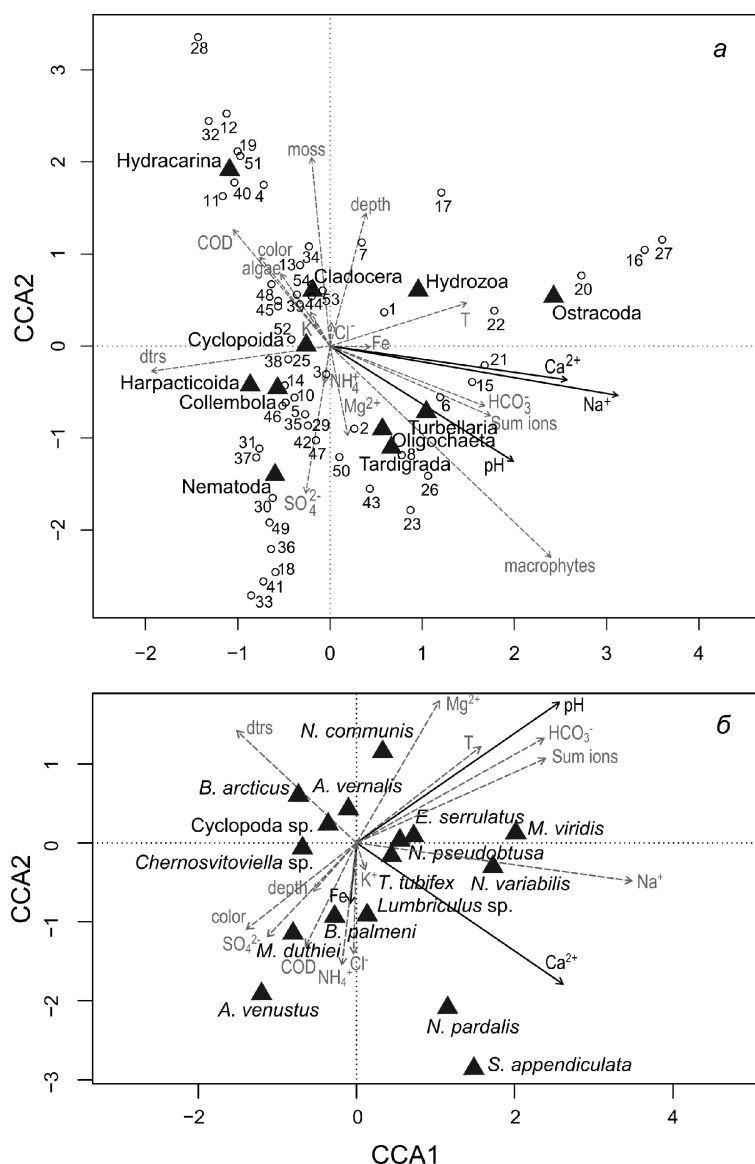


Рис. 3. Визуализация (ССА-ординация) связи количественного развития групп донных беспозвоночных (а) и преобладающих в мейобентосе видов (б) с морфоэдафическими, гидрохимическими, гидрофизическими характеристиками водоемов. Штриховыми линиями показаны векторы факторов, влияние которых недостаточно (p > 0,05), сплошными – влияние которых достоверно (p < 0,05): moss – обилие моховых обрастаний, algae – обилие водорослевых обрастаний, dtrs – наличие детрита в донном субстрате, depth – глубина, м; COD – ХПК, sum ions – сумма ионов (минерализация), color – цветность, macrophytes – наличие зарослей макрофитов, а также концентрации соответствующих веществ и ионов, pH. Треугольники – доля (%) соответствующих групп или видов в численности мейобентоса. Числа (а) – исследованные водоемы

Fig. 3. CCA graphic of associations of bottom invertebrate groups (a) and species dominating in the meiobenthos (b) with morphoedaphic, hydrochemical, and hydrophysical characteristics of water bodies. Dashed lines indicate the vectors of factors the influence of which is non-significant (p > 0.05), solid lines – the influence of which is significant (p < 0.05): moss – abundance of moss overgrowths, algae – abundance of algal overgrowths, dtrs – presence of detritus in the bottom substrate, depth – depth, m; COD – COD, sum ions – sum of ions (mineral content), color – color, macrophytes – presence of macrophyte thickets, as well as the concentrations of the corresponding substances and ions, pH. Triangles – proportions (%) of the corresponding groups or species in the abundance of meiobenthos. Numbers (a) indicate water bodies studied

высоты и гидрохимических градиентов. Согласно нашим данным, мейобентос этих водоемов характеризовался сравнительно большей географической однородностью состава групп (преобладание Nematoda, Cyclopoida, Ostracoda). Однако видовое богатство и видовая структура донной мейофауны варьировали по районам исследований и в зависимости от гидрохимических характеристик. Наблюдаемые различия в видовом составе фауны трех изученных нами районов (Большеземельская тундра, Полярный и Приполярный Урал), очевидно, связаны также с географическими градиентами.

Среди ракообразных в обследованных водоемах найдены виды, редкие для европейских регионов или для России в целом. Так, находка гарпактикоиды *M. harbei* в одном из водоемов Большеземельской тундры остается единственной для Европы, тогда как в малых водоемах севера Сибири этот вид широко распространен и встречается достаточно часто (Fefilova et al., 2024). *M. insignipes*, также преимущественно сибирский вид (Боруцкий, 1952, 1966), нами обнаружен лишь в озерах Приполярного Урала. Наиболее интересной оказалась находка на Приполярном Урале *R. latens*. Этот крайне редкий ветвистоусый рачок не так давно был описан из Финляндии (Sarmaja-Korjonen et al., 2000), в России позже был обнаружен в пробах лишь из двух озер Карелии (Sinev, Dadykin, 2022). Здесь особи были найдены только в выжимках сфагнового мха, растущего у уреза воды, но не в пробах, отобранных с помощью планктонного сачка. Нами *R. latens* был собран с помощью гидробиологического скребка – стандартным методом отбора проб бентоса с твердых субстратов и небольших глубин. Таким образом, если редкость этого вида и связана с недоучетом его в гидробиологических пробах, собранных стандартными методами, то лишь

отчасти. Наши данные подтвердили, что в мейофауне Полярного, Приполярного Урала и прилегающих районов Приуралья и Зауралья присутствуют реликтовые популяции европейских видов. Кроме *R. latens* к таким видам можно отнести *B. cuspidatus* (Schmeil). Эта гарпактикоида имеет преимущественно западноевропейский ареал, до наших исследований не была указана восточнее Кольского полуострова (Боруцкий, 1952). Нами ранее (Фефилова, 2015) было зарегистрировано единственное на Полярном Урале и крайне восточное местонахождение *B. cuspidatus*, причем особи из уральской популяции вида имели устойчивые морфологические отличия от европейских. Уральские *R. latens* также имели отличия от карельских представителей вида (Sinev, Dadykin, 2022), характеризовались меньшим числом крупных зубцов (четыре) на постабдомене.

В малых водоемах Большеземельской тундры и Полярного Урала отмечен редкий вид олигохет – *B. palmeni*. Ранее его находки были зарегистрированы в крупных озерах этих регионов (Финогенова, 1966; Baturina et al., 2014, 2020), на Кольском полуострове и в Карелии (Попченко, 1988). В Западной Европе *B. palmeni* был также обнаружен в болотах, прудах, дренажном канале и небольших лужах (Šporka et al., 2008). В исследованных нами малых водоемах этот вид имел высокую встречаемость и численность, что подтверждает описанные для него экологические предпочтения: небольшие глубины, песчаные заиленные грунты, наличие растительности.

Очевидно, что климатические условия Большеземельской тундры экстремальны для многих групп водных организмов. В исследованных нами водоемах этого района в условиях многолетней мерзлоты не были обнаружены встреченные на Урале гидры и ресничные черви. Их распространение здесь могло быть

ограничено также другим лимитирующим фактором – величиной pH. Кислая реакция среды, характерная в целом для малых водоемов заболоченных ландшафтов тундры (Хохлова, Фефилова, 2014), оказывает негативное влияние на развитие большинства представителей мейофауны, не только бентосной, но и планктонной (Fefilova et al., 2013). Лишь некоторые виды, например, веслоногих ракообразных (*A. venustus*, *B. arcticus*, *M. duthiei*), доля в численности мейобентоса которых, как показал наш анализ, повышалась с понижением величины pH, проявляли себя как ацидофильные таксоны. Такое отношение к кислотности воды известно для *B. arcticus* (Боруцкий, 1952), хотя, вероятно, не является строгим, так как в изученных нами водоемах Полярного и Приполярного Урала этот вид зачастую преобладал по численности и доминировал среди Harpacticoida. Интересно, что и *M. duthiei*, предпочитавшая в малых водоемах Большеземельской тундры условия пониженного pH, доминирует в донных сообществах водных объектов других типов (тундровые и горные крупные озера, реки) (Фефилова, 2015) при кислотности среды, близкой к нормальной.

Повышение показателей богатства и разнообразия фауны мейобентоса в исследованных нами водоемах от района тундр к Полярному и Приполярному Уралу закономерно, так как отвечает градиенту количества тепла. Гидрохимические, морфоэдафические условия уральских водоемов, вероятно, также были более благоприятными для гидробионтов. Формированию разнообразной мейофауны в них способствовали слабощелочной pH воды, а также большие размеры, наличие твердых каменистых донных субстратов (на Приполярном Урале) с детритом, наилком и водорослевыми, моховыми обрастаниями. То есть увеличение локальной гидроморфологиче-

ской мозаичности, разнообразия микросред и емкости среды (Chertoprud, Novichkova, 2021).

Заключение

В результате исследования мейобентоса малых водоемов трех районов Севера – Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала – выявлены закономерности формирования сообществ, определяемые иерархией географических и абиотических факторов. Полученные данные свидетельствуют, что, несмотря на способность мейобентосных организмов заселять разнообразные биотопы, их локальное разнообразие и структура сообществ, таксоценозов варьирует. Наиболее разнообразные и многочисленные сообщества были характерны для Полярного и Приполярного Урала, тогда как в Большеземельской тундре отмечалось наименьшее видовое богатство. Лишь небольшое число видов (11,8 %) оказались общими для всех трех районов. Структурные различия сообществ объяснялись варьированием химического состава воды. Ключевыми факторами, определяющими распределение видов, оказались концентрации ионов кальция и натрия, общее железо, а также pH. Присутствие и количественное развитие отдельных групп мейобентоса и видов были достоверно связаны с градиентами этих характеристик. Такие зависимости определяют состав мейобентоса малых водоемов обследованных районов как достаточно чувствительный индикатор локальных природных условий. Выявленные различия в составе, численности и экологических предпочтениях таксонов важны для учета региональной специфики аборигенной биоты при биомониторинге и оценке состояния пресноводных экосистем Севера.

Во всех трех исследованных районах зарегистрированы редкие виды малощетинко-

вых червей и ракообразных. Этот результат обогащает наши представления по зоогеографии аркто-бореальной Палеарктики и распространению европейских и сибирских таксонов.

Список литературы / References

- Алексеев В. Р. (2010) Циклопиды (Cyclopiformes). *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон*. Алексеев В. Р., Цалолихин С. Я. (ред.) Москва, Товарищество научных изданий КМК, с. 328–376 [Alekseev V. R. (2010) Cyclopids (Cyclopiformes). *Identification Key to freshwater zooplankton and zoobenthos in European Russia. Vol. 1. Zooplankton*. Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (Eds.) Moscow, KMK Scientific Press LTD, p. 328–376 (in Russian)]
- Башинский И. В., Прокин А. А., Филиппов Д. А., Сажнев А. С., Осипов В. В., Ершкова Е. В., Свинин А. О., Жаров А. А., Айбулатов С. В. (2023) *Мир малых водоемов*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 282 с. [Bashinskii I. V., Prokin A. A., Filippov D. A., Sazhnev A. S., Osipov V. V., Ershkova E. V., Svinin A. O., Zharov A. A., Aibulatov S. V. (2023) *The world of small water bodies*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 282 p. (in Russian)]
- Боруцкий Е. В. (1952) *Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР, Т. 3, вып. 4*. Москва, Ленинград, Издательство АН СССР, 424 с. [Borutsky E. V. (1952) *Harpacticoida of fresh water. Fauna of the USSR, Vol. 3, Issue 4*. Moscow, Leningrad, Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 424 p. (in Russian)]
- Боруцкий Е. В. (1966) Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) Вашуткиных озер (бассейна р. Усы). *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР*. Москва, Наука, с. 51–62 [Borutsky E. V. (1966) Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of the Vashutkin Lakes (Usa River basin). *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 51–62 (in Russian)]
- Вехов Н. В. (1980) Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. II Временные водоемы. *Биологические науки*, 2: 44–49 [Vekhov N. V. (1980) Biology of copepods of tundra water bodies. II Temporary water bodies. *Biological Sciences [Biologicheskie nauki]*, 2: 44–49 (in Russian)]
- Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синев А. Ю., Неретина А. Н., Гарибян П. Г. (2021) *Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 544 с. [Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Sinev A. Yu., Neretina A. N., Garibyan P. G. (2021) *Cladocera (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Vol. 2*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 544 p. (in Russian)]
- Лоскутова О. А., Батурина М. А., Новаковский А. Б., Кондратьева Т. А. (2026) Сообщества макробеспозвоночных малых субарктических водоемов. *Биология внутренних вод*, 19(1): 124–137 [Loskutova O. A., Baturina M. A., Novakovsky A. B., Kondratjeva T. A. (2026) Macroinvertebrate communities of small subarctic water bodies. *Inland Water Biology*, 19(1): 123–137 (in Russian)]
- Попченко В. И. (1988) *Водные малощетинковые черви (Oligochaeta limicola) Севера Европы*. Ленинград, Наука, 288 с. [Popchenko V. I. (1988) *Aquatic oligochaetes (Oligochaeta limicola) of Northern Europe*. Leningrad, Nauka, 288 p. (in Russian)]
- Фефилова Е. Б. (2015) *Веслоногие раки (Copepoda)*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 319 с. [Fefilova E. B. (2015) *Copepods (Copepoda)*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 319 p. (in Russian)]

Финогенова Н.П. (1966) Малощетинковые черви Вашуткиных озер. *Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР*. Москва, Наука, с. 63–70 [Finogenova N.P. (1966) Oligochaete worms of the Vashutkin Lakes. *Hydrobiological study and fishery development of lakes in the Far North of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 63–70 (in Russian)]

Хохлова Л.Г., Фефилова Е.Б. (2014) Гидрохимическая характеристика временных водоемов на водосборе Харбейских озер (Большеземельская тундра). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 7(3): 267–281 [Khokhlova L. G., Fefilova E. B. (2014) Hydrochemical characteristic of the temporary water bodies on the catchment area of Kharbeyskie Lakes (Bolshezemelskaya Tundra). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 7(3): 267–281 (in Russian)]

Чекановская О.В. (1962) *Водные малощетинковые черви фауны СССР*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 411 с. [Chekanovskaya O. V. (1962) *Aquatic oligochaetes of the USSR fauna*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 411 p. (in Russian)]

Baturina M., Timm T., Loskutova O. (2014) Oligochaete (Annelida, Clitellata) communities in lakes of the Ural Mountains (Russia). *Zoosymposia*, 9: 77–94

Baturina M.A., Kaygorodova I.A., Loskutova O.A. (2020) New data on species diversity of Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) in the Kharbey lakes system, Bolshezemelskaya tundra (Russia). *ZooKeys*, 910: 43–78

Chertoprud E. S., Novichkova A. A. (2021) Crustaceans in the meiobenthos and plankton of the thermokarst lakes and polygonal ponds in the Lena River Delta (Northern Yakutia, Russia): species composition and factors regulating assemblage structures. *Water*, 13(14): 1936

Chertoprud E., Novichkova A. (2023) Meiofauna: biodiversity, ecology, and role in ecosystems. *Diversity*, 15(9): 987

Chertoprud E. S., Novichkova A. A., Novikov A. A., Fefilova E. B., Vorobjeva L. V., Pechenkin D. S., Glubokov A. I. (2022) Assemblages of meiobenthic and planktonic microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) from small water bodies of mountain Subarctic (Putorana Plateau, Middle Siberia). *Diversity*, 14(6): 492

Chertoprud E. S., Novichkova A. A., Tsyganov A. N., Vorobjeva L. V., Esaulov A. S., Krylenko S. V., Mazei Y. A. (2023) Species diversity and driving factors of benthic and zooplanktonic assemblages at different stages of thermokarst lake development: a case study in the Lena River Delta (Middle Siberia). *Diversity*, 15(4): 511

Christoffersen K. S., Amsinck S. L., Landkildehus F., Lauridsen T. L., Jeppesen E. (2008) Lake flora and fauna in relation to ice-melt, water temperature and chemistry at Zackenberg. *Advances in Ecological Research*, 40: 371–389

Fefilova E. B., Loskutova O. A., Pestov S. V. (2008) Micro-benthic crustacean communities in tundra lakes of North-East European Russia. *Aquatic Ecology*, 42(3): 449–461

Fefilova E., Dubovskaya O., Kononova O., Khokhlova L. (2013) A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic: European and Siberian. *Journal of Natural History*, 47(5–12): 805–819

Fefilova E., Dubovskaya O., Frolova L., Abramova E., Kononova O., Nigamatzyanova G., Zuev I., Kochanova E. (2022) Biogeographic patterns of planktonic and meiobenthic fauna diversity in inland waters of the Russian Arctic. *Freshwater Biology*, 67(1): 78–94

- Fefilova E. B., Novikov A. A., Chertoprud E. S. (2024) A new species of the genus *Moraria* T. Scott et A. Scott, 1893 (Copepoda: Harpacticoida) from Russian Arctic. *Arthropoda Selecta*, 33(1): 53–64
- Gurney K. E. B., Koch J. C., Schmutz J. A., Schmidt J. H., Wipfli M. S. (2022) In hot water? Patterns of macroinvertebrate abundance in Arctic thaw ponds and relationships with environmental variables. *Freshwater Biology*, 67(10): 1832–1844
- Muster S., Heim B., Abnizova A., Boike J. (2013) Water body distributions across scales: a remote sensing based comparison of three Arctic tundra wetlands. *Remote Sensing*, 5(4): 1498–1523
- Novikov A., Abramova E., Novichkova A., Chertoprud E. (2023) Unveiling copepod diversity and faunal patterns in Middle Siberia: insights from Tiksi settlement vicinity. *Acta Biologica Sibirica*, 9: 683–708
- Rautio M., Bayly I. A. E., Gibson J. A. E., Nyman M. (2008) Zooplankton and zoobenthos in high-latitude water bodies. *Polar lakes and rivers: limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Vincent W. F., Laybourn-Parry J. (Eds.) Oxford, Oxford University Press, p. 231–248
- Sarmaja-Korjonen K., Hakojärvi M., Korhola A. (2000) Subfossil remains of an unknown chydorid (Anomopoda: Chydoridae) from Finland. *Hydrobiologia*, 436(1–3): 165–169
- Schmelz R. M., Collado R. (2010) A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, 82(1): 1–176
- Sinev A. Y., Dadykin I. A. (2022) Notes on morphology and ecology of an elusive water flea *Rhynchotalona latens* (Sarmaja-Korjonen, Hakojärvi & Korhola, 2000) (Crustacea: Cladocera). *Zootaxa*, 5200(3): 260–270
- Šporka F., Ofenböck T., Graf W. (2008) *Bratislavia palmeni* (Munsterhjelm, 1905) (Naididae) and *Peipsidrilus pusillus* Timm, 1977 (Tubificidae) two rare Oligochaeta species new to the Austrian fauna. *Lauterbornia*, 63: 15–22
- Timm T. (2009) A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe. *Lauterbornia*, 66: 1–235

EDN: SRDHSZ

УДК 597.5(282.247.1)

Ichthyofauna of the Watershed Lakes in the Central Part of the Bolshezemelskaya Tundra

Vasily I. Ponomarev*

*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 24.08.2026, accepted 10.09.2026

Abstract. To date, the ichthyofauna of the vast majority of water systems in the Bolshezemelskaya Tundra remains unstudied. The present paper reports results of a comparative study of the original data on the composition and structure of the fish populations in the watershed lakes in the central part of the Bolshezemelskaya Tundra. The samples were collected in September 2023–2025 using standard research methods. Additionally, we used our own samples from Lake Naulto collected in July 1992. The current study reports the first data on the composition and structure of the fish populations of three glacial lakes: Lakes Tedinto and Khudyakhaty, belonging to the basins of rivers directly flowing into the Barents Sea, and Lake Verkhnie Kolvaty, contributing to the flow into the Pechora River. In total, 14 fish species of seven families were identified in the study watershed lakes. Salmonidae species were the most widely represented ones (43 %). The other families included one or two species each. Representatives of the Arctic freshwater faunal complex dominated in all lakes (from 44 % in Lake Khudyakhaty to 56 % in Lake Tedinto). A comparison of the ichthyofauna of glacial lakes belonging to basins of different rivers revealed both similarities (the common core of the ichthyofauna) and differences in the composition of fish species, reflecting the uniqueness of each lake. European grayling of Lake Tedinto turned out to be the most abundant species not only compared with Lakes Khudyakhaty and Verkhnie Kolvaty, but also among all the species inhabiting these water bodies. The indices determined in the present study suggested the highest diversity of the fish population in Lake Khudyakhaty and the lowest in Lake Tedinto. This study shows that the fish populations of the basins of the Bolshezemelskaya Tundra rivers that directly flow into the Barents Sea and are located east of the Chornaya River basin do not contain ide, roach, and perch, which are common in the basins of the Usa and Pechora Rivers.

Keywords: ichthyofauna, fish population structure, watersheds, glacial lakes, Bolshezemelskaya Tundra, Arctic.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ponomarev@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-0863-736X

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the state assignment “Patterns of formation, spatial-structural organization and dynamics of the fauna and animal population of the European North-East of Russia and adjacent Arctic and boreal territories under changing environmental conditions”: 125013101229–9.

Citation: Ponomarev V.I. Ichthyofauna of the watershed lakes in the central part of the Bolshezemelskaya Tundra. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 505–521. EDN: SRDHSZ



Ихтиофауна водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры

В. И. Пономарев

*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. До настоящего времени ихтиофауна абсолютного большинства водных систем Большеземельской тундры остается неизученной. Цель работы – представить результаты сравнительного изучения полученных в последние годы оригинальных данных по составу и структуре рыбного населения водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры. Сбор материалов осуществили в сентябре 2023–2025 гг. в соответствии с общепринятыми методами исследований. Также использовали собственные сборы из оз. Наульто, полученные в июле 1992 г. Впервые изучены состав и структура рыбного населения трех ледниковых озер, относящихся как к бассейнам рек, непосредственно впадающих в Баренцево море (Тэдинто и Худяхаты), так и имеющих сток в р. Печору (Верхние Колваты). Всего в изученных водораздельных озерах выявлено 14 видов рыб из семи семейств. Наиболее широко представлены лососевые (43 %). Остальные семейства включали один-два вида. Во всех водоемах доминировали представители арктического пресноводного фаунистического комплекса (от 44 % в оз. Худяхаты до 56 % в оз. Тэдинто). Сопоставление ихтиофауны ледниковых озер, принадлежащих к бассейнам разных рек, позволило выявить как черты сходства (общее ядро ихтиофауны), так и отражающие своеобразие тех или иных озер различия состава видов рыб. Европейский хариус оз. Тэдинто оказался наиболее многочисленным видом не только по сравнению с озерами Худяхаты и Верхние Колваты, но и среди всех видов, населяющих эти водоемы. Судя по величине использованных индексов, максимальным уровнем разнообразия характеризуется рыбное население оз. Худяхаты, а минимальным – оз. Тэдинто. Показано, что рыбное население бассейнов рек Большеземельской тундры, непосредственно впадающих в Баренцево море и расположенных восточнее водосбора р. Черная, лишено язя, плотвы и окуня, обычных в бассейнах рек Уса и Печора.

Ключевые слова: фауна рыб, структура рыбного населения, водоразделы, ледниковые озера, Большеземельская тундра, Арктика.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы государственного задания «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды» № 125013101229–9.

Цитирование: Пономарев В. И. Ихтиофауна водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 505–521. EDN: SRDHSZ

Введение

На Европейском Севере России, главным образом в пределах Большеземельской тундры, расположено более 230 тыс. озер суммарной площадью почти 13,8 тыс. км² (Россия..., 1998). Эти водоемы большей частью относятся к бассейнам рек Печора и Уса (в частности, к водосборам их притоков Воркута, Сейда, Большая Роговая, Адзьва, Колва, Лая, Созьва, Шапкина, Ортина и др.), а также многочисленных водотоков, имеющих сток непосредственно в Баренцево и Карское моря (реки Нерута, Черная, Науляха, Седьха, Ханавэйха, Море-Ю, Великая, Ябто-Яха, Кара и мн. др.).

Морская и пресноводная ихтиофауна водоемов Арктики в целом хорошо изучена (Решетников, 2024). История исследований водных биологических ресурсов Большеземельской тундры берет свое начало еще в середине XVIII века (обзор: Возобновимые..., 2002). В литературе имеется ретроспективная информация о наиболее ценных видах рыб, обитающих в реках бассейнов северных морей (Друккер, 1927; Пробатов, 1934, 1936а, б, 1950; Световидов, 1936; Шеломов, 1937; Есипов, 1952; Бурмакин, 1953). Тем не менее рыбное население огромного количества озерно-речных систем восточноевропейских тундр остается совершенно не изученным.

Действительно, в свое время была детально исследована только фауна рыб Вашуткиных, Падимейских и Харбейских озер, а также Амбарты и ряда других небольших соседних водоемов (Сидоров, 1974). Также рекогносци-

ровочно исследовано рыбное население озер Наульто и Большой Торавей (Пономарев, 1996; Шубин, Сидоров, 1996), русла и озер бассейна р. Кара (Ponomarev, Loskutova, 2006; Пономарев, 2026), нескольких озер бассейнов рек Море-Ю и Хоседаю (Пономарев, 2023; Пономарев и др., 2026). Среди тундровых притоков р. Уса охарактеризована только ихтиофауна р. Колва, причем преимущественно в пределах низовьев ее русла (Кучина, Соловкина, 1959; Кучина, 1962).

Таким образом, абсолютное большинство разнотипных водных систем Большеземельской тундры совершенно не исследованы в ихтиофаунистическом отношении. При этом подобного рода сведения имеют чрезвычайную актуальность, в первую очередь в связи с развернувшимся в последние десятилетия масштабным вовлечением обширных территорий Большеземельской тундры в промышленное освоение минеральных ресурсов. С этих позиций информация о разнообразии и структуре водных сообществ и, в частности, рыбного населения, приобретает особую ценность в связи с возрастанием риска утраты биоразнообразия тундровых водных систем, прежде всего в результате негативного воздействия добычи и транспортировки углеводородов.

Характер размещения природных ресурсов во многом обусловил специфику хозяйственного освоения европейского северо-востока России как сырьевой базы страны. Этот регион располагает богатейшими природными ресурсами, как возобновляемыми

(в частности, рыбными и охотничьими), так и невозобновляемыми (нефть, газ, уголь, прочие минерально-сырьевые ресурсы). Здесь находятся наиболее обширные в Европе территории вечной мерзлоты и низменной тундры. Традиционные формы хозяйства (оленьеводство, рыболовство) соседствуют с крупными современными промышленными предприятиями. Имеются как сохраняющие близкое к естественному состояние территории, так и испытывающие серьезные последствия хозяйственной деятельности человека техногенно загрязненные зоны.

Особый интерес к региону и его био-те привлекает ледниковая история региона (Mangerud et al., 2004; Андреичева, Голубева, 2008): водосборы рек Большеземельской тундры, напрямую впадающих в Карское и Баренцево моря, вплоть до голоцена регулярно занимали покровные оледенения. В то же время в бассейне Печоры эти оледенения, по меньшей мере последние 60 тыс. лет, касались только расположенных севернее 67° с.ш. участков водосборов притоков ее нижнего течения и р. Усы (Astakhov et al., 1999). При этом важно отметить, что удаленность водораздельной линии между бассейнами Усы и рек с прямым стоком в северные моря от морского побережья варьирует от 20–25 до 160–170 км.

Это обстоятельство позволяет рассматривать водораздельные озерно-речные системы центральных и северных районов восточноевропейских тундр как весьма удобную модель для изучения закономерностей формирования водной фауны ледниковых озер бассейнов рек, напрямую впадающих в северные моря, а также сопредельных водосборов крупных континентальных рек в условиях наличия географических барьеров.

Детальное изучение состава и структуры рыбного населения абсолютного большинства озер и рек Большеземельской тундры

на практике невозможно даже при наличии соответствующих материальных и квалифицированных людских ресурсов в связи с их чрезвычайной многочисленностью и труднодоступностью. Одним из перспективных и реальных путей исследований представляется вычленение ключевых водораздельных территорий рассматриваемого региона, включающих озерно-речные системы бассейнов различных рек.

Мы уже использовали этот подход при изучении водной фауны водораздельных озер бассейнов рек Море-Ю и Адзья (Пonomarev и др., 2026). В данной работе основное внимание акцентировано на относительно небольшом (12×30 км) участке центральной части Большеземельской тундры, на котором локализованы истоки и озера на водосборах целого ряда рек, как самостоятельно впадающих в Баренцево море и его губы (Черная, Наульяха, Седьяха), так и относящихся к водосбору Печоры и ее притока Усы (рис. 1).

Цель работы – представить результаты сравнительного изучения полученных в последние годы оригинальных данных по составу и структуре рыбного населения водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры.

Материалы и методы

Сбор материалов из озер Худяхаты, Тэдинто и Верхние Колваты осуществили в сентябре 2023–2025 гг. (табл. 1). Для лова рыбы использовали стандартный порядок ставных лесковых жаберных сетей длиной 30 м, высотой 1,8 м и ячеей 10, 20, 30, 40, 50, 60 и 70 мм. Работу выполнили в соответствии с общепринятыми методами исследований (Правдин, 1966).

Относительную численность рыб определяли с использованием величины индексной оценки из расчета среднего количества

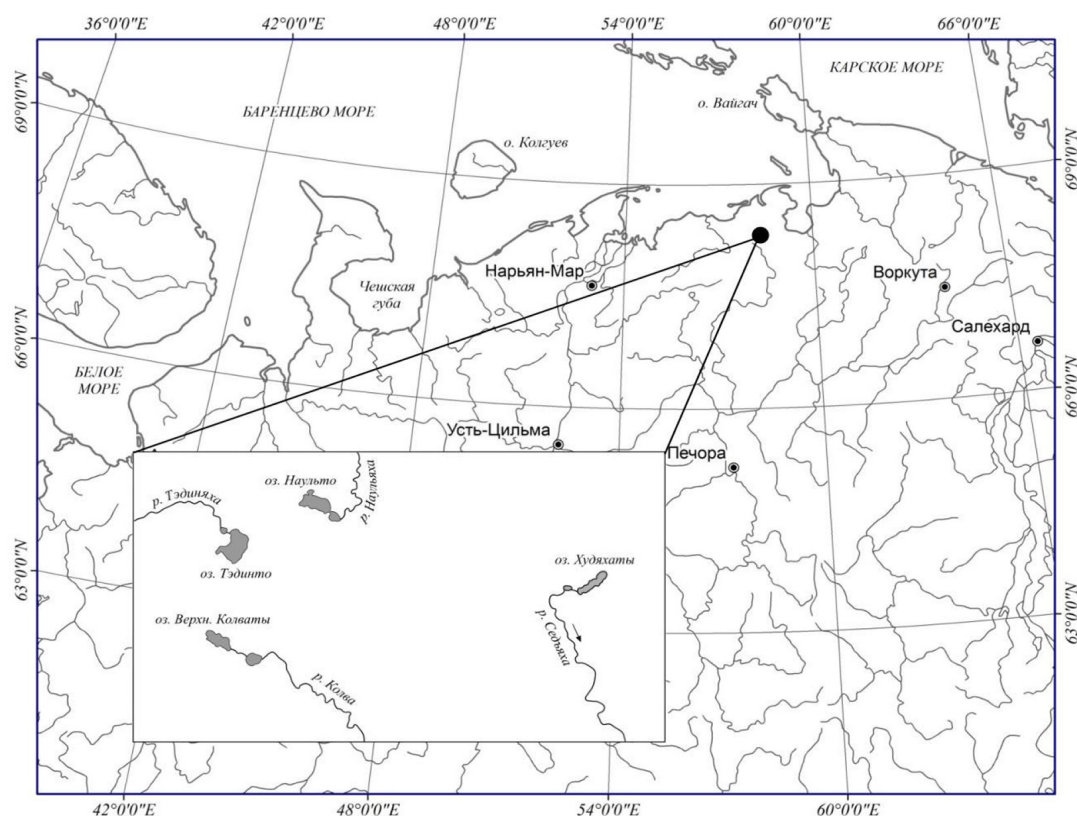


Рис. 1. Карта-схема расположения водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры

Fig. 1. Map of the location of the watershed lakes in the central part of the Bolshezemelskaya Tundra

Таблица 1. Общая характеристика изученных озер и объема собранных материалов

Table 1. General characteristics of the study lakes and the number of collected samples

Озеро	Бассейн реки	Период работ	Широта, с.ш. Долгота, в.д.	Площадь, км ²	Высота над ур. моря, м	Кол-во рыб, экз.
Тэдинто	Черная	09.2024	$68^{\circ} 16' 41''$ $58^{\circ} 00' 34''$	3,30	129	227
Худяхаты	Седьяха	09.2023	$68^{\circ} 15' 06''$ $58^{\circ} 40' 22''$	1,16	136	208
Верх. Колваты	Колва	09.2025	$68^{\circ} 12' 38''$ $57^{\circ} 58' 59''$	1,59	135	248
Наульто*	Наульяха	07.1992	$68^{\circ} 18' 30''$ $58^{\circ} 09' 34''$	2,63	118	156

Примечания: * полевые работы выполнены в 1992 г. (Пономарев, 1996; Шубин, Сидоров, 1996).

отловленных экземпляров рыб на единицу рыболовного усилия в час (экз./ус. × ч). Для оценки уровня видового разнообразия следом за В. Г. Терещенко с соавт. (1994) рассчитывали

следующие индексы: вероятность межвидовых встреч $PIE = 1 - \sum p^2(i)$, модифицированный индекс Симпсона $S = (\sum [p^2(i)]) - 1$, индекс Животовского $Sg = [\sum \sqrt{p(i)}]^2$, информационная

мера Шеннона $H = -\sum p(i) \lg p(i)$, индекс Шелдона $SH = \exp(H)$ (Песенко, 1982). Одновременное использование ряда индексов отвечает таким требованиям к индексам разнообразия, как влияние обилия массовых и наличия редких видов, симметричность и пропорциональность вклада видов и их численности.

В работе также использовали материалы собственных сборов из оз. Наульто, выполненных в июле 1992 г. (Пonomarev, 1996; Шубин, Сидоров, 1996). Лов рыбы в этом случае осуществляли ставными жаберными сетями длиной 10–70 м и ячеей 18–60 мм и тягловым неводом длиной 150 м и ячеей 24 мм.

Статистическую обработку и визуализацию данных провели с использованием программных пакетов Microsoft Excel 2007, PAST 4.15 (Ringner, 2008). Для выполнения многомерного анализа данных методом главных координат (PCoA) в качестве экологической дистанции между объектами приняли расстояние Жаккара, а также хеммингово расстояние (Hammer et al., 2001).

Все изученные водоемы представляют собой типичные ледниковые озера с сопоставимыми размерами, хорошо развитыми литоралью и батиялью, илистыми и илисто-каменистыми грунтами, сходной водной растительностью, изрезанными берегами и максимальными глубинами порядка 10–20 м. В первом приближении они отличаются между собой именно принадлежностью к различным речным бассейнам.

Результаты

Ихтиофауна водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры оказалась сравнительно многочисленной: всего в местных озерах выявлено 14 видов рыб из семи семейств (табл. 2). Наиболее широко представлены лососевые виды (43 %). Остальные семейства включали один-два вида.

Во всех водоемах доминировали, по классификации Г.В. Никольского (1980), рыбы из арктического пресноводного фаунистического комплекса (от 44 % в оз. Худяхаты до 56 % в оз. Тэдинто). Среди них арктический голец, сиг, чир, пелядь, сибирская ряпушка и налим.

Представители бореального равнинного комплекса (плотва, щука, ерш и окунь) ожидаемо преобладали в составе рыбного населения оз. Верхние Колваты из бассейна р. Печоры (36 %) и значительно реже встречались в озерах Наульто (17 %) и Худяхаты (11 %), расположенных на водосборах рек, непосредственно впадающих в Баренцево море. При этом неожиданно высокая доля видов из бореального равнинного фаунистического комплекса (33 %) выявлена в составе рыбного населения оз. Тэдинто, еще одного водоема бассейна Баренцева моря.

Аналогичная, но диаметрально противоположная дифференциация обнаружена при сопоставлении распределения видов из бореального предгорного фаунистического комплекса (гольян, хариус и обыкновенный подкаменщик): минимальная доля обнаружена в ихтиофауне озер Тэдинто (11 %) и Верхние Колваты (18 %), уступающая таковой в озерах Наульто (25 %) и Худяхаты (33 %).

Еще один, четвертый фаунистический комплекс (понтокаспийский пресноводный) в рассматриваемом регионе включает только один вид – девятииглую колюшку, найденную в озерах Наульто (8 %) и Худяхаты (11 %). Идентификация этого широко распространенного на европейском северо-востоке вида затруднена по причине того, что колюшка практически не попадает в сети с ячейей 10 мм, а ее находки возможны только с использованием мелкочейных сачков и при анализе содержимого желудков хищных видов рыб.

