

Структура фауны и эколого-географические особенности стрекоз (Insecta, Odonata) восточноевропейской Гипоарктики

The structure of the fauna, ecological and geographical feature of dragonflies (Insecta, Odonata) of the East European Holarctic

А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, О.А. Лоскутова
A.G. Tatarinov, O.I. Kulakova, O.A. Loskutova

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая 28, Сыктывкар 167982 Россия. E-mail: iduna@rambler.ru.
Institute of Biology, Russian Academy of Sciences, Komi Science Centre Ural Branch RAS, Kommunisticheskaya Str. 28, Syktyvkar 167982 Russia.

Ключевые слова: стрекозы, локальная фауна, тундра, лесотундра, Гипоарктика.

Key words: dragonflies, local fauna, tundra, forest tundra, Holarctic.

Резюме. На территории восточноевропейской Гипоарктики выявлено 28 видов стрекоз из шести семейств. Основу таксономического разнообразия составляют четыре семейства: Libellulidae, Coenagrionidae, Corduliidae и Aeschnidae. Видовое богатство локальных фаун постепенно снижается в северном направлении. По характеру долготного распространения преобладают представители транспалеарктической и голарктической групп. У двух видов (*Coenagrion hylas* и *Leucorrhinia orientalis*) в регионе проходит западная граница распространения. По типу ландшафтно-зонального распределения восточноевропейской Гипоарктики преобладают умеренные виды, гипоарктических видов стрекоз всего два: *Somatochlora sahlbergi* и *Aeshna subarctica*.

Abstract. On the territory of East European Holarctic identified 28 species of dragonflies of the six families. The basis of taxonomic diversity consists of four families: Libellulidae, Coenagrionidae, Corduliidae and Aeschnidae. Species richness of local faunas gradually decreases towards the North. The nature of the longitudinal distribution is dominated by representatives of transpalearctic and Holarctic groups. In two species: *Coenagrion hylas* and *Leucorrhinia orientalis* in the region has the Western boundary of the distribution. The type of landscape-zonal distribution of East European Holarctic prevail temperate species. Holarctic species of dragonflies are only two: *Somatochlora sahlbergi* and *Aeshna subarctica*.

Введение

Восточноевропейская Гипоарктика — обширный регион, простирающийся на восток от п-ова Канин до Полярного Урала и Югорского п-ова. В широтно-зональном отношении он охватывает северную полосу притундровых таёжных (крайнесеверо-таёжных) лесов, лесотундру, подзоны южной и типичной тундры.

Из-за суровых условий климата и труднодоступности восточноевропейская Гипоарктика остаётся одним из наименее изученных в энтомологическом отношении регионов Европы. Первые сведения о стрекозах изучаемой территории привёл Б.М. Жит-

ков [1904 (Zhitkov, 1904)], который наблюдал на п-ове Канин *Somatochlora arctica* и какой-то вид рода *Aeshna*. К.Ф. Седых [1974 (Sedykh, 1974)] для Полярного Урала указал четыре вида: *Coenagrion hastulatum*, *Aeshna subarctica*, *Somatochlora arctica* и *S. alpestris*. В работе Т.Г. Стронк [1977 (Stronk, 1977)] этот список дополнен ещё двумя видами: *Aeshna crenata* и *Somatochlora sahlbergi*. Двумя соавторами данной статьи была опубликована фаунистическая сводка по стрекозам европейского Северо-Востока России [Татаринов, Кулакова, 2009 (Tatarinov, Kulakova, 2009)], в которой были собраны все накопленные к тому времени сведения о стрекозах Полярного Урала и Большеземельской тундры. Последующие исследования на территории восточноевропейской Гипоарктики позволили значительно пополнить сведения о распространении стрекоз в данном регионе. Цель настоящей работы — выявить структуру и пространственную организацию одонатофауны восточноевропейской Гипоарктики, представить имеющиеся данные о распределении личинок стрекоз в водоёмах региона.

