

На правах рукописи



Спицын Виталий Михайлович

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

1.5.12. Зоология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Архангельск – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени
академика Н.П. Лаврова Уральского отделения Российской академии наук

Научный Болотов Иван Николаевич
руководитель Доктор биологических наук, член-корреспондент РАН
Официальные Артемьева Елена Александровна
оппоненты: Доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры
географии и экологии Федерального государственного
бюджетного образовательного учреждения высшего
образования "Ульяновский государственный педагогический
университет имени И.Н. Ульянова"
Артаев Олег Николаевич
Кандидат биологических наук, научный сотрудник
лаборатории экологии рыб Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии
наук
Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

Защита состоится 25 октября 2022 г. в 11-00 часов на заседании диссертационного
совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г.
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии
растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>

Автореферат разослан «__» _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

Архипелаг Новая Земля – это одно из последних «белых пятен» на научной карте мира, своего рода затерянный мир, о фауне и биогеографии которого известно немного. Что касается обзора всей фауны Новой Земли, то известна только классическая работа Бэра [Baer, 1838] “*Vie Animale a Nowaia Ziemia*”. Последние сведения о фауне беспозвоночных животных архипелага были опубликованы в первой половине 20 века [Rebel, 1923; Odnor, 1923; Friese, 1923; и др.]. В современном обзоре по фаунам Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли [Coulson et al., 2014] детально рассмотрены эти и другие старые работы и констатируется необходимость новых исследований архипелага.

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

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

Задачи диссертационной работы:

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

Научная новизна. Для фауны архипелага Новая Земля впервые приведены 30 наземных и пресноводных таксонов из групп: щитни (Notostraca), остракоды (Ostracoda), амфиподы (Amphipoda), жужелицы (Carabidae), чешуекрылые (Lepidoptera), моллюски (Mollusca), птицы (Aves), млекопитающие (Mammalia). Исключены из фауны 5 видов. Молекулярно-генетическими методами подтвержден таксономический статус эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus unguatus* Baer, 1841. Подвид является сохранившейся линией древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов, и находится в изоляции примерно 52–63 тысяч лет. На основе данных секвенирования полных митогеномов имеет генетическую дистанцию от других подвидов 0,7–1,2%. Подтвержден таксономический статус реликтового вида шмелей *Bombus glacialis* Friese, 1902. Вид имеет генетическую дистанцию по гену *COI* от ближайшего вида 2,1%. Время изоляции вида на архипелаге Новая Земля, согласно данным калиброванной филогении, 50–148 тысяч лет. На основе

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

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты проведенных исследований расширяют существующие представления о фауногенезе архипелага Новая Земля: найденные здесь эндемичные и реликтовые таксоны, а также значительное количество видов, имеющих эндемичные гаплотипы, доказывают наличие на Новой Земле голоценовых и плейстоценовых рефугиумов. Это также опровергает гипотезу о сплошном покровном оледенении на всей территории Новой Земли в два последних ледниковых максимума 60 и 20 тысяч лет назад. Некоторые из эндемичных видов и подвидов (как, например, два эндемичных подвида леммингов) не могли попасть на архипелаг иначе, нежели по сухопутному мосту, который был во время оледенений. Они вряд ли могли заселить архипелаг во время межледниковий, когда Новая Земля была изолирована от материка и острова Вайгач проливами. Также в пользу наличия на Новой Земле рефугиумов говорит и тот факт, что фауна некоторых групп животных на

архипелаге богаче фауны острова Вайгач, имеющего более южное положение и расположенного ближе к материку.

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах подготовки диссертации, включая постановку целей и задач исследования. Автор организовал две экспедиции на Новую Землю (2015 и 2017 гг.) общей продолжительностью 62 суток, а также участвовал в экспедиционных работах на о. Колгуев, о. Вайгач, о. Долгий, о. Матвеев, о. Голец, архипелаге Земля Франца Иосифа, Югорском полуострове, в материковых тундрах побережий Белого моря, Ненецкого автономного округа и Мурманской области. Автором лично была собрана большая часть биологического материала, используемого в работе (а именно высшие раки 84 экз., жаброногие 101 экз., остракоды 11 экз., насекомые 434 экз., моллюски 104 экз., рыбы 96 экз., грызуны 43 экз., зайцеобразные 1 экз.), проведены и обработаны материалы учетов птиц и крупных млекопитающих (общая протяженность пеших маршрутов составила 470 км, лодочных 79 км, учетов с судов 2350 км и аэровизуальных 550 км). Автором проведен анализ литературных данных, обработаны полученные результаты и сформулированы выводы. Автором проанализированы 560 сиквенсов и 57 митогеномов, включая 200 сиквенсов и 1 митогеном, полученных впервые для данной работы. Автором лично получены и доказаны все основные результаты (в том числе подтверждена

валидность ряда таксонов, выявлена новая эндемичная линия настоящих леммингов, доказано наличие рефугиумов), доказаны и сформулированы выводы, доказаны и опубликованы согласно зоологическому кодексу таксономические акты, приведенные в данной работе (за исключением новоземельского северного оленя).

Степень достоверности и апробация результатов. Обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в диссертационной работе, обеспечена применением современных методов, адекватных поставленным задачам. Проанализирован большой объем данных, собранный автором в ходе экспедиционных работ. Обработано 874 экз. беспозвоночных и позвоночных животных, проанализированы 560 сиквенсов и 57 митогеномов, включая 200 сиквенсов и 1 митогеном, полученных впервые для данной работы. Результаты прошли рецензирование и опубликованы в ведущих научных журналах, входящих в базы данных Web of Science и (или) Scopus. Результаты исследования были представлены на региональных и всероссийских конференциях: «Гусеобразные северной Евразии: изучение, сохранение и рациональное использование» (Салехард, 2015), «Первый всероссийский орнитологический конгресс» (Тверь, 2018), I Международная молодежная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию» (Архангельск, 2018), Научная конференция «Российская Арктика» – отчетная конференция Архангельского центра Русского географического общества (Архангельск, 2018), Всероссийская конференция с международным участием «Глобальные проблемы Арктики и Антарктики», посвященная 90-летию со дня рождения академика Николая Павловича Лаверова (Архангельск, 2020), II Международная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию» (Архангельск, 2020).

Исследования проводились в рамках темы ФНИР Российского музея центров биологического разнообразия ФИЦКИА УрО РАН (номер гос. регистрации АААА-А17-117033010132-2). Выполнение работы было поддержано грантами РФФИ №19-34-50016 и №19-34-90012.

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

Структура диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 168 работ, в том числе 125 иностранных, а также 12 приложений. Работа изложена на 103 страницах, содержит 5 таблиц и 28 рисунков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе представлены краткие сведения о климате, рельефе и гидрологической сети архипелага Новая Земля. Новая Земля обладает рядом характерных особенностей, среди которых можно выделить: 1) арктический (субарктический) тип климата; 2) преобладание горного рельефа местности; 3) относительно высокое разнообразие типов местообитаний.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Методы сбора и обработки наземных и почвенных насекомых.

Безвыборочный сбор активно летающих насекомых, принадлежащих к 4 отрядам (Lepidoptera, Hymenoptera, Trichoptera, Plecoptera) проводился с помощью энтомологического сачка. Образцы чешуекрылых препарировались по общепринятым методикам [Steyskal et al., 1986; Schauff, 2001]. Для первичной обработки образцов гениталий использовался 8–10% КОН, в котором они варились от 1 до 3 мин. Для окраски препаратов использовался Азур-Эозин «Минимед-Р». Фотографии гениталий были сделаны с помощью стереомикроскопа (SteREO Discovery.V8, Carl Zeiss, Germany). Фотографии имаго были сделаны с помощью цифрового фотоаппарата Canon EOS 450D, объектива Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM (Japan). Все фотографии были обработаны с использованием программы GIMP 2.

Для сбора жувелиц (Coleoptera: Carabidae), полужесткокрылых (Hemiptera) и паукообразных (Arachnida) применялся метод почвенных ловушек Барбера-Гейдемманна [Barber, 1931; Heydemann, 1956]. В каждом биоценозе устанавливали по 20 ловушек, по 10 в серии, с расстоянием между соседними ловушками и линиями 10 м. В качестве фиксатора использовали 4%-ый раствор формалина.

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

2.2 Сбор пресноводных гидробионтов. Сбор моллюсков осуществлялся с помощью гидробиологического сачка и сита. Отобранный материал помещался в пробирки и фиксировался 96% этиловым спиртом. Образцы хранятся в Российском музее центров биоразнообразия (Russian Museum of Biodiversity Hotspots) ФИЦКИА УрО РАН.

Восемьдесят девять экземпляров арктического гольца были добыты из озер Круглое, Святое, Горное, Невзоровское, Северное, Верхнее, губе Домашняя и реке Безымянная. Семь экземпляров горбуши (интродуцированный вид) были добыты в губе Домашняя. Рыбы добывались на спиннинг и ставными сетями с ячейей 45 мм и 50 мм. У части рыб были промерены основные морфометрические показатели (AD, AB, AC, масса и др.), заспиртованы желудки и кусочки мяса для молекулярно-генетических исследований, молодь рыб была заспиртована целиком. Большинство образцов хранится в Российском музее центров биоразнообразия (Russian Museum of Biodiversity Hotspots) ФИЦКИА УрО РАН, часть биологического материала для проведения молекулярно-генетических исследований была передана в Институт проблем эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН.

2.3 Орнитологические учеты и учеты млекопитающих. Учеты птиц и млекопитающих на архипелаге проводились в 2015 и 2017 годах в 6 модельных участках,

а также на морской акватории вокруг Северного и Южного острова на судах «Профессор Молчанов» и «Михаил Сомов». Лодочные маршруты на резиновых моторных лодках проводились в 3 точках: губа Безымянная, Русская гавань, Оранские острова. Также было проведено 4 авиаучета с использованием вертолетов МИ-8 по маршрутам: окрестности Малых Кармакул, Белушья губа–Безымянная губа. При учетах птиц применялась фотофиксация.



Рисунок 1 – Основные точки наземных работ на архипелаге Новая Земля

Общая протяженность пеших маршрутов составила 470 км, лодочных 79 км, учетов с судов 2350 км и аэровизуальных 550 км.

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

2.4 Выделение ДНК и амплификация генов. Выделение тотальной клеточной ДНК из образцов осуществлялось при помощи двух подходов. Выделение ДНК из чешуекрылых, перепончатокрылых и моллюсков проводилось с помощью протеиназы К с последующим выделением методом фенол-хлороформной экстракции, представленной в работе Дж. Самбрука и Д. В. Рассела [Sambrook, Russel, 2001].

Выделение ДНК из леммингов и щитней было проведено с использованием коммерческого набора NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия). Из полученных образцов тотальной клеточной ДНК амплифицировали участки митохондриальной и ядерной ДНК. Раствор для синтеза исследуемых фрагментов состоял из 100–150 ng ДНК, 2,5 µl Taq-буфера (20 mM MgCl₂), 2,5 µl раствора всех dNTP (2 mM), по 1 µl обоих праймеров (10 pM), 1 ед. Taq-ДНК-

полимеразы и доводили деионизированной водой (ddH₂O) до объема 25 μ l. Программа амплификации включала в себя этап первоначальной денатурации ДНК – 5 мин, +95°C; 26–34 циклов синтеза фрагмента ДНК: +95°C – 50 сек., +46–60°C – 50 сек., +72°C – 1 мин, а также этап окончательной элонгации цепи: +72 °C, 5 мин.

Образцы, подготовленные для секвенирования, передавали для секвенирования в Межинститутский Центр коллективного пользования «Геном» Института молекулярной биологии РАН. Все сиквенсы депонированы в международную базу генетических данных NCBI GenBank.

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

Для осуществления филогенетического анализа полученные после обработки последовательности объединяли и конвертировали в nexus-формат на онлайн сервере FASTA sequence toolbox FaBox1.41 [Villesen, 2007]. Для определения оптимальных математических моделей эволюции генов использовали программу MEGA7 [Kumar et al., 2016] с последующим отбором моделей с минимальным критерием Akaike. Для реконструкций применялся метод максимального правдоподобия (maximum-likelihood; ML). ML-анализ проведен с использованием сервера IQ-TREE (W-IQ-TREE) [Nguyen et al., 2015; Trifinopoulos et al., 2016; Chernomor et al., 2016] со встроенным расчетом подходящих эволюционных моделей для каждого молекулярного маркера и сверхбыстрым бутстреп-анализом (Ultra-fast bootstrap) [Hoang et al., 2017]. Значения статистической значимости узлов были рассчитаны с использованием сверхбыстрого бутстрэп-алгоритма, реализованного на веб-сервере IQ-TREE [Hoang et al., 2017]. Байесовский филогенетический анализ был выполнен в пакете программ MrBayes v. 3.2.6 [Ronquist et al., 2012] путем параллельных вычислений на кластере в суперкомпьютерном центре Сан-Диего через онлайн-портал CIPRES [Miller et al., 2010]. Сборка филогений проводилась через каждые 1000 поколений. После завершения MCMC-анализа (метод

Монте-Карло с марковскими цепями) был проверен уровень конвергенции цепей и первые 15% циклов были исключены из анализа. Консенсусная филогения была рассчитана на основе оставшихся деревьев. Конвергенцию марковских цепей проверяли визуально на основе визуального анализа апостериорных оценок с помощью соответствующей программы (Tracer v. 1.7) [Rambaut et al., 2018]. Часть полученных филогенетических деревьев была визуализирована в программе FigTree v. 1.4.0. Медианные сети гаплотипов на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена COI были построены при помощи пакета программ для филогенетики Network v. 5.0.0.1 [Bandelt et al., 1999] с географической привязкой, что позволило определить области с максимальным генетическим разнообразием и выявить закономерности расселения отдельных линий.

Время дивергенции было оценено в пакете BEAST v. 1.10.4 с использованием алгоритма случайных локальных молекулярных часов с моделью константного слияния (Constant Coalescent) [Drummond, Rambaut, 2007; Drummond et al., 2012]. В качестве исходных данных мы использовали редуцированный массив нуклеотидных последовательностей, содержащий до пяти гаплотипов *cytb* или *COI* на каждый таксон. В качестве наиболее подходящей эволюционной модели была выбрана НКУ + G + I на основе информационного критерия Акайке в программе MEGA7 [Kumar et al., 2016]. Для датировки филогении рода *Lemmus* использовалась ранее опубликованная калибровка по датированной ископаемой находке [Abramson, Petrova, 2018]. Кроме того, была использована следующая калибровка: *Lemmus* sp. «Якутская мумия»; оценка абсолютного возраста 0,04 млн лет (радиоуглеродное датирование); Верхний плейстоцен, Яно-Индибирская низменность, Якутия [Lopatin et al., 2019]. Расчет анализа был проведен в трех повторностях, каждый с 50 миллионами поколений. Сборка деревьев проводилась каждые 1000 поколений. Первичные результаты анализа были проверены визуально с помощью Tracer v. 1.7 для оценки конвергенции марковских цепей и проверки эффективного размера выборки (ESS) [Rambaut et al., 2018]. Все значения ESS были >2000; апостериорные распределения были аналогичны начальным

распределениям. Полученные филогении из трех независимых анализов были объединены с помощью LogCombiner v. 1.10.4 с использованием дополнительной пересборки на каждом 5000-м поколении [Drummond et al., 2012]. Первые 10% деревьев были исключены из анализа, поскольку начальные участки цепей не достигли конвергенции. Итоговая консенсусная филогения была рассчитана с помощью TreeAnnotator v. 1.10.4 [Drummond et al., 2012].

Для филогенетического анализа нами были получены 200 сиквенсов и один полный митохондриальный геном, а также использованы сиквенсы, из открытых баз данных NCBI GenBank и BOLD System.

Глава 3. ФАУНА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

В данной главе представлен краткий обзор основных таксономических групп беспозвоночных (Oligochaeta, Branchiopoda, Maxillopoda, Malacostraca, Arachnida, Insecta, Bivalvia) и позвоночных животных (Actinopterygii, Aves, Mammalia). Общее количество видов, приведенных для архипелага, составило 294 вида. Для фауны архипелага Новая Земля впервые приведены 30 таксонов: щитни (Notostraca): *Lepidurus glacialis* Packard, 1883; остракоды (Ostracoda): *Leucocythere mirabilis* Kaufmann, 1892; амфиподы (Amphipoda): *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855); жужелицы (Carabidae): *Nebria nivalis* Paykull, 1798, *Nebria rufescens* (Strom, 1768), *Bembidion hasti* Sahlberg, 1827, *Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Pterostichus* (*Cryobius*) sp.; чешуекрылые (Lepidoptera): *Plutella polaris* Stainton & Zeller in Stainton, 1880, *Argyroplote noricana* (Herrich-Schäffer, 1851), *Epinotia tedella* (Clerck, 1759), *Bryotropha galbanella* (Zeller, 1839), *Chionodes nubilella* (Zetterstedt, 1839), *Platyptilia calodactyla* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Nymphalis xanthomelas* (Esper, [1781]), *Udea* cf. *cacuminicola* Munroe, 1966, *Udea alaskalis* (Gibson, 1920), *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860, *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870), *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891), *Arctia tundrana* (Tshistjakov, 1990); моллюски (Mollusca): *Euglesa globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *Euglesa waldeni* (Kuiper, 1975); птицы (Aves): *Anser fabalis fabalis* (Latham, 1787), *Cygnus*

olor (Gmelin, 1789), *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758), *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (в ранних работах под *L. argentatus* приводили *L. fuscus heuglini*); млекопитающие (Mammalia): *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021, *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758), *Canis familiaris* Linnaeus, 1758.

Исключены из фауны 5 видов: чешуекрылые (Lepidoptera): *Sterrhopterix fusca* (Haworth, 1809), *S. standfussi* (Wocke, 1851), *Phiaris glaciana* (Möschler, 1860); перепончатокрылые (Hemiptera): *Bombus lapponicus* (Fabricius, 1793); млекопитающие (Mammalia): *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792).

Также в главе на основе молекулярно-генетического анализа восстанавливается *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 как отдельный вид щитней. Дистанция между *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776) и *L. glacialis* по гену *COI* составляет 5,7–8,2%, эти виды также характеризуются различиями в некоторых генах ядерной ДНК.

Глава 4. РЕВИЗИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА НЕКОТОРЫХ НОВОЗЕМЕЛЬСКИХ ЭНДЕМИКОВ

4.1. *Bombus (Pyrobombus) glacialis* Friese, 1902. Полученные нами результаты молекулярно-генетического анализа показывают, что *B. glacialis* является самостоятельным видом, который хорошо обособлен генетически. Генетическая дистанция от ближайшего вида *B. lapponicus* по гену *COI* составляет 2,1%. Между тем, диагностировать эти виды морфологически можно только на основе единичных, не всегда четких признаков. Возможная причина этого заключается в том, что комплекс видов *B. lapponicus*-group имеют довольно значительную вариабельность морфологических признаков и окраски. Подтверждены находки вида на острове Врангеля, в то время как находки на полуострове Канин и острове Колгуев оказались меланизированными особями *B. lapponicus* (Fabricius, 1793). Время изоляции вида на архипелаге Новая Земля, согласно данным калиброванной филогении, может составлять 50 - 148 тыс. лет.

4.2. *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841. Эндемичный подвид копытного лемминга, описанный с Новой Земли Карлом Бэром, до настоящего времени не был подтвержден молекулярно-генетическими методами. Этот факт давал повод усомниться в валидности этого таксона. Во время экспедиции 2015 года на Южный остров архипелага Новая Земля нами была собрана серия топотипов *Dicrostonyx torquatus ungulatus* Baer, 1841. Проведенный молекулярно-генетический анализ подтвердил наличие высокодивергентной эндемичной линии. *D. torquatus ungulatus* является реликтом практически полностью вымершей клады копытных леммингов, расцвет которой приходился на плейстоцен. От современных линий копытных леммингов отличается на 1,2–1,9% по гену *cytb*, и на 0,7–1,2% по сиквенсам полных митогеномов. Находится в изоляции на архипелаге примерно 52–63 тысяч лет.



Рисунок 2 – Дорсальная сторона особей подвидов *Lemmus lemmus*: А – *L. l. chernovi*; В – *L. l. lemmus*

4.3. *Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021. Ранее считалось, что на Новой Земле обитает популяция сибирского лемминга – *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792). Подобное заключение было сделано на основе их морфологического сходства. Однако благодаря молекулярно-генетическому анализу удалось выяснить, что представители рода *Lemmus*, обитающие на Новой Земле, принадлежат к дивергентной линии норвежского лемминга *L. lemmus* (Linnaeus, 1758), и представлены эндемичным

подвидом *L. l. chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021

***Lemmus lemmus chernovi* Spitsyn, Bolotov & Kondakov, 2021** (Рисунок 2).

Типовое местообитание: Новая Земля, о. Южный, Малые Кармакулы.

Диагноз. От номинативного подвида отличается покровительственной желто-серой окраской, отсутствием черных пятен на дорсальной стороне и более крупными размерами.

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

ДНК-баркодинг. Молекулярный анализ представителей рода *Lemmus* с Новой Земли показывает, что это дивергентная филогенетическая линия *L. lemmus*. Среднее нескорректированное р-расстояние от номинативного подвида 1,1% по гену *cytb*, от сибирского лемминга на 1,8%. По гену *COI* от номинативного подвида отличается на 1,0%, от сибирского лемминга на 2,2%.

4.4 *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) (= *Rangifer tarandus pearsoni* Lydekker, 1902). Еще одним эндемиком Новой Земли считался новоземельский северный олень – *Rangifer tarandus pearsoni* Lydekker, 1902. Однако генетические исследования не подтверждают валидность этого таксона [Kvie et al., 2016]. Как видно из нетворка, опубликованного в цитируемой статье [Kvie et al., 2016], популяция с Новой Земли имеет ряд гаплотипов, распространенных на острове Белый (Ямал), в материковой части Ненецкого автономного округа, Республики Коми, острова Колгуев, архипелаге Шпицберген, а также несет гаплотипы вымерших оленей с архипелага Земля Франца Иосифа.

Глава 5. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ НОВОЙ ЗЕМЛИ

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

Так, к первой группе можно отнести многие виды чешуекрылых (Lepidoptera). Из отсеквенированных нами 3 видов пядениц *Eupithecia gelidata* Möschler, 1860, *Rheumaptera subhastata* (Nolcken, 1870), *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891) все оказались либо носителями широко распространенных гаплотипов, либо представлены

гаплотипами отличающимися от распространенных гаплотипов на одну замену. К первой группе относятся 2 вида перепончатокрылых: *Bombus hyperboreus* Schönherr, 1809 и *B. pyrrhopygus* Friese, 1902, в то время как *B. glacialis* Friese, 1902 является носителем эндемичных гаплотипов. Северные олени, также попадают в эту группу. Из гидробионтов в эту группу попадают 2 вида моллюсков из рода *Euglesa*. Представители *Euglesa globularis* имеют гаплотип, идентичный особям с острова Вайгач и отличающийся всего на одну замену от гаплотипа с Гыданского полуострова.

Вторая группа видов наиболее интересна, наличие этих таксонов на архипелаге не согласуется с гипотезой о сплошном покровном оледенении архипелага как минимум во время двух последних температурных минимумов 60 и 20 тысяч лет назад. По версии Джона Инге Свендсена с соавторами [Svendsen et al., 2004], 60 тысяч лет назад ледник покрывал территорию от Северного моря до западной части моря Лаптевых (включая все острова и архипелаги в этом диапазоне), а 20 лет назад ледник покрывал территорию от Ирландии до запада Таймыра. Однако молекулярно-генетические исследования опровергают такую палеогеографическую реконструкцию.