Таблица 2. Состав ихтиофауны водораздельных озер Большеземельской тундры

Table 2. Composition of the ichthyofauna of the watershed lakes in the Bolshezemelskaya Tundra

Семейство	Название	Латинское название	Озеро			
			1	2*	3	4
Leuciscidae	Обыкновенный гольян	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-
	Плотва	<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	+
Salmonidae	Арктический голец	<i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-
	Обыкновенный сиг	<i>Coregonus lavaretus</i> (Gmelin, 1758)	+	+	+	+
	Чир	<i>C. nasus</i> (Pallas, 1776)	+	+	+	+
	Пелядь	<i>C. peled</i> (Gmelin, 1789)	+	+	+	+
	Сибирская ряпушка	<i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848	+	+	-	+
	Европейский хариус	<i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Esocidae	Щука	<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Gadiformes	Налим	<i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
Percidae	Обыкновенный ерш	<i>Gimnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	+
	Окунь	<i>Perca fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	+
Cottidae	Обыкновенный подкаменщик	<i>Cottus gobio</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+
Casterosteidae	Девятииглая колюшка	<i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-
Всего видов			9	12	9	11

Примечания: 1 – оз. Тэдинто, 2 – оз. Наульто, 3 – оз. Худяхаты, 4 – оз. Верхние Колваты. + постоянно обитающий вид; – вид отсутствует в сборах. * – по: Пономарев, 1996; Шубин, Сидоров, 1996.

В целом состав рыбного населения четырех рассматриваемых водораздельных озер имеет как черты значительного сходства, так и определенные различия (см. табл. 2). Необходимость их количественного сопоставления потребовала проведения многомерного анализа полученных данных методом главных координат. Степень сходства и различий видового состава фауны рыб исследованных озер по индексу Жаккара показана на рис. 2. Из него следует весьма значительная дистанционированность рыбного населения двух водоемов – Верхние Колваты и Тэдинто, от озер Худяхаты и Наульто, а также столь же серьезные различия между двумя последними.

В то же время для всех изученных водоемов характерно наличие выраженного ядра ихтиофауны (Жаков, 1984), включающего такие виды, как сиг, чир, пелядь, европейский хариус, щука и налим (рис. 3). Именно эти виды встречаются во всех четырех использованных нами в качестве модельных озерах. Наиболее близка к ядру местной ихтиофауны в плоскости главных координат локализация позиции обыкновенного подкаменщика, не обнаруженного из четырех озер лишь в оз. Тэдинто. Несколько далее позиционированы виды рыб, отмеченные в двух-трех озерах (обыкновенный гольян, ряпушка, ерш, окунь и колюшка). Наконец, в наибольшей степени отдалены от ядра ихтиофауны арктический

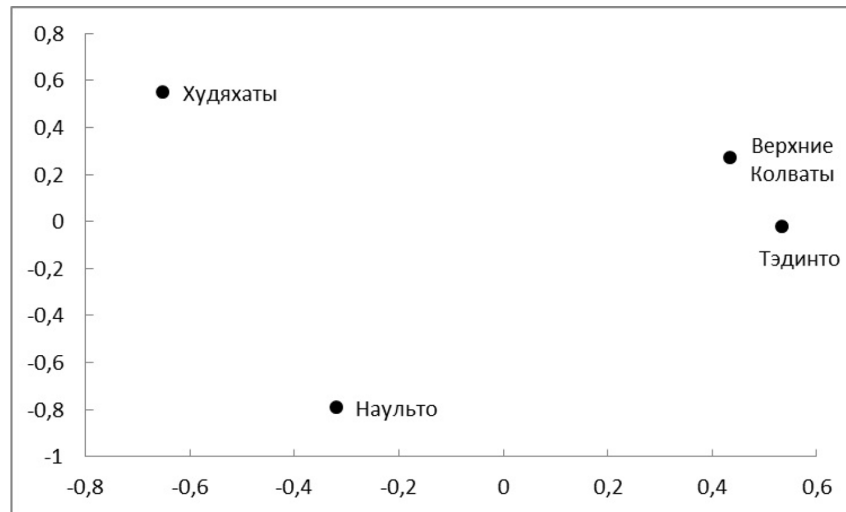


Рис. 2. Отображение сходства видового состава рыбного населения изученных тундровых озер по индексу Жаккара в плоскости главных координат

Fig. 2. Display of the similarity between the species composition of the fish populations in the study tundra lakes according to the Jaccard index in the principal coordinate plane

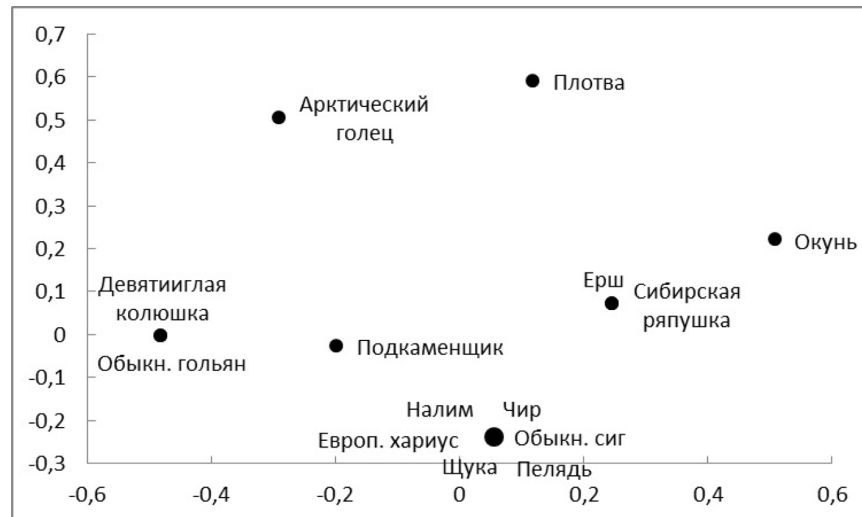


Рис. 3. Отображение парной встречаемости разных видов рыб озер центральной части Большеземельской тундры в плоскости главных координат

Fig. 3. Display of the pairwise occurrence of different fish species in the lakes of the central part of the Bolshezemelskaya Tundra in the principal coordinate plane

голец и плотва, каждый из этих видов был отмечен только в одном из озер.

Структура рыбного населения рассматриваемых озер также имеет существенные черты сходства (рис. 4). Действительно, в озерах Тэдинто и Худяхаты роль супердоминан-

та принадлежит европейскому хариусу, тогда как в оз. Верхние Колваты – пеляди и хариусу. В отношении видов-субдоминантов рыбное население водоемов имеет больше отличий: в оз. Тэдинто эту позицию занимает ерш, а в оз. Худяхаты – сиг. Значение других видов

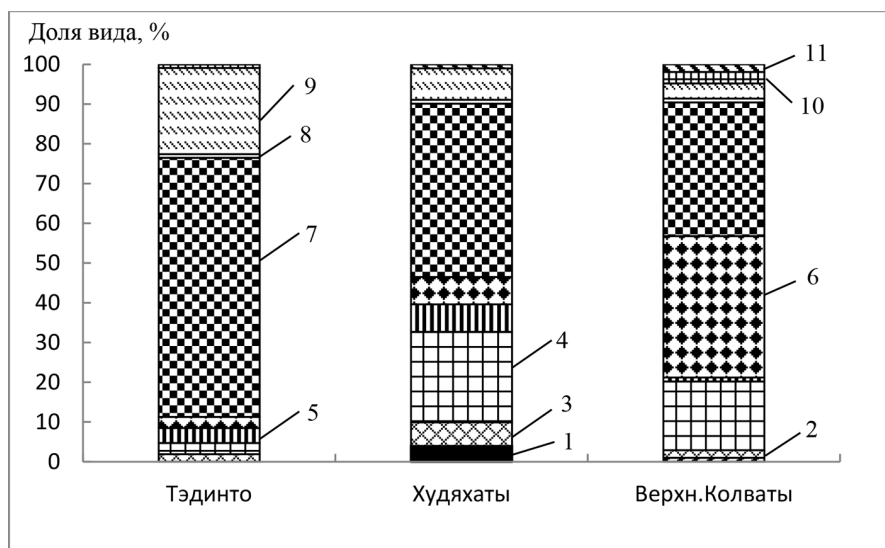


Рис. 4. Доля от общей численности различных видов рыб в уловах сетей ячейей 10–70 мм в озерах центральной части Большеземельской тундры: 1 – обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*, 2 – плотва *Rutilus rutilus*, 3 – щука *Esox lucius*, 4 – обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, 5 – чир *C. nasus*, 6 – пелядь *C. peled*, 7 – европейский хариус *Thymallus thymallus*, 8 – налим *Lota lota*, 9 – ерш *Gymnocephalus cernua*, 10 – окунь *Perca fluviatilis*, 11 – подкаменщик *Cottus gobio*

Fig. 4. The abundance percentages of various fish species in catches of 10–70 mm mesh nets in lakes of the central part of the Bolshezemelskaya Tundra: 1 – common minnow *Phoxinus phoxinus*, 2 – roach *Rutilus rutilus*, 3 – pike *Esox lucius*, 4 – common whitefish *Coregonus lavaretus*, 5 – broad whitefish *C. nasus*, 6 – peled *C. peled*, 7 – European grayling *Thymallus thymallus*, 8 – burbot *Lota lota*, 9 – ruffe *Gymnocephalus cernua*, 10 – perch *Perca fluviatilis*, 11 – European bullhead *Cottus gobio*

в формировании структуры рыбного населения заметно ниже.

Здесь необходимо отметить, что в обследованном более 30 лет назад оз. Наульто также доминировал европейский хариус, которому несущественно уступал чир, тогда как доля остальных видов рыб не выходила за пределы 4–5 % (Шубин, Сидоров, 1996).

Сопоставление рассчитанных величин относительной численности рыб различных видов свидетельствует о том, что европейский хариус оз. Тэдинто оказался наиболее многочисленным видом не только по сравнению с озерами Худяхаты и Верхние Колваты, но и среди всех видов, населяющих эти водоемы (табл. 3). Сравнительно высокие значения показателя характерны для ерша оз. Тэдинто, сига оз. Худяхаты, а также пеляди и сига оз.

Верхние Колваты. Величина этого параметра остальных видов рыб в этих озерах не превышала 0,01–0,08 экз./ус. × ч.

Расчет общей плотности (численности) рыб оз. Наульто был основан на использовании неводных уловов (Шубин, Сидоров, 1996), в связи с чем его величины несопоставимы с полученными нами на основе уловов в стандартный ряд ставных сетей. При этом обращает внимание, что максимальные значения выявлены у неполовозрелого чира оз. Наульто и несколько ниже у хариуса.

Величина индексов разнообразия рыбного населения изученных в работе тундровых озер представлена на рис. 5. Судя по соотношению значений всех пяти использованных показателей, максимальный уровень разнообразия присущ рыбной части

Таблица 3. Величина относительной численности различных видов рыб в водораздельных озерах центральной части Большеземельской тундры, экз./ус. × ч

Table 3. Relative abundance of different fish species in the watershed lakes in the central part of the Bolshezemelskaya Tundra, ind./effort per hour

Вид	Озера		
	Тэдинто	Худяхаты	Верхние Колваты
Обыкновенный голец		0,05	
Плотва			0,01
Щука	0,02	0,07	0,03
Обыкновенный сиг	0,03	0,27	0,23
Чир	0,04	0,08	0,01
Пелядь	0,03	0,08	0,48
Европейский хариус	0,76	0,52	0,46
Налим	0,01	0,01	0,01
Ерш	0,25		0,05
Окунь	0,01		0,04
Подкаменщик		0,01	0,03

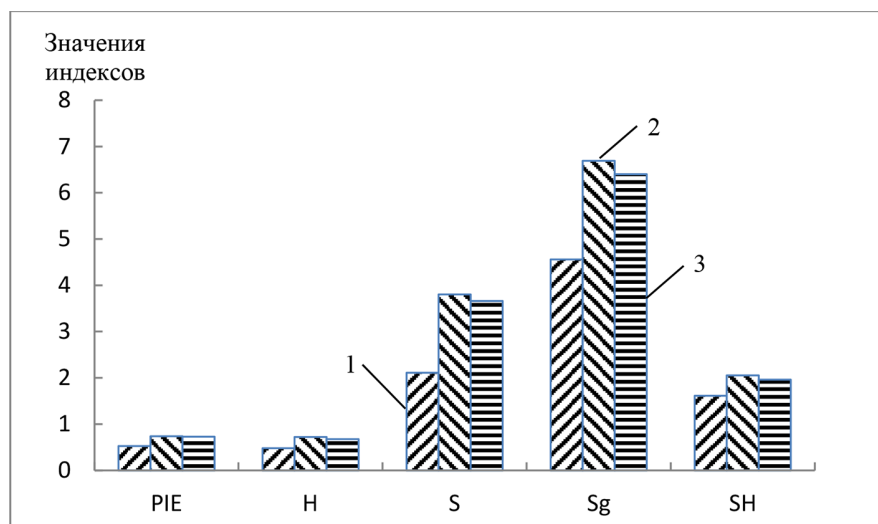


Рис. 5. Величина индексов разнообразия рыбного населения тундровых озер центральной части Большеземельской тундры: 1 – оз. Тэдинто, 2 – оз. Худяхаты, 3 – оз. Верхние Колваты

Fig. 5. The indices of diversity of the fish populations in tundra lakes in the central part of the Bolshezemelskaya Tundra: 1 – Lake Tedinto, 2 – Lake Khudyakhaty, 3 – Lake Verkhnie Kolvaty

водного сообщества оз. Худяхаты, а минимальный – для оз. Тэдинто. На первый взгляд, это обстоятельство вызывает вопросы, поскольку в этих двух водоемах обнаружено по девять видов рыб. Более того, оказавшиеся самым разнообразным рыбное население

оз. Худяхаты уступает оз. Верхние Колваты по количеству обитающих здесь видов рыб. Причина этого в крайней неравномерности обилия входящих в состав ихтиофауны рыб и супердоминировании одного или двух видов (Песенко, 1982).

Обсуждение

Впервые предпринятое сравнительное изучение состава и структуры рыбного населения водораздельных озер центральной части Большеземельской тундры позволило получить оригинальную информацию о разнообразии рыбной части водных сообществ, специфике ихтиофауны озер, относящихся к водосборам различных рек, структуре рыбного населения и относительной численности входящих в него видов рыб.

Составление списков ихтиофауны водных объектов ранее не изученных с этих позиций территорий имеет важное значение и самостоятельную ценность. В последнее время заметно снизилось внимание специалистов к исследованиям распределения рыбного населения в бассейнах различных рек, выявлению закономерностей формирования современной ихтиофауны в различных географических зонах, разработке региональных каталогов рыб, несмотря на их неоспоримую актуальность. Эти направления исследований нацелены непосредственно на сохранение видового разнообразия и продуктивности рыбного населения в условиях глобальных изменений климата и общества.

Вместе с тем в рамках данной работы основной акцент сделан на сопоставлении состава и структуры рыбного населения озер, относящихся к бассейнам разных рек: непосредственно впадающих в Баренцево море и его губы и расположенных на водосборе крупнейшей североевропейской печорской речной системы.

Прежде всего привлекает внимание чрезвычайно ценный видовой состав ихтиофауны всех без исключения озер рассматриваемого водораздельного региона: шесть из 14 видов рыб принадлежат к семейству лососевых. Среди них такие ценные виды, как арктический голец и чир, а также сиг, пелядь, сибирская

ряпушка и европейский хариус. Около половины состава ихтиофауны относятся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу (это все сиговые, арктический голец и налим). Также представлены бореальные (равнинный и предгорный) и понтокаспийский пресноводный комплексы.

Общий количественный состав ихтиофауны обследованных в данной работе озер вполне соответствует данным, ранее полученным по другим озерно-речным системам Большеземельской тундры. В частности, ихтиофауна Вашуткиных озер включает 15, Харбейских озер и оз. Большой Падимей – по 13 видов рыб (Сидоров, 1974). При этом в отличие от указанных трех групп водоемов, относящихся к бассейну р. Печоры, оз. Малый Падимей, расположенное на водосборе непосредственно впадающей в Баренцево море р. Коротаихи, населено 10 видами рыб (здесь отсутствуют карповые и окунь). Аналогичная картина получена при исследовании рыбного населения водораздельных озер бассейнов рек Море-Ю и Хоседаю (Пономарев и др., 2026): здесь выявлено 15 видов рыб.

Об относительной сукцессионной молодости изученных в работе озер свидетельствуют не только упомянутые выше геологические данные (Astakhov et al., 1999; Mangerud et al., 2004; Андреичева, Голубева, 2008), но и наличие в ядрах их ихтиофауны хариуса и сиговых рыб (Жаков, 1984). Как уже указано, в составе ядер выявлено шесть видов (сиг, чир, пелядь, европейский хариус, щука и налим), общих для всех четырех сравниваемых водоемов. В отличие от ядра ихтиофауны, маркирующая, по терминологии Л. А. Жакова (1984), часть рыбного ихтиоценоза отражает своеобразие рыбного населения того или иного водоема. Среди этих видов – обнаруженные в двух-трех из четырех изученных озер (обыкновенный голянь, сибирская ряпушка,

ерш, окунь и девятиглая колюшка) либо встреченные только в одном из них (арктический голец, плотва).

В соответствии с этими представлениями своеобразие оз. Наульто подчеркивает наличие здесь арктического гольца, а оз. Верхние Колваты – плотвы. То же самое справедливо в отношении окуня (озера Тэдинто и Верхние Колваты), а также обыкновенного гольяна и девятиглай колюшки (озера Наульто и Худяхаты).

Показательно, что плотва обнаружена нами только в оз. Верхние Колваты, расположенном в печорском бассейне, тогда как окунь – еще и в оз. Тэдинто из бассейна р. Черная, самостоятельно впадающей в Баренцево море. Об отсутствии этих двух видов рыб в бассейнах целого ряда арктических водотоков ранее информировал Ю.И. Чернов (2008), объясняя это наблюдение экстремальными погодными условиями высоких широт.

По заключению Г.П. Сидорова (1974), карповые не населяют водоемы Большеземельской тундры за пределами бассейна р. Печоры, а окунь редко встречается в системах водотоков, напрямую впадающих в Баренцево море. Однако до последних лет устоялось мнение, что окунь распространен по всему арктическому побережью от р. Пасвик до Колымы (Сидоров, Решетников, 2014), обитая наряду с ельцом и плотвой, и в р. Кара (Новоселов, 2025).

Установлено, что эти три вида отсутствуют как в бассейне р. Кара (Пономарев, 2026), так и в других водных системах бассейнов Карского и Баренцева морей восточной и центральной областей Большеземельской тундры, по меньшей мере до Хайпудырской губы и впадающих в нее рек. Они не населяют бассейны рек Коротаиха (Друккер, 1927; Сидоров, 1974), Ябто-Яха и Великая (Друккер, 1927), а также озерно-речные системы р.

Море-Ю (Пономарев, 2023; Пономарев и др., 2026). Эти виды не выявлены ни на одном из участков побережья Северного Ледовитого океана от р. Поной до дельты р. Колымы участниками шведско-российской экспедиции «Экология тундры-94» (Novikov et al., 2000). При этом язь, плотва и окунь являются обычными видами бассейнов рек Адзъва и Колва (печорский водосбор). До настоящего времени в качестве крайнего восточного предела ареала окуня в Большеземельской тундре было отмечено небольшое ледниковое озеро, сообщаемое протокой с оз. Большой Торавей (Пономарев, 1996; Шубин, Сидоров, 1996).

В работе установлено, что структура рыбного населения озер разных районов тундры и речных бассейнов имеет свою специфику. Так, если в озерах Тэдинто и Худяхаты доминировал хариус, в оз. Наульто – хариус и чир, а в оз. Верхние Колваты – пелядь и сиг, то в бассейне р. Море-Ю сиг выявлен лишь в двух озерах – Большие Сиднейты (здесь он выступал как доминант совместно с пелядью) и безымянном озере в бассейне притока Море-Ю, р. Чираты (единично) (Пономарев, 2023). В остальных озерах на водосборе этой реки доминировала пелядь и лишь в еще одном безымянном озере – европейский хариус. В противовес этому, в озерах бассейна сопредельного с р. Море-Ю водотока Хоседаю преобладали либо сиг, либо пелядь, либо окунь (наши неопубликованные данные).

Соответственно, величина относительной численности рыб, максимальная в рассматриваемых в работе водоемах у хариуса (0,46–0,76 экз./ус. × ч), а в оз. Верхние Колваты еще и у пеляди (0,48 экз./ус. × ч), в бассейне р. Море-Ю имела предельные значения только у одного вида – пеляди (0,3–0,75 экз./ус. × ч). Соответственно, в бассейне р. Хоседаю максимальную численность демонстрировали

сиг оз. Лангутаты (0,42 экз./ус. × ч), окунь оз. Лангутаты и пелядь оз. Большие Нгосавейты (0,6 экз./ус. × ч).

Хорошо известно, что для оценки уровня биологического разнообразия или разнотипности сообществ совершенно недостаточно такой его традиционной формы выражения, как видовой список (Гиляров, 1967). В свое время это обстоятельство привело к разработке целых систем индексов, базирующихся на учете двух фундаментальных свойств биоразнообразия – богатства видов и их эквитабильности (Гиляров, Маркина, 1976; Песенко, 1982; Терещенко и др., 1994).

По определению, биоразнообразие сообщества тем выше, чем больше количество входящих в него видов и чем равномернее их обилие (Песенко, 1982). С этих позиций большинство водных сообществ высоких широт, в состав которых входит рыбное население водоемов Большеземельской тундры, заведомо характеризуются относительно низкой степенью разнообразия. Действительно, с продвижением к северу общее количество видов сокращается, но резко возрастает роль тех или иных видов-доминантов (обзор: Begon et al., 1986). Эта закономерность нашла свое логичное подтверждение и в данной работе. При определенной вариативности значений индексов разнообразия рыбного населения озер центральной части Большеземельской тундры (см. рис. 5) они хорошо согласуются с их уровнем, характерным для водоемов бассейна р. Море-Ю (Пonomarev, 2023), и заметно превосходят их величины для рыбного населения горных ледниковых озер Приполярного и Полярного Урала, гораздо более бедных по видовому составу (Пonomarev, 2022).

В целом состав рыбного населения ледниковых озер, расположенных на водосборах различных рек, непосредственно впадающих в Баренцево море и принадлежащих к бас-

сейну р. Печоры, сходен, но имеются различия, главным образом касающиеся наличия в последних язя (Сидоров, 1974; Пonomarev, 2023), плотвы и окуня. Очевидно, что бассейны рек, имеющих прямой сток на север и расположенных севернее 67° с.ш., были заняты покровными оледенениями (Astakhov et al., 1999). Аналогичная ситуация затрагивала верховья тундровых притоков «пра-Усы», тогда как их низовья оставались свободными от оледенений и могли выполнять функции рефугиумов. Таким образом, можно предположить, что формирование современного рыбного населения водных систем по обе стороны водораздела между реками бассейна Баренцева моря и имеющих сток в р. Печору, шло разными путями. Заселение первых могло идти только с востока, где отсутствовали язь, окунь и плотва, последних – из расположенных в низовьях тундровых рек рефугиумов.

Заключение

Полученные в работе данные позволили впервые охарактеризовать состав ихтиофауны и структуру рыбного населения ранее не изученного в этом отношении района Большеземельской тундры. Сопоставление ихтиофауны ледниковых озер, принадлежащих к бассейнам разных рек, позволило выявить как черты сходства (общее ядро ихтиофауны), так и различия, отражающие своеобразие рыбного населения тех или иных озер. Также показано, что структура рыбного населения озер различных участков Большеземельской тундры может существенно отличаться: если в рассматриваемом районе доминирует европейский хариус либо этот вид совместно с сигом или чиром, то в бассейне р. Море-Ю в большинстве озер преобладает пелядь.

Огромное разнообразие озерно-речных систем Большеземельской тундры и природ-

ных условий в совокупности с крайне низкой степенью изученности водной фауны в целом и ихтиофауны в частности обеспечивают серьезные перспективы ее дальнейших исследований. Среди задач на обозримую перспективу наиболее актуальными представляются:

- комплексное изучение водной фауны основных озерно-речных систем бассейнов водотоков, непосредственно впадающих в Баренцево и Карское моря, а также водораздельных озер верховий правых притоков рек Печоры и Усы;
- оценка биологического разнообразия озер и рек Большеземельской тундры и влияния на него природных факторов;
- характеристика биоресурсного потенциала водных систем Большеземельской тун-

дры и его эксплуатации до промышленного освоения и в современных условиях;

- исследование последствий антропогенного воздействия на биоразнообразие озерно-речных систем Большеземельской тундры;
- оценка состояния редких, охраняемых и ценных видов рыб озер и рек Большеземельской тундры для использования этих данных в качестве фоновых при организации долгосрочного мониторинга;
- определение угроз и рисков социально-экономическому развитию коренного и местного населения Ненецкого автономного округа и Республики Коми в результате глобальных климатических изменений, а также добычи и транспортировки углеводородов.

Список литературы / References

Андреичева Л. Н., Голубева Ю. В. (2008) Эволюция природной среды и климата Арктики в квартере. *Вестник Института геологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*, 4: 2–6 [Andreicheva L. N., Golubeva Yu. V. (2008) Evolution of the Arctic natural environment and climate in the quaternary. *Bulletin of the Institute of Geology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences* [Vestnik Instituta geologii Komi nauchnogo tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN], 4: 2–6 (in Russian)]

Бурмакин Е. В. (1953) Биология и рыбохозяйственное значение пеляди. *Труды Барабинского отделения ВНИОРХ*, 6(1): 25–89 [Burmakin E. V. (1953) Biology and fishery importance of peled. *Proceedings of the Barabinsk Branch of All-Union Scientific Research Institute of Lake and River Fisheries* [Trudy Barabinskogo otdeleniya VNIORKh], 6(1): 25–89 (in Russian)]

Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры (2002) *Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 169*. Сыктывкар, 113 с. [Renewable resources of water bodies in the Bolshezemelskaya Tundra (2002) *Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 169*. Syktyvkar, 113 p. (in Russian)]

Гиляров А. М. (1967) Теория информации в экологии. *Успехи современной биологии*, 64(1): 107–115 [Gilyarov A. M. (1967) Information theory in ecology. *Advances in Contemporary Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 64(1): 107–115 (in Russian)]

Гиляров А. М., Маркина Н. П. (1976) Сравнение нескольких индексов видового разнообразия при исследовании морского фитопланктона. *Журнал общей биологии*, 37(3): 362–368 [Gilyarov A. M., Markina N. P. (1976) Comparison of several indices of species diversity in the study of marine phytoplankton. *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 37(3): 362–368 (in Russian)]

Друккер Г. Ф. (1927) Рыбный промысел Большеземельской тундры. *Труды Института по изучению Севера*, 38: 5–21 [Drukker G. F. (1927) Fishing industry of the Bolshezemelskaya

Tundra. *Transactions of the Institute for the Study of the North* [Trudy Instituta po izucheniyu Severa], 38: 5–21 (in Russian)]

Есипов В. К. (1952) *Рыбы Карского моря*. Москва, Издательство Академии наук СССР, 146 с. [Esipov V. K. (1952) *Fishes of the Kara Sea*. Moscow, Academy of Sciences of the USSR, 146 p. (in Russian)]

Жаков Л. А. (1984) *Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР*. Москва, Наука, 144 с. [Zhakov L. A. (1984) *Formation and structure of the fish population in the lakes of the North-West of the USSR*. Moscow, Nauka, 144 p. (in Russian)]

Кучина Е. С. (1962) Ихтиофауна притоков р. Усы. *Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы*. Москва, Издательство Академии наук СССР, с. 176–211 [Kuchina E. S. (1962) Ichthyofauna of the Usa River tributaries. *Fishes of the Usa River Basin and their feeding resources*. Moscow, USSR Academy of Sciences Publishing House, p. 176–211 (in Russian)]

Кучина Е. С., Соловкина Л. Н. (1959) Особенности биологии и промысла рыб реки Колвы. *Труды Коми филиала Академии наук СССР*, 8: 85–100 [Kuchina E. S., Solovkina L. N. (1959) Biology and fisheries of the Kolva River. *Proceedings of the Komi Branch of the Academy of Sciences of the USSR* [Trudy Komi filiala Akademii nauk SSSR], 8: 85–100 (in Russian)]

Никольский Г. В. (1980) *Структура вида и закономерности изменчивости рыб*. Москва, Пищевая промышленность, 184 с. [Nikolsky G. V. (1980) *Species structure and patterns of fish variability*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost, 184 p. (in Russian)]

Новоселов А. П. (2025) Зоогеографическое районирование севера европейской части России по составу пресноводной ихтиофауны. *Вопросы ихтиологии*, 65(5): 557–575 [Novoselov A. P. (2025) Zoogeographical zoning of northern European Russia by the composition of freshwater ichthyofauna. *Journal of Ichthyology*, 65(5): 817–831]

Песенко Ю. А. (1982) *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва, Наука, 288 с. [Pesenko Yu. A. (1982) *Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies*. Moscow, Nauka, 288 p. (in Russian)]

Пономарев В. И. (1996) Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озер северной части Большеземельской тундры. *Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 147*. Сыктывкар, с. 139–151 [Ponomarev V. I. (1996) Some population characteristics of fish from polytypic lakes of the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra. *Some approaches to organizing environmental monitoring in the North. Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 147*. Syktyvkar, p. 139–151 (in Russian)]

Пономарев В. И. (2022) Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала. *Биология внутренних вод*, 2: 158–169 [Ponomarev V. I. (2022) Vertical distribution of ichthyofauna in lakes on the western slopes of the Subpolar and Polar Urals. *Inland Water Biology*, 15(2): 149–159]

Пономарев В. И. (2023) Структура рыбного населения бассейна реки Море-Ю (бассейн Хайпудырской губы Баренцева моря). *Известия Коми научного центра УрО РАН*, 6: 37–46 [Ponomarev V. I. (2023) The structure of ichthyofauna in the More-Yu River basin (the Khaipudyrskaya Bay basin, the Barents Sea). *Bulletin of the Komi Scientific Center UrB RAS* [Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN], 6: 37–46 (in Russian)]

Пономарев В. И. (2026) Ихтиофауна бассейна реки Кара. *Вопросы ихтиологии*, 66(1): 3–17 [Ponomarev V. I. (2026) Ichthyofauna of the Kara River basin. *Journal of Ichthyology*, 66(1): 13–25]

Пономарев В. И., Лоскутова О. А., Кононова О. Н., Кондратьева Т. А. (2026) Сравнительная характеристика разнообразия фауны водораздельных озёр центральной части Большеземельской тундры. *Теоретическая и прикладная экология*, 1: 77–87 [Ponomarev V. I., Loskutova O. A., Kononova O. N., Kondratjeva T. A. (2026) Comparative study of the Bolshezemelskaya tundra central part watershed lakes fauna diversity. *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 1: 77–87 (in Russian)]

Правдин И. Ф. (1966) *Руководство по изучению рыб*. Москва, Пищевая промышленность, 376 с. [Pravdin I. F. (1966) *Guide to studying fish*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost, 376 p. (in Russian)]

Пробатов А. Н. (1934) *Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары*. Москва, Издательство ВНИРО, 140 с. [Probatov A. N. (1934) *Materials on the scientific and commercial survey of the Kara Bay and the Kara River*. Moscow, VNIRO, 140 p. (in Russian)]

Пробатов А. Н. (1936a) Данные по систематике и биологии чира (*Coregonus nasus* Pall.) и сига (*Coregonus lavaretus pidschian* G.) реки Кары. *Ученые записки Пермского государственного университета*, 2(1): 3–38 [Probatov A. N. (1936a) Data on the systematics and biology of broad whitefish (*Coregonus nasus* Pall.) and whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian* G.) of the Kara River. *Scientific Notes of Perm State University* [Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta], 2(1): 3–38 (in Russian)]

Пробатов А. Н. (1936b) Хариус реки Кары. *Известия биологического научно-исследовательского института при Пермском государственном университете*, 10(9–10): 393–402 [Probatov A. N. (1936b) Grayling of the Kara River. *Transactions of the Biological Research Institute at Perm State University* [Izvestiya biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Permskom gosudarstvennom universitete], 10(9–10): 393–402 (in Russian)]

Пробатов А. Н. (1950) О миграциях и размножении омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) в бассейне Карского моря. *Ученые записки Томского государственного университета*, 15: 141–154 [Probatov A. N. (1950) On migration and reproduction of the omul *Coregonus autumnalis* (Pallas) in the basin of the Kara Sea. *Scientific Notes of Tomsk State University* [Uchenye zapiski Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 15: 141–154 (in Russian)]

Решетников Ю. С. (2024) Ихтиофауна Арктики и ее специфика. *Успехи современной биологии*, 144(2): 234–244 [Reshetnikov Yu. S. (2024) Peculiarities of Arctic ichthyofauna. *Biology Bulletin Reviews*, 14(4): 495–504]

Россия: водно-ресурсный потенциал (1998) Черняев А. М. (ред.) Екатеринбург, Аэрокосмоэкология, 342 с. [Russia: water resource potential (1998) Chernyaev A. M. (Ed.) Yekaterinburg, Aerokosmoeekologiya, 342 p. (in Russian)]

Световидов А. Н. (1936) Сиг рек Кары и Сибирчи (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*). *Труды ЗИН АН СССР*, 4(2): 389–424 [Svetovidov A. N. (1936) Whitefish of the Kara and Sibirchi Rivers (*Coregonus lavaretus pidschian natio bergiellus*). *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences* [Trudy ZIN AN SSSR], 4(2): 389–424 (in Russian)]

Сидоров Г. П. (1974) *Рыбные ресурсы Большеземельской тундры*. Ленинград, Наука, 164 с. [Sidorov G. P. (1974) *Fish resources of the Bolshezemelskaya Tundra*. Leningrad, Nauka, 164 p. (in Russian)]

Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. (2014) *Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 346 с. [Sidorov G. P., Reshetnikov Yu. S. (2014) *Salmonid fishes of water bodies of the European north-east*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 346 p. (in Russian)]

Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. (1994) Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества. *Биоразнообразие: степень таксономической изученности*. Москва, Наука, с. 86–98 [Tereshchenko V.G., Tereshchenko L.I., Smetanin M.M. (1994) Evaluation of various indices for expressing the biological diversity of a community. *Biodiversity: the degree of taxonomic knowledge*. Moscow, Nauka, p. 86–98 (in Russian)]

Шеломов В.Н. (1937) К биологии нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) реки Коротаиха. *Ученые записки Пермского государственного университета*, 3(1): 125–161 [Shelomov V.N. (1937) On biology of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) of the Korotaikha River. *Scientific Notes of Perm State University* [Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta], 3(1): 125–161 (in Russian)]

Шубин Ю.П., Сидоров Г.П. (1996) Рыбохозяйственная характеристика некоторых озёр северной части Большеземельской тундры. *Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Труды Коми научного центра УрО Российской АН, № 147*. Сыктывкар, с. 152–160 [Shubin Yu. P., Sidorov G.P. (1996) Fishery characteristics of some lakes in the northern part of the Bolshezemelskaya Tundra. *Some approaches to organizing environmental monitoring in the North. Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 147*. Syktyvkar, p. 152–160 (in Russian)]

Чернов Ю.И. (2008) *Экология и биогеография. Избранные работы*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 580 с. [Chernov Yu. I. (2008) *Ecology and biogeography. Selected works*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 580 p. (in Russian)]

Astakhov V.I., Svendsen J.I., Matiouchkov A., Mangerud J., Maslenikova O., Tverangre J. (1999) Marginal formations of the last Kara and Barents ice sheets in northern European Russia. *Boreas*, 28(1): 23–45

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne, Blackwell Scientific, 945 p.

Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 4

Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K. C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J.-P., Möller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. (2004) Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 23(11–13): 1313–1332

Novikov G.G., Politov D.V., Makhrov A.A., Malinina T.V., Afanasiev K.I., Fernholm B. (2000) Freshwater and estuarine fishes of the Russian Arctic coast (the Swedish–Russian Expedition ‘Tundra Ecology-94’). *Journal of Fish Biology*, 57(Supplement A): 158–162

Ponomarev V., Loskutova O. (2006) Diversity of zoobenthos and fish communities of lakes in the Kara Sea basin. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 29(4): 1715–1718

Ringnér M. (2008) What is principal component analysis? *Nature Biotechnology*, 26: 303–304

EDN: FVLLTT

УДК 598.2

Dynamics of Species Diversity and Structure of Bird Communities in the Bolshezemelskaya Tundra

Sergey K. Kochanov* and Oleg Y. Mineev

*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 03.09.2026, accepted 01.10.2026

Abstract. The article consolidates literature data covering the period since the late 19th century and the results of the authors' original field research across 23 key areas of the Bolshezemelskaya Tundra, the Yugorsky Peninsula and the European part of the Polar Urals, all located north of the Arctic Circle. A total of 198 bird species have been recorded in this region, including 117 breeding species. At the community level, we analysed the composition of bird species by origin, foraging and nesting strata, and food sources. In undisturbed habitats, the bird community is dominated by Siberian (45 % of the total) and Arctic (24 %) species; species feeding and nesting in the ground layer (49 %); primarily carnivorous or insectivorous species (>70 %). Major changes in the avifauna and community structure are attributed to climatic factors, anthropogenic impacts and natural fluctuations in species ranges. Climate change has been associated with increased species diversity and shifts in species distribution ranges. Conversely, anthropogenic transformation of habitats triggered a clear trend towards decreased species diversity within communities, with a decline in Arctic and Siberian species and an increase in widespread Palearctic species. Regarding feeding habits, we observed a decline in species that forage in tree canopies, shrubs, water and aerially. Furthermore, alongside hydrocarbon extraction and urbanisation, reindeer herding causes significant damage to bird communities by destroying nests and chicks during the breeding season. However, birds have evolved specific adaptations to mitigate these impacts, such as exploiting areas unsuitable for grazing and laying replacement clutches.

Keywords: Bolshezemelskaya Tundra, birds, diversity dynamics, community structure, anthropogenic impact.

Acknowledgements. The study was carried out under State Assignment theme No. 125013101229–9.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kochanov@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-5810-6452 (Kochanov S.); 0000-0002-6587-8653 (Mineev O.)