Материал и методы

Данная статья основана на материалах, собранных авторами в период с 1993 по 2015 гг. Дополнительно изучались материалы по стрекозам, хранящиеся в фондах научного музея Ин-та биологии Коми научного центра УрО РАН, Зоомузея СыктГУ, музея Природы Земли г. Ухты, имеющиеся литературные источники. Это позволило составить достаточно полные видовые списки стрекоз для 26 локальных фаун, расположенных в полосе притундровых (крайнесеверо-таёжных) лесов у Северного полярного круга, а также в лесотундре, подзонах южной и типичной тундры Русской равнины и Уральской горной страны. Локальная фауна в настоящей работе интерпретируется по аналогии с понятием «локальной флоры» как выявленная фауна какого-либо гео-

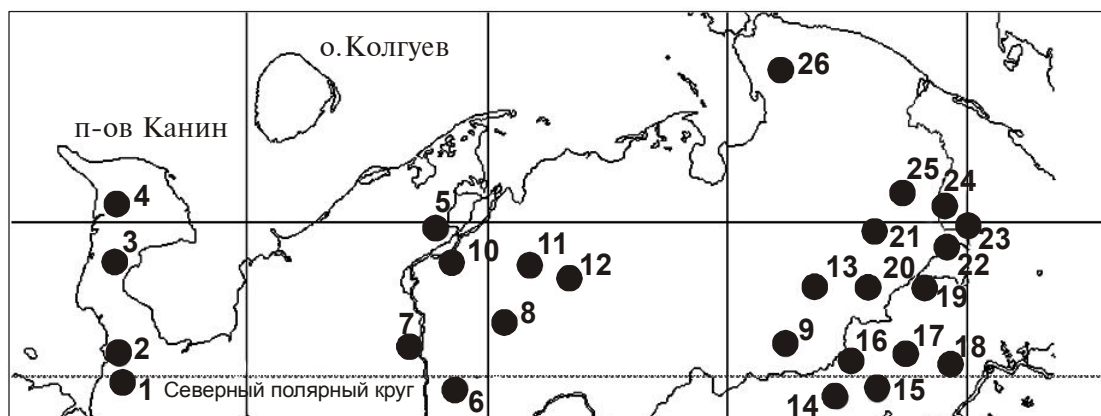


Рис. 1. Карта-схема района исследований.
Fig. 1. Schematic map of the study area.

графического района (локалитета), или проба фауны в нём, отражающая результаты первичных видовых учётов [Макаров, Маталин, 2009 (Makarov, Matalin, 2009)].

На рис. 1 указаны места сбора материала (в скобках приведены сборщики и годы сбора): 1 — оз. Кабанова (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2014), 2 — оз. Феклистова (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2014), 3 — оз. Щучье (Сяторей) (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2014), 4 — Канинский Камень, устье р. Верхний Нюдер (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2014), 5 — оз. Голодная Губа (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2012), 6 — оз. Нижнее Маерское (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, О.А. Лоскутова, 2009), 7 — пос. Новый Бор (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2003), 8 — среднее течение р. Шапкина, якорная стоянка «Буровая-1» (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2003), 9 — среднее течение р. Большая Роговая (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, О.А. Лоскутова, 2010), 10 — г. Нарьян-Мар (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 1997, 2003, 2012), 11 — верхнее течение р. Шапкина, якорная стоянка «Буровая-23» (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2003), 12 — местечко Янгеч-Мыльк (А.Г. Татаринов, 1997), 13 — Падимейские озёра (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2009), 14 — оз. Пагаты (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2007), 15 — оз. Малая Лохорта (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2010), 16 — ст. Сейда (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2007, 2013), 17 — Полярный Урал, Полярный (98–110 км железнодорожной ветки Сейда-Лабитнанги) (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2007, 2008, 2013), 18 — ст. Сось, Красный Камень (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 1993, 1994, 1997, 1999, 2001, 2007, 2008, 2013), 19 — заказник «Хребтовый» (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2008), 20 — г. Воркута (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 1993, 1997, 2004, 2007–2010), 21 — нижнее течение р. Хальмер-Ю, среднее течение р. Силоваяха (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, О.А. Лоскутова, 2004, 2012), 22 — озера Протоchnое, Усваты (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2008), 23 — место слияния рек Большая и Малая Кара (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2010),

24 — хребт Оченырда (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2007), 25 — озёра Ховраты, Парматы, Уткаты (А.Г. Татаринов, О.И. Кулакова, 2015), Пай-Хой, хр. Малая Падея (А.Г. Татаринов, 2010).

Имаго стрекоз отлавливались в естественных местообитаниях с помощью воздушного энтомологического сачка. Личинок стрекоз собирали водным сачком путём кошения по погружённой растительности. Сухие насекомые и спиртовые препараты личинок определены и хранятся в научном музее Института биологии Коми научного центра УрО РАН.

Таксономическая и ареалогическая структура фауны

За период исследований на территории восточноевропейской Гипоарктики было обнаружено 28 видов стрекоз из шести семейств (табл. 1). Основу таксономического разнообразия составляют четыре семейства: Libellulidae (8 видов), Coenagrionidae (6), Corduliidae (5) и Aeschnidae (5). Одним–двумя видами представлены семейства Gomphidae, Calopterygidae и Lestidae (рис. 2).

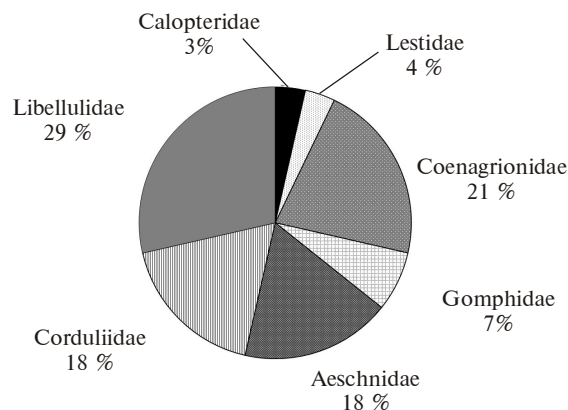


Рис. 2. Видовая насыщенность семейств в фауне стрекоз восточноевропейской Гипоарктики.

Fig. 2. Species richness of families in the fauna of dragonflies of East European Hypoarctic.

Таблица 1. Видовой состав и географическое распределение стрекоз восточноевропейской Гипоарктики
Table 1. Species composition and distribution of dragonflies in the East European Holarctic

Семейство, вид	П-ов Канин		Малоземельская тундра	Большеземельская тундра			Поларный Урал, Приуралье		Пай-Хой
	I	II		III	I	II	III	IV	
Calopterygidae									
<i>Calopteryx virgo</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	6	-	-	-	-	-
Lestidae									
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	1	-	-	6	-	-	-	-	-
Coenagrionidae									
<i>Coenagrion armatum</i> (Charpentier, 1840)	-	-	-	7	-	-	-	-	-
<i>C. johannsoni</i> (Wallengren, 1894)	1	-	-	5	8, 9*	10	16, 18	20	-
<i>C. hastulatum</i> (Charpentier, 1825)	1	2	-	5*	6*, 7	8, 9*	14*, 16, 18*	20*, 21, 22	-
<i>C. hylas</i> (Trybom, 1889)	-	-	-	-	-	-	-	21*	-
<i>C. pulchellum</i> (Van der Linden, 1823)	-	-	-	-	6*, 7	-	-	-	-
<i>Erytroma najas</i> (Hansemann, 1823)	1	-	-	6, 7	8, 9	10	14*	-	-
Gomphidae									
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	7	-	-	14	-	-
<i>Ophiogomphus ecilia</i> (Geoffroy, 1785)	-	-	-	6	-	-	-	-	-
Aeschnidae									
<i>Aeschna coerulea</i> (Strom, 1783)	1*	2	-	5	6*	9	16, 18*	19, 21, 22*	-
<i>Ae. crenata</i> Hagen, 1856	1	2	-	5*	-	9*	14*, 16*, 18	19, 21, 22*, 23*	-
<i>Ae. juncea</i> (Linnaeus, 1758)	1*	2*	-	5*	6*, 7	8, 9*	14*, 15, 16, 17, 18*	19*, 20, 21, 23*, 24, 25	26
<i>Ae. subarctica</i> Walker, 1908	-	2	3, 4	5*	6, 7	8	14*, 15, 16, 17, 18	19, 20, 21, 23, 24, 25	26
<i>Ae. grandis</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	5	6, 7	8, 9	14, 16, 18	19, 21, 22, 23, 25	-
Corduliidae									
<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	5	6*, 7	-	-	-	-
<i>Somatochlora alpestris</i> (Selys, 1840)	-	-	-	-	-	8	14, 16, 17, 18	19	-
<i>S. arctica</i> (Zetterstedt, 1840)	1	2	-	5*	6, 7	8, 9*	14*, 15, 16, 17, 18*	19*, 20*, 21, 22, 24, 25	26
<i>S. metallica</i> (Van der Linden, 1825)	1	-	-	-	6*, 7	8, 9*	14, 16, 18	19	-
<i>S. sahlbergi</i> Trybom, 1889	-	2	3, 4	5*	-	8	14, 15, 16, 17*, 18*	19*, 20, 21, 22, 23*, 24, 25	26
Libellulidae									
<i>Libellula quadrimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	1	-	-	-	6	9	14, 16, 18	22	-
<i>Leucorrhinia dubia</i> (Van der Linden, 1825)	1	-	-	-	6*	-	14	-	-
<i>L. orientalis</i> (Selys, 1887)	-	-	-	-	6*	-	15	-	-
<i>L. rubicunda</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	6, 7	8	14	-	-
<i>Sympetrum flavolum</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	-	5	6*, 7	8, 9*	14, 15, 16*, 17, 18	19, 20, 21, 22, 24	26
<i>S. vulgatum</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	-	-	6*	9*	14*, 16, 18	19, 22	-
<i>S. danae</i> (Sulzer, 1776)	1	2	-	5*	6*, 7	8, 9*	14*, 15, 16, 17, 18*	19, 20, 21, 22*, 23, 24	-
<i>S. sanguineum</i> (Müller, 1764)	-	-	-	-	6	9	14	-	-

Обозначения: Полосы и подзоны растительности: I — крайнесеверная тайга, II — лесотундра, III — южная тундра, IV — типичная тундра. 1–25 — места сбора материала. см. рис 1. * — локалитеты, в которых обнаружены виды на личиночной стадии развития.

Indications: Landscape zones: I — extreme northern taiga, II — forest tundra, III — southern tundra, IV — northern (typical) tundra. 1–25 — see fig.1. * — dragonfly larvae.

Ареалогическая структура региональной одонатофауны достаточно простая. По характеру долготного распространения преобладают представители транспалеарктической группы, девять видов (32 %): *Lestes sponsa*, *Coenagrion armatum*, *Ophiogomphus cecilia*, *Cordulia aenea*, *Somatochlora metallica*, *S. arctica*, *S. alpestris*, *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum*. От Европы до Восточной Сибири включительно встречается *Coenagrion johassoni*. Семь видов (25 %) имеют голарктическое (американо-евразиатское) распространение: *Aeshna subarctica*, *Ae. coerulea*, *Ae. juncea*, *Ae. crenata*, *Somatochlora sahlbergi*, *Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum danae*. Западно-центральнопалеарктическое распространение характерно для шести видов (21 %): *Calopteryx virgo*, *Coenagrion pulchellum*, *C. hastulatum*, *Erytroma najas*, *Gomphus vulgatissimus*, *Aeshna grandis*. Европу и в разной степени Западную Сибирь охватывают ареалы трёх видов (11 %): *Leucorrhinia dubia*, *L. rubicunda*, *Sympetrum sanguineum*.

Для северо-восточной Европы характерно присутствие в составе флоры и фауны восточноевропейских географических элементов — видов и подвиговых таксонов, у которых здесь проходит западная граница распространения, а основная часть ареалов находится в Сибири и на Дальнем Востоке. За эту особенность регион образно назван «Сибирь в Европе» [Sahlberg, 1898]. В фауне стрекоз удельный вес «восточных» видов невелик — 7 %. Это *Coenagrion hylas* (имеет географический изолят в Центральной Европе), обнаруженный на Полярном Урале и в Приуралье, а также на севере Архангельской области [Bernard, Daraz, 2010], и *Leucorrhinia orientalis*, локально распространённый в северных областях Урала, крайнесеверной тайге Русской равнины (оз. Н. Маерское, определение личинок О.А. Поповой). На Северном Урале (не входящем в изучаемый регион) локально встречается *Somatochlora graeseri* (Selys, 1887) [Brockhaus, 2013], который вполне может быть найден на Полярном Урале. Наконец, в Архангельской области был обнаружен *Coenagrion glaciale* [Bernard, Daraz, 2010], который также можно ожидать на рассматриваемой территории.

Географическое распределение и ландшафтно-зональные группы видов

Родовое и видовое богатство стрекоз в локальных фаунах снижается в северном направлении в два и три раза соответственно (табл. 2). Та же тенденция наблюдается и внутри семейств. За пределы притундровых лесов не выходят семейства Calopterygidae и Lestidae. Распространение на север двух видов Gomphidae в целом также совпадает с границей лесной растительности. Самец *Gomphus vulgatissimus*, однажды обнаруженный в лесотундровой провинции Полярного Урала (локальная фауна 14), скорее

Таблица 2. Показатели таксономического разнообразия стрекоз для разных подзон растительности восточноевропейской Гипоарктики
Table 2. Dragonfly taxonomic diversity in landscape zones of the East European Hypoarctic

Показатели		I	II	III	IV
Число локальных фаун		3	8	13	1
Odonata					
Число видов	Мин.	8	6	2	5
	Макс.	23	17	12	
	Среднее	16	12	7	
Число родов	Мин.	8	3	2	3
	Макс.	12	7	5	
	Среднее	10	5	3	
Calopterygidae					
Число видов		1	–	–	–
Число родов		1	–	–	–
Lestidae					
Число видов		1	–	–	–
Число родов		1	–	–	–
Coenagrionidae					
Среднее число видов		3	2	1	–
Среднее число родов		2	1	1	–
Gomphidae					
Среднее число видов		1	1	–	–
Среднее число родов		1	1	–	–
Aeschnidae					
Среднее число видов		4	3	2	1
Среднее число родов		1	1	1	1
Corduliidae					
Среднее число видов		3	4	2	1
Среднее число родов		2	1	1	1
Libellulidae					
Среднее число видов		5	4	2	1
Среднее число родов		3	3	1	1

Обозначения: I — крайнесеверная тайга, II — лесотундра, III — южная тундра, IV — типичная тундра.

Indications: I — extreme northern taiga, II — forest tundra, III — southern tundra, IV — northern (typical) tundra.

всего, является мигрантом, проникшим сюда по речной пойме. Тенденция к снижению числа видов в северном направлении менее всего выражена в семействе Corduliidae.

Особенностью гипоарктической одонатофауны является, то, что в северном направлении происходит её постепенное обеднение без выраженной качественной перестройки видового состава. Собственно тундровых видов стрекоз нет, на это обращали

внимание ещё Б.Ф. Бельшев и А.Ю. Харитонов [1981 (Belyshev, Kharitonov, 1981)]. Например, у хорошо изученных дневных чешуекрылых чётко выделяются видовые группы эварктов, гемиарктов и гипоарктов, формирующие основу ландшафтно-зональной структуры арктической (в широком смысле) лепидоптерофауны [Чернов, Татарин, 2006 (Chernov, Tatarinov, 2006)]. Из стрекоз наиболее успешно условия Крайнего Севера освоили виды *Somatochlora sahlbergi* и *Aeshna subarctica*. В гипоарктическом поясе у этих видов находится т.н. зона «экологического оптимума»: они широко распространены и проходят полный цикл развития в лесотундре, южной тундре, проникают в подзону типичных тундр, в таёжной зоне немногочисленны и характеризуются локальной встречаемостью. Поэтому их ландшафтно-зональное распределение на северо-востоке Европы можно уверенно отнести к гипоарктическому типу. Вид *Somatochlora arctica*, несмотря на своё название, наиболее представлен в полосе лесотундры и на севере таёжной зоны, локально распространён до южной тайги. В рассматриваемом регионе это, скорее, севернобореальный вид. То же самое можно сказать и о виде *Aeshna crenata*. Виды *Coenagrion hylas* и *Somatochlora alpestris* известны, преимущественно, из заполярных районов, но очень редки, поэтому на данном этапе исследований зону их экологического оптимума в регионе определить не представляется возможным. Остальные виды стрекоз по типу ландшафтно-зонального распределения целесообразно объединить в группу температурных видов. В восточноевропейской Гипоарктике у них находится зона прерывистого распространения или зона периодического вымирания. Несомненно, сезонными мигрантами в Заполярье являются такие виды как *Aeshna grandis*, *Lilellula quadrimaculata* и упомянутый выше *Gomphus vulgatissimus*.

Личиночные стадии развития

По мнению А.Ю. Харитонova [1975 (Kharitonov, 1975)], в освоении стрекозами высоких широт большое значение имеют экологические требования видов на личиночной стадии развития. В водоёмах изучаемого региона были обнаружены личинки 17 видов, в том числе в полосе притундровых лесов и лесотундре — по 12 видов, в южной тундре — 9. В подзоне типичной тундры зафиксированы только имаго.

Как отметили Б.Ф. Бельшев и А.Ю. Харитонов [1981 (Belyshev, Kharitonov, 1981)], в составе одонатофауны Заполярья практически отсутствуют реофильные виды, а стрекозы, развивающиеся в лесной зоне в проточных и стоячих водах, здесь заселяют только непроточные водоёмы. Данное явление отмечено и для некоторых стрекоз региональной фауны. В небольших хорошо прогреваемых озерах, лужах, болотных мочажинах Большеземельской тундры

были обнаружены личинки *Coenagrion hastulatum*, *Erythromma najas*, *Somatochlora arctica*, *S. metallica*, *Sympetrum flaveolum*. В таёжной зоне они обитают также в небольших реках и ручьях. Личинки остальных видов заселяют три группы стоячих водоёмов:

1. Временные, пересыхающие летом лужи, каналы, болотные мочажины. В них найдены представители родов *Erythromma*, *Coenagrion*, в том числе вид *C. hylas*, а также вид *Sympetrum danae*.

2. Постоянные малые озера с площадью зеркала 30–100 м², сплошь заросшие макрофитами. Одонатофауна этих водоёмов представлена видами родов *Coenagrion*, *Aeshna* (*Ae. juncea*, *Ae. subarctica*, *Ae. crenata*), *Cordulia aenea*, *Somatochlora* (*S. sahlbergi*, *S. metallica*, *S. arctica*), *Sympetrum*, *Leucorrhinia* (*L. dubia*, *L. orientalis*).

3. Озёра с площадью зеркала более 100 м², только у берегов заросшие осокой. В данных биотопах обнаружены личинки видов *Somatochlora arctica*, *S. sahlbergi*, *Aeshna juncea*, *Ae. subarctica*, *Ae. coerulea*.

Заключение

Одна из первых попыток представить картину разнообразия стрекоз арктических (в широком смысле) областей принадлежит Е. Мэю [May, 1932], который привёл список из 19 видов. Б.Ф. Бельшев и А.Ю. Харитонов [1980 (Belyshev, Kharitonov, 1980)] в состав мировой заполярной одонатофауны включили 31 вид. Видовое богатство стрекоз отличается в разных гипоарктических секторах, но можно оценить, что средний уровень из 10–15 постоянно обитающих видов и 5–7 регулярных мигрантов близок к максимуму разнообразия данной таксономической группы насекомых в условиях Заполярья. С учётом пограничных с Северным Полярным кругом лесных территорий, что соответствует понятию Гипоарктика, он возрастет до 25–30 видов.

Представленность группы (% от мирового богатства) является весьма интересным и информативным показателем. Он позволяет судить, насколько успешно таксономическая группа освоила условия окружающей среды региона или ландшафтной зоны [Chernov, 1975]. На земном шаре по последним данным насчитывается порядка 6000 видов стрекоз [Steinmann, 1997a, b; Tyagi, 2007; Zhang, 2013]. Представленность отряда Odonata в таёжной зоне северо-востока Европы составляет около 0,88 %, в подзоне южной тундры — около 0,27 %, в типичной тундре — 0,08 %. Таким образом, биологический потенциал стрекоз в восточноевропейской Гипоарктике резко снижается. Лимитирующие факторы в освоении стрекозами высоких широт остаются неясными. Исторической молодостью низкое разнообразие гипоарктической одонатофауны объяснить нельзя. Надо отметить относительно высокий уровень таксономического разнообразия и ценотическую значимость здесь таких амфибиотических насекомых,

как подёнки, веснянки и ручейники, а также водных жесткокрылых [Kuznetsov, 1938; Chernov, 1978]. Поэтому этот вопрос, несомненно, требует дальнейшего углублённого изучения.

Благодарности

Работа поддержана программой фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 12-4-7-006-Арктика «Комплексная оценка природных экосистем восточно-европейского сектора Арктики для выделения территорий высокой природоохранной ценности» (2012–2014 гг.).

Авторы выражают искреннюю благодарность О.Н. Поповой за определение части сборов личинок стрекоз и ценные советы, сделанные в период подготовки статьи.

Литература

- Belyshev B.F., Kharitonov A.Yu. 1980. [Arctic Odonatofauna (Insecta, Odonata) of the Northern Hemisphere and probable ways of this forming] // *Izvestiya Sibirskogo otdelenia Akademii Nauk SSSR. Seriya Biologicheskkiye nauki*. P.35–38. [In Russian].
- Belyshev B.F., Kharitonov A.Yu. 1981. [Dragonfly Geography (Odonata) of Boreal Faunistic Kingdom]. Novosibirsk: Nauka. 280 p. [In Russian].
- 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*. Vol.13(1). P.39–62.
- Brockhaus T. 2013. Odonata records from the Polar Ural and the Petchoro-Ilycheski zapovednik, Komi Republic, Russian Federation // *Notula odonatologicae*. Vol.8. No.2. P.17–36.
- Chernov Yu.I. 1975. [Natural zones and animal kingdom of land]. M. 222 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1978. Structure of animal population in the Subarctic. Moscow: Nauka. 167 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I., Tatarinov A.G. 2006. [Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the Arctic Fauna] // *Zoologicheskyy zhurnal*. Vol.85. No.10. P.1205–1229. [In Russian].
- Kharitonov A.Yu. 1975. [Habitat conditions of the Dragonfly larval stages in the Arctic] // *Ekologiya*. No.3. P.96–99. [In Russian].
- Kuznetsov N.Ya. 1938. [Arctic Fauna of the Eurasia and its origin (mainly on the Lepidoptera materials)]. Leningrad. Trudy Zoologicheskogo instituta. Vol.5. No.1. 85 p. [In Russian].
- 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] // *Vidy i soobshchestva v ekstremal'nykh usloviyakh*. Moscow–Sofia: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK–Pensoft. P.353–374. [In Russian].
- May E. 1932. Die Odonaten des arktischen Gebietes // *Fauna Arctica*. Bd.VI. P.175–182.
- Sahlberg J. 1898. Catalogus praecursorius Coleopterorum in valle fluminis Petschora collectorum // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. Bd.32. P.336–344.
- Sedykh K.F. 1974. [Fauna of the Komi Republic. Invertebrates]. Syktyvkar. 192 p. [In Russian].
- Steinmann H. 1997a. World Catalogue of Odonata. Vol.I: Zygoptera. London. 500 p.
- Steinmann H. 1997b. World Catalogue of Odonata. Vol.II: Anisoptera. London. 636 p.
- Stronk T.G. 1977. [On the fauna, ecology and biology of the Dragonflies (Odonata, Insecta) of the Komi Republic] // *Geographicheskie aspekty ochrany flory i fauny na Severo-Vostoche evropeyskoi chasty SSSR*. P.47–96. [In Russian].
- Tatarinov A.G., Kulakova O.I. 2009. [Dragonflies]. Sankt-Petersburg: Nauka. Fauna of the European North-East of Russia. Vol.X. 213 p. [In Russian].
- Tyagi B.K. 2007. Odonata: Biology of Dragonflies. Scientific Publishers. 366 p.
- Zhang Z.-Q. 2013. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness // *Zootaxa*. No.3703. P.1–82.
- Zhitkov B.M. 1904. [In the Kanin tundra] // *Zapiski Imperatorskogo Russkogo Geographicheskogo obshchestva po obshey geographii*. Vol.61. No.1. 170 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 5.2.2015