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

Доказательством наличия плейстоценовых рефугиумов также является обитание на архипелаге эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus unguatus* Baer, 1841. Этот подвид является сохранившейся линией древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов. Этот таксон также не

мог попасть на архипелаг никаким другим способом, как только по сухопутному мосту, до или во время последних двух ледниковых максимумов. Это подтверждают и данные анализа полных митохондриальных геномов. Расхождение групп копытных леммингов, обитающих на Таймыре, Ямале, в бассейне Печеры, произошло 63,8–52,0 тысяч лет назад [Fedorov et al., 2020], в это же время разошлись и *D. torquatus unguilatus* с материковыми подвидами [Spitsyn et al., 2021]. Соответственно, как минимум последний ледниковый максимум подвид пережил изолировано на архипелаге.

Помимо этих двух таксонов, в горных озерах Новой Земли выявлено 2 эндемичных гаплотипа арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) [Makhrov et al., 2019]. Следует отметить, что арктический голец является видом, полностью полагающимся на фенотипическую изменчивость, и генетически почти однороден от Кольского полуострова до Таймыра. На всей этой территории представлен только один широкораспространенный гаплотип Salv1. Эндемичные гаплотипы имеются только в Ладожском озере (Salv4) и в озере Собачье (Salv5) на полуострове Таймыр, где, по всей вероятности, были плейстоценовые рефугиумы. При этом в этих озерах обитают совместно как особи, имеющие широкораспространенный гаплотип Salv1, так и эндемичный гаплотип (Salv4 в Ладожском озере и Salv5 в озере Собачье). В изолированных озерах Новой Земли встречаются только эндемичные гаплотипы Salv2 и Salv3, а в озерах, имеющих выход в море, либо только широкораспространенный гаплотип Salv1, либо, как в озере Северное, широкораспространенный (Salv1) и эндемичный (Salv2) гаплотипы. Максимальная дистанция между озерами Новой Земли, в которых были найдены эндемичные гаплотипы, 70 км. Таким образом, можно полагать, что предки гольцов с гаплотипами Salv2 и Salv3 пережили последние оледенения в озерах архипелага. При этом после оледенений Новую Землю, как и другие арктические районы, заселили представители с широкораспространенным гаплотипом Salv1.

Щитень *Lepidurus glacialis* Packard, 1883, обитающий на архипелаге, также имеет эндемичный гаплотип гена *COI*. Генетическая дистанция между новоземельским

гаплотипом и ближайшими гаплотипами с Гыданского полуострова составляет 0,61–0,76%.

Bombus glacialis Friese, 1902 также имеет эндемичные гаплотипы на архипелаге Новая Земля. Расчетное время расхождения популяции острова Врангеля и популяции архипелага Новая Земля составляет 50–148 тысяч лет.

Помимо плейстоценовых рефугиумов, на Новой Земле располагались и голоценовые рефугиумы (частично существуют до настоящего времени). Во время температурного максимума, 5–6 тысяч лет назад, леса доходили до побережий арктических морей [Васильчук и др., 1983], при этом некоторые высокоарктические виды в это время вымерли. Предположительно, в это время вымерли популяции *B. glacialis*, обитавшие на материке, с сохранением только изолятов на двух островах: острове Южный Новой Земли и острове Врангеля. Также на Новой Земле сохранились потомки древних копытных леммингов, имевших расцвет во время ледниковых максимумов. Помимо Новой Земли, другая линия древних копытных леммингов сохранилась на острове Большевик архипелага Северная Земля. Линия с Новой Земли была описана как *Dicrostonyx torquatus ungulatus*, подвид с Северной Земли до настоящего времени не описан. Оба этих таксона отличаются от современных копытных леммингов, распространившихся в настоящее время в материковых тундрах, (помимо существенных генетических различий) особенностями строения зубной системы.

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

В целом фауна формировалась тремя основными путями. Западный путь – это путь вселения европейских видов по осушенному шельфу во время последних ледниковых периодов. Так на архипелаг проник *Lemmus lemmus chernovi*. Вероятно, этим путем в современное время могут попадать на архипелаг гидробионты. Можно предположить,

что основным вектором расселения в данном случае служат перелетные водоплавающие птицы, так как это основной путь их миграции на архипелаг. Восточный путь – это путь вселения сибирских видов по осушенному шельфу во время последних ледниковых периодов. Этим путем на архипелаг могли попасть шмель *Bombus glacialis* и щитень *Lepidurus glacialis*. Южный путь – это путь вселения видов с Вайгача, пересекая пролив Карские ворота, этим путем виды колонизируют архипелаг в настоящее время (чешуекрылые, заяц-беляк и др.).

Часть видов колонизировали архипелаг предположительно несколько раз, как например арктический голец *Salvelinus alpinus* и северные олени *Rangifer tarandus* (для последнего имеются в виду только естественные вселения). Некоторые виды проникли на архипелаг благодаря человеку, это одичавшие домашние собаки *Canis familiaris* Linnaeus, 1758 и завезенные северные олени с о. Колгуев. Часть видов и подвидов в настоящее время проникают на архипелаг, не образуя жизнеспособных популяций. Это такие виды, как *Nymphalis xanthomelas* (Esper, 1781), *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758), *Morus bassanus* (Linnaeus, 1758), *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), *Branta canadensis* (Linnaeus, 1758), *Cygnus olor* (Gmelin, 1789), *Pica pica* (Linnaeus, 1758) и другие [Розенфельд, Спицын, 2017; Spitsyn et al., 2020; Spitsyn, Bolotov, 2020; Bolotov et al., 2021 b]. В основном в данную группу попадают виды с высокими миграционными возможностями.

ВЫВОДЫ

1. Для фауны архипелага Новая Земля впервые приведены 30 таксонов из групп: щитни (Notostraca), остракоды (Ostracoda), амфиподы (Amphipoda), жуужелицы (Carabidae), чешуекрылые (Lepidoptera), моллюски (Mollusca), птицы (Aves), млекопитающие (Mammalia). Исключены из фауны 5 видов.
2. Подтвержден таксономический статус реликтового вида шмелей *Bombus glacialis* Friese, 1902. Вид имеет генетическую дистанцию по гену *COI* от ближайшего вида 2,1%. Подтверждены находки вида на острове Врангеля, в то время как находки на

полуострове Канин и острове Колгуев оказались меланизированными особями *B. lapponicus* (Fabricius, 1793). Время изоляции вида на архипелаге Новая Земля, согласно данным калиброванной филогении, 50–148 тысяч лет.

3. Вид щитней *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1776) в его современном понимании по молекулярно-генетическим данным является комплексом из двух самостоятельных таксонов видового уровня с дистанцией между кладами по гену *COI* 5,7–8,2%. На основе молекулярно-генетического анализа по двум генам мы восстанавливаем вид *Lepidurus glacialis* Packard, 1883 и считаем его валидным. Этот вид обитает на архипелаге Шпицберген, Исландии, Новой Земле, Гыданском полуострове, Таймыре, Чукотке и Канаде.

4. Молекулярно-генетическими методами подтвержден таксономический статус эндемичного подвида копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus unguulatus* Baer, 1841. Подвид является сохранившимся представителем почти вымершей линии древних копытных леммингов, имевших расцвет во время последних ледниковых максимумов. По расчетным данным, он находится в изоляции на архипелаге примерно 52–63 тысяч лет. На основе данных секвенирования полных митогеномов имеет дистанцию от других подвигов 0,7–1,2%.

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

6. Наличие на Новой Земле эндемичных таксонов, а также значительное количество видов, имеющих эндемичные гаплотипы митохондриальной и ядерной ДНК, доказывают существование на архипелаге голоценовых и плейстоценовых рефугиумов. Это также

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

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

в изданиях, рекомендованных ВАК РФ (Web of Science и (или) Scopus)

1. Bernalaya, Y. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence / Y. Bernalaya, I. Bolotov, O. Aksenova, A. Kondakov, **V. Spitsyn**, Y. Kogut, S. Sokolova // *Polar Biology*. – 2017. – Vol. 40. – № 10. – P. 2119–2126. – DOI 10.1007/s00300-017-2119-y
2. Bernalaya, Y. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) / Y. Bernalaya, A. Przhiboro, O. Aksenova, N. Berezina, M. Gofarov, A. Kondakov, E. Kurashov, L. Litvinchuk, S. Sokolova, **V. Spitsyn**, A. Shevchenko, I. Tsiplenkina, O. Travina, A. Tomilova // *Polar Biology*. – 2021. – Vol. 44. – № 1. – P. 539–557. – DOI 10.1007/s00300-021-02817-4
3. Bolotov, I. N. New occurrences, morphology, and imaginal phenology of the rarest Arctic tiger moth *Arctia tundra* (Erebidae: Arctiinae) / I. N. Bolotov, **V. M. Spitsyn**, E. S. Babushkin, E. A. Spitsyna, Y. S. Kolosova, N. A. Zubrii // *Ecologica Montenegrina*. – 2021. – Vol. 39. – P. 121–128. – DOI 10.37828/em.2021.39.13

4. Bolotov, I. N. Long-distance dispersal of migrant butterflies to the Arctic Ocean islands, with a record of *Nymphalis xanthomelas* at the northern edge of Novaya Zemlya (76.95°N) / I. N. Bolotov, I. A. Mizin, A. A. Zheludkova, O. V. Aksenova, Y. S. Kolosova, G. S. Potapov, **V. M. Spitsyn**, M. Y. Gofarov // *Nota Lepidopterologica*. – 2021. – Vol. 44. – P. 73–90. – DOI 10.3897/nl.44.62249
5. Kullberg, J. Moths and butterflies (Insecta: Lepidoptera) of the Russian Arctic islands in the Barents Sea / J. Kullberg, B. Y. Filippov, **V. M. Spitsyn**, N. A. Zubrij, M. V. Kozlov // *Polar Biology*. – 2018. – № 42. – P. 335–346. – DOI 10.1007/s00300-018-2425-z
6. Makhrov, A. A. Resident and Anadromous Forms of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) from North-East Europe: An Example of High Ecological Variability without Speciation / A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, **V. M. Spitsyn**, M. Yu. Gofarov, V. S. Artamonova // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. – 2019. – Vol. 485. – P. 119–122.
7. Potapov, G. S. Pollinators on the polar edge of the Ecumene: taxonomy, phylogeography, and ecology of bumble bees from Novaya Zemlya / G. S. Potapov, A. V. Kondakov, B. Yu. Filippov, M. Yu. Gofarov, Y. S. Kolosova, **V. M. Spitsyn**, A. A. Tomilova, N. A. Zubrii, I. N. Bolotov // *ZooKeys*. – 2019. – Vol. 866. – P. 85–115. – DOI 10.3897/zookeys.866.35084
8. Potapov, G. S. An integrative taxonomic approach confirms the valid status of *Bombus glacialis*, an endemic bumblebee species of the High Arctic / G. S. Potapov, A. V. Kondakov, **V. M. Spitsyn**, B. Yu. Filippov, Yu. S. Kolosova, N. A. Zubrii, I. N. Bolotov // *Polar Biology*. – 2018. – Vol. 41. – P. 629–642. – DOI 10.1007/s00300-017-2224-y
9. Potapov, G. S. The last refugia for a polar relict pollinator: Isolates of *Bombus glacialis* on Novaya Zemlya and Wrangel Island indicate its broader former range in the Pleistocene / G. S. Potapov, M. V. Berezin, Yu. S. Kolosova, A. V. Kondakov, A. A. Tomilova, **V. M. Spitsyn**, A. A. Zheludkova, N. A. Zubrii, B. Yu. Filippov, I. N. Bolotov // *Polar Biology*. – 2021. – Vol. 44. – P. 1691–1709. – DOI 10.1007/s00300-021-02912-6
10. **Spitsyn, V. M.** A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia / **V. M. Spitsyn**, I. N. Bolotov, A. V. Kondakov, A. L. Klass, I. A. Mizin, A. A.

Tomilova, N. A. Zubrii, M. Y. Gofarov // *Ecologica Montenegrina*. – 2021. – Vol. 40. – P. 93–117. – DOI 10.37828/em.2021.40.8

11. **Spitsyn, V. M.** Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia / **V. M. Spitsyn**, A. V. Kondakov, E. Froufe, M. Y. Gofarov, A. Gomes-Dos-Santos, J. Teiga-Teixeira, E. A. Spitsyna, N. A. Zubrii, M. Lopes-Lima, I. N. Bolotov // *Ecologica Montenegrina*. – 2021. – Vol. 40. – P. 133–139. – DOI 10.37828/em.2021.40.12

12. **Spitsyn, V. M.** First record of *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758) from Novaya Zemlya, Russian Arctic / **V. M. Spitsyn**, N. I. Bolotov // *Check List*. – 2020. – Vol. 16. – № 1. – P. 59–61. – DOI 10.15560/16.1.59

13. **Spitsyn, V. M.** An updated annotated list of birds of the Novaya Zemlya archipelago / **V. M. Spitsyn**, P. M. Glazov, V. V. Anufriev, S. B. Rozenfeld // *Biharean Biologist*. – 2020. – Vol. 14. – № 2. – P. 98–104.

14. **Spitsyn, V. M.** Life in the extreme environment: Structure and species richness of bird assemblages on Yuzhny Island of Novaya Zemlya, Russia / **V. M. Spitsyn**, Y. E. Kogut, I. N. Bolotov // *Ecologica Montenegrina*. – 2021. – Vol. 39. – P. 46–58. – DOI 10.37828/em.2021.39.5

15. **Spitsyn, V. M.** Annotated list of bird species of the Malye Karmakuly Polar Station, Yuzhny Island of Novaya Zemlya / **V. M. Spitsyn**, S. R. Rozenfeld, N. I. Bolotov // *Biharean Biologist*. – 2018. – Vol. 12. – № 1. – P. 21–26.

16. **Spitsyn, V. M.** New records of moths (Lepidoptera) from Novaya Zemlya, Arctic Russia, with a supplement of DNA barcoding data // **V. M. Spitsyn**, A. V. Kondakov, A. A. Tomilova, E. A. Spitsyna, G. S. Potapov // *Russian Entomological Journal*. – 2021. – Vol. 30. – № 2. – P. 178–181. – DOI 10.15298/rusentj.30.2.12

Подписано в печать 15.04.2022
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.
Заказ № 5. Тираж 100 экз.

Отпечатано в Издательском доме имени В.Н. Булатова
163060, г. Архангельск, ул. Урицкого, 56