Citation: Kochanov S. K., Mineev O. Y. Dynamics of species diversity and structure of bird communities in the Bolshezemelskaya Tundra. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 522–538. EDN: FVLLTT



Динамика видового разнообразия и структура сообществ птиц Большеземельской тундры

С. К. Кочанов, О. Ю. Минеев

*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. Статья основана на литературных источниках, охватывающих период с конца XIX века, и результатах оригинальных исследований авторов в 23 ключевых территориях Большеземельской тундры, Югорского п-ва и европейской части Полярного Урала, расположенных севернее Полярного круга, где отмечено 198 видов птиц (117 гнездящихся). Проведен эколого-фаунистический анализ сообществ птиц с учетом распределения видов по фаунистическим комплексам, ярусам гнездования и добычи пищи, а также типу питания. В сообществах естественных местообитаний доминируют представители сибирского (45 % общей численности) и арктического (24 %) происхождения; виды, питающиеся кормами животного происхождения (>70 %); виды, гнездящиеся в наземном ярусе растительности (49 %). Основные изменения в фауне и структуре сообществ птиц связаны как с климатическими условиями и антропогенным воздействием, так и с естественной динамикой ареалов. Изменение климата приводит к повышению разнообразия, изменению ареалов птиц. Напротив, в ряду антропогенной трансформации местообитаний в сообществах птиц прослеживается ярко выраженная тенденция к уменьшению видового разнообразия, при этом в населении птиц снижается роль арктических и сибирских видов и увеличивается представительство широкораспространенных. Также уменьшается доля птиц, собирающих корм в кронах деревьев, кустарниках, на воде и в воздухе. Установлено, что наряду с добычей и разработкой углеводородного сырья и урбанизацией, определенный ущерб сообществам птиц наносит оленеводство, которое приводит к уничтожению кладок и птенцов. При этом у птиц исторически выработался ряд адаптаций к прессу оленеводства, выражающихся в максимальном использовании непригодных для выпаса территорий и повторных кладках.

Ключевые слова: Большеземельская тундра, птицы, динамика разнообразия, структура сообществ, антропогенное воздействие.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках темы государственного задания № 125013101229–9.

Цитирование: Кочанов С. К., Минеев О. Ю. Динамика видового разнообразия и структура сообществ птиц Большеземельской тундры // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 522–538. EDN: FVLLTT

Введение

Активное освоение арктических территорий привело к стремительному изменению устойчивости экологических систем и к изменению динамики природных процессов, что делает Арктику особенно уязвимой экосистемой (Сохранение биоразнообразия в Арктике..., 2023). Наибольшие перестройки биоты Арктики связаны с климатическими и антропогенными изменениями. Особую роль в биоценозах Севера занимают птицы. Обладая высоким видовым разнообразием, множеством экологических групп и пластичностью к изменениям окружающей среды, они являются прекрасным индикатором ее состояния (Владышевский, 1975; и др.). Восточноевропейские тундры – одна из важнейших территорий гнездования, линьки и миграционных остановок водоплавающих и околоводных птиц редких и охраняемых видов, зимующих в Центральной и Западной Европе и на Ближнем Востоке. Здесь расположены важнейшие водно-болотные угодья международного значения: п-ов Варандей, Варандейская Лапта, Чешская Губа, Хайпудырская Губа, р. Черная, низовья р. Море-Ю, системы Вашуткиных, Харбейских и Подымейских озер, ряд особо охраняемых территорий федерального и международного значений с уникальными сообществами арктических видов (Минеев, 1987; Рожнов и др., 2019; и др.). Актуальность изучения современного состояния сообществ птиц и факторов, определяющих их изменения, обусловлена Национальной стратегией и Планом действий проекта «Сохранение биоразнообразия» в соответствии с ратифицированными Российской Федерацией международными конвенциями (Конвенция о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение главным образом в качестве местобитаний водоплавающих птиц, Рамсар, 1971 г.; Конвен-

ция по сохранению мигрирующих видов диких животных, Бонн, 1979 г.; Конвенция о биологическом разнообразии, Рио-де-Жанейро, 1992 г.; Соглашение о сохранении афро-евразийских мигрирующих водно-болотных птиц (AEWA), Гаага, 1995 г.) и подразумевает разработку подходов к регулированию и использованию ресурсов охотничьих видов птиц на региональном, федеральном и международном уровнях.

Материалы и методы

Фауна и население птиц изучались с 1987 по 2023 г. в 23 ключевых территориях Большеземельской тундры, Югорского п-ва и европейской части Полярного Урала, расположенных севернее Полярного круга (рис. 1). Маршрутными и стационарными исследованиями охвачены практически все основные водные и наземные экосистемы, включая естественные, не нарушенные хозяйственной деятельностью местообитания и антропогенные ландшафты различной степени трансформации. Установление видового состава, численности и характера пребывания проводилось в ходе экскурсий и учетов на не строго фиксированных маршрутах и площадках в гнездовой период, применяя общепринятые методы полевых исследований (Кузякин и др., 1958; Наумов, 1965; Равкин, 1967 и др.). Фаунистический состав птиц приведен по Б.К. Штегману (1938). Общая длина учетных пешеходных маршрутов составила 5150 км, водных, с использованием моторной лодки, – более 1800 км. Часть материалов по численности и распределению птиц внесены и обработаны в банке данных коллективного пользования Биологического института Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск). Графические данные обработаны в программе Past – 5.

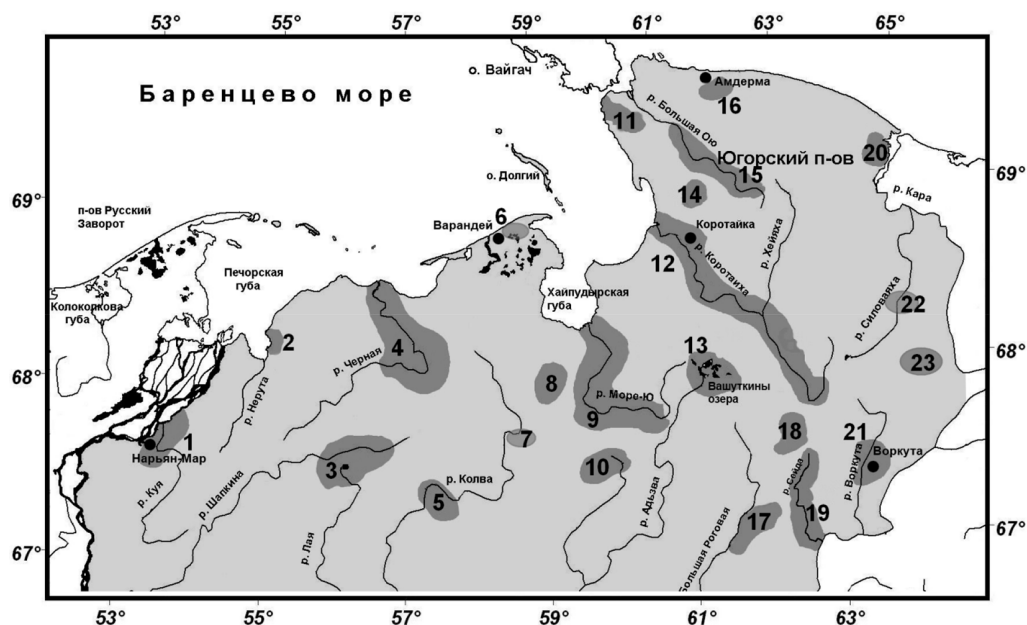


Рис. 1. Картограмма Большеземельской тундры и Югорского полуострова. Районы и годы исследований: 1. Бассейн р. Куя (2000, 2001 гг.); 2. Окрестности пос. Фариха (1977* гг.); 3. Междуречье Шапкина–Лая (1992 гг.); 4. Бассейн рек Урерьяха–Черная (1979*, 2006, 2008 гг.); 5. Бассейн р. Колвы (1975*, 1992* гг.); 6. Окрестности пос. Варандей (2016–2017 гг.); 7. Район оз. Лыаессы (1988 гг.); 8. Район оз. Порчо (1974*, 1975* гг.); 9. Бассейн р. Море-Ю, Хайпудырская Губа (1974*, 1976–1978*, 1980*, 2013 гг.); 10. Район оз. Ватъярто (1973 г.*); 11. Бассейн р. Лымбадаяхи (1981*, 1983–1984* гг.); 12. Бассейн р. Коротаихи (2008 г.); 13. Район Вашуткиных озер (2007, 2018 гг.); 14. Междуречье рек Васьяха–Янгарей (2010 г.); 15. Бассейн реки Большая Ою (1981*, 1987 гг.); 16. Окрестности пос. Амдерма (1981*, 1985 гг.); 17. Бассейн реки Большая Роговая (1973*, 1975*, 1989, 1999, 2013 гг.); 18. Район Падимеских озер (1973*, 2009 гг.); 19. Бассейн р. Сейды (2011 г.); 20. Побережье Карской Губы (1982–1983*, 1987, 1988 гг.); 21. Окрестности г. Воркуты (1973–1977*, 2008, 2009, 2015 гг.); 22. Бассейн р. Силоваяхи (2015 г.); 23. Верховья р. Усы (2007 г.). Звездочкой отмечены годы, для которых по видовому разнообразию и численности птиц использованы литературные сведения

Fig. 1. Map of the Bolshezemelskaya Tundra and the Yugorsky Peninsula. Study areas and years: 1. Kuya River basin (2000, 2001); 2. Vicinity of Farikha settlement (1977*); 3. Shapkina–Laya interfluvium (1992); 4. Ureryakha–Chernaya River basin (1979*, 2006, 2008); 5. Kolva River basin (1975*, 1992*); 6. Vicinity of Varandey settlement (2016–2017); 7. Lyaesty Lake area (1988); 8. Porcho Lake area (1974*, 1975*); 9. More-Yu River basin, Khaipudyrskaya Bay (1974*, 1976–1978*, 1980*, 2013); 10. Vatyarto Lake area (1973*); 11. Lymbadayaakha River basin (1981*, 1983–1984*); 12. Korotaikha River basin (2008); 13. Vashutkiny Lakes area (2007, 2018); 14. Vasyakha–Yangarey interfluvium (2010); 15. Bolshaya Oyu River basin (1981*, 1987); 16. Vicinity of Amderma settlement (1981*, 1985); 17. Bolshaya Rogovaya River basin (1973*, 1975*, 1989, 1999, 2013); 18. Padimeskiye Lakes area (1973*, 2009); 19. Seyda River basin (2011); 20. Kara Bay coast (1982–1983*, 1987, 1988); 21. Vicinity of Vorkuta (1973–1977*, 2008, 2009, 2015); 22. Silovayakha River basin (2015); 23. Upper reaches of the Usa River (2007). Asterisks indicate years for which data on bird species diversity and abundance were obtained from published sources

Результаты и обсуждение

Динамика видового разнообразия

Орнитофауна тундровой зоны состоит примерно из 200 видов (2,3 % всех видов птиц мира), но, включая лесотундру и морской полярный бассейн, в Арктике гнездятся 300

видов, то есть 3,4 % видов птиц мира, или 13–15 % орнитофауны умеренного пояса (Данилов, 1966; Чернов, 1978; Тишков, 2009 и др.). За период с середины XVIII века в пределах восточноевропейских тундр фиксируются существенные изменения в видовом разно-

образии птиц. В настоящее время отмечено пребывание более 250 видов птиц из 17 современных отрядов (Успенский, 1965; Бианки, Краснов, 1987; Морозов, 1995, 2002, 2003; Бутьев, Костин, 1997; Естафьев и др., 1999; Минеев, Минеев, 2012; Рожнов и др., 2019; Кочанов, Минеев, 2024; и др.). В пределах рассматриваемой нами территории (Большеземельская тундра, Югорский п-в, Полярный Урал, расположенные севернее Полярного круга) на начало прошлого века зарегистрировано пребывание 104 видов гнездящихся птиц из семи отрядов (Брандт, 1856; Seebohm, Harvie Brown, 1876; Pearson, 1898; Керцелли, 1911; Дмоховский, 1933 и др.). В настоящее время на указанной территории (табл. 1) отмечено 198 видов (117 гнездящихся), что сопоставимо с соседним регионом – в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины указывает-

ся 218 видов птиц, из них 138 гнездятся (Жуков, 2011).

Таким образом, разнообразие гнездящихся птиц увеличилось незначительно – на 13 видов (краснозобая казарка (*Rufibrenta ruficollis*), канадская казарка (*Branta canadensis*), белощекая казарка (*Branta leucopsis*), лебедь-шипун (*Cygnus olor*), широконоска (*Anas clypeata*), степной лунь (*Circus macrourus*), ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), ястребиная сова (*Surnia ulula*), пестрый дятел (*Dendrocopos major*), свиристель (*Bombycilla garrulus*), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus*), певчий дрозд (*Turdus philomelos*), щур (*Pinicola enucleator*)), а основу новых для данной территории видов составляли залетные виды или виды с невыясненным статусом.

Помимо указанных видов в настоящее время расширяют ареалы обитания с юга

Таблица 1. Систематическое разнообразие орнитофауны на изучаемой территории

Table 1. Taxonomic diversity of the avifauna in the study area

Отряды	Количество видов	Гнездящиеся
Отряд Гагарообразные – <i>Ordo Gaviiformes</i>	4	2
Отряд Поганкообразные – <i>Ordo Podicipediformes</i>	2	0
Отряд трубконосые – <i>Ordo Procellariiformes</i>	1	0
Отряд веслоногие – <i>Ordo Pelicaniformes</i>	2	0
Отряд Гусеобразные – <i>Ordo Anseriformes</i>	32	26
Отряд Соколообразные – <i>Ordo Falconiformes</i>	17	10
Отряд Курообразные – <i>Ordo Galliformes</i>	4	4
Отряд Журавлеобразные – <i>Ordo Gruiformes</i>	4	1
Отряд Ржанкообразные – <i>Ordo Charadriiformes</i>	48	30
Отряд Голубеобразные – <i>Ordo Columbiformes</i>	4	1
Отряд Кукушкообразные – <i>Ordo Cuculiformes</i>	2	0
Отряд Совеобразные – <i>Ordo Strigiformes</i>	7	4
Отряд Козодоеобразные – <i>Ordo Caprimulgiformes</i>	1	0
Отряд Стрижеобразные – <i>Ordo Apodiformes</i>	1	0
Отряд Удодообразные – <i>Ordo Upupiformes</i>	1	0
Отряд Дятлообразные – <i>Ordo Piciformes</i>	3	1
Отряд Воробьинообразные – <i>Ordo Passeriformes</i>	65	38
Всего	198	117

и запада на север: черноклювая (*Gavia immer*) и белоклювая (*G. adamsii*) гагары, серощекая поганка (*Podiceps grisegena*), короткоклювый гуменник (*Anstr. fabalis brachyrhynchus*), горный гусь (*Eulabeia indica*), огарь (*Tadorna ferruginea*), сибирская гага (*Polysticta stelleri*), красноголовая чернеть (*Aythya ferina*), луток (*Mergus albellus*), черный коршун (*Milvus migrans*), ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus*), чеглок (*Falco subbuteo*), чибис (*Vanellus vanellus*), травник (*Tringa totanus*), большая синица (*Parus major*) и др.

Для некоторых видов, в том числе гнездящихся, отмечается расширение ареалов на запад (азиатский бекас (*Gallinago stenura*), сибирская завирушка (*Prunella montanella*), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus*)) или на юг (полярная овсянка (*Emberiza pallasi*), овсянка-крошка (*E. pusilla*)), или сокращение ареала в южном направлении (дубровник (*E. aureola*)).

Основные причины расширения ареалов видов связаны с несколькими факторами, среди которых ведущими являются изменение климата и связанное с ним изменение растительности, антропогенное воздействие, естественная динамика ареалов, которые достаточно широко освещены в литературе, включая изучаемый регион (Кочанов, 2013; Селиванова, 2017; Рожнов и др., 2019; Kochanov, 2021; Кочанов, Минеев, 2024; и др.).

Антропогенное воздействие на фауну и население птиц

Установлено, что основные изменения в фауне, населении и ареалах птиц связаны с различными факторами, среди которых наиболее существенными являются изменение климата, оленеводство, добыча и транспортировка углеводородов, и урбанизация (Вартапетов, 2000; Кочанов, Минеев, 2024; [\[olenevodov/gosudarstvennaya-podderzhka-olenevodstva/doklady-o-sostoyanii-olenevodstva-v-neneckom-avtonomnom-okruge/\]\(https://dprea.adm-nao.ru/informaciya-dlya-olenevodov/gosudarstvennaya-podderzhka-olenevodstva/doklady-o-sostoyanii-olenevodstva-v-neneckom-avtonomnom-okruge/\) и др.\). На Европейском Севере и Северо-Востоке в арктических и особенно субарктических широтах \(Павлов, Ананьева, 2004; и др.\) потепление климата составляет до 0,06–0,08 °C/год, что привело к значительному обогащению видового разнообразия птиц. Наряду с этим происходят изменения в растительности \(Болотов, 2006; Елсаков, 2013\).](https://dprea.adm-nao.ru/informaciya-dlya-</p>
</div>
<div data-bbox=)

Воздействию антропогенных факторов на фауну и население птиц исследуемой территории посвящено несколько работ. Установлено, что под воздействием хозяйственной деятельности в сообществах птиц происходят заметные сдвиги, выражающиеся в снижении видового разнообразия и численности, но при крайних вариантах антропогенной трансформации ландшафтов (урбанизация), на фоне обеднения видового разнообразия, за счет приведенных синантропных видов происходит значительное увеличение плотностных показателей населения птиц (Кочанов, 1992, 2013; Минеев, 1994; Кочанов, Минеев, 2024; и др.). В ландшафтах Большеземельской тундры, подвергшихся техногенной трансформации, определены экологически пластичные птицы (Ануфриев, 2012), насчитывающие 11 видов, и рассчитан индекс тривиализации орнитофауны, отражающий степень техногенной трансформации среды обитания птиц и не зависящий от факторов беспокойства со стороны человека.

Для оценки количественных показателей населения птиц проанализированы материалы по численности и распределению птиц в ряду антропогенной трансформации основных типов местообитаний (табл. 2), которые были разделены на три основные группы: естественные незатронутые биотопы, от-

Таблица 2. Основные количественные показатели летнего населения птиц в ненарушенных (1), слабонарушенных (2) и урбанизированных (3) местообитаниях района исследований

Table 2. Main quantitative indicators of summer bird populations in undisturbed (1), slightly disturbed (2) and urbanised (3) habitats across the study area

	1	2	3
	Среднее количество (Lim)	Среднее количество (Lim)	Среднее количество (Lim)
Всего видов	28 (6–60)	17,3 (6–36)	14,8 (10–22)
Плотность населения (ос./кв. км)	188,7 (12,8–511,8)	232,8 (73,8–719,7)	796,3 (378,9–1454)
Общая биомасса (кг/кв. км)	129,19 (10,7–794,61)	28,88 (2,7–99,93)	64,37 (23,61–129,55)
Показатель видового разнообразия	2,5 (1,7–3,2)	2,2 (1,4–2,8)	1,5 (1,2–2,2)
Показатель выравненности	16,7 (11,6–23,1)	13,3 (9,1–15,9)	4,9 (3,3–9,1)
Распределение по ярусам по плотности населения (%)			
на земле	48,6 (34,8–85,6)	59,2 (39–93,1)	88 (75,7–95,5)
в кронах	21,6 (0,9–45,9)	20,9 (2–38,1)	8,8 (1,7–18,9)
в кустарниках	16,4 (1,7–31,3)	13,6 (2–27,8)	2,7 (0,3–5,2)
на стволах	–	0,5 (0,5–0,5)	–
на воде	15,5 (2,5–28,7)	6,5 (0,4–11,6)	1,4 (0,3–2,5)
в воздухе	0,9 (0,3–1,2)	0,9 (0,3–2,4)	–
Распределение по фаунистическим группам (%)			
Транспалеаркты	18,4 (8,7–30,1)	17,1 (4–27,7)	55 (41,8–66,8)
Сибирские	45 (11–74,8)	39,4 (5,3–68,1)	14,2 (1,9–32,7)
Европейские	10,9 (4,5–15,0)	15,1 (3,4–24,9)	4 (1,5–6,9)
Китайские	1,8 (0,8–2,7)	2,5 (0,8–4,2)	0,4 (0,4–0,4)
Арктические	23,5 (2,1–60,2)	31,8 (0,2–61,5)	3,5 (0,3–8,1)
Средиземноморские	0,01 (0–0,3)	–	23,6 (5,2–49,2)
Тибетские	4,7 (2,6–6,8)	3,6 (2,4–4,7)	4 (4–4)
Монгольские	0,1 (0,02–0,1)	–	–
Энергетические потребности удовлетворяются за счет (%)			
беспозвочных	66,4 (61,6–78,4)	74,8 (64,2–85,8)	33,9 (13,6–55)

Таблица 2. Окончание

Table 2. Continued

	1	2	3
	Среднее количество (Lim)	Среднее количество (Lim)	Среднее количество (Lim)
семян и сочных плодов	8,1 (2,7–12,8)	12,6 (8,7–16,8)	65,2 (44,8–86,3)
вегетативных частей	16,4 (3,9–25,9)	8,9 (3,6–19,7)	–
позвоночных	9 (1,8–15,6)	6,7 (2,9–11,2)	1,5 (0,1–4,2)

даленные на 30–50 км от производственных центров и населенных пунктов (n=25); слабо-нарушенные, включающие старые буровые, окрестности действующих промышленных узлов и площадок, пригородные и сельскохозяйственные местообитания (n=14); и собственно урбанизированные местообитания г. Воркуты и Нарьян-Мара (n=6).

Географо-генетический состав населения птиц естественных биотопов показывает (табл. 2), что в сообществах коренных местообитаний, не нарушенных хозяйственной деятельностью, в населении птиц доминируют представители сибирского (45 % общей численности) и арктического (24 %) происхождения, главным образом питающиеся кормами животного происхождения (более 70 % населения) и гнездящиеся в наземном ярусе растительности (до 85 %). В ряду антропогенной трансформации местообитаний в сообществах птиц прослеживается ярко выраженная тенденция к уменьшению видового разнообразия: от нативных биотопов, где указанный индекс изменяется 1,7–3,2, в среднем 2,5, до 1,2–2,2, в среднем 1,5 в сильно измененных местообитаниях (урбанизированных территориях). При этом в населении птиц снижается роль арктических (с 24 до 3,5 %) и сибирских (с 45 до 14 %) видов и увеличивается представительство широко распростра-

ненных (с 18 до 55 %) видов. Также уменьшается доля видов, собирающих корм в кронах деревьев (с 21 до 9 %), кустарниках (с 16,4 до 2,7 %), на воде (с 15,5 до 1,4 %) и в воздухе (с 0,9 до 0 %).

Данные по количественным показателям сообществ птиц показали, что антропогенные воздействия неоднозначно сказываются на характеристиках населения птиц. При увеличении антропогенного пресса в сообществах птиц прослеживается выраженная тенденция к увеличению плотности населения (рис. 2).

Средние показатели биомассы (рис. 2) снижаются от естественных к слабо-нарушенным (за счет отсутствия или малочисленности в данной группе биотопов крупных представителей гусеобразных, хищных, гагарообразных и др.) и вновь увеличиваются к урбанизированным территориям. Данное явление происходит вследствие высокой численности синантропных видов (сизый голубь (*Columba livia* f. *domestica*), домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*P. montanus*) воробьи) и врановых (серая ворона (*Corvus cornix*), ворон (*C. corax*), сорока (*Pica pica*)) на собственно урбанизированных территориях. Но при этом следует указать, что, несмотря на общий тренд, в естественных местообитаниях максимальный показатель биомассы может даже

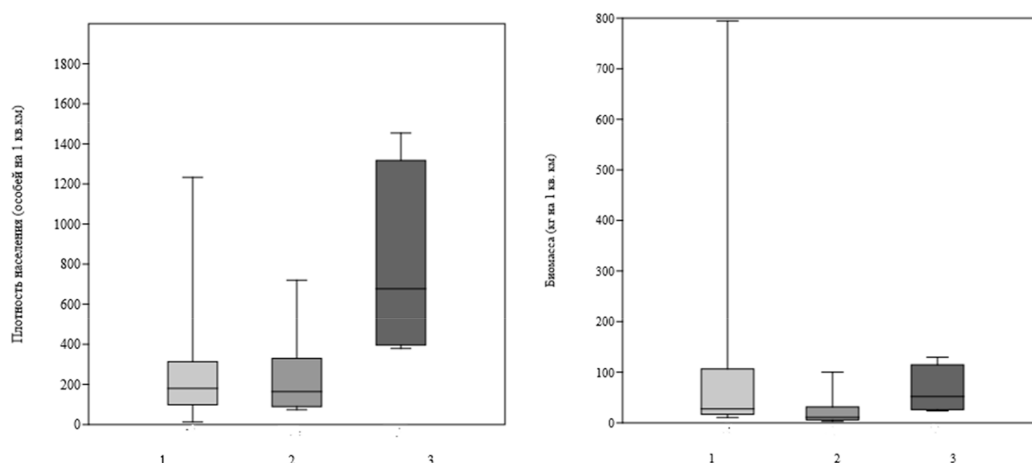


Рис. 2. Плотность населения (слева) и биомасса (справа) птиц в естественных (1), слабонарушенных (2) и урбанизированных (3) местообитаниях

Fig. 2. Bird population density (left) and biomass (right) in natural (1), slightly disturbed (2) and urbanised (3) habitats

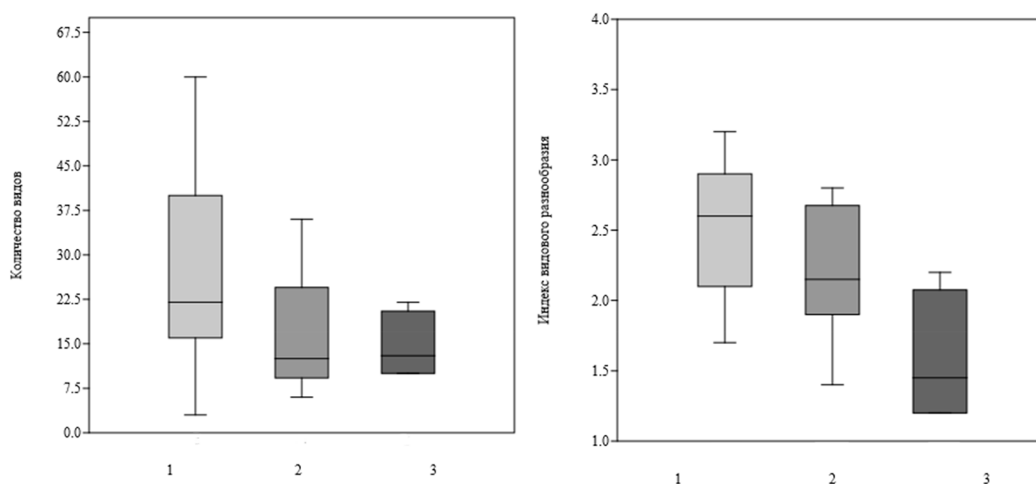


Рис. 3. Количество видов (слева) и индекс видового разнообразия (справа) птиц в естественных (1), слабонарушенных (2) и урбанизированных (3) местообитаниях

Fig. 3. Number of bird species (left) and species diversity index (right) in natural (1), slightly disturbed (2) and urbanised (3) habitats

превышать показатели, характерные для городских территорий. Так, на местах линьки гусей в дельтах рек показатель общей биомассы может достигать от 350 до 800 кг на 1 км².

В противовес вышесказанному в ряду антропогенной трансформации местообитаний средние показатели видового разнообразия птиц уменьшаются (рис. 3). В ненарушенных

деятельностью человека местообитаниях мы наблюдаем в среднем максимальные показатели видового разнообразия сообществ птиц. Снижение видового богатства птиц происходит за счет видов, отрицательно реагирующих на различные виды антропогенного воздействия, так называемые антропофобные виды. В свою очередь, умеренно нарушен-

ные местообитания, отдельные из которых не имеют аналогов в природных ландшафтах, могут привлекать ряд видов птиц и повышать общее разнообразие фауны, что было показано для севера Западной Сибири (Пасхальный, 1995; Юдкин и др., 1996; Вартапетов, 2000). Указанные местообитания, на стыке с естественными биотопами, могут благоприятствовать повышению общей мозаичности территории и иметь достаточно высокие показатели видового разнообразия. Например, развитие сельского хозяйства под г. Воркутой во второй половине XX века (Хантимер, 1974) способствовало продвижению на север таких видов, как вяхирь (*Columba palumbus*) и полевой жаворонок (*Alauda arvensis*), последний закрепился как гнездящийся вид на многолетних сеяных лугах. Законсервированные и оставленные буровые площадки и даже поселки (п. Хальмерью, п. Геологический) представляют особый интерес в отношении их орнитофауны. Несмотря на наличие различного рода построек и сооружений, население птиц здесь практически не только не отличается от соседних ненарушенных биотопов, а наоборот, дополняется видами, гнездящимися в непривычных для тундровых биоценозов местах. Так, в постройках, домах, вышках, столбах линий электропередач, трубопроводах, брошенной технике, кучах мусора, пустырях и луговинах гнездятся желтая (*Motacilla flava*) и белая (*M. alba*) трясогузки, пуночка (*Plectrophenax nivalis*), рябинник (*Turdus pilaris*), краснозобый (*Anthus cervinus*) и луговой (*A. pratensis*) коньки, обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), ворон, белохвостый песочник (*Calidris temminckii*), кулик-воробей (*C. minuta*), галстучник (*Charadrius hiaticula*), фифи (*Tringa glareola*), зимняк (*Buteo lagopus*), кречет (*Falco rusticolus*) и др., на триангуляционных вышках – орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*) и кречет. Ос-

нову населения птиц подобных местообитаний составляют типично арктические виды, в связи с чем удельный вес арктического фаунистического комплекса может превышать таковой даже по сравнению с сообществами птиц ненарушенных биотопов (см. табл. 2).

Наименьшие показатели видового разнообразия характерны лишь для собственно урбанизированных территорий и обусловлены высоким процентом застройки и низкой долей зеленых насаждений, пригодных для обитания тундровых видов птиц.

В тундровой зоне среди антропогенных факторов наиболее масштабным по воздействию на природные экосистемы можно считать оленеводство. Олени пастбища на территории НАО занимают около 13 186,1 тыс. га, что составляет 74,5 % от общей площади земельного фонда округа. На 01.01.2026 в округе насчитывается 160,3 тыс. голов, в том числе в собственности сельскохозяйственных организаций – 139,9 тыс. голов, или 87 %, в личной собственности – 20,4 тыс. голов, или 13 % (<https://dprea.adm-nao.ru/informaciya-dlya-olenevodov/gosudarstvennaya-podderzhka-olenevodstva/doklady-o-sostoyanii-olenevodstva-v-neneckom-avtonomnom-okruge/>).

Анализ населения птиц Большеземельской тундры в зонах выпаса оленей показывает, что их активный выпас действует на птиц дифференцированно (Естафьев, Минеев, 1981). По результатам исследований на территориях с интенсивным выпасом оленей (бассейн среднего и нижнего течения реки Море-Ю и среднего течения Черной) показано, что на распределение птиц, наряду с растительностью и наличием водоемов, прямое и косвенное влияние оказывает и весенний, и раннелетний выпас этих животных. Ряд важных для гнездования и сбора корма биотопов – берега рек, кустарниковые заросли в по-

нижениях рельефа, кустарниково-моховая тундра – мало используются как кормовой биотоп оленями и остаются практически ими не затронутыми, без ущерба для сообществ птиц. Чаще всего при выпасе оленей используются для кормежки лишайниковые ассоциации, которые мало заселены птицами, и (или) осоково-злаковые луга вблизи водоемов, характеризующиеся высоким разнообразием и численностью птиц. Здесь отмечается наибольшая гибель кладок. Среди птиц в бассейне Море-Ю наиболее уязвимы оказались гнездовья турухтана на луговых приозерных участках, а на вершинах холмов с мохово-лишайниковой тундрой отмечена почти полная гибель кладок золотистой ржанки. В Западной Сибири на местах интенсивного выпаса домашних оленей отмечается достаточно выраженное уменьшение численности типичных тундровых птиц, таких как гуси, морянка, морская чернеть, гидрофильные кулики, белая куропатка, лапландский подорожник, которое наибольших значений достигает в междуречьях (Golovatin et al., 2012), где активнее производится выпас животных. Следствием интенсивного выпаса стало и сокращение численности леммингов, которое затронуло специализированных хищников – белую сову *Bubo scandiaca* и среднего поморника *Stercorarius pomarinus*, которые практически перестали гнездиться. Только для двух видов – малого лебедя и чернозобой гагары – отмечена обратная тенденция, которую авторы связывают с тесной привязанностью к озерам первого вида и долгосрочными колебаниями численности второго. При этом следует указать, что, по мнению М.Г. Головатина и С.П. Пасхального (2005), воздействие выпаса домашних оленей на фауну птиц на обследованных территориях в Сибирской части Полярного Урала незначительно, но судя по находкам поздних (повторных) кладок у зо-

лотистой ржанки и чечетки, гибель кладок ряда видов отмечается.

Таким образом, основываясь на вышеуказанных данных, можно констатировать факт реального воздействия интенсивного оленеводства на успешность размножения птиц. При этом у птиц выработался ряд адаптаций к прессу оленеводства, выражающихся в максимальном использовании для жизнедеятельности непригодных для выпаса территорий (Естафьев, Минеев, 1981). Это подтверждается и тем фактом, что при учетах птиц в местах активного выпаса домашних северных оленей распределение птиц на маршруте неравномерное – на фоне достаточно равномерной встречаемости птиц в открытых тундрах, в местах понижения рельефа, обычно заросших кустарниковой растительностью, наблюдаются резкое повышение численности и видового разнообразия птиц. Безусловно, повышение разнообразия птиц вследствие включения в анализ изолированных или линейных кустарниковых растительных сообществ в тундре объясняется и увеличением мозаичности местообитания. Регистрация повторных кладок и поздних выводков также является признаком определенной компенсации гибели кладок на местах выпаса оленей (Головатин, Пасхальный, 2005).

На территории НАО, наряду с традиционной охотой коренного населения, активно развивается любительская охота. Основная часть охотничьих угодий на территории Ненецкого автономного округа относятся к общедоступным охотничьим угодьям. Площадь общедоступных охотничьих угодий по состоянию на 01.01.2025 г. составляет 16 174 тыс. га, или 91,4 % от общей площади Ненецкого автономного округа, площадь закрепленных охотничьих угодий составляет 25,7 га (0,14 % от площади округа) (Доклад..., 2025). По данным государственного учета числен-

ности охотничьих ресурсов, на территории Ненецкого автономного округа в 2022 г. численность водоплавающей, боровой и лугополевой дичи оценивалась в 11 921 863 особей, добыто 38 803 особей различных видов, что составляет 0,32 % от суммарной численности охотничьих ресурсов. Основу добытых птиц, практически более 90 %, составляют белая куропатка (*Lagopus lagopus*) и гуси.

Заключение

В целом орнитофауна Большеземельской тундры определяется широтной зональностью, и основа структуры нативных сообществ птиц не подвержена значительным флуктуациям. Основные тенденции в изменении фауны и сообществ птиц связаны как с изменением климата, влиянием антропогенных факторов различного генезиса, так и с естественной цикличностью численности и ареалов птиц. Потепление климата приводит к повышению разнообразия птиц и продвижению на север и запад видов, имеющих центры происхождения в более западных и южных областях Европы. Развитие сельского хозяйства, растущая урбанизация, изменяя

ландшафтный облик территории, локально снижают видовое разнообразие и упрощают экологическую структуру сообществ. При этом за счет повышения мозаичности формирования новых местообитаний обогащает региональную фауну птиц. При увеличении степени антропогенной нагрузки на сообщества птиц на фоне уменьшения общего видового разнообразия с трансформацией среды обитания меняется соотношение параметров пространственной и экологической структуры сообществ. Изменения в сообществах птиц происходят главным образом за счет замены птиц сибирского и арктического происхождения исторически более приспособленными к антропогенному воздействию, широко распространенными в Палеарктике видами и представителями южного и западного происхождения. Следует отметить, что при долговременном воздействии традиционного в регионе вида природопользования – оленеводства, у птиц могут исторически вырабатываться адаптации к его прессу, выражающиеся в максимальном использовании непригодных для выпаса территорий и повторных кладках.

Список литературы / References

- Ануфриев В. В. (2012) Изменения в структуре летнего населения птиц Большеземельской тундры в результате осуществления деятельности по добыче нефти. *Теоретическая и прикладная экология*, 2: 15–19 [Anufriev V. V. (2012) Changes in structure of summer population of birds in Bolshezemelskaya Tundra as a result of activity of oil recovery. *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 2: 15–19 (in Russian)]
- Бианки В. В., Краснов Ю. В. (1987) Материалы к познанию птиц района дельты Печоры (неворобьиные). *Орнитология*, 22: 148–155 [Bianki V. V., Krasnov Y. V. (1987) Materials to the knowledge of birds in delta region of the Pechora (Non-Passeriformes). *Ornithology* [Ornitologiya], 22: 148–155 (in Russian)]
- Болотов И. Н. (2006) *Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области Плейстоценовых материковых оледенений. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Сыктывкар, 44 с. [Bolotov I. N. (2006) *Spatiotemporal heterogeneity of the taiga biome in the area of Pleistocene continental ice sheet deposits. Abstract of a dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences*. Syktyvkar, 44 p. (in Russian)]

Брандт И. Ф. (1856) Позвоночные животные Северо-Европейской России, и в особенности Северного Урала. *Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой*. Т. 2. СПб., с. 60–71 [Brandt I. F. (1856) Vertebrates of Northern European Russia, with particular reference to the Northern Urals. *The Northern Urals and the Pay-Khoy Range*. Vol. 2. St. Petersburg, p. 60–71 (in Russian)]

Бутьев В. Т., Костин А. Б. (1997) Материалы к орнитофауне Полярного Предуралья. *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург, с. 37–43 [Butyev V. T., Kostin A. B. (1997) Materials on the avifauna of the Polar Cis-Urals. *Materials on bird distribution in the Urals, the Cis-Urals and Western Siberia*. Yekaterinburg, p. 37–43 (in Russian)]

Вартапетов Л. Г. (2000) Эколого-экономическая оценка воздействия разработки нефтяных месторождений на население птиц и эффективность ООПТ для сохранения орнитокомплексов в северной тайге Западной Сибири. *Исследования эколого-географических проблем природопользования для обеспечения территориальной организации и устойчивого развития нефтегазовых регионов России: теория, методы, практика. Материалы 1 Всероссийской научно-практической конференции (Нижневартовск, 1–2 октября 2000 года)*. Нижневартовск, с. 148–151 [Vartapetov L. G. (2000) Ecological and economic assessment of the impact of oil field development on bird populations and the effectiveness of Protected Areas for bird community conservation in the northern taiga of Western Siberia. *Research into ecological and geographical aspects of natural resource use to ensure effective planning and sustainable development of Russia's oil and gas regions: theory, methods and implementation. Proceedings of the 1st All-Russian Scientific and Practical Conference (Nizhnevartovsk, October 1–2, 2000)*. Nizhnevartovsk, p. 148–151 (in Russian)]

Владышевский Д. В. (1975) *Птицы в антропогенном ландшафте*. Новосибирск, Наука, 200 с. [Vladyshesky D. V. (1975) *Birds in the anthropogenic landscape*. Novosibirsk, Nauka, 200 p. (in Russian)]

Головатин М. Г., Пасхальный С. П. (2005) *Птицы Полярного Урала*. Екатеринбург, 560 с. [Golovatin M. G., Paskhalny S. P. (2005) *Birds of the Polar Ural*. Yekaterinburg, 560 p. (in Russian)]

Данилов Н. Н. (1966) Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Том 2. Птицы. Свердловск, 147 с. [Danilov N. N. (1966) *Adaptations of terrestrial vertebrates to subarctic environments*. Vol 2. *Birds*. Sverdlovsk, 147 p. (in Russian)]

Дмоховский А. В. (1933) Птицы Средней и Нижней Печоры. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 42(2): 214–242 [Dmokhovsky A. V. (1933) Birds of the middle and lower Pechora. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 42(2): 214–242 (in Russian)]

Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Ненецкого автономного округа в 2024 году» (2025) Департамент природных ресурсов, экологии и агропромышленного комплекса Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар, 132 с. [Report “On the state and protection of the environment of Nenets Autonomous Okrug in 2024” (2025) Department of Natural Resources, Ecology and Agro-Industrial Complex of Nenets Autonomous Okrug. Naryan-Mar, 132 p. (in Russian)]

Елсаков В. В. (2013) Использование материалов спутниковых съемок для анализа значений хлорофилльного индекса тундровых фитоценозов. *Исследование Земли из космоса*, 1: 60–70 [Elsakov V. V. (2013) Use of the satellite data in chlorophyll index investigation at tundra communities. *Exploring the Earth from Space* [Issledovanie zemli iz kosmosa], 1: 60–70 (in Russian)]

Естафьев А. А., Минеев Ю. Н. (1981) Распределение и численность птиц на местах выпаса оленей в Большеземельской тундре. *Влияние антропогенных факторов на природу тундр*. Москва, с. 55–65 [Estafyev A. A., Mineev Yu. N. (1981) Distribution and abundance of birds in reindeer grazing areas in the Bolshezemelskaya Tundra. *Anthropogenic impact on tundra nature*. Moscow, p. 55–65 (in Russian)]

Естафьев А. А., Минеев Ю. Н., Кочанов С. К., Ануфриев В. М., Деметриадес К. К., Нейфельд Н. Д. (1999) *Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы. Том 1, часть 2*. СПб., Наука, 290 с. [Estafyev A. A., Mineev Yu. N., Kochanov S. K., Anufriev V. M., Demetriades K. K., Neifeld N. D. (1999) *Fauna of European North-East of Russia. Birds. Vol. 1, Part 2*. St. Petersburg, Nauka, 290 p. (in Russian)]

Жуков В. С. (2011) Классификация орнитофауны тундровой зоны Западно-Сибирской равнины. *Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. Труды Института систематики и экологии животных СО РАН, Выпуск 47*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, с. 116–132 [Zhukov V. S. (2011) Classification of ornithological fauna of a tundra zone of West Siberian plain. *Birds of Siberia: fauna, communities and populations structure and dynamics. Proceedings of the Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Vol. 47*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, p. 116–132 (in Russian)]

Керцелли С. В. (1911) *По Большеземельской тундре с кочевниками*. Архангельск, 116 с. [Kercelli S. V. (1911) *Along the Bolshezemelskaya Tundra with the nomads*. Arkhangelsk, 116 p. (in Russian)]

Кочанов С. К. (1992) Орнитофауна городов Республики Коми. Серия препринтов «Научные доклады». Выпуск 302. Сыктывкар, 36 с. [Kochanov S. K. (1992) *The avifauna of the cities of the Komi Republic. Preprint series "Scientific reports". Issue 302*. Syktyvkar, 36 p. (in Russian)]

Кочанов С. К. (2013) Фауна и население птиц естественных и антропогенно нарушенных ландшафтов востока Большеземельской тундры. *Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Доклады II Всероссийской конференции (Сыктывкар, 3–7 июня 2013 г.)*. Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, с. 289–293 (электронный ресурс: <http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra>) [Kochanov S. K. (2013) Bird fauna and populations in natural and anthropogenically disturbed landscapes in the eastern Bolshezemelskaya Tundra. *Biodiversity of the Far North ecosystems: inventory, monitoring, conservation. Proceedings of the II All-Russian conference (Syktyvkar, June 3–7, 2013)*. Syktyvkar, Institute of Biology, Komi Scientific Centre UrB RAS, p. 289–293 (Electronic resource: <http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra>) (in Russian)]

Кочанов С. К., Минеев О. Ю. (2024) Современная фауна и население птиц Ненецкого АО и ее изменения. *Музей. Город. Регион. Сборник докладов Всероссийской научно-практической конференции, посвященной юбилеям Ненецкого автономного округа, музейного дела в регионе и Пустозерску – первому русскому городу в Арктике (Нарьян-Мар, 4–6 сентября 2024 г.)*. Нарьян-Мар, с. 94–101 [Kochanov S. K., Mineev O. Yu. (2024) Modern fauna and bird population of the Nenets Autonomous Okrug: current status and its changes. *Museum. City. Region. Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference celebrating the anniversaries of the Nenets Autonomous Okrug, regional museum heritage, and Pustozersk – the first Russian city in the Arctic (Naryan-Mar, September 4–6, 2024)*. Naryan-Mar, p. 94–101 (in Russian)]

Кузякин А. И., Рогачева Э. В., Ермолова Т. В. (1958) Метод учета птиц в лесу для зоогеографических целей. *Ученые записки Московского областного педагогического института*, 65(3): 99–103 [Kuzyakin A. I., Rogacheva E. V., Ermolova T. V. (1958) A method for counting birds within forested areas for zoogeographical purposes. *Scientific notes of the Moscow Regional Pedagogical Institute* [Uchenye zapiski Moskovskogo oblastnogo pedagogicheskogo instituta], 65(3): 99–103 (in Russian)]

Минеев Ю. Н. (1987) *Водоплавающие птицы Большеземельской тундры. Фауна и экология*. Ленинград, Наука, 110 с. [Mineev Y. N. (1987) *Waterfowl of the Bolshezemelskaya tundra. Fauna and ecology*. Leningrad, Nauka, 110 p. (in Russian)]

Минеев Ю. Н. (1994) Влияние антропогенных факторов на население птиц (на примере Хартягинской нефтегазоносной структуры). *Экология животных в естественных и антропогенных ландшафтах Европейского Северо-Востока России*. Сыктывкар, с. 27–38 [Mineev Yu. N. (1994) Anthropogenic impact on bird populations: a case study of the Kartyaginskaya oil and gas structure. *Animal ecology in natural and anthropogenic landscapes of the European Northeast of Russia*. Syktyvkar, p. 27–38 (in Russian)]

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. (2012) *Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова*. СПб., Наука, 383 с. [Mineyev Yu. N., Mineyev O. Yu. (2012) *Birds of the Bolshezemelskaya tundra and the Yugorskiy peninsula*. Saint Petersburg, Nauka, 383 p. (in Russian)]

Морозов В. В. (1995) Фаунистические находки на западном макросклоне Полярного Урала. *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург, Уро РАН, с. 56–59 [Morozov V. V. (1995) Faunistic finds on the western macroslope of the Polar Urals. *Materials on bird distribution in the Urals, the Cis-Urals and Western Siberia*. Yekaterinburg, UrB RAS, p. 56–59 (in Russian)]

Морозов В. В. (2002) Новые фаунистические находки на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале. *Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург, Академкнига, с. 158–160 [Morozov V. V. (2002) New faunistic finds in the east of the Bolshezemelskaya tundra and the Polar Urals. *Materials on bird distribution in the Urals, the Cis-Urals and Western Siberia*. Yekaterinburg, Akademkniga, p. 158–160 (in Russian)]

Морозов В. В. (2003) К орнитофауне Полярного Урала. *Русский орнитологический журнал*, 12(212): 143–169 [Morozov V. V. (2003) To avifauna of the Polar Urals. *Russian Journal of Ornithology* [Russkii ornitologicheskii zhurnal], 12(212): 143–169 (in Russian)]

Наумов Р. Л. (1965) Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах. *Зоологический журнал*, 44(1): 81–94 [Naumov R. L. (1965) A methodology for absolute bird counting along routes during the nesting period. *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 44(1): 81–94 (in Russian)]

Павлов А. В., Ананьева Г. В. (2004) Оценка современных изменений температуры воздуха на территории криолитозоны России. *Криосфера Земли*, 8(2): 3–9 [Pavlov A. V., Ananjeva G. V. (2004) Assessment of the contemporary air temperature change over the permafrost territory of Russia. *Earth's Cryosphere* [Kriosfera Zemli], 8(2): 3–9 (in Russian)]

Пасхальный С. П. (1995) *Птицы антропогенных ландшафтов Субарктики Западной Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Екатеринбург, 18 с. [Paskhalny S. P. (1995) *Birds of anthropogenic landscapes in subarctic Western*

Siberia. Abstract of a Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences. Yekaterinburg, 18 p. (in Russian)]

Равкин Ю. С. (1967) К методике учета птиц лесных ландшафтов. *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*. Новосибирск, Наука, с. 66–75 [Ravkin Yu. S. (1967) On the methodology for counting birds in forest landscapes. *The nature of tick-borne encephalitis foci in the Altai*. Novosibirsk, Nauka, p. 66–75 (in Russian)]

Рожнов В. В., Лавриненко И. А., Разживин В. Ю., Макарова О. Л., Лавриненко О. В., Ануфриев В. В., Бабенко А. Б., Бизин М. С., Глазов П. М., Горячкин С. В., Колесникова А. А., Матвеева Н. В., Пестов С. В., Петровский В. В., Покровская О. Б., Танасевич А. В., Татаринов А. Г. (2019) Ревизия биоразнообразия крупного Арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия). *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 4(2): 1–28 [Rozhnov V. V., Lavrinenko I. A., Razzhivin V. Yu., Makarova O. L., Lavrinenko O. V., Anufriev V. V., Babenko A. B., Bizin M. S., Glazov P. M., Goryachkin S. V., Kolesnikova A. A., Matveyeva N. V., Pestov S. V., Petrovskii V. V., Pokrovskaya O. B., Tanasevich A. V., Tatarinov A. G. (2019) Biodiversity revision of a large arctic region as a basis for its monitoring and protection under conditions of active economic development (Nenetsky Autonomous Okrug, Russia). *Nature Conservation Research*, 4(2): 1–28 (in Russian)]

Селиванова Н. П. (2017) Новые данные о распространении полярной овсянки на Европейском Северо-Востоке России. *Фауна Урала и Сибири*, 2: 178–179 [Selivanova N. P. (2017) New data on the distribution of Pallas's Reed Bunting in the European northeast of Russia. *Fauna of the Urals and Siberia* [Fauna Urala i Sibiri], 2: 178–179 (in Russian)]

Сохранение биоразнообразия в Арктике. Проблемы, задачи, решения (2023) Амирханов А. М., Жуков М. А., Кершенгольц Б. М., Охлопков И. М., Романенков Р. Л., Сапогин С. А., Тишков А. А., Устинова Т. В. (ред.) Москва, Физматкнига, 140 с. [*Biodiversity conservation in the Arctic: challenges, tasks and solutions* (2023) Amirkhanov A. M., Zhukov M. A., Kershengolts B. M., Okhlopkov I. M., Romanenkov R. L., Sapogin S. A., Tishkov A. A., Ustinova T. V. (Eds.) Moscow, Fizmatkniga, 140 p. (in Russian)]

Тишков А. А. (2009) Сохранение наземных экосистем и биоразнообразия Российской Арктики. Виды и сообщества в экстремальных условиях. *Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова*. Бабенко А. Б., Матвеева Н. В., Макарова О. Л., Головач С. И. (ред.) Москва, София, Товарищество научных изданий КМК, PENSOFT, с. 273–294 [Tishkov A. A. (2009) Conservation of terrestrial ecosystems and biodiversity in the Russian Arctic. *Species and communities in extreme environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Honour of Academician Yuri Ivanovich Chernov*. Babenko A. B., Matveyeva N. V., Makarova O. L., Golovatch S. I. (Eds.) Moscow, Sofia, KMK Scientific Press LTD, PENSOFT, p. 273–294 (in Russian)]

Успенский С. М. (1965) Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач. *Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Труды института биологии УФАИ СССР. Выпуск. 38*. Свердловск, с. 65–102 [Uspensky S. M. (1965) Birds of the eastern Bolshezemelskaya tundra, the Yugorsky Peninsula and Vaygach Island. *Ecology of vertebrates in the Far North. Proceedings of the Institute of Biology, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Issue 38*. Sverdlovsk, p. 65–102 (in Russian)]

Хантимер И. С. (1974) *Сельскохозяйственное освоение тундры*. Ленинград, Наука, 227 с.
[Khantimer I. S. (1974) *Tundra agriculture development*. Leningrad, Nauka, 227 p. (in Russian)]

Чернов Ю. И. (1978) *Структура животного населения Субарктики*. Москва, Наука, 167 с.
[Chernov Yu. I. (1978) *Structure of the animal population in the Subarctic*. Moscow, Nauka, 167 p. (in Russian)]

Штегман Б. К. (1938) *Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. Том 1, Вып. 2*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 164 с.
[Schtegman B. K. (1938) Foundations of the ornithogeographical division of the Palearctic. *Fauna of the USSR. Birds. Volume 1. Issue 2*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 164 p. (in Russian)]

Юдкин В. А., Вартапетов Л. Г., Козин В. Г. (1996) Изменения населения наземных позвоночных при освоении нефтяных и газовых месторождений на севере Западной Сибири. *Сибирский экологический журнал*, 3(6): 573–583 [Yudkin V. A., Vartapetov L. G., Kozin V. G. (1996) Changes in vertebrate population in the course of development of oil and gas fields in the north of the West Siberia. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskii ekologicheskii zhurnal], 3(6): 573–583 (in Russian)]

Golovatin M. G., Morozova L. M., Ektova S. N. (2012) Effect of reindeer overgrazing on vegetation and animals of tundra ecosystems of the Yamal peninsula. *Czech Polar Reports*, 2(2): 80–91

Kochanov S. K. (2021) Contemporary changes in bird fauna and community in northeast European Russia. *Natural Volatiles & Essential Oils*, 8(4): 7918–7937

Pearson H. J. (1898) Notes on the Birds observed on Waigats, Novaya Zemlya, and Dolgoi Island, in 1897. *Ibis*, 40(2): 185–208

Seebohm H., Harvie Brown J. A. (1876) Notes on the birds of the Lower Pechora. *Ibis* (separate): 1–90

EDN: NBQGBY

УДК 598.2(470.111)

Species Diversity, Abundance and Distribution of Birds in the Sengyakha River Basin (Malozemelskaya Tundra, Nenets Autonomous Okrug)

Oleg Y. Mineev and Sergey K. Kochanov*

*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 03.09.2026, accepted 02.10.2026

Abstract. The study presents new data on the abundance and distribution of birds in the Sengyakha River basin. Fieldwork was conducted in June–July 2022. During boat surveys, an 80-km stretch of the Sengyakha River (from its upper reaches to the Sengeyskiy Strait), as well as the delta and lower course of its tributary, the Yarbayakha River, were examined. Additionally, transect counts were conducted in various biotopes along the route. Based on the survey results and literature data, a total of 86 bird species belonging to 9 orders were recorded. The following bird population densities and species richness were recorded in the surveyed biotopes: willow–dwarf shrub–moss floodplain – 182.4 individuals per 1 km² (42 bird species); ecotone between the floodplain and dwarf birch–dwarf shrub–moss–lichen tundra – 132.3 individuals per 1 km² (39 species); moss–lichen swampy tundra – 135.6 individuals per 1 km² (25 species); dwarf shrub–moss–lichen coastal tundra – 215.8 individuals per 1 km² (28 species); laida (coastal meadow) in the Sengyakha River delta – 137.7 individuals per 1 km² (19 species). The most frequently encountered species included Red-throated Pipit, Common Redpoll, Willow Warbler, Lapland Bunting and Horned Lark. The studies highlight the significance of the Sengyakha River basin as a major stopover site for numerous migratory birds and an important breeding and moulting area for species such as Whooper Swan, Bewick’s Swan, Bean Goose, Long-tailed Duck, Common Scoter, White-tailed Eagle, Gyrfalcon and Peregrine Falcon. The basin is therefore worthy of inclusion into the list of wetlands of international importance under the Ramsar Convention.

Keywords: Malozemelskaya Tundra, Sengyakha River basin, avifauna, distribution and number of birds.

Acknowledgements. The study was carried out under State Assignment theme No. 125013101229–9.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kochanov@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-6587-8653 (Mineev O.); 0000-0002-5810-6452 (Kochanov S.)

Citation: Mineev O. Y., Kochanov S. K. Species diversity, abundance and distribution of birds in the Sengyakha River basin (Malozemelskaya Tundra, Nenets Autonomous Okrug). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 539–560. EDN: NBQGBY



Видовое разнообразие, численность и распределение птиц бассейна р. Сенгяхи (Малоземельская тундра, Ненецкий автономный округ)

О. Ю. Минеев, С. К. Кочанов

*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. Представлены новые данные по численности и распределению птиц в бассейне р. Сенгяхи. В июне-июле 2022 г. обследованы русло р. Сенгяхи (от верховьев до Сенгейского пролива) протяженностью 80 км, дельта и нижнее течение ее притока – р. Ярбаяхи, проведены маршрутные учеты в различных биотопах. В целом натурными исследованиями и по литературным данным отмечено пребывание 86 видов птиц, относящихся к 9 современным отрядам. В обследованных биотопах зарегистрирована следующая плотность и видовое богатство населения птиц: мохово-кустарничково-ивняковая пойма – 182,4 особи на 1 км² (42 вида птиц), экотон поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 132,3 (39), мохово-лишайниковая заболоченная тундра – 135,6 (25), мохово-кустарничково-лишайниковая приморская тундра – 215,8 (28), лайда в дельте р. Сенгяхи – 137,7 (19). Среди видов лидеров чаще всего встречались: краснозобый конек, обыкновенная чечетка, пеночка-весничка, лапландский подорожник и рогатый жаворонок. По результатам исследований отмечено, что бассейн р. Сенгяхи представляет большое значение для миграционных остановок и служит важным местом размножения и линьки лебедя-кликлуна, малого лебедя, гуменника, морянки, обыкновенного турпана, орлана-белохвоста, кречета, сапсана и заслуживает отнесения к списку водно-болотных угодьев международного значения, подпадающих под действие Рамсарской конвенции.

Ключевые слова: Малоземельская тундра, бассейн р. Сенгяхи, видовой состав, распределение и численность птиц.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках темы государственного задания № 125013101229–9.

Цитирование: Минеев О. Ю., Кочанов С. К. Видовое разнообразие, численность и распределение птиц бассейна р. Сенгяхи (Малоземельская тундра, Ненецкий автономный округ) // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 539–560. EDN: NBQGBY

Введение

В летний период 2022 г. проведены исследования по изучению фауны, численности и распределению птиц в бассейне р. Сенгяхи (Малоземельская тундра, Ненецкий автономный округ) (рис. 1).

До настоящего времени фауна птиц бассейна р. Сенгяхи оставалась не изученной. Ближайшим исследованным районом является пролив Нижний Шар (северо-восточная часть Сенгейского пролива), где наблюдения за миграциями птиц проведены Ю. Н. Минеевым с 7 мая по 2 июня 1978 г. Им также собраны данные опроса местных жителей о пребывании птиц на исследованной территории с 1974 по 1977 г. (Минеев, 1986). На пролете отмечено 25 видов птиц (8 видов гусеобразных, 1

вид гагарообразных, 5 видов ржанкообразных и 11 видов воробьиных). За период исследований учтено 22 тысячи мигрирующих водных и околоводных птиц и собрана информация о характере пребывания еще 17 видов птиц (Минеев, 1982; Минеев, Минеев, 2009).

Высокая уязвимость арктических экосистем Ненецкого автономного округа требует особого подхода при их освоении, в связи с чем возникает необходимость оценки состояния природных ресурсов для выработки программ природоохранных мероприятий, экологического обоснования создания особо охраняемых территорий, а также характеристики степени воздействия хозяйственной деятельности человека на окружающую среду. Изучение видового состава, распределения

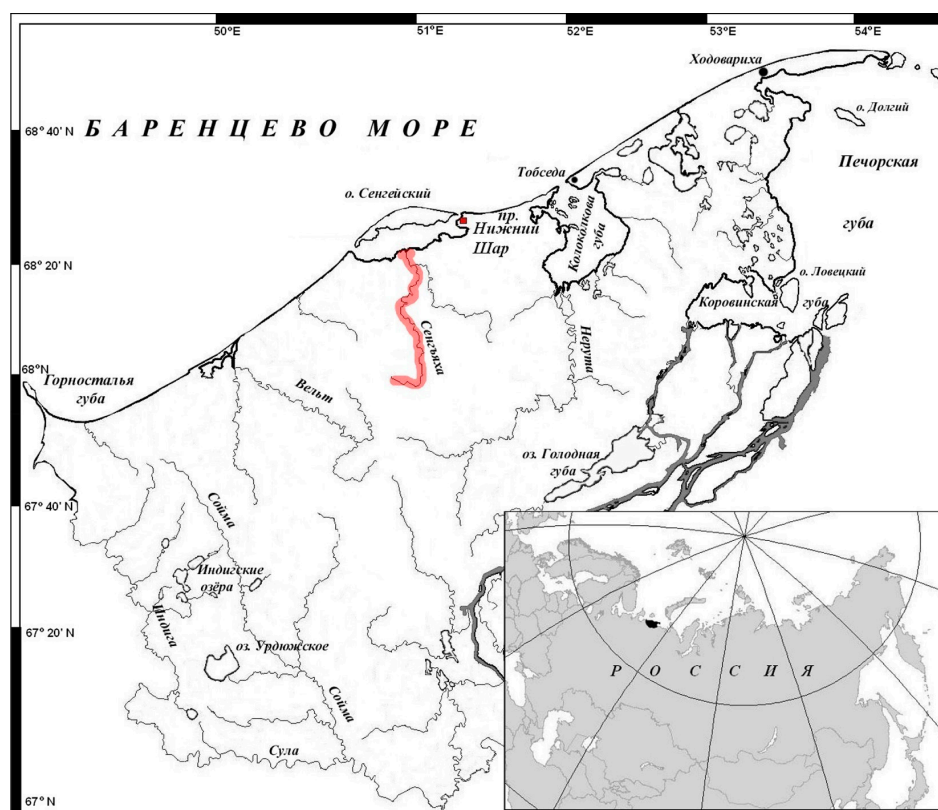


Рис. 1. Районы исследований: бассейн р. Сенгяхи (летний период 2022 г.) и пролив Нижний Шар (1974–1978 и 1994–1998 гг.)

Fig. 1. Study areas: the Sengyakh River basin (summer 2022); the Nizhniy Shar Strait (1974–1978, 1994–1998)

и численности птиц бассейна р. Сенгяхи весьма актуально в связи с состоянием изученности региона и его текущим промышленным освоением.

В настоящей работе представлены сведения о птицах бассейна р. Сенгяхи, собранные в 2022 г., и данные, полученные в 1955, 1974–1978 и 1994–1998 гг. на Сенгейском проливе (Паровщиков, Севастьянов, 1960; Минеев, 1982, 1986; Минеев, Минеев, 2009).

Материалы и методы

Полевые работы в бассейне р. Сенгяхи проведены с 16 июня по 12 июля 2022 г. от ее верховьев (68°01'34" СШ, 51°22'30" ВД) до впадения в Сенгейский пролив (68°22'41" СШ, 51°09'25" ВД). Изучены видовой состав, численность и биотопическое распределение птиц. На пешеходных маршрутах проведено краткое геоботаническое и ландшафтное описание территории и типов водоемов. Протяженность пешеходных маршрутов составила 50 км. Лодочные маршруты осуществлены по р. Сенгяхе (от верховьев до места ее впадения в Баренцево море, по озерам и протокам дельты), в низовьях р. Ярбаяхи и р. Юнейяхи. Общая длина лодочных маршрутов составила 175 км. Сбор материала и учеты птиц проведены по Г.А. Новикову (Новиков, 1953) и С.М. Успенскому (1960). Выделение лидеров и фоновых видов птиц в местообитаниях выполнено в соответствии с положениями монографии Ю.С. Равкина и С.Г. Ливанова (2008).

Оценка видового разнообразия птиц дана с применением индекса Шеннона (H) и индекса доминирования (Dominance Index, D). Для расчета значения индексов использована программа PAST 4.03 (Hammer et al., 2001). Видовые названия и порядок перечисления видов приведены по Л.С. Степаняну (2003).

Физико-географическая характеристика района исследований

Река Сенгяха берет свое начало с хребта Наулхой и протекает сначала с запада на восток, а затем поворачивает на север и большую свою часть протекает в этом направлении. Длина реки от истоков до места впадения в Сенгейский пролив Баренцева моря составляет 80 км. В истоках, до слияния с реками Малая Лабахэйяха и Сейкорахэйяха, р. Сенгяха называется Лабахэйяха. До самых низовьев р. Сенгяха протекает по холмистой возвышенности с высотами от 43 (среднее течение) до 88 м (верхнее течение) над уровнем моря. Пойма ярко выражена и в среднем течении имеет ширину от 1 до 2 км. В среднем течении высота террас составляет от 30 до 50 м.

Иногда русло ограничивается высокими, часто обрывистыми (10–30 м) берегами. В верхнем и среднем течении имеется две террасы высотой от 2 до 30 м. Нижняя пойма неширокая, ограничена высокими обрывистыми берегами. В верхнем течении она имеет луговую растительность с произрастанием вейника (*Calamagrostis langsdorffii*) и зарослями можжевельника (*Juniper communis*). В среднем течении характер растительности меняется. Луга приобретают сильно увлажненный, заболоченный характер – преобладающими видами растительности становятся осока (*Carex aquatilis*) и сабельник (*Comarum palustre*), появляются заросли ивняка (*Salix* sp.) (в том числе древовидного – *Salix viminalis*), которые располагаются по кромке заболоченных лугов и по берегу реки. В пойме реки значительное пространство занимают пойменные (старичные) озера, зарастающие осокой и сабельником. В русле реки имеются песчаные и каменисто-галечные отмели. В нижнем течении рельеф имеет низменный характер. В приморской части река разделяется на несколько русел, принимая

вид дельты. Главными руслами являются – рукава Сенгьяха и Юнгаяха. Ширина дельты составляет 4–6 км. Она затопливается во время весеннего половодья и осенних штормов. Большую площадь здесь занимают лайды с галофитной растительностью (доминантом является *Puccinellia phragmites*).

В верховьях и среднем течении глубина р. Сенгьяхи в конце июня составляет 1,5–2,0 м, дно каменисто-галечно-песчаное. Множество перекатов располагается главным образом в верхнем течении реки. Ширина русла р. Сенгьяхи колеблется от 18 до 25 м.

Река Сенгьяха впадает в мелководный (0,5–1 м) Сенгейский пролив, который отделяет материк от о. Сенгейский (длиной 30 и шириной 9 км). Приморская полоса побережья Баренцева моря занята дюнными грядами с высотами 1–16 м над уровнем моря. Среди водоемов бассейна р. Сенгьяхи в верховьях и среднем течении преобладают западинные, ледниковые и пойменные, старичные озера, а в низовьях – пойменные, термокарстовые и лагунные озера.

Результаты

В ходе исследований с 16 июня по 12 июля 2022 г. в бассейне р. Сенгьяхи зарегистрировано 66 видов птиц, принадлежащих к 6 отрядам: гагарообразные (2), пластинчатоклювые (19), соколообразные (5), курообразные (1), ржанкообразные (21) и воробьинообразные (18 видов). Из общего числа зарегистрированных видов гнездятся 53 (80,3 %), предположительно гнездится 11 (16,7 %), характер пребывания не выяснен для 2 видов (3 %) птиц.

По литературным источникам описано пребывание 56 видов птиц для района Сенгейского пролива (Минеев, 1982, 1986; Минеев, Минеев, 2009). В 2022 г. не встречено 20 видов птиц (пискалька, пуночка, деревенская ласточка, полевой воробей, домовый воробей,

средний поморник, зимняк, белоклювая гагара, серощекая поганка, глупыш, черная казарка, белошекая казарка, серый гусь, глухарь, клуша, толстоклювая кайра, чистик, филин, сорока и желтая трясогузка), отмеченных ранее.

По результатам исследований 2022 г. и литературным данным, в бассейне р. Сенгьяхи зарегистрировано 86 видов птиц, принадлежащих к 9 отрядам: гагарообразные (3), поганкообразные (1), трубконосые (1), пластинчатоклювые (23), соколообразные (6), курообразные (2), ржанкообразные (25), совообразные (1) и воробьинообразные (24 вида). Из общего числа зарегистрированных гнездятся 55 (64 %), предположительно гнездится 8 (9,3 %), встречено на миграциях 7 (8,1 %), залетными являются 11 (12,8 %), и характер пребывания не выяснен для 5 видов (5,8 %) птиц.

Встречаемость птиц

Краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763). Гнездящийся вид. Отмечены одиночные, пары и группы (до 4 особей) гагар на водоемах мохово-кустарничково-ивняковой поймы и приморской мохово-кустарничково-лишайниковой тундры. Численность в верхнем течении равна 0,5, в нижнем – 1,2, в дельте – 3,4, в низовьях р. Ярбаяхи – 5,8, и в среднем составила 2,2 особи на 10 км учетного маршрута.

Прилет краснозобой гагары в район Сенгейского пролива отмечен в конце мая (Минеев, 1986).

Чернозобая гагара *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758). В период исследований 2022 г. отмечены одиночные, пары и группы птиц (3–5 особей). Встречается повсеместно. Гнездование отмечено на крупных озерах в пойме р. Сенгьяхи. Численность в верхнем течении равна 3,5, в среднем – 2,4, в нижнем –

5,5, в дельте – 3,3, в низовьях р. Ярбаяхи – 2,5, и в среднем составила 3,4 особи на 10 км учетного маршрута.

Прилет чернозобой гагары в район Сенгейского пролива отмечался 23 мая 1978 г. (Минеев, 1986).

Белоклювая гагара *Gavia adamsii* (G.R. Gray, 1859). Летом 1994 г. одиночную гагару наблюдали на акватории Сенгейского пролива (Минеев, Минеев, 2009).

Серощекая поганка *Podiceps grisegena* (Boddaert, 1783). Залеты одиночных поганок отмечены на Сенгейском проливе в 1976–1977 гг. (Минеев, Минеев, 2009).

Глупыш *Fulmarus glacialis* (Linnaeus, 1761). Многочисленные залеты в район Сенгейского пролива отмечены летом, осенью и зимой (наиболее массово в январе 1975 г. и в январе 1978 г.) (Минеев, Минеев, 2009).

Белошекая казарка *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803). В 1978 г. не отмечена. По опросным данным, казарки регулярно встречаются на весеннем и осеннем пролете в бассейне р. Сенгяхи от верховьев до пролива Сенгейский. Гнездование зафиксировано на островках Сенгейского пролива (Минеев, Минеев, 2009). В период полевых работ 2022 г. белошекая казарка не зарегистрирована.

Черная казарка *Branta bernicla* (Linnaeus, 1758). В весенний и осенний периоды казарки совершают остановки на побережье Сенгейского пролива (Минеев, Минеев, 2009).

Серый гусь *Anser anser* (Linnaeus, 1758). В летний период 1995–1998 гг. стайки (5–10 особей) серых гусей отмечены на о. Сенгейский (Минеев, Минеев, 2009).

Белолобый гусь *Anser albifrons* (Scopoli, 1769). В летний период 2022 г. встречался в нижнем течении и дельте р. Сенгяхи. Гнездится. В дельте р. Сенгяхи 5 июля 2022 г. отмечен выводок из 5 гусят в возрасте 3–5 дней.

В незначительном количестве белолобые гуси линяют вместе с гуменниками в дельте и низовьях р. Сенгяхи и низовьях р. Ярбаяхи. Численность в низовьях равна 1,4, в дельте – 2,2, в низовьях р. Ярбаяхи – 1,7 и в среднем составила 1,1 особи на 10 км лодочного маршрута.

Во время наблюдений за миграциями птиц на Сенгейском проливе весной 1978 г. – один из самых многочисленных мигрантов. Первые белолобые гуси отмечены 22 мая, валовой пролет 24 мая. За этот период пролетело примерно 2100 белолобых гусей. Пролет гусей (белолобые гуси и гуменники) проходил на высоте 20–50 м (39,8 %), 50–100 м (33,4 %), 100–150 м (12,1 %), 150–200 м (7,3 %), 200–300 м (4,9 %), свыше 300 м (2,5 %) (Минеев, 1986). Местообитания Сенгейского пролива являются местом скоплений белолобых гусей и гуменников во время осенней миграции (Минеев, Минеев, 2009).

Пискулька *Anser erythropus* (Linnaeus, 1758). Отмечена на пролете весной 1978 г. с 24 по 27 мая. В небольшом количестве птицы летели в стаях белолобых гусей и реже гуменников (Минеев, 1986). В 2022 г. пискульки не отмечены.

Гуменник *Anser fabalis* (Latham, 1787). Распространен повсеместно. Встречались одиночные, пары и группы (3–8 птиц) гуменников. В низовьях р. Сенгяхи и ее дельте происходит массовая линька. Зарегистрированы стаи от 12–100 до 400–1500 линяющих гусей. Гуси кормятся травянистой растительностью на лайде, и периодически совершают перемещения на Сенгейский пролив. По нашей оценке, в низовьях р. Сенгяхи (на озерах и протоках дельты) ежегодно линяет 3–3,5 тыс. гуменников. Относительно небольшие группы гусей линяют совместно с выводками в низовьях рек Сенгяхи и Ярбаяхи. Гнездится. Откладка яиц происходила с 31 мая по 7 июня, вылупление гусят –

24 июня–2 июля. В выводках ($n=34$) отмечено от 1 до 5, в среднем 3,1 птенца. Численность в верхнем течении равна 26,5, в среднем – 20,5, в нижнем – 29,5, в дельте – 25,2, в низовьях р. Ярбаяхи – 26,7, и в среднем составила 25,7 особи на 10 км лодочного маршрута. В период исследований летом 2022 г. отмечены перемещения стаек (от 6 до 100 особей) гуменников. Стайки летели в основном руслом р. Сенгяхи на север (50 %), юг (20 %), юго-восток (10 %), юго-запад (5 %), запад (5 %), северо-восток (5 %) и восток (5 %). Перелеты проходили на высоте – 15 м (6,7 %), 20 м (6,7 %), 50 м (20 %), 60 м (10,3 %), 70 м (33,3 %), и 100–120 м (23 %).

Сенгейский пролив является коридором массовой миграции гуменников. Побережье Сенгейского пролива и низовья р. Сенгяхи служат местами транзитных остановок и кормежки мигрирующих гуменников в весенний и осенний периоды. Весной 1975 и 1977 гг. первые гуменники появились в районе пролива 25 мая, а в 1978 г. – 2 мая. Массовый пролет в 1978 г. шел 23–27 мая. В период с 7 мая по 1 июня зарегистрировано более 7000 гусей, 70 % из которых составил гуменник (Минеев, 1986).

Лебедь-кликун *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758). В период исследований летом 2022 г. встречались одиночные, пары, группы (от 3 до 20) и стаи (от 20 до 100 особей) птиц. В бассейне р. Сенгяхи гнездится 25–30 пар кликуна. Гнездовые пары, гнезда и выводки кликунов отмечены на крупных пойменных озерах, с осоковой и ивняковой растительностью по берегам. Одно из гнезд ($n=3$) зарегистрировано на полуострове озера, размерами 1х1,5 км, с зарастающими осокой берегами (длина полуострова 200 м, ширина 40 м). Откладка яиц происходила 17–20 мая, вылупление лебедят – 24–27 июня. В выводках ($n=4$) 2–3, в среднем 2 птенца.

В низовьях р. Сенгяхи (междуречье Сенгяхи-Ярбаяхи, на озерах и по берегам рек) в конце июня–начале июля отмечены скопления кормящихся кликунов (до 150 особей), вероятно, собирающихся в стаи на линьку. Общее число птиц в скоплениях составило 300–350 особей. В конце июня – начале июля пары и стайки (5–15 особей) кликунов совершают перемещения поймой р. Сенгяхи, на север. Иногда перемещения происходят вместе с гуменниками. Численность кликуна в верхнем течении равна 10,6, в среднем – 4,4, в нижнем – 10,2, в дельте – 6,3, и в среднем составила 6,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

Весной 1978 г. кликуны на пролете в районе Сенгейского пролива не зарегистрированы (Минеев, 1986).

Малый лебедь *Cygnus bewickii* (Yarrell, 1830). В период исследований летом 2022 г. встречались одиночные, пары и группы (до 6 особей) лебедей. На лайдах в дельте р. Сенгяхи 10 июля отмечена стая из 50 птиц. Гнездится. Выводок из 3 птенцов, размером с морянку отмечен 10 июля на термокарстовом озере диаметром 500 м с берегами, зарастающими осокой, среди мохово-кустарничковой приморской тундры. Численность малого лебедя в нижнем течении равна 1,5, в дельте – 3,6, и в среднем составила 1,02 особи на 10 км лодочного маршрута.

Дельта р. Сенгяхи и побережье Сенгейского пролива остается важным районом размножения малого лебедя, как описано ранее (Остров Сенгейский..., 2000; Минеев, Минеев, 2009). Сенгейским проливом проходит весенняя миграция малых лебедей. В 1978 г. первые лебеди появились 1 мая, а интенсивная миграция началась 23, и продолжалась до 27 мая. За этот период пролетело 36 птиц (Минеев, 1986).

Кряква *Anas platyrhynchos* (Linnaeus, 1758). В летний период 2022 г. кряквы отмече-

ны в низовьях (0,3) и дельте р. Сенгяхи (0,7 особи на 10 км лодочного маршрута). Встречались преимущественно самки, поодиночке и группами (от 3 до 15 особей) на водоемах поймы. Гнездится. Выводок из 5 птенцов, в возрасте 3–4 дней, отмечен 11 июля 2022 г. на протоке в дельте р. Сенгяхи.

Чирок-свистунок *Anas crecca* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Отмечены одиночные, пары и группы (3–4 особи) чирков. Предпочитает озера и озера-лужи с густой травянистой растительностью по берегам. Выводок из 3 птенцов (возраст 2–3 дня) отмечен 11 июля, на протоке в дельте р. Сенгяхи. Численность в верхнем течении равна 1,2, в среднем – 2,0, в нижнем – 3, в дельте – 1,5, в низовьях р. Ярбаяхи – 3,8, и в среднем составила 2,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

Свиязь *Anas penelope* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Отмечены одиночные, пары и стайки (до 29 особей) свиязей. Иногда птицы встречались в стаях гуменников. Численность в среднем течении равна 5,2, в нижнем – 0,3, в дельте – 1,2, и в среднем составила 1,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

Шилохвость *Anas acuta* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид бассейна. Встречались одиночные птицы, пары, группы и стайки шилохвостей (от 3–15 до 20–50 особей). Численность в верхнем течении равна 1,8, в среднем – 4,8, в нижнем – 3,9, в дельте – 3,1, и в среднем составила 2,7 особи на 10 км лодочного маршрута.

Широконоска *Anas clypeata* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный, вероятно гнездящийся вид. Пары самцов и группы самцов с самками (4–5 особей) встречались в пойменных местообитаниях. Широконоска отмечена до среднего течения р. Сенгяхи.

Хохлатая чернеть *Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758). В период исследований 2022 г. – немногочисленный, гнездящийся вид. Численность в верхнем течении составила 1,8 особи на 10 км лодочного маршрута.

Морская чернеть *Aythya marila* (Linnaeus, 1761). Обычный гнездящийся вид. Встречались одиночные, пары, группы и стаи морских чернетей (n=16) от 5 до 50, в среднем 21,4 особи в стае. Стаи состояли из самцов с самками и из самцов. Стаи отмечены в основном на пойменных озерах в низовьях и дельте р. Сенгяхи, нередко они смешивались со стаями морянок, лутков и гуменников. Численность в среднем течении равна 0,8, в нижнем – 6,6, в дельте – 6,1, в низовьях р. Ярбаяхи – 7,5, и в среднем составила 2,7 особи на 10 км лодочного маршрута.

Морянка *Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758). В период исследований в 2022 г. встречалась повсеместно. Отмечены одиночные, пары, группы (от 3–6 до 20 особей) и стайки птиц, иногда в стаях морских чернетей и синьги. Численность в верхнем течении равна 1,8, в среднем – 1,2, в нижнем – 4,1, в дельте – 5,03, в низовьях р. Ярбаяхи – 1,7, и в среднем составила 2,8 особи на 10 км лодочного маршрута.

Небольшая гнездовая колония морянок зарегистрирована 4 июля 2022 г. на берегу озера (0,6х0,8 км) в дельте р. Сенгяхи. Колония являлась совместной с территориальными не гнездящимися полярными крачками (6 особей). В колонии отмечено 5 гнезд и три готовые ямки под гнезда. Из 5 гнезд одно оказалось брошенным, с одним яйцом в кладке, на яйце имелась трещина, второе – разорено, третье – не достроено (в лотке находилась только сухая трава). Одно из гнезд находилось в нише (глубиной 15 см) под кочкой (высотой 21 см). Гнезда располагались на расстоянии от 1 до 23 м друг от друга. Расстояние от уреза воды изменялось от 0,5 до 23 м,

и в среднем ($n=5$) равнялось 8,2 м. Размеры гнезд ($n=3$): диаметр гнезда 22–24, в среднем ($n=3$) 23, диаметр лотка – 13–15, в среднем 14, глубина 5–6,5, в среднем 5,8 см. В кладках отмечено ($n=2$) 7–9, в среднем 8 яиц. Размеры яиц ($n=17$) 36,2–39,8 x 50,1–57,6, в среднем 37,9 x 54,01 мм. Проклев у всех яиц в кладках начался 11 июля. Выводок из 3 птенцов отмечен 11 июля 2022 г. на протоке в дельте р. Сенгяхи. Он держался вместе с выводком кряквы.

На побережье Сенгейского пролива в 1978 г. первые морянки прилетели 22 мая. Массовый пролет наблюдался 23–26 мая. Доля встречаемости морянки составила 30 % (6668 особей) от всех зарегистрированных мигрирующих птиц (Минеев, 1986).

Обыкновенный гоголь *Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758). Многочисленный вид. Гнездование не установлено. Встречались одиночные, пары и стайки (от 3–5 до 8–80 особей) обыкновенного гоголя. Стайки состояли из самцов/самок или были смешанными. Наиболее крупные стаи отмечены в низовьях и дельте р. Сенгяхи. Иногда гоголи встречались в стаях морских чернетей и лутков. Численность в верхнем течении равна 2,4, в среднем – 11,6, в нижнем – 3,9, в дельте – 4,7, в низовьях р. Ярбаяхи – 7,5, и в среднем составила 6,02 особи на 10 км лодочного маршрута.

Гага-гребенушка *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758). Встречается в неширокой полосе местообитаний вдоль морского побережья. Стайки самок (8–30 особей) отмечены 5 июля 2022 г. в дельте р. Сенгяхи.

Весной 1978 г. прилет гребенушек на Сенгейский пролив наблюдался 23 мая. Зарегистрированы одиночные, пары и группы (до 5 особей) гаг (Минеев, 1986). В июле стаи гаг (5–100 особей) перемещаются на Сенгейский пролив. Последние отлетающие в места зимовок утки отмечены 23 декабря (Минеев, 2009).

Синьга *Melanitta nigra* (Linnaeus, 1758).

В период исследований 2022 г. многочисленный гнездящийся вид. Токующие самцы отмечались до 26 июня 2022 г. Встречались одиночные, пары и стайки (3–9 особей) синьги. Численность в верхнем течении равна 15,3, в среднем – 16,8, в нижнем – 4,9, в дельте – 8,3, в низовьях р. Ярбаяхи – 15, и в среднем составила 12,1 особи на 10 км лодочного маршрута.

В 1978 г. интенсивность весеннего пролета синьги на Сенгейском проливе была невысокой. Первые утки отмечены 22 мая, а 23–26 мая пролет проходил наиболее массово (Минеев, 1986).

Обыкновенный турпан *Melanitta fusca* (Linnaeus, 1758). Обыкновенный гнездящийся вид. Встречались пары и группы самцов и самок (3–6 особей) обыкновенного турпана. Гнездовые пары отмечены на пойменных озерах с травянисто-ивняковыми берегами. Численность турпана в низовьях р. Ярбаяхи составила 2,6 особи на 10 км лодочного маршрута.

На Сенгейском проливе первая стая (26 особей) турпанов, летящих на восток, отмечена 13 мая 1978 г., а массовый пролет проходил с 23 по 26 мая. За это время учтено 4,5 тыс. турпанов (Минеев, 1986).

Луток *Mergus albellus* (Linnaeus, 1758). Обычный вид бассейна р. Сенгяхи. Гнездование не установлено. Отмечены одиночные, пары и стайки (3–9 особей), в основном самок лутка. Птицы, часто встречались вместе с гоголями или морскими чернетями. Численность в дельте р. Сенгяхи составила 0,9, в низовьях р. Ярбаяхи – 3,3, и в среднем равнялась 0,8 особи на 10 км лодочного маршрута.

Длинноносый крохаль *Mergus serrator* (Linnaeus, 1758). Многочисленный гнездящийся вид. Встречались одиночные, пары и стайки (от 2–6 до 25–50 и более особей)

крохалей. В устье р. Сенгяхи 5 июля 2022 г. отмечена стая (более 500 особей) линяющих крохалей. Численность в верхнем течении равна 0,6, в среднем – 9,6, в нижнем – 9,9, в дельте – 10,7, в низовьях р. Ярбаяхи – 9,6, и в среднем составила 8,1 особи на 10 км лодочного маршрута.

Большой крохаль *Mergus merganser* (Linnaeus, 1758). Стайка из 20 больших крохалей (самцы и самки) отмечена 10 июля 2022 г. на лайде в дельте р. Сенгяхи.

Полевой лунь *Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766). Обыкновенный гнездящийся вид. Встречались одиночные самцы и самки полевого луня в основном в пойменных местобитаниях. Численность в нижнем течении р. Сенгяхи равна 0,6, а в низовьях р. Ярбаяхи – 0,4 особи на 10 км лодочного маршрута.

Зимняк *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763). Первые мохноногие канюки в районе Сенгейского пролива отмечены 5 мая, а с 16 по 27 мая наблюдалось движение птиц в незначительном количестве на север и северо-восток (Минеев, 1986; Минеев, Минеев, 2009). В период исследований в 2022 г. зимняк не отмечен.

Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* (Linnaeus, 1758). Гнездящийся вид. Встречались одиночные взрослые и молодые птицы, пары и семейные группы орланов (пара взрослых и две неполовозрелые птицы). Численность в верхнем течении равна 0,6, в среднем – 1,6, в нижнем – 1,7, в дельте – 2,3, в низовьях р. Ярбаяхи – 1,3, и в среднем составила 1,5 особи на 10 км лодочного маршрута.

Кречет *Falco rusticolus* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный вид. Гнездование не установлено. Кречет встречался в верхнем и нижнем течении и в дельте р. Сенгяхи. В низовьях р. Сенгяхи численность кречета равна 0,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

В мае 1978 г. на побережье Сенгейского пролива во время интенсивной миграции бе-

лых куропаток кречеты регулярно их ловили. На один километр учетного маршрута здесь в среднем учтено по три добытых белых куропатки (Минеев, Минеев, 2009).

Сапсан *Falco peregrinus* (Tunstall, 1771). Немногочисленный гнездящийся вид. Встречался вдоль русел рек Сенгяха и Ярбаяха. Численность в среднем течении р. Сенгяхи равна 0,4, в низовьях р. Ярбаяхи – 2,9, и в среднем составила 0,7 особи на 10 км лодочного маршрута. Территориальная пара сапсанов отмечена 8 июля 2022 г. в нижнем течении р. Ярбаяхи, на участке реки с высокими (около 15 м) обрывистыми, зарастающими мохово-кустарничковой растительностью берегами. Сапсаны проявляли беспокойство при нашем приближении и активно атаковали орлана-белохвоста, пролетающего через их территорию. Гнездо не найдено.

Дербник *Falco columbarius* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Первое гнездо дербника найдено 2 июля 2022 г. в нижнем течении р. Сенгяхи. Оно находилось в пойме реки на древовидной иве (высотой 4 м), на высоте 2 м, в 10 м от уреза воды. Другое гнездо найдено 9 июля 2022 г. в низовьях р. Ярбаяхи, в пойме реки, на древовидной иве (высотой 6 м), в 2 м от уреза воды. Оно сделано из сучьев ивы и располагалось на высоте 2,5 м. В гнезде находилось 4 пуховых птенца, размером с дрозда. Численность в нижнем течении р. Сенгяхи равна 0,3, в низовьях р. Ярбаяхи – 2,9, и в среднем – 0,6 особи на 10 км лодочного маршрута.

Последние отлетающие на зимовку дербники на Сенгейском проливе отмечены 4 сентября 1977 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Белая куропатка *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид. Гнездо белой куропатки найдено 29 июля 2022 г. в среднем течении р. Сенгяхи, на кочкарниковом мелкоерниковом с моховыми

мочажинами участке склона поймы реки, под кустиком карликовой березки (высотой 40 см). Гнездо представляло собой ямку, выложенную сухой травой и кустиками водяники. В кладке находилось 6 яиц на финальной стадии насиживания. Выводок куропатки отмечен 10 июля в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре. Вместе с выводком держались два самца куропатки.

На побережье Сенгейского пролива откочевка куропаток с о. Колгуев происходит в октябре-декабре, в некоторые годы она завершается в начале января. Весной 1978 г. первые мигрирующие стаи куропаток на Сенгейском проливе наблюдали 15 мая. Интенсивный пролет (стаи по 18–30 особей) проходил с 25 мая. На свободных от снега участках тундры вялый ток самцов зарегистрирован 21 мая (Минеев, Минеев, 2009).

Глухарь *Tetrao urogallus* (Linnaeus, 1758). Одиночный глухарь встречен 4 ноября 1976 г. на песчаном острове в Сенгейском проливе. Сильно истощенная птица не могла летать (Минеев, Минеев, 2009).

Тулес *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758). Гнездящийся вид приморской части бассейна р. Сенгяхи. Встречались одиночные, гнездовые пары и стаи (до 9 особей) тулесов. Первые выводки тулеса отмечены 4 июля 2022 г. в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре, а 7 июля птенцы (n=2) достигли размеров белохвостого песочника. Численность тулеса в нижнем течении р. Сенгяхи равна 1,1, а в дельте – 1,2 особи на 10 км лодочного маршрута.

Пролет тулеса поодиночке, парами и стайками (3–6 особей) в районе Сенгейского пролива наблюдался с 26 мая 1978 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Золотистая ржанка *Pluvialis apricaria* (Linnaeus, 1758). Гнездящийся вид. Отмечены одиночные ржанки и пары птиц. Золоти-

стая ржанка распространена по всему бассейну р. Сенгяхи. На побережье не встречалась.

Галстучник *Charadrius hiaticula* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид. В период исследований 2022 г. встречались одиночные и пары галстучников. В верхнем течении р. Сенгяхи численность куликов равна 1,8 особи на 10 км лодочного маршрута.

Незначительный весенний пролет галстучников на побережье Сенгейского пролива проходил с 21 мая по 1 июня 1978 г. Птицы летели поодиночке, парами и стайками по 6–15 особей вдоль побережья на восток (Минеев, Минеев, 2009).

Фифи *Tringa glareola* (Linnaeus, 1758). Многочисленный гнездящийся вид. Встречался до низовьев р. Сенгяхи.

Перевозчик *Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758). Обыкновенный гнездящийся вид. Перевозчик встречался вдоль русла р. Сенгяхи и в мохово-кустарничково-ивняковой пойме до нижнего течения реки. Численность в среднем течении р. Сенгяхи составила 1,6 особи на 10 км лодочного маршрута.

Мородунка *Xenus cinereus* (Güldenstädt, 1775). Многочисленный гнездящийся вид. Мородунка встречалась в верхнем (8), среднем (11,6) и нижнем (4,2) течении р. Сенгяхи, в низовьях р. Ярбаяхи (0,9 особи на 10 км лодочного маршрута), в дельте р. Сенгяхи не отмечена.

Круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный вид. Вероятно, гнездится. Одиночные, пары и группы (до 4-х особей) круглоносых плавунчиков встречались в приморской части бассейна р. Сенгяхи с численностью 0,9 особи на 10 км лодочного маршрута и на водоемах в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре.

В период весенней миграции первые плавунчики на побережье Сенгейского про-

лива отмечены 25 мая 1974 г. и 27 мая 1978 г. (наблюдалось 5 особей). Массовая миграция не зарегистрирована (Минеев, Минеев, 2009).

Турухтан *Phylomachus pugnax* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный вид. Вероятно, гнездится. Встречены преимущественно самки турухтана в низовьях р. Сengъяхи с численностью 0,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

На побережье Сенгейского пролива первые турухтаны зарегистрированы 27 мая 1978 г., но пролета как такового не было (Минеев, Минеев, 2009).

Кулик-воробей *Calidris minuta* (Leisler, 1812). Немногочисленный вид бассейна р. Сengъяхи. Возможно, гнездится. В летний период 2022 г. кулик-воробей встречался в низовьях и дельте реки.

В конце июля 1977 г. на песчано-илистых отмелях Сенгейского пролива отмечены многочисленные миграционные концентрации (стаи 50–2000 особей) куликов (Минеев, Минеев, 2009).

Белохвостый песочник *Calidris temminckii* (Leisler, 1812). Белохвостый песочник распространен по всему бассейну р. Сengъяхи. Численность в верхнем течении равна 0,8, в среднем – 1,6, в нижнем – 2,1, в дельте – 1,6, в низовьях р. Ярбаяхи – 0,9, и в среднем составила 1,4 особи на 10 км лодочного маршрута. Встречались одиночные, пары и стаи (до 15 особей) птиц. Гнездится. Выводок белохвостого песочника из 3 птенцов (в возрасте 3–5 дней) отмечен 3 июля 2022 г. в мохово-лишайниковой заболоченной тундре, в нижнем течении р. Сengъяхи.

Гнезда с полными кладками на побережье Сенгейского пролива найдены 25 июня, а пуховички отмечены 4 июля 1977 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Чернозобик *Calidris alpina* (Linnaeus, 1758). Чернозобики встречались в низовьях

и дельте р. Сengъяхи поодиночке, парами и стайками (от 4 до 14 особей). Численность в нижнем течении равна 0,3, в дельте – 1,2, и в среднем составила 0,3 особи на 10 км лодочного маршрута. Гнездится. Выводок чернозобика зарегистрирован 10 июля 2022 г. в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре.

На побережье Сенгейского пролива (Нижний Шар) первый одиночный чернозобик отмечен 25 мая 1978 г., а с 26 мая происходил незначительный пролет пар и небольших стай (до 15 особей) с запада на восток (Минеев, Минеев, 2009).

Гаршнеп *Lymnocyrtus minimus* (Brünnich, 1764). Немногочисленный гнездящийся вид. Тока гаршнепа наблюдались на пойменных лугах и травяно-мохово-кустарничковых болотах, в утренние (5–6 часов) и вечерние (20–21 час) часы.

Бекас *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758). В период исследований 2022 г. – бекас немногочисленный вид бассейна р. Сengъяхи. Токовые полеты отмечены в пойме реки.

Дупель *Gallinago media* (Latham, 1787). Немногочисленный, вероятно гнездящийся вид. Дупель встречался в верхнем и среднем течении р. Сengъяхи, на пойменных мохово-кустарничково-ивняковых лугах.

Средний кроншнеп *Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758). В период исследований 2022 г. встречались одиночные особи и пары среднего кроншнепа. Возможно, гнездится.

Средний поморник *Stercorarius pomarinus* (Temminck, 1815). Встречается на пролете. На Сенгейском проливе в 1978 г. первые птицы отмечены 22 мая, а более массовый пролет – 26–27 мая. Миграция шла до 31 мая (Минеев, 1986).

Короткохвостый поморник *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758). В летний период 2022 г. короткохвостые поморники поодиноч-

ке и парами встречались в низовьях и дельте р. Сенгяхи. Вероятно, гнездится. Численность в нижнем течении равна 0,3, в дельте – 0,8, и в среднем составила 0,2 особи на 10 км лодочного маршрута.

В 1978 г. прилет первых короткохвостых поморников на Сенгейский пролив отмечен 22–26 мая (Минеев, 1986).

Длиннохвостый поморник *Stercorarius longicaudus* (Vieillot, 1819). Немногочисленный гнездящийся вид. Встречались одиночные птицы и пары поморников. В конце июня 2022 г. отмечены перемещения длиннохвостых поморников на северо-восток (на высоте 20 м). Численность в дельте равна 0,2, и в среднем составила 0,04 особи на 10 км лодочного маршрута.

Весной 1978 г. первые птицы наблюдались 23 мая, а более массовый пролет проходил 25–26 мая. Из 65 особей поморников, учтенных весной 1978 г. на Сенгейском проливе, 70 % приходилось на длиннохвостых (Минеев, 1986).

Клуша *Larus fuscus* (Linnaeus, 1758). На побережье Сенгейского пролива небольшой пролет (одиночные птицы и стайки до 6 особей) клуши на восток отмечен 13 мая 1978 г. (Минеев, 1982; Минеев, Минеев, 2009).

Серебристая чайка *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763). В период исследований 2022 г. встречались одиночные, пары и стайки (3–10 особей) чаек. Стайки чаще отмечались в низовьях и дельте р. Сенгяхи. Летом 2022 г. гнезда серебристых чаек не найдены. Численность в верхнем течении равна 1,2, в среднем – 3,6, в нижнем – 2,2, в дельте – 8,9, и в среднем составила 3,2 особи на 10 км лодочного маршрута.

Первые стайки птиц в районе Сенгейского пролива появились 21 апреля 1978 г. и концентрировались в районе наблюдений до 26 апреля у свалки рыбных отходов, после похолода-

ния отлетели на незамерзающие участки моря и вернулись 1 мая. До середины мая отмечен слабый пролет птиц, интенсивная миграция проходила 20–26 мая. За это время пролетело 78 % учтенных птиц. Всего зарегистрировано 689 особей. Численность молодых серебристых чаек составила 7,7 % от общего числа учтенных птиц. Взрослые и неполовозрелые чайки мигрировали обособленно друг от друга. Молодые особи поодиночке, группами и реже крупными стаями (20–50 особей) летели 22–23 мая. Половозрелые чайки мигрировали поодиночке, парами и стаями (до 30 особей) на высоте 50 м. Многочисленные стаи (100–400 особей) мигрантов останавливались для отдыха на льду пролива. В основном чайки летели вдоль береговой линии на север, северо-восток и юго-запад. Пролет приостановился с 29 мая по 2 июня из-за снегопада и метелей. Наибольшая интенсивность пролета (40 %) отмечалась с 11 до 14 часов (Минеев, 1986). Чайки гнездились на побережье Сенгейского пролива и острове, колониями, отдельными парами и небольшими агрегациями. На побережье Сенгейского пролива полные кладки найдены 12 июня, а первые птенцы зарегистрированы 4 июля. Последние покидающие район птицы отмечены 26 декабря (Минеев, 1982; Минеев, Минеев, 2009).

Бургомистр *Larus hyperboreus* (Gunnerus, 1767). В период исследований 2022 г. одиночные и пары бургомистров встречались в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре. Численность в нижнем течении равна 0,4, в дельте – 1,1, и в среднем составила 0,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

Первые стайки бургомистров появились 21 апреля 1978 г. вместе с серебристыми чайками. Небольшой пролет продолжался до 1 мая. Устойчивый пролет наблюдался с 20, а массовая миграция проходила 23–24 мая.

Основное направление миграции – северное. Мигрировали вместе с серебристыми чайками. Всего отмечено 1044 особей. Численность молодых бургомистров составила 7,8 % от общего числа учтенных птиц (Минеев, 1986).

Сизая чайка *Larus canus* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид. Встречались одиночные и пары сизой чайки. Гнездится на пойменных озерах. Численность в нижнем течении равна 0,6, в дельте – 0,4, и в среднем составила 0,2 особи на 10 км лодочного маршрута.

В районе Сенгейского пролива сизые чайки (по 1–4 особи), в том числе и молодые птицы, мигрировали 25 мая 1978 г. с юго-запада на север (Минеев, 1982).

Полярная крачка *Sterna paradisaea* (Pontoppidan, 1763). Немногочисленный вид в период исследований 2022 г. Вероятно, гнездится. Одиночные и пары птиц встречались, начиная со среднего течения р. Сенгяхи. Колония полярных крачек (6 особей) отмечена 4 июля 2022 г. совместно с колонией морянок на полуострове озера в дельте р. Сенгяхи, среди песчаных выдувов. Крачки не гнездились, но проявляли сильную территориальную привязанность. Численность в среднем течении равна 0,5, в нижнем – 0,6, в дельте – 0,5, и в среднем составила 0,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

В район Сенгейского пролива весной 1978 г. полярные крачки в небольшом количестве (около 20 особей) прилетели 25 мая (Минеев, 1986), в 1975 г. крачки прилетели 31 мая, а в 1976 г. – 28 мая. В среднем ($n=4$ года) прилет проходил 27 мая (Минеев, 1982). На побережье Сенгейского пролива первые свежие кладки крачек найдены 16 июня 1975 г., а птенцы появились 8–10 июля. Осенью последних крачек на Сенгейском проливе наблюдали 19 августа 1977 г. (Минеев, 1982; Минеев, Минеев, 2009).

Толстоклювая кайра *Uria lomvia* (Linnaeus, 1758). Залетные особи отмечались летом и осенью 1975 г. на Сенгейском проливе (Минеев, Минеев, 2009).

Чистик *Cerphus grille* (Linnaeus, 1758). Летом и осенью 1975 г. на Сенгейском проливе наблюдали отдельных особей и небольшие группы чистиков (Минеев, Минеев, 2009).

Филин *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758). Летом 1955 г. одиночный филин (частичный альбинос) держался на о. Сенгейский. Эта птица добыта в сентябре того же года (Паровщиков, Севастьянов, 1960).

Береговая ласточка *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758). Многочисленный гнездящийся вид. В верхнем и среднем течении р. Сенгяха насчитано 538 норок береговушки, в нижнем – 250 норок, в низовьях р. Ярбаяхи – 125, и в среднем число норок составило 45 на 10 км учетного маршрута. Численность в верхнем течении равна 22,4, в среднем – 26,8, в нижнем – 0,9, в дельте – 1,2, в низовьях р. Ярбаяхи – 70, и в среднем составила 24,3 особи на 10 км лодочного маршрута.

Деревенская ласточка *Hirundo rustica* (Linnaeus, 1758). Залет деревенской ласточки зарегистрирован 23 мая 1978 г. в районе Сенгейского пролива. Она обитала в районе домов рыбучастка до 31 мая (Минеев, 1986; Минеев, Минеев, 2009).

Рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Пары жаворонка с выводками отмечены 10 июля 2022 г. в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре.

Весной 1978 г. в районе Сенгейского пролива первые рогатые жаворонки (стайки по 3–8 особей) отмечены 25 мая. Птицы летели вдоль береговой линии на восток. Активный пролет рогатых жаворонков проходил с 26 по 31 мая, и завершился после снежной

метели (Минеев, 1986; Минеев, Минеев, 2009).

Краснозобый конек *Anthus cervinus* (Pallas, 1811). Многочисленный гнездящийся вид. 10 июля 2022 г. в дельте р. Сенгяхи отмечены пары краснозобых коньков со слетками. 24 мая 1978 г. в районе Сенгейского пролива отмечены первые пролетные краснозобые коньки (4 птицы), с 25 мая начался массовый пролет коньков (Минеев, 1986; Минеев, Минеев, 2009).

Желтая трясогузка *Motacilla flava* (Linnaeus, 1758). Одиночная желтая трясогузка отмечена 25 мая 1978 г. на побережье Сенгейского пролива (Минеев, Минеев, 2009).

Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* (Pallas, 1776). Немногочисленный гнездящийся вид. В период исследований в 2022 г. желтоголовая трясогузка встречалась в мохово-кустарничково-ивняковой пойме.

Весной 1978 г. в районе Сенгейского пролива начало полета трясогузок отмечено 26 мая (Минеев, 1986).

Белая трясогузка *Motacilla alba* (Linnaeus, 1758). Широко распространенный, гнездящийся вид. В 2022 г. белая трясогузка встречалась до морского побережья. Весной 1978 г. в районе Сенгейского пролива первые трясогузки появились 24 мая, массовый пролет проходил с 26 мая (Минеев, 1986).

Сорока *Pica pica* (Linnaeus, 1758). Одиночная сорока отмечена на побережье Сенгейского пролива 17 июля 1975 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Серая ворона *Corvus corone* (Linnaeus, 1758). Обыкновенный гнездящийся вид. Встречались одиночные, пары и стайки (до 10–15 особей) серой вороны. Численность в верхнем течении равна 0,5, в среднем – 2, в нижнем – 1,3, в дельте – 0,2, в низовьях р. Ярбаяхи – 0,9, и в среднем составила 1,0 особи на 10 км лодочного маршрута. Гнездо серой вороны найдено 2 июля 2022 г. в нижнем те-

чении р. Сенгяхи и располагалось на берегу реки (в 5 м от уреза воды) на древовидной иве (высотой 6 м), на высоте 3 м. Гнездо сделано из сухих сучьев ивы и выложено сухой травой. К моменту обнаружения гнезда птенцы его покинули.

Во время полета в 1978 г. на Сенгейском проливе первая серая ворона появилась 17 мая и повторно 27 мая. Вороны летели на север (Минеев, 1986; Минеев, Минеев, 2009).

Ворон *Corvus corax* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Встречались одиночные и пары воронов. Численность в нижнем течении равна 0,1, в низовьях р. Ярбаяхи – 0,8, и в среднем составила 0,2 особи на 10 км лодочного маршрута.

Зимой 1975–1978 гг. на побережье Сенгейского пролива пары и группы до 3 птиц постоянно находились в местах складирования рыбных отходов (Минеев, Минеев, 2009).

Камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Камышевка-барсучок отмечена до нижнего течения р. Сенгяхи.

Пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758). Многочисленный гнездящийся вид. Пеночка-весничка отмечена до нижнего течения р. Сенгяхи.

Обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Отмечена среди песчаных выдувов в экотоне поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра.

Варакушка *Luscinia svecica* (Linnaeus, 1758). Обыкновенный гнездящийся вид бассейна р. Сенгяхи. Прилет варакушек в район Сенгейского пролива в 1978 г. отмечен 17–26 мая (Минеев, 1986).

Рябинник *Turdus pilaris* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Рябин-

ник отмечен в пойменных местообитаниях, в верховьях и среднем течении р. Сengъяхи.

Белобровик *Turdus iliacus* (Linnaeus, 1766). Встречается до побережья Баренцева моря. Во время весеннего пролета первые белобровики в районе Сengейского пролива отмечены 17 мая 1978 г. (Минеев, 1986).

Домовый воробей *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758). Залеты домового воробья на Сengейском проливе зарегистрированы 25 мая 1974 г. и 1 июня 1978 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Полевой воробей *Passer montanus* (Linnaeus, 1758). Залет полевого воробья на Сengейский пролив отмечен 1 июня 1976 г. (Минеев, 1986).

Юрок *Fringilla montifringilla* (Linnaeus, 1758). Многочисленный гнездящийся вид. Песни юрка отмечались до нижнего течения р. Сengъяхи.

Обыкновенная чечетка *Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758). Обычный гнездящийся вид. В летний период 2022 г. встречались одиночные, пары и стайки (3–10 особей) чечеток.

На побережье Сengейского пролива массовый пролет чечеток проходил с 25 мая 1978 г. (Минеев, Минеев, 2009).

Тростниковая овсянка *Emberiza schoeniclus* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный гнездящийся вид. Камышевая овсянка встречалась до нижнего течения р. Сengъяхи.

Овсянка-крошка *Emberiza pusilla* (Pallas, 1776). Обычный гнездящийся вид. В 2022 г. овсянка-крошка встречалась во всех обследованных биотопах.

Весной 1978 г. первые овсянки на Сengейском проливе появились 17 мая, а их небольшой пролет поодиночке, парами и группами (до 3 особей) проходил с 23 по 26 мая (Минеев, 1986).

Лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758). В период иссле-

дований 2022 г. – обыкновенный гнездящийся вид. Весной 1978 г. небольшие (3–8 особей) стайки мигрирующих подорожников в районе Сengейского пролива отмечены 25 мая. Непродолжительный и слабый пролет закончился 31 мая (Минеев, Минеев, 2009).

Пуночка *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758). Весной 1975 г. первые пуночки появились 25 апреля (Минеев, Минеев, 2009). Весной 1978 г. отмечен хорошо выраженный пролет. Первые особи появились 11 апреля, небольшие перемещения продолжались до 25 мая, а 26 мая шел интенсивный пролет на север (Минеев, 1986). В летний период 2022 г. пуночки не отмечены.

Неоднородность населения птиц

Видовой состав, распределение и обилие птиц в различных местообитаниях бассейна р. Сengъяхи представлены в табл. 1.

В мохово-кустарничково-ивняковой пойме лидируют гуменник (9 %), краснозобый конек (11 %), пеночка-весничка (20,6 %), обыкновенная чечетка (14,5 %), овсянка-крошка (12,3 %), в экотоне поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – это краснозобый конек (16,9 %), пеночка-весничка (18,6 %), обыкновенная чечетка (11,2 %), варакушка (4,8 %), юрок (4,1 %). В местообитаниях мохово-лишайниковой заболоченной тундры лидируют фифи (8,7 %), краснозобый конек (16 %), пеночка-весничка (13,6 %), обыкновенная чечетка (10 %), лапландский подорожник (18,4 %), а в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре – краснозобый конек (22,0 %), рогатый жаворонок (9,3 %), белая трясогузка (7 %), лапландский подорожник (22,0 %), обыкновенная чечетка (5,8 %), и на лайде в дельте реки – белохвостый песочник (14,5 %), чернозобик (10,9 %), рогатый жаворонок (11,3 %), краснозобый конек (14,5 %), лапландский

Таблица 1. Видовой состав и обилие (количество особей/км²) птиц в обследованных местообитаниях бассейна р. СенгяхиTable 1. Species composition and abundance (number of individuals/km²) of birds in the surveyed habitats of the Sengyakha River basin

Вид	Мохово-кустарничково-ивняковая пойма	Экотон поймы – мелкоерничково-мохово-кустарничково-лишайниковая тундра	Мохово-лишайниковая заболоченная тундра	Мохово-кустарничково-лишайниковая приморская тундра	Лайда в дельте реки	Вся обследованная территория
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	0,3	–	–	2,0	–	0,2
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	1,5	0,8	0,7	3,0	1,8	1,2
Белолобый гусь <i>Anser albifrons</i>	–	–	0,4	–	–	0,2
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	16,4	2,5	2,5	3,0	4,7	5,6
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	5,4	3,4	4,7	–	–	3,4
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i>	–	–	–	4,0	2,4	3,2
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0,6	–	–	–	–	0,1
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	0,3	0,5	–	–	–	0,3
Свиязь <i>Anas penelope</i>	0,4	0,5	–	–	–	0,3
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	1,0	–	–	–	–	0,2
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	0,3	–	–	–	–	0,1
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	1,1	–	–	–	–	0,4
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	–	0,7	–	3,5	–	0,6
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	0,3	1,3	3,8	2,3	2,8	4,2
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	0,3	0,2	0,4	4,0	–	0,6
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	3,2	1,9	0,4	–	–	1,8
Обыкновенный турпан <i>Melanitta fusca</i>	0,8	1,3	–	–	–	0,4
Луток <i>Mergus albellus</i>	–	–	–	2,5	3,5	3,0
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	0,5	1,2	–	–	–	0,8
Полевой лунь <i>Cyrus cyaneus</i>	0,2	0,2	–	–	–	0,1
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	0,3	–	–	0,5	–	0,1
Кречет <i>Falco rusticolus</i>	0,2	–	–	–	–	0,04

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Вид	Мохово-кустарничково-ивняковая пойма	Экотон поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра	Мохово-лишайниковая заболоченная тундра	Мохово-кустарничково-лишайниковая приморская тундра	Лайда в дельте реки	Вся обследованная территория
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	0,5	2,1	2,8	3,0	—	2,9
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	—	—	—	8,2	3,0	5,6
Золотистая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i>	0,5	2,9	3,8	—	—	2,5
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	0,2	0,7	1,1	1,8	1,0	1,0
Фифи <i>Tringa glareola</i>	12,3	5,3	11,8	—	—	8,8
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	0,3	—	—	—	—	0,1
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	—	—	—	—	0,9	1,0
Турухтан <i>Phylomachus pugnax</i>	—	—	—	1,8	—	0,4
Кулик-воробей <i>Calidris minuta</i>	—	—	—	—	2,0	1,0
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	—	—	1,7	2,5	20,0	2,6
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	—	—	—	7,3	15,0	2,5
Гаршнеп <i>Limnocryptes minimus</i>	0,3	0,8	1,1	—	—	0,8
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	0,5	1,0	—	—	—	0,8
Дупель <i>Gallinago media</i>	0,1	—	—	—	—	0,1
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>	0,5	0,6	—	—	—	0,4
Короткохвостый по-морник <i>Stercorarius parasiticus</i>	—	0,3	—	7,0	1,2	1,5
Длиннохвостый по-морник <i>Stercorarius longicaudus</i>	0,4	1,2	0,7	—	—	0,9
Серебристая чайка <i>Larus argentatus</i>	1,5	—	0,4	3,0	5,3	2,0
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	—	—	—	0,5	—	0,1
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	0,4	1,0	0,4	1,0	1,2	0,8
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	—	0,6	—	1,5	0,6	0,8
Береговая ласточка <i>Riparia riparia</i>	0,5	3,8	—	0,9	—	2,4

Таблица 1. Окончание

Table 1. Continued

Вид	Мохово-кустарничково-ивняковая пойма	Экотон поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра	Мохово-лишайниковая заболоченная тундра	Мохово-кустарничково-лишайниковая приморская тундра	Лайда в дельте реки	Вся обследованная территория
Рогатый жаворонок <i>Eremophila alpestris</i>	–	3,1	–	20,0	15,5	8,8
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	20,0	22,3	21,7	47,5	20,0	24,0
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	12,5	–	–	–	–	3,1
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	5,0	1,3	3,4	15,0	–	4,1
Серая ворона <i>Corvus corone</i>	0,8	0,5	0,8	–	–	0,6
Ворон <i>Corvus corax</i>	0,4	0,9	–	–	0,1	0,7
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	–	1,3	5,0	–	–	1,4
Пеночка весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	37,5	24,6	18,4	–	–	26,3
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	–	2,5	–	–	–	0,5
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	–	6,3	–	5,0	–	6,0
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	0,3	–	–	–	–	0,1
Белобровик <i>Turdus iliacus</i>	0,8	3,2	4,5	–	–	2,9
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	5,0	5,4	–	–	–	4,5
Обыкновенная чечетка <i>Acantis flammea</i>	26,5	14,8	13,4	12,5	–	16,8
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	–	1,3	–	–	–	0,3
Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i>	22,5	5,0	6,7	5,0	–	9,3
Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	–	5,0	25,0	47,5	36,7	19,3
Обилие	182,4	132,3	135,6	215,8	137,7	194,5
Количество видов	42	39	25	28	19	61
Индекс Шеннона (H)	2,561	2,928	2,567	2,599	2,266	
Индекс доминирования (Dominance Index, D)	0,1111	0,0892	0,1048	0,1208	0,1422	

подорожник (26,7 %). Таким образом, среди лидирующих видов чаще всего отмечены: краснозобый конек (пять местообитаний), пеночка-весничка и лапландский подорожник (в трех местообитаниях), обыкновенная чечетка (четыре местообитания) и рогатый жаворонок (два местообитания). Остальные лидеры отмечены только в одном из обследованных биотопов.

Наибольшая плотность населения птиц отмечена в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре (215,8 особи/км²). Несколько меньше птиц в мохово-кустарничково-ивняковой пойме (182,4), а в остальных местообитаниях (мохово-лишайниковая заболоченная тундра, лайда в дельте реки, экотон поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра) птиц меньше в полтора раза. Видовое богатство изменяется таким образом: мохово-кустарничково-ивняковая пойма – 42, экотон поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 39, мохово-кустарничково-лишайниковая приморская тундра – 28, мохово-лишайниковая заболоченная тундра – 25, и лайда в дельте реки – 19 видов птиц. Индекс Шеннона (H) для населения птиц мохово-кустарничково-ивняковой поймы равен 2,561, для экотона поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 2,928, для мохово-лишайниковой заболоченной тундры – 2,567, для мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундры – 2,599, и для лайды в дельте реки – 2,266.

Индекс доминирования (Dominance Index, D) для мохово-кустарничково-ивняковой поймы равен 0,1111, для экотона поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 0,0892, для мохово-лишайниковой заболоченной тундры – 0,1048, для мохово-кустарничково-лишайниковой

приморской тундры – 0,1208, и для лайды в дельте реки – 0,1422.

В мохово-кустарничково-ивняковой пойме отмечено 10 фоновых видов птиц (чернозобая гагара, кликун, шилохвость, хохлатая чернеть, синьга, фифи, серебристая чайка, желтоголовая трясогузка, белая трясогузка и юрок), в экотоне поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 21 вид (гуменник, кликун, морянка, синьга, обыкновенный турпан, длинноносый крохаль, белая куропатка, золотистая ржанка, фифи, бекас, длиннохвостый поморник, сизая чайка, береговая ласточка, рогатый жаворонок, белая трясогузка, камышевка-барсучок, обыкновенная каменка, белобровик, тростниковая овсянка, овсянка-крошка, лапландский подорожник), в мохово-лишайниковой заболоченной тундре – 12 видов (гуменник, кликун, морянка, белая куропатка, золотистая ржанка, галстучник, белохвостый песочник, гаршнеп, белая трясогузка, камышевка-барсучок, белобровик, овсянка-крошка), в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре – 20 видов (краснозобая гагара, чернозобая гагара, гуменник, малый лебедь, морская чернеть, морянка, обыкновенный гоголь, луток, белая куропатка, тулес, галстучник, турухтан, белохвостый песочник, чернозобик, короткохвостый поморник, серебристая чайка, сизая чайка, полярная крачка, варакушка, овсянка-крошка), на лайде в дельте реки фоновыми являлись 11 видов птиц (чернозобая гагара, гуменник, малый лебедь, морянка, луток, тулес, галстучник, кулик-воробей, короткохвостый поморник, серебристая чайка, сизая чайка).

По данным лодочных маршрутов, наибольшая численность птиц отмечена в низовьях р. Ярабаяхи (178,5), вторым по численности птиц является отрезок среднего течения р. Сенгяхи (152), третьим – нижнее течение

р. Сенгяхи (125,5), четвертым – верхнее течение р. Сенгяхи (120,1), и на последнем месте находится дельта р. Сенгяхи (106,9 особи на 10 км учетного маршрута).

Заключение

По результатам исследований 2022 г. в бассейне р. Сенгяхи и на основании литературных данных (Минеев, 1982, 1986; Минеев, Минеев, 2009) установлено пребывание 86 видов птиц, принадлежащих к 9 отрядам. Гнездование установлено для 55 (64 %), предположительно гнездится 8 (9,3 %), встречено на миграциях 7 (8,1 %), залетными являются 11 (12,8 %), и характер пребывания не выяснен для 5 видов (5,8 %) птиц. Общими встреченными для обоих периодов исследований являются 36 видов птиц.

Из всех отмеченных видов птиц в Красные книги России и Ненецкого автономного округа включены белоклювая гагара, серый гусь, пискулька, малый лебедь, орлан-белохвост, сапсан, кречет, а в Красную книгу НАО – обыкновенный турпан и дупель.

Изучение территориального распределения птиц выявило, что наибольшие показатели обилия птиц отмечены в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре, затем в мохово-кустарничково-ивняковой пойме, мохово-лишайниковой заболоченной тундре, лайдах в дельте реки и экотоне поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра.

По видовому богатству выделялась мохово-кустарничково-ивняковая пойма, несколько меньше видов отмечено в экотоне поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра, мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре и мохово-лишайниковой заболоченной тундре. Менее заселены птицами лайды в дельте реки.

Среди доминантов по численности отмечены краснозобый конек (в пяти местообитаниях), обыкновенная чечетка (в четырех местообитаниях), пеночка-весничка, лапландский подорожник (в трех местообитаниях) и рогатый жаворонок (в двух местообитаниях).

В мохово-кустарничково-ивняковой пойме отмечено 10 фоновых видов птиц, в экотоне поймы и мелкоерниковой мохово-кустарничково-лишайниковой тундры – 21, в мохово-лишайниковой заболоченной тундре – 12, в мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундре – 20, на лайде в дельте реки фоновыми являлись 11 видов птиц.

Высокий индекс Шеннона (H) характерен для экотона поймы – мелкоерниковая мохово-кустарничково-лишайниковая тундра и мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундры. Увеличение индекса доминирования (Dominance Index, D) свойственно орнитокомплексам мохово-кустарничково-лишайниковой приморской тундры и для лайд в дельте реки.

По результатам исследований видового разнообразия и пространственного распределения птиц бассейна р. Сенгяхи установлено, что данная территория имеет большую значимость и служит местом массового гнездования, линьки и остановок птиц во время весенне-осенних миграций. Она является важным местом размножения и линьки кликуна, малого лебедя, гуменника, морянки, турпана, орлана-белохвоста, кречета, сапсана и заслуживает отнесения к списку водно-болотных угодьев международного значения и соответствует критериям Рамсарской конвенции. Значимость бассейна р. Сенгяхи так же велика, как и территория описанного ранее района о. Сенгейский и Сенгейского пролива (Остров Сенгейский..., 2000).

Список литературы / References

- Минеев Ю.Н. (1982) Околоводные птицы тундр Европейского Северо-Востока СССР. *Фауна и экология птиц и млекопитающих Европейского Северо-Востока СССР. Труды Коми филиала АН СССР, № 51*. Сыктывкар, с. 29–39 [Mineev Y.N. (1982) Sea birds of the tundra of the European North-East of the USSR. *Fauna and ecology of birds and mammals of the European North-East of the USSR. Proceedings of the Komi branch of the USSR Academy of Sciences, No. 51*. Syktuvkar, p. 29–39 (in Russian)]
- Минеев Ю.Н. (1986) Численность и характер пролета птиц весной 1978 года на побережье Баренцева моря. *Размещение и численность животных на Европейском Севере. Труды Коми филиала АН СССР, № 74*. Сыктывкар, с. 30–37 [Mineev Y.N. (1986) Abundance and migration of birds in the spring of 1978 on the Barents Sea coast. *Distribution and abundance of animals in the European North. Proceedings of the Komi branch of the USSR Academy of Sciences, No. 74*. Syktuvkar, p. 30–37 (in Russian)]
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. (2009) *Птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры*. СПб., Наука, 263 с. [Mineev Y.N., Mineev O.Y. (2009) *Birds of the Malozemelskaya tundra and the Pechora Delta*. St. Petersburg, Nauka, 263 p. (in Russian)]
- Новиков Г.А. (1953) *Полевые исследования по экологии наземных позвоночных*. Москва, Советская наука, 502 с. [Novikov G.A. (1953) *Field studies on the terrestrial vertebrate ecology*. Moscow, Sovetskaya nauka, 502 p. (in Russian)]
- Остров Сенгейский и Сенгейский пролив (2000) *Водно-болотные угодья России. Том 3. Водно-болотные угодья, внесённые в Перспективный список Рамсарской конвенции*. Кривенко В.Г. (ред.) Москва, с. 56–57 [Sengeysky Island and Sengeysky Strait (2000) *Wetlands in Russia. Volume 3. Wetlands on the Ramsar Shadow List*. Krivenko V.G. (Ed.) Moscow, p. 56–57 (in Russian)]
- Паровщиков В.Я., Севастьянов Г.Н. (1960) Материалы по распространению и биологии сов Архангельской области. *Орнитология*, 3: 122–130 [Parovshchikov V. Ya., Sevastyanov G. N. (1960) Materials on the distribution and biology of owls in Arkhangelsk Oblast. *Ornithology* [Ornitologiya], 3: 122–130 (in Russian)]
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. (2008) *Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления*. Новосибирск, Наука, 205 с. [Ravkin Yu. S., Livanov S.G. (2008) *Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations*. Novosibirsk, Nauka, 205 p. (in Russian)]
- Степанян Л.С. (2003) *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области)*. Москва, Академкнига, 808 с. [Stepanyan L. S. (2003) *Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region)*. Moscow, Akademkniga, 808 p. (in Russian)]
- Успенский С.М. (1960) Количественный учёт наземных птиц в тундре. *Орнитология*, 3: 444–450 [Uspenskij S.M. (1960) Quantitative census of land birds in the tundra. *Ornithology* [Ornitologiya], 3: 444–450 (in Russian)]
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 4

EDN: CSKBML

УДК 591: 591.5: 591.52: 599.32: 599.363

The Abundance and Spatial Structure of the Red-Backed Vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) Populations in Undisturbed and Restored Tundra Biogeocenoses

Anatoly N. Petrov* and Natalia M. Bykhovets

*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 05.09.2026, accepted 01.10.2026

Abstract. Using long-term data (1999–2003; 2018–2023), the abundance and population status of the northern red-backed vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779), the dominant species in zonal southern tundra communities, were studied in the undisturbed and restored zonal tundra biogeocenoses (the Bolshezemelskaya Tundra, the southern shrub tundra subzone). The negative impact of anthropogenic disturbance of the habitat on the abundance, spatial structure, and population dynamics of the species was revealed. A comparison of the undisturbed and restored zonal tundra biogeocenoses showed a decrease in the overall abundance of the red-backed vole and a significant redistribution of its population in space in the restored area. This redistribution, caused by the successional process, is associated with the trophic-ecological specialization of the species. The analysis demonstrates the negative impact of long-term anthropogenic factors on key characteristics of the abundance, spatial structure, and population dynamics of the red-backed vole, indicating that the demutation process at the ecosystem level has been incomplete for 60 years. The study demonstrates that the soil and plant components of the disturbed biogeocenosis recover faster than the population of small mammals. In our opinion, this is primarily due to the trophic and ecological specialization of the red-backed vole. Reduced phytomass of food groups such as mosses, lichens, dwarf shrubs, and fungi in the restored tundra results in low numbers of rodents with a mixed diet, which include the red-backed vole. Increased grass biomass and some deterioration in protective conditions (a thin and unevenly distributed moss–lichen layer, a compacted upper soil horizon, a poorly developed microrelief) indicate that the microenvironmental conditions in the restored area remain lower in quality compared to the undisturbed tundra.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tpetrov@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-7118-1916 (Petrov A.); 0000-0002-9102-0693 (Bykhovets N.)

Keywords: restored tundra biogeocenosis, *Myodes rutilus*, northern red-backed vole, spatial structure, relative abundance, population dynamics.

Acknowledgements. This work was funded under the state assignment of the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Project No. 125013101229–9).

Citation: Petrov A. N., Bykhovets N. M. The abundance and spatial structure of the red-backed vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) populations in undisturbed and restored tundra biogeocenoses J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 561–579. EDN: CSKBLM



Численность и пространственная структура популяции красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов

А. Н. Петров, Н. М. Быховец
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар

Аннотация. На многолетнем материале (1999–2003; 2018–2023 гг.) изучены численность и состояние популяции красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) – доминирующего вида зональных южно-тундровых сообществ, в зональных тундровых биогеоценозах – ненарушенном и восстановленном (Большеземельская тундра, подзона южных кустарниковых тундр). Выявлено негативное влияние последствий антропогенного нарушения среды обитания на характеристики обилия, пространственной структуры популяции и динамики численности вида. Сравнение ненарушенного и производного зональных тундровых биогеоценозов показало, что на восстановленном участке происходит снижение общего обилия красной полевки и существенное перераспределение ее населения в пространстве. Это перераспределение, обусловленное сукцессионным процессом, связано с трофоэкологической специализацией вида. Проведенный анализ свидетельствует о негативном влиянии антропогенного фактора длительного действия на ключевые характеристики обилия, пространственной структуры и динамики численности популяции красной полевки, что характеризует незавершенность процесса демутации на экосистемном уровне на протяжении 60 лет. Отмечено, что почвенно-растительные компоненты нарушенного биогеоценоза восстанавливаются быстрее, чем население мелких млекопитающих. На наш взгляд, это связано в первую очередь с трофо-экологической специализацией красной полевки. Пониженная фитомасса таких групп кормов, как мхи, лишайники, кустарнички и грибы, в восстановленной тундре обуславливает низкую численность грызунов со смешанным типом питания, к которым относится и красная полевка. Повышенная биомасса трав наряду с некоторым ухудшением защитных условий (слабая

мощность мохово-лишайникового слоя и неравномерность его распределения, уплотненный грунт верхнего горизонта почвы, слабо развитый микрорельеф) свидетельствуют о том, что на восстановленном участке по сравнению с ненарушенной тундрой по-прежнему снижено качество условий микросреды.

Ключевые слова: восстановленный тундровый биогеоценоз, *Myodes rutilus*, красная полевка, пространственная структура, относительное обилие, динамика численности.

Благодарности. Данная работа финансировалась за счет средств госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (тема № 125013101229–9).

Цитирование: Петров А. Н., Быховец Н. М. Численность и пространственная структура популяции красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(3). С. 561–579. EDN: CSKBLM

Введение

Природные комплексы зоны тундры в суровых климатических условиях высоких широт неустойчивы к антропогенным воздействиям, и экосистемы легко выходят из равновесного состояния. При этом происходит частичное или полное уничтожение биологических компонентов ландшафта. Исследования восстановительных процессов важны, так как непосредственно связаны с разработкой актуальных комплексных проблем тундровой экологии – сохранения биоразнообразия, устойчивости и реставрации экосистем (Большаков, Данилов, 1979; Тишков и др., 2019).

Результаты мониторинговых исследований биологического разнообразия, продуктивности растительных сообществ и трансформации почв – основных компонентов вторичного тундрового биогеоценоза – изложены в обобщающих работах (Панюков и др., 2005; Арчегова и др., 2009). Использование системного подхода в качестве методологической основы мониторинга предполагает исследование различных структур биогеоценоза, в том числе консументов различных порядков и прежде всего групп организмов, играющих существенную роль в потоках вещества и энергии.

Мелкие млекопитающие, как важный компонент естественных экосистем, широко используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях. Эта многочисленная группа животных из-за положения в трофических цепях экосистем непосредственно воспринимает давление дестабилизирующих факторов и поэтому может служить основой индикации нарушенности среды (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Большаков и др., 2001).

Дигрессионно-восстановительные процессы в населении субарктических видов мелких млекопитающих на территориях разной степени нарушенности изучались в основном в подзонах крайней северной тайги и лесотундры (Юдкин и др., 1996; Вольперт, Сапожников, 1998; Вольперт, 1999; Гашев, 2000; Москаленко, Сорокина, 2002). Данных по зоне тундры значительно меньше (Чернусова, Бердюгин, 1995; Данилов, 2000; Гашев и др., 2006; Григорьев, 2007; Петров, 2007; Петров, Быховец, 2012). Полученных результатов недостаточно для оценки взаимосвязей восстановительных сукцессий фито- и зооценозов, их характера, скорости, обратимости и экологических последствий. Кроме того, слабо изучены долговременные эффекты ан-

тропогенных факторов, не затронута исследованиями видовая специфика численности и пространственного распределения животных в зависимости от изменений структуры среды собственно зональных тундровых ландшафтов. Между тем обилие и пространственная структура населения – показатели, отражающие степень благополучия существования вида в природной среде, его биологический успех и приспособительную пластичность (Флинт, 1977; Шварц, 1980).

Первый этап нашего исследования характеристик видового разнообразия, обилия и пространственной структуры населения мелких млекопитающих в условиях зональных тундровых биогеоценозов (нечтупшенного и восстановленного) был осуществлен более 20 лет назад – с 1999 по 2003 г. (Петров, Быховец, 2012). Было показано, что восстановительные процессы в населении животных вторичного тундрового биогеоценоза в отличие от почвенно-растительного компонента далеки от завершения, а последствия антропогенной трансформации изученных параметров наиболее выражены в отношении видов грызунов зональных сообществ – леммингов и красной полевки. В связи с этим в настоящей работе мы поставили цель: оценить долговременные сукцессионные изменения, изучить обилие и пространственную структуру популяции красной полевки на современном этапе, проведя сходные исследования на тех же территориях, теми же методами, в условиях зональных тундровых биогеоценозов (нечтупшенного и восстановленного) с привлечением данных, полученных 20 лет назад.

Материалы и методы

Исследования выполнены в 2018–2023 гг. в подзоне кустарниковых южных тундр (окрестности г. Воркуты, 67°30' с.ш., 64°00' в.д.) на двух мониторинговых площадках.

Площадка 1. Нечтупшенный тундровый биогеоценоз. Эталонный участок ерниково-ивняковой моховой тундры на плакоре, типичный для зональных условий кустарниковых тундр района.

Площадка 2. Вторичный тундровый биогеоценоз, расположенный на уплощенной вершине водораздельного холма на месте бывшей ерниково-ивняковой тундры. В 1965 г. был освоен совхозом под посевы многолетних трав путем срезки кустарника бульдозером. Растительный покров удаляли за пределы поля вместе с минеральной частью почвы (горизонт А1). Проводили многократное дискование почвы тракторной бороной, органогенный слой рыхлили и частично заделывали в глеево-тиксотропный горизонт. Самовосстановление биогеоценоза началось после трех лет выращивания многолетних трав на участке залуженного поля, выведенного из хозяйственного оборота. К концу четвертого десятилетия восстановившийся биогеоценоз достиг устойчивого состояния (Арчегова и др., 2009).

Учеты мелких млекопитающих проводили ежегодно в конце августа – начале сентября методом отлова на ловушко-линиях, которые устанавливались одновременно в сравниваемых биотопах на 5 суток. Расстояние между ловушками (давилками Геро) составляло около 5 метров, проверка ловушек осуществлялась раз в сутки. С 1999 по 2003 г. в нечтупшенном биогеоценозе всего отработано 2650 л-с, отловлено 120 красных полевок; в восстановленном биогеоценозе всего отработано 1750 л-с, отловлено 15 красных полевок. С 2018 по 2023 г. в нечтупшенном биогеоценозе всего отработано 1590 л-с, отловлено 169 красных полевок; в восстановленном биогеоценозе всего отработано 1645 л-с, отловлено 38 красных полевок.

Для характеристики пространственной структуры населения использовали индексы

общего и частного обилия, заселенности территории и агрегированности (Лукьянова, Лукьянов, 1992):

Общее обилие вычисляли по стандартной формуле $I = (c/d) \times 100$, где c – число отловленных особей за 5 суток, d – число отработанных ловушко-суток. Индекс общего обилия – это мера совокупного обилия животных на территории, включающей заселенные и незаселенные видом микроучастки. Он отражает экологическую емкость и пригодность среды обитания в целом.

Индекс частного обилия A отражает численность животных на участках (микроучастках), которые они реально заселяют. $A = c/f \times 100$, где c – число животных, отловленных за 5 суток, f – число отработанных ловушко-суток ($f = b \times t$, где b – число ловушек, в которые отлавливались животные, t – число суток отлова).

Индекс заселенности F отражает совокупную емкость местообитания всей территории для особей конкретного вида и показывает, какая доля территории (в процентах от обследованной) занята животными. $F = b/a \times 100$, где a – общее число ловушек, b – число ловушек, находящихся на территории, заселенной животными.

Мера агрегированности Ag показывает скученность животных и равна отношению частного обилия к заселенности: $Ag = A/F$. При выравненном размещении животных по территории этот показатель минимален; с увеличением мозаичности (когда небольшое число ловушек попадает на участки, плотно заселенные животными, а оставшиеся – на незаселенную территорию) он возрастает.

Данные показатели были разработаны для оценки зависимости локального распределения животных от характеристик ближайшего окружения – на микросредовом уровне. Поэтому каждая ловушка в линии имела свой

порядковый номер, позволяющий регистрировать места поимки животных.

Описание среды обитания мелких млекопитающих включало следующие показатели: проективное покрытие растительности, надземную фитомассу напочвенного яруса, толщину (мощность) мохового слоя, наличие и мортмассу веточного и листового опада. При выборе параметров мы исходили из данных, полученных другими авторами при изучении животных в лесной зоне. Установлено, что характеристики, связанные с травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами, отражают кормо-защитные условия микросреды, т.е. влияние факторов локального проявления (Буяльска и др., 1995; Лукьянова, Бобрецов, 2008). Известно, что в зоне тундры межгодовые флуктуации этих характеристик незначительны (Новаковский, Панюков, 2018), поэтому запас фитомассы определяли один раз в каждом периоде наблюдений – в конце периода исследования (в 2003 и 2023 гг.). Отбор проб проводили случайным образом на всех линиях ловушек на площадках размером $0,1 \text{ м}^2$ (число площадок в 2003 г. составило 30 в ненарушенном биогеоценозе и 30 в восстановленном; в 2023 г. соответственно 25 и 25). После высушивания и разбора по фракциям запас фитомассы и мортмассы измеряли в воздушно-сухом веществе на электронных весах с точностью до $0,1 \text{ г}$ с последующим перерасчетом на единицу площади ($\text{г}/\text{м}^2$).

Учет съедобных грибов проводили ежегодно на маршрутах также в зоне линии ловушек с шириной учетной полосы 5 м . Собранные грибы взвешивали, определяли сырой вес с последующим перерасчетом на единицу площади ($\text{г}/\text{м}^2$).

Статистическую обработку данных вели в стандартных программах Excel и Statistica. Проверку соответствия данных нормально-

му распределению проводили при помощи критерия Колмогорова-Смирнова; для установления статистической значимости различий использовали t-критерий и критерий Уилкоксона-Манна-Уитни.

Результаты и обсуждение

Характеристика средовых параметров ненарушенного и восстановленного участков

Комплексные исследования, проведенные ранее на этом участке геоботаниками и почвоведом, показали, что примерно 40 лет спустя после начала восстановительной сукцессии биогеоценоз, восстановившийся на посттехногенном участке, достиг устойчивого состояния и сходен по составу и структуре растительного сообщества и почвенным характеристикам с участком ненарушенной тундры. Были отмечены отличия,

связанные с «молодостью» восстановленной экосистемы: пониженная за счет мхов фитомасса наземного слоя и пониженная мощность почвенного тундрового слоя, слабо развитый микрорельеф, сохранение в составе фитоценоза видов, характерных для нарушенных тундровых экосистем, прежде всего трав и злаков (Панюков и др., 2005).

Результаты нашего количественного анализа средовых параметров в сравниваемых биотопах приведены в табл. 1 и 2. Оба биогеоценоза характеризуются зональным типом растительности – ивняково-ерниковая лишайниково-моховая тундра, типичная для плакорных условий южнотундровой подзоны. Кустарниковый ярус занимает до 70–80 %, его проективное покрытие на сравниваемых участках не отличается. Общее проективное покрытие напочвенного покрова также оди-

Таблица 1. Характеристика местообитаний мелких млекопитающих ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов, 2003 г. (в скобках – коэффициент вариации, %)

Table 1. Characteristics of habitats of small mammals in undisturbed and restored tundra biogeocenoses, 2003 (in brackets – coefficient of variation, %)

Признаки	Биогеоценоз	
	ненарушенный	восстановленный
Проективное покрытие, % кустарникового яруса мохово-лишайникового яруса	70–80 80–90	70–80 80–90
Фитомасса ($M \pm m$, $n = 30$), г/м ² :		
мхов	1170,88 ± 91,47 (42,78)	334,19 ± 61,48*** (61,48)
лишайников	327,36 ± 73,40 (122,8)	120,59 ± 27,65* (125,5)
трав	21,49 ± 3,23 (82,8)	77,17 ± 18,5** (131)
кустарничков	34,99 ± 5,91 (93,1)	25,81 ± 5,59 (119,3)
лиственно-веточного опада	462,40 ± 43,20 (49,9)	499,32 ± 58,31 (64,5)
Общая фитомасса мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, г/м ²	2017,17 ± 92,74 (22,82)	1057,08 ± 62,74*** (32,51)
Толщина мохово-лишайникового слоя ($M \pm m$, $n = 30$), см	7,63 ± 0,27 (21,3)	4,37 ± 0,26*** (42,8)
Фитомасса плодовых тел грибов ($M \pm m$, $n = 5$), г/м ²	0,12 ± 0,02	0,08 ± 0,01

Примечание: распределение признаков не соответствует нормальному, уровень значимости различий определен по непараметрическому критерию Уилкоксона – Манна – Уитни. * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

Таблица 2. Характеристика местообитаний мелких млекопитающих ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов, 2023 г. (в скобках – коэффициент вариации)

Table 2. Characteristics of habitats of small mammals in undisturbed and restored tundra biogeocenoses, 2023 (coefficient of variation in brackets)

Признаки	Биогеоценоз	
	ненарушенный	восстановленный
Проективное покрытие, %		
кустарникового яруса	70–80	70–80
мохово-лишайникового яруса	80–90	80–90
Фитомасса ($M \pm m$, $n = 25$), г/м ² :		
мхов	911,96 $\pm$ 116,97 (61,13)	512,6 $\pm$ 82,50* (80,47)
лишайников	114,72 $\pm$ 29,85 (130,09)	32,22 $\pm$ 18,49** (286,95)
трав	3,27 $\pm$ 0,31 (47,86)	79,3 $\pm$ 27,19** (171,39)
кустарничков	116,56 $\pm$ 10,26 (44,0)	174,59 $\pm$ 47,44 (135,95)
лиственно-веточного опада	209,74 $\pm$ 61,78 (147,28)	66,09 $\pm$ 15,45 (116,89)
Общая фитомасса мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, г/м ²	1356,24 $\pm$ 150,32 (55,42)	864,71 $\pm$ 75,98* (43,93)
Толщина мохово-лишайникового слоя ($M \pm m$, $n = 25$), см	8,1 $\pm$ 0,29 (18,17)	6,16 $\pm$ 0,41** (32,86)
Фитомасса плодовых тел грибов ($M \pm m$, $n = 7$), г/м ²	0,09 $\pm$ 0,03 (79,82)	0,07 $\pm$ 0,01 (85,32)

Примечание: распределение признаков не соответствует нормальному, уровень значимости различий определен по непараметрическому критерию Уилкоксона – Манна – Уитни. * – $p < 0,01$, ** – $p < 0,001$.

наково и составляет 80–90 %, однако запасы фитомассы мохово-лишайникового травяно-кустарничкового яруса в ненарушенной тундре выше в 1,6 раза ($p < 0,01$) по сравнению с восстановленной (в 2003 г. было выше в 1,9 раза, $p < 0,001$). Наибольшие различия, причем на более высоком уровне значимости, выявлены в фитомассе трав – на нарушенном участке этот показатель выше в 24 раза, $p < 0,001$ (20 лет назад эта разница составляла 3,6 раза; $p < 0,01$); фитомасса лишайников на ненарушенном участке выше в 3,5 раза, $p < 0,001$ (ранее – в 2,7 раза, $p < 0,05$). Достоверно, но на более низком уровне значимости, чем в 2003 г., зафиксирована повышенная в ненарушенной тундре фитомасса мхов – в 1,8 раза, $p < 0,01$ (было в 3,5 раза, $p < 0,001$). В соотношении фитомассы кустарничков, веточно-листового опада и грибов значимых отличий не обнаружено. Средняя урожайность грибов,

употребляемых полевками в пищу, в ненарушенной тундре незначительно выше.

Особенности микрорельефа, выявленные при геоботаническом описании на первом этапе исследований, в настоящее время остаются неизменными: на ненарушенном эталонном участке микрорельеф кочковатый или бугристый, представляет собой чередование моховых кочек вокруг кустов и межкочкового пространства. Кочки имеют высоту 30–40 (до 60) см, диаметром 40–60 (иногда до 100) см и занимают 40–60 % поверхности. В лишайниковом покрове преобладают употребляемые полевками в пищу виды родов *Cladonia* и *Cetraria*. Под кустами на приствольных кочках толщина мохового оторфованного и живого слоя увеличена, что создает благоприятные условия для формирования гнездовых камер и временных убежищ для полевок. Красная полевка слабо

приспособлена к рытью грунта и нуждается в мощном мохово-лишайниковом слое для устройства выводковых и защитных убежищ (Громов, Поляков, 1977; Тупикова, Емельянова, 1983). Именно кочки пронизаны ходами полевок в моховой подушке и среди корней кустарников, они меньше заливаются дождевыми и талыми водами. В восстановленной тундре за 20 лет повысилась фитомасса мхов (в 1,5 раза, $t = 1,73$) и снизилась фитомасса лишайников (в 3,7 раза, $t = 2,66$). Несмотря на возросшую толщину мохового покрова, микрорельеф остался слегка волнистым либо ровным. Бугорки (кочки) невелики (10–15 см высотой), разнообразие и биомасса лишайников снижены. Верхний горизонт почвы еще сохраняет остаточные признаки окультуривания в виде остаточного задержания и обилия корней трав.

Таким образом, как и 20 лет назад, ненарушенный и трансформированный участки значительно отличаются по большинству признаков, отражающих фитомассу доступных для животных кормовых объектов (мхов, лишайников, трав) и защитные условия микростообитаний (толщина напочвенного мохово-лишайникового покрова). Примечательно, что, судя по коэффициентам вариации, так же как и 20 лет назад, изменчивость характеристик живой (следовательно, кормовой) фитомассы – мхов, лишайников, трав, кустарничков и грибов – в восстановленной тундре остается выше, чем в ненарушенной, что может быть признаком нестабильности экологических условий среды.

*Динамика численности
и пространственного распределения
красной полевки в ненарушенном
и трансформированном биотопах*

Мелким млекопитающим, обитающим в тундровой зоне, свойственны естественные

резкие и глубокие колебания численности циклического или нециклического характера. Характер динамики численности фоновых видов может проявляться сходным образом, либо же фазы динамики численности разных видов могут не совпадать (Балибасов, Ермаков, 1989; Петров, 2007). Анализ обилия красной полевки на изучаемых территориях в динамике выявил изменения расчетных показателей на протяжении всего периода наблюдения. Были отслежены годы депрессий численности, подъема, пика и спада (рис. 1).

Данные по динамике численности вида на изучаемых территориях позволяют предполагать, что мы имеем дело с одной популяцией (или популяционной группировкой), одинаково реагирующей на изменение условий экологического окружения. Это проявляется в сходстве динамики численности вида в ненарушенной и восстановленной тундре как в современный период наблюдений, так и 20 лет назад. Так, на фазах депрессии относительная численность красной полевки в сравниваемых участках была крайне низкая. В 1999 и 2003 гг. красная полевка в восстановленной тундре вообще не регистрировалась; единичные особи были отловлены в годы, предшествующие пику (2000) и следующий за ним (2002). В современный период при низких уровнях численности на восстановленном участке также наблюдались годы, когда зверьков не фиксировали (2020 и 2021 гг.). Напротив, в ненарушенной тундре как в прошлом, так и в настоящем, несмотря на резкие колебания и, соответственно, минимальные показатели численности, при депрессиях вид все же учитывался всегда. Важно отметить, что в современный период мы наблюдали гораздо больший по уровню численности пик – до 38,9 особи на 100 л-суток на территории ненарушенной тундры и до 8,7 особи на 100 л-суток на восстановленном участке. Тем

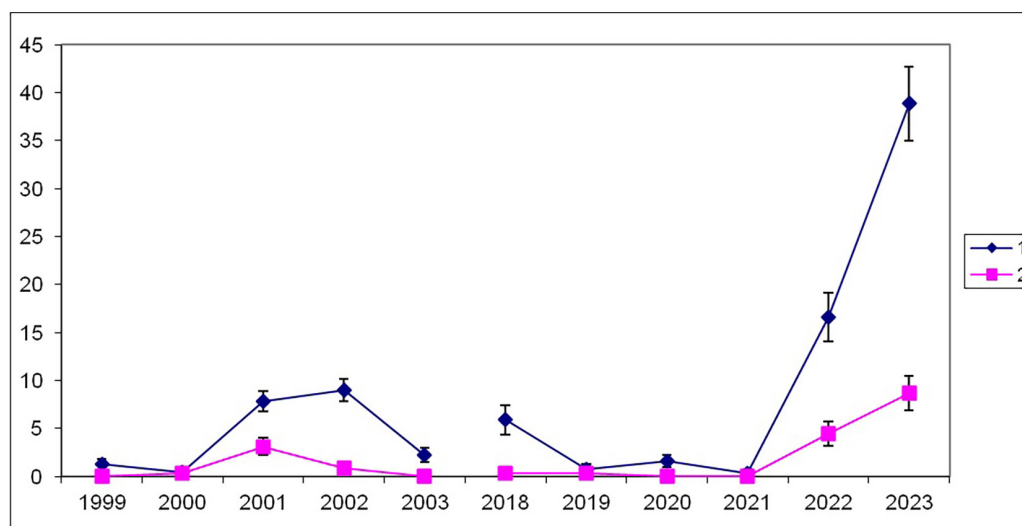


Рис. 1. Общее относительное обилие красной полевки (особей на 100 л.-с., среднее $\pm$ стандартная ошибка): 1 – ненарушенный биогеоценоз; 2 – восстановленный биогеоценоз

Fig. 1. Overall relative abundance of red-backed voles (individuals per 100 traps/d, mean $\pm$ standard error): 1 – undisturbed biogeocenosis; 2 – restored biogeocenosis

не менее, как и в прошлом, тренды динамики численности вида в сравниваемых местообитаниях были сходными и демонстрировали синхронность при подъеме и спаде. На всех фазах динамики общее обилие в целинной тундре превышало аналогичный показатель восстановленного участка.

Показатели обилия и пространственной структуры населения – чувствительные индикаторы, отражающие антропогенные и естественные изменения среды. Известно, что под воздействием любых неблагоприятных дестабилизирующих факторов число микроучастков, пригодных для обитания животных, снижается; изменяются и их потребительские качества, что, в свою очередь, отражается на численности и особенностях пространственного распределения мелких млекопитающих (Лукиянова, Лукьянов, 2004).

В табл. 3 приведены усредненные показатели обилия и пространственной структуры населения красной полевки за первый и второй периоды наблюдений, а также их относи-

тельные параметры на двух стадиях динамики численности: депрессии и пике. В качестве меры относительной амплитуды показателей использовано отношение максимального значения к минимальному (R).

*Динамика численности красной полевки:
результаты в среднем
(за весь период наблюдений)*

В прошлый период почти по всем показателям населения красной полевки в ненарушенной и восстановленной тундрах были выявлены значимые отличия, за исключением индекса частного обилия. В восстановленной тундре по сравнению с ненарушенной общая численность красной полевки была ниже более чем в 5 раз, заселенность территории меньше, т.е. снижена доля заселенных микроучастков; емкость заселенных участков (агрегаций) как в ненарушенной, так и в восстановленной тундрах была примерно одинакова: индекс частного обилия в восстановленной тундре был незначительно ниже – менее чем на 7 %.

Таблица 3. Характеристика и амплитуда изменения показателей обилия и пространственной структуры населения красной полевки ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов в разных фазах динамики численности

Table 3. Characteristics and amplitude of changes in abundance indicators and spatial structure of the red-backed vole populations in undisturbed and restored tundra biogeocenoses in different phases of population dynamics

Показатель	Биогеоценоз							
	ненарушенный				восстановленный			
	Фаза динамики		В среднем	Амплитуда (R)	Фаза динамики		В среднем	Амплитуда (R)
	Депрессия	Пик			Депрессия	Пик		
	1999–2003 гг.							
Общее обилие, экз/100 л-с	0,78±0,28	8,4±0,83	4,53±0,40	10,77	0,29±0,14	3,14±0,93	0,86±0,22**	10,83
Частное обилие, экз/100 л-с	20,0±7,07	25,43±2,51	24,74±2,26	1,27	20,0±10,0	24,44±7,37	23,08±5,96	1,22
Заселенность, %	3,9±1,35	33,06±3,0	18,3±1,68	8,47	1,43±0,71	12,86±4,0	3,71±1,01**	8,99
Агрегированность	5,13±2,54	0,77±0,1	1,35±0,18	5,47	14,0±9,86	1,9±0,82	6,21±2,33**	7,37
2018–2023 гг.								
Общее обилие, экз/100 л-с	1,11±0,37	38,85±3,87	10,63±0,82	35,0	0,18±0,13	8,73±1,78	2,31±0,37**	48,5
Частное обилие, экз/100 л-с	20,0±6,66	50,5±5,02	39,3±3,02	2,53	20,0±14,14	21,82±4,45	21,11±3,42*	1,09
Заселенность, %	5,56±1,79	76,92±5,84	27,04±2,49	13,83	0,9±0,64	40,0±6,61	10,94±1,72**	44,44
Агрегированность	3,6±1,67	0,66±0,08	1,45±0,17	5,45	22,0±21,95	0,55±0,14	1,93±0,44	40,00

Примечание: уровень статистической значимости различий средних показателей по t-критерию: * – $p < 0,01$, ** – $p < 0,001$.

Возможно, снижение числа микроучастков, пригодных для обитания вида в пессимальном биотопе (снижение индекса заселенности) по сравнению с постоянной или мало пониженной емкостью этих микростадий (частное обилие), приводит к повышению агрегированности населения: полевки, обитающие на восстановленном участке тундры, сосредоточены на меньшем числе микроучастков, где достигают такого же обилия, как и в ненарушенной тундре.

Поскольку в современности мы фиксировали гораздо большие уровни численности в годы пиков, чем в прошлом, то, соответственно, средние показатели общего обилия в обоих биотопах также были выше: в ненарушенной тундре 10,6 / 4,5 (в 2,5 раза, $t = 6,68$), в восстановленной 2,3 / 0,9 (в 2,7 раза, $t = 3,37$). По-прежнему в ненарушенной тундре общее обилие значительно превышало аналогичный показатель в производной тундре, однако соотношение численности в сравнении показателей ненарушенной и восстановленной тундры осталось примерно одинаковым: в прошлом в 5,2 раза, в настоящем – в 4,6 раза (различия статистически незначимы). Этот факт подчеркивает, что как в прошлом, так и в настоящем продолжается негативное воздействие антропогенных факторов на состояние населения красной полевки, которые, преломляясь через разрушение основных биотопов данного вида и снижение экологической емкости местобитаний, приводят к снижению численности вида. Частное обилие в нарушенной тундре по сравнению с прошлым периодом незначительно понизилось, практически оставаясь на прежнем уровне (с 23,1 до 21,1); в ненарушенной тундре частное обилие, напротив, повысилось и стало значимо выше в 1,7 раза ($t = 3,86$). Таким образом, в современности на фоне достоверно большего общего обилия частное обилие (численность, а следователь-

но, и емкость заселенных участков территории) в ненарушенной тундре стало достоверно выше, а в восстановленной, как и в прошлом, осталось на прежнем уровне. Индекс заселенности в настоящем по сравнению с прошлым возрос в обоих сравниваемых биотопах: в ненарушенной тундре в 1,5 раза ($t = 2,9$), а в восстановленной тундре – в 3 раза ($t = 3,62$). Общее соотношение показателей заселенности в ненарушенной и нарушенной тундре в прошлом различалось в 4,9 раза (18,3/3,71), в современности – в 2,5 раза (27,04/10,94). То есть в современной ситуации заселенность в восстановленной тундре в среднем выросла в 3 раза, а в ненарушенной тундре только в 1,5 раза. Агрегированность в восстановленной тундре 20 лет назад в 4,6 раза значимо превышала соответствующий показатель в ненарушенной тундре. В современности агрегированность в ненарушенной тундре, так же как и 20 лет назад, осталась практически на прежнем уровне; однако в производной тундре в сравнении с прошлым снизилась в 3 раза ($t = 1,8$).

Таким образом, можно заключить, что ранее характер распределения населения красной полевки в производной тундре в сравнении с ненарушенной был более агрегированным; к настоящему времени он стал одинаково выравненным в сравниваемых биотопах. На наш взгляд, отмеченное снижение агрегированности наряду с возрастанием заселенности отражает процесс восстановления емкости и благоприятности среды для красной полевки в производной тундре, прошедший за недавние годы.

В то же время более низкий уровень общего обилия в восстановленной тундре в сравнении с ненарушенной и в современной ситуации при значительно возросшей общей численности красной полевки обусловлен пониженной заселенностью территории, т.е. бо-

лее низкой долей микроучастков, пригодных для обитания. Существенно меньшую роль в этом процессе играет емкость заселенных микроучастков: частное обилие в производной тундре как в прошлом, так и в настоящем осталось на прежнем уровне. Напротив, в ненарушенной тундре в современной ситуации при повышенных уровнях численности ненарушенный биотоп «принял на себя» гораздо больше, так как емкость его заселенных микроучастков и их доля в биотопе значительно выше.

Представленные данные в расчетах усредненных показателей свидетельствуют о существенных различиях не только в численности, но и в характере пространственного распределения животных, а также о влиянии неблагоприятных факторов на население красной полевки в восстановленной тундре.

Крайние значения при минимуме и максимуме показателей характеризуют полный диапазон изменчивости в относительной численности и пространственной структуре населения. В связи с этим представляется возможным проанализировать отклик популяции на антропогенный фактор на разных фазах динамики естественного цикла численности.

Анализ популяционных показателей красной полевки на стадии депрессии численности

Население сравниваемых биотопов при депрессиях и в прошлом, и в современности характеризуется низкими показателями численности и заселенности при высоком показателе агрегированности (табл. 3). Это свидетельствует о том, что в фазе депрессии небольшое число зверьков сосредоточено на ограниченной территории (в наиболее благоприятных микростациях). Известно, что при низкой численности мелких млекопита-

ющих в малоблагоприятных местообитаниях естественного и антропогенного происхождения животные скучиваются на отдельных «островках» с более оптимальными условиями (Лукиянова, Лукьянов, 2004; Мухачева, 2007).

Индексы общего обилия и заселенности при депрессиях численности в современный период в ненарушенной тундре в сравнении с восстановленной в 6 раз выше, причем разница статистически значима ($t = 2,37$). Агрегированность в ненарушенной тундре в современности по сравнению с прошлым периодом снизилась незначительно ($5,1/3,6 = 1,4$ раза), а в восстановленной тундре повысилась в 1,6 раза ($14,0/22,0$). Так же как и в прошлом, в восстановленной тундре агрегированность была выше по сравнению с ненарушенной, хотя также статистически незначимо ($22,0/3,6$). Заселенность в ненарушенной тундре при депрессиях в современности оказалась чуть выше, чем ранее: $5,6/3,9$, в восстановленной несколько ниже ($0,9/1,4$, статистически незначимо).

Частное обилие при депрессиях оказалось практически одинаковым как при сравнении ненарушенной тундры с производной, так и в сравнении по времени: и в прошлом, и в настоящем – 20,0. Существенно, что при депрессиях именно в современности выявлено статистически значимое понижение заселенности (в 6 раз) и общего обилия в нарушенной тундре в сравнении с ненарушенной (в 6 раз). Агрегированность в нарушенной тундре при этом в 6 раз выше. Численность в восстановленной тундре ниже за счет пониженной доли заселенных участков, причем частное обилие в этих участках (численность особей в этих микростациях, следовательно, и емкость микросреды) одинаково.

В прошлом при депрессиях в нарушенной тундре выявлена пониженная заселен-

ность (в 2,7 раза, $t = 1,61$), общее обилие в 2,7 раза, $t = 1,56$, агрегированность в нарушенной тундре при этом была в 2,7 раза выше ($t = 0,87$). То есть тенденции были те же, хотя и недостоверно. В целом же как в прошлом, так и в настоящем в фазах депрессии численности общее обилие в восстановленной тундре ниже, а агрегированность выше за счет меньшей доли заселенной территории, при равном частном обилии в заселенных участках.

*Анализ популяционных показателей
красной полевки на стадии
пика численности*

20 лет назад в фазе пика численности красной полевки резко увеличивалось общее обилие – более чем в 10 раз по сравнению с фазой депрессии, причем одинаково в обоих биотопах. Заселенность в ненарушенной тундре возрастала в 8,5 раза, в восстановленной – в 8,9 раза. Агрегированность в ненарушенной тундре снижалась в 6,7 раза, в восстановленной – в 7,4 раза. Частное обилие незначительно возрастало – в 1,3 раза в ненарушенной тундре и в 1,2 раза в восстановленной. Таким образом, в обоих биотопах численность нарастала за счет территориальной экспансии при незначительном (соответственно до 21 % в ненарушенной и 18 % в восстановленной тундре) уплотнении локальных поселений. Территория, занятая зверьками, увеличилась по сравнению с фазой депрессии в 8–9 раз и достигла 12,9 % площади в восстановленной тундре и 33,1 % в ненарушенной.

Как уже подчеркивалось, в современности зафиксированы гораздо большие показатели относительной численности в среднем и в фазе пика. Общее обилие «на пике» в ненарушенной тундре превысило обилие в восстановленном участке в 4,5 раза ($t = 7,07$). Заселенность в ненарушенной тундре на стадии

пика превысила таковую в восстановленной тундре в 1,9 раза ($t = 11,17$). В современности общее обилие в ненарушенной тундре от депрессии к пику возросло в 35 раз, заселенность в 13,9 раза; на восстановленном участке эти показатели выросли соответственно в 48,5 и в 44,4 раза. Амплитуда агрегированности в ненарушенной тундре составляла 5,5 раза, в восстановленной до 40 раз. По пиковым показателям агрегированность в ненарушенной тундре в сравнении с восстановленной примерно одинакова, чуть выше (за счет возросшего частного обилия помимо заселенности), но разница незначима: 0,66/0,55. Напомним, при расчете агрегированности за весь анализируемый период в ненарушенной тундре этот показатель несколько ниже, в восстановленной тундре выше, хотя и также недостоверно (1,45/1,93). Существенно, что в современности по сравнению с прошлым периодом амплитуда агрегированности в ненарушенной тундре составила одинаковую величину (5,45/5,47), а в восстановленной стала в 5 раз выше. Частное обилие в восстановленной тундре от депрессии к пику почти не возросло, оставаясь стабильно одинаковым (20,00/21,82); так же было и 20 лет назад (20,0/24,44; при незначительном росте разница статистически незначима). В ненарушенной тундре 20 лет назад от депрессии к пику наблюдалась схожая тенденция: возрастание частного обилия в 1,25 раза, и также статистически незначимо (20,0/25,43). В современности при пиках численности и заселенности частное обилие в ненарушенной тундре от депрессии к пику возросло значимо в 2,53 раза.

Таким образом, на пике численности 20 лет назад территория, занятая зверьками, достигала 33,1 % площади в ненарушенной тундре и 12,9 % площади в восстановленной тундре. В современности при численности, возросшей в ненарушенной тундре с 8 до 39

(в 4 раза) и в нарушенной с 3,1 до 8,7 (в 2,7 раза) территория, занятая зверьками, в ненарушенной тундре составила 77 % площади и в восстановленной – 40 %. В обоих биотопах численность нарастает за счет территориальной экспансии при незначительном уплотнении локальных поселений до 8,3 % в нарушенной тундре и до 60,3 % в ненарушенной.

Примечательно, что 20 лет назад амплитуды в сравнении исследуемых биотопов были примерно равны по всем показателям, кроме агрегированности: в восстановленной тундре амплитуда агрегированности была выше. В современности при примерно одинаковом уровне показателей общего обилия при депрессиях и значительно повышенном пике наблюдалось превышение амплитуды в восстановленной тундре по сравнению с ненарушенной по общему обилию, заселенности и агрегированности. Амплитуда частного обилия, напротив, в ненарушенной тундре была выше.

Между тем пиковая численность в ненарушенной тундре 20 лет тому назад соответствует пиковой численности в нарушенной тундре, наблюдаемой в современности. При равном общем обилии в сравниваемых биотопах отмечены отличия в частном обилии, заселенности и агрегированности, однако они статистически незначимы.

Таким образом, характер изменений изученных показателей у красной полевки и в прошлом, и в настоящем сходен: от депрессии к пику численность нарастает главным образом за счет пространственной экспансии с увеличением общего обилия и заселенности территории. Именно на пике при максимумах численности в ненарушенной тундре выявляются значимые отличия в показателях не только общего, но и частного обилия, которые в целом влияют на расчетные среднесноголетние показатели. Отличия также про-

являются и в том, что динамика численности красной полевки на восстановленной территории демонстрирует признаки дизъюнктивного (разорванного) типа, который характерен для нестабильных временных поселений мелких млекопитающих в субоптимальных и пессимальных местообитаниях. Об этом свидетельствуют как периодическое отсутствие на исследуемой территории животных при депрессиях численности, так и пониженный среднесноголетний уровень численности, причем как в прошлом, так и в настоящем. В ненарушенной тундре относительная численность не только выше, но и устойчивее. Амплитуда всех анализируемых показателей, кроме частного обилия, в восстановленной тундре в сравнении с ненарушенной в современности выше. Напомним, что и в описании геоботанических параметров в восстановленной тундре по коэффициентам вариации были зафиксированы повышенные уровни изменчивости среды обитания.

Следует отметить, что использованные нами показатели обилия и пространственной структуры разработаны и применены для оценки качества микросреды обитания мелких млекопитающих в таежной зоне. При этом показано, что воздействие дестабилизирующих факторов как естественного генезиса, так и антропогенного характера на население грызунов происходит опосредованно – через изменение микроклиматических, кормовых и защитных свойств почвенно-растительного покрова. Также показано, что снижение количества пригодных для обитания микроучастков под воздействием дестабилизирующих факторов сопровождается изменением их потребительских качеств, что отражается как в характере распределения животных, так и в их численности (Лукьянова, Бобрецов, 2008).

Выявленные нами отличия в характеристике среды обитания животных

в восстановленной тундре отражают отдаленные последствия антропогенного нарушения, которые, в свою очередь, приводят к изменениям показателей численности и пространственной структуры населения животных. На наш взгляд, это перераспределение связано в первую очередь с трофо-экологической специализацией красной полевки и соответствующей реакцией ее популяции на изменение экологических условий среды. Как уже отмечалось выше, красная полевка слабо приспособлена к рытью грунта и нуждается в мощном мохово-лишайниковом слое для устройства выводковых и защитных убежищ. По характеру питания этот вид – растительноядный полифаг: употребляет в пищу зеленые части растений, семена, ягоды, грибы, мхи и лишайники. Значительное участие лишайников в питании красных полевок (лихенофагия) рассматривается как адаптивное приспособление, способствующее освоению этим видом обширных территорий в северных регионах и обеспечивающее ему здесь доминирующее положение среди мышевидных грызунов (Докучаев, 2009).

Пониженная фитомасса таких групп кормов, как мхи, лишайники, кустарнички и грибы, в восстановленной тундре обуславливает низкую численность грызунов со смешанным типом питания, к которым относится и красная полевка – основной доминирующий вид зональных южных тундр. Повышенная биомасса трав наряду с некоторым ухудшением защитных условий (слабая мощность мохово-лишайникового слоя и неравномерность его распределения, уплотненный грунт верхнего горизонта почвы, слабо развитый микрорельеф) свидетельствуют о том, что на восстановленном участке по сравнению с ненарушенной тундрой по-прежнему снижено качество условий микросреды. Вероят-

но, красная полевка в высокой степени адаптирована к климаксным и субклимаксным условиям фитоценосреды. Она биотопически приурочена к зональным местообитаниям естественных ландшафтов в подзоне южных кустарниковых тундр, где и преобладает (Петров, 2007).

Заключение

Таким образом, проведенное нами исследование позволило получить новые данные и оценить направленность и темпы сукцессионных процессов в зональных экосистемах кустарниковых тундр. Сравнение ненарушенного и производного зональных тундровых биогеоценозов показало, что сохраняющиеся изменения микросредовых условий на восстановленном участке приводят к снижению общего обилия и существенному перераспределению населения красной полевки в пространстве. Это перераспределение, обусловленное сукцессионным процессом, связано с трофоэкологической специализацией вида. Проведенный анализ свидетельствует о негативном влиянии антропогенного фактора длительного действия на ключевые характеристики обилия, пространственной структуры и динамики численности популяции красной полевки – доминирующего вида зональных южно-тундровых сообществ, что характеризует незавершенность процесса деградации на экосистемном уровне на протяжении 60 лет.

Почвенно-растительные компоненты нарушенного биогеоценоза восстанавливаются быстрее, чем население мелких млекопитающих. Полученные результаты свидетельствуют о высокой биоиндикаторной значимости мелких млекопитающих для мониторинга деградационных процессов в зональных тундровых экосистемах. Представляется перспективным и важным проведение дальней-

ших детальных исследований экологического характера для понимания механизмов преобразования, скорости и обратимости экологических сукцессий в условиях высоких широт.

Список литературы / References

Арчегова И. Б., Кузнецова Е. Г., Лиханова И. А., Панюков А. Н., Хабибуллина Ф. М., Осадчая Г. Г. (2009) *Экологические принципы природопользования и природовосстановления на Севере*. Сыктывкар, Коми научный центр УрО РАН, 176 с. [Archegova I. B., Kuznetsova E. G., Likhanova I. A., Panyukov A. N., Khabibullina F. M., Osadchaya G. G. (2009) *Ecological principles of nature management and nature restoration in the North*. Syktyvkar, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 176 p. (in Russian)]

Балибасов В. П., Ермаков А. А. (1989) Распространение, численность и биотопическое распределение мелких грызунов в тундрах Европейского Северо-Востока СССР. *Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского Северо-Востока СССР. Труды Коми научного центра УрО АН СССР, № 100*. Сыктывкар, с. 84–89 [Balibasov V. P., Ermakov A. A. (1989) Distribution, abundance and biotopic distribution of small rodents in the tundra of the European North-East of the USSR. *Ecology of rare, poorly studied and economically important animals of the European North-East of the USSR. Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences, No. 100*. Syktyvkar, p. 84–89 (in Russian)]

Большаков В. Н., Данилов Н. Н. (1979) Устойчивость тундровых экосистем в условиях Севера Сибири. *Проблемы рационального природопользования и контроля качества природной среды Севера Сибири*. Черский Н. Ф. (ред.) Якутск, ЯФ СО АН СССР, с. 60–66 [Bolshakov V. N., Danilov N. N. (1979) Stability of tundra ecosystems in Northern Siberia. *Problems of rational nature management and quality control of the natural environment in Northern Siberia*. Cherskiy N. F. (Ed.) Yakutsk, Yakut Branch of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, p. 60–66 (in Russian)]

Большаков В. Н., Пястолова О. А., Вершинин В. Л. (2001) Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах. *Экология*, 5: 343–354 [Bol'shakov V. N., Pyastolova O. A., Vershinin V. L. (2001) Specific features of the formation of animal species communities in technogenic and urbanized landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 32(5): 315–325]

Буяльская Г., Лукьянов О. А., Мешковска Д. (1995) Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки. *Экология*, 1: 35–45 [Buyalska G., Lukyanov O. A., Meshkowska D. (1995) Determinants of local spatial distribution of the island population of the bank vole. *Russian Journal of Ecology*, 26(1): 29–37]

Вольперт Я. Л. (1999) *Сообщества мелких млекопитающих природных техногенных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Якутск, 47 с. [Volpert Ya. L. (1999) *Communities of small mammals of natural and man-made landscapes of North-East Siberia. Abstract of a dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences*. Yakutsk, 47 p. (in Russian)]

Вольперт Я. Л., Сапожников Г. В. (1998) Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты. *Экология*, 2: 133–138 [Vol'pert Ya. L., Sapozhnikov G. V. (1998) Responses of small mammalian fauna to different forms of technogenic influences on Arctic landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 29(2): 115–119]

Гашев С. Н. (2000) *Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области)*. Тюмень, Издательство Тюменского государственного университета, 220 с. [Gashev S. N. (2000) *The mammals in system of the ecological monitoring (on example of the Tyumen region)*. Tyumen, Tyumen State University, 220 p. (in Russian)]

Гашев С. Н., Москаленко Н. Г., Васильев А. А., Емельянова Л. Г., Сорокина Н. В. (2006) *Антропогенные изменения экосистем Западно-Сибирской газоносной провинции*. Москва, Институт криосферы Земли СО РАН, 357 с. [Gashev S. N., Moskalenko N. G., Vasil'ev A. A., Emel'yanova L. G., Sorokina N. V. (2006) *Anthropogenic changes in ecosystems of the West Siberian gas-bearing province*. Moscow, Earth Cryosphere Institute SB RAS, 357 p. (in Russian)]

Григорьев С. Е. (2007) *Фауна и экология мелких млекопитающих бассейна нижнего течения реки Яна и прилегающих территорий в условиях антропогенного воздействия. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Якутск, 19 с. [Grigoriev S. E. (2007) *Fauna and ecology of small mammals of the lower reaches of the Yana River basin and adjacent territories under anthropogenic impact. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Yakutsk, 19 p. (in Russian)]

Громов И. М., Поляков И. Я. (1977) *Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. Вып. 8*. Ленинград, Наука, 504 с. [Gromov I. M., Polyakov I. Ya. (1977) *Voies (Microtinae). Fauna of the USSR. Mammals. Vol. III. Issue 8*. Leningrad, Nauka, 504 p. (in Russian)]

Данилов А. Н. (2000) *Динамика численности и пространственного распределения тундровых грызунов на Южном Ямале. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Екатеринбург, 18 с. [Danilov A. N. (2000) *Dynamics of the abundance and spatial distribution of tundra rodents in Southern Yamal. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Ekaterinburg, 18 p. (in Russian)]

Докучаев Н. Е. (2009) О лишенофагии красной полевки (*Clethrionomys rutilus*). *Зоологический журнал*, 88(8): 1013–1016 [Dokuchaev N. E. (2009) On lichenophagy of the red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*). *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 88(8): 1013–1016 (in Russian)]

Лукьянова Л. Е., Бобрецов А. В. (2008) Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний. *Успехи современной биологии*, 128(5): 517–528 [Lukyanova L. E., Bobretsov A. V. (2008) Local distribution of the abundance of sympatric species of forest voles in microenvironmental conditions of destabilized and stable habitats. *Advances in Current Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 128(5): 517–528 (in Russian)]

Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. (1992) Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях. *Животные в условиях антропогенного ландшафта*. Некрасова Л. С. (ред.) Екатеринбург, УрО РАН, с. 85–95 [Lukyanova L. E., Lukyanov O. A. (1992) Characteristics of the abundance and spatial structure of the bank vole population in technogenic areas. *Animals in anthropogenic landscapes*. Nekrasova L. S. (Ed.) Ekaterinburg, UrB RAS, p. 85–95 (in Russian)]

Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. (1998) Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. II. Популяции (рыжая полевка как модель). *Успехи современной биологии*, 118(6): 693–706 [Lukyanova L. E., Lukyanov O. A. (1998) Response of

communities and populations of small mammals to technogenic impacts. II. Populations (bank vole as a model). *Advances in Current Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 118(6): 693–706 (in Russian)]

Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. (2004) Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих. *Экология*, 3: 210–217 [Lukyanova L. E., Lukyanov O. A. (2004) An ecologically destabilized environment: its effect on small-mammal populations. *Russian Journal of Ecology*, 35(3): 181–188]

Москаленко Н. Г., Сорокина Н. В. (2002) Фитомасса, биоразнообразие и геокриологические условия Западно-Сибирских северо-таежных экосистем. *Криосфера Земли*, 6(2): 22–28 [Moskalenko N. G., Sorokina N. V. (2002) Phytomass, biodiversity and geocryological conditions of West Siberian northern taiga ecosystems. *Earth's Cryosphere* [Kriosfera Zemli], 6(2): 22–28 (in Russian)]

Мухачева С. В. (2007) Особенности пространственно-временной структуры населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды. *Экология*, 3: 178–184 [Mukhacheva S. V. (2007) Spatiotemporal population structure of the bank vole in a gradient of technogenic environmental pollution. *Russian Journal of Ecology*, 38(3): 161–167]

Новаковский А. Б., Панюков А. Н. (2018) Анализ сукцессионной динамики сеяного луга при помощи системы жизненных стратегий Раменского-Грайма. *Экология*, 2: 110–118 [Novakovskiy A. B., Panyukov A. N. (2018) Analysis of successional dynamics of a sown meadow using Ramenskii–Grime's system of ecological strategies. *Russian Journal of Ecology*, 49(2): 119–127]

Панюков А. Н., Котелина Н. С., Арчегова И. Б., Хабибуллина Ф. М. (2005) Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера. Екатеринбург, УрО РАН, 120 с. [Panyukov A. N., Kotelina N. S., Archegova I. B., Khabibullina F. M. (2005) *Biological diversity and productivity of anthropogenic ecosystems of the Far North*. Ekaterinburg, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 120 p. (in Russian)]

Петров А. Н. (2007) Мелкие млекопитающие (*Insectivora, Rodentia*) трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр. СПб., Наука, 178 с. [Petrov A. N. (2007) *The micromammalia (Insectivora, Rodentia) of transformed and undisturbed territories of the East-European tundras*. St. Petersburg, Nauka, 178 p. (in Russian)]

Петров А. Н., Быховец Н. М. (2012) Мелкие млекопитающие ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов. *Экология*, 5: 374–382 [Petrov A. N., Bykhovets N. M. (2012) Small mammals in undisturbed and restored tundra biogeocenoses. *Russian Journal of Ecology*, 43(5): 398–405]

Тишков А. А., Белоновская Е. А., Глазов П. М., Кренке А. Н., Титова С. В., Царевская Н. Г., Шматова А. Г. (2019) Антропогенная трансформация арктических экосистем России: подходы, методы, оценки. *Арктика: экология и экономика*, 4: 38–51 [Tishkov A. A., Belonovskaya E. A., Glazov P. M., Krenke A. N., Titova S. V., Tsarevskaya N. G., Shmatova A. G. (2019) Anthropogenic transformation of the Russian Arctic ecosystems: approaches, methods, assessments. *Arctic: Ecology and Economy* [Arktika: ekologiya i ekonomika], 4: 38–51 (in Russian)]

Тупикова Н. В., Емельянова Л. Е. (1983) Летние норы сибирского и копытного леммингов на Южном Ямале. *Фауна и экология грызунов. Выпуск 15*. Кучерук В. В. (ред.) Москва, МГУ, с. 83–105 [Tupikova N. V., Emelyanova L. E. (1983) Summer burrows of Siberian and Arctic lemmings in the Southern Yamal. *Fauna and ecology of rodents. Issue 15*. Kucheruk V. V. (Ed.) Moscow, Moscow State University, p. 83–105 (in Russian)]

Флинт В.Е. (1977) *Пространственная структура популяций мелких млекопитающих*. Москва, Наука, 183 с. [Flint V.E. (1977) *Spatial structure of small mammal populations*. Moscow, Nauka, 183 p. (in Russian)]

Черноусова Н.Ф., Бердюгин К.И. (1995) К вопросу о роли роющей деятельности грызунов в почвенных процессах тундры Среднего Ямала на территориях, подвергшихся антропогенному воздействию. *Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал*. Балахонов В.С. (ред.) Екатеринбург, УИФ “Наука”, с. 204–214 [Chernousova N.F., Berdyugin K.I. (1995) On the role of burrowing activity of rodents in soil processes of the Middle Yamal tundra in areas subjected to anthropogenic impact. *Current state of flora and fauna of the Yamal Peninsula*. Balakhonov V.S. (Ed.) Ekaterinburg, UPC “Nauka”, p. 204–214 (in Russian)]

Шварц С.С. (1980) *Экологические закономерности эволюции*. Москва, Наука, 328 с. [Schwartz S.S. (1980) *Ecological patterns of evolution*. Moscow, Nauka, 328 p. (in Russian)]

Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Козин В.Г. (1996) Изменения населения наземных позвоночных при освоении нефтяных и газовых месторождений на севере Западной Сибири. *Сибирский экологический журнал*, 3(6): 573–583 [Yudkin V.A., Vartapetov L.G., Kozin V.G. (1996) Changes in vertebrate population in the course of development of oil and gas fields in the north of the West Siberia. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskii ekologicheskii zhurnal], 3(6): 573–583 (in Russian)]

EDN: YDBDCM

УДК 575.8:599.323.4:591.9

Genetic Diversity of the Tundra Shrew (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae)) in the European Northeast of Russia

Anatoly N. Petrov^{a*}, Anatoly V. Bobretsov^b,
Natalia M. Bykhovets^a and Dmitry M. Shadrin^a

^a*Institute of Biology of Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

^b*Pechoro-Ilych State Nature Reserve
Yaksha, Russian Federation*

Received 20.04.2026, received in revised form 25.08.2026, accepted 29.09.2026

Abstract. Using isolated genomic DNA samples of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*) from the Malozemelskaya Tundra, Bolshezemelskaya Tundra, and the taiga zone of the Northern Urals, along with the data available in the NCBI GenBank database, the genetic diversity of the species in northeastern European Russia was analyzed using the mtDNA *cytb* gene. The study showed that tundra shrews of the forest and tundra forms, inhabiting remote localities, demonstrate a high degree of genetic diversity. Analysis of genetic distances also revealed the isolation of the group of samples from the Malozemelskaya Tundra (1.8 %) and their proximity to the common shrew (*Sorex araneus*) compared to other *S. tundrensis* samples (5.8 %). The differentiating craniometric traits of the upper tooth row and intermediate teeth in the common and tundra shrews may overlap. Tundra shrews from the Malozemelskaya Tundra likely represent a borderline group at the northwestern boundary of their range.

Keywords: *Sorex tundrensis*, tundra shrew, distribution, North-East of Europe.

Acknowledgements. This work was funded by a state assignment from the Institute of Biology of the Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project no. 125013101229–9). We express our sincere gratitude to A. S. Glotov, Deputy Director of the Nenets State Nature Reserve, for his assistance in organizing the expeditions.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tpetrov@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-7118-1916 (Petrov A.); 0000-0002-0921-2566 (Bobretsov A.); 0000-0002-9102-0693 (Bykhovets N.); 0000-0003-4365-0145 (Shadrin D.)

Citation: Petrov A. N., Bobretsov A. V., Bykhovets N. M., Shadrin D. M. Genetic diversity of the tundra shrew (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae)) in the European Northeast of Russia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(3), 580–594. EDN: YDBDCM



Генетическое разнообразие тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae)) на европейском северо-востоке России

А. Н. Петров^а, А. В. Бобрецов^б,
Н. М. Быховец^а, Д. М. Шадрин^а

^аИнститут биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар

^бПечоро-Илычский государственный биосферный заповедник
Российская Федерация, Якша

Аннотация. На основании выделенных образцов геномной ДНК тундряных бурозубок (*Sorex tundrensis*) из Малоземельской тундры, Большеземельской тундры и таежной зоны Северного Урала в совокупности с имеющимися в базе данных Генбанка (NCBI) проанализировано генетическое разнообразие вида на европейском северо-востоке России по гену *сytb* мтДНК. Показано, что тундряные бурозубки лесной и тундровой форм, обитающие в удаленных локалитетах, имеют высокую степень генетического различия. Анализ генетических дистанций также показал обособленность группы образцов из Малоземельской тундры (1,8 %) и их близость к обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus*) по сравнению с другими выборками *S. tundrensis* (5,8 %). Размеры дифференцирующих краниометрических признаков – длины верхнего зубного ряда и промежуточных зубов – у обыкновенной и тундряной бурозубок могут перекрываться. Тундряные бурозубки из Малоземельской тундры, вероятно, представляют собой пограничную группу на северо-западной границе ареала.

Ключевые слова: *Sorex tundrensis*, тундряная бурозубка, распространение, европейский северо-восток.

Благодарности. Данная работа финансировалась за счет средств госзадания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (тема № 125013101229–9). Выражаем искреннюю благодарность заместителю директора Государственного природного заповедника «Ненецкий» А. С. Глозову за помощь в организации экспедиций.

Цитирование: Петров А. Н., Бобрецов А. В., Быховец Н. М., Шадрин Д. М. Генетическое разнообразие тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900 (Eulipotyphla: Soricidae)) на европейском северо-востоке России. Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026, 19(3). С. 580–594. EDN: YDBDCM

Введение

Тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900) – голарктический вид аркто-бореального распространения, сибирский фаунистический элемент. В азиатской части ареал вида полизонален и охватывает разные природные зоны – тундру, тайгу, степь (Долгов, 1985; Юдин, 1989). Крайняя северо-западная граница ареала находится на европейском северо-востоке России. Здесь обитают две формы вида – тундровая и лесная. Самая западная находка лесной формы тундряной бурозубки из всех известных к настоящему времени достоверных находок вида была сделана в таежной зоне Архангельской области в окрестностях с. Вожгора в 2005 году. Видовая принадлежность отловленного зверька помимо морфологических признаков была подтверждена препаратом хромосом и проанализированным кариотипом (Бобрецов и др., 2008). Интересен вопрос о западной границе ареала тундровых популяций. Долгое время на основании существующих музейных экземпляров считалось, что обитание вида в восточноевропейских тундрах ограничивается правобережьем р. Печоры в Большеземельской тундре (Долгов, 1985). В 80-годах прошлого века паразитолог В. Ф. Юшков, осуществлявший отловы мелких млекопитающих для гельминтологического вскрытия, отмечал тундряную бурозубку в Малоземельской тундре на п-ове Русский Заворот (приблизительно 68°52'52" N, 53°34'44" E), в р-не р. Хабуйкосё (68°31'29" N, 53°53'32" E), а также в р-не оз. Урдюжского (67°18'13" N, 50°13'05" E). Однако эти данные основаны на устном сообщении (Петров, 1999). В немногочисленных сохраненных коллекционных материалах бурозубок этих сборов, просмотренных нами, присутствуют черепа зверьков только из последнего локалитета – оз. Урдюжского, а из них фактически только обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) и средняя (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) бурозубки.

Первая, по крайней мере, подтвержденная коллекционным материалом с сохранением черепов и образцов мышечной ткани находка тундряной бурозубки в Малоземельской тундре была выполнена нами в 2017 году (Петров, Быховец, 2023). Затем был поставлен вопрос о генетической характеристике животных и их предполагаемом сходстве или различии с бурозубками из других мест ареала.

А. А. Банникова с соавторами (Bannikova et al., 2010) разделили тундряных бурозубок Нового и Старого Света на 5 филогрупп, хорошо обособленных по гаплотипам: 1 неарктическая – Аляска, и 4 палеарктических: Западная (Северный Урал, Казахстан, Юго-Западная Сибирь), Восточная (от Восточного Забайкалья и Среднего Амура до Чукотки), Южно-Центральная (Средняя Сибирь, Алтай, Джунгарский Алатау) и Северо-Центральная (Северная Сибирь, Центральная Якутия). Данные из Европы в этой обширной работе (и в современном Генбанке) представлены только одним локалитетом – верхней Печорой. Поэтому изучение генетического разнообразия тундряной бурозубки, с учетом вновь полученных нами данных на европейском северо-востоке России, представляет собой актуальную задачу.

Материалы и методы

В 2015–2017 гг. нами были проведены учеты мелких млекопитающих на левобережье р. Печоры. Район исследований располагался в Малоземельской тундре (Ненецкий автономный округ) на побережье Коровинской губы в междуречье впадающих в нее рр. Седуйяха и Сенгрияха (N 68°20'2" E 53°18'15"). Учеты проводились в конце августа-начале сентября методом ловушко-линий с использованием давилок Геро и ловчих конусов, поскольку некоторые виды мелких млекопитающих трудно учитываются давилками. Были

исследованы местообитания различных типов, в том числе естественные и антропогенные. Отловлено всего 578 мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных), среди которых землероек-бурозубок 369 экз. (обыкновенная – 333, средняя – 1, малая (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766) – 32, тундряная – 3).

Для характеристики генетического разнообразия был выбран ген *cytb* мтДНК. Образцы мышечной ткани бурозубок для последующего анализа фиксировали в 96%-ном этаноле. В общую выборку кроме бурозубок из Мало-земельской тундры были включены образцы мышечной ткани бурозубок, отловленных нами в Большеземельской тундре и в таежной зоне предгорьев Северного Урала (табл. 1).

Для выделения геномной ДНК каждый образец помещали в 15 мкл 10 %-ного раствора ионообменной смолы Chelex-100 («Sigma-Aldrich», США) и 1 мкл протеиназы К (Syntol, Россия). Далее образец инкубировали в течение 30 минут при 50 °С, периодически перемешивая, после чего инкубировали еще в течение 10 мин при температуре 99 °С. Выделенную ДНК хранили при температуре –20 °С. В качестве молекулярного маркера

была выбрана последовательность гена *cytb* мтДНК. Для амплификации данной последовательности использовали праймеры L14734 (5' AAAAACCATCGTTGTTATTCAACT 3'), H15985 (5' TAGAATGTCAGCTTTGGGTGCT 3') (Ohdachi et al., 2001), L373st (5' GCCACTGCCTTTATAGGGTACG 3') и H589st (5' GCCGGTTTCATGCAGGAATAGGAG 3') (Банникова, Лебедев, 2010). Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 50 мкл, содержащей 10 мкл ScreenMix («Евроген», Россия), 10 мкл каждого праймера (0,3 мкМ) («Евроген», Россия), 18,0 мкл ddH₂O («ПанЭко», Россия) и 2,0 мкл геномной ДНК. Амплификацию проводили в термоциклере T-100 («Биорад», США) по следующей схеме: предварительная денатурация – 94 °С (3 мин); следующие тридцать пять циклов: денатурация – 94 °С (30 сек), отжиг – 58 °С (60 сек), элонгация – 72 °С (60 сек); затем финальная элонгация – 72 °С (10 мин). Продукты реакции амплификации разгоняли электрофорезом в 1,3 %-ном агарозном геле с трис-ацетатным (ТАЕ) буферным раствором с бромистым этидием и визуализировали при помощи трансиллюминатора UVT-1

Таблица 1. Группы тундряных бурозубок, использованных в анализе генетического разнообразия

Table 1. Tundra shrew groups used in the genetic diversity analysis

Название группы	Место отлова	Подзона	Форма	Число (экз.)
«Малоземельская тундра»	НАО, левобережье р. Печоры, Корвинская губа, 68°20'2" с.ш., 53°18'15" в.д.	южные кустарниковые тундры	тундровая	3 + 1*
«Воркута»	окрестности г. Воркуты (Республика Коми, восток Большеземельской тундры, 67°30' с.ш., 64°02' в.д.)	южные кустарниковые тундры	тундровая	4
«Гаревка»	стационар «Гаревка» (Республика Коми, верховья р. Печоры, предгорья Северного Урала, подзона средней тайги, 62°3'40.90" с.ш., 58°28'7.50" в.д.)	средняя тайга	лесная	5

*Примечание: одна из 4 бурозубок, первично определенная по черепу как тундряная (№ 169), по результатам анализа ДНК была определена как обыкновенная бурозубка.

(«Биоком», Москва). Для очистки полученного ПЦР продукта использовали набор ColGen («Синтол», Россия). Концентрацию продуктов амплификации измеряли на флуориметре Qubit 3 («Invitrogen», США). Секвенирование проводили в обе стороны (с прямым и обратным праймером) на базе центра коллективного пользования «Молекулярная биология» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН на приборе НАНО-ФОР 05 («Синтол», Россия) с использованием набора реагентов Genseq («Синтол», Россия). Собранные последовательности имели длину 1120 п.о. Все полученные последовательности были депонированы в базу данных Genbank (NCBI): PX935948 – PX935959 и PX962930.

Выравнивание нуклеотидных последовательностей и построение филогенетического дерева проводили с применением алгоритма ClustalW в программе Mega X (Thompson et al., 1994; Kumar et al., 2018). Общая длина выравненных последовательностей составила 1120 п.о. Филогенетическое дерево было построено в программе Mega X методом ближайших соседей (neighbor joining) с использованием модели Джукса–Кантора (рис. 1). Выбор модели был определен из того, что генетические дистанции между образцами составили до 0,05 (max = 0,029), а соотношение транзиций и трансверсий меньше 2 ($R = 1,4$) (Лукашов, 2009). Надежность полученной топологии была подтверждена расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 повторений). В качестве корневой группы были взяты образцы обыкновенной бурозубки (*S. araneus*).

Гаплотипическое (Hd) и нуклеотидное разнообразие (Pi), число переменных (полиморфных) сайтов (S) оценивались с помощью программы DNAsp 6 (Rozas et al., 2017). Медианная сеть митохондриальных гаплотипов была построена в программе Network 10200 с использованием алгоритма Median Joining (Bandelt et al., 1999). Каждый гаплотип в ме-

дианной сети представлен в виде круга, и его размер пропорционален количеству образцов, показывающих его уникальную последовательность; таким образом, распространенные гаплотипы выглядят крупнее, а редкие – мельче. Гаплотипы изображены с использованием цветов, полученных после анализа основных координат (рис. 2).

Результаты

В первые два года работ в Малоземельской тундре (2015–2016 гг.) тундряная бурозубка отсутствовала в уловах. В последний 2017 год стационарных учетов, когда наблюдались спад численности грызунов и повышенное обилие насекомоядных, были отловлены особи, которые впоследствии по краниометрическим признакам были определены как тундряные бурозубки.

Проведен молекулярно-филогенетический анализ на основании сравнения последовательностей *cytb* мтДНК исследуемых нами 13 образцов *S. tundrensis* из трех районов: 1–4 Воркута (тундра), 1–5 Гаревка (тайга), 1–3 + 169 Малоземельская тундра (тундра) с имеющимися в базе данных Генбанк (NCBI) пригодными для выравнивания последовательностями для *S. tundrensis*. Для упрощения визуализации для *S. tundrensis* на дендрограмме представлены по одной последовательности из близких гаплотипов; всего в анализе задействованно 56 образцов *S. tundrensis*. Длина общего выравнивания составила 1120 п.о. На всю длину выравнивания пришлось 103 переменных сайта, из них 58 парсимони-информативных сайтов. Количество уникальных сайтов составило 45 (рис. 1).

Среди образцов, первоначально определенных по черепу как тундряные бурозубки, образец № 169 из Малоземельской тундры по результатам анализа ДНК определился как обыкновенная бурозубка. Остальные образ-

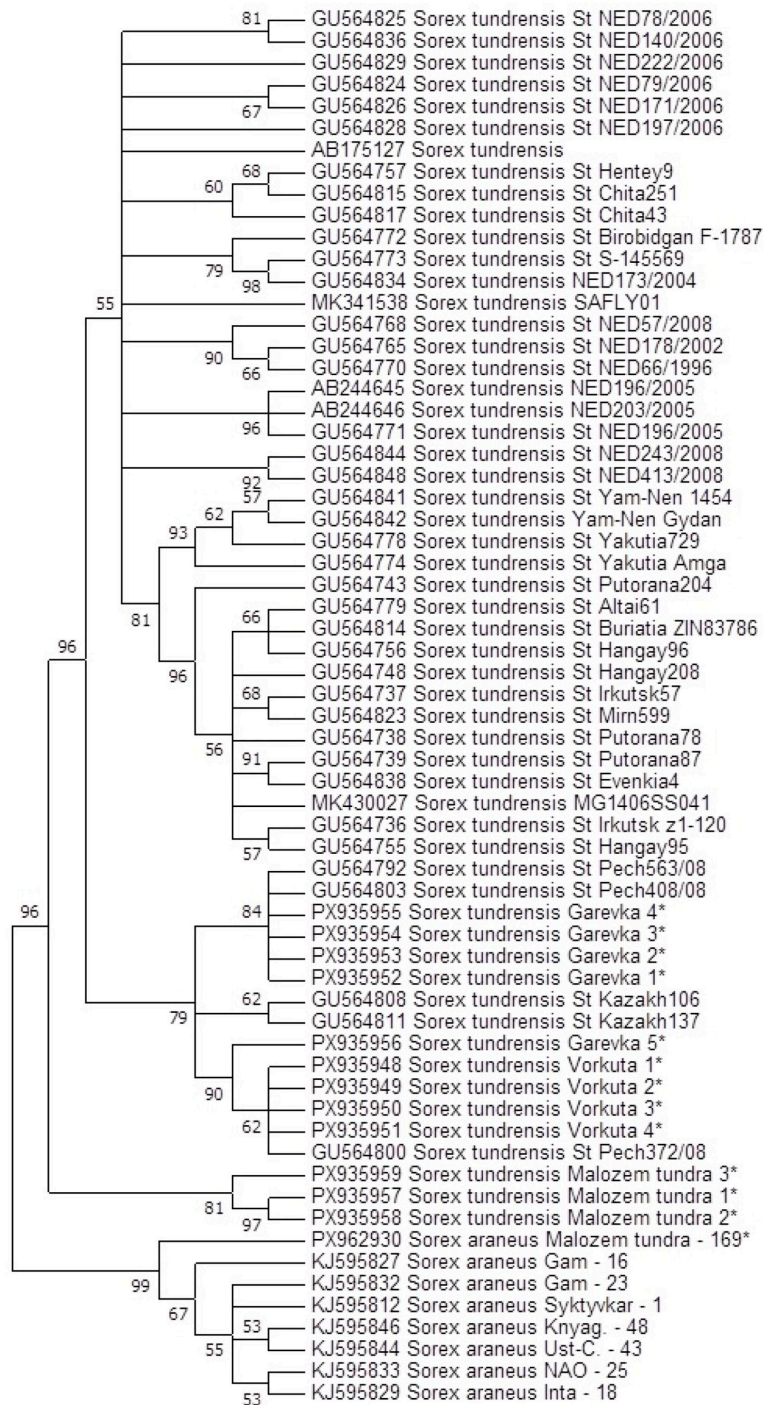


Рис. 1. Филогенетическое дерево сравнительного анализа последовательностей гена *cytb* мтДНК *S. tundrensis* европейского северо-востока, Сибири, Дальнего Востока и Аляски, построенное методом ближайших соседей (NJ). В узлах показаны значения бутстреп-поддержек (1000 повторений) начальной загрузки >50; * – образцы, собранные авторами

Fig. 1. Phylogenetic tree of comparative analysis of mtDNA *cytb* gene sequences of *S. tundrensis* from northeastern Europe, Siberia, the Far East, and Alaska, constructed using the neighbor-joining (NJ) method. Bootstrap support values (1000 replicates) >50 are shown at nodes; * – samples collected by the authors

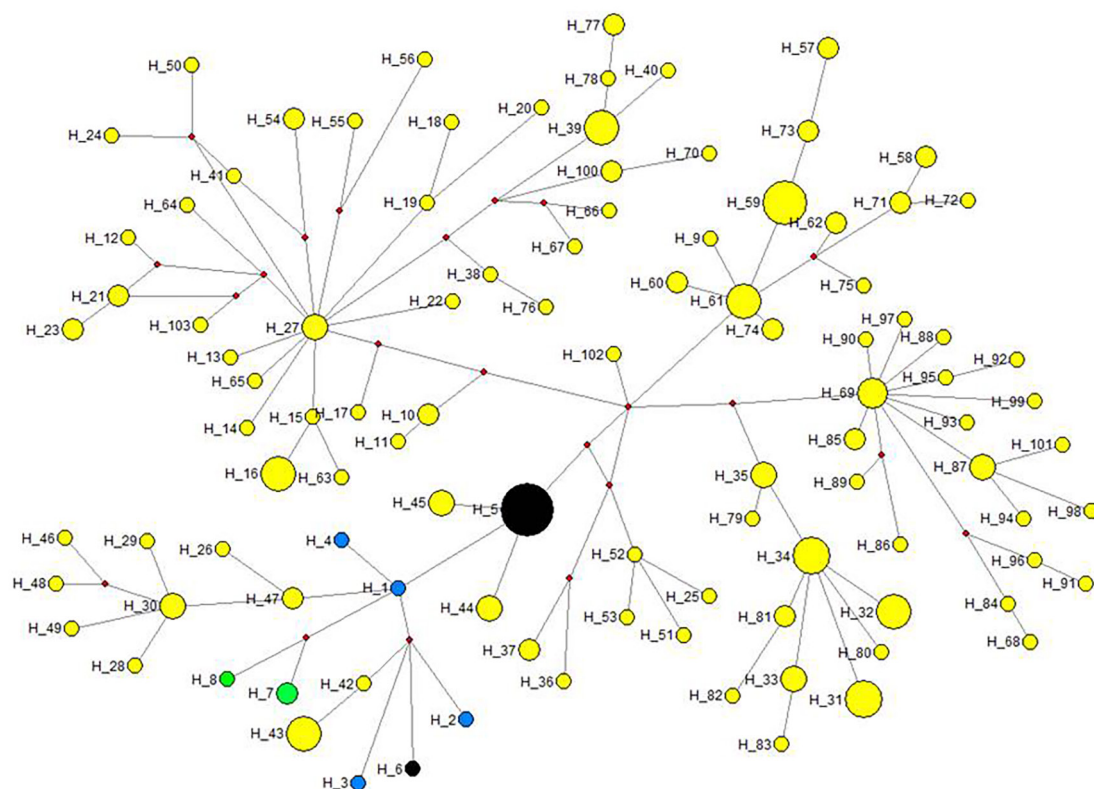


Рис. 2. Медианная сеть митохондриальных гаплотипов (митотипов), идентифицированных в изученных выборках *S. tundrensis* на основе анализа фрагмента нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК. Цветовые обозначения гаплотипов: синий – «Воркута»: H_1 (n=1), H_2 (1), H_3 (1), H_4 (1); черный – «Гаревка»: H_5 (4), H_6 (1); зеленый – «Малоземельская тундра»: H_7 (2), H_8 (1); желтый – все остальные

Fig. 2. Median network of mitochondrial haplotypes (mitotypes) identified in the studied *S. tundrensis* samples based on the analysis of a fragment of the nucleotide sequence of the mtDNA *cytb* gene. Color coding of haplotypes: blue – “Vorkuta”: H_1 (n=1), H_2 (1), H_3 (1), H_4 (1); black – “Garevka”: H_5 (4), H_6 (1); green – “Malozemetskaya Tundra”: H_7 (2), H_8 (1); yellow – all others

цы *S. tundrensis* образовали отдельную кладу, которая с высокой поддержкой коэффициента бутстрепа (96) делится на две ветви. В одну ветвь вошли три образца *S. tundrensis* из Малоземельской тундры, во вторую ветвь – все остальные образцы. Вторая ветвь образовала две группы: в одну вошли образцы из сибирских и центральноазиатских местообитаний (Красноярский край, Бурятия, Монголия и др.), а во вторую – наши оставшиеся образцы и образцы, имеющиеся в базе данных из района верхней Печоры, а также Северо-Западного Казахстана. Можно отметить, что исследуемые нами образцы тундровой формы из Вор-

куты (1–4) и таежной формы с Гаревки (1–4) с высокой поддержкой коэффициента бутстрепа (79) разделились согласно их местообитаниям; образец № 5 с Гаревки расположился ближе к воркутинской группе (рис. 1).

Для определения видовой принадлежности мы использовали анализ специфических нуклеотидных позиций в последовательности гена *cytb* мтДНК (табл. 2). Тундровая форма из Воркуты среди исследуемых нами трех групп имеет две специфические замены в положении 228 (G/A) и 303 (C/T); таёжная форма («Гаревка») имеет одну группоспецифичную замену в позиции 799 (T/C). Как видно на при-

веденной дендрограмме (рис. 1), образцы с левого берега р. Печоры (Малоземельская тундра) уверенно попадают в кластер *S. tundrensis* и не имеют никакого отношения к *S. araneus*.

Гаплотипическое разнообразие (Hd) всех 186 образцов *S. tundrensis*, включенных в анализ, составило 0,98; количество полиморфных сайтов (S) – 141; нуклеотидное разнообразие (Pi) – 0,012. Выявлено 103 гаплотипа. Наши 12 образцов, включенные в общий анализ, относятся к восьми гаплотипам, из которых семь гаплотипов включают только наши образцы.

Распределение исследуемых нами образцов по гаплотипам:

Образец № 1 из г. Воркуты – единственный в гаплотипе Н_1; образец № 2 из г. Воркуты – единственный в гаплотипе Н_2; образец № 3 из г. Воркуты – единственный в гаплотипе Н_3; образец № 4 из г. Воркуты – единственный в гаплотипе Н_4. Гаплотип Н_5 – помимо наших четырех образцов

из Гаревки (Гаревка № 1–4) включает семь образцов с верховьев Печоры (№№ в Генбанке: GU564783–4, GU564787, GU564791, GU564793, GU564797, GU564799 и GU564803). Образец № 5 из Гаревки образовал гаплотип Н_6. Образцы № 1 и № 2 из Малоземельской тундры образовали гаплотип Н_7; образец № 3 из Малоземельской тундры – единственный в гаплотипе Н_8. Все исследуемые нами образцы вошли в группу с другими печорскими образцами (Н_25–26, Н_28–30, Н_36–37, Н_42–49, Н_51–53) (рис. 2).

Обсуждение

Причину представленного в результатах генетического своеобразие можно интерпретировать следующим образом. Поскольку мы подтвердили видовую принадлежность трех экземпляров тундрной бурозубки из тундры левого берега р. Печоры, возможно предположить, что р. Печора не является абсолютным

Таблица 2. Различающиеся позиции в последовательности гена *cytb* мтДНК между выборками «Воркута», «Гаревка», «Малоземельская тундра», а также данными из Генбанка для видов *S. tundrensis* и *S. araneus*

Table 2. Different positions in the mtDNA *cytb* gene sequence between the Vorkuta, Garevka, and Malozemelskaya Tundra samples, as well as GenBank data for the species *S. tundrensis* and *S. araneus*

Образцы	Нуклеотидные позиции в выравнивании																			
	2	8	1	1	2	1	2	3	2	3	3	3	4	4	5	5	6	7	7	9
	8	8	0	4	2	9	1	0	9	4	2	3	0	4	5	5	1	1	9	4
			1	2	8	9	7	3	5	7	8	8	3	6	3	4	5	0	9	0
																				0
<i>S. tundrensis</i> данные из NCBI	T	T/C	T/C	T/C	A/G	A/T/G	T	T/C	T/C	T	T/C	T/C	G/A	T/C	T	T	C	C	T/C	T
<i>S. tundrensis</i> («Воркута»)	T	T	T	C	G	T	T	C	T	T	T	T	G	T	T	T	C	C	C	T
<i>S. tundrensis</i> («Гаревка»)	T	T	T	C	A	T	T	T	T	T	T	T	G	T	T	T	C	C	T	T
<i>S. tundrensis</i> («Малоземельская тундра»)	C	C	C	T	A	A	C	T	G	C	C	C	A	C	T	T	C	C	C	T
<i>S. araneus</i> данные из NCBI	T	C	C	T/C	A	A	C	T	G/A	T/C	T/C	T/C	A	T/C	C	C	G	T	T/C	C

Примечание: / – означает «или»

географическим барьером для распространения вида на запад. Однако также можно полагать, что свободному потоку генов в популяции вида препятствует частичная изоляция обширной водной преградой мест обитания вида Малоземельской тундры от Большеземельской.

В пользу вывода о существовании частично изолированной и генетически своеобразной популяции тундряной бурозубки свидетельствует и анализ данных современного состояния изученности распространения и хронологии накопления этих сведений по мере изучения фауны бурозубок к западу и востоку от р. Печоры. Долгое время на основании существующих музейных экземпляров считалось, что обитание вида в восточноевропейских тундрах ограничивается правобережьем р. Печоры в Большеземельской тундре (Строганов, 1957; Долгов, 1985). В обобщающей монографии В. А. Долгова (1985) указывалось: «...крайними точками находок этого вида были окрестности рр. Пвм-ва и Куя на уровне Полярного круга в низовьях р. Печоры». То есть фактически повторялись сведения, изложенные в монографии С. У. Строганова (1957), который, в свою очередь, ссылался на сборы А. В. Журавского 1908 г. у с. Куя.

Также В. А. Долгов приводит ссылку на М. Я. Марвина (1959) о том, что тундряную бурозубку отмечали в Карелии, подчеркивая, впрочем, что впоследствии эти данные не подтвердились.

Кроме того, уже тогда были опубликованы данные В. Я. Паровщикова (1956) об отлове единичного экземпляра тундряной бурозубки в 40 км южнее Архангельска у оз. Слободское. Об этой точке находки в тексте публикации ни у В. А. Долгова, ни у Строганова никаких упоминаний нет. В трудах некоторых специалистов, изучавших землероек

(Колоскова, 1981), в отношении данных Паровщикова высказывались сомнения. На это были свои причины: к тому времени и позднее в большинстве исследований, проводившихся в разных районах таежной зоны Европейского Севера, удаленных от Урала, тундряная бурозубка не регистрировалась (Бобрецов и др., 2008). Что же касается восточноевропейских тундр к востоку от Печоры – в Большеземельской тундре, на Югорском полуострове и на Полярном Урале – данные как современных, так и более ранних исследований свидетельствуют о том, что здесь тундряная бурозубка встречается практически повсеместно (Лобанова, Балахонов, 1992; Шефтель и др., 2020; Скопин, 2023; Атлас распространения млекопитающих..., 2025) и доминирует по численности в населении насекомоядных (Петров, 2007; Петров, Быховец, 2012).

Следует отметить, что во время обширных учетов мелких млекопитающих в Малоземельской тундре в 1995–1999 гг. (Pechora Delta..., 2000) было зарегистрировано всего две особи обыкновенной бурозубки. Позднее на побережье Коровинской губы в рамках программы «Арктические хищники» в 2007–2011 гг. также проводились учеты мелких млекопитающих (Pokrovsky et al., 2014). Был отслежен полный цикл (от депрессии до пика) численности тундровых грызунов. Несмотря на значительный объем учетных работ (1728 ловушко-суток ежегодно), за пять лет отловлено всего лишь 18 экземпляров бурозубок (5 % от численности всех мелких млекопитающих), которые к тому же не были определены до вида.

Несмотря на то что тундры к западу от Печоры остаются в целом слабо изученными, нет оснований полагать, что тундряная бурозубка является новым дополнением к фауне млекопитающих Малоземельской тундры; возможно, этот вид присутствовал, но ранее не был до-



Рис. 3. Череп тундряной бурозубки. Экземпляр № 67, образец 11. Дифференцирующие признаки верхних промежуточных зубов: А – боковой вид черепа с характерным для вида соотношением промежуточных зубов (нетипичное соотношение). Масштабная линейка – 2,7 мм. Б – вентральный вид черепа. Промеры верхнего ряда промежуточных зубов и общего ряда зубов верхней челюсти

Fig. 3. Skull of the tundra shrew. Specimen #67, sample 11. Distinguishing features of the upper intermediate teeth: А – lateral view of the skull with the typical ratio of intermediate teeth for the species (atypical ratio). Scale bar – 2.7 mm. Б – ventral view of the skull. Measurements of the upper row of intermediate teeth and the total row of teeth of the upper jaw

стоверно обнаружен из-за его явной редкости и морфологического сходства с обыкновенной бурозубкой, обитающей в этом же регионе.

Тундряная бурозубка хорошо отличается от других видов соотношением промежуточных зубов: второй промежуточный зуб часто оказывается выше первого и эти зубы сидят плотно в ряду. Вершины зубов, начиная со второго, несколько отклонены назад, тогда как первый зуб направлен вершиной перпендикулярно вниз. Такое соотношение

зубов иногда встречается и у обыкновенной бурозубки. В северных популяциях доля этого типа по нашим данным не превышает 3,1 %. Однако и в этом случае различия между видами значительны. Промежуточные зубы у обыкновенной бурозубки расставлены широко, их длина превышает 2,7 мм (2,8–3,2), тогда как у тундряной бурозубки она меньше (2,2–2,6 мм). Длина верхнего зубного ряда колеблется у тундряной бурозубки от 7,5 до 8,3 мм (в среднем 7,97), у обыкновенной

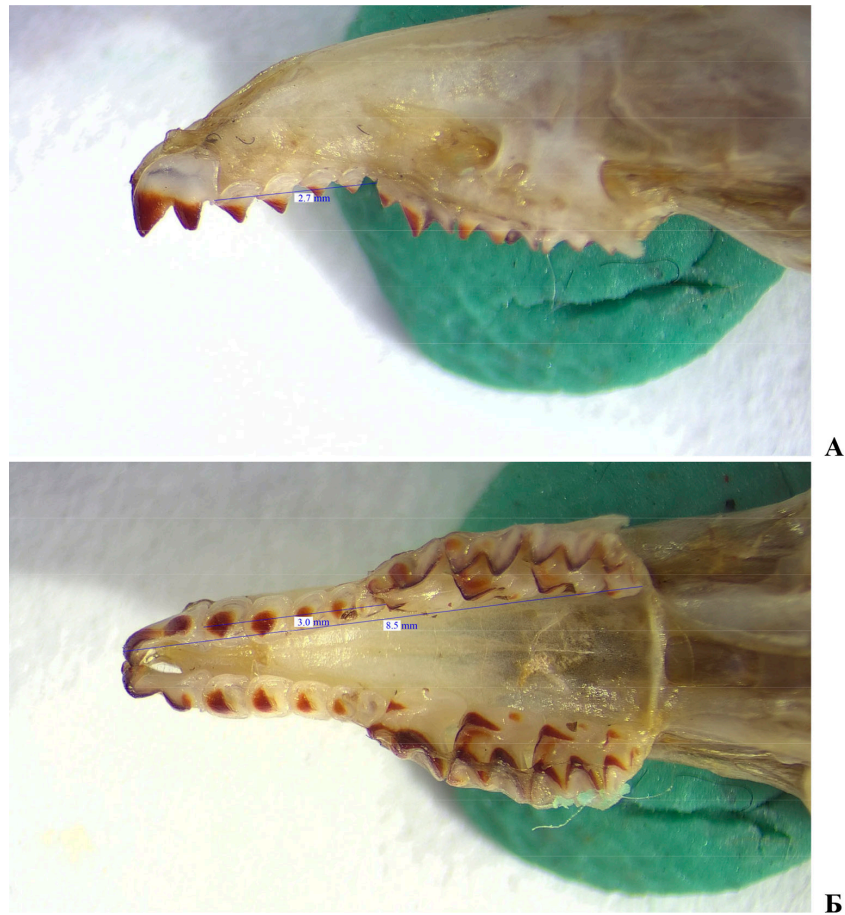


Рис. 4. Череп обыкновенной бурозубки. Экземпляр №157. Отловлен на общей линии ловушек в тот же год и в том же биотопе, где были отловлены и тундряные бурозубки. Дифференцирующие признаки верхних промежуточных зубов: А – боковой вид черепа с характерным для вида соотношением промежуточных зубов. Масштабная линейка – 2,7 мм. Первый промежуточный зуб больше второго. Б – вентральный вид черепа. Промеры верхнего ряда промежуточных зубов и общего ряда зубов верхней челюсти. Оба признака больше, чем у тундряной бурозубки

Fig. 4. Skull of the common shrew. Specimen #157. Trapped on the same trap line, in the same year and habitat, as the tundra shrews. Distinguishing features of the upper intermediate teeth: A – lateral view of the skull showing the species-specific proportions of the intermediate teeth. Scale bar: 2.7 mm. The first intermediate tooth is larger than the second. Б – ventral view of the skull. Measurements of the upper intermediate tooth row and the total upper tooth row. Both values are greater than those of the tundra shrew.

бурозубки – от 8,7 до 9,3 мм (в среднем 8,97) (Бобрецов и др., 2008). Известно также, что обыкновенная бурозубка, обитающая в восточноевропейских тундрах, значительно меньше по размерам, чем животные из таежной зоны. Длина промежуточных зубов у животных из Малоземельской тундры составляет $2,85 \pm 0,01$; длина верхнего зубного ряда – $8,5 \pm 0,01$. У животных из Большезе-

мельской тундры соответственно $2,80 \pm 0,02$ и $8,58 \pm 0,03$ (Бобрецов и др., 2020). По данным наших измерений черепов тундряной бурозубки из Малоземельской тундры выявлено, что длина промежуточных зубов у них составляет от 2,7 до 3,0 мм, а верхнего зубного ряда – от 8,03 до 8,7 мм (рис. 3). То есть значения этих дифференцирующих признаков сравниваемых видов могут перекрываться



Рис. 5. Череп обыкновенной бурозубки. Экземпляр № 169, образец 14. Первоначально по краниометрическим признакам был определен как тундряная бурозубка, но по данным ДНК-анализа определен как обыкновенная бурозубка. Дифференцирующие признаки верхних промежуточных зубов: А – боковой вид черепа с редко встречающимся соотношением промежуточных зубов, характерным для тундряной бурозубки. Масштабная линейка – 2,7 мм. Б – вентральный вид черепа. Промеры верхнего ряда промежуточных зубов и общего ряда зубов верхней челюсти перекрываются в пределах вариаций значений как у обыкновенной, так и у тундряной бурозубок

Fig. 5. Skull of the common shrew. Specimen #169, sample 14. Initially identified as a tundra shrew based on craniometric characteristics, DNA analysis confirmed it as a common shrew. Distinguishing features of the upper intermediate teeth: A – lateral view of the skull with a rare relationship of intermediate teeth characteristic of the tundra shrew. Scale bar – 2.7 mm. Б – ventral view of the skull. The measurements of the upper row of intermediate teeth and the total row of teeth of the maxilla overlap within the range of variation in both the common and tundra shrews

(рис. 4). Более того, на рис. 5 при характерном для тундряной бурозубки соотношении промежуточных зубов данный экземпляр при ДНК-анализе был определен как обыкновенная бурозубка (рис. 1, № 169 PX962930).

По классификации А.А. Банниковой и соавторов (Bannikova et al., 2010), бурозубки групп «Воркута» и «Гаревка» относятся к Западной филогенетической группе, в которую входят животные как с Северного Урала, так и из Казахстана. Таким образом, впервые проанализированные нами бурозубки из локалитета «Воркута», близкого к Полярному Уралу, также относятся

зубки групп «Воркута» и «Гаревка» относятся к Западной филогенетической группе, в которую входят животные как с Северного Урала, так и из Казахстана. Таким образом, впервые проанализированные нами бурозубки из локалитета «Воркута», близкого к Полярному Уралу, также относятся

к Западной филогенетической группе. Известно, что в зонах контакта филогрупп существуют пограничные группы, которые нельзя отнести ни к одной из них. Бурозубки из Малоземельской тундры, по всей видимости, представляют собой именно такую пограничную группу на северо-западной границе ареала.

Заключение

Тундряные бурозубки лесной и тундровой форм, обитающие в удаленных локалитетах европейского северо-востока, имеют высокую

степень генетического различия. Анализ генетических дистанций также показал обособленность группы образцов из Малоземельской тундры (1,8 %) и их близость к обыкновенной бурозубке по сравнению с другими выборками *S. tundrensis* (5,8 %). Размеры дифференцирующих краниометрических признаков – длины верхнего зубного ряда и промежуточных зубов – у обыкновенной и тундряной бурозубок могут перекрываться. Тундряные бурозубки из Малоземельской тундры, вероятно, представляют собой пограничную группу на северо-западной границе ареала.

Список литературы / References

Атлас распространения млекопитающих европейской части России (2025) Лисовский А. А., Стахеев В. В., Савельев А. П., Ермаков О. А., Смирнов Д. Г., Глазов Д. М., Оболенская Е. В., Шефтель Б. И., Титов С. В. (ред.) Москва, Товарищество научных изданий КМК, 448 с. [*Atlas of mammal distribution in the European part of Russia* (2025) Lissovsky A. A., Stakheev V. V., Saveljev A. P., Ermakov O. A., Smirnov D. G., Glazov D. M., Obolenskaya E. V., Sheftel B. I., Titov S. V. (Eds.) Moscow, KMK Scientific Press LTD, 448 p. (in Russian)]

Банникова А. А., Лебедев В. С. (2010) Молекулярно-генетическая неоднородность кавказской землеройки-бурозубки *Sorex satununi* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) по маркерам мтДНК как вероятное последствие древней гибридизации. *Молекулярная биология*, 44(4): 746–750 [Bannikova A. A., Lebedev V. S. (2010) Genetic heterogeneity of the Caucasian shrew *Sorex satununi* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) inferred from the mtDNA markers as a potential consequence of ancient hybridization. *Molecular Biology*, 44(4): 658–662]

Бобрецов А. В., Петров А. Н., Быховец Н. М., Щипанов Н. А. (2020) Краниометрическая изменчивость обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) на северо-востоке европейской части России: оценка влияния разных факторов. *Зоологический журнал*, 99(6): 670–683 [Bobretsov A. V., Petrov A. N., Bykhovets N. M., Shchpanov N. A. (2020) Craniometric variability of the common shrew (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) in the northeastern part of European Russia: effects of various factors. *Biology Bulletin*, 47(9): 1201–1213]

Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф., Петров А. Н., Демидова Т. Б., Щипанов Н. А. (2008) Европейская лесная форма тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis*). *Зоологический журнал*, 87(7): 841–849 [Bobretsov A. V., Kupriyanova I. F., Petrov A. N., Demidova T. B., Shchpanov N. A. (2008) A European forest form of *Sorex tundrensis* (Insectivora). *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 87(7): 841–849 (in Russian)]

Долгов В. А. (1985) *Бурозубки Старого Света*. Москва, МГУ, 221 с. [Dolgov V. A. (1985) *Shrews of the Old World*. Moscow, Moscow State University, 221 p. (in Russian)]

Колоскова Н. И. (1981) Эколого-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточно-европейской тундры. *Фауна и экология наземных позвоночных животных*. Михеев А. В.

(ред.) Москва, МГПИ им. В. И. Ленина, с. 81–100 [Koloskova N. I. (1981) Ecological and faunistic analysis of small mammals of the East European tundra. *Fauna and ecology of terrestrial vertebrates*. Mikheev A. V. (Ed.) Moscow, V. I. Lenin Moscow State Pedagogical Institute, p. 81–100 (in Russian)]

Лобанова Н. А., Балахонов В. С. (1992) Насекомоядные млекопитающие Полярного Урала и Северного Приобья. *I Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих*. Москва, с. 99–100 [Lobanova N. A., Balakhonov V. S. (1992) Insectivorous mammals of the Polar Urals and Northern Ob region. *1st All-Union conference on biology of insectivorous mammals*. Moscow, p. 99–100 (in Russian)]

Лукашов В. В. (2009) *Молекулярная эволюция и филогенетический анализ*. Москва, БИНОМ. Лаборатория знаний, 256 с. [Lukashov V. V. (2009) *Molecular evolution and phylogenetic analysis*. Moscow, BINOM. Laboratoriya znaniy, 256 p. (in Russian)]

Марвин М. Я. (1959) *Млекопитающие Карелии*. Петрозаводск, Госиздат Карельской АССР, 239 с. [Marvin M. Ya. (1959) *Mammals of Karelia*. Petrozavodsk, Gosizdat Karel'skoi ASSR, 239 p. (in Russian)]

Паровщикова В. Я. (1956) Заметки о распространении некоторых млекопитающих в Архангельской области. *Зоологический журнал*, 35(11): 1738–1742 [Parovshchikova V. Ya. (1956) Notes on the distribution of some mammals in the Arkhangelsk Region. *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 35(11): 1738–1742 (in Russian)]

Петров А. Н. (2007) *Мелкие млекопитающие (Insectivora, Rodentia) трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр*. СПб, Наука, 178 с. [Petrov A. N. (2007) *The Micromammalia (Insectivora, Rodentia) of transformed and undisturbed territories of the East-European tundras*. St. Petersburg, Nauka, 178 p. (in Russian)]

Петров А. Н. (1999) Фауна и географическое распространение насекомоядных восточноевропейских тундр. *Тезисы докладов международной конференции «Биология насекомоядных млекопитающих» (Кемерово, 25–28 октября 1999 года)*. Кемерово, Кузбассвузиздат, с. 60–62 [Petrov A. N. (1999) Fauna and geographical distribution of insectivorous animals of the East-European tundras. *Abstracts of the International Conference “Biology of insectivorous mammals” (Kemerovo, October 25–28, 1999)*. Kemerovo, Kuzbassvuzizdat, p. 60–62 (in Russian)]

Петров А. Н., Быховец Н. М. (2012) Мелкие млекопитающие ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов. *Экология*, 5: 374–382 [Petrov A. N., Bykhovets N. M. (2012) Small mammals in undisturbed and restored tundra biogeocenoses. *Russian Journal of Ecology*, 43(5): 398–405]

Петров А. Н., Быховец Н. М. (2023) Мелкие млекопитающие (Lipotyphla, Rodentia) Малоземельской тундры: фауна, видовое разнообразие и структура населения. *Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. IV Всероссийская научная конференция, 5–9 июня 2023 г., Сыктывкар, Республика Коми. Доклады. Научное электронное издание*. Сыктывкар, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, с. 264–268 [Petrov A. N., Bykhovets N. M. (2023) Small mammals (Lipotyphla, Rodentia) of Malozemelskaya tundra: fauna, specific diversity and population structure. *Biodiversity of the Far North ecosystems: inventory, monitoring, protection. IV Russian scientific conference, June, 5–9, 2023, Syktyvkar, Komi Republic. Proceedings. Scientific electronic publication*. Syktyvkar, Institute of Biology Komi Science Centre UrB RAS, p. 264–268 (in Russian)]

Скопин А. Е. (2023) Особенности распространения мелких млекопитающих в южной части Ненецкого автономного округа. *Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентариза-*

ция, мониторинг, охрана. IV Всероссийская научная конференция, 5–9 июня 2023 г., Сыктывкар, Республика Коми. Доклады. Научное электронное издание. Сыктывкар, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, с. 290–296 [Scopin A. E. (2023) Features of the distribution of small mammals in the southern part of the Nenets Autonomous Okrug. *Biodiversity of the Far North ecosystems: inventory, monitoring, protection. IV Russian scientific conference, June, 5–9, 2023, Syktyvkar, Komi Republic. Proceedings. Scientific electronic publication.* Syktyvkar, Institute of Biology Komi Science Centre UrB RAS, p. 290–296 (in Russian)]

Строганов С. У. (1957) *Звери Сибири. Насекомоядные*. Москва, АН СССР, 268 с. [Stroganov S. U. (1957) *Animals of Siberia. Insectivores*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 268 p. (in Russian)]

Шефтель Б. И., Макарова О. Л., Артюшин И. В., Оболенская Е. В., Бурская В. О., Глазов П. М. (2020) К фауне мелких млекопитающих Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 50: 157–175 [Sheftel B. I., Makarova O. L., Artyushin I. V., Obolenskaya E. V., Burskaya V. O., Glazov P. M. (2020) On the small mammal fauna of the Bolshezemelskaya Tundra (Nenets Autonomous Okrug). *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya], 50: 157–175 (in Russian)]

Юдин Б. С. (1989) *Насекомоядные млекопитающие Сибири*. Новосибирск, Наука, 360 с. [Yudin B. S. (1989) *Insectivorous mammals of Siberia*. Novosibirsk, Nauka, 360 p. (in Russian)]

Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48

Bannikova A. A., Dokuchaev N. E., Yudina E. V., Bobretsov A. V., Sheftel B. I., Lebedev V. S. (2010) Holarctic phylogeography of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*) based on mitochondrial genes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(3): 721–746

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6): 1547–1549

Ohdachi S., Dokuchaev N. E., Hasegawa M., Masuda R. (2001) Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Ecology*, 10(9): 2199–2213

Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999) (2000) van Eerden M. R. (Ed.) Lelystad, RIZA, 367 p.

Pokrovsky I., Ehrich D., Ims R. A., Kulikova O., Lecomte N., Yoccoz N. G. (2014) Diet, nesting density, and breeding success of rough-legged buzzards (*Buteo lagopus*) on the Nenetsky Ridge, Arctic Russia. *Polar Biology*, 37(4): 447–457

Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J. C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S. E., Sánchez-Gracia A. (2017) DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12): 3299–3302

Thompson J. D., Higgins D. G., Gibson T. J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22(22): 4673–4680