

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ

На правах рукописи

Леонов Владислав Дмитриевич

ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ (ACARI: ORIBATIDA) ТУНДРОВЫХ ПОЧВ
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

специальность 03.02.08 — экология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., профессор, чл.-корр. РАН
Шоба Сергей Алексеевич

Москва, 2016

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Литературный обзор.....	12
1.1. Панцирные клещи - орибатида (Acari: Oribatida): особенности биологии и экологии.....	12
1.2. Орибатида в экстремальных условиях тундровой зоны и зоны полярных пустынь.....	27
1.2.1. Общая характеристика тундровой зоны и зоны полярных пустынь.....	27
1.2.2. Фауна и население орибатид в условиях тундровой зоны и зоны полярных пустынь.....	36
1.2.3. Особенности, присущие таксоцену орибатид в Арктике	48
1.3. Орибатида в экстремальных условиях горных тундр	54
1.3.1. Орибатида горных тундр гор субарктики.....	58
1.3.2. Горные болота тундрового пояса	61
Глава 2. Район и объекты исследования	63
2.1. Равнинные тундры на Кольском полуострове	66
2.1.1. Окрестности поселка Дальние Зеленцы	68
2.2. Горные системы Кольского полуострова.....	70
2.2.1. Хребет Чунатундры	72
2.2.2. Хибины, гора Вудъяврчорр.....	74
2.2.3. Ловозерские тундры.....	76
Глава 3. Материал и методы исследования	78
3.1. Сбор и первичная обработка полевого материала.....	78
3.2. Определение орибатид	79
3.3. Математическая обработка данных	81
3.4. Система сокращений	85
Глава 4. Результаты.....	87
4.1. Население орибатид тундр окрестностей поселка Дальние Зеленцы ...	90
4.2. Население орибатид горных тундр Хибинского горного массива	93
4.3. Население орибатид горных тундр Ловозерского массива	97

4.4. Население орибатид горных тундр Чунатундр.....	102
Глава 5. Обсуждение.....	109
5.1. Фауна орибатид исследованных районов.....	109
5.2. Плотность населения орибатид в автоморфных тундровых биотопах	124
5.3. Анализ доминантных комплексов изученных биотопов	127
5.4. Особенности населения орибатид исследованных горных болот	130
5.5. Сравнительный анализ населения орибатид изученных автоморфных тундровых биотопов	134
5.6. Влияние факторов среды на население орибатид	138
5.7. Анализ комплекса морфо-экологических типов.....	143
5.8. Разнообразие таксоцена орибатид изученных регионов	147
Заключение	153
Выводы	154
Список литературы	157
Приложение I. Район исследований: Дальние Зеленцы.....	174
Приложение II. Район исследований: горный массив Чунатундры.....	176
Приложение III. Район исследований: Хибинский горный массив, гора Вудъяврчорр	180
Приложение IV. Район исследований: Ловозерский горный массив	185
Приложение V. Список видов орибатид исследованных равнинных и горных тундр Кольского полуострова.....	191
Приложение VI. Доминирующие виды в исследованных биотопах	202

ВВЕДЕНИЕ

Панцирные клещи (орибатидаы) — одна из наиболее разнообразных и многочисленных групп почвенных беспозвоночных в Арктике и горно-тундровых сообществах [Behan, 1978]. Наряду с другими представителями почвенных беспозвоночных, они тесно связаны с почвой, влияя на ряд ее свойств [Chauvat, Ponge, Wolters, 2007; Pawluk, 1987; Ponge, 1999]. Панцирные клещи прямо и опосредованно тесно связаны с другими представителями почвенной биоты [Бызов, 2005].

На орибатид приходится около 2% энергии, проходящей через экосистемы [Криволицкий, 1976]. На своих покровах они переносят споры и гифы грибов, клетки бактерий, распространяя их, и, таким образом, существенно влияя на микробоценоз почв [Behan, Hill, 1978; Coleman, 2008; Renker et al., 2005]. Являясь важной частью детритного звена экосистем, орибатидаы способствуют скорейшему высвобождению элементов и возвращению их в круговорот [Стриганова, 1980; Hättenschwiler, Tiunov, Scheu, 2005]. Наряду с другими представителями микроартропод, они могут оставаться активными под снегом в течение зимнего периода, выполняя свою экологическую роль в течение всего года [Криволицкий, 1977; Hågvar, Hågvar, 2011].

Актуальность темы и степень ее разработанности

Изучению орибатид на территории Кольского полуострова посвящен ряд публикаций [Бызова и др., 1986; Зенкова и др., 2011; Зенкова, Мелехина, 2014; Криволицкий, 1966; Лисковая, 2011]. Трудями акарологов получены сведения о фауне орибатид этого региона. Существующий сводный список фауны орибатид Мурманской области насчитывает 259 видов из 113 родов и 53 семейств [Лисковая, 2011], что внушительно для такого небольшого по площади региона. На Кольском полуострове, побережье и островах Баренцева моря изучались взаимоотношения птиц и орибатид [Криволицкий, Лебедева, 2003; Лебедев, 2009]. Большое количество работ, в ходе которых

получена информация об орибатадах региона, тем не менее, оставляет место для дальнейших исследований, поскольку многие районы Кольского полуострова с его большим разнообразием природных условий еще не были изучены акарологами, или получена лишь первичная информация. Яркий тому пример — слабая исследованность тундр Кольского полуострова.

Фаунистически хорошо изучены лишь равнинные тундры Кольского полуострова, где обнаружено 119 видов орибатид [Лисковая, 2011]. Горные тундры изучены лишь на территории Хибинского горного массива, в котором насчитывается 34 вида орибатид [Зенкова, Мелехина, 2014]. Горные тундры двух других крупных горных массивов Кольского полуострова — Чунатундр и Ловозерских тундр — не исследовались акарологами. Кроме того, до настоящего времени не было проведено сравнительного анализа фауны и населения орибатид равнинных и горных тундр.

В тоже время на территории Скандинавского полуострова в одних только альпийских и гольцовых поясах гор (исключая субальпику) обнаружено 145 видов орибатид по результатам анализа 32 работ, выполненных на протяжении XX века [Heggen, 2010]. В западной североамериканской "Низкой Арктике" ("Низкая Арктика" — Low Arctic — объединяет подзоны южных и типичных тундр [Bliss, 1975; Bliss, 1981]) обитает 151 вид орибатид [Behan-Pelletier, 1999a].

Цель работы: сравнительное изучение особенностей фауны и населения орибатид почв равнинных и горных тундр Кольского полуострова.

Задачи:

1). Исследовать фауну и получить данные о населении орибатид почв равнинных тундр Кольского полуострова (на примере окрестностей поселка Дальние Зеленцы);

2). Исследовать фауну и получить данные о населении орибатид почв горных тундр Кольского полуострова (на примере Хибинского горного массива, Ловозерского массива, горного массива Чунатундры);

3). Установить зональный статус фауны орибатид почв равнинных тундр Кольского полуострова;

4). Дать сравнительную характеристику населения орибатид почв равнинных и горных тундр Кольского полуострова;

5). Выявить ведущие факторы, определяющие различия структуры населения и фауны панцирных клещей в тундровых почвах Кольского полуострова.

Научная новизна

Данная работа вносит вклад в изучение фауны и животного населения тундр Кольского полуострова. Впервые получены данные о фауне и населении панцирных клещей горных тундр Кольского полуострова вне Хибинского горного массива.

Впервые для Кольского полуострова указано 34 вида, 2 рода, 1 семейство орибатид. Проведен зоогеографический анализ фауны тундр Кольского полуострова и проанализированы основные параметры животного населения его тундр. Впервые предпринята попытка сравнительного анализа населения панцирных клещей горных и равнинных тундр Кольского полуострова. Впервые показано, что равнинные и горные тундры Кольского полуострова по населению орибатид имеют черты бореальных зональных комплексов. Разработана модификация жидкости Фора — среда для микроскопического изучения панцирных клещей в открытых жидких препаратах.

Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты работы могут быть использованы при составлении баз данных по фауне, определителей и кадастров беспозвоночных, определении статуса охраняемых территорий. Сведения о фауне и населении орибатид могут быть использованы для сравнения животного населения различных природных зон, определения направленности трендов изменения фаун как в целях фундаментальных зоогеографических исследований, так и для прикладных задач экологического мониторинга, контроля состояния

биологического разнообразия и биоиндикации изменений тундровых экосистем. Разработанная в ходе работы среда для микроскопического изучения орибатид в открытых препаратах может применяться для определения и иллюстрации микроартропод, макроостатков растений и других полупрозрачных объектов размером до 1.5 мм.

Положения, выносимые на защиту

1). В равнинных тундрах Кольского полуострова с учетом литературных данных найдено 140 видов орибатид, принадлежащих к 73 родам и 39 семействам; фауна горных тундр насчитывает 127 видов, 56 родов и 32 семейства. В тундрах Кольского полуострова в общей сложности обитает 206 видов орибатид, принадлежащих к 85 родам и 45 семействам;

2). Фауна орибатид равнинных и горных тундр имеет черты как бореальных, так и арктических фаунистических комплексов орибатид;

3). Установлены закономерности изменения плотности населения орибатид — как в равнинных тундрах, так и в тундровых поясах гор, плотность населения значимо увеличивается при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым;

4). Наиболее существенным фактором, влияющим на изменение комплекса орибатид, является характер тундровой растительности: лишайниковые тундры/кустарничковые тундры. Следующий по силе влияния фактор — принадлежность тундры к равнинным или горным;

5). Численность орибатид в кустарничковых тундрах Дальних Зеленцов и Ловозерского горного массива высока и приближается к численности в лесных сообществах, а комплекс микроартропод не имеет «коллембоидного облика»;

6). От лишайниковых тундр к кустарничковым происходят статистически значимые изменения в составе морфо-экологических типов орибатид — в кустарничковых тундрах падает доля представителей тектоцефоидного морфо-экологического типа и возрастает доля оппиоидного морфо-экологического типа;

7). Равнинные и горные тундры Кольского полуострова близки по числу видов орибатид — 140 и 127, соответственно, но имеют очень мало общих видов — лишь 61 для двух фаун, индекс сходства Жаккара $I_J = 29,6\%$.

Апробация работы.

Результаты исследования были доложены на Международной конференции «The first global Soil biodiversity conference» (Dijon, France, 2014), II и IV Полевых школах по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых (Пенза, 2011; Карасук, 2015), Межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова (2016).

Список публикаций по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК:

Леонов В.Д., Рахлеева А.А. К вопросу о сходстве и различиях горных и равнинных тундр Кольского полуострова на основе данных по панцирным клещам (Acari: Oribatida) // *Евразийский энтомологический журнал.* — 2015. — Т. 14, № 5. — С. 489–499.

Леонов В.Д., Рахлеева А.А., Сидорчук Е.А. Распределение панцирных клещей (Acari: Oribatida) на высотном профиле горы Вудъяврчорр (Хибинские горы) // *Почвоведение.* — 2015. — № 11. — С. 1383–1393.

Леонов В.Д., Рахлеева А.А. Состав и распределение сообществ микроартропод в ландшафтно-экологическом профиле высотной поясности горы Вудъяврчорр (Мурманская область, Хибинские горы) // *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского.* — 2011. — № 25. — С. 372–378.

Тезисы и материалы конференций:

Леонов В.Д. К изучению панцирных клещей тундровых почв Кольского полуострова // XXIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых (Ломоносов-2016) — М.: МАКС Пресс, 2016. — С. 24–25.

Leonov V.D., Rakhleeva A.A., Sidorchuk E.A. Oribatid mites (Acari: Oribatida) of zonal and mountain tundra soils of the Kola Peninsula // Abstract

book: International Soil Science Congress on "Soil science in international year of soils 2015". — М.: ООО "Буки-Веди", 2015. — P. 124–124.

Leonov V.D., Rakhleeva A.A., Sidorchuk E.A. Species composition and distribution of oribatid mites (Acari: Oribatida) along an altitudinal gradient in Khibin mountains // The first global Soil Biodiversity Conference. — Dijon, France, 2014. — P. 210–210.

Леонов В.Д., Рахлеева А.А., Сидорчук Е.А. Пространственное распределение панцирных клещей (Acari: Oribatida) в системе горной поясности Хибин // Проблемы почвенной зоологии. — Материалы XVII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии, посвященного 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д.А. Кривошукского) под ред. Б.Р. Стригановой. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2014. — С. 136–137.

Леонов В.Д., Рахлеева А.А., Сидорчук Е.А. К исследованию состава и структуры комплексов микроартропод Хибин // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы IV Международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. — Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО Полиграфсервис и Т), 2012. — С. 154–154.

Личный вклад соискателя

Автором организованы экспедиции продолжительностью 14-20 дней в три из четырех районов исследования (Хибинский горный массив, Ловозерский горный массив, Чунатундры), составлены ботанические описания и описания почв горных участков.

Самостоятельно определено свыше 14500 половозрелых и 10500 ювенильных орибатид, найдено 127 видов орибатид, принадлежащих 54 родам 30 семействам. Модифицирован метод работы во временных препаратах, разработана вязкая среда для определения орибатид.

Автор работы лично осуществлял статистическую обработку массива полученных данных, проводил обобщение и интерпретацию полученных результатов, сопоставление их с литературными данными, представлял

исследования на научных конференциях, готовил публикации и настоящую рукопись.

Благодарности

Автор благодарит многих людей, помощь и участие которых явились важным фактором достижения результатов этой работы. Автор благодарен своему научному руководителю, декану Факультета почвоведения, чл.-корр. РАН С.А. Шобе за возможность проведения работы на Факультете почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, своему научному консультанту к.б.н., ст. преп. кафедры географии почв А.А. Рахлеевой за помощь в работе над материалом, текстом рукописи, организации и проведении экспедиций. Автор благодарен научному консультанту к.г.н. с.н.с. ПИН РАН Е.А. Сидорчук за обучение определению крайне сложной группы почвенных животных — орибатид, за помощь в работе над текстом, ценные замечания. Автор благодарит д.б.н. А.Б. Бабенко и к.б.н. О.Л. Макарову (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова) за предоставленный материал орибатид из окрестностей поселка Дальние Зеленцы, постоянные консультации и помощь в работе. Автор благодарит к.б.н. с.н.с. ПАБСИ им. Н.А. Аврорина Н.Е. Королеву за помощь в описании растительности рабочих площадей. Автор благодарит доцента КФ ПетрГУ А.А. Смирнову (Лисковую) за предоставленную рукопись своей диссертационной работы.

Автор выражает благодарность участникам экспедиций, в ходе которых был собран материал для проведенного исследования: ст. преп. каф. географии почв А.А. Рахлеевой, аспиранту каф. географии почв Я.И. Лебедь-Шарлевич, студентам факультета М. Бизину и К. Прокопьевой. Автор благодарит Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина, Государственный природный комплексный заказник регионального значения «Сейдъяввр», Лапландский государственный природный биосферный заповедник, Хибинскую учебно-научную базу Географического факультета МГУ, их руководство и сотрудников за

возможность комфортно и плодотворно работать в ходе экспедиций на базе данных учреждений.

Сотрудникам кафедры географии почв Факультета почвоведения автор выражает искреннюю благодарность за неоднократное обсуждение данной работы, высказанные замечания, советы и предложения.

Своей семье — за всестороннюю поддержку в ходе работы.

Автор выражает благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований (Проект № 14-04-31754), при финансовой поддержке которого стало возможным проведение исследования.

Глава 1. Литературный обзор

1.1. Панцирные клещи - орибатида (Acari: Oribatida): особенности биологии и экологии

Панцирные клещи — орибатида — одна из основных групп животных, для которых почва является непосредственной средой обитания на протяжении всего жизненного цикла. Численность их достигает в некоторых случаях огромных значений (более 400 000 экз/м²), превосходя в этом отношении прочие, соразмерные с данной, группы животных [Стриганова, 2003; Wallwork, 1983]. Число видов орибатид в относительно небольшом по площади изучаемом биотопе может составлять несколько десятков.

По сложившейся в отечественной почвенной зоологии традиции, данная группа животных принадлежит микрофауне почв [Гиляров, 1941; Гиляров, 1965] — размерному классу, за которым в иностранной литературе закреплен термин "мезофауна" [Bardgett, 2005; Krogh, 2010; Swift, Heal, Anderson, 1979]. Характерные для этой группы размеры составляют от нескольких сотен до нескольких тысяч микрометров, что в свою очередь обуславливает их особый характер связи с почвой, требования к экологическим факторам и пищевые отношения [Anderson, Coleman, Hendrix, 2000].

Почва и подстилка как среда обитания представляют для орибатид систему пещер, ходов, полостей, предлагая для них множество микроместообитаний [Гиляров, 1975а; Криволицкий и др., 1995; Berg, 2012].

Многие орибатида прогрызают ходы в опавших листьях, ветках, шишках, хвое [Edsberg, Hågvar, 1999; Hågvar, 1998; Hammer, 1972; Webb, 1978], значительно увеличивая площадь активной поверхности опада и заноса туда микроорганизмы, которых они переносят на своей кутикуле [Ponge, 1991].

Орибатида способны проникать глубоко в почву. Глубина, до которой они встречаются, обычно лимитирована наличием органического вещества и микроорганизмов, которые его разлагают. Было показано питание орибатид

грибами микоризы, однако, на данный момент не обнаружено специализированных видов, питающихся микоризообразующими грибами [Lilleskov, Bruns, 2005; Schneider, Maraun, 2005].

Помимо почвы, основной среды обитания подавляющего числа видов орибатид, некоторые их представители освоили кроны деревьев [Behan-Pelletier et al., 2000; Behan-Pelletier, St. John, Winchester, 2008] и сильно обводненные местообитания [Behan-Pelletier, Eamer, 2007].

Положение в системе живой природы. Орибатиды — представители типа Arthropoda (Членистоногие), класса Arachnida (Паукообразные). Внутри Arachnida традиционно существует подкласс Acari (=Acarina, клещи), в отношении которого уже долгое время идет дискуссия о его единстве с филогенетической точки зрения [Захваткин, 1952; Dunlop, Alberti, 2008; Krantz, 1978; Van der Hammen, 1986]. Внутри подкласса Acari орибатиды относятся к надотряду Acariformes (=Actinotrichida), отряду Sarcoptiformes. Таксону Oribatida (= Oribatei, =Cryptostigmata) соответствует ранг подотряда [Subías, 2004].

Согласно результатам молекулярно-генетических исследований установлено, что подкласс Acari является дифилетическим [Pepato, Klimov, 2015]. Две разные группы паукообразных эволюционировали конвергентно в сторону уменьшения размеров, специфического набора тагм (частей тела), несвойственного прочим паукообразным (выделение гнатосомы и идиосомы против головогруды и брюшка у прочих арахнид, отсутствия ярко выраженной сегментации тела (сегментация выражается внешне лишь в порядном расположении щетинок, по которому ее умозрительно восстанавливают)), определенного типа жизненного цикла [Walter, Proctor, 2013]. То есть, "клещи" являются своего рода жизненной формой паукообразных с описанными выше характерными особенностями, различные представители которой благодаря выработке сходных адаптаций занимали свободные экологические ниши и приспособлялись к окружающей среде.

Происхождение орибатид. Орибатид отличает древнее происхождение. Наиболее ранние в геологическом отношении ископаемые находки имеют возраст 392 миллиона лет и относятся к девонскому периоду [Криволицкий и др., 1990; Minor et al., 1988; Shear et al., 1984].

Консервативность их основной среды обитания (почвы), малые размеры тела, что позволяет практически везде найти подходящее микроместообитание и благоприятные условия существования, обуславливают длительный эволюционный стазис некоторых групп клещей [Криволицкий, Красилов, 1977; Криволицкий, Ласкова, 1979], сохранение внешнего облика при значительном разнообразии генетического материала, наличие большого количества «древних видов» [М. Минор, личное сообщение, 2014].

На данный момент описано свыше 10 тысяч видов орибатид, относимых к 1100 родам 164 семейств [Schatz, 2002; Schatz et al., 2011; Subías, 2004]. Их прогнозируемое видовое разнообразие оценивается значительными величинами: от 33 тысяч до 110 тысяч видов [Walter, Proctor, 1999].

Развитие орибатид. В своем постэмбриональном развитии орибатиды проходят несколько стадий, значительно отличающихся друг от друга по строению тела, активности, подверженности влиянию факторов среды, степени доступности для хищников. Для орибатид характерен наиболее полный для клещей жизненный цикл, состоящий из семи стадий: яйца, предличинки (пассивная шестиногая стадия), личинки (активная шестиногая стадия), активных восьминогих протонимфы, дейтонимфы, тритонимфы и половозрелого клеща. При переходе от одной стадии развития к другой, отделенных линьками, происходит наращивание числа сегментов тела, увеличение размеров, развитие полового аппарата, возрастает степень склеротизации покровов, причем взрослая стадия порой оказывается так мало похожей на нимфу и личинку, что может быть сравнена с имаго насекомых с полным превращением [Криволицкий и др., 1995].

Среди орибатид широко распространен партеногенез телетокийного типа. Около 1000 видов орибатид являются облигатными партеногенетиками [Walter, Proctor, 2013]. Наличие партеногенеза существенно влияет на некоторые экологические особенности орибатид. Партеногенетически размножающиеся виды чаще встречаются на нарушенных местообитаниях благодаря более мощному колонизационному потенциалу [Рябинин, Паньков, 1987; Norton, Palmer, 1991].

Питание орибатид. На орибатид приходится около 2% энергии, проходящей через экосистемы [Криволуцкий и др., 1995]. Они являются важной частью детритного звена экосистем, способствуя скорейшему высвобождению элементов и возвращению их в круговорот [Стриганова, 1980; Ruiten de, Neutel, Moore, 1998].

Традиционные исследования, посвященные изучению пищевого поведения и пищевых предпочтений орибатид (изучение содержимого кишечника, лабораторные эксперименты, связанные с наблюдением за выбором орибатидами пищевого субстрата) демонстрировали значительное перекрывание пищевых ниш, слабую выраженность пищевой дифференциации. В отношении орибатид и многих других групп почвообитающих животных долгое время придерживались мнения, что они являются сапрофагами широкого профиля [Криволуцкий и др., 1995].

Работы, связанные с изучением трофической структуры комплекса микроартропод с помощью метода определения фракционирования стабильных изотопов азота и углерода, демонстрируют значительную разницу в выборе кормового субстрата орибатидами. Для 36 видов орибатид обитающих в Германии с помощью этого метода установлено, что они принадлежат к 3-4 разным трофическим уровням [Schatz et al., 2004]. На основе полученной информации авторы исследования поместили изученные виды орибатид в 4 пищевые гильдии: всеядные и хищники/падальщики — питаются умершими коллемболами и нематодами; "вторичные деструкторы" — питаются в основном разлагающими подстилку грибами; "первичные

деструкторы" — питаются в основном разлагающейся подстилкой; фитофаги/грибоядные — питаются лишайниками и водорослями.

Хотя от одного исследуемого биотопа к другому спектр потребляемых конкретным видом орибатид пищевых ресурсов может изменяться, установлено, что этот спектр ограничен, и в разных биотопах орибатиды занимают сходные пищевые ниши [Corral-Hernández, Maraun, Iturrondobeitia, 2015; Gan, Zak, Hunter, 2014].

Описанная выше проблема трофической дифференциации орибатид и сходных, на первый взгляд, в своих экологических требованиях других почвенных животных внутри многовидовых комплексов одного небольшого по своему объему местообитания тесно связана с "парадоксом биоразнообразия почв", существующим в почвенной зоологии [Гиляров, 1987]. Его смысл заключается в том, что в относительно небольшом объеме почвы (буквально доли литра) или подстилки сосуществуют организмы, представленные разными таксонами (относящиеся к разным классам, разным отрядам, семействам, родам и видам этих классов), многие из которых достигают огромных численностей, и, на первый взгляд, имеют весьма сходные экологические свойства, как в отношении требований к среде обитания, так и в отношении их функций в экосистеме. Почвообитающие организмы, таким образом, должны конкурировать за ресурсы. Об этом свидетельствует ежегодная утилизация большого количества опада, который в противном случае накапливался бы на поверхности почвы. Это напрямую относится как ко всем питающимся детритом и разлагающими его организмами, так и к орибатидам в частности. Такая ситуация, на первый взгляд, входит в прямое противоречие с правилом конкурентного исключения. Однако при изучении населения почв и подстилок выяснились важные особенности, в некоторой степени объясняющие это противоречие. Разнообразие состава подстилок коррелирует с числом населяющих их организмов. Мощность и разнообразие в строении подстилки также позитивно влияют на численность и фауну клещей.

Внутри почвенного горизонта повышенное разнообразие на уровне его структурной организации, повышенное разнообразие микроместообитаний также ведет к повышенному разнообразию орибатид [Walter, Proctor, 2013].

Многие виды почвенных животных, включая орибатид, имеют широкую экологическую валентность, способны к дифференциации и приспособлению к разным микроместообитаниям в относительно небольшом объеме изучаемого пространства. Почва, таким образом, на масштабе рассмотрения, соизмеримом с масштабом изучаемых организмов, предоставляет крайне большое количество разнообразных местообитаний, существовать в которых способны многие виды почвенных животных [Prinzing et al., 2004; Prinzing, Woas, 2003].

Таким образом, по-видимому, существование данного "парадокса" является искусственной ситуацией, объясняемой недостаточно точными на данный момент способами и средствами выявления экологических параметров, по которым расходятся ниши почвообитающих животных.

Орибатиды и экологические факторы среды. Широтно-зональные особенности таксоцены орибатид.

Численность, видовой состав, композиция морфо-экологических типов, скорость развития орибатид сильно зависят от факторов среды.

Д.А. Криволуцким [Криволуцкий, 1968а] предложен индекс благоприятствования условий среды по отношению к орибатидам:

$$A = \frac{F+L}{F} \cdot R \cdot K ,$$

где F — сумма годового количества растительного опада, L — масса подстилки, K — коэффициент увлажнения, R — показатель радиационного баланса.

Использующиеся для его расчета параметры отражают наиболее значимые для орибатид факторы естественной среды обитания.

Орибатидаы предпочитают умеренные температуры [Криволуцкий и др., 1995], оптимальные значения которых зависят от местообитания и видовых особенностей. Антарктический *Alaskozetes antarcticus* имеет наибольшую скорость роста (частоту линек) и низкую смертность ювенильных особей при температуре 7°C, при температуре 12°C частота линек возрастает, однако увеличивается и смертность [Convey, 1994a; 1994b]. Виды умеренных широт *Ceratoppia bipilis*, *C. quadridentata* и *Nanhermannia* cf. *coronata* наиболее быстро развивались при температуре 20-22,5°C [Ernilov, Lochynska, 2008]. На некоторых видах орибатид было показано, что при увеличении температуры орибатидам свойственно выбирать наиболее влажные местообитания.

На повышение и понижение температуры орибатидаы, как и все пойкилотермные животные, реагируют ускорением или замедлением темпов индивидуального развития, сокращением или растягиванием его во времени. В зависимости от видовых особенностей, скорость развития орибатид от яйца до взрослой особи в лабораторных условиях при температуре 20-30°C составляет от 3 до 50 недель для орибатид умеренных широт [Walter, Proctor, 2013].

В экстремально холодных тундровых и альпийских местообитаниях наблюдается замедление темпов индивидуального развития, растягивание жизненного цикла на несколько лет, одновременное сосуществование нескольких поколений друг с другом. Орибатидаы на ювенильных стадиях развития в экстремально холодных условиях становятся гораздо более холодоустойчивыми [Block, 1980].

У орибатид существуют адаптации к перенесению экстремально холодных условий, хотя орибатологи предпочитают говорить не об эволюционно выработавшихся адаптациях к обитанию в Арктике и Антарктике, а о преадаптациях, позволяющих им выживать в этих условиях [Behan-Pelletier, 1999a; Norton, 1994; Young, Block, 1980].

Орибатидаы являются в основном влаголюбивой группой [Кривоуцуцкый и др., 1995]. Низкая влажность воздуха (10%) имеет летальные последствия для половозрелых особей [Тарба, 1977].

Ювенильные стадии развития более подвержены высыханию. Преимагинальные стадии девяти видов семейства Liacaridae в ходе лабораторного эксперимента по изучению жизненных циклов этих видов удавалось содержать только при 100% относительной влажности воздуха при 18-22 °С, тогда как взрослые особи этих видов нормально существовали при 76% относительной влажности [Travnicek, 1989].

Показано, что с движением от тундры к пустыням изменяется композиция морфо-экологических типов [Кривоуцуцкый, 1977]. Если в тундре более 75% численности приходилось на долю обитателей поверхности почвы, то при движении на юг в таежных лесах наибольшей численности достигают обитатели мелких почвенных скважин, в пустынных сероземах - обитатели глубоких слоев почв.

Наибольшей плотности населения (в среднем около 80000 экз./м², но данное значение может значительно колебаться в течение года, иногда существенно увеличиваться или уменьшаться) орибатидаы достигают в таежной зоне и во влажных луговых степях [Кривоуцуцкый, 1968b; Стриганова, 2003], что коррелирует с оптимальными условиями влажности и температуры, развитостью, большой мощностью и гетерогенностью пригодных для обитания подстилок и почв, благоприятной трофической базой [Базилевич, Титлянова, 2008; Hansen, 2000a; 2000b]. По направлению к тундре и зоне пустынь плотность населения значительно снижается.

Подобно изменению плотности населения происходит увеличение числа видов встречающихся в отдельных крупных регионах при движении от полюсов к теплым умеренным широтам, которое прекращается при приближении к тропическому поясу [Maraun, Schatz, Scheu, 2007].

Жизненные формы и морфо-экологические адаптивные типы орибатид. Панцирные клещи — физиономически разнообразная группа животных. Размеры половозрелых особей составляют от 150 μm (*Liochthonius evansi*) до 2000 μm (*Oribotritia berlesei*), а тела характеризуются наличием многочисленных морфологических особенностей: значительное варьирование длины ходильных ног, степень склеротизации покровов, переносимые на гистеросоме линочные шкурки - покровы предыдущих стадий развития, "коллекционируемые" клещом, цельность гистеросомального щита, плечевые выросты и тектумы, прикрывающие ходильные ноги — птероморфы. Наличие тех или иных особенностей внешнего облика отражает приспособление вида к определенной среде обитания, спектр условий, в которых могут существовать особи вида, способ защиты от хищников. Комбинации этих признаков, составляя своего рода жизненную форму, являются специфическим результатом адаптации видов к окружающей среде. В зависимости от перечисленных выше особенностей, у орибатид выделено шесть жизненных форм, которые подразделяются на морфо-экологические адаптивные типы [Криволицкий, 1965; 1968с; 1977; Криволицкий и др., 1995; Криволицкий, Ласкова, 1979]. Они приведены в Таблице 1.

Таблица 1. Жизненные формы и морфо-экологические типы орибатид (ЖФ — жизненная форма; МЭТ — морфо-экологический тип) [по Криволицкий и др., 1995]

ЖФ	МЭТ	Адаптации	Характерные представители
Обитатели поверхности почвы	Галлюмноидный	Крупные, округлые, орибатиды с гладкими, сильно склеротизированными и пигментированными покровами. Хорошо развиты птероморфы и другие защитные образования. Ноги также могут убираться под сильно развитые ламеллы (Microzetidae) в полость между протеросомой и гистеросомой, во время опасности защищенную асписом (Ptyctima).	<i>Euzetes</i> , <i>Ceratozetes</i> , <i>Eupelops</i> , <i>Trichoribates</i> , <i>Galumna</i> , <i>Gustavia</i> , <i>Liacaridae</i> , <i>Microzetidae</i> , крупные, сильно пигментированные представители группы <i>Ptyctima</i>
	Карабодоидный	Птероморфы отсутствуют. Ноги длинные с сильно склеротизированными члениками. Покровы толстые, с дополнительными утолщениями в виде валиков, сеток, ячеек, узелков.	<i>Carabodes</i> , <i>Cepheus</i> , <i>Hermanniella</i> , <i>Hermannia</i> , <i>Nanhermannina</i> , <i>Steganacarus</i>
	Зеторхестоидный	Способны к прыжкам на расстояние до 2 метров, в остальном сходны с карабодоидным МЭТ.	<i>Zetorchestes</i> , <i>Zetomotrichus</i> , <i>Microzetorchestes</i>
	Дамеоидный	Крупные размеры, шаровидная гистеросома, ноги длинные, широко расставлены, членики ног колбовидные. Хеты длинные. Носят на гистеросоме пирамиды шкурок преимагинальных стадий для защиты от высыхания.	<i>Damaeus</i> , <i>Neoliodes</i> , <i>Epidamaeus</i> , <i>Metabelba</i> , <i>Ceratoppia</i>

Обитатели мелких почвенных скважин	Опциоидный	Маленькие размеры тела, слабо пигментированы. Относительно длинные ноги. Хеты ног и нотогастра длинные. Беспрепятственно перемещаются в подстилке, могут достаточно глубоко проникать в почву.	<i>Oppia, Suctobelba, Oribella, Eremella, Eremulus</i>
	Пункторибатоидный	Мелкие, округлые, сильно пигментированные и сильно склеротизированные орибатидаы. Имеют птероморфы, ламеллы и прочие защитные образования. Совершают интенсивные вертикальные миграции.	<i>Punctioribates, Microzetes, Arenozetes, Minunthozetes, Nellacarus</i>
Глубокопочвенные	Ломаноидный	Клещи среднего и мелкого размера, тело удлиненное. Клиновидная протеросома, толстые ноги. Короткие хеты.	<i>Periohmannina, Epilohmannina, Lohmannaina, Papillicrarus</i>
	Нотроидный	Средние и крупные орибатидаы. Тело клиновидное, ноги толстые. Хеты мощные, прижаты к поверхности тела. Задне-верхний край гистеросомы приподнят, на нем обычны длинные, направленные назад хеты. Обитают в достаточно рыхлых субстратах, где способны раздвигать соизмеримые с их размерами частички.	<i>Nothrus, Heminothus, Camisia, Trypochthonius</i>
	Орибатритоидный	Дорсальная поверхность гистеросомы сильно выпуклая. Сплющенное с боков тело.	<i>Oribotritia, Microtritia</i>

Неспециализированные формы орибатид	Палеакароидный	Не имеют панциря. Короткий период постэмбрионального развития.	Paleacaroidea
	Гипохтоноидный	Покровы слабо склеротизированы, панцирь из отдельных склеритов. У некоторых видов имеются большие листовидные хеты, служащие для защиты тела.	Eulohmanniidae, Eniochthoniidae, Heterochthoniidae, Cosmochthoniidae, Brachychthoniidae, Pterochthoniidae
	Орибатулоидный	Среднего размера, покровы средне склеротизированы и средне пигментированы. Птероморфы и ламеллы развиты слабо.	Oribatuliidae, Hafenrefferia, Scheloribates, Liebstadia, Protoribates, Astegistes, Ceratozetes, Liacarus, Oribella
	Тектоцефоидный	Небольших для орибатид размеров, тело удлиненное, средне склеротизованное и средне пигментированное, часто на поверхности нотогастра имеются утолщенные валики и другие образования	<i>Tectocepheus</i> , некоторые представители родов <i>Passalozetes</i> , <i>Carabodes</i>
Гидробионтные орибатиды	Лимнозетидный	Среднего размера, сильно склеротизованные, пигментированные орибатиды. Хорошо развиты ламеллы, птероморфы.	Limnozetidae, Zetomimizidae.
	Гидрозетидный	Среднего размера орибатиды с гладкими покровами, яйцевидной формы, без птероморф.	Hydrozetidae
	Амеронотридный	Среднего размера клещи с гранулированными, складчатыми, перепончатыми покровами, без ламелл и птероморф. Обитают на литоралях.	Ameronothridae, Selenoribaridae, Fortuniidae

Орибатиды как группа-биоиндикатор. Таксоцен орибатид имеет множество качеств, наличие которых обеспечивает пригодность их использования как группы-биоиндикатора. Это значительное разнообразие, высокая численность, регулярная встречаемость, трофическая неоднородность группы, существенная разница в размерах тела, мощности покровов и деталях внешней морфологии, обуславливающих различные требования видов орибатид к условиям окружающей среды [Криволицкий, 1970; Behan-Pelletier, 1999b; Ruf, Beck, 2005; Van Straalen, 1998].

При использовании орибатид как группы-биоиндикатора часто прибегают к работе с таксонами высокого ранга или экологическими группами, реже анализируя видовой состав, что связано со слабой изученностью требований к условиям окружающей среды для большинства видов орибатид [Aoki, 1979; Maraun, Scheu, 2000; Shimano, 2011]. Используют методики, оперирующие изовалентными видовыми группировками (группами видов, имеющими сходный диапазон экологической валентности) или морфо-экологическими типами [Криволицкий, 1965; Криволицкий, Михальцова, 1980; Shimano, 2011; Weigmann, 1997].

Важными характеристиками таксоцена орибатид, используемыми при биоиндикации, являются плотность населения орибатид, число видов, насыщенность видами определенных семейств орибатид, доминирующие по плотности населения виды, семейства и морфо-экологические типы [Maraun, Scheu, 2000].

V.M. Behan-Pelletier [1999b] находит возможным использование отдельных видов и таксоцена орибатид в целом для оценки состояния наземных экосистем с учетом информации об особенностях их жизненного цикла, характерных условиях обитания, трофической нише (здесь стоит отметить, что эти характеристики на данный момент не известны для большинства видов орибатид).

В работах, посвященных влиянию отдельных факторов на таксоценоорибатид, отмечается наличие большого количества исключений из выявленных закономерностей. На данный момент тяжело установить влияние отдельных факторов (рН почвы или подстилки, влажность, тип леса, количество и качество пищи), но при этом существует сильная взаимосвязь между исследуемыми биотопами в целом и плотностью населения и составом таксоценоорибатид в них [Maraun, Scheu, 2000]. При этом тяжело выделить ведущие факторы, хотя их совокупное влияние обуславливает эту сильную зависимость.

Для лесов установлено [Beck et al., 2001; Zaitsev, Wolters, 2006], что наиболее значимыми факторами в распространении орибатид являются климатические условия: среднегодовая температура, количество осадков, а также высота над уровнем моря. Следующая по важности группа факторов связана со свойствами почв: отношением C:N, рН и типом гумуса.

Таксоценоорибатид представлен разными видами в болотах, отличающихся типом питания. Ряд видов можно встретить только на верховых болотах, вид *Astegistes pilosus* — только в низинных. Многие виды орибатид демонстрируют существенную разницу в численности в условиях верховых болот и низинных, что может быть использовано как индикатор того или иного типа заболачивания [Сидорчук, 2008].

Содержание тяжелых металлов в почвах также оказывает влияние на орибатид. N.M. van Straalen в своем обзоре [1998] отмечает различные летальные дозы накопления кадмия для разных видов орибатид и приуроченность ряда видов к местообитаниям с определенным значением рН. В биоценозах, загрязненных тяжелыми металлами (Cd, Pb, Fe, Zn, Cu) появляются виды, приуроченные к богатым питательными элементами почвам [Zaitsev, Straalen van, 2001].

На воздействие ионизирующего излучения орибатида реагируют существенным уменьшением численности, видового разнообразия, падает частота встречаемости видов: при аварии на Чернобыльской АЭС в

непосредственной близости к станции фиксировалось 3 вида орибатид, в удаленном на 70 километров незагрязненном участке — 23. [Krivolutsky, 2004; Zaitsev et al., 2014].

V.M. Behan-Pelletier [1999a] отмечает, что при переходе от бореальных сообществ к тундровым в таксоцоне орибатид происходят существенные изменения, проявление которых можно считать показателем принадлежности изучаемого сообщества к тундровой зоне.

Помимо отображения разницы в современных условиях, орибатиды являются качественным материалом для палеонтологов при изучении изменений в голоцене благодаря хорошей сохранности их панцирей в условиях болот [Сидорчук, 2007; Solhøy, 2001].

1.2. Орибатида в экстремальных условиях тундровой зоны и зоны полярных пустынь

1.2.1. Общая характеристика тундровой зоны и зоны полярных пустынь

В высоких широтах северного полушария, к северу от границы распространения древесной растительности, циркумполярно распространен биом, называемый тундра.

Физиономически тундра характеризуется безлесным ландшафтом, частым преобладанием в аспекте растительности лишайников и мхов, эдификаторной ролью последних. В облик тундр весомую роль вносят осоковые (осоки, пушицы), злаки, кустарники (березки, ивы), кустарнички и полукустарнички (вересковые, брусничные, дриады, карликовые ивы) [Чернов, 1980; Chernov, Matveyeva, 1997].

Атмосферное увлажнение в тундрах не велико. Среднегодовое количество осадков в среднем составляет 200-400 мм в год, однако малая скорость испарения, наличие водоупора в виде вечной мерзлоты на больших площадях и равнинный характер местности приводят к сильному переувлажнению почв и частому заболачиванию.

Основным лимитирующим фактором в тундре является дефицит тепла, к которому все живые организмы вынуждены приспосабливаться [Чернов, 1985]. Дефицит тепла в летний период определяет термически обусловленную южную границу тундры (или северную границу распространения лесной растительности), не всегда совпадающую с реальным ее положением. В некоторых случаях лесная растительность отступает значительно южнее своего термически обусловленного положения [Пузаченко, 1985; Чернов, 1985; 1989].

Для характеристики положения термически обусловленной границы тундры принимают температуру самого теплого месяца (июля в северном полушарии), так как критичной в данном случае является температура во время сезона вегетации.

Значительное увеличение летних температур (со средней температуры июля $+2^{\circ}\text{C}$ на северном пределе тундровой зоны (в понимании Ю.И. Чернова и Н.В. Матвеевой, см. ниже) до $+12^{\circ}\text{C}$ на южном) на относительно небольшой протяженности земной поверхности (600 км) вызывает значительную разницу в облике тундры на северной и южной границе зоны. Для сравнения: такое же увеличение температуры (на 10°C) к югу от тундровой зоны "растягивается" уже на 2000 км, на три природные зоны [Матвеева, 1998; Чернов, 2012].

Основываясь на анализе картографической информации, Ю.Г. Пузаченко [1985] установил, что южная граница тундры в Евразии определяется в основном термическими условиями, продолжительностью летнего периода, показателем гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК) и относительной влажностью воздуха. При движении с запада на восток определяющее влияние переходит от одного фактора к другому.

Так, например, факторами, ограничивающими развитие лесной растительности и благоприятствующими развитию тундр на Кольском полуострове, являются большое количество осадков и высокая влажность воздуха, т.е. океаничность климата.

Лишь на Таймыре древесные породы доходят до термического предела своего распространения. Это является следствием малого количества осадков и низкой влажности воздуха. Здесь взаимодействие тундровой и лесной растительности наиболее напряжено, и вслед за потеплением или похолоданием можно ожидать быстрого изменения положения границы тундры и леса.

Сектора, выделенные Ю.Г. Пузаченко на основе формального картографического анализа, хорошо ложатся на карту районирования Арктической флористической области (рис. 1) [Трешников, 1985; Юрцев, Толмачев, Ребристая, 1978]. Это в некотором роде доказывает фактическим

материалом обоснованность выделенных Ю.Г. Пузаченко секторов, флора которых также зависит от климата местности.

Помимо дефицита тепла тундре присущ ряд других, немаловажных особенностей, связанных прежде всего с ее широтным положением:

- сильное варьирование длины светового дня в течение года [Wielgolaski, Inouye, 2003];
- дни с большой продолжительностью освещения до некоторой степени компенсируют недостаток тепла;
- большую часть светлого времени угол падения солнечных лучей весьма мал, что обуславливает сильное влияние экспозиции склонов на условия освещенности;
- длительность бесснежного периода менее 120 дней;
- малая длительность вегетационного периода;
- двойное влияние снежного покрова: с одной стороны, он необходим для выживания растений (особенно в условиях типичных и арктических тундр) в качестве защиты от низких зимних температур и снежной корразии, с другой, происходит ограничение периода вегетации из-за медленного схода снега и угнетения растений при излишнем его количестве [Толмачев, 1986а; Чернов, 1980];
- длительные периоды отсутствия воды в жидком состоянии;
- особое влияние снега и ветра зимой, снежная корразия.

Тундра является молодым в масштабах геологического времени биомом. Формирование зональных ландшафтов такого типа (безлесных, с коротким прохладным летом и продолжительной зимой, значительной ролью снега и льда как физико-географических факторов) произошло на границе между неогеном и четвертичным периодом (или плиоценом и плейстоценом, примерно 2,588 млн. лет назад) или в начале последнего [Толмачев, 1986b]. К этому же времени приурочено и формирование арктической флоры как

комплекса видов, хотя отдельные элементы ее, безусловно, имеют более древнее происхождение. То же самое можно говорить и о ее фауне.

Не существует единого мнения в вопросе выбора критерия, на основании которого необходимо проводить классификацию *растительности* и, в частности, определять границы тундровой зоны, ее объем, количество и характер подзон.

В зарубежной традиции принято выделять зоны высокой и низкой Арктики [Bliss, 1979; Bliss, Matveyeva, 1992]. Зону высокой Арктики составляют подзоны полярных пустынь и полупустынь. Зона низкой Арктики объединяет в себе подзоны тундры. Лесотундра относится к зоне тайги [Bliss, Matveyeva, 1992].

Б.А. Юрцев с соавторами [Юрцев, Толмачев, Ребристая, 1978] и составители Атласа Арктики [Трешников, 1985] выделили "Тундровую зону" (рис. 2), на севере которой развита подзона полярных пустынь (высокоарктические тундры). В данном случае авторы руководствовались не только критерием характера самой растительности, но и характером изменений в составе флоры при движении с юга на север.

Н.В. Матвеева и Ю.И. Чернов [Чернов, Матвеева, 1979] придерживаются иной точки зрения. Исходя из характера самой *растительности* и характера организации сообществ, они выделяют полярные пустыни в отдельную зону. Таким образом, "тундровая зона" в этом объеме понятия включает в себе три подзоны: южные тундры, типичные тундры и арктические тундры [Матвеева, 1998; Чернов, Матвеева, 1979]. Данная классификация принята в настоящей работе.

Южные тундры — относительно богатые сообщества. Граница между ними и таежной зоной определяется по отсутствию лесных массивов на водоразделах, вытеснением их кустарниковыми сообществами. Граница между южными тундрами и типичными определяется по исчезновению на водоразделах зарослей высоких кустарников [Матвеева, 1998]. Южная

граница совпадает с летней изотермой июля около $+12^{\circ}\text{C}$, северная с изотермой июля $+9$ — $+10^{\circ}\text{C}$ [Чернов, 1989]. Высота кустарников достигает одного метра, некоторых — двух метров (например, *Alnaster fruticosa* — Ольховник кустарниковый). Наиболее активный кустарник — *Betula nana* [Чернов, Матвеева, 1979]. Растительный покров сомкнутый, однако уже в этой подзоне появляется вызванная криогенными процессами мозаичность распределения растительности (так называемая пятнистая тундра). Данное явление представляет собой нарушение и уничтожение на небольших площадях растительности, ранее хорошо развитой, в отличие от арктических тундр, где растительность просто не может занять большие участки оголенного грунта (рис. 3).

Следующая на север подзона от южных тундр — подзона типичных тундр. Как следует из ее названия, в ней представлены наиболее характерные для тундр ландшафты, самобытные тундровые сообщества. Ее южная граница соответствует изотерме июля $+11^{\circ}\text{C}$, а северная граница изотерме $+4$ — $+5^{\circ}\text{C}$.

Здесь отсутствуют высокие кустарники, высота растений определяется мощностью снежного покрова, которая обычно достигает величин не более 20-40 см. Определяющее отличие типичных тундр от вышеописанных — отсутствие на водоразделах сообществ с доминированием кустарникового яруса (*Alnaster fruticosa* и *Betula nana*). В данной подзоне особенно велика роль мхов, существенную роль в растительном покрове играют травы (осоки, пушицы), кустарнички, в меньшей степени лишайники. Растительный покров на водоразделах сомкнутый. В данной подзоне происходит заметное сокращение числа бореальных элементов как во флоре, так и в фауне — здесь они приурочены в основном к интразональным сообществам [Матвеева, 1998]. Появляются типичные арктические виды (эваркты), например, *Salix polaris*.



Рис. 1. Районирование Арктической флористической области [по: Трешников, 1985].

Граница подзоны арктических тундр и типичных тундр проходит по изотерме июля $+4 \text{ — } +5 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Бореальные виды почти полностью отсутствуют, облик ландшафта формируют только типично арктические виды [Матвеева, 1998]. Здесь отсутствуют кустарники, наблюдается обилие злаков и разнотравья, доминируют эваркты, ведущую роль занимает *Salix polaris*.

Растительный покров не сомкнутый, до 50% площади занимают лишённые растительности участки (рис. 2). Ярусы растительности сближаются, мощность профиля растительности составляет 0,1 м. Появляются характерные для этой подзоны формы роста цветковых растений: подушки, куртины, шпалеры.



Рис. 2. Тундровая зона и ее подзоны [по: Трешников, 1985].

На севере тундровая зона граничит с зоной полярных пустынь [Чернов, 1980]. В основном она представлена на архипелагах арктических островов, на континенте — в северной части полуострова Челюскин [Матвеева, 1998]. Южная граница полярных пустынь совпадает с изотермой среднеиюльской температуры 2°C.

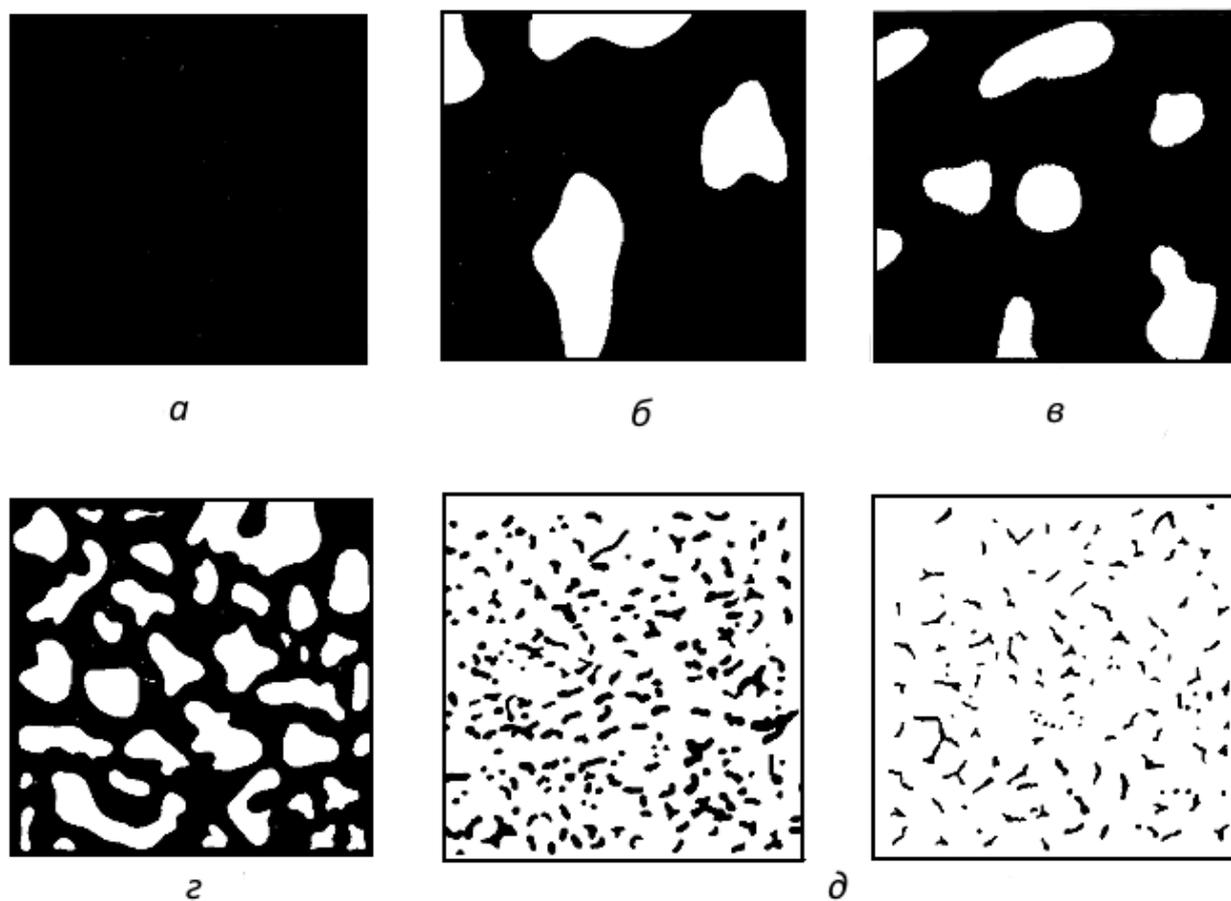


Рис. 3. Степень сомкнутости растительного покрова в подзонах тундры: *а* — сомкнутый растительный покров в южных тундрах; *б* — пятнистые тундры в подзоне южных; *в* — в подзоне типичных тундр; *г* — полигонально-сетчатый растительный покров в подзоне арктических тундр; *д* — куртинно-подушечный покров в зоне полярных пустынь; сторона квадрата 5 м [по: Чернов, Матвеева, 1979].

Экстремальность условий среды (низкие летние температуры, краткость сезона вегетации, малое количество осадков, слабая мощность сезонно-талого слоя почвы) ярко выражается отсутствием не только бореальных видов, но и многих арктических. В этой зоне отсутствуют кустарнички, доминируют мхи и лишайники, весьма обильны злаки и разнотравье. Жизнь сосредоточена в очень тонком слое от 2 до 5 см. Растительность сильно разрежена, покрывает менее 20% площади. Большие площади грунтов первично лишены растительности [Чернов, Матвеева, Макарова, 2011].

Баренцевоморское побережье Кольского полуострова, являющееся одним из предметов интереса данного исследования, не входит в Арктическую флористическую область (рис. 1). Авторы Атласа Арктики [Трешников, 1985] относят ее к бореальной области, отмечая постоянное участие здесь арктических флористических комплексов.

Хотя составители Атласа Арктики и включили это побережье в тундровую зону, все же оно не попало в подзону южных тундр (рис. 2), сравнительно общепринятую и не вызывающую больших споров относительно ее существования. Эта территория была выделена в "атлантический вариант подзоны южных тундр (с повышенной ролью бореальных элементов, лугов, местами березняков)".

Н.Е. Королева [2006] в своей статье, посвященной этому вопросу, приходит к заключению, что равнинные тундры Кольского полуострова следует отнести к субарктическим тундрам на основании, во-первых, преобладания в их флоре арктоальпийских и гипоарктических видов (по 36% каждая), во-вторых, малой доли бореальных видов (28%), в-третьих, преобладания во флоре не океанических видов, а видов с циркумполярным ареалом.

С.В. Чиненко [2008], определив и рассмотрев положение баренцевоморских тундр Кольского полуострова с точки зрения разных подходов к классификации растительности, пришла к следующим выводам: во-первых, по составу видов, родов и семейств баренцевоморские локальные

флоры занимают промежуточное положение между северотаежными флорами Мурманской области и Карелии и южнотундровыми флорами Большеземельской тундры; во-вторых, по широтному и долготному составу баренцевоморские флоры ближе всего к восточноевропейским южнотундровым флорам; в-третьих, в равнинных тундрах Кольского полуострова активность деревьев выше, чем в южных восточноевропейских тундрах, но ниже, чем в лесотундре.

Таким образом, равнинные тундры баренцевоморского побережья Кольского полуострова занимают промежуточное положение, как с точки зрения различных параметров растительности, так и с точки зрения развития в условиях, близких к условиям развития горных тундр, формируя при этом близкие к горным тундрам Скандинавии петрофильные сообщества [Королева, 2006].

1.2.2. Фауна и население орибатид в условиях тундровой зоны и зоны полярных пустынь

Орибатиды в пределах тундровой зоны достаточно хорошо изучены, выдвинут ряд гипотез относительно их пространственного распределения в тундрах и особенностей состава таксоценов по сравнению с лежащими к югу территориями.

Существует общая для жизни в целом закономерность обеднения таксономического состава от тропиков к полюсам. Одной из главных причин проявления этой закономерности является уменьшение теплообеспеченности при движении в этом направлении [Чернов, 2012]. Другими существенными причинами обеднения таксономического состава могут быть малая площадь Арктики (5% от поверхности Земли) и малый эволюционный возраст развивающихся на этой территории тундровых сообществ — около 2,88 млн. лет [Толмачев, 1986а; Чернов, 2002; Чернов, Пенев, 1993].

Эта закономерность проявляется и в фауне орибатид — как в общих фаунистических списках [Рябинин, 2011; Behan, 1978; Behan-Pelletier, 1999a], так и в списках видов, отображающих объемы конкретных фаун.

Орибатиды, в отличие от коллембол, также относящихся к микроартроподам и имеющих во многом схожие требования к условиям среды обитания, проявляют тенденцию значительной силы к сокращению видового разнообразия и численности при продвижении от теплых умеренных широт к полюсам [Maraun, Schatz, Scheu, 2007].

Считается, что среди орибатид крайне мало эндемичных видов, приспособленных к определенному типу местообитаний. Также нельзя сказать, что у орибатид есть особые приспособления для жизни в тундровых местообитаниях.

V.M. Behan-Pelletier [1999a] в своей статье, рассматривая основные возможные специфические адаптации к успешному преодолению жестких арктических условий [Turnock, Fields, 2005; Webb, Block, 1993] (увеличение размера тела у особей одного вида и увеличение доли крупных видов при переходе от умеренных широт к арктическим, пониженная точка резкого перехода воды организма в лед, наличие криопротекторов, наличие приспособлений, препятствующих высыханию, приспособление жизненного цикла к условиям Арктики), приходит к выводу, что они либо отсутствуют, либо также хорошо выражены и у клещей, обитающих в умеренном климате Северной Америки.

С целью получения представления о численности, количестве видов, характерных особенностях таксоцена орибатид и степени исследованности их в тундровой зоне и зоне полярных пустынь ниже приведен обзор известных на данный момент исследований, посвященных этим вопросам. Все исследования, приводимые здесь, проводились по схожей методике. В противном случае об этом упоминается отдельно. Оставляя за скобками вопросы, связанные с зональным делением Арктики, приняты границы подзон в соответствии с Атласом Арктики [1985].

Полярные пустыни. На Земле Пири (Peary Land, Северная Гренландия) М. Hammer обнаружила 8 видов орибатид. Основу фауны составляет семейство Brachychthoniidae, 3 вида которого обитают здесь. На острове Элсмир (Канадский Арктический архипелаг) и в области Туле (СЗ Гренландия) обнаружено 8 видов орибатид [Hammer, 1954]. В основном это крупные, сильно склеротизированные виды. Основу фауны составляет семейство Ceratozetidae (4 вида).

На острове Элеф-Рингнес (острова Королевы Елизаветы) обнаружено лишь два вида орибатид: *Iugoribates* sp. и *Liochthonius sellnicki* [McAlpine, 1964; 1965].

В полярных пустынях островов Большевик и Северная Земля обнаружено 10 видов орибатид. Наиболее представлены семейства Brachychthoniidae (3 вида), Oppiidae (3 вида) и Ceratozetidae (3 вида) [Макарова, 2002а; 2002b].

Арктические тундры. Архипелаг Шпицберген находится в подзоне арктических тундр тундровой зоны южной своей частью, северная часть архипелага занята сообществами полярных пустынь. Большая часть островов архипелага имеет горный рельеф, более половины их площади занято ледниками. На Шпицбергене ведутся многолетние исследования различных компонентов сообществ, в том числе и орибатид. На данный момент фауна орибатид архипелага насчитывает 87 видов из 27 семейств [Bayartogtokh, Schatz, Ekrem, 2011; Coulson, 2007; Coulson et al., 2014; Coulson, Refseth, 2004]. Наиболее богатые видами семейства: Brachychthoniidae — 13 видов, Camisiidae — 12 видов, Ceratozetidae — 10 видов, Oppiidae — 8 видов.

Ю.Б. Бызова с соавторами [Byzova, Uvarov, Petrova, 1995] приводит данные по численности орибатид: в различных биотопах архипелага она изменяется от 9168 в открытом грунте до 45840 экз./м² во мхах рядом с колонией гагарок.

Крайне интересные сведения относительно орибатид Шпицбергена приводит S. Seniczak с соавторами [Schatz et al., 2014]: плотности населения

орибатид в биотопе, напочвенный покров которого характеризуется как мохово-травяной ("moss+grasses", Vestpynten point) составляла 84.5 тыс. экз./м² половозрелых орибатид и 123.5 тыс. экз./м² ювенильных особей (всего 208.0 тыс. экз./м²), в зарослях *Cassiope tetragona* было обнаружено 111.3 тыс. экз./м² половозрелых орибатид, 81.8 тыс. экз./м² ювенильных особей (всего 193.1 экз./м²). Необходимо заметить, что в обоих случаях плотность населения орибатид авторами устанавливалась на основе малого числа проб — 2 и 1 соответственно, хотя рамка для пробоотбора имела площадь 1 дм². В зарослях *Salix polaris* (Шпицберген, пункт Petuniabukta) в одной пробе было обнаружено 20.3 тыс. экз./м² половозрелых орибатид, 90.3 тыс. экз./м² ювенильных особей (всего 110.6 экз./м²). В более ранней работе [Seniczak, Plichta, 1978] на Западном Шпицбергене (Хорсунн) также отмечена большая плотность населения орибатид — 78040 экз./м², которая связана с подушковидными формами растений *Saxifraga oppositifolia*. Наименьшая плотность населения отмечена в сообществах лишайников и *Salix polaris* — 17720 экз./м². Растения, образующие жизненную форму подушки, обеспечивают орибатид подстилками большей мощности, более разнообразными структурно и с более богатой пищевой базой, смягчают жесткие условия среды [Minor et al., 2016a].

Д.А. Криволицким и В.Н. Калякиным [1993] на архипелаге Новая Земля обнаружено 23 вида орибатид в 11 обследованных районах архипелага. Плотность населения орибатид в различных районах сильно варьировала: 200 экз./м² в районе мыса Желания (северная оконечность Северного острова, зона полярных пустынь), 11200 экз./м² (мыс Саханина, южная оконечность Южного острова, зона арктических тундр), 19500 экз./м² (мыс Цивольки). В данном источнике присутствуют данные о численности орибатид 47800 экз./м² в районе губы Средняя (к сожалению, описание данного района отбора проб отсутствует в статье). Также необходимо заметить, что авторами отбирались пробы почвы, материал из гнезд леммингов, почва под растительностью неподалеку от мест расположения

птичьих базаров. В дальнейшем результаты по всем типам проб усреднялись. В связи с этим, применять приводимые в статье сведения нужно с некоторой осторожностью. По результатам последующих исследований Новой Земли фауна орибатид архипелага расширена до 60 видов [Калякин, Криволицкий, Замесова, 1998; Криволицкий и др., 2003]. Преобладающие в фауне семейства: Oppiidae — 5 видов, Suctobelbidae — 5 видов, Ceratozetidae — 5 видов.

На острове Белый (Северный Ямал, Карское море) в четырех местообитаниях обнаружено 10 видов орибатид, принадлежащих 6 семействам при достаточно большом количестве проб — 64 [Макарова и др., 2015]. Наиболее представлены в фауне семейства Crotoniidae (2 вида), Ceratoppiidae (2 вида), Oppiidae (2 вида), Ceratozetidae (2 вида).

По данным С.И. Ананьевой с соавторами [1979] на полуострове Таймыр в подзоне арктических тундр на побережье бухты Марии Прончищевой в ходе исследования четырех наиболее типичных тундровых биотопов (проанализировано 100 проб) обнаружено лишь 9 видов орибатид при плотности населения 400-18100 экз./м². Доминантами во всех исследованных биотопах являются крупные, поверхностнообитающие орибатиды (семь видов из девяти). Оставшиеся два вида представлены обитателями скважин почвы, один вид представлен единичной находкой. Авторы обращают внимание на то, что большую часть обнаруженных видов орибатид составляют типичные арктические виды.

На мысе Барроу (северная Аляска, южная окраина арктических тундр) по данным трех исследований обнаружено 26 видов орибатид [Behan, 1978; Bohnsack, 1973; Douce, 1976; Douce, Crossley Jr., 1977; Hammer, 1955]. Отдельно в каждом из исследований число видов было небольшим — от 10 до 15. Основу фауны составляет семейство Ceratozetidae - 5 видов, 4 из которых имеют крупные размеры (*Diapterobates notatus*, *Trichoribates lucens* (= *Svalbardia paludicola* sensu Hammer 1952), *Trichoribates polaris*, *Fuscozetes sellnicki*). Наиболее обильными видами были *Oppia clavigera*, *Trichoribates*

lucens, *Liochthonius sellnicki* и *Hermannia subglabra*, в общем составлявшие 80% численности взрослых орибатид. Численность орибатид здесь достигала 24300 экз./м² [Bohnsack, 1973].

Типичные тундры. Е.Н. Мелехина и А.Н. Зиновьева [2012] по результатам обследования равнинных и горных тундр севера Югорского полуострова приводят следующие данные по численности и видовому составу орибатид четырех исследованных биотопов равнинных тундр. Число видов при обследовании каждого из биотопов составляло от 12 до 14, всего в равнинных тундрах обнаружено 25 видов орибатид (в каждом биотопе отобрано 5 проб 10x10 см²). Совокупно в равнинных и горных тундрах хребта Пай-Хой обнаружено 32 вида орибатид. Наибольшим числом видов представлены семейства Ceratozetidae (4), Camisiidae, Ceratoppiidae, Oppiidae (по 3 вида). Плотность населения орибатид в различных обследованных биотопах равнинной тундры составляла от 8500 до 38920 экз./м².

На острове Колгуев на данный момент найдено всего 8 видов орибатид [Криволицкий и др., 2003]. Наиболее богатым видами семейством является Ceratozetidae — 2 вида.

На острове Вайгач (по острову проходит граница между типичными и арктическими тундрами) зарегистрировано 25 видов орибатид [Криволицкий и др., 2003]. Основу фауны составляют орибатиды семейств Ceratozetidae (4 вида) и Oppiidae (4 вида).

На западном побережье Таймыра на границе типичных и арктических тундр Л.Г. Гришиной с соавторами [1998] выявлено 39 видов орибатид из 13 семейств. Наиболее представлены видами семейства Brachychthoniidae (8), Oppiidae (7) и Ceratozetidae (6). Также отмечается, что "довольно обычными и многочисленными" видами были обитатели мелких почвенных скважин: *Lauroppia maritima* и *Liochthonius sellnicki*.

В окрестностях стационара Тарей (Таймыр) в подзоне типичных тундр обнаружено 33 вида орибатид в 800 пробах, отбирившихся на протяжении

двух лет, в 1968 и 1969 годах [Ананьева, Криволицкий, Чернов, 1973]. В отдельных типах местообитаний число видов было значительно меньшим: в бугорковой тундре — 13 видов, в пятнистой тундре, имеющей разнообразный нанорельеф, — 12.

Максимальная плотность населения в зональных моховых тундрах составляла 4500 экз./м². В незональных сообществах численность орибатид может существенно возрастать или снижаться. На вершинах сухих склонов берегов Пясины в зарослях дриад численность их достигает 20 тыс. экз./м².

Однако, как отмечают авторы статьи, в моховых тундрах, развитых на водоразделах, уже преобладают представители древних примитивных групп — *Brachychthoniidae*, *Trhypochthoniidae*, *Camisiidae*, *Hermanniidae*. Особенно интересно, что виды семейства *Brachychthoniidae*, представители которого входят в морфо-экологический тип клещей обитателей почвенных скважин, достигают здесь в некоторых группах местообитаний более 50% численности. Это отличает комплекс орибатид типичных тундр на полуострове Таймыр от комплекса орибатид арктических тундр [Ананьева, Криволицкий, Чернов, 1973], где представители этого морфо-экологического типа были весьма малочисленны. Несмотря на доминирование по численности среди орибатид обитателей почвенных скважин, подавляющая часть фауны (81%) представлена поверхностно-обитающими видами.

В пятнистой тундре окрестностей Таймырского биогеоэкологического стационара найдено 13 видов орибатид. Наиболее представлены видами надсемейства *Orpioidea* (2 вида) и *Pelopriidae* (2 вида). Плотность населения возрастала от ложбин между пятнами (1200 экз/м²) к бровке пятен (44400 экз/м²) [Чернов, Ананьева, Хаюрова, 1971].

В Халлерчинской тундре (пинго "Сегодня", низовья Колымы) А.В. Толстиком с соавторами [Tolstikov et al., 1996] в ходе исследования тундрового полигона найдено 17 видов орибатид. Средняя численность орибатид составляла 27225 экз./м². Доминантные комплексы орибатид центра полигона и его границы сильно отличались между собой. В центре

полигона доминантный комплекс был представлен следующими видами: *Platynothrus peltifer* (44%), *Hydrozetes* sp. (33%), and *Trichoribates copperminensis* (18%). На окраине полигона вид *Liochthoniu* ssp. (семейство Brachychthoniidae) имел наибольший уровень доминирования (33.3%), также в доминантный комплекс входили *Platynothrus peltifer* (23.8%), *Melanozetes* cf. *orientalis* (14%).

На севере Аляски в Прадо-Бэй (Prudhoe Bay, подзона типичных тундр согласно Атласу Арктики, карта XX, 1985 [Трешников, 1985]) плотность орибатид составляла 3720 экз./м² на влажном лугу (*Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix phlebophylla*, *S. reticulata*), отношение неполовозрелых к половозрелым особям — 2,86, и 4640 экз./м² на сухом возвышенном центре тундрового полигона (*Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix pulchra*, *Saxifraga cernua*), отношение неполовозрелых к половозрелым особям — 0,52 [Thomas, MacLean Jr, 1988]. Всего было обнаружено 17 видов орибатид. По числу видов преобладают семейства Oppiidae — 5 видов (29% фауны), Ceratozetidae — 7 видов (41,2% фауны).

Плотность населения орибатид, приводимая разными авторами для тундр Прадо-Бэй, сходная: G.K. Douce и D.A. Jr. Crossley обнаружили 11900 экз./м² в "дриадовой пустоши", 5800 экз./м² в "осоковой луговине", 4000 экз./м² в дриадово-злаковом сообществе [Douce, Crossley Jr., 1977].

В типичных тундрах западного побережья Гренландии (Ангмагссалик) М. Hammer [Hammer, 1937] обнаружено 9 видов орибатид в каменистой пустыне (слабо сомкнутый растительный покров *Empetrum nigrum*, *Silene acaulis*, *Cerastium alpinum*, *Ranunculus glacialis*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix glauca*, *Polygonum viviparum*, *Carex* sp., травы). Наиболее обильным видом являлся *Tectocepheus velatus*. Плотность населения составляла 3200 экз./м². В лишайниковой пустоши обнаружено 18 видов орибатид. Так как в этом исследовании помимо орибатид учитывались еще и другие группы микроартропод (коллемболы, мезостигматические клещи), доминантный

комплекс, который приводится здесь в качестве демонстрации структуры изучаемой группы почвенных животных, был целиком представлен коллемболами, поэтому информация о преобладающих видах орибатид отсутствует. Лишь отмечено, что *Mycobates sarekensis* был относительно обилен как по плотности населения, так и по встречаемости. Несколько менее выделяются *Tectocepheus velatus* и *Oribatula exilis*. Плотность населения орибатид составляла здесь 31200 экз./м².

На травянистых склонах (*Luzula spicata*, *Carex nigrida*, *Poa pratensis*) было найдено 16 видов орибатид. Наибольшего обилия достигал вид *Mycobates sarekensis*. Плотность населения составляла 36000 экз./м². В зарослях ивы ("Salix-herbacea Vegetation" - наиболее богатое сообщество как с точки зрения количества видов, так и по степени сомкнутости растительного покрова) орибатида были наиболее многочисленной группой микроартропод, плотность населения составляла 26200 экз./м². Наибольшей встречаемости в этом биотопе достигали виды *Tectocepheus velatus*, *Oribatula exilis*, *Sphaerozetes piriformis*, *Trichoribates trimaculatus*. В ивово-травяных зарослях рядом со снежником ("Grass-Salix Snow Bed") обнаружено 9 видов орибатид, среди которых наибольшей численности достигали *Oribatula exilis* и *Brachychthonius brevis*. Плотность населения — 10300 экз./м².

В биотопе, растительный покров которого был представлен моховой растительностью (*Sphagnum*), обнаружено 17 видов орибатид. Плотность населения достигала 29100 экз./м². Орибатида здесь также являются наиболее обильной группой, доминируют *Brachychthonius brevis*, *Platynothrus peltifer*.

В заболоченной почве (снежный покров лежит все лето, *Eriophorum Scheuchzeri*, *Carex*, травы, мхи, лишайники) обнаружено 16 видов орибатид. Плотность населения — 46700 экз./м². Доминировали, причем во всем комплексе микроартропод, а не только среди орибатид *Platynothrus peltifer* (40%) и *Trimalaconothrus* sp. (14,7%). На берегу озера (сильно обводненный

биотоп, растительный покров разомкнутый: мхи, виды рода *Carex*) обнаружено 15 видов орибатид. Плотность населения 24300 экз./м². Среди всех микроатродпод так же, как и в предыдущем биотопе, доминирует *Platynothrus peltifer*.

М. Hammer [1937] отмечает важную закономерность — исследованные биотопы распадаются на две группы: первая группа представлена биотопами с доминированием и частой встречаемостью *Calyptozetes sarekensis* (= *Mycobates sarekensis*) и *Oribatula exilis*, вторая группа с доминированием и частой встречаемостью *Platynothrus peltifer*. Эта закономерность видна и в других исследованных биотопах региона — побережье Mikis Fjord и Atingat.

На западном побережье Гренландии при движении от литорали вглубь острова (Port-Victor) обнаружено 23 вида орибатид при исследовании восьми биотопов. Число видов составляло от 1 до 10 при исследовании отдельного биотопа. Виды, найденные на литорали неподалеку от Port-Victor, в Baie de Quervain, увеличивают объем конкретной фауны района до 25 видов [Strenzke, 1955].

Южные тундры. На побережье Чаунской губы (Чукотка) у устья реки Чаун и в 20-ти километрах вверх по ней (граница типичных и южных тундр) выявлено 46 видов орибатид на протяжении двух лет — 1975, 1977 гг. [MacLean, Behan, Fjellberg, 1978]. К сожалению, авторы статьи не приводят данные о численности орибатид по причине применения методов ускоренной выгонки, в результате которой возможны большие недоучеты особей, хотя приводят данные по структуре доминирования. Как и в окрестностях станции Тарей на Таймыре и Халлерченской тундре, здесь преобладали представители морфо-экологического типа обитателей скважин почвы и подстилки: *Liochthonius scalaris*, *Oppia translamellata*. Эти же виды имели наибольшую встречаемость.

В южных тундрах Аляски (Franklin Bluffs) на умеренно увлажненном лугу (*Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix pulchra*, *Dryas integrifolia*) численность орибатид составляла 13750 экз./м², отношение

неполовозрелых особей к половозрелым 1,52. В сухом лугу (*Carex bigelowii*, *Eriophorum angustifolium*, *Arctostaphylos alpina*, *Salix pulchra*, *Cassiope tetragona*) плотность населения орибатид достигала 13850 экз./м², отношение неполовозрелых особей к половозрелым 3,45. При дальнейшем движении на юг численность орибатид возрастает. В районе населенного пункта Sagwon плотность населения орибатид составляла 14110 экз./м² во влажном ивняке (*Salix pulchra*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex aquatilis*, *Betulanana*, *Equisetum* sp., *Vaccinium uliginosum*) и 18540 экз./м² в почве травяной тундры (*Eriophorum vaginatum*, *Cassiope tetragona*, *Salix pulchra*, *Betula glandulosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Polygonum bistorta*, *Carex bigelowii*). Всего был зарегистрирован 31 вид орибатид в данном регионе, попадающем по классификации Атласа Арктики [Трешников, 1985] в подзону южных тундр [Thomas, MacLean, 1988].

Южные тундры Кольского полуострова. Кольский полуостров уже привлекал к себе внимание акарологов. Впервые сведения об орибатиде равнинных тундр Кольского полуострова получены Д.А. Криволицким [1966]: найдено 56 видов орибатид в окрестностях поселка Дальние Зеленцы, что является достаточно большим числом, зарегистрированным в ходе одного исследования. Плотность населения орибатид оценена в 10000-25000 экз./м².

В дальнейшем число видов было существенно увеличено относительно небольшим количеством исследований. Многие исследования в пределах баренцевоморского побережья Кольского полуострова и островов Баренцева моря посвящены птицам как фактору формирования особых акароценозов в гнездах и окружающих места гнездования территориях. Установлено, что птицы являются вектором распространения орибатид на островах Баренцева моря и "фактором", существенно увеличивающим их биологическое разнообразие [Криволицкий, Лебедева, 2003; Лебедев, 2009; Лебедева, 2013; Lebedeva, 2012; Lebedeva, Krivolutsky, 2003; Lebedeva, Lebedev, 2007].

В ходе выполнения диссертационной работы А.А. Лисковой [Лисковая, 2011] были обобщены результаты перечисленных выше исследований. Составлен сводный список орибатид Мурманской области. Из данного списка удалось получить информацию о фауне орибатид равнинных тундр Кольского полуострова. А.А. Лисковой [2011] указано 142 вида, орибатид принадлежащие к 78 родам и 38 семействам для равнинной тундры, однако, в данный список включены виды, встреченные также в лесотундровых биотопах окрестностей населенных пунктов Видяево и Териберка. В связи с этим, во избежание искусственного завышения числа видов и отметок некоторых видов в тундрах, было решено ограничить рассмотрение фауны орибатид равнинных тундр только данными из окрестностей поселка Дальние Зеленцы, где исследовались исключительно тундровые сообщества. Фауна орибатид равнинных тундр в таком случае согласно литературным данным (до проведения настоящего исследования) насчитывает 119 видов орибатид [Лисковая, 2011].

Гренландия. На территории всего острова Гренландия на данный момент обнаружено 110 видов орибатид из 27 семейств. Наиболее представлены в фауне надсемейства Ceratozetoidea — 21 вид (19,1%), Oppioidea — 15 видов (13,6%), Brachychthonioidea — 14 видов (12,7%), Crotonioidea (sensu Weigmann, 2006) — 11 видов (10%). Наиболее разнообразными семействами панцирных клещей в Гренландии следует считать Brachychthoniidae (14 видов — 12,7%), Ceratozetidae (12 видов — 11%), Oppiidae (10 видов — 9,1%), Crotoniidae (10 — 9,1%) и Damaeidae (9 — 8,2%) [Макарова, 2014].

1.2.3. Особенности, присущие таксоцену орибатид в Арктике

В работах, посвященных изучению фаунистических комплексов и населения орибатид, можно отметить некоторые тенденции, проявляющиеся при продвижении от умеренных широт Северного полушария к Арктике.

В фауне Арктики отмечен ряд видов, считающихся либо тяготеющими к тундровой зоне, либо обычными для нее, образующих своего рода индикаторный комплекс тундровых видов [Мелехина, 2011]. Виды, характерные для тундровой зоны: *Liochthonius lapponicus*, *Nothrus borussicus*, *Camisia horrida*, *C. biurus*, *Heminothrus punctatus*, *Hermannia reticulata*, *Ceratoppia bipilis*, *C. sphaerica*, *Moritzoppia neerlandica*, *M. clavigera*, *Suctobelbella acutidens*, *S. hammeri*, *Q. quadricarinata*, *Oribatula tibialis*, *Melanozetes mollicomus*, *Diapterobates notatus*, *Svalbardia paludicola*.

Аркто-бореальными видами (ареалы которых в основном охватывают зону полярных пустынь, тундровую и бореальную зоны) являются: *Hermannia reticulata* (Thörell, 1871), *Sphaerozetes arcticus* (Hammer, 1952), *Acrotritia loricata* (Rathke, 1799), *Propelops rossicus* (Shaldybina, 1971) (= *Hammeria rossica* Shaldybina, 1971), *Svalbardia paludicola* (Thor, 1930), *Edwardzetes edwardsi* (Nicolet, 1855), *Diapterobates notatus* (Thorell, 1871), *Melanozetes sellnicki* (Hammer, 1952), *Epidamaeus groenlandicus*, *Oromurcia bicuspidata*, *Iugoribates gracilis* [Макарова, 2014; Мелехина, 2011].

Svalbardia paludicola, по состоянию изученности его ареала, на данный момент, считается арктическим видом (хотя существуют отдельные находки в Забайкалье [Golosova, Karppinen, Krivolutsky, 1983]). Возможно, таким образом, вид является аркто-монтанным, с дизъюнктивным ареалом.

С продвижением на север наибольшее значение приобретают семейства Oppiidae, Brachychthoniidae, Camisiidae, Ceratozetidae. При общей тенденции сокращения числа видов, доля видов этих семейств увеличивается в фауне [Ананьева, Криволицкий, Чернов, 1979; Гришина, Бабенко, Чернов, 1998; Макарова, 2002а; Мелехина, 2011; Мелехина, Зиновьева, 2012; Тихонов,

2003; Thomas, MacLean Jr, 1988]. Большой вес в фауне приобретают рода *Epidamaeus* и *Trichoribates* [Макарова, 2014; Behan, 1978]. В фауне существенно увеличивается доля видов, относящихся к надсемействам Ceratozetoidea, Brachychthonioidea, Oppioidea (Таблица 2).

Семейство Carabodidae в тундрах представлено небольшим числом видов. В Гренландии обитает только один представитель семейства Carabodidae — *Carabodes labyrinthicus*, в наиболее теплых частях острова [Макарова, 2014]. Также только данный представитель семейства Carabodidae встречен в североамериканской Арктике [Behan-Pelletier, 1999a]. Эта закономерность проявляется и на Европейском Севере России: семейство Carabodidae либо отсутствует, либо представлено лишь одним видом в тундрах Республики Коми, на островах Баренцева моря, на Новой Земле [Криволицкий и др., 2003; Криволицкий, Зайцев, Ласкова, 1999].

Для тундр характерно убывание видов в надкогорте Mixonomata и увеличение в когорте Nothrina [Behan-Pelletier, 1999a].

Замедляется скорость выявления видов орибатид, что обусловлено их малым количеством и малой численностью. В полярных пустынях и арктических тундрах обнаруживают около десятка видов в ходе одного исследования, южнее — обычно несколько десятков [Макарова, 2002a; 2002b; Макарова и др., 2015; Hammer, 1954]. При переходе от тундр к полярным пустыням существенно снижается доля Cryptostigmata в составе акароценозов [Макарова, 2002a; Макарова, 2002b].

Отмечена тенденция увеличения к северу доли Enarthronota и Brachyruyina среди панцирных клещей [Макарова, 2002a; Behan-Pelletier, 1999a].

Напротив, надкогорта Mixonomata, представители которой связаны с разлагающейся древесиной, плохо представлена в Арктике [Behan-Pelletier, 1999a].

С переходом от арктических тундр к типичным тундрам наибольшую численность начинают приобретать представители морфо-экологического типа обитателей скважин почвы и подстилки.

В тундровых сообществах Гренландии М. Hammer [Hammer, 1937; Hammer, 1944] удалось выделить синузии орибатид, зависящие от степени увлажненности и обводненности биотопов: для влажных сообществ наиболее характерен *Platynothrus peltifer*, достаточно обилен *Melanozetes mollicomus*. Для сухих сообществ характерен *Oribatula exilis*, часто встречаются *Mycobates sarekensis* и *Camisia horrida*. Для сообществ литоралей характерен *Ameronothrus lineatus*.

В подзоне арктических тундр плотность населения орибатид выше в сухих местообитаниях, по сравнению с влажными [Bohnsack, 1973; Thomas, MacLean Jr, 1988]. В подзоне типичных тундр такой закономерности не отмечено [Hammer, 1937; Tolstikov et al., 1996].

При исследовании зональной трансекты в северной Аляске — от прибрежных типичных тундр (Прадо-Бэй) до Хребта Брукса (Brooks Range) — установлено, что неоднородность пространственного распределения орибатид возрастает с широтой и убыванием видового богатства [Thomas, MacLean Jr, 1988]. В этом же исследовании установлено, что разница между влажными и сухими местообитаниями какого-либо региона по видовому составу и численности орибатид увеличивается с возрастанием широты. Этим можно объяснить проявление этой закономерности в арктических тундрах и отсутствие ее в типичных, о чем говорилось выше.

В арктической фауне орибатид увеличена доля партеногенетически размножающихся видов (с 15 до 45% по сравнению с фауной умеренных широт), хуже представлены надкогорты Palaeosomata, Mixonomata и надсемейства Plateremaeoidea, Oripodoidea [Behan-Pelletier, 1999a].

Плотность населения орибатид в пределах одной подзоны может существенно варьировать (отличаться на порядки) в зависимости от условий увлажнения, положения в микрорельефе, наличия колоний позвоночных

животных, создающих особую микросреду и условия на участках небольшой площади.

В условиях Арктики орибатида могут иметь значительную плотность населения (несколько сотен тысяч на квадратный метр), однако данные "горячие точки" связаны с предоставляющими благоприятные условия существования подушковидными многолетними кустарничками, формирующими внутри себя особые условия среды [Minor et al., 2016a; Schatz et al., 2014; Seniczak, Plichta, 1978].

Таблица 2. Некоторые данные о фаунах орибатид крупных арктических регионов

Регион	Число семейств орибатид	Число видов орибатид	Преобладающий по числу видов таксон	Источник
Гренландия	27	110	Ceratozetoidea 19,1%; Oppioidea 13,6; Brachychthonioidea 12,7%; Crotonioidea (sensu Weigmann, 2006) — 11 видов (10%).	Макарова, 2014
Шпицберген	27	87	Ceratozetoidea 20% Brachychthonioidea 15,3% Oppioidea 14,1%	Coulson et. al., 2014
Новая Земля	26	60	Oppioidea 18,3% Ceratozetoidea 16,7% Crotonioidea 10,0%	Криволицкий и др., 2003
Ненецкий автономный округ	29	105	Ceratozetoidea 21% Oppioidea 14,3% Brachychthonioidea 14,3%	О.Л. Макарова, личное сообщение
Югорский полуостров (Пай-Хой)	19	32	Ceratozetoidea 21,8% Oppioidea 21,8% Crotonioidea 12,5%	Мелехина, Зиновьева, 2012
Ямал	29	63	Brachychthonioidea 20,6% Oppioidea 17,4% Ceratozetoidea 12,7%	Тихонов, 2003

Регион	Число семейств орибатид	Число видов орибатид	Преобладающий по числу видов таксон	Источник
Таймыр	39	123	нет данных в источнике	Макарова, 2014
Североамериканская низкая Арктика (запад континента)	46	151	Ceratozetoidea 22,5% Oppioidea 11,9% Brachychthonioidea 7,9%	Behan-Pelletier, 1999
Североамериканская низкая Арктика (восток континента)	29	63	Ceratozetoidea 20,6% Oppioidea 12,7% Brachychthonioidea 9,5%	Behan-Pelletier, 1999
Североамериканская высокая Арктика	13	31	Oppioidea 22,5% Brachychthonioidea 19,3% Ceratozetoidea 16,1%	Behan-Pelletier, 1999

1.3. Орибатидаы в экстремальных условиях горных тундр

Физиономически горно-тундровые сообщества во многом сходны с равнинными тундрами. При движении вдоль высотного градиента снизу вверх предгорные и горные леса таежной зоны сменяются сообществами кустарников и кустарничков, травяными и осоковыми пустошами, моховыми и мохово-лишайниковыми тундрами, и, наконец, открытым, вымороженным грунтом [Nagy, Grabherr, 2009]. Подобно смене типов растительности поясный характер носит и смена типов почв.

Несмотря на аналогию в названии — горно-*тундровый* пояс — условия среды здесь значительно отличаются от таковых в зональных сообществах (Таблица 3), по которым эти пояса гор, лежащие к вершине от границы распространения древесной растительности, получили свое название [Körner, 1995].

На данный момент в литературе не существует согласия относительно равноценности применения и полной синонимичности понятий "альпийский пояс" и "горная тундра". Некоторые авторы подчеркивают, что сам термин тундра уже географически приурочен к приполярным регионам, поэтому его применение к горным системам умеренных и лежащих к югу широт не оправдано, а сами "горные тундры" и "альпийские пояса" развиваются в сильно отличающихся условиях. Другие же, напротив, используют их как абсолютно равнозначные. Так, например, глава "Introduction to Arctic and Alpine Biomes" книги "Arctic and Alpine Biomes" [Quinn, 2008] начинается словами: "Arctic and alpine biomes, also called tundra ...", при этом авторы не указывают на разницу понятий в дальнейшем.

В отечественной традиции принято разделять горно-тундровые пояса, свойственные горам субарктики и Арктики северного полушария, и альпийский пояс, характерный для расположенных южнее горных систем. Они существенно отличаются по условиям окружающей среды [см. подробно

Горчаковский, 1966: с. 15-16], набором жизненных форм растений [Толмачев, 1948].

Условия среды обитания в горах определяются взаимодействием двух основных групп факторов: рельефом (и связанными с ним процессами) и климатом [Владыченский, 1998; Nagy, Grabherr, 2009].

Воздействие на экосистемы и дальнейшая судьба выпадающих здесь осадков находится в прямой зависимости от рельефа. Для лежащих близко к вершине поясов гор менее свойственно заболачивание и переувлажнение, столь характерное для равнинной тундры. Обычно большая часть осадков, выпавших в горно-тундровом поясе, быстро удаляется посредством многочисленных каналов. Таким образом, наличие развитой дренажной сети обуславливает умеренные условия увлажнения [Nagy, Grabherr, 2009]. Вечная мерзлота, столь свойственная равнинным тундрам, обычно отсутствует в горно-тундровых и альпийских поясах гор [Wielgolaski, Karlsen, 2007].

В зависимости от степени суровости условий, горные тундры существенно отличаются по своему облику. Участки, наиболее суровые в микроклиматическом отношении (обычно приуроченные к местам слабого развития снегового покрова), занимают лишайниковые и мохово-лишайниковые сообщества, сформированные хинофобными видами, устойчивыми к низким температурам и избегающими мощного снегового покрова. В более благоприятных условиях, обычно на склонах, развиваются кустарничковые сообщества, приспособленные к относительно мощному снеговому покрову и длительному укрытию снегом [Андреяшкина, 1988; Магомедова, 2003]. Также существуют переходные по условиям местообитания, укрытые снегом зимой и рано оттаивающие весной [Nagy, Grabherr, 2009].

Таблица 3. Сравнение природных условий в тундровых и «альпийских» местообитаниях в течение вегетационного сезона (под "альпийскими" понимаются соответствующие пояса гор всех широт; по Körner, 1995)

Признак	Арктическая тундра	Альпийские пояса гор
Длительность сезона вегетации	Короче	Длиннее
Количество солнечной радиации	Низкое значение	Высокое значение
Сумма солнечной радиации в день	Сходно	
Средняя дневная температура	Сходно	
Разница между максимальной и минимальной температурой	Мала	Велика
Максимальная температура	Низкая	Высокая
Минимальная температура	Сходная или ниже в альпийских местообитаниях низкая	
Дневная вариация температуры	Узкая	Широкая
Атмосферное давление водяных паров (2 м)	Сходно	
Перепад давления водяных паров от листа к воздуху	Малый	Большой
Физическая стабильность почв	Выше	Ниже
Запас углерода в почве	Больше	Меньше
Криогенные процессы в почве "летом"	Меньше	Больше
Криогенные процессы в почве "зимой"	Больше	Меньше
Вечная мерзлота в почвах под сомкнутой растительностью	Присутствует	Отсутствует
Влажность почв	Большая	Умеренная
pH почв	Ниже	Выше
Изолированность региональных флор	Ниже	Выше
Фрагментированность местообитаний	Низкая	Высокая

В горных тундрах Фенноскандии выделяется несколько наиболее характерных биотопов. Ахионные (бесснежные и малоснежные) позиции ландшафтов, соответствующие горным вершинам и вершинам моренных холмов, занимают воронично-лишайниковые сообщества, лойзелеуриево-вороничные сообщества, цетрариево-алекториевые сообщества, толокнянково-лишайниковые сообщества. Мезохионные элементы ландшафта (пологие горные склоны) занимают вороничные мохово-лишайниковые сообщества, ерниковые мохово-лишайниковые сообщества. При движении вниз по профилю горы они закономерно сменяют друг друга, с увеличением снежного покрова увеличивается высота кустарничков, они выделяются в отдельный ярус [Королева, 2008].

Население почвенной фауны горных тундр Субарктики существенно отличается от нижележащих поясов. Характерно снижение плотности населения, биомассы и числа видов в группах почвенной мезофауны, существенное изменение ее структуры [Зенкова, Пожарская, Похилько, 2009; Камаев, 2012; Пожарская, 2012]. Подобные изменения характерны в целом для микроартропод [Таскаева, 2006; Таскаева, 2014] и для орибатид в частности [Trägårdh, 1910; Dalenius, 1962].

1.3.1. Орибатида горных тундр гор субарктики

Таксоцен орибатид горных тундр (также, если рассматривать более широко, и альпийских поясов) отличается от нижележащих поясов гор [Aoki, 1976]. Помимо убывания числа видов и снижения плотности населения, отмечается появление новых видов и преобладание других, не выделявшихся на низких высотах, видов [Баяртогтох, 2011; Beck, 1963; Dalenius, 1962].

В Центральном Альпах установлено, что с высотой, при переходе от лесных сообществ к гольцовым, среди орибатид увеличивается доля в населении видов, имеющих в популяции представителей обоих полов [Fischer, Meyer, Maraun, 2014]. Существенно меняется трофический уровень видов: орибатида переходят от питания преимущественно разлагающимися растительными остатками к питанию живыми организмами — грибами, лишайниками, нематодами. Авторы связывают это с тем, что усвоение веществ из разлагающейся органической массы становится гораздо более затруднительным.

На территории национального парка "Абиску" (Северная Швеция), физико-географические и климатические условия которого наиболее близки к таковым Кольского полуострова, P. Dalenius [1960; 1962] установил, что от 350 м к 1100 м н.у.м. и переходом от предгорных сосновых лесов (*Pinus silvestris*) к вороничниковым пустошам и далее к гольцовым сообществам существенно меняется состав таксоценона орибатид: происходит изменение видового состава, численности видов, уменьшается плотность населения и частота встречаемости видов. Per Dalenius на основе частоты встречаемости выделил группы видов, характерные для биотопов, расположенных выше или ниже границы лесной растительности. Им отмечено, что только выше границы лесной растительности встречены *Camisia horrida* (Hermann, 1804), *Ceratoppia sphaerica* (L. Koch, 1879), *Chamobates traegardhi* Dalenius, 1960 (nomen nudum), *Mycobates sarekensis* (Tragardh, 1910). В вороничниковых пустошах *Oppiella falcata* (Paoli, 1908) демонстрировал большую численность. Для биотопов низкой и средней альпика характерно

доминирование по числу видов надсемейств Oppioidea и Ceratozetoidea. В высокой альпике, где напочвенный растительный покров развит слабо, а почвы маломощны и каменисты, абсолютно преобладают представители надсемейства Ceratozetoidea.

М.Р. Heggen [Heggen, 2010] на основе математического анализа опубликованных данных (32 работы) об орибатидях субальпийских, альпийских и аркто-альпийских биотопов Фенноскандии обнаружила некоторые закономерности в пространственном распределении орибатид. Виды *Ceratoppia sphaerica* (L. Koch, 1879), *Chamobates cuspidatiformis* (Trägårdh, 1904), *Camisia borealis* (Thorell, 1871), *Malacoonthrus globiger* Trägårdh, 1910, *Mycobates sarekensis* (Trägårdh, 1910), *Trichoribates monticola* (Trägårdh, 1902), *Phauloppia lucorum* (C.L. Koch, 1841), и *Trichoribates setiger* (Trägårdh, 1910) тяготеют к биотопам различных альпийских подпоясов. Распространение видов *Adoristes ovatus* (C.L. Koch, 1840), *Conchogneta traegardhi* (Forsslund, 1947), *Diapterobates humeralis* (Hermann, 1804), *Hemileius initialis* (Berlese, 1908), *Heminothrus longisetosus* Willmann, 1925, *Melanozetes mollicomus* (C. L. Koch, 1839), *Moritzoppia splendens* (C. L. Koch, 1841), *Moritzoppia neerlandica* (Oudemans, 1900), *Oppiella nova* (Oudemans, 1902) и *Suctobelbella subtrigona* (Oudemans, 1900) ограничено определенными высотами. Ей отмечено, что не было найдено истинно арктических видов на территории Фенноскандии [Heggen, 2010]. К сожалению, как отмечает М.Р. Heggen, для более смелых выводов и большего количества подтверждаемых математически закономерностей на данный момент не хватает данных. Всего в альпийских и аркто-альпийских поясах гор найдено 145 видов орибатид, в северо-восточной части Скандинавского полуострова 80 видов орибатид, в северо-западной — 133 вида орибатид (Таблица 4).

Согласно литературным данным [Лисковая, 2011; Зенкова, Мелехина, 2014], горные тундры в пределах Кольского полуострова исследованы только в пределах Хибинского горного массива, где обнаружено 34 вида орибатид, принадлежащих к 26 родам и 21 семейству.

Структура фауны на уровне таксонов высокого ранга близка к равнинным аналогам (Таблица 2), но часто надсемейство Brachychthonioidea является весьма незначительным по количеству видов (Таблица 4).

Таблица 4. Фауны и плотность населения орибатид горных тундр некоторых регионов. I - локальное исследование; II - сводный список или каталог

Регион	Число видов	Доминирующие таксоны	Плотность населения, экз/м ²	Источник
Абиско; "низкая альпика"	60	н.с. Crotonioidea 16,7% н.с. Oppioidea 15% н.с. Ceratozetoidea 15%	Нет данных	Dalenius, 1960; Dalenius, 1962; II
Абиско; "средняя альпика"	35	н.с. Oppioidea 20% н.с. Ceratozetoidea 17%	Нет данных	
Абиско; "высокая альпика"	22	н.с. Ceratozetoidea 22%	Нет данных	
СЗ Скандинавия	81	н.с. Oppioidea 14,3% н.с. Crotonioidea 13,5% н.с. Ceratozetoidea 12,8%	Нет данных	Heggen, 2010; II
СВ Скандинавия	137	н.с. Oppioidea 18,75% н.с. Crotonioidea 16,25% н.с. Ceratozetoidea 15%	Нет данных	
Скандинавский полуостров	145	н.с. Ceratozetoidea 15,8% н.с. Crotonioidea 15,8% н.с. Oppioidea 12,4%	Нет данных	
Пай-Хой	27	н.с. Ceratozetoidea 27,2% н.с. Oppioidea 22,2%	15000 — 43840	Мелехина, Зиновьева, 2014; I
Полярный Урал	60	н.с. Oppioidea 21,6% н.с. Ceratozetoidea 15%	Нет данных	Сидорчук, 2009; I
Плато Путорана	25	н.с. Ceratozetoidea 16%	30840±6160 — 47320± 6640	Тихонов, 2003; I
Алашское нагорье	67	н.с. Brachychthonioidea 16,4% н.с. Ceratozetoidea 13% н.с. Oppioidea 13%	3380 ±700 — 8730 ±1930	Тихонов, 2003; I
Западный Саян	46	н.с. Ceratozetoidea 21,7% н.с. Oppioidea 17,3%	2030 ±1100 — 3290 ±750	Тихонов, 2003; I

1.3.2. Горные болота тундрового пояса

Ввиду того, что болота представляют собой важный источник биоразнообразия на суше [Минаева, Сиринов, 2011], а в пределах Кольского полуострова ранее было встречено небольшое количество видов, предпочитающих подобные местообитания (в пределах горных тундр болота не были обследованы), решено было исследовать несколько верховых болот.

Заболоченные участки представляют собой неотъемлемую часть тундрового ландшафта [Александрова, 1977; Боч, 1974; Чернов, 2012]. Различные типы болот широко распространены на территории Кольского полуострова [Королева, 2014; Переверзев, 2011]. Появляются они и в горах — в понижениях макрорельефа на выположенных участках, водоупором в которых служат скальные породы, забитые мелкоземом [Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Горчаковский, 1966; Королева, 2001].

Фауна оribатид болот обычно существенно отличается от таковой окружающих непереувлажненных почв. Появляются специфические виды оribатид, составляющие индикаторный комплекс переувлажненных местообитаний [Друк, Вилкамаа, 1988; Сидорчук, 2008; Zaitsev, 2013]. Помимо этого, согласно правилу зональной смены стадий, переувлажненные местообитания могут служить прибежищем для видов, предпочитающих более суровые условия, и видов, имеющих преимущественно арктические ареалы [Бей-Биенко, 1966].

Для болот характерно присутствие в фауне представителей семейств Trhypochthoniidae (*Hydronothrus*, *Trhypochthoniellus*), Mucronothridae (*Mucronothrus*), Malaconothridae (*Malaconothrus*, *Trimalaconothrus*) Hydrozetidae (*Hydrozetes*), Limnozetididae (*Limnozetes*). Партеногенез обитающих в пресноводной среде представителей этих семейств в данном случае рассматривается как преадаптация. Семейство Hydrozetidae примерно поровну представлено видами, размножающимися партеногенезом и имеющими обоеполюе популяции [Norton, Palmer, 1991]. Обычен в болотных

и переувлажненных местообитаниях вид *Platynothrus peltifer*, часто обильны представители семейства Zetomimidae, Ceratozetidae [Block, 1965; Weigmann, 1991]. Для болот Северной Америки характерны виды *Atopochthonius artiodactylus*, *Gozmanyina majesta*, *Parhypochthonius aphidinus*, *Gehypochthonius urticinus*, *Rostrozetes ovulum* [Behan-Pelletier, Bissett, 1994; Marshall, Reeves, Norton, 1987]. Большинство видов орибатид, обитающих в воде или населяющих переувлажненные местообитания, амфибийны, однако некоторые проходят все стадии жизненного цикла в воде [Behan-Pelletier, Eamer, 2007].

Плотность населения орибатид в болотах субарктики и умеренных широт обычно (и в зависимости от типа болот) может достигать нескольких десятков тысяч на квадратный метр [Block, 1965; 1966a; 1966b]. Наиболее характерные значения для сфагновых болот — несколько тысяч особей на квадратный метр [Minor et al., 2016b; Zaitsev, 2013].

Глава 2. Район и объекты исследования

Природные условия Кольского полуострова отличаются большим разнообразием и своей уникальностью, наиболее яркими чертами которой являются относительно мягкий макроклимат для северных широт, разнообразие рельефа и горных пород.

Вся территория Кольского полуострова входит в атлантико-арктическую климатическую зону, для которой характерно частое поступление теплых воздушных масс с акватории Атлантического океана и холодных воздушных масс из высоких арктических широт, чем обуславливается крайняя неустойчивость погодных явлений. Тип климата - морской, переходный к континентальному (прохладное лето, длинная, сравнительно теплая осень, довольно мягкая зима и поздняя холодная весна).

Среднегодовая температура колеблется около -1°C . Дни с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ начинаются с первой декады июня и длятся до первой декады сентября, и составляют, таким образом, 100-110 дней. Накопленная сумма активных температур за этот период составляет $750-1100^{\circ}\text{C}$. Стоит также отметить, что длинные летние дни и дни с белыми ночами до известного предела компенсируют недостаток тепла для роста и развития растений.

Вся территория относится к области избыточного увлажнения, с преобладанием выпадения осадков над их испарением. Это связано с умеренными температурами и, соответственно, большой относительной влажностью воздуха (78-80% в теплое время года). Высокая влажность воздуха обусловлена преобладанием воздушных масс морского происхождения и большой площадью рек и озер.

Количество осадков колеблется около 400 мм, причем значительная часть выпадает в теплое время года в виде дождя. В горах сумма осадков выше: до 700 мм [Раменская, 1983]. Коэффициент увлажнения в горах более 1,33 [Добровольский, Урусевская, 2006].

Мощность снегового покрова достигает 60 см, что препятствует глубокому промерзанию почвы [Раменская, 1983]. Вечная мерзлота сохраняется на очень небольших площадях. Характерной чертой тундр Кольского полуострова является отсутствие вечной мерзлоты.

Тундровые сообщества исследовались в четырех районах Кольского полуострова: равнинные тундры в окрестностях поселка Дальние Зеленцы (баренцевоморское побережье Кольского полуострова), горные тундры основных горных систем Кольского полуострова: Чунатундр, Хибин и Ловозерского горного массива (рис. 4).

В каждом исследованном районе выделено несколько горно-тундровых биотопов, отличающихся произрастающей растительностью и ее характером. Все они могут быть разделены на две группы — лишайниковые тундры и кустарничковые тундры, исходя из следующих критериев:

- преобладающая жизненная форма растений;
- развитость самостоятельного яруса кустарничков/кустарников, расположенного вне талломов лишайников.

Тундры, основной аспект в которых создают лишайники, а кустарники и кустарнички угнетены и развиваются лишь в пределах талломов лишайников, принимались как лишайниковые тундры. В кустарничковых тундрах основной аспект создают кустарники и кустарнички: напочвенный покров представлен мхами и лишайниками, развит мощный сомкнутый ярус кустарничков, кустарники присутствуют, могут образовывать сомкнутый ярус или входить в состав кустарничкового яруса [Королева, 2008] .

Всего было исследовано 15 различных тундровых биотопов и 2 болота, находившихся в пределах тундровых поясов гор (Приложения I, II, III, IV). Охвачено существенное разнообразие тундровых сообществ, развивающихся в условиях Кольского полуострова, как с географической точки зрения, так и с точки зрения экологии. Исследованные тундровые сообщества располагаются на значительном расстоянии друг от друга, что дает значительный охват исследуемой территории, а значит, позволяет

обнаружить большее число видов и более полно оценить биологическое разнообразие тундровых сообществ Кольского полуострова в отношении орибатид.



Рис. 4. Места проведения исследований на Кольском полуострове (отмечены значком ).

2.1. Равнинные тундры на Кольском полуострове

На северном побережье Кольского полуострова развивается узкая полоса лишенных древесной растительности сообществ. Как показано Ю.Г. Пузаченко [1985], факторами, определяющими их развитие здесь является прежде всего океаничность климата (повышенная влажность воздуха и ГТК Селянинова). Для краткости, здесь и далее, эти сообщества будут именоваться равнинными тундрами.

Температура самых теплых месяцев — июля и августа — составляет 10°C [Яковлев, 1965; Пузаченко, 1985]. Продолжительность периода среднесуточных температур выше 10°C в северо-таежных сообществах и европейских южных тундрах больше, чем в равнинных тундрах Кольского полуострова [Чиненко, 2008]. Накопленная за этот срок сумма температур выше 10°C относительно других южно-тундровых сообществ также не велика — 400°. Но по числу дней с положительной температурой — 110 — равнинные тундры Кольского превосходят все прочие тундровые сообщества Евразии [Пузаченко, 1985]. Годовая сумма выпадающих осадков здесь достигает 600 мм.

Традиционно данные растительные сообщества причисляли к тундровым, а именно к южным тундрам. Вплоть до последней четверти XX века их положение в классификации типов растительности оставалось таковым [Александрова, 1977] и не вызывало сомнений.

Начиная с 70-х годов XX века у ряда ботаников появились сомнения относительно их зонального статуса [Королева, 2006; Чиненко, 2008]. Вызвано это двумя основными причинами. Во-первых, попыткой применить при классификации растительности (традиционно основанной на физиономическом облике, соотношении жизненных форм растений) информацию о флоре региона. Во-вторых, неоднозначностью совокупности факторов, приводящих к развитию безлесных сообществ, — в данном случае океаничностью климата.

В ботанической литературе относительно обсуждаемого региона существует конфликт между двумя подходами к классификации растительности: геоботаническим (учитывающим состояние самой растительности, соотношение жизненных форм) и флористическо-географическим (учитывающим, помимо прочего, флористические особенности классифицируемых растительных сообществ). В зависимости от применяемого критерия классификации безлесные сообщества баренцевоморского побережья Кольского полуострова признаются или не признаются равнинными тундрами. В Атласе Арктики [Трешников, 1985] на карте флористического районирования данные территории отнесены к бореальной флористической области с постоянным участием арктических флористических комплексов (принадлежат бореальной флористической области), при фито-географическом районировании эти территории компромиссно включены в состав тундровой зоны, однако выделены в "северо-атлантический вариант подзоны южных гипоарктических тундр (с повышенной ролью бореальных элементов, лугов, местами с участием березняков)". Такое положение этих сообществ авторы определили в связи с повышенной долей бореальных элементов в составе их флор и океаническим типом климата [Юрцев, Толмачев, Ребристая, 1978].

С точки зрения скандинавских ботаников [Ahti, Hämet-Ahti, Jalas, 1968], прибрежные тундры северного побережья Кольского полуострова необходимо отнести к горным тундрам, так как здесь формируется петрофильная растительность на маломощных, хорошо дренированных почвах, что характерно для горных территорий [Королева, 2006; Ahti, Hämet-Ahti, Jalas, 1968].

2.1.1. Окрестности поселка Дальние Зеленцы

Поселок Дальние Зеленцы, в окрестностях которого были отобраны пробы в двух лишайниковых тундрах и одной кустарничковой, располагается на побережье Баренцева моря, в 120 км к востоку от Мурманска (69°07' с.ш., 36°03' в.д.).

Климат данной территории морской, зимой характерно преобладание южных и юго-западных ветров, летом — северных. Зима относительно теплая. Наиболее холодный месяц в году — февраль, его средняя температура — -10 °С.

Лето прохладное: средняя температура летнего периода +8-+9 °С, средняя температура июля (самого теплого месяца наряду с августом) +10 °С. Длительность безморозного периода 106-148 дней. Среднегодовое количество осадков 600-800 мм [Яковлев, 1961].

Почвы представлены альфегумусовыми подзолами на материнских породах различного генезиса [Переверзев, 2001].

Почвообразующие породы представлены кислыми породами Балтийского кристаллического щита поздне-архейского возраста и четвертичными моренными отложениями. На данной территории также широко распространены дайки средних и основных долеритов [Митрофанов, 2001].

Пробы из данного района любезно предоставлены ведущим научным сотрудником ИПЭЭ РАН, д.б.н. А.Б. Бабенко. Им опубликованы результаты исследования коллембол данного района, основанного на этих сборах [Бабенко, 2012]. Описание биотопов приведено в Приложении I.

В окрестностях поселка Дальние Зеленцы было исследовано два участка лишайниковых тундр, отличающихся положением в рельефе (на вершине холма и на склоне холма) и одна кустарничковая тундра.

Лишайниковые тундры относятся к ассоциации *Loiseleurio-Diapensietum* (Fries 1913) Nordhagen 1943. Данные тундры представляют собой мозаику

лишайников, мхов, печеночников и немногочисленных кустарничков. Доминируют кустистые хионофобные лишайники (*Flavocetraria nivalis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*), характерно наличие арктоальпийских видов лишайников: *Ochrolechia frigida*, *Sphaerophorus fragilis*. В сообществах постоянно присутствуют карликовая березка (*Betula nana*), вороника (*Empetrum hermaphroditum*) и арктоус альпийский (*Arctostaphylos alpina*). Ассоциация обычна для всего баренцевоморского побережья и высокогорий Фенноскандии [Королева, 2006; Королева, 2008; Koroleva, 1994].

Кустарничковая тундра принадлежит ассоциации *Arctostaphylo alpinae-Empetretum hermaphroditi* (Zinserling 1935) Koroleva 1994. Это основная растительная ассоциация района исследований. Растительный покров сомкнутый, характерна мозаичная горизонтальная структура. В кустарничковом покрове преобладает вороника и голубика (*Vaccinium uliginosum*). Кустарничковый ярус не выражен, отдельные растения *Betula nana* входят в кустарничковый ярус, высота которого определяется мощностью снежного покрова. Сообщества ассоциации встречаются повсеместно на баренцевоморском побережье, занимая умеренно заснеженные зимой склоны, террасы прибрежного плато, приморские террасы. Данная ассоциация характерна также для горных тундр Хибин, Ловозерских тундр, Мончетундры и Чунатундры [Бабенко, 2012; Королева, 2006; 2008; Koroleva, 1994].

2.2. Горные системы Кольского полуострова

В горных системах Кольского полуострова климатические условия с высоты 500 м н.у.м. значительно отличаются от окружающих их предгорий и долин. Среднегодовое количество осадков в ряду высот 360—902—1050 м н.у.м. в Хибинах возрастает в 1,64 раза, средняя температура февраля в этом же ряду высот падает незначительно, а средняя температура июля падает более чем в 1,6 раза (Таблица 5).

Таблица 5. Изменение среднегодового количества осадков, температуры февраля, температуры июля в горах Кольского полуострова с высотой [по Агаркова и др., 2008].

Высота, м н.у.м.	Среднегодовое количество осадков	Среднемноголетняя температура февраля, °С	Среднемноголетняя температура июля, °С
360	928	-11,6	12,9
902	1066	-12,8	9,0
1050	1522	-13,1	7,7

Растительность гор Кольского полуострова согласно классификации типов поясности К.В. Станюковича [Станюкович, 1973] относится к растительности гор северо-таежной зоны, влажно-континентальной группе типов поясности Западной Евразии, к Хибинскому типу. В данном типе сменяются с высотой пояса: лесной таежный елово-сосново-березовый пояс, поднимающийся до 250-480 м, пояс березовых криволесий, полоса которых обычно занимает несколько десятков метров, пояс гемикриофитных ерников до высоты 600-700 м, пояс тундр (эукриофитный, альпийский) до высоты 850-900 м, выше — пояс единичной растительности россыпей и осыпей (гиперкриофитный). Н.Е. Королева [Королева, 2012] выделяет горы Кольского полуострова в Хибинский субнивально-тундрово-редколесно-таежный гипоарктический тип поясности.

Почвы гор Кольского полуострова согласно классификации типов пояности И.С. Урусевской [2007] относятся к бореальному континентальному подклассу, тундрово-подзолистой группе. На территории Российской Федерации данная группа включает в себя одну Хибинскую провинцию. В пределах ее господствуют альфегумусовые почвы: в лесном поясе — подзолы, выше — подбуры [Урусевская, 2007].

Исследование проводилось в трех наиболее крупных горных массивах Кольского полуострова: Чунатундр, Хибин, Ловозерских тундр. Ввиду разной высоты изучаемых гор, труднодоступности многих горных участков, исследованные в разных горных системах сообщества (относимые к одному типу — тундры лишайниковые или кустарничковые) находились на разных высотах.

В Чунатундре и Хибинах исследованные горно-тундровые биотопы располагались на горных плато и склонах северо-восточной экспозиции. В Ловозерских тундрах — на горных плато и склоне южной экспозиции.



Рис. 5. Исследованные горные профили и положение в них исследованных биотопов.

2.2.1. Хребет Чунатундры

Горный массив Чунатундры имеет сложную геологическую структуру. Южная его часть, в которой велись работы, сложена различного рода гнейсами — горными породами кислого состава. Северная часть — габбро-анортозитами, габбро и диоритами — породами основного состава [Митрофанов, 2001].

Всего в пределах горного массива Чунатундры исследовано три тундровых сообщества и одно болото в пределах горных тундр. На высоте 638 м н.у.м. и 466 м н.у.м. исследованы две лишайниковые тундры, на высоте 419 м исследована кустарничковая тундра и на высоте 417 м исследовано пушицевое болото. Их подробное описание приводится в Приложении I I.

Тундра лишайниковая на высоте 638 м н.у.м. расположена на отдельно стоящей возвышенности. Тундры лишайниковая на высоте 466 м н.у.м. и кустарничковая на высоте 419 м н.у.м. образуют небольшой горный профиль от вершины вниз по склону северо-восточной экспозиции. Отбор проб производился 24-26 июля 2015 года.

Таблица 6. Исследованные тундровые биотопы Чунатундры (координаты здесь и далее получены с помощью приемника GPS/ ГЛОНАСС Garmin eTrex 30, высоты — барометрического альтиметра приемника).

Исследованные тундровые биотопы	Координаты
Тундра лишайниковая на высоте 638 м	67°41.015'С, 32°32.579'В
Тундра лишайниковая на высоте 466 м	67° 39.662'С, 32°35.720'В
Тундра кустарничковая на высоте 419 м	67° 39.725'С, 32°36.050'В
Пушицевое болото на высоте 417 м	67° 39.567'С, 32°36.370'В

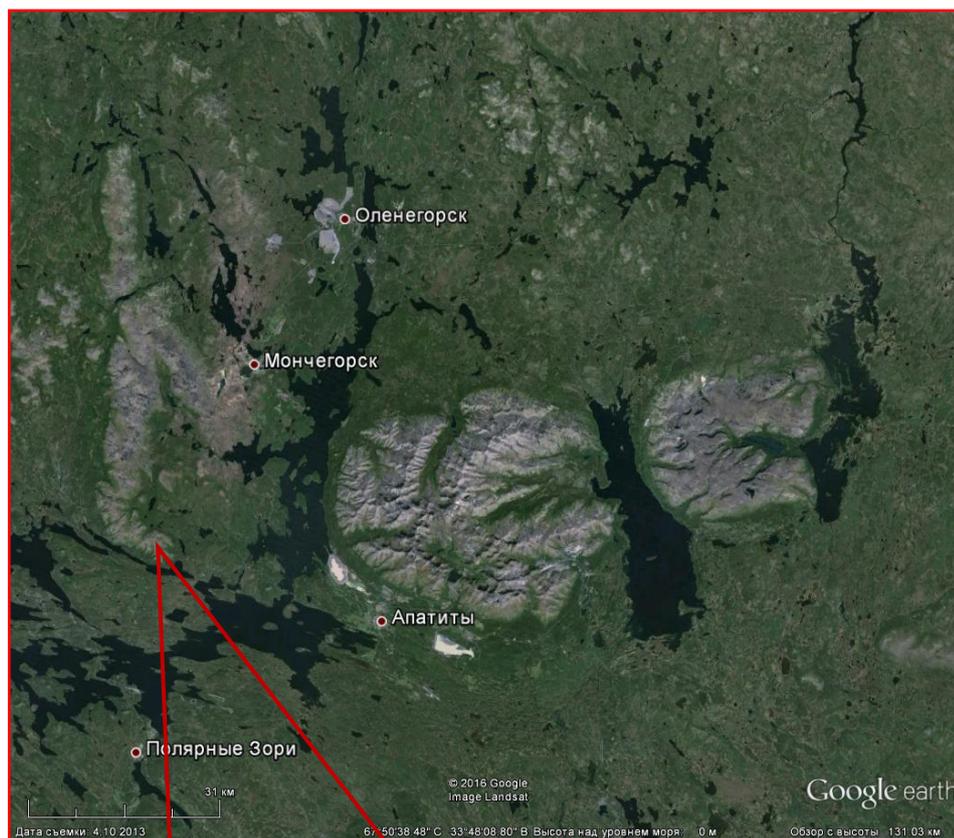


Рис. 6. Исследованные биотопы в горном массиве Чунатундры.

2.2.2. Хибины, гора Вудъяврчорр

Хибины сложены основными и ультраосновными горными породами — нефелиновыми сиенитами.

В высокогорных пустынях формируются петроземы гумусовые на дресвянистом элювии нефелиновых сиенитов, в горных тундрах — подбуры на элювии нефелиновых сиенитов, в горно-лесном поясе — подзолы иллювиально-гумусовые на песчаных моренных отложениях, обогащенных элювием нефелиновых сиенитов [Переверзев, 2010].

На горе Вудъяврчорр было исследовано четыре лишайниковых тундры и одна кустарничковая тундра. Они составляли высотный профиль 1019 м н.у.м. — 1008 м — 756 м — 579 м — 505 м. Данный профиль берет начало на платообразной вершине горы Вудъяврчорр и продолжается по южному плечу горы. Участки на этом плече располагаются на склоне северо-восточной экспозиции. Отбор проб производился 31 июля — 10 августа 2013 года. Подробное описание биотопов приведено в Приложении III.

Также в диссертационной работе использованы некоторые результаты, полученные в ходе выполнения автором дипломной работы в данном районе (сборы 2010 года).

Таблица 7. Исследованные тундровые биотопы Хибин.

Исследованные тундровые биотопы	Координаты
Тундра лишайниковая на высоте 1019 м	67°38.450'С, 33°36.883'В
Тундра лишайниковая на высоте 1008 м	67°38.566'С, 33°36.950'В
Тундра лишайниковая на высоте 756 м	67°38.450'С, 33°38.250'В
Тундра лишайниковая на высоте 579 м	67°38.483'С, 33°39.650'В
Тундра кустарничковая на высоте 505 м	67°38.667'С, 33°39.650'В

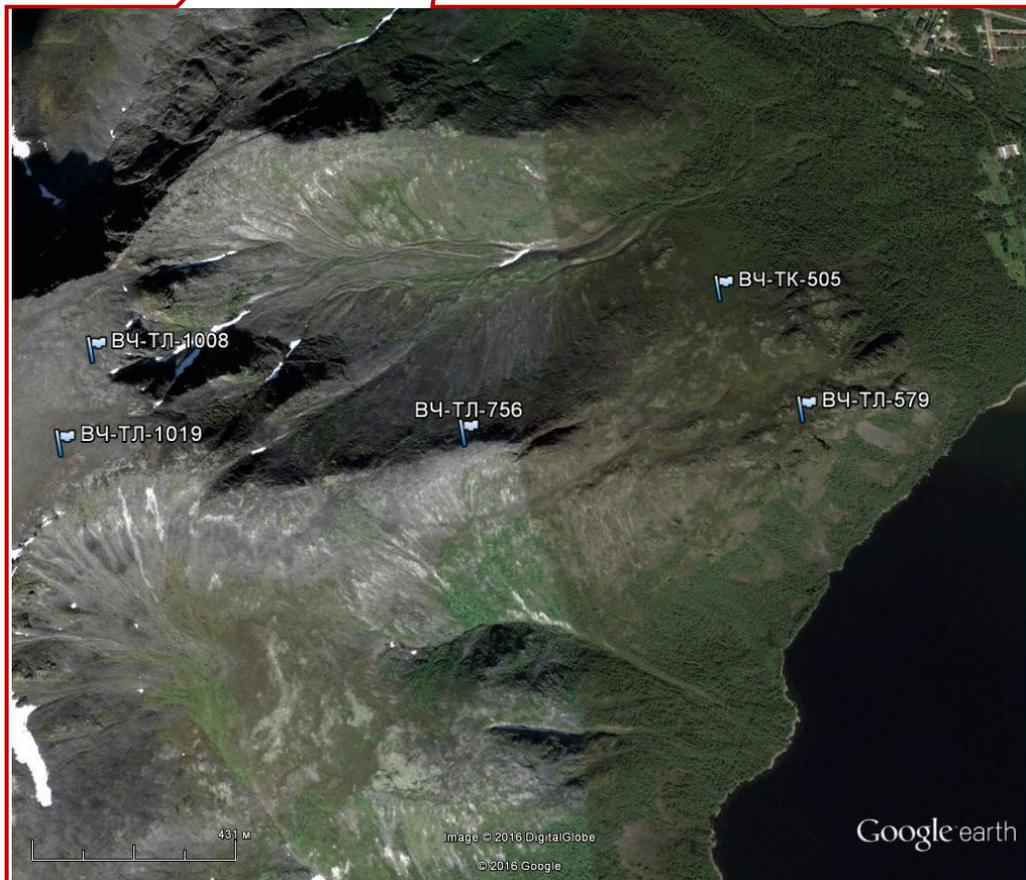


Рис. 7. Исследованные биотопы горы Вудъяврчорр

2.2.3. Ловозерские тундры

К востоку от Хибин расположен горный массив Ловозерские тундры.

В поясе горных тундр Ловозерских гор, подобно Хибинам, развиваются иллювиально-гумусовые подбуры, в лесотундровом - иллювиально-гумусовые и оподзоленные подбуры, в горно-лесном поясе - иллювиально-гумусовые подзолы [Прокопьева, 2015].

В северной части этого горного массива исследовано пять горно-тундровых биотопов: тундра травяно-мохово-лишайниковая на высоте 740 м н.у.м., соседствующая с ней тундра лишайниковая на высоте 740 м н.у.м., тундра травяно-мохово-лишайниковая на высоте 721 м, болото на высоте 702 м, тундра ерниково-кустарничковая на высоте 428 м (рис. 8, таблица 8). Данные биотопы выстраиваются в горный профиль южной экспозиции от плато между горами Куамдеспак и Куйвчорр к Сейдозеру, вдоль реки Суолуай (рис.8). Отбор проб производился 30 июля — 1 августа 2014 года. Подробное описание биотопов приведено в Приложении IV.

Таблица 8. Координаты исследованных биотопов в горных тундрах Ловозерского горного массива.

Исследованные тундровые биотопы	Координаты
Тундры на высоте 740 м	67°51.118'С, 34°53.623'В
Тундра травяно-мохово-лишайниковая на высоте 721 м	67°51.020'С, 34°53.547'В
Болото на высоте 702 м	67°50.950'С, 34°53.595'В
Тундра ерниково-кустарничковая на высоте 428 м	67°50.300'С, 34°53.913'В

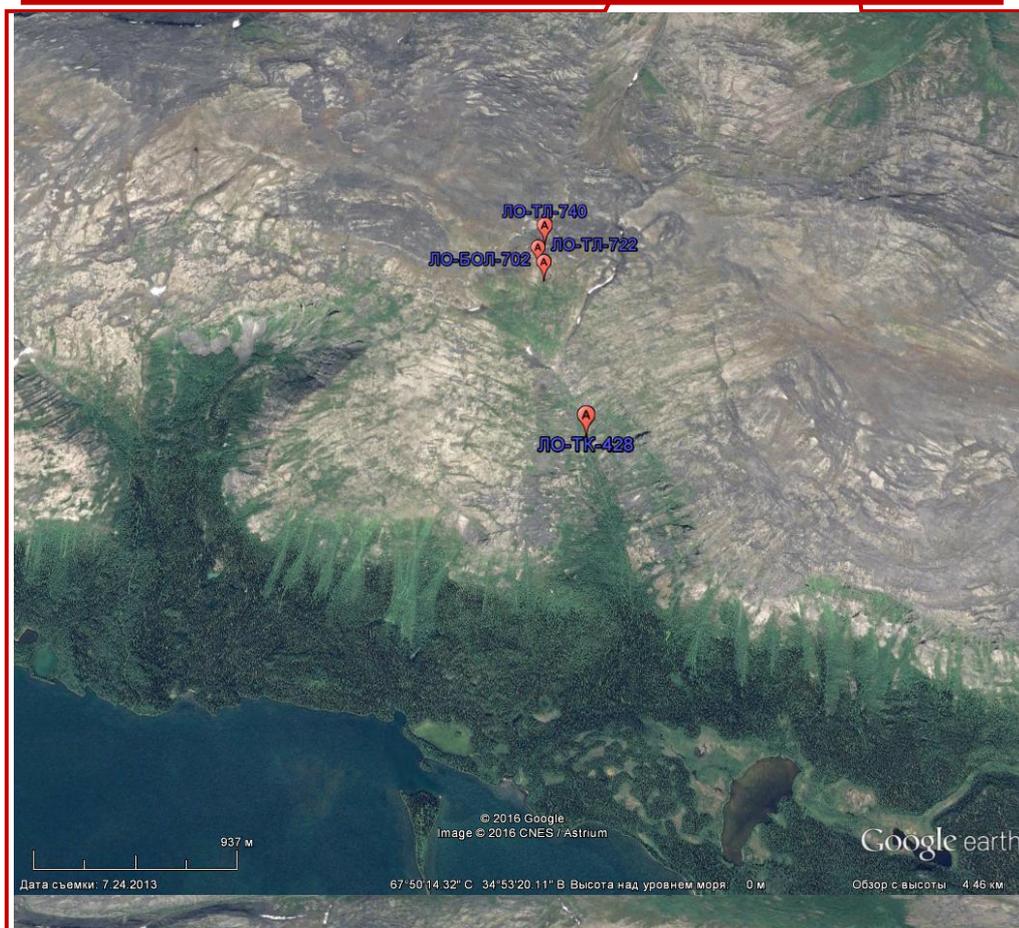
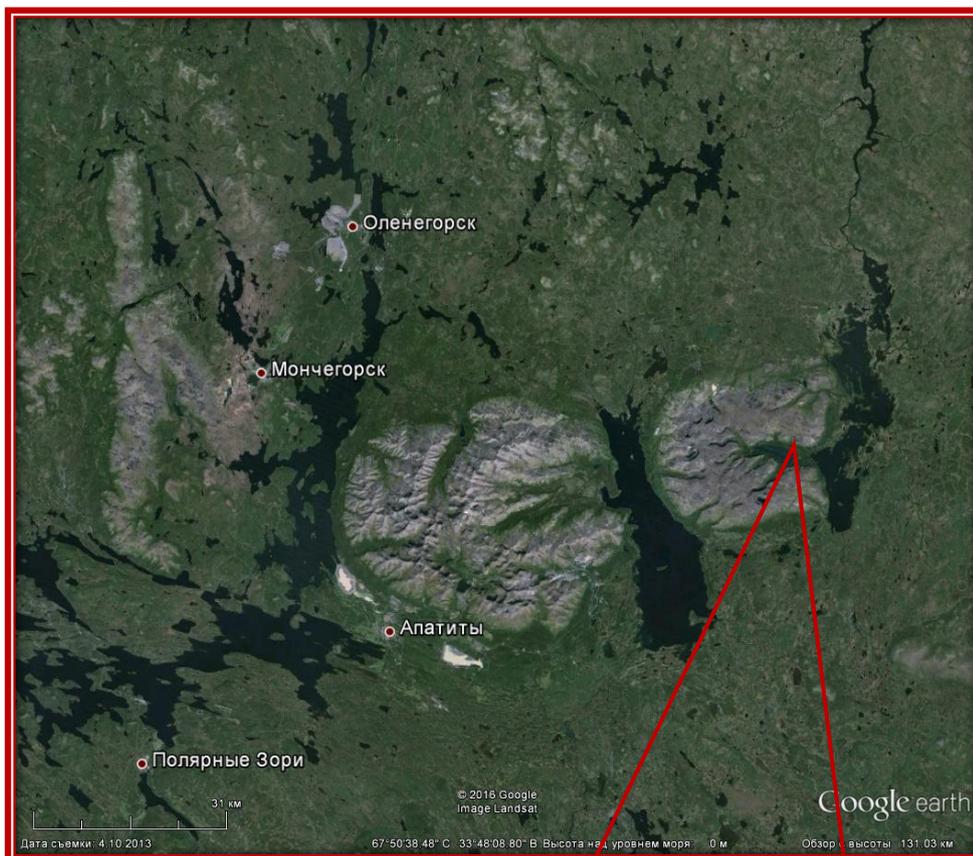


Рис. 8. Исследованные биотопы Ловозерского горного массива.

Глава 3. Материал и методы исследования

3.1. Сбор и первичная обработка полевого материала

В тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы пробы отобраны прямоугольной рамкой 5x5x5 см в десятикратной повторности, извлечение микроартропод проводилась в условиях стационара без дополнительного подогрева 7- 8 суток эклекторами Берлезе-Тульгрена [Бабенко, 2012].

В горно-тундровых сообществах отбор проб производился специальным буром с площадью поперечного сечения 25 см² (рис. 9). Микроартроподы также экстрагировались в условиях стационара без дополнительного подогрева в течение 9-10 суток [Потапов, Кузнецова, 2011].



Рис. 9. Бур для отбора проб.

Названия почв приведены по Классификации и диагностике почв России 2004 года [Шишов и др., 2004]. В Ловозерском горном массиве описание и определение некоторых почв проведено студентом факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова Прокопьевой К.О. [Прокопьева, 2015].

3.2. Определение орибатид

С целью определения орибатид автором была разработана модификация жидкости Фора — вязкая среда для определения орибатид во временных открытых препаратах. Для приготовления среды небольшой объем классической жидкости Фора [Криволицкий и др., 1995] высушивается, а затем доводится до необходимой вязкости добавлением глицерина. В этой же среде хранятся клещи до и после определения — в толстых предметных стеклах с небольшими лунками. Данная жидкость имеет преимущества перед молочной кислотой — жидкой средой, обычно используемой для приготовления временных препаратов орибатид. По сравнению с молочной кислотой она более вязкая, надежнее "фиксирует" тело клеща в необходимом исследователю положении для изучения деталей морфологии. Нет необходимости прибегать к покровным стеклам (если не применяется иммерсионная микроскопия). Однако данная жидкость не лишена некоторых недостатков: становится более текучей при повышении температуры и влажности атмосферы, несколько хуже, чем постоянные препараты в среде Фора, "просветляет" клещей (внутренние органы и мускулатура орибатид почти не разрушаются), но оказываемого ею воздействия достаточно для определения орибатид.

Клещи группы *Ptyctima* предварительно несколько часов выдерживались в концентрированном растворе NaOH для отделения протеросомы и метаподосомы от опистосомы с целью наблюдения щетинок конечностей. В дальнейшем, после отмывки от щелочи дистиллированной водой и глицерином, помещались в новую среду и препарировались.

Определение орибатид велось при помощи определителей: «Определитель обитающих в почве клещей. Sarcoptiformes» [Гиляров, 1975b], «Hornmilben (Oribatida)» [Weigmann, Miko, 2006], «Ptyctimous mites (Acari: Oribatida) of the Palaearctic Region» [Niedbała, 2011], определительной таблице книги Б. Баяртогтоха «Панцирные клещи Монголии (Acari: Oribatida)» [Баяртогтох, 2010]. Также был использован большой массив литературы, посвященный систематике орибатид, описания и переописания многих видов, ключи, посвященные отдельным родам и семействам орибатид, региональные ключи [Павличенко, 1994; Шалдыбина, 1972; Beck, Horak, Woas, 2014; Behan-Pelletier, 1985; Chinone, 2003; Grishina, Vladimirova, 2009; Miko, 2010; Miko, Ermilov, Smelyansky, 2011; Miko, Mourek, 2008; Mourek, Miko, Skubała, 2011; Niedbała, 2014; Norton, 1977; Valerie M. Behan-Pelletier, 1986; Woas, 1986]. За основу взята система орибатид, представленная в руководстве по определению «Hornmilben (Oribatida)» [Weigmann, Miko, 2006]. Информация об ареалах орибатид также взята из данного пособия.

В ходе работы возникли трудности с определением видов — представителей рода *Suctobelbella*. Ряд из них не поддается идентификации на данный момент. Особи, определяемые по ключам, как виды *Suctobelbella sarekensis* и *Suctobelbella arcana* часто отличаются от описаний видов в определителях, первоописаниях и переописаниях несколько измененной формой ростральных вырезок, широко варьирующим опушением головок трихоботрий. В случае массового появления таких особей, для возможности проведения математических анализов, они были объединены под именем того вида, который был определен по ключам с пометкой cf. В сводной таблице (Приложение V) выделены в два отдельных вида *Suctobelbella* cf. *sarekensis* и *Suctobelbella* cf. *arcana*. В тундре кустарничковой Ловозерского горного массива был найден вид *Liochthonius* cf. *sellnicki*, отличающийся от описанных типовых экземпляров существенно меньшими размерами.

До видового уровня было определено свыше 14500 половозрелых и 10500 ювенильных экземпляров панцирных клещей.

3.3. Математическая обработка данных

Математическая обработка данных — кластерный анализ, расчет индексов биологического разнообразия, многомерные методы анализа (уменьшение размерности и визуализация Методом главных компонент (МГК) [Андрукович, 1973; Эсбенсен, 2005], многомерное шкалирование) — проведена в программе PAST [Hammer, Harper, Ryan, 2001]. Применение МГК носит в данной работе описательный характер. В таком случае предположения о типе распределения имеют второстепенное значение [Jackson, 1991; Jolliffe, 2002]. Доли видов в сообществах для МГК анализа были подвергнуты арксинус-трансформации.

В качестве мер сходства выбраны мера Жаккара (для расчета меры сходства сообществ используется лишь информация о видовом составе) и мера сходства Брея-Кёртиса (для расчета степени сходства использует информацию о численности обнаруженных в сообществах видов).

В кластерном анализе не принимали участия виды, определенные только до родового уровня, если этот род не был уникальным для всех географических районов, классифицируемых в анализе.

Факторный дисперсионный анализ проводился в программе STATISTICA 10. Для возможности проведения дисперсионного анализа исходные данные (численность оribатид в каждой пробе из автоморфных тундровых биотопов, $n=150$) были нелинейно преобразованы — извлечен кубический корень с целью приведения распределения данных к нормальному виду и гомогенному характеру дисперсий (согласно критерию Кохрена).

За порог доминирования принимали величину относительного обилия в 5%, за порог сверхдоминирования — 10%.

Математической обработке подвергались лишь данные о населении половозрелых орибатид, составляющие относительно постоянную часть акароценозов. Орибатида на преимагинальных стадиях развития не рассматривались подробно, поскольку данная группа населения почв представляет собой весьма подверженный влиянию колебаний окружающей среды элемент животного населения почв, наблюдается существенное искажение в численности орибатид на преимагинальных стадиях при выгонке. Например, обычно отсутствуют в «выгнанном» материале орибатида на преимагинальных стадиях развития, являющиеся представителями семейств Oppiidae и Suctobelbidae, в то время как половозрелые представители данных семейств присутствуют в пробах в большом количестве. Данное явление связано с особенностями существующих методов извлечения орибатид, пребыванием части неполовозрелых орибатид в неактивных стадиях линьки [Luxton, 1981; Søvik, Leinaas, 2002].

В исследовании применяются и обсуждаются следующие меры α -разнообразия:

Индекс Симпсона: $D_s = 1-D$; $D = \sum_i \left(\frac{N_i}{N}\right)^2$, где $\frac{N_i}{N}$ – доля i -го вида.

Индекс Шеннона: $H = -\sum_i \frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N}$, где $\frac{N_i}{N}$ – доля i -го вида. Изменяется от 0 (для сообществ с единственным таксоном) до больших значений (для сообществ из многих таксонов). Максимальных величин достигает в сообществах, состоящих из многих таксонов, равных по численности представителей.

Мера выравнивания Бузаса-Гибсона: $E = e^H/S$, где H – индекс Шеннона, S – число таксонов.

Индекс Маргалефа: $D_{Mg} = (S-1)/\ln(N)$, где S – число видов, N – число особей.

Для оценки бета-разнообразия был выбран индекс Моурелле:

$$bM = \frac{g(H) + l(H)}{2\bar{a}(N - 1)}$$

***Тест статистической значимости различий выделенных групп
(ANOSIM)***

ANOSIM (Analysis Of Similarities) — непараметрический тест значимости отличий между группами образцов, рассчитываемый на основе любой выбранной меры сходства — Жаккара, Брея-Кертиса [Clarke, 1993; Hammer, Harper, Ryan, 2001]. Тест основан на сравнении рассчитываемых расстояний внутри групп с расстояниями между группами. В ходе теста происходит расчет статистики R, значение которой находится в пределах от -1 до +1. В случае, если каждая группа содержит много образцов (повторностей), положительное значение R может не быть существенно больше 0 при значимом отличии групп.

Тест PERMANOVA

Two-way PERMANOVA — тест, позволяющий выяснить влияние исследуемых факторов среды (местоположения биотопа, типа биотопа) на сообщество орибатид. PERMANOVA (NPMANOVA Non-Parametric MANOVA, также PERMANOVA) — непараметрический тест значимости различия между двумя или более группами, основанный на любой мере сходства [Anderson, 2001; Anderson, Walsh, 2013].

PERMANOVA-тест рассчитывает значения *F*-критерия, подобно дисперсионному анализу. Значимость определяется на основании перестановки членов группы заданным числом раз. Данный тест позволяет установить, какой способ группировки обеспечивает наибольшее расстояние между центроидами выделенных групп. Чем больше расстояние, тем лучше данный способ группировки разбивает выделенные группы проб. Так как группы созданы на основании входных данных — информации об исследованных биотопах (полевая информация) — и отражают наиболее

характерные влияющие факторы (по выраженности действия которых и выделены группы), группировка, обеспечивающая наибольшее расстояние между центроидами, отражает фактор, оказывающий наибольшее влияние на население орибатид. Были предложены следующие способы группировки:

РАВНИННЫЕ ТУНДРЫ — ГОРНЫЕ ТУНДРЫ;

ЛИШАЙНИКОВЫЕ ТУНДРЫ — КУСТАРНИЧКОВЫЕ ТУНДРЫ.

Протестированы меры сходства Брея-Кертиса и Жаккара.

Поскольку тест Two-way PERMANOVA чувствителен к дизайну эксперимента и требует "сбалансированного" вида анализируемых способов группировки (равное число групп в сравниваемых способах группировки и равное число проб в группах), было решено провести попарное сравнение между тундрами Дальних Зеленцов и исследованными тундрами горных районов, оставив в тесте только часть биотопов (Таблица 9).

Разбиение на группы было проведено для данных, полученных на уровне одной пробы, т.е. всего в анализе в данном случае участвовало 80 проб (150 в случае несбалансированного дизайна данных).

Таблица 9. Способ группировки (сокращения см. Табл. 10).

	Равнинные тундры	Горные тундры
Дальние Зеленцы — Вудъяврчорр	ДЗ-ТЛ-1, ДЗ-ТК	ВЧ-ТЛ-579, ВЧ-ТК-505
Дальние Зеленцы — Ловозерский массив		ЛО-ТЛ-740-1, ЛО-ТК-428
Дальние Зеленцы — Чунатундры		ЧТ-ТЛ-638, ЧТ-ТК-419

Помимо этого, с помощью теста Two-way PERMANOVA можно не только оценить степень влияния того или иного фактора на сообщество организмов (критерия разбиения на группы: типа тундры, равнинное/горное положение), но и значимость совместного действия двух факторов.

Поскольку болота являются интразональными сообществами, а также не были представлены во всех изучаемых районах, они не были включены в анализ.

Тест SIMPER

SIMPER (Similarity Percentage) — процедура, с помощью которой можно установить, какой таксон в наибольшей степени обуславливает разницу между сформированными группами образцов [Clarke 1993; Hammer, Harper, Ryan, 2001]. Статистическую значимость между группами при выбранном способе группировки можно определить при помощи теста ANOSIM. SIMPER предоставляет возможность пользоваться лишь количественными мерами сходства, в связи с этим для анализа выбрана мера сходства Брея-Кертиса.

3.4. Система сокращений

В работе присутствует большое количество таблиц и сложных рисунков. Для принципиальной возможности их построения, компактности расположения, оптимизации подрисовочных подписей и облегчения восприятия была разработана система сокращений (Таблица 10). Основные элементы системы сокращений: цвет (ячейки в шапке таблицы, облака точек на рисунке — характеризует отнесение к одному из четырех районов Кольского полуострова, откуда были получены пробы), буквенный код, цифровой код. Оттенки фиолетового — Дальние Зеленцы (ДЗ); оттенки красного — Хибины, гора Вудъяврчорр (ВЧ); оттенки зеленого — Ловозерский горный массив (ЛО); оттенки желтого — хребет Чунатундры (ЧТ).

Далее, в зависимости от типа биотопа, идет сокращение: ТЛ — тундра лишайниковая, ТК — тундра кустарничковая, БОЛ — болото.

Цифра в конце означает в случае Дальних Зеленцов первая/вторая (лишайниковая тундра), число в случае горных тундр - высота биотопа над уровнем моря.

В некоторых рисунках, посвященных обсуждению крупных единиц данного исследования — отдельным районам, существуют следующие сокращения: ДЗ — Дальние Зеленцы, ВЧ — Хибины, гора Вудъяврчорр, ЛО — Ловозерский горный массив, ЧТ — хребет Чунатундры.

Таблица 10. Применяемые сокращения и их расшифровка.

ДЗ-ТЛ-1	Дальние Зеленцы	Тундра лишайниковая	первая
ДЗ-ТЛ-2		Тундра лишайниковая	вторая
ДЗ-ТК		Тундра кустарничковая	
ВЧ-ТЛ-1019	Вудъяврчорр	Тундра лишайниковая	на высоте 1019 м
ВЧ-ТЛ-1008		Тундра лишайниковая	на высоте 1008 м
ВЧ-ТЛ-756		Тундра лишайниковая	на высоте 757 м
ВЧ-ТЛ-579		Тундра лишайниковая	на высоте 579 м
ВЧ-ТК-505		Тундра кустарничковая	на высоте 505 м
ЛО-ТЛ-740-I		Ловозерские тундры	Тундра лишайниковая
ЛО-ТЛ-740-II	Тундра лишайниковая		на высоте 740 м
ЛО-ТЛ-721	Тундра лишайниковая		на высоте 721 м
ЛО-БОЛ-702	Болото		на высоте 702 м
ЛО-ТК-428	Тундра кустарничковая		на высоте 428 м
ЧТ-ТЛ-638	Чунатундры		Тундра лишайниковая
ЧТ-ТЛ-466		Тундра лишайниковая	на высоте 466 м
ЧТ-ТК-419		Тундра кустарничковая	на высоте 419 м
ЧТ-БОЛ-417		Болото	на высоте 417 м

Глава 4. Результаты

В ходе исследования в тундровых биотопах Кольского полуострова найдено 127 видов орибатид, принадлежащие к 54 родам 30 семействам, что составляет 41% от фауны орибатид Кольского полуострова (Приложение V). По сравнению с существующими сводными фаунистическими списками [Лисковая, 2011; Мелехина, Зенкова, 2014], фауна орибатид Кольского полуострова увеличена на 34 вида, 2 рода, 1 семейство за счет обследования 15 горно-тундровых биотопов и 2 олиготрофных болот (Таблица 11). По-видимому, детальное изучение других биотопов Кольского полуострова, не находящихся в столь суровых условиях, как горные тундры, также существенным образом повлияет на объем фауны орибатид этого региона.

Таблица 11. Виды, впервые обнаруженные на территории Кольского полуострова.

Семейства	Виды
Brachychthoniidae Thor, 1934	<i>Brachychthonius impressus</i> Moritz, 1976
	<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976
	<i>Liochthonius perfusorius</i> Moritz, 1976
	<i>Liochthonius perelegans</i> Moritz, 1976
	<i>Liochthonius cf. simplex</i> (Forsslund, 1942)
	<i>Neobrachychthonius magnus</i> Moritz, 1976
	<i>Sellnickochthonius furcatus</i> (Weis-Fogh, 1948)
	<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund, 1942)
Phthiracaridae (Perty 1841)	<i>Atropacarus cf. genavensis</i> Mahunka, 1993
	<i>Phthiracarus clavatus</i> Parry, 1979
	<i>Phthiracarus cf. dominiaki</i> Niedbala, 1984
	<i>Phthiracarus cf. membranifer</i> Parry, 1979
	<i>Phthiracarus cf. montanus</i> Perez-Inigo, 1969
	<i>Phthiracarus opacus</i> Niedbala, 1986
Malaconothridae (Berlese 1916)	<i>Trimalaconothrus angulatus</i> Willmann, 1931
	<i>Trimalaconothrus foveolatus</i> Willmann, 1931
Mucronothridae Kunst, 1972	<i>Mucronothrus nasalis</i> (Willmann, 1929)

Camisiidae (Oudemans 1900)	<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993
Damaeidae (Berlese 1896)	<i>Kunstidamaeus cf. diversipilis</i> (Willmann, 1951)
	<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick, 1920)
	<i>Parabelbella</i> sp.
Quadropiidae (Balogh 1983)	<i>Quadropia hammerae</i> Minguez et al., 1985
Oppiidae (Grandjean 1954)	<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)
Suctobelbidae (Jacot 1938)	<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)
	<i>Suctobelbella arcana</i> Moritz, 1970
	<i>Suctobelbella cf. prominens</i> (Moritz, 1966)
	<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)
	<i>Suctobelbella similis</i> (Forsslund, 1941)
Hydrozetidae (Grandjean 1954)	<i>Hydrozetes lacustris</i> (Michael, 1882)
Phenopelopidae (Petrunkevitch 1955)	<i>Eupelops strenzkei</i> (Knulle) 1954
Ceratozetidae (Jacot 1925)	<i>Ceratozetes parvulus</i> Sellnick, 1922
Mycobatidae (Grandjean 1954)	<i>Mycobates carli</i> (Schweizer, 1922)
	<i>Mycobates sarekensis</i> (Tragardh, 1910)
Oribatulidae (Thor 1929)	<i>Oribatula amblyptera</i> Berlese, 1916

Важное дополнение фауны произошло благодаря обследованию олиготрофных болот, расположенных среди горно-тундровых ландшафтов. Обнаружены новые для Мурманской области виды *Trimalaconothrus angulatus* Willmann, 1931, *Trimalaconothrus foveolatus* Willmann, 1931, *Hydrozetes lacustris* (Michael, 1882), *Ceratozetes parvulus* Sellnick, 1922, связанные с переувлажненными местообитаниями. Найдено семейство Mucronothridae Kunst, 1972 и его представитель *Mucronothrus nasalis* (Willmann, 1929). Данный вид всесветно распространен, предпочитает в качестве среды обитания влажные толщи мха [Weigmann, 2006].

В тундре кустарничковой горы Вудъяврчорр найден вид *Parabelbella* sp., предположительно новый для науки. Его таксономический статус в настоящее время уточняется.

Сводная фауна орибатид тундровых биотопов Кольского полуострова (согласно оригинальным и литературным данным) насчитывает 206 видов,

принадлежащих к 85 родам и 45 семействам, с учетом видов, определенных до ранга рода. Данное число является существенной величиной. Например, в альпийских биотопах Фенноскандии обнаружен к настоящему времени 191 вид орибатид на основании анализа 32 работ, выполненных на протяжении XX века [Heggen, 2010], хотя в данной работе было охвачено более существенное разнообразие местообитаний: помимо альпийских и аркто-альпийских биотопов рассматривались субальпийские березовые кривоlessья, луга, другие переходные или более защищенные ассоциации, по сравнению с горными тундрами.

4.1. Население орибатид тундр окрестностей поселка Дальние Зеленцы

В исследованных равнинных тундрах обнаружено 46 видов орибатид, принадлежащих к 29 родам и 24 семействам (Таблица 12).

Наиболее богаты видами семейства Brachychthoniidae (13), Oppiidae (12), Ceratozetidae (11).

В лишайниковых тундрах (лишайниковая тундра на вершине холма — ДЗ-ТЛ-1, лишайниковая тундра на склоне холма — ДЗ-ТЛ-2) обнаружено по 30 видов орибатид. В тундре кустарничковой найдено 36 видов (Таблица 12).

Таблица 12. Население орибатид тундр окрестностей поселка Дальние Зеленцы.

	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК
Brachychthoniidae Thor, 1934			
<i>Brachychthonius</i> sp. 2	40	0	0
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	80	80	3960
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976	40	40	80
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	0	0	120
<i>Liochthonius</i> cf. <i>simplex</i> (Forsslund, 1942)	0	0	80
Eulohmanniidae Grandjean, 1931			
<i>Eulohmannia ribagai</i> (Berlese, 1910)	440	0	0
Phthiracaridae Perty, 1841			
<i>Phthiracarus clavatus</i> Parry, 1979	120	120	240
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>dominiaki</i> Niedbała, 1984	80	0	40
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>montanus</i> Perez-Inigo, 1969	0	0	40
<i>Phthiracarus opacus</i> Niedbała, 1986	880	960	520
Nothridae Berlese, 1896			
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	920	0	40
Camisiidae Oudemans, 1900			
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	360	120
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	760	2120	2280
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	1800	880
Hermannidae Sellnick, 1928			
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	1800	880	40

	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК
Damaeidae Berlese, 1896			
<i>Belba compta</i> (Kulczynski, 1902)	0	0	400
<i>Epidamaeus bituberculatus</i> (Kulczynski, 1902)	120	0	0
Liacaridae Sellnick, 1928			
<i>Adoristes ovatus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	520	520
Peloppiidae Balogh, 1943			
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann, 1804)	40	80	0
Carabodidae C.L. Koch, 1837			
<i>Carabodes areolatus</i> Berlese, 1916	0	0	200
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	3840	11920	1080
<i>Carabodes subarcticus</i> Tragardh, 1902	0	120	2440
Tectocephidae Grandjean, 1954			
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	12840	10160	5880
Quadroppiidae Balogh, 1983			
<i>Quadroppia hammerae</i> Minguez et al., 1985	40	0	0
Oppiidae Grandjean, 1951			
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	3400	2400	240
<i>Oppiella</i> sp.5	0	0	0
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	13720	4240	80
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	6800	27720
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	2520	360	160
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	120	0	200
<i>Oppiella</i> cf. <i>translamellata</i> (Willmann, 1923)	1800	280	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	19800
<i>Oppiella</i> sp.	0	0	40
Suctobelbidae Jacot, 1938			
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	920	360	480
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	440	520	14880
<i>Suctobelbella longirostris</i> (Forsslund, 1941)	0	40	880
<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)	120	280	80
Phenopelopidae Petrunkevich, 1955			
<i>Eupelops strenzkei</i> (Knulle, 1954)	80	0	240
Ceratozetidae Jacot, 1925			
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	13800	6200	1880
<i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann, 1804)	600	120	0
<i>Trichoribates trimaculatus</i> (C.L. Koch, 1835)	80	80	0

	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК
Chamobatidae (Thor, 1938)			
<i>Chamobates borealis</i> (Tragardh, 1902)	0	40	5720
<i>Chamobates birulai</i> (Kulczynski, 1902)	480	80	0
Mycobatidae Grandjean, 1954			
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	240	120	0
<i>Mycobates carli</i> (Schweizer, 1922)	0	0	280
Parakalummidae Grandjean, 1936			
<i>Neoribates aurantiacus</i> (Oudemans, 1914)	0	1280	120
Oribatulidae Thor, 1929			
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	1320	1120	1040
Число видов	30	30	36
Средняя плотность населения, экз./м ²	61680	53480	92800
Стандартное отклонение	23479	22842	38313
Ошибка среднего, экз./м ²	7425	7223	12116

Фауна орибатид тундр окрестностей поселка Дальние Зеленцы при учете литературных данных насчитывает 140 видов, принадлежащих к 73 родам и 39 семействам, что на видовом уровне составляет 49% от известной фауны Кольского полуострова. Объем фауны равнинных тундр благодаря данному исследованию увеличен на 21 вид.

Здесь отмечаются высокие значения численности панцирных клещей: в тундре лишайниковой на вершине холма — 61680 экз./м², в тундре лишайниковой на склоне холма — 53480 экз./м², в тундре кустарничковой — 92800 экз./м².

4.2. Население орибатид горных тундр Хибинского горного массива

От плато на вершине (1019 м н.у.м.) до тундры кустарничковой на высоте 505 м н.у.м. на горе Вудъяврчорр исследовано 5 горно-тундровых биотопов. Найдено 50 видов орибатид, принадлежащих к 34 родам и 23 семействам.

На плато в тундре лишайниковой на высоте 1019 м обнаружено 19 видов орибатид, в тундре лишайниковой на высоте 1008 м — 14 видов. В общей сложности на плато горы Вудъяврчорр обнаружено 22 вида орибатид. Далее, вниз по склону, число видов постепенно увеличивается. Наибольшего количества число видов достигает в кустарничковых тундрах — 30 (Таблица 13).

Таблица 13. Население орибатид горных тундр г. Вудъяврчорр.

	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505
Palaeacaridae					
<i>Palaeacarus hystricinus</i> Tragardh, 1932	0	0	0	280	0
Brachychthoniidae Thor, 1934					
<i>Brachychthonius</i> sp. 1	40	0	0	80	0
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	3440	2320	0	0	240
<i>Eobrachychthonius oudemansi</i> van der Hammen, 1952	120	280	0	0	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	160	80	80	0	0
Eulohmanniidae Grandjean, 1931					
<i>Eulohmannia ribagai</i> (Berlese, 1910)	0	0	40	360	440
Hypochthoniidae Berlese, 1910					
<i>Hypochthonius rufulus</i> C.L. Koch, 1836	40	0	0	0	0
Phthiracaridae Perty, 1841					
<i>Phthiracarus longulus</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	280	0
Nothridae Berlese, 1896					
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	1280	600	400	200	0
Camisiidae Oudemans, 1900					
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	280	0	40
<i>Camisia lapponica</i> (Tragardh, 1910)	40	0	0	0	0

	БҶ- ТЛ- 1019	БҶ- ТЛ- 1008	БҶ- ТЛ- 756	БҶ- ТЛ- 579	БҶ- ТК- 505
<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993	880	0	0	0	0
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	80	0	0	80	120
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	80	960	280	200
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	0	440	0
Nanhermanniidae Sellnick, 1928					
<i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	0	0	0	640	3160
Damaeidae Berlese, 1896					
<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick, 1920)	0	0	40	400	200
<i>Parabelbella</i> sp.	560	0	80	0	0
Liacaridae Sellnick, 1928					
<i>Adoristes ovatus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	280	40	520
Peloppiidae Balogh, 1943					
<i>Ceratoppia quadridentata</i> (Haller, 1882)	160	320	280	0	0
Carabodidae C.L. Koch, 1837					
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	0	0	4680	2120	160
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael, 1884)	0	0	0	0	560
<i>Carabodes subarcticus</i> Tragardh, 1902	0	0	0	0	120
Tectocephidae Grandjean, 1954					
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	2480	3440	3120	4180	40
Quadroppiidae Balogh, 1983					
<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)	0	0	160	0	160
Oppiidae Grandjean, 1951					
<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	0	0	0	120	0
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	0	640	0	560	160
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	680	360	0	200	160
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	1360
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	0	0	0	800	5200
<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	3600	0	2840
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	0	0	120	0	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	0	120	0
<i>Oppiella</i> sp.2	0	0	0	0	400

	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505
Suctobelbidae Jacot, 1938					
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	400	40	560	80	320
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	240	680	280	1480	2440
<i>Suctobelbella arcana</i> Moritz, 1970	0	0	240	400	2160
<i>Suctobelbella falcata</i> (Forsslund, 1941)	0	0	0	200	0
<i>Suctobelbella longirostris</i> (Forsslund, 1941)	0	0	0	440	560
<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)	0	0	80	400	1360
<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	80
Phenopelopidae Petrunkevich, 1955					
<i>Eupelops strenzkei</i> (Knulle, 1954)	0	80	560	40	40
Ceratozetidae Jacot, 1925					
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	0	0	0	680	600
<i>Fuscozetes</i> sp.	40	0	0	0	0
<i>Trichoribates trimaculatus</i> (C.L. Koch, 1835)	120	0	0	0	0
Chamobatidae (Thor, 1938)					
<i>Chamobates borealis</i> (Tragardh, 1902)	0	0	0	240	520
Mycobatidae Grandjean, 1954					
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	880	800	400	40	40
Parakalummidae Grandjean, 1936					
<i>Neoribates aurantiacus</i> (Oudemans, 1914)	0	0	0	0	40
Scheloribatidae Grandjean, 1933					
<i>Scheloribates latipes</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	120	0	0
Oribatulidae Thor, 1929					
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	40	480	360	0	0
Число видов	19	14	22	28	30
Средняя плотность населения, экз/м ²	11680	10200	16720	15180	24240
Стандартное отклонение	7195	6640	14509	8252	9479
Ошибка среднего, экз/м ²	2275	2100	4588	2609	2998

Плотность населения орибатид также увеличивается вниз по склону с 10200 экз./м² на плато до 24240 экз./м² в тундре кустарничковой (Таблица 14). Плотность населения как в лишайниковых тундрах, так и в кустарничковой тундре меньше, чем во всех прочих исследованных районах Кольского полуострова.

На склоне горы Вудъяврчорр был обнаружен один вид, предположительно новый для науки — *Parabelbella* sp. Его таксономический статус в настоящее время уточняется. Виды рода *Parabelbella* не были ранее обнаружены на Кольском полуострове, исходя из последних сводок [Лисковская, 2011; Зенкова, Мелехина, 2014].

В ходе ранее проводившегося здесь исследования (дипломная работа автора, сборы 2010 года) в тундре кустарничковой горы Вудъяврчорр найдено несколько видов орибатид, не отмечавшихся ранее в горно-тундровых сообществах: *Phthiracarus* cf. *clavatus* Parry, 1979, *Epidamaeus* sp., *Suctobelbella alloenasuta* Moritz, 1971 и *Suctobelbella forsslundi* (Strenzke, 1950), *Suctobelbella similis* (Forsslund, 1941), *Suctobelbella subcornigera* (Forsslund, 1941), *Hemileius initialis* (Berlese, 1908), *Quadroppia* sp. Данные виды не были отмечены в сборах 2013 года. Плотность населения орибатид в тундре кустарничковой на высоте 498 м составляла 23467 экз./м², в тундре лишайниковой на высоте 548 м — 20800 экз./м². С учетом литературных данных в горных тундрах Хибинского горного массива найдено 75 видов орибатид, принадлежащих 43 родам и 25 семействам.

4.3. Население орибатид горных тундр Ловозерского массива

От плато на высоте 740 м н.у.м. до тундры кустарничковой на высоте 428 м исследовано 5 биотопов. Найден 71 вид орибатид, принадлежащий к 38 родам и 24 семействам. В тундре травяно-мохово-лишайниковой на высоте 740 м обнаружено 18 видов орибатид, в тундре лишайниковой на высоте 740 м обнаружен 21 вид орибатид, в общей сложности в этих двух биотопах — 29 видов орибатид. В тундре травяно-мохово-лишайниковой найден вид *Camisia* cf. *invenusta* — одна особь в стадии развития тритонимфы. Половозрелых представителей этого вида не было обнаружено. В тундре на высоте 721 м отмечено 12 видов орибатид. Исследовано болото, в котором обнаружено 20 видов орибатид из 16 родов и 12 семейств. Существенно увеличивается число видов в исследованной тундре кустарничковой до 56 (Таблица 14).

Таблица 14. Населения орибатид горных тундр Ловозерского массива.

	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428
Palaeacaridae Grandjean, 1932					
<i>Palaeacarus kamenskii</i> (Zachvatkin, 1945)	0	0	0	0	480
Brachychthoniidae Thor, 1934					
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	0	520	0	40	200
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	0	0	0	0	280
<i>Liochthonius lapponicus</i> (Tragardh, 1910)	120	920	200	0	1120
<i>Liochthonius muscorum</i> Forsslund, 1964	200	0	0	0	0
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976	0	80	0	0	160
<i>Liochthonius perfusorius</i> Moritz, 1976	0	0	0	40	0
<i>Liochthonius perelegans</i> Moritz, 1976	0	0	40	0	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	0	200	0	360	1320
<i>Liochthonius</i> cf. <i>sellnicki</i> (Thor, 1930)	0	0	0	0	40
<i>Neobrachychthonius marginatus</i> (Forsslund, 1942)	40	0	0	0	0

	ЛЮ- ТЛ- 740-I	ЛЮ- ТЛ- 740-II	ЛЮ- ТЛ- 721	ЛЮ- БОЛ- 702	ЛЮ- ТК- 428
<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund, 1942)	160	0	40	0	520
Eulohmanniidae Grandjean, 1931					
<i>Eulohmannia ribagai</i> (Berlese, 1910)	0	0	0	0	480
Phthiracaridae Perty, 1841					
<i>Phthiracarus clavatus</i> Parry, 1979	0	0	0	0	200
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>membranifer</i> Parry, 1979	0	0	0	0	40
<i>Phthiracarus opacus</i> Niedbala, 1986	0	0	0	0	160
Malaconothridae Berlese, 1916					
<i>Trimalaconothrus angulatus</i> Willmann, 1931	0	0	0	360	0
<i>Trimalaconothrus maior</i> (Berlese, 1910)	0	0	0	240	0
Nothridae Berlese, 1896					
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	840	40	1400	400	160
Camisiidae Oudemans, 1900					
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	0	0	40
<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993	40	0	0	120	0
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	0	0	0	0	320
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	1440	120	0	2000
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	0	880	40
Nanhermanniidae Sellnick, 1928					
<i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	0	0	0	0	4920
Damaeidae Berlese, 1896					
<i>Belba compta</i> (Kulczynski, 1902)	0	0	0	0	840
<i>Kunstedamaeus nidicola</i> (Willmann, 1936)	0	0	0	40	200
<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick, 1920)	400	0	0	0	720
Eremaeidae Oudemans, 1900					
<i>Eueremaes silvestris</i> (Forsslund, 1956)	0	0	0	0	720
Peloppiidae Balogh, 1943					
<i>Ceratoppia sphaerica</i> (L. Koch, 1879)	0	80	0	0	0
Carabodidae C.L. Koch, 1837					

	ЛЮ- ТЛ- 740-I	ЛЮ- ТЛ- 740-II	ЛЮ- ТЛ- 721	ЛЮ- БОЛ- 702	ЛЮ- ТК- 428
<i>Carabodes areolatus</i> Berlese, 1916	0	0	0	0	760
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	6200	2760	0	0	160
Tectocepheidae Grandjean, 1954					
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	6520	6160	5520	640	4800
Quadroppiidae Balogh, 1983					
<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)	320	160	0	0	2280
Oppiidae Grandjean, 1951					
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	200
<i>Oppiella</i> sp.3	0	0	0	160	0
<i>Oppiella</i> sp.5	0	0	0	0	40
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	0	440	0	0	4240
<i>Oppiella maritima</i> (Willmann, 1929)	0	0	0	0	440
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	40	7600
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	0	120	0	0	5000
<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	5240
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	120
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	0	0	480
Suctobelbidae Jacot, 1938					
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	440	160	0	80	320
<i>Suctobelbella</i> sp.1	0	0	0	0	3440
<i>Suctobelbella</i> sp.2	0	0	0	0	520
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	40	280	680	120	5880
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>arcana</i>	0	0	0	0	4800
<i>Suctobelbella falcata</i> (Forsslund, 1941)	0	0	0	0	600
<i>Suctobelbella longirostris</i> (Forsslund, 1941)	0	40	0	0	1280
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>prominens</i> (Moritz, 1966)	0	0	0	0	480
<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)	40	0	0	0	840
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>sarekensis</i>	0	0	0	0	4400
<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans,	0	0	0	0	1000

	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428
1900)					
Licneremaeidae Grandjean, 1931					
<i>Licneremaeus licnophorus</i> (Michael, 1882)	0	80	80	0	0
Phenopelopidae Petrunkevich, 1955					
<i>Eupelops torulosus</i> (C. L. Koch, 1840)	0	0	0	0	520
Achipteriidae Thor, 1929					
<i>Parachipteria punctata</i> (Nicolet, 1855)	0	0	0	0	160
Ceratozetidae Jacot, 1925					
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	0	0	0	0	2040
<i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann, 1804)	0	0	0	0	80
<i>Edwardzetes edwardsi</i> (Nicolet, 1855)	0	0	0	80	0
<i>Melanozetes mollicomus</i> (C. L. Koch, 1839)	0	0	0	120	40
Chamobatidae (Thor, 1938)					
<i>Chamobates borealis</i> (Tragardh, 1902)	7640	0	6120	2000	6480
Mycobatidae Grandjean, 1954					
<i>Mycobates sarekensis</i> (Tragardh, 1910)	240	800	0	0	0
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	0	160	0	0	0
Scheloribatidae Grandjean, 1933					
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	40	0	40	40	200
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese, 1908)	40	40	40	160	1640
Oribatulidae Thor, 1929					
<i>Oribatula amblyptera</i> Berlese, 1916	360	120	240	280	0
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	0	80	0	0	80
<i>Oribatula pannonica</i> Willmann, 1949	0	0	0	0	40
Число видов, экз/м ²	18	21	12	20	56
Средняя плотность населения	23680	14680	14520	6200	81160
Стандартное отклонение	14521	12887	9222	10051	24332
Ошибка среднего, экз/м ²	4592	4075	2916	3178	7695

Плотность населения орибатид также изменяется существенно. В тундрах лишайниковых на высоте 740 м составляет 14680-23680 экз./м², на высоте 721 метра — 14520 экз./м². В тундре кустарничковой плотность населения орибатид существенно возрастает до 81160 экз./м².

Только на территории данного массива встречены виды — представители семейства Oribatulidae: *Oribatula amblyptera* Berlese, 1916 и *Oribatula pannonica* Willmann, 1949.

4.4. Население оribатид горных тундр Чунатундр

Исследованы три горно-тундровых биотопа и одно болото, лежащее в пределах горно-тундрового пояса. В районе найден 71 вид оribатид из 37 родов и 24 семейств (Таблица 15).

В лишайниковой тундре на высоте 638 м н.у.м. найдено 36 видов оribатид. В лишайниковой тундре на высоте 466 найдено 25 видов. В тундре кустарничковой найдено 39 видов. Увеличение числа видов с уменьшением высоты, как видно, не велико. В пушицевом болоте найден 21 вид оribатид 18 родов и 12 семейств.

Таблица 15. Население оribатид горных тундр Чунатундр.

	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
Brachychthoniidae Thor, 1934				
<i>Brachychthonius impressus</i> Moritz, 1976	40	0	0	0
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	80	0	1640	0
<i>Liochthonius</i> sp.	0	200	0	0
<i>Liochthonius</i> sp1.	160	0	0	0
<i>Liochthonius</i> sp.2	40	0	0	0
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	0	80	80	0
<i>Liochthonius clavatus</i> (Forsslund, 1942)	120	40	0	0
<i>Liochthonius lapponicus</i> (Tragardh, 1910)	600	1000	0	0
<i>Liochthonius muscorum</i> Forsslund, 1964	0	0	0	720
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976	400	80	0	240
<i>Liochthonius perfusorius</i> Moritz, 1976	0	0	80	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	120	80	80	0
<i>Liochthonius cf. simplex</i> (Forsslund, 1942)	80	0	0	0
<i>Neobrachychthonius marginatus</i> (Forsslund, 1942)	320	600	0	0
<i>Neobrachychthonius magnus</i> Moritz, 1976	80	0	0	0
<i>Sellnickochthonius</i> sp.	280	0	0	0
<i>Sellnickochthonius furcatus</i> (Weis-Fogh, 1948)	2240	9040	120	0
<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund,	1800	1120	40	40

	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
1942)				
<i>Sellnickochthonius zelawaiensis</i> (Sellnick, 1928)	280	0	240	0
Eulohmanniidae Grandjean, 1931				
<i>Eulohmannia ribagai</i> (Berlese, 1910)	40	40	1200	0
Phthiracaridae Perty, 1841				
<i>Atropacarus</i> cf. <i>genavensis</i> Mahunka, 1993	0	0	0	280
Malaconothridae Berlese, 1916				
<i>Malaconothrus monodactylus</i> (Michael, 1888)	0	0	0	80
<i>Trimalaconothrus foveolatus</i> Willmann, 1931	0	0	0	760
<i>Trimalaconothrus maior</i> (Berlese, 1910)	0	0	0	1080
Mucronothridae Kunst, 1972				
<i>Mucronothrus nasalis</i> (Willmann, 1929)	0	0	0	6360
Nothridae Berlese, 1896				
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	560	0	0	200
Camisiidae Oudemans, 1900				
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	120	120	120	0
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	0	1440	640	0
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	440	0	0	0
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	760	1760
Nanhermanniidae Sellnick, 1928				
<i>Nanhermannia coronata</i> Berlese, 1913	0	0	0	160
<i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	0	240	4360	0
Damaeidae Berlese, 1896				
<i>Kunstidamaeus</i> cf. <i>diversipilis</i> (Willmann, 1951)	0	40	0	0
<i>Kunstidamaeus nidicola</i> (Willmann, 1936)	640	0	0	0
<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick, 1920)	120	240	320	0
Eremaeidae Oudemans, 1900				
<i>Eueremaes silvestris</i> (Forsslund, 1956)	320	0	80	0
Liacaridae Sellnick, 1928				
<i>Adoristes ovatus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	440	0
Carabodidae C.L. Koch, 1837				
<i>Carabodes areolatus</i> Berlese, 1916	0	0	80	0

	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	15800	2120	160	0
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael, 1884)	0	0	320	0
Tectocephidae Grandjean, 1954				
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	7040	12720	2520	80
Quadroppiidae Balogh, 1983				
<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)	520	0	0	0
Oppiidae Grandjean, 1951				
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	120	0	200	40
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	80	0	160	0
<i>Oppiella</i> cf. <i>keilbachi</i> (Moritz, 1969)	0	120	0	0
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	0	5920	0
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	40	4400	10320	200
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	2920	640	120	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	9080	0
Suctobelbidae Jacot, 1938				
<i>Suctobelbella</i> sp.	0	640	0	0
<i>Suctobelbella</i> sp.1	0	0	80	0
<i>Suctobelbella</i> sp. 5	0	0	2400	0
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	480	1360	6200	0
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>arcana</i>	240	0	1760	0
<i>Suctobelbella longirostris</i> (Forsslund, 1941)	0	0	120	0
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>sarekensis</i>	240	0	960	0
<i>Suctobelbella similis</i> (Forsslund, 1941)	0	0	280	0
<i>Suctobelbella subcornigera</i> (Forsslund, 1941)	40	0	0	0
Hydrozetidae Grandjean, 1954				
<i>Hydrozetes lacustris</i> (Michael, 1882)	0	0	0	40
Limnozetae Grandjean, 1954				
<i>Limnozetae</i> cf. <i>rugosus</i> (Sellnick, 1923)	0	0	0	960
<i>Limnozetae ciliatus</i> (Schrank, 1803)	0	0	0	4520
Phenopelopidae Petrunkevich, 1955				
<i>Eupelops</i> sp.	200	0	160	0
Ceratozetidae Jacot, 1925				
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	480	0	560	0
<i>Ceratozetes parvulus</i> Sellnick, 1922	0	0	0	800

	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
<i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann, 1804)	0	0	360	0
<i>Melanozetes mollicomus</i> (C. L. Koch, 1839)	0	0	0	120
Chamobatidae (Thor, 1938)				
<i>Chamobates borealis</i> (Tragardh, 1902)	0	2600	2840	0
Mycobatidae Grandjean, 1954				
<i>Mycobates sarekensis</i> (Tragardh, 1910)	1160	0	0	0
Scheloribatidae Grandjean, 1933				
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C. L. Koch, 1835)	0	0	0	40
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese, 1908)	0	80	920	160
Oribatulidae Thor , 1929				
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	0	40	480	0
Число видов	36	25	38	21
Средняя плотность населения, экз/м ²	38240	39080	56200	18640
Стандартное отклонение	10330	20721	44807	7538
Ошибка среднего, экз/м ²	3267	6553	14169	2384

Плотность населения орибатид достигает больших величин: 38240 экз./м² в лишайниковой тундре на высоте 638 м н.у.м., 39080 экз./м² в лишайниковой тундре на высоте 466 м н.у.м. и существенно увеличивается, до 56200 экз./м², в тундре кустарничковой. По сравнению с приведенными выше биотопами Чунатундр, в пушицевом болоте наблюдается значительное падение плотности населения — до 18640 экз./м².

В болоте, исследованном на территории горного массива Чунатундры, встречен вид *Nanhermannia* cf. *coronata* Berlese, 1913 — вид, распространенный в палеарктике [Weigmann, 2006] (в Голарктике по [Subias, 2004], где этот вид трактуется расширенно и, по всей вероятности, ошибочно), и предпочитающий болотные и переувлажненные местообитания.

Обобщая приведенные выше данные, необходимо отметить, что в горных системах Кольского полуострова в ходе исследования найдено 116

видов панцирных клещей при учете литературных данных фауна орибатид горных тундр насчитывает на данный момент 127 видов из 56 родов и 32 семейства. Наиболее насыщены видами семейства орибатид горно-тундровых биотопов Кольского полуострова Brachychthoniidae (23 вида), Suctobelbidae (14 видов), Oppiidae (13 видов) (Таблица 16).

Таблица 16. Фауна орибатид исследованных горно-тундровых биотопов.

	Хибины	Ловозерские тундры	Чунатундра
Обнаруженное количество таксонов в ходе исследования	50 видов 34 рода 23 семейства	66 видов 36 родов 22 семейства	59 видов 29 родов 19 семейств
Обнаруженное количество таксонов при учете болот	Не обследованы болотные биотопы	71 вид 38 родов 24 семейства	71 вид 37 родов 24 семейств
Число видов при учете литературы	75 видов, 43 рода, 25 семейств	Отсутствуют литературные данные	Отсутствуют литературные данные
Наиболее богатые видами семейства	Camisiidae (9), Oppiidae (8), Suctobelbidae (7)	Brachychthoniidae (11), Suctobelbidae (11), Oppiidae (10)	Brachychthoniidae (19), Suctobelbidae (9), Oppiidae (8)

В данной работе внимание в основном сосредоточено на анализе населения половозрелых орибатид. Представленные выше результаты также касаются орибатид половозрелых стадий развития. Неполовозрелые стадии развития орибатид существенно хуже извлекаются из почв с помощью воронок Берлезе-Тулъгрена. Представители некоторых групп (семейства Oppiidae, Suctobelbidae) на преимагинальных стадиях развития зачастую вовсе отсутствуют в сборах, хотя половозрелые представители данных таксонов имеют значительную плотность населения. Данная закономерность в случае математической обработки данных дает существенный сдвиг в весе других таксонов населения. Подобное имеет место и в нашем случае: хотя плотность населения половозрелых представителей семейств Oppiidae и Suctobelbidae достигала значительных величин (Таблицы 12, 13, 14, 15; Приложение V), не было найдено представителей данных таксонов на преимагинальных стадиях развития в наших сборах.

Однако, изучение такой важной части акароценоза, как неполовозрелые особи орибатид, дает важные результаты в части прибавления фауны. Был найден вид *Camisia* cf. *invenusta* (Michael, 1888) в тундре травяно-мохово-лишайниковой Ловозерского горного массива (биотоп ЛО-ТЛ-740-1) — одна особь в стадии развития тритонимфы. Данный вид найден на территории Кольского полуострова в пределах Хибинского горного массива [Зенкова, Мелехина, 2014].

Помимо этого, учет преимагинальных стадий развития дает дополнительные сведения, касающиеся плотности населения орибатид. Во многих исследованных биотопах плотность населения неполовозрелых орибатид была близка или превышала (что должно наблюдаться в природных популяциях) плотность населения половозрелых орибатид (рис. 10). Соответственно, в некоторых случаях суммарная плотность населения превышала плотность населения половозрелых орибатид более чем в 2 раза.

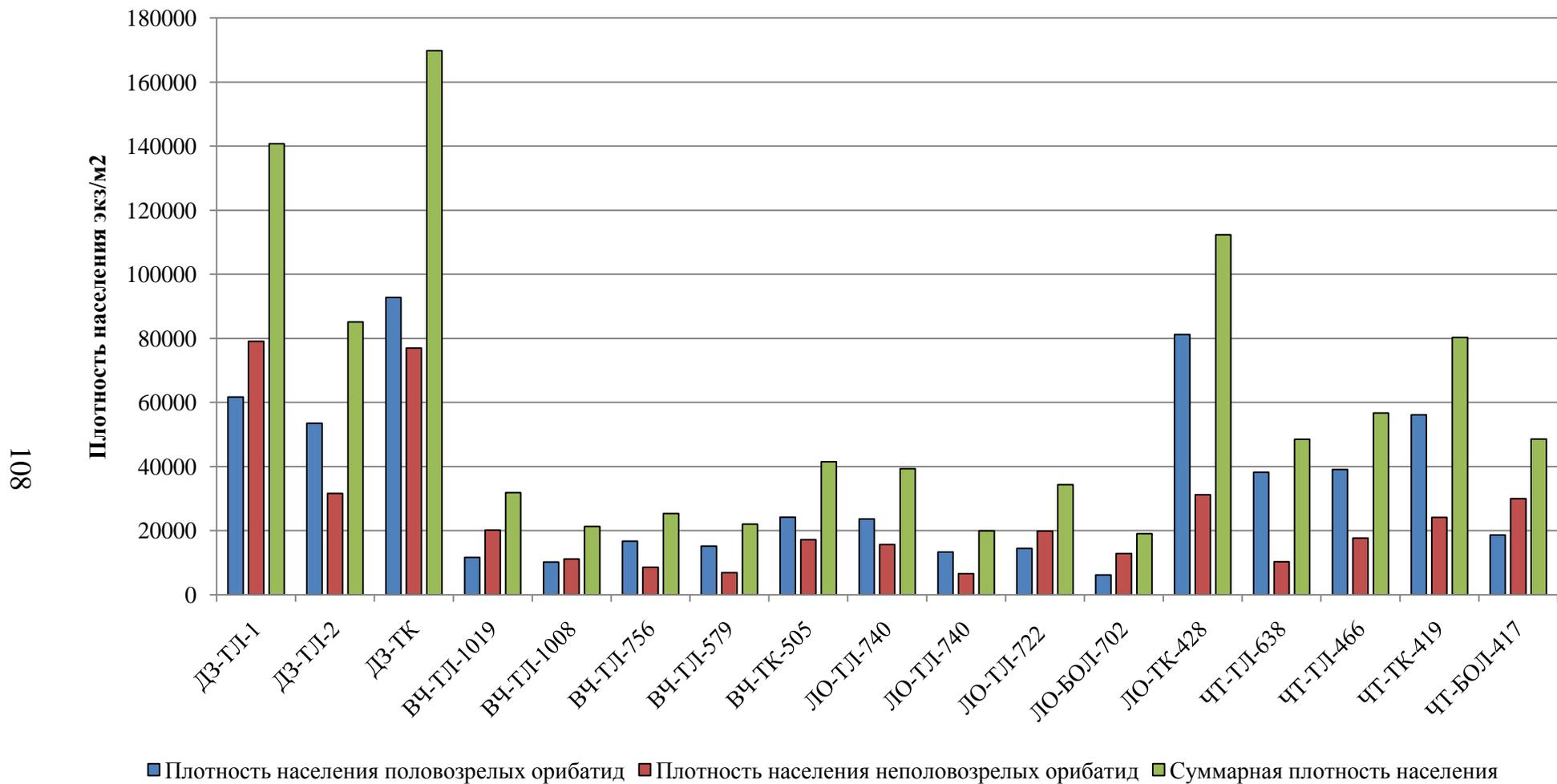


Рис. 10. Плотность населения половозрелых, неполовозрелых и суммарная плотность населения орибатида в исследованных биотопах.

Глава 5. Обсуждение

5.1. Фауна орибатид исследованных районов

Число видов орибатид при одинаковом количестве проб в каждом исследованном биотопе ниже в лишайниковых тундрах по сравнению с кустарничковыми во всех исследованных районах (рис. 11).

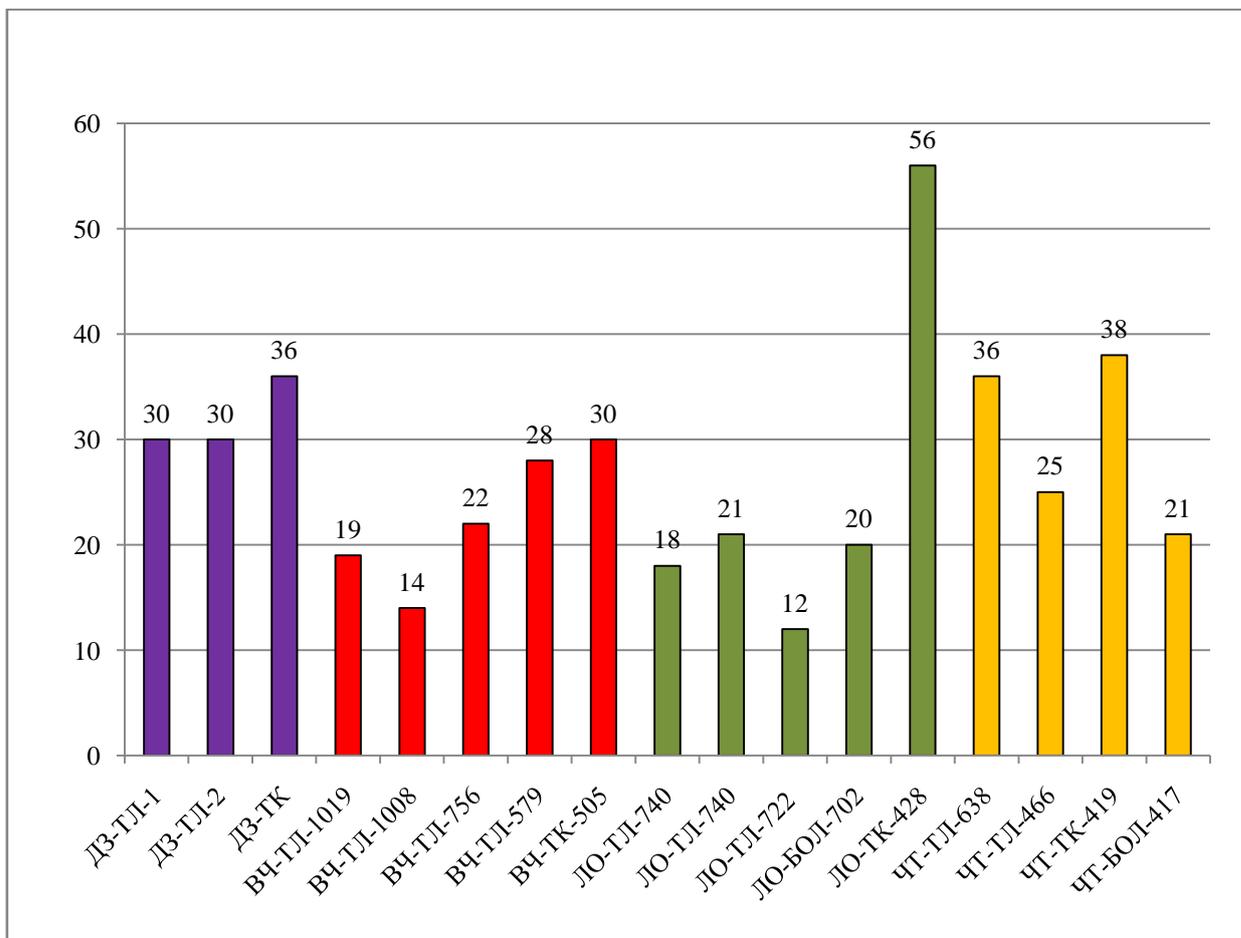


Рис. 11. Число видов орибатид в исследованных биотопах.

Наблюдается некоторое увеличение числа видов при переходе от равнинных тундр к горным (рис. 12). Связано это, по всей видимости, с большим разнообразием условий, предоставляемых горными системами [Тарба, 1993]. Кроме того, причиной может быть и большее количество исследованных биотопов в каждой горной системе (хотя в Чунатундрах и Дальних Зеленцах исследовано равное количество биотопов — 3).

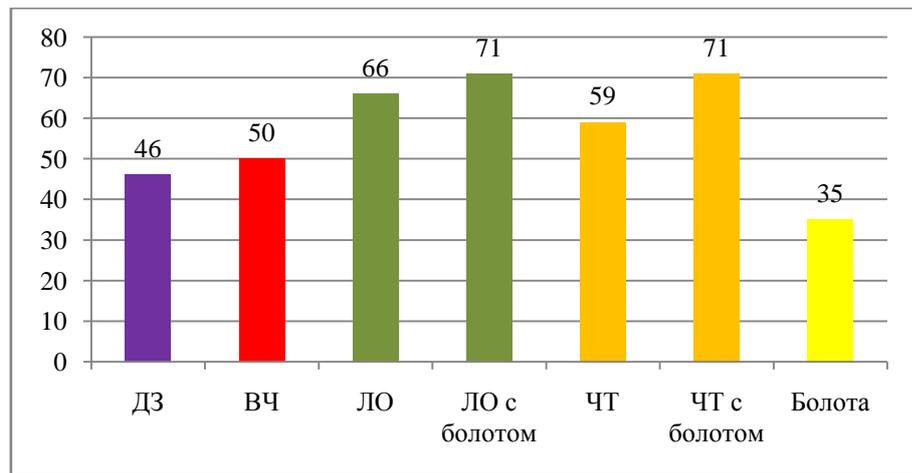


Рис. 12. Число видов в орибатид исследованных районах

Существенным является влияние болот на увеличение биологического разнообразия. В случае привлечения этих данных число видов орибатид в районе возрастает на 10-15%, по сравнению с числом видов, обнаруженных только лишь в автоморфных тундровых биотопах. Существенно возрастают показатели β -разнообразия при объединении в исследуемых горных системах фаун болот и фаун автоморфных тундровых биотопов. Достаточно консервативный индекс Моурелле при этом возрастает на 20- 30% (Таблица 27).

Суммарное число видов, обнаруженное в двух болотах (исследовано по 10 проб в каждом), существенно уступает числу видов в каждом из исследованных районов, т.е. болотные тундровые местообитания обеднены видами по сравнению с автоморфными (рис. 12).

Совокупно, с учетом полученных в ходе исследования оригинальных и литературных данных, известная фауна орибатид для равнинных тундр составляет 140 видов из 73 родов и 39 семейств орибатид, фауна горных тундр (включая фауну болот) насчитывает 127 видов из 56 родов и 32 семейств орибатид (Таблица 17). Таким образом, равнинные и горные тундры имеют близкое число видов.

Таблица 17. Объемы фаун орибатид районов исследования

	Дальние Зеленцы	Хибины	Ловозерские тундры	Чунатундра	Горные тундры
Число видов, обнаруженное в ходе исследования в тундровых биотопах	46	50	66	59	103
Число видов с учетом болотных местообитаний	—	—	71	71	116
Число видов при учете литературных данных	140	75	Нет литературных данных	Нет литературных данных	127
Число исследованных тундровых биотопов	3	5	4	3	12
Число исследованных биотопов, включая болотные местообитания	3	5	5	4	14

Объемы фаун орибатид Кольских тундр, полученные в ходе исследования и анализа литературы, высоки и сопоставимы с объемами фаун орибатид альпийских и арктоальпийских местообитаний обширных географических регионов Скандинавского полуострова: на северо-востоке Скандинавского полуострова — 80 видов орибатид суммарно для 26 местообитаний, на северо-западе Скандинавского полуострова — 135 видов орибатид, найденных в 79 местообитаниях [Heggen, 2010]. Данные фауны, полученные в ходе исследования и анализа литературы, практически не уступают фауне орибатид альпийских и аркто-альпийских биотопов Скандинавского полуострова, выявленной в ходе анализа 32 работ, проводившихся на протяжении XX века, насчитывающей 145 видов 69 родов 42 семейства орибатид [Heggen, 2010].

Сравнение фаун равнинных и горных тундр Кольского полуострова с известными фаунами орибатид крупных арктических регионов

Структуры фаун орибатид равнинных и горных тундр на уровне надсемейств значительно отличаются друг от друга: наиболее богатые видами надсемейства орибатид равнинной тундры: Oppioidea (15,7%), Ceratozetoidea (15%), Brachychthonioidea (10%); наиболее насыщены видами семейства орибатид горной тундры: Oppioidea (23,6%), Brachychthonioidea (18,1%), Ceratozetoidea (7,9%).

В данном исследовании рассматриваются и сравниваются фауны орибатид именно на таксономическом уровне надсемейства, поскольку именно этот уровень представлен в работе V.M. Behan-Pelletier «Oribatid mites of Northern ecosystems: ...» [Behan-Pelletier, 1999a], именно по нему проводится сравнение арктических фаун с бореальными, и, к сожалению, только по нему можно сравнить изученные фауны с бореальными и арктическими данной работы. Характерные черты тундровых фаун орибатид также даны на уровне надсемейств. Для выделения доли семейств в работе нет полного списка видов для всех трех обсуждаемых зон Америки. Сравнение изученных тундр именно с этой работой производится по причине анализа в ней большого количества данных, обобщенных для огромных пространств всего североамериканского континента. Это один из наиболее полных фаунистических списков орибатид, охватывающий столь крупный географический регион. Есть предположение, что именно он, как наиболее репрезентативный, отражает изменения таксоценоза орибатид на широтном градиенте — при переходе от бореальных сообществ к тундровым.

Структура фауны орибатид равнинных и горных тундр Кольского полуострова не характерна как для бореальных, так и для тундровых сообществ Северной Америки [Behan-Pelletier, 1999a], хотя и имеет с ними некоторое сходство (Таблица 18).

Равнинные тундры Кольского полуострова сходны с тундрами североамериканской «Низкой Арктики» по числу видов, повышенной доле

надсемейства Brachychthonioidea. Доля надсемейства Ceratozetoidea в фауне равнинных тундр меньше, чем в низких тундрах Северной Америки, но данное значение близко к высоким тундрам Северной Америки. Доля надсемейства Oppioidea в равнинных тундрах Кольского полуострова выше, чем в тундрах североамериканской Низкой Арктики, но близка к доле этого надсемейства в Высокой Арктике Северной Америки (Таблица 18).

Горные тундры Кольского полуострова по доле надсемейств Brachychthonioidea и Oppioidea приближаются к Высокой Арктике. Надсемейство Ceratozetoidea имеет небольшую долю — 7,9%, что близко к лесным сообществам.

Таблица 18. Представленность ключевых надсемейств орибатид в зонах Северной Америки и в изученных тундрах Кольского полуострова [Behan-Pelletier, 1999a]: 1 – леса умеренной зоны; 2 – субарктика; 3 – Низкая Арктика (Западная); 4 – Низкая Арктика (Восточная); 5 – Высокая Арктика; 6 – равнинные тундры Кольского полуострова; 7 – горные тундры Кольского полуострова.

	1	2	3	4	5	6	7
Число видов	883	204	151	63	31	140	127
Brachychthonioidea	3,3%	8,3%	7,9%	9,5%	19,3%	10%	18,1%
Oppioidea	8,9%	10,8%	11,9%	12,7%	22,5%	15,7%	23,6%
Ceratozetoidea	6,8%	12,8%	22,5%	20,6%	16,1%	15%	7,9%

Своеобразными чертами выявленных фаун являются крайне высокая доля надсемейства Brachychthonioidea в фауне (18,1% в горной тундре) и надсемейства Oppioidea (15,7% в равнинной тундре и 23,6% в горной тундре), что в Северной Америке характерно для Высокой Арктики, но не для одного из секторов Низкой Арктики.

К чертам, не свойственным для сообществ тундровой зоны, относится хорошая представленность в фауне семейства Carabodidae — 5 видов в равнинной тундре и 4 в горной. В субарктике и Низкой Арктике Северной Америки найден лишь один вид данного семейства за всю историю подробного изучения североамериканского континента — *Carabodes labyrinthicus*.

Выявленная в ходе исследования структура фауны тундр Кольского полуострова на уровне надсемейств не характерна и для других известных на данный момент фаун арктических регионов: Ненецкий автономный округ — Ceratozetoidea 21%, Oppioidea 14,3%, Brachychthoniidae 14,3%; Шпицберген — Ceratozetoidea 20%, Brachychthoniidae 15,3%, Oppioidea 14,1%;

Возможно, такая своеобразная структура фауны, совмещающая черты арктической и, в некоторой степени, бореальной, характерна для тундровых сообществ, развивающихся не в силу исключительно термических условий, а благодаря сопутствующим факторам, в нашем случае — избыточному увлажнению [Пузаченко, 1985].

Сводная фауна орибатид тундровых биотопов Кольского полуострова

Число общих видов орибатид, отмеченных как в горных, так и в равнинных тундрах, невелико и составляет 61: 44% видов для равнинных тундр, 48% для горных тундр. Такое небольшое количество общих для двух типов тундр видов обуславливает малое сходство на основе меры Жаккара: $I_j = 29,6\%$.

Правомерно ли объединять при таком малом числе общих видов фауну горных и равнинных тундр Кольского полуострова и анализировать ее как единую систему? Автор не берется ответить на этот вопрос, однако ниже приведен анализ обобщенной по двум типам тундр фауны орибатид.

Совокупно (на основании собственных и литературных данных) в тундрах Кольского полуострова обитает 206 видов орибатид (включая

определенных до родового уровня), принадлежащих к 85 родам и 45 семействам (оригинальные и литературные данные).

Таблица 19. Наиболее богатые видами надсемейства орибатид фауны равнинных, горных и сводной фауны тундр.

Наиболее богатые видами надсемейства орибатид		
равнинной тундры	горной тундры	всех тундр Кольского п-ова
Oppioidea 15,7%	Oppioidea 23,6%	Oppioidea 19,4%
Ceratozetoidea 15%	Brachychthonioidea 18,1%	Brachychthonioidea 13%
Brachychthonioidea 10%	Ceratozetoidea 7,9%	Ceratozetoidea 11,7%

Относительное обилие надсемейств Oppioidea и Brachychthonioidea в сводной фауне тундр Кольского полуострова составляет 19,4% и 13%, соответственно (Таблица 19). Данные значения существенно превышают доли этих таксонов в фауне тундр североамериканского континента: Oppioidea — 11,9%, Brachychthonioidea — 7,9- 9,5% [Behan-Pelletier, 1999a].

Довольно близка доля надсемейства Brachychthonioidea сводной фауны орибатид тундр Кольского полуострова — 13% — к доле такового в известной фауне Гренландии — 12,7%. Доля надсемейства Oppioidea — 19,8% — существенно превышает долю такового в фауне Гренландии 13,6% [Макарова, 2014].

Доля видов надсемейства Ceratozetoidea в сводной фауне орибатид тундр Кольского полуострова составляет 11,7%, что выше, чем в лесах умеренного климата Северной Америки (7%), однако ниже, чем в тундрах этого континента (20,6 -22,5%) или острова Гренландия (19,1%).

К признакам, характерным для сообществ Арктики, относится повышенная доля видов орибатид когорты Nothrina в фауне — 13,1%.

Доля семейства Carabodidae составляет всего 2,4%, однако и это достаточно много для тундровых сообществ. Для сравнения: в тундрах Кольского полуострова отмечено 5 видов этого семейства, в то время как в Гренландии, в тундрах Северной Америки, Арктических островов [Криволицкий и др., 2003] отмечен лишь один вид этого надсемейства — *Carabodes labyrinthicus* (Michael, 1879). Эта же закономерность наблюдается и на Европейском Севере России: семейство Carabodidae либо отсутствует, либо представлено лишь одним видом в тундрах Республики Коми, на островах Баренцева моря, на Новой Земле [Криволицкий и др., 2003; Криволицкий, Зайцев, Ласкова, 1999].

Отмечается большое количество видов надкогорты Mixonomata в сводной фауне орибатид тундр Кольского полуострова — 14 видов (6,8% сводной фауны), что необычно для тундр Северной Америки: представители данной группы отсутствуют в восточном секторе североамериканской Арктики и составляют лишь 3% в западном. В горных тундрах Кольского полуострова обитает 7 видов надкогорты Mixonomata (5,5% фауны), в равнинных тундрах — 10 видов (7,1% фауны).

Заключая, можно сказать, что совокупная фауна орибатид тундр Кольского полуострова по своей структуре близка фаунам орибатид тундр Арктики, но несет и черты бореальных. Таким образом, исходя из уже имеющихся представлений о фауне орибатид Арктики [Thomas, MacLean, 1988; Behan-Pelletier, 1999a; Макарова, 2002, 2014], выбраны ключевые критерии для описания характера полученной в ходе работы фауны орибатид. Эти критерии таковы: большая доля в фауне видов надсемейства Orpidoidea, надсемейства Ceratozetoidea, надсемейства Brachychthonioidea, когорты Nothrina. Доли надкогорты Mixonomata и семейства Carabodidae, напротив, по имеющимся публикациям о фаунах орибатид крупных арктических регионов, существенно снижаются.

Согласно установленным критериям, в фаунах орибатид как горных тундр Кольского полуострова, так и равнинных выражены черты как

арктических, так и бореальных. Чертами арктических фаун являются большая доля надсемейств Orpidoidea, Brachychthonioidea. Чертами бореальных являются недостаточно высокая в фауне доля надсемейства Ceratozetoidea, большое число видов (5 в равнинной тундре, 4 в горной) семейства Carabodidae. Данное положение характерно и для объединенной (сводной равнинных и горных тундр) фауны орибатид Кольского полуострова.

Сравнение обнаруженных фаун орибатид с известными фаунами ближайших регионов

Объемы фаун орибатид равнинных и горных тундр, а также объем их совокупной фауны велики и сравнимы с фаунами крупных регионов (Таблица 20).

Фауна орибатид тундр небольшого по площади изучаемого региона достаточно богата и насчитывает 206 видов 85 родов и 45 семейств орибатид, что составляет большую часть — 70% — от фауны орибатид Мурманской области [Лисковая, 2011] и, по разным оценкам, от 48% до 53% фауны Европейского Севера России [Криволицкий, Зайцев, Ласкова, 1999; Мелехина, 2011]. Для сравнения: фауна орибатид арктических регионов запада Северной Америки насчитывает 151 вид 83 рода и 46 семейств, востока Северной Америки 63 вида 43 рода 29 семейств [Behan-Pelletier, 1999a].

К сожалению, на данный момент фауны орибатид достаточно полно выявлены для крайне небольшого числа крупных регионов, чем ограничен круг возможных сравнений. Ввиду этого, фауны орибатид равнинных тундр Кольского полуострова [Лисковая, 2011; собственные данные], горных тундр Кольского полуострова [Зенкова, Мелехина, 2014; собственные данные] по литературным данным сравнивались с фаунами Гренландии [Макарова, 2014], Шпицбергена [Bayartogtokh, Schatz, Ekrem, 2011; Coulson, 2007; Coulson et al., 2014; Coulson, Refseth, 2004]., Исландии [Gjelstrup, Solhøy, 1994], северо-востока и северо-запада Скандинавского полуострова [Heggen,

2010], Карелии [Ласкова, 2001], Полярного Урала [Сидорчук, 2009] (Таблица 20).

Таблица 20. Число видов, родов и семейств в фаунах орибатид Кольского полуострова и известных фаунах крупных регионов.

		Виды	Рода	Семейства
Кольский полуостров	Равнинные тундры	140	73	39
	Горные тундры	127	56	32
	Сводная фауна тундр	206	85	45
Карелия		208	99	43
Гренландия		110	53	29
Исландия		166	57	39
Полярный Урал		106	60	32
Шпицберген		87	43	27
Скандинавия северо-восточная		80	48	33
Скандинавия северо-западная		133	68	38
Скандинавия, сводная фауна альпийских и арктоальпийских биотопов		145	69	38

Уровень сходства равнинных и горных тундровых фаун орибатид на основе меры Жаккара составляет всего 29,6% — найден только лишь 61 общий вид. Фауна тундр Кольского полуострова наиболее близка к фаунам орибатид северо-западной и северо-восточной Скандинавии (рис. 13). Общий кластер тундр Фенноскандии объединяется с Исландией, Карелией и далее с Полярным Уралом. Островные фауны Гренландии и Шпицбергена составляют самостоятельный кластер, с весьма незначительным уровнем сходства (рис. 13). Уровни сходства на основе меры Жаккара, полученные в результате кластерного анализа, крайне низки для всех сравниваемых фаун, отражая их своеобразие.

Большое число видов семейства Carabodidae в фауне (5) сближает изучаемый регион с альпийскими и аркто-альпийскими тундрами Скандинавии, где отмечается от 4 до 6 видов этого семейства на северо-востоке и северо-западе региона, соответственно [Heggen, 2010]. Всего в альпийских и аркто-альпийских местообитаниях Фенноскандии отмечено 8 видов этого семейства. Видимо, большое количество видов семейства Carabodidae характерно для тундр Скандинавии и Кольского полуострова, развивающихся не столько благодаря жестким термическим условиям, сколько благодаря повышенному количеству осадков и влажности воздуха [Пузаченко, 1985]. В тундрах Северной Америки [Behan-Pelletier, 1999a], острова Гренландия [Макарова, 2014], юго-западного Ямала, горных тундрах плато Путорана, Алашского нагорья, Западного Саяна [Тихонов, 2003] отмечается только один вид семейства Carabodidae, в горных тундрах Полярного Урала [Сидорчук, 2009], горных и равнинных тундрах хребта Пай-Хой [Мелехина, Зиновьева, 2012] 2 вида этого семейства, в Исландии обнаружено лишь 2 вида семейства Carabodidae. На Чукотке не было обнаружено представителей этого семейства [Ryabinin, 2015].

Для тундр Кольского полуострова характерно большое количество видов — представителей семейства Suctobelbidae — 18 видов — 8,7% сводной фауны (рис. 14). Это сближает фаунистические комплексы орибатид тундр Кольского полуострова и Карелии, где обнаружено 14 видов этого семейства (6,8%). При этом на Шпицбергене обнаружено лишь 3 вида данного семейства (3,4% фауны), в Ненецком Автономном округе 4 вида (3,8%) [О.Л. Макарова, личное сообщение]. На Полярном Урале обнаружено 7 видов данного семейства (8,4% фауны), в Исландии 8 видов (5,1% фауны). В горных тундрах Кольского полуострова найдено 16 видов этого семейства (12,5% фауны), в равнинных тундрах — 7 видов (5% фауны).

Преобладание в фауне мелких, тонкопанцирных форм орибатид — представителей семейств Oppiidae, Suctobelbidae и Brachichthoniidae — отличительная черта тундровых фаун Кольского полуострова. Например,

основу фауны орибатид тундр Дальнего Востока России составляют высшие толстопанцирные поверхностно обитающие клещи [Рябинин, 2009]. Низшие орибатиды в тундрах Дальнего Востока имеют небольшую долю в фауне — менее 20% и представлены в основном видами надсемейства Crotonioidea.

Другое семейство орибатид, типичное для тундровых сообществ, — семейство Ceratozetidae — также достаточно хорошо представлено в сводной фауне — 14 видов — 6,7%, однако его доля меньше, чем в фауне орибатид Ненецкого автономного округа — 16 видов — 15,2% фауны, Гренландии — 12 видов — 11% фауны, Исландии — 16 видов — 9,6%.



Рис. 13. Сравнение исследуемых фаун орибатид Кольского полуострова (оригинальные и литературные данные) с ближайшими регионами (мера сходства Жаккара).

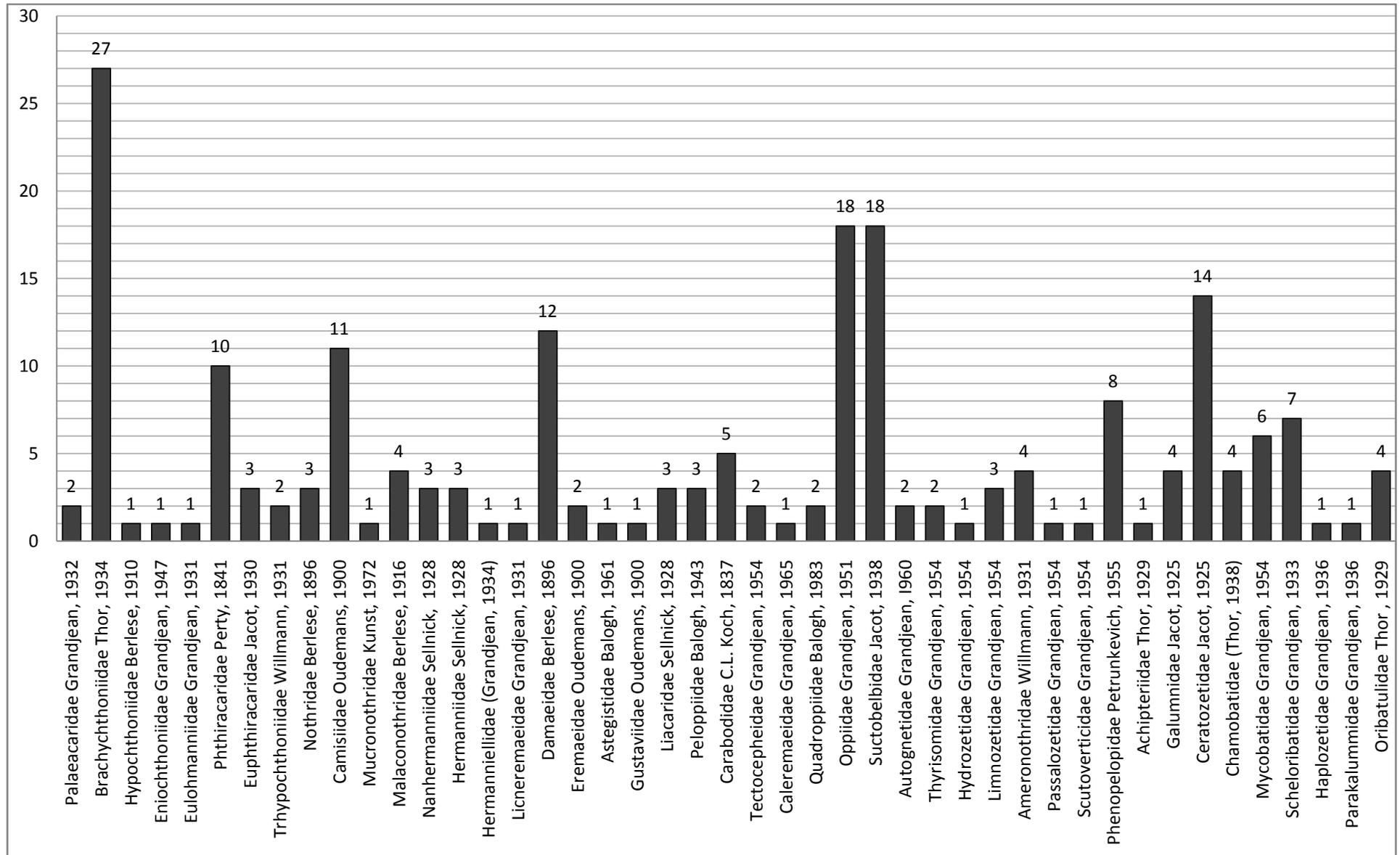


Рис. 14. Насыщенность видами семейств орибатид сводной фауны тундр Кольского полуострова.

Ареалы и широтно-зональное распределение видов

Орибатидаы — древняя группа беспозвоночных. Многие виды за время своего существования широко распространились, а вся группа в целом смогла освоить богатый спектр местообитаний.

Во всех рассматриваемых фаунах орибатид (сводная фауна тундр Кольского полуострова; фауна равнинных тундр; фауна горных тундр) преобладают широко распространенные виды (рис. 15, 16, 17). Структура этих фаун также сходна. Виды с гларктическим распространением составляют ядро всех фаун — 47% в сводной фауне и фауне орибатид равнинных тундр Кольского полуострова, 54% в фауне орибатид горных тундр Кольского полуострова.

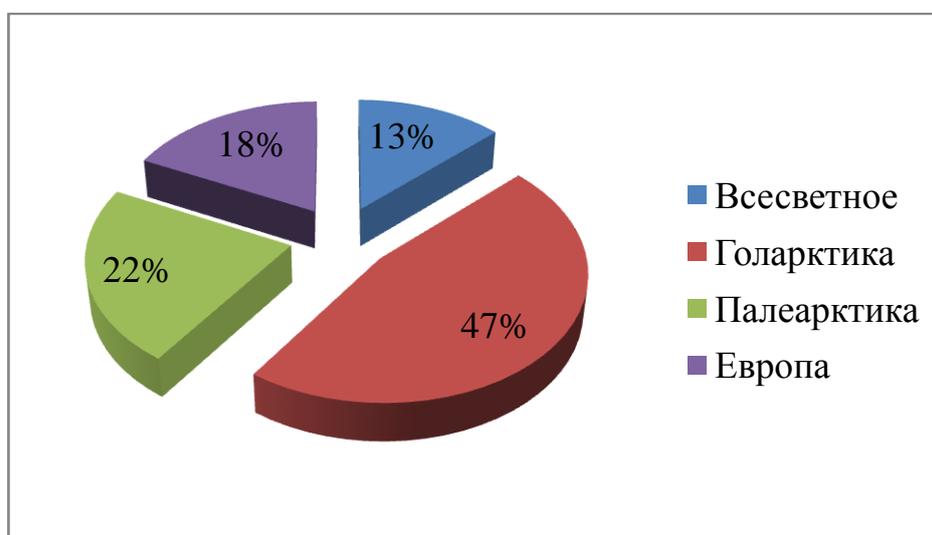


Рис. 15. Структура известной сводной фауны орибатид тундр Кольского полуострова.

В сводной фауне и фауне равнинных тундр Кольского полуострова второе место по количеству занимают виды с палеарктическим распространением — 22% (рис. 15). В горной тундре палеарктические виды и виды с европейскими ареалами имеют равную долю — 17% (рис. 17).

Во всех фаунах виды со всесветным распространением наименее представлены: 13% в сводной фауне, 13% в фауне орибатид равнинных тундр, 12% в фауне орибатид горных тундр.

Подобная структура фауны характерна для фауны орибатид Мурманской области [Зенкова и др., 2011].

В сводной фауне (полученной из оригинальных списков и литературных источников) орибатид тундр Кольского полуострова найдено крайне мало видов, ареалы которых характеризуются как арктические, аркто-монтанные или аркто-бореальные. Строго говоря, такими видами можно считать лишь два достаточно широко распространенных вида — *Svalbardia paludicola* (Thor, 1930) и *Diapterobates notatus* (Thorell, 1872). Для сравнения: на архипелаге Шпицберген обитает ряд видов с данными типами ареалов — *Ceratozetes spitsbergensis* (Thor, 1934), *S. paludicola*, *Autogneta kaisilai* (Karppinen, 1967), *Oribatella arctica* (Thor, 1930), *Iugoribates gracilis* (Sellnick, 1944), *Trichoribates setiger* (Trägårdh, 1910). Они составляют 7% фауны. На острове Гренландия найдено 4 вида (4% фауны), ареалы которых характеризуются как арктические и аркто-монтанные: *Epidamaeus groenlandicus*, *Oromurcia bicuspidata*, *S. paludicola*, *Iugoribates gracilis*. Вид *S. paludicola* найден также на Полярном Урале и в Карелии.

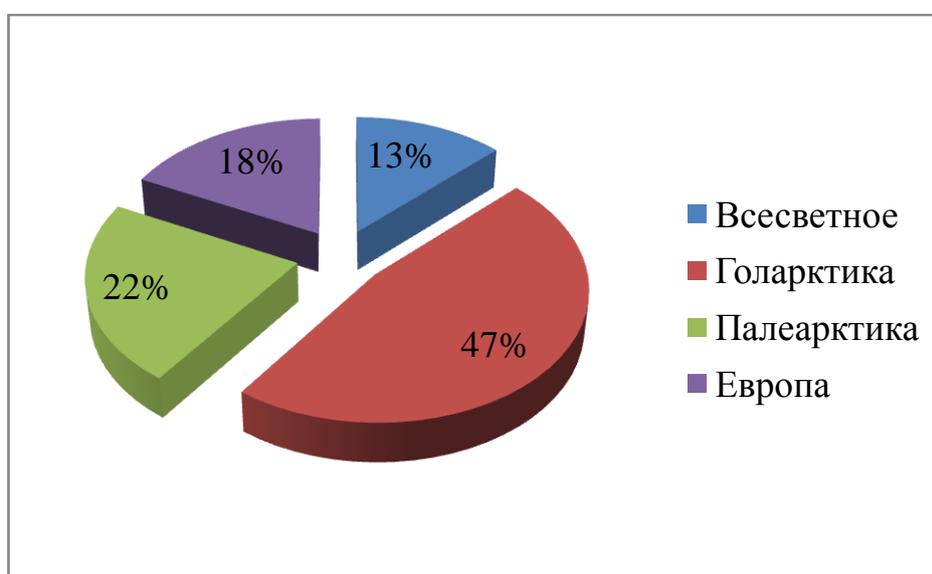


Рис. 16. Структура известной фауны орибатид равнинных тундр Кольского полуострова.

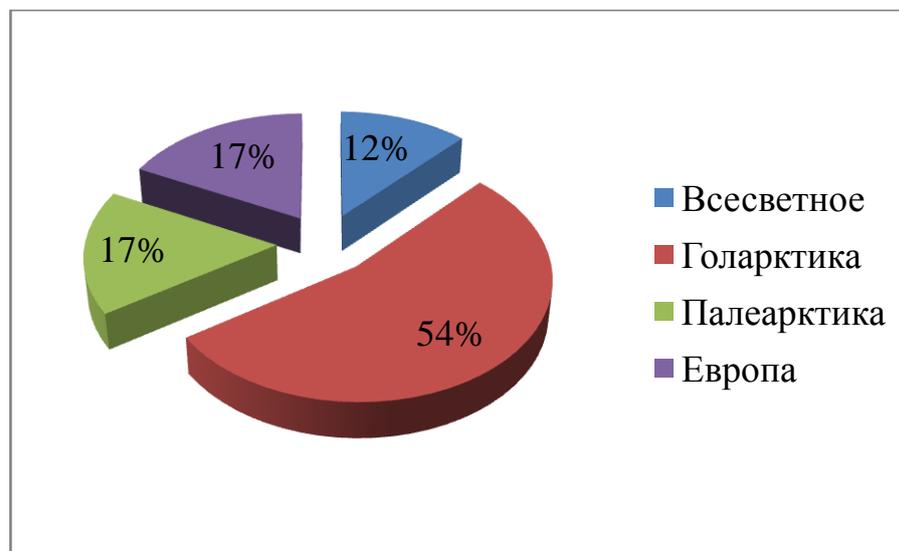


Рис. 17. Структура известной фауны орибатид горных тундр Кольского полуострова.

5.2. Плотность населения орибатид в автоморфных тундровых биотопах

С помощью методов факторного дисперсионного анализа установлено значимое отличие в численности между двумя типами тундр: во всех изученных регионах численность орибатид значимо возрастала при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым ($F(3;142) = 9,7352, p=0,00001$) (рис. 18, 19).

Наименьшей плотностью населения среди обследованных автоморфных тундровых биотопов характеризуются лишайниковые тундры горы Вудъяврчорр и Ловозерских гор (рис. 19).

Плотность населения орибатид в биотопах лишайниковых тундр вполне характерна для тундровых сообществ, приводимых разными авторами: типичные тундры Югорского полуострова — от 8500 до 38920 экз./м² [Мелехина, Зиновьева, 2012], типичные тундры Таймыра — до 44400 экз./м² [Ананьева, Криволицкий, Чернов, 1973; Чернов, Ананьева, Хаюрова, 1971], в южных тундрах Аляски — 13750-18540 экз./м² [Thomas, MacLean, 1988]. Ранее в тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы отмечена плотность населения орибатид в 10000-25000 экз./м² [Криволицкий, 1966], в горных тундрах плато Путорана 30840-47320 экз./м² [Тихонов, 2003], в горных

тундрах Югорского полуострова 15000-43840 экз./м² в сообществах горной тундры, 8500-38920 экз./м² — равнинной тундры [Мелехина, Зиновьева, 2012].

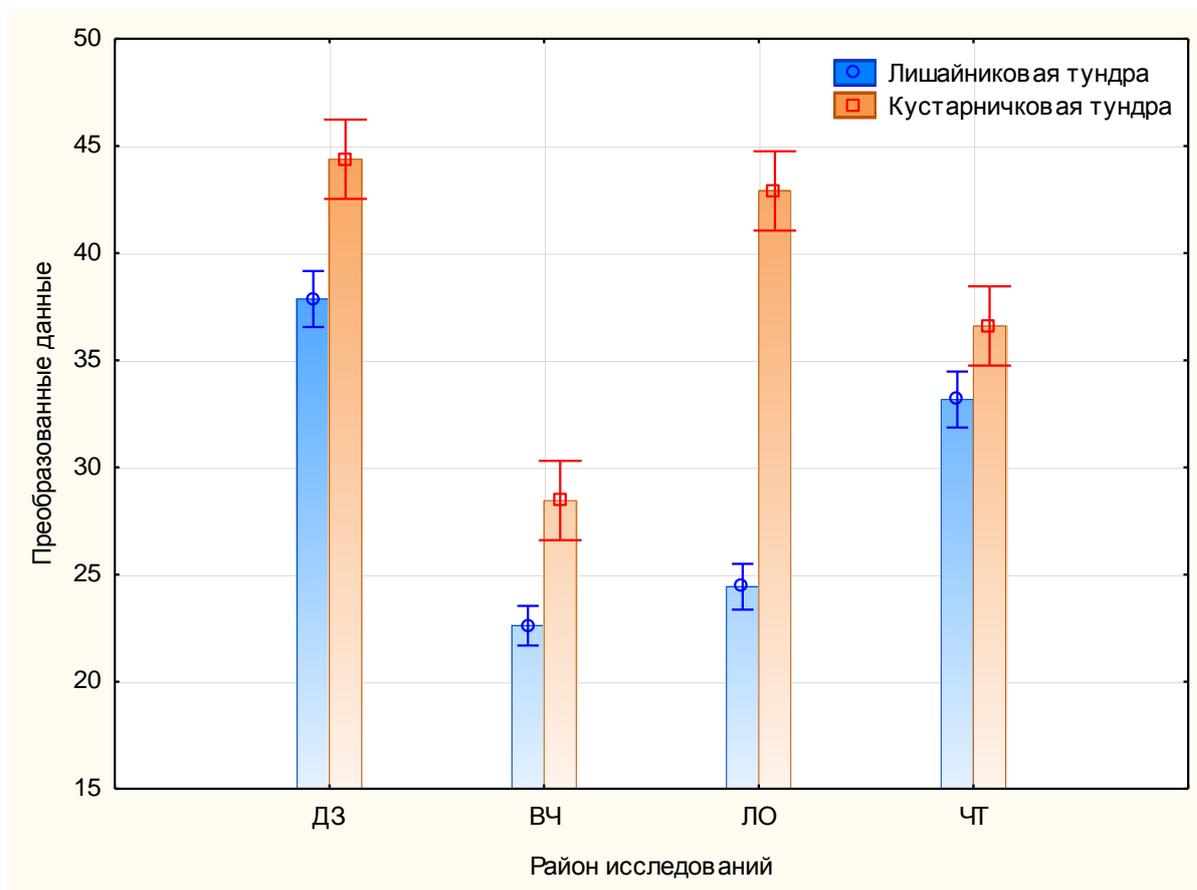


Рис. 18. Отличия лишайниковых и кустарничковых тундр по плотности населения половозрелых орибатид на основе преобразованных данных (ДЗ — Дальние Зеленцы, ВЧ — Вудъяврчорр, ЛО — Ловозерский горный массив, ЧТ — горный массив Чунатундры; ТЛ — тундры лишайниковые, ТК — тундры кустарничковые).

Наибольшая плотность населения орибатид отмечена в кустарничковой тундре Дальних Зеленцов и составляет 92800 ± 12116 экз./м² (рис. 19). Наибольшая плотность населения орибатид среди горных биотопов отмечена в кустарничковой тундре Ловозерского горного массива — 81160 ± 7695 экз./м². В целом, согласно большому количеству исследований, столь

высокая плотность населения не характерна для тундровых сообществ. В тундрах хребта Пай-Хой плотность населения достигала максимальных значений 43840 экз./м² [Мелехина, Зиновьева, 2012], в тундрах Плато Путорана — 47320 экз./м² [Тихонов, 2003], плотность населения половозрелых орибатид на побережье Хорнсунна, Западный Шпицберген — 21260 экз./м² [Seniczak, Plichta, 1978].

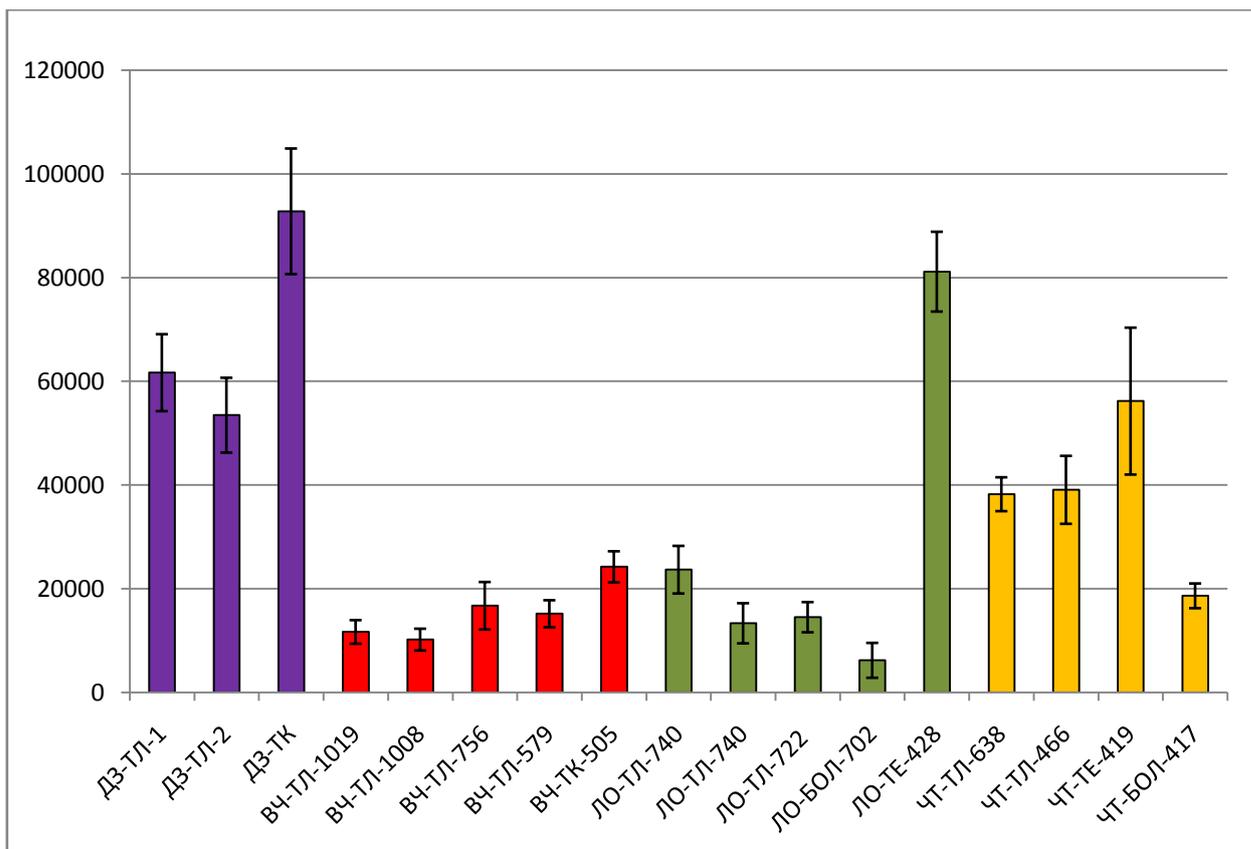


Рис. 19. Плотность населения половозрелых орибатид в исследованных биотопах, экз./м² (среднее ± ошибка среднего).

Численность орибатид в кустарничковых тундрах Дальних Зеленцов и Ловозерского горного массива высока и приближается к численности в лесных сообществах: горнолесной пояс горы Вудъяврчорр — 106880 экз./м², северо-таежный еловый лес (Пинежский государственный заповедник, Архангельская область, собственные неопубликованные данные) — 141800 экз./м², бор кустарничково-зеленомошный на острове Ряжков (Белое

море) — 120400 экз./м², ельник кустарничково-зеленомошный там же — 95600 экз./м² [Бызова и др., 1986].

Плотность населения орибатид в кустарничковых тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы (92 000 экз./м²) не уступает численности населения коллембол (80160-106220 экз./м²), что не соответствует "коллембоидному облику" тундровых сообществ [Бабенко, 2012; Колесникова, Мелехина, Таскаева, 2007].

Таким образом, относительно плотности населения можно сделать следующие краткие выводы:

- 1). Статистически значимым является отличие по плотности населения кустарничковых тундр от лишайниковых во всех районах исследования;
- 2). Для кустарничковых равнинных тундр Кольского полуострова, кустарничковых горных тундр Ловозерского горного массива характерны крайне высокие значения численности половозрелых орибатид.

5.3. Анализ доминантных комплексов изученных биотопов

Комплекс и количество доминирующих видов в целом характерны для тундровых биотопов. Их число невелико относительно общего числа видов в биотопах и составляет от трех до семи. В кустарничковой тундре Ловозерского горного массива их количество достигало десяти, но здесь не было выявлено сверхдоминантов (Приложение VI). В данном биотопе отмечены наименьшие значения индекса Бергера-Паркера — 0,09.

Интересен факт сходных изменений в доминантном комплексе во всех четырех изученных регионах: постепенно падает доля *Tectocephus velatus* с нарастанием благоприятности условий — при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым (Приложение VI). *T. velatus* — всесветно распространенный вид. Как известно, преобладание эвритопных видов часто является следствием нарушений и неблагоприятных условий среды (это уже было продемонстрировано для коллембол, см. Кузнецова, 2005), в результате чего, в отсутствии конкуренции со стороны специализированных видов, они

могут использовать значительное количество ресурсов и достигать высоких численностей. Видимо, высокое обилие вида *T. velatus* в лишайниковых тундрах и снижение его в кустарничковых отражают эту закономерность. Она проявляется и в сборах 2010 года: *T. velatus* входил в число доминантов только в лишайниковой тундре на высоте 548 м, в нижележащих поясах его относительное обилие было менее 5%.

Подобная закономерность, хотя и менее четкая, наблюдается еще для нескольких видов. *Carabodes labyrinthicus* является доминантом и сверхдоминантом в лишайниковых тундрах, за исключением тундр плато вершины горы Вудъяврчорр. По всей видимости, это один из немногих представителей семейства Carabodidae, приспособленных к обитанию в лишайниковых тундрах. Прочие представители этого семейства за единственным исключением (*Carabodes subarcticus* встречается в тундре лишайниковой на склоне холма Дальних Зеленцов (ДЗ-ТЛ-2)) отсутствуют в лишайниковых тундрах и встречаются лишь в кустарничковых тундрах. В тундрах Гренландии также встречен лишь один вид этого семейства — *C. labyrinthicus* [Макарова, 2014].

Плато горы Вудъяврчорр характеризуется своеобразным среди других лишайниковых тундр комплексом доминантных видов: помимо отсутствия вида *C. labyrinthicus*, как упоминалось выше, несколько других видов только здесь достигали плотности населения, характеризующейся как доминирование или сверхдоминирование. *Eobrachychthonius latior* является сверхдоминантом в тундрах плато горы Вудъяврчорр (в биотопе ВЧ-ТЛ-1019 — 29%, в ВЧ-ТЛ-1008 — 23%), в то время как в других тундровых биотопах он не достигал относительной плотности населения 5%. В этих биотопах отмечено максимальное относительное обилие вида *Mycobates tridactylus* — 8%. Вид *M. tridactylus* в горах Центральной Европы предпочитает ковры лишайников выше границы леса [Materna, 2000].

Вид *Oppiella neerlandica* входит в доминантный комплекс во всех тундрах кустарничковых. Также только в кустарничковых тундрах (за исключением

тундры кустарничковой (Дальних Зеленцов) в доминантный комплекс входит вид *Nanhermannia sellnicki*.

Характерной отличительной чертой изученных сообществ, помимо обсужденной выше богатой фауны и высокой плотности населения, является и отсутствие среди доминирующих по численности крупных представителей надсемейства Ceratozetoidea. Но необходимо заметить, что в ряде изученных биотопов средние и мелкие по размеру виды этого семейства являлись доминантами и супердоминантами. *Ceratozetes thienemanni* являлся супердоминантом в равнинных лишайниковых тундрах, вид *Chamobates borealis* являлся доминантом и сверхдоминантом шести изученных биотопов лишайниковых и кустарничковой тундр. *Mycobates tridactylus* и *Mycobates sarekensis* доминировали в трех лишайниковых тундрах.

Своеобразный доминантный комплекс орибатид имеют болота: здесь преобладают специализированные виды — представители рода *Limnozetes* и тяготеющие к влажным местообитаниям виды рода *Trimalaconothrus*, а также *Micronothrus nasalis* и *Platynothrus peltifer*.

5.4. Особенности населения орибатид исследованных горных болот

В ходе исследования двух горно-тундровых болот было обнаружено 35 видов орибатид, принадлежащих к 26 родам и 16 семействам (Таблица 21).

Изученное моховое болото в пределах Ловозерского горного массива населяет 20 видов орибатид из 16 родов и 12 семейств. Оно характеризуется достаточно банальной фауной, сходной по своему составу с фаунами изученных на территории данного массива автоморфных тундровых биотопов. Видами, приуроченными к обитанию в переувлажненных местообитаниях, являются *Trimalaconothrus angulatus* Willmann, 1931, *Trimalaconothrus maior* (Berlese, 1910). Более не было отмечено видов, обитающих преимущественно или облигатно в условиях болот или переувлажненных местообитаний. Наиболее богато видами семейство Brachychthoniidae — 3 вида (14%). В данном биотопе отмечено 3 вида доминанта (*Liochthonius sellnicki* — 5,8%; *Trimalaconothrus angulatus* — 5,8%; *Nothrus borussicus* — 6,5%) и 3 сверхдоминанта (*Tectocepheus velatus* — 10,3%; *Platynothonrus peltifer* — 14,2%; *Chamobates borealis* — 32,3%). Как можно видеть (Таблица 21; Приложение VI), особый тип населения (характерный для болот) выражен в присутствии в доминантном комплексе видов *Trimalaconothrus angulatus*, *Platynothonrus peltifer*. Последний вид не был отмечен в доминантных комплексах исследованных тундровых биотопов, лишь в болотах он достигает столь высоких значений среди других видов. Плотность населения орибатид составляет 6200 ± 3178 экз./м², что существенно ниже, чем во всех изученных тундрах Ловозерского горного массива.

Пушицево-сфагновое болото, изученное в пределах горного массива Чунатундры, населяет 21 вид орибатид из 18 родов и 12 семейств. В нем встречен ряд видов, предпочитающих переувлажненные местообитания: *Malacothonrus monodactylus* (Michael, 1888), *Trimalaconothrus foveolatus* Willmann, 1931, *Trimalaconothrus maior* (Berlese, 1910), *Mucronothrus nasalis* (Willmann, 1929), *Hydrozetes lacustris* (Michael, 1882), *Limnozetes* cf. *rugosus*

(Sellnick, 1923), *Limnozetes ciliatus* (Schrank, 1803). Только в этом биотопе на территории Кольского полуострова встречены *Atropacarus* cf. *genavensis* Mahunka, 1993, *Ceratozetes parvulus* Sellnick, 1922, *Nanhermannia* cf. *coronata* Berlese, 1913. Население орибатид также отличается существенной спецификой. В доминантный комплекс входят характерные болотные виды: доминанты *L.* cf. *rugosus* — 5%, *T. maior* — 6%, *P. peltifer* — 9% и сверхдоминанты *Limnozetes ciliatus* — 24%; *Mucronothrus nasalis* — 34%. Плотность населения орибатид в данном биотопе составляет 18640 ± 2384 экз./м², Отмеченная плотность населения высока для болотных местообитаний: 7250 экз./м² отмечено в верховом болоте Полистовского заповедника (Псковская область) [Zaitsev, 2013], в сфагновом болоте на территории «Dubringer Moog» (Германия) — 6526 экз./м², в сфагновом болоте на территории Вологодской области — 1572 экз./м² [Minor et al., 2016b].

Население орибатид двух болотных биотопов существенно отличается между собой: в болоте в пределах горного массива Чунатундры наиболее ярко выражен комплекс орибатид обводненных местообитаний, в отличие от болота на территории горного массива Ловозерские тундры. По-видимому, исходя из характеристик населения орибатид, последний представляет собой сильно обводненный участок тундровых ландшафтов (возможно, высыхающий на некоторый период времени), в то время как первый участок является истинным пушицево-сфагновым болотом с постоянным застойным увлажнением. Ранее подобная закономерность была отмечена при исследовании различных стадий сукцессии болот бореальной зоны европейской территории России: при смене болотных фитоценозов в процессе разболачивания от пионерных стадий к последующим происходит замена гидрофильных видов гигрофильными и, далее, поверхностнообитающими формами, глубоко почвенными опиидами и суктобелбидами. Происходит увеличение плотности населения эврибионтов *T. velatus* и *O. nova* [Друк, Вилкамаа, 1988]. Данные закономерности обнаружены и в других исследованиях [Lehmitz, 2014; Markkula, 1986;

Weigmann, 1991]. Наиболее ярким отличием заболоченного участка Ловозерского горного массива и болота на территории горного массива Чунатундры является разница в числе видов, приуроченных к сильно обводненным пресноводным местообитаниям, — 2 в первом, 8 во втором, в составе доминантных комплексов.

Таблица 21. Население орибатид исследованных горных болот.

	ЛО-БОЛ-702	ЧТ-БОЛ-417
Brachychthoniidae Thor, 1934		
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	40	0
<i>Liochthonius muscorum</i> Forsslund, 1964	0	720
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976	0	240
<i>Liochthonius perfusorius</i> Moritz, 1976	40	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	360	0
<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund, 1942)	0	40
Phthiracaridae Perty, 1841		
<i>Atropacarus</i> cf. <i>genavensis</i> Mahunka, 1993	0	280
Malaconothridae Berlese, 1916		
<i>Malaconothrus monodactylus</i> (Michael, 1888)	0	80
<i>Trimalaconothrus angulatus</i> Willmann, 1931	360	0
<i>Trimalaconothrus foveolatus</i> Willmann, 1931	0	760
<i>Trimalaconothrus maior</i> (Berlese, 1910)	240	1080
Mucronothridae Kunst, 1972		
<i>Mucronothrus nasalis</i> (Willmann, 1929)	0	6360
Nothridae Berlese, 1896		
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	400	200
Camisiidae Oudemans, 1900		
<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993	120	0
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	880	1760
Nanhermanniidae Sellnick, 1928		
<i>Nanhermannia coronata</i> Berlese, 1913	0	160
Damaeidae Berlese, 1896		
<i>Kunstdamaeus nidicola</i> (Willmann, 1936)	40	0
Tectocephidae Grandjean, 1954		
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	640	80

	ЛО-БОЛ-702	ЧТ-БОЛ-417
Oppiidae Grandjean, 1951		
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	0	40
<i>Oppiella</i> sp.3	160	0
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	40	0
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	0	200
Suctobelbidae Jacot, 1938		
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	80	0
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	120	0
Hydrozetidae Grandjean, 1954		
<i>Hydrozetes lacustris</i> (Michael, 1882)	0	40
<i>Limnozetes</i> cf. <i>rugosus</i> (Sellnick, 1923)	0	960
<i>Limnozetes ciliatus</i> (Schrank, 1803)	0	4520
Ceratozetidae Jacot, 1925		
<i>Ceratozetes parvulus</i> Sellnick, 1922	0	800
<i>Edwardzetes edwardsi</i> (Nicolet, 1855)	80	0
<i>Melanozetes mollicomus</i> (C. L. Koch, 1839)	120	120
Chamobatidae (Thor, 1938)		
<i>Chamobates borealis</i> (Tragardh, 1902)	2000	0
Scheloribatidae Grandjean, 1933		
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C. L. Koch, 1835)	0	40
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	40	0
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese, 1908)	160	160
Oribatulidae Thor, 1929		
<i>Oribatula amblyptera</i> Berlese, 1916	280	0
Число видов	20	21
Средняя плотность населения, экз/м ²	6200	18640
Стандартное отклонение	10051	7538
Ошибка среднего, экз/м ²	3178	2384

5.5. Сравнительный анализ населения орибатид изученных автоморфных тундровых биотопов

Сравнительный анализ населения орибатид на уровне отдельных регионов методом главных компонент (по значениям средних численностей видов в исследованных биотопах) отделяет Дальние Зеленцы от Хибин, Ловозерских тундр и Чунатундр, образуя достаточно плотную совокупность в центре координатной плоскости (рис. 20).

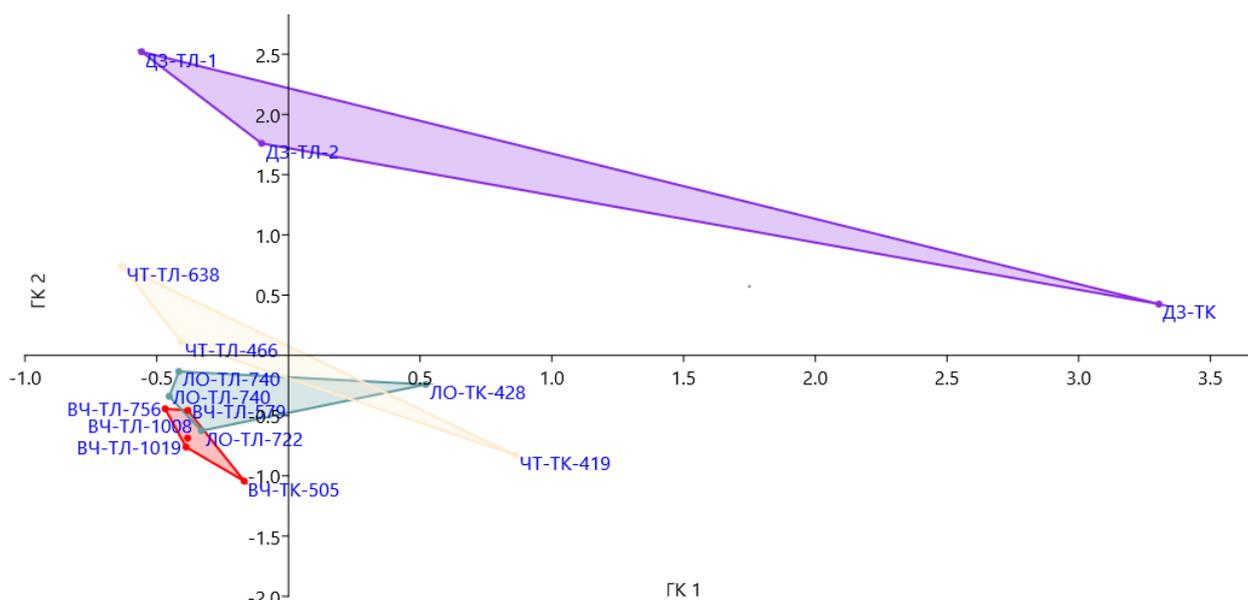


Рис. 20. МГК-анализ населения орибатид исследованных тундр, объединенных в группы по регионам.

В положительной части Главной Компоненты 1 (ГК 1) расположены кустарничковые тундры Дальних Зеленцов, Чунатундр и Ловозерских тундр.

В первой четверти координатной плоскости находится лишь кустарничковая тундра Дальних Зеленцов.

Наибольшее влияние на Первую Главную Компоненту имеет изменение плотности населения вида *Oppiella neerlandica* — коэффициент 0,71. Т.е. изменение в численности этого вида при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым оказывает существенный вклад в разделение двух типов тундры. Действительно, *O. neerlandica* всегда входит в состав видов-доминантов в кустарничковых тундрах. В кустарничковых тундрах Дальних Зеленцов его обилие достигало наибольшего значения среди всех

исследованных тундровых биотопов — 27720 экз./м² (30%). В горных тундрах кустарничковых его плотность населения и относительное обилие были существенно ниже: тундра кустарничковые горы Вудъяврчорр — 1360 экз./м² (6%), тундра кустарничковая Ловозерского горного массива — 7600 экз./м² (9%), тундра кустарничковая горного массива Чунатундры — 5920 экз./м² (11%). В лишайниковых тундрах, за исключением биотопа ДЗ-ТЛ-2 (равнинная лишайниковая тундра на склоне холма), *O. neerlandica* всегда имеет низкое относительное обилие — менее одного процента.

Второй вид, оказывающий влияние на Первую Главную Компоненту — *Oppiella unicarinata* — коэффициент 0,52. Данный вид отмечен только в кустарничковых тундрах, в двух из них — Дальних Зеленцов и Чунатундр — он входит в число видов-доминантов с высоким уровнем доминирования — 21% и 16%, соответственно.

Во Вторую Главную Компоненту (ГК 2) наибольший вклад вносит вид *Ceratozetes thienemanni* — коэффициент 0,51. Данный вид достигал наибольшего относительного обилия в лишайниковых тундрах Дальних Зеленцов — ДЗ-ТЛ-1 и ДЗ-ТЛ-2 — 13800 экз./м² и 6200 экз./м², соответственно, входил в доминантный комплекс с большими долями — 22% и 12%. Изменение в плотности населения данного вида вносит существенный вклад в отличие равнинных лишайниковых тундр от других изученных биотопов.

Более четкую картину дает применение МГК анализа не к численностям обнаруженных видов орибатил, а к долям видов. В этом случае все кустарничковые тундры группируются в правой части координатной плоскости (рис. 21). Наибольший вклад в ГК 1 также вносит изменение в численности вида *O. neerlandica* — 0,4. Увеличение численности данного вида при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым, как в горах, так и в равнинных тундрах Кольского полуострова имеет, по всей видимости, индикаторное значение. Данная закономерность требует дальнейшего изучения с целью подтверждения или опровержения ее в тундровых

сообществах других горных систем и равнинных регионах. Уменьшение численности вида *T. velatus* также вносит высокий вклад в ГК1 при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым — -0,43.

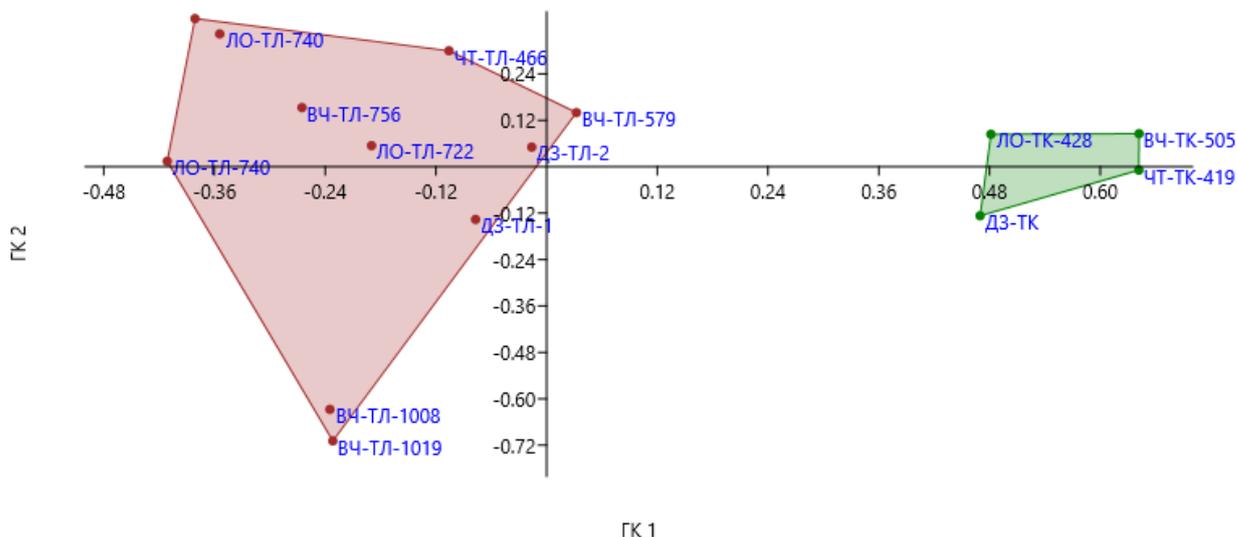


Рис. 21. МГК-анализ населения орибатид исследованных тундр (объединенных в группы по типам тундр) по относительному обилию видов орибатид.

Полученные с помощью анализа МГК результаты подтверждаются результатом теста SIMPER, выполненным для всех 150 проб (тест ANOSIM подтверждает значимость разделения на группы лишайниковые тундры — кустарничковые тундры). Наибольший вклад в разделение групп оказывает вид *O. neerlandica*.

На вторую главную компоненту в данном случае оказывает наибольшее влияние изменение в численности видов *Eobrachychthonius latior* (-0,53) и *Carabodes labyrinthicus* (0,48). Вид *E. latior* в данных биотопах достигал максимальной относительной плотности населения в лишайниковых тундрах плато горы Вудъяврчорр (участки ВЧ-ТЛ-1019 и ВЧ-ТЛ-1008) — 29% и 23%. В данных биотопах вид *C. labyrinthicus* отсутствовал. В других тундрах лишайниковых, за исключением одного биотопа — ЛО-ТЛ-721, этот вид входил в доминантный комплекс.

Применение метода многомерного шкалирования для визуализации положения исследованных проб в пространстве измеряемых нами признаков — видов и их плотностей населения — дает нам следующую картину. При использовании меры сходства *Жаккара* для построения матрицы сходства между точками (пробами) выделяются следующие облака точек: отдельную группу составляют равнинные тундры Дальних Зеленцов. Также выделяется группы облаков проб, принадлежащих горным кустарничковым тундрам, и группы облаков проб, отобранных в лишайниковых тундрах на плато горы Вудъяврчорр (рис. 22).

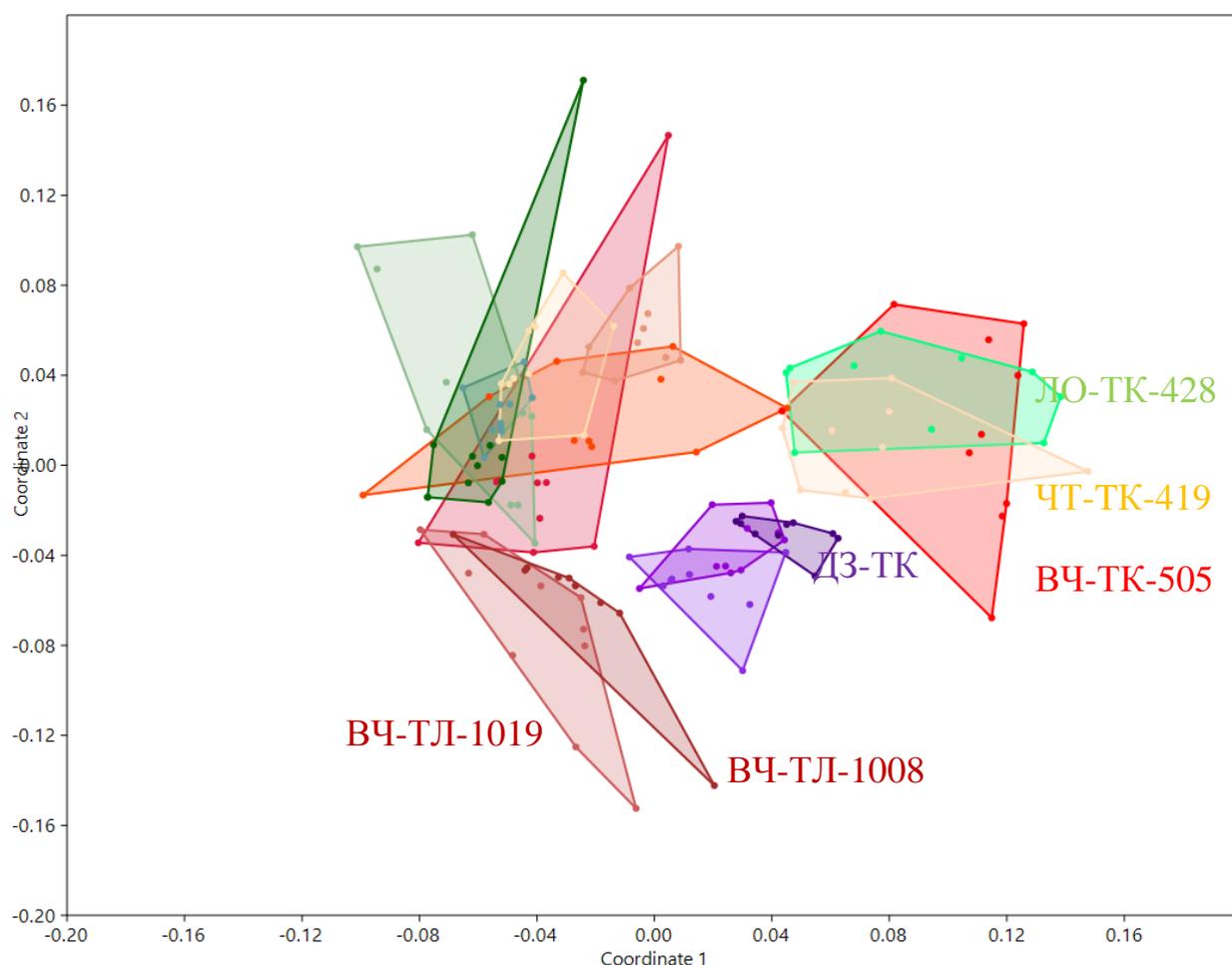


Рис. 22. Многомерное шкалирование матрицы сходства на основе меры Жаккара фаун орибатид исследованных проб.

Таким образом, можно заключить, что, с точки зрения *фауны*, выделяются четыре самостоятельных группы биотопов: *равнинные тундры*

Дальних Зеленцов, лишайниковые тундры плато горы Вудъяврчорр, горные кустарничковые тундры, горные лишайниковые тундры.

Скопления точек формируются по-другому при анализе матрицы, рассчитанной на основе меры сходства Брея-Кёртиса (меры, учитывающей численности видов в биотопе, а не только их присутствие или отсутствие). При использовании этой меры формируется группа компактно расположенных облаков точек, включающих пробы из всех кустарничковых тундр, и группа облаков точек, включающая облака проб из всех лишайниковых тундр (рис. 23).

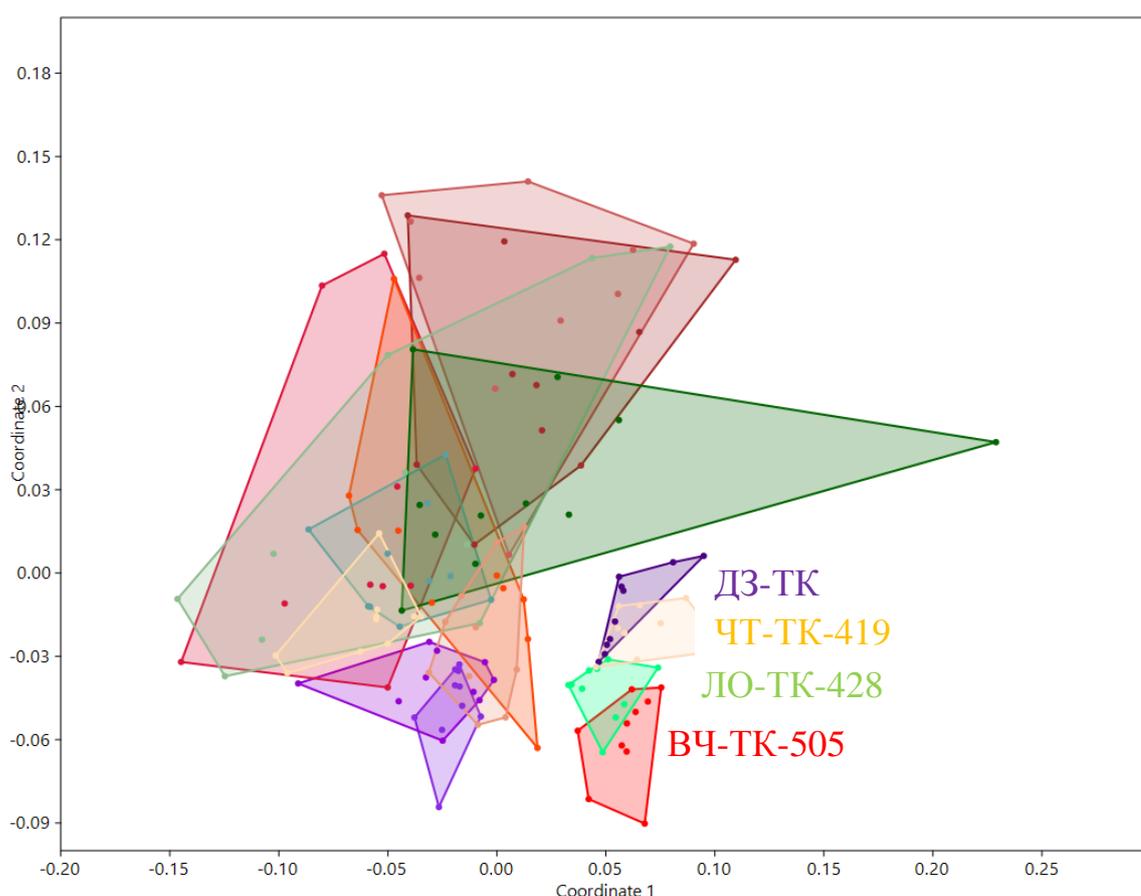


Рис. 23. Многомерное шкалирование матрицы сходства на основе меры Брея-Кёртиса населения орибатид исследованных проб.

5.6. Влияние факторов среды на население орибатид

С помощью теста ANOSIM произведена проверка значимости разделения на группы, выделенные на основе полевой информации. Разбиение на группы производилось в соответствии с критериями высотного

местоположения биотопа (равнинный/горный) и по типу тундр (лишайниковая/кустарничковая). При помощи теста Two-way PERMANOVA выделен ведущий из этих двух факторов.

Результаты теста ANOSIM демонстрируют значимые различия ($p=0,0001$) между всеми группами сбалансированных способов группировки данных (Таблица 9) как при использовании меры сходства Жаккара, так и при использовании меры Брея-Кёртиса.

Установлено, что наибольшее влияние на *население* орибатид (мера сходства Брея-Кертиса) оказывает тип тундры: принадлежность к лишайниковой или кустарничковой тундре (Таблица 22). Принадлежность тундры к равнинным или горным территориям — следующий по силе влияния фактор. Данный результат получен для всех способов сбалансированной группировки данных.

В двух случаях из трех теста Two-way PERMANOVA на основе меры сходства Жаккара также наиболее сильным оказывалось влияние типа тундры (пары Дальние Зеленцы — Ловозерские тундры, Дальние Зеленцы — Чунатундра). В одном случае более выраженным было влияние принадлежности биотопа к равнинным или горным (Дальние Зеленцы — Вудъяврчорр) (Таблица 23).

Таким образом, подтверждая визуальный анализ диаграмм многомерного шкалирования (рис. 23, рис. 24), фауна орибатид (мера сходства Жаккара) существенным образом зависит от принадлежности тундры к равнинной или горной (Таблица 23). На население орибатид в большей степени оказывает влияние принадлежность исследуемой тундры к лишайниковой или кустарничковой (Таблица 22).

Таблица 22. Результаты теста Two-way PERMANOVA, выполненного для сбалансированных способов группировки проб изученных биотопов (мера сходства Брея-Кёртиса).

Дальние Зеленцы — Вудъяврчорр					
Способ группировки	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	2,3997	1	2,3997	13,926	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	2,7087	1	2,7087	15,719	0,0001
Interaction	1,7324	1	1,7324	10,054	0,0001
Residual	6,2033	36	0,17231		
Total	13,044	39			
Дальние Зеленцы — Ловозерские тундры					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	1,6948	1	1,6948	11,473	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	3,0166	1	3,0166	20,42	0,0001
Interaction	1,8294	1	1,8294	12,384	0,0001
Residual	5,3182	36	0,14773		
Total	11,859	39			
Дальние Зеленцы — Чунатундра					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	1,4234	1	1,4234	8,9336	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	3,9531	1	3,9531	24,81	0,0001
Interaction	1,3581	1	1,3581	8,5237	0,0001
Residual	5,736	36	0,15933		
Total	12,471	39			

Таблица 23. Результаты теста Two-way PERMANOVA, выполненного для сбалансированных способов группировки проб изученных биотопов (мера сходства Жаккара).

Дальние Зеленцы — Вудъяврчорр					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	2,2987	1	2,2987	12,928	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	1,8942	1	1,8942	10,653	0,0001
Interaction	1,1722	1	1,1722	6,5927	0,0001
Residual	6,4011	36	0,17781		
Total	11,766	39			

Дальние Зеленцы — Ловозерские тундры					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	2,4867	1	2,4867	18,507	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	2,5654	1	2,5654	19,092	0,0001
Interaction	1,8502	1	1,8502	13,77	0,0001
Residual	4,8373	36	0,13437		
Total	11,74	39			
Дальние Зеленцы — Чунатундра					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p
Равнинные/ Горные	1,9128	1	1,9128	11,92	0,0001
Лишайниковые / Кустарничковые	2,5202	1	2,5202	15,706	0,0001
Interaction	1,4653	1	1,4653	9,1317	0,0001
Residual	5,7766	36	0,16046		
Total	11,675	39			

Возможные факторы, оказывающие влияние на орибатид двух типов тундры. В данной работе не рассматривались отдельные факторы, влияние которых могло привести к разделению и формированию особых групп видов орибатид, более приуроченных к лишайниковым тундрам или кустарничковым.

Отдельные факторы среды оказывают влияние на орибатид в масштабах, соизмеримых с размерами этих организмов, в отличие от способов измерения этих факторов человеком (рН, температура, влажность и т.д.). Велик вклад в биоразнообразие орибатид микроместообитаний, условия которых могут существенно отличаться от измеренных нами средних значений факторов на образец, огромный, по сравнению с изучаемыми животными [Prinzing, Woas, 2003; Wehner et al., 2016]. Помимо этого, разные виды орибатид обладают разной двигательной и пищевой активностью. Согласно современным данным, показано, что несмотря на слабую связь с отдельными факторами среды, орибатиды демонстрируют связь большой силы с изучаемым биотопом в целом [Maraun, Scheu, 2000].

Интегральное воздействие климатических факторов, в значительной степени модифицированных различным по масштабу рельефом, выражается

через тип биотопа: лишайниковые тундры развиваются в ахионных условиях, кустарничковые тундры в мезохионных и хионных условиях. Таким образом, результаты, полученные с помощью данного теста, сходны с результатами исследования орибатид лесных сообществ [Beck et al., 2001]. Именно климатические условия (влияющие на развитие того или иного типа тундр) в наибольшей степени влияют на население орибатид.

5.7. Анализ комплекса морфо-экологических типов

В изученных тундрах обнаружены представители 9 морфо-экологических типов (МЭТ) орибатид: галюмноидный, карабодоидный, дамеоидный, оппиоидный, нотроидный, тектоцефоидный, палеакароидный, гипохтоноидный, орибатулоидный (Таблица 24).

Наиболее ярким изменением в соотношении по плотности населения представителей морфо-экологических типов является изменение в соотношении численности представителей оппиоидного и тектоцефоидного морфо-экологических типов при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым (рис. 24).

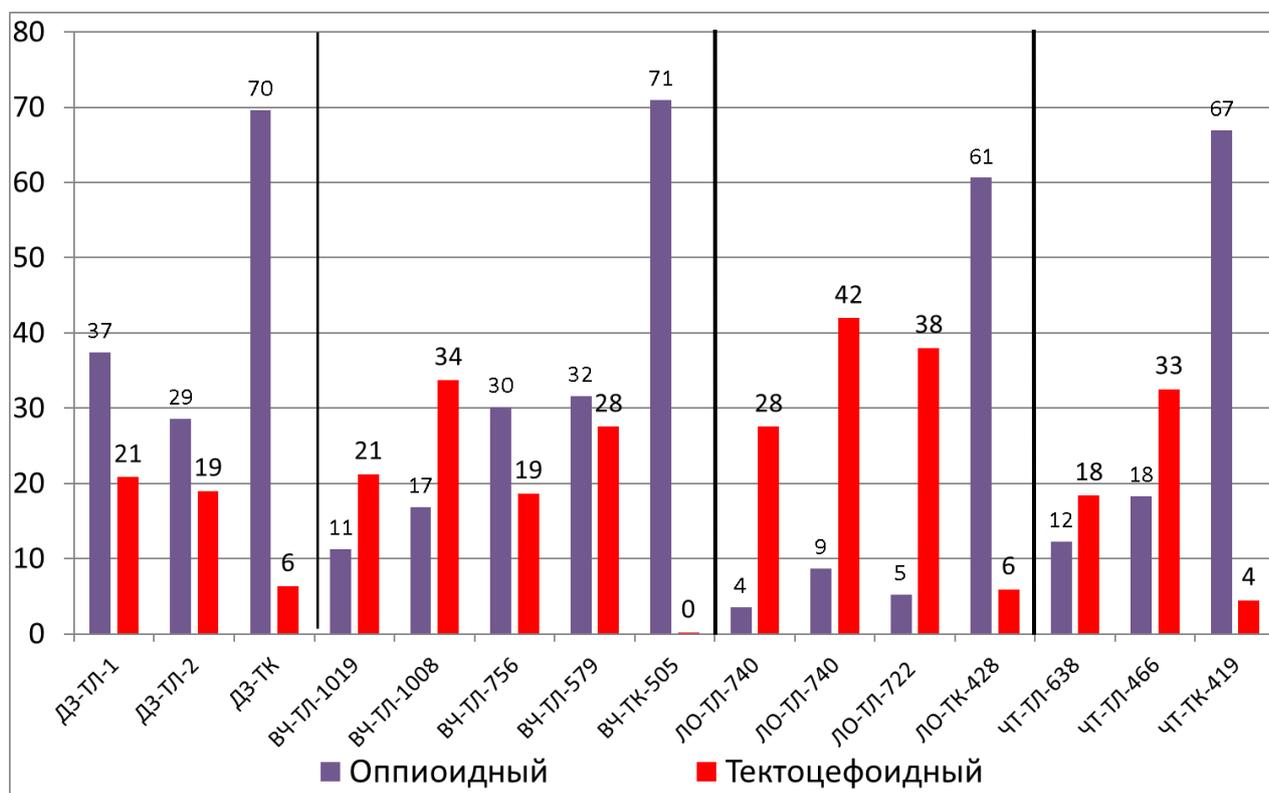


Рис. 24. Изменения в процентном соотношении панцирных клещей оппиоидного и тектоцефоидного морфо-экологических типов при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым.

Вид *T. velatus*, являющийся единственным представителем тектоцефоидного МЭТ, достигал значительной плотности населения в

лишайниковых тундрах, составляя от 18% до 42% численности населения орибатид. В кустарничковых тундрах его плотность населения существенно падала, составляя от 0% до 6%.

Орибатиды, относящиеся к оппидному МЭТ, напротив, имели хотя и высокую, но наименьшую плотность населения в лишайниковых тундрах (4%-37%), достигали максимальной в кустарничковых тундрах (61%-71%).

Описанные выше различия статистически значимы по U критерию Манна-Уитни ($p=0,005$) и критерию Колмогорова-Смирнова ($p<0.01$). Вероятно, данная закономерность имеет индикаторное значение.

В наиболее полноценном в высотном отношении из исследованных высотном профиле горы Вудъяврчорр отмечено убывание доли в плотности населения представителей галюмноидного МЭТ с уменьшением высоты (с 8,9% в лишайниковой тундре на платообразной вершине горы до 0,5% в тундре кустарничковой). Сходное изменение в плотности населения демонстрируют представители дамеоидного морфо-экологического типа (уменьшение относительного обилия с 6,2% до 0,8%). Представители этих МЭТ — крупные поверхностно обитающие орибатиды — важная часть таксоцена орибатид наиболее суровых арктических тундр и полярных пустынь Арктики. Данная закономерность, по всей видимости, отражает увеличение суровости условий среды в наиболее высоких обследованных местообитаниях, по сравнению с другими биотопами.

В исследованных болотах горно-тундрового пояса гор обнаружено 10 МЭТ. В литературе не встречены данные относительно принадлежности к тем или иным морфо-экологическим типам клещей родов *Malacnothrus*, *Trimalacnothrus*, *Micronothrus*. Исходя из имеющихся описаний и морфологии представителей родов, они были отнесены к нотроидному морфо-экологическому типу (хотя их экологические особенности отличаются от представителей родов *Nothrus*, *Heminothrus*, *Camisia*, предпочитающих умеренные условия увлажнения, по сравнению с представителями выше указанных родов).

Пушицевое болото Чунатундр отличается наиболее представительный набор МЭТ (Таблица 25), характерный для болотных биотопов. Наибольшей численности достигают представители нотроидного МЭТ (54,9% численности) и лимнозетидного (29,4% численности). Нотроидный МЭТ на 44,4% численности представлен родами *Malacoethrus*, *Trimalacoethrus* и *Micronothrus*.

Таблица 24. Относительное обилие МЭТ орибитид в исследованных автоморфных тундровых биотопах, %.

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419
Галюмноидный	3,4	5,0	1,6	8,9	8,6	5,7	2,4	0,5	1,0	6,5	0,0	1,5	3,6	0,0	0,9
Карабодоидный	9,1	24,2	4,1	0,0	0,0	28,0	18,2	16,5	26,2	18,8	0,0	7,2	41,3	6,0	8,8
Дамеоидный	0,3	0,1	0,4	6,2	3,1	2,4	2,6	0,8	1,7	0,5	0,0	3,1	2,8	0,7	0,7
Оппиоидный	37,4	28,6	69,6	11,3	16,9	30,1	31,6	71,0	3,5	8,7	5,2	60,6	12,2	18,3	66,9
Нотроидный	2,7	8,0	3,6	19,5	6,7	9,8	6,6	1,5	3,7	10,1	10,5	3,2	2,9	4,0	2,7
Тектоцефоидный	20,8	19,0	6,3	21,2	33,7	18,7	27,5	0,2	27,5	42,0	38,0	5,9	18,4	32,5	4,5
Палеакароидный	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0
Гипохтоноидный	1,0	0,2	4,6	32,5	26,3	0,7	2,9	2,8	2,2	11,7	1,9	5,1	17,5	31,4	6,2
Орибатулоидный	25,3	14,9	9,9	0,3	4,7	4,5	6,3	6,8	34,1	1,6	44,4	12,9	1,3	7,0	9,3

Таблица 25. Относительное обилие МЭТ орибитид в исследованных болотных местообитаниях, %.

	ЛО-БОЛ-702	ЧТ-БОЛ-417
Галюмноидный	3,2	6,4
Карабодоидный	0,0	0,9
Дамеоидный	0,6	0,0
Оппиоидный	6,5	1,3
Нотроидный	32,3	54,9
Тектоцефоидный	10,3	0,4
Гипохтоноидный	7,1	5,4
Орибатулоидный	40,0	1,1
Гидрозетидный	0,0	0,2
Лимнозетидный	0,0	29,4

5.8. Разнообразие таксоцена орибатид изученных регионов

Существует несколько подходов к оценке биологического разнообразия [Мэгарран, 1992; Krebs, 1989; Magurran, 2004]. Наиболее часто обсуждают альфа-разнообразие (α -разнообразие), бета-разнообразие (β -разнообразие). По сути, α -разнообразие — это разнообразие внутри одного местообитания или изучаемого сообщества, β -разнообразие — разнообразие между изучаемыми местообитаниями [Лебедева, Дроздов, Криволицкий, 1999; Лебедева, Дроздов, Криволицкий, 2004].

Альфа-разнообразие оценивают по нескольким параметрам — это число видов в изучаемом биотопе, численность встреченных особей (плотность населения) и выравненность видов по численности. Обычно данные оценки выражают в виде индексов α -разнообразия, рассчитанных на основе первичной информации — фаунистических списков и информации о численности видов. Индексы, отображающие α -разнообразие, подразделяют на индексы видового богатства (индекс Маргалефа, Мехеника, индекс Q) и индексы, основанные на относительном обилии видов (индекс Шеннона, индекс Бриллюэна). Также используют индексы, основанные на информации о наиболее многочисленном виде — индексы доминирования (индекс Симпсона, индекс Бергера-Паркера, мера разнообразия Макинтоша).

Бета-разнообразие характеризует различие внутри изучаемой группы местообитаний с точки зрения видового состава и численности видов. Измеряться оно может и при изучении изменения видового состава вдоль градиента условий среды. В самом простом случае, чем меньше в изучаемых биотопах общих видов, тем выше уровень β -разнообразия в данном регионе.

Альфа-разнообразие

Разные меры α -разнообразия по-разному отображают его состояние. Существуют индексы, придающие основной вес наиболее многочисленным видам (Индекс Симпсона), индексы, имеющие обратное свойство (Индекс Шеннона), относительно равно учитывающие как одни, так и другие.

Помимо этого существуют индексы, расчет которых производится исходя из числа видов. Во многом выбор тех или иных индексов разнообразия зависит от исследования и от намерений исследователя. Многие индексы учитывают такой важный параметр как выравненность таксонов по численности.

Среди всех биотопов наибольшими значениями индекса Шеннона характеризуется тундра кустарничковая Ловозерского горного массива — $H=3,28$ (Таблица, 26). В данном биотопе отмечены максимальные значения плотности населения, наибольшее число видов, хорошая выравненность таксонов по численности.

Индекс Шеннона демонстрирует наиболее высокие значения в биотопах Дальних Зеленцов в тундре лишайниковой на склоне холма (ДЗ-ТЛ-2) благодаря хорошей выравненности видов по численности и наименьшим значениям выравненности в тундре кустарничковой. Индекс Симпсона также достигает наибольшего значения в этом регионе в биотопе ДЗ-ТЛ-2, хотя данный индекс весьма чувствителен к присутствию обильных видов, а индекс Бергера-Паркера достигает наибольших значений в данном регионе в тундре кустарничковой ДЗ-ТК.

В изученных тундровых биотопах горы Вудъяврчорр наибольшие значения индекса Шеннона также наблюдаются в тундре лишайниковой (ВЧ-ТЛ-579) благодаря лучшей выравненности таксонов по численности. Хотя индекс Бергера-Паркера здесь выше, чем в исследованной кустарничковой тундре данного региона, количество видов в биотопе на 2 меньше, а плотность населения ниже, число видов доминантов составляет лишь 4, в то время как в кустарничковой тундре 7 таких видов.

В других горных регионах наибольшего значения индекс Шеннона достигал в кустарничковых тундрах. В этих биотопах также наблюдались наименьшие значения индекса Бергера-Паркера (Таблица 26).

Во всех изученных тундровых биотопах отмечены достаточно низкие значения индекса Шеннона, сопоставимые с литературными данными: в равнинных тундрах Южного Ямала индекс Шеннона для таксоцена орибатид

равен 4,57 (индекс Бергера-Паркера 0,19), в горных тундрах Западного Саяна 4,75 (индекс Бергера-Паркера 0,09). В горных тундрах плато Путорана [Тихонов, 2003] значение индекса Шеннона — 3,41 — приближается к значению в тундре кустарничковой Ловозерского горного массива — 3,28.

Индекс разнообразия Маргалефа, в наибольшей степени зависящий от числа выявленных видов, во всех изученных регионах был выше в тундрах кустарничковых, где отмечено наибольшее число видов среди всех изученных биотопов в соответствующих регионах.

В Ловозерских тундрах в болотном биотопе индекс Шеннона достигал 2,36, превосходя величиной показатели данного индекса в лишайниковых тундрах данного района и уступая показателям его в лишайниковых тундрах кустарничковой (Таблица 26). Число видов в данном биотопе не уступало числу видов ни одного из исследованных биотопов лишайниковых тундр района исследований.

В пределах горного массива Чунатундры индекс разнообразия Шеннона достигал наименьшего значения в болотах среди других биотопов в регионе — 2,07. Число видов в данном биотопе было наименьшим среди других исследованных в районе.

Таблица 26. Меры биоразнообразия в изученных биотопах

Индекс	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК	ВЧ-ТЛ-1019	ВЧ-ТЛ-1008	ВЧ-ТЛ-756	ВЧ-ТЛ-579	ВЧ-ТК-505	ЛО-ТЛ-740-I	ЛО-ТЛ-740-II	ЛО-ТЛ-721	ЛО-ТК-428	ЛО-БОЛ-702	ЧТ-ТЛ-638	ЧТ-ТЛ-466	ЧТ-ТК-419	ЧТ-БОЛ-417
Симпсона_1-D	0,85	0,87	0,83	0,84	0,81	0,83	0,88	0,90	0,75	0,77	0,67	0,95	0,85	0,78	0,82	0,90	0,80
Шеннона_H	2,27	2,41	2,20	2,17	2,03	2,21	2,65	2,63	1,67	1,98	1,36	3,28	2,36	2,20	2,13	2,70	2,07
Мера выравненности Бузаса-Гибсона	0,32	0,37	0,25	0,46	0,54	0,41	0,51	0,46	0,29	0,35	0,32	0,47	0,50	0,25	0,34	0,39	0,38
Маргалефа	2,63	2,66	3,06	1,92	1,41	2,16	2,80	2,87	1,69	2,11	1,15	4,87	2,29	3,32	2,27	3,38	2,03
Бергера-Паркера	0,22	0,22	0,30	0,29	0,34	0,28	0,28	0,21	0,32	0,42	0,42	0,09	0,32	0,41	0,33	0,18	0,34
Число видов	30	30	36	19	14	22	28	30	18	21	12	56	21	36	25	38	21

Бета-разнообразие

Наиболее подходящие для данного исследования те меры β -разнообразия, расчет которых производится с учетом числа биотопов, так как в нашем случае оно было разным как для равнинных тундр, так и для горных: Дальние Зеленцы — 3, Вудъяврчорр — 5, Ловозерские тундры — 5 (4 горно-тундровых и 1 болото), Чунатундры — 4 (3 горно-тундровых и 1 болото).

Наименее подходящие для оценки β -разнообразия в нашем случае те индексы, которые учитывают прирост и потерю числа видов от биотопа к биотопу или по градиенту, поскольку горные тундры сильно различаются по числу и набору видов по причине и большего количества исследованных биотопов.

Промежуточное положение занимает индекс Моурелле (bM), в котором числитель представляет собой сумму найденных и потерянных видов при движении по градиенту, а в знаменателе присутствует множитель $(N-1)$, нормирующий индекс по числу биотопов:

$$bM = \frac{g(H) + l(H)}{2\bar{a}(N - 1)}$$

где $g(H)$ — полное приращение числа видов по градиенту, $l(H)$ — полная потеря видов по градиенту, \bar{a} — среднее число видов, N — число биотопов

Данная мера β -разнообразия констатирует больший его уровень в горно-тундровых биотопах, чем в равнинных тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы (Таблица 27).

Таблица 27. Бета-разнообразие орибатид изучаемых регионов.

Индекс	ДЗ	ВЧ	ЛО	ЛО, без болот	ЧТ	ЧТ, без болот
<i>Моурелле, bM</i>	<i>0,27</i>	<i>0,38</i>	<i>0,67</i>	<i>0,54</i>	<i>0,59</i>	<i>0,45</i>

Это связано с тем, что в исследованных горных тундрах от одного биотопа к другому с высотой существенно изменяется видовой состав, что и отражается как повышенный уровень β -разнообразия. Для пяти горно-тундровых биотопов горы Вудъяврчорр обнаружено только 4 вида, которые встречены в каждом (это виды *Tectocepheus velatus*, *Mycobates tridactylus*, *Suctobelbella acutidens*, *Suctobelba trigona*). В Ловозерских тундрах отмечено 4 общих вида для всех изученных биотопов: *Nothrus borussicus*, *Tectocepheus velatus*, *Suctobelbella acutidens*, *Hemileius initialis*. В случае исключения из рассмотрения болота в данном регионе в изученных тундровых биотопах обитает 5 общих видов — добавляется *Liochthonius lapponicus*. В изученных биотопах горной системы Чунатундры найдены только 3 общих вида орибатид: *Sellnickochthonius immaculatus*, *Tectocepheus velatus*, *Oppiella nova*. При исключении из рассмотрения изученного болота число общих видов составляет 11.

В изученных равнинных тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы обнаружено 14 видов орибатид, встреченных во всех биотопах: *Eobrachychthonius latior*, *Liochthonius neglectus*, *Phthiracarus clavatus*, *Phthiracarus opacus*, *Neonothrus humicolus*, *Hermannia reticulata*, *Carabodes labyrinthicus*, *Tectocepheus velatus*, *Dissorhina ornata*, *Oppiella acuminata*, *Oppiella nova*, *Suctobelba trigona*, *Suctobelbella acutidens*, *Suctobelbella sarekensis*, *Ceratozetes thienemanni*, *Oribatula tibialis*.

Повышенный уровень β -разнообразия также объясняется и большим количеством биотопов, исследованных в горных системах Кольского полуострова (хотя в Чунатундре и Дальних Зеленцах исследовано равное число биотопов — 3, индекс Моурелле в Чунатундре выше в 1,6 раза). Свой вклад вносит и большее число видов, обнаруженных в горно-тундровых биотопах (рис. 12).

Заключение

В ходе проведенного исследования существенно расширены фаунистические списки орибатид как равнинных тундр Кольского полуострова, так и горных. Наше исследование показало, что равнинные и горные тундры Кольского полуострова имеют сходные по объему фауны панцирных клещей. Их можно считать в значительной степени выявленными, поскольку объёмы фаун сравнимых регионов — Фенноскандии (145 видов орибатид) и Канадской Низкой Арктики (151 вид орибатид) сопоставимы с ними. В тундрах Кольского полуострова в общей сложности обитает 206 видов орибатид, принадлежащих к 85 родам и 45 семействам, что составляет 70% фауны орибатид полуострова в целом. Вклад сравнительно небольшой по площади тундровой части Кольского полуострова в его биоразнообразии, таким образом, значителен.

Предпринятая попытка изучить население орибатид в тундрах Кольского полуострова показала, что эта группа имеет здесь высокие численности, превышающие в равнинных тундрах даже численность коллембол. Это выделяет кольские тундры из ряда собственно арктических сообществ, внося вклад в дискуссию об их биогеографическом статусе. Данные о численности панцирных клещей также позволили обнаружить устойчивые различия между комплексами лишайниковых и кустарничковых тундр, показав ведущее влияние биотического фактора на распределение орибатид в масштабе полуострова — закономерность, не обнаруживаемая одним лишь фаунистическим исследованием. Это еще раз подтверждает необходимость исследовать население почвенных беспозвоночных, а не только их фауну, для получения достоверных сведений о динамике биоразнообразия, мониторинга естественных и антропогенных изменений окружающей среды, для определения статуса охраняемых территорий, и обеспечивает отправную точку для будущих исследований.

Выводы

1). В результате проведенных исследований в тундровых биотопах Кольского полуострова обнаружено 127 видов орибатид, принадлежащих к 54 родам и 30 семействам. В равнинных тундрах обнаружено 46 видов орибатид, в горных тундрах обнаружено 116 видов орибатид. Впервые исследованы массивы Ловозерские тундры и Чунатундры, где обнаружен 71 вид орибатид из 38 родов и 24 семейств и 71 вид орибатид из 37 родов и 24 семейств, соответственно. С учетом литературных данных фауна панцирных клещей равнинных тундр Кольского полуострова включает в себя 140 видов орибатид, принадлежащих к 73 родам и 39 семействам; фауна горных тундр насчитывает 127 видов, 56 родов и 32 семейства;

2). Впервые для Кольского полуострова обнаружено 34 вида, 2 рода, 1 семейство орибатид. Найден новый для науки вид рода *Parabelbella*;

3). Структура фаун орибатид равнинных и горных тундр различна: наиболее богаты видами надсемейства орибатид равнинной тундры — *Oppioidea* (15,7%), *Ceratozetoidea* (15%), *Brachychthonioidea* (10%); наиболее насыщенные видами семейства орибатид горной тундры — *Oppioidea* (23,6%), *Brachychthonioidea* (18,1%), *Ceratozetoidea* (7,9%).

Фауны орибатид равнинных и горных тундр имеют близкое число видов — 140 и 127, при весьма низком уровне сходства: число видов орибатид, отмеченных как в горных, так и в равнинных тундрах, — 61: 44% видов для равнинных тундр, 48% для горных тундр, мера сходства Жаккара $I_J = 29,6\%$;

4). Плотность населения орибатид лишайниковых тундр значительно уступает плотности населения орибатид в кустарничковых тундрах.

Максимальные значения плотности отмечены в кустарничковой тундре окрестностей поселка Дальние Зеленцы — 92800 ± 12116 экз./м².

В горных тундрах максимальные значения плотности отмечены в кустарничковой тундре Ловозерского горного массива — 81160 ± 7695 экз./м². Минимальные значения плотности населения отмечены в мохово-травяном

болоте в пределах Ловозерского горного массива 6200 ± 3178 экз./м², в автоморфных биотопах лишайниковых тундр плотность населения орибатид была минимальной в биотопах плато горы Вудъяврчорр — ВЧ-ТЛ-1008 10200 ± 2100 экз./м²;

5). Фауна орибатид равнинных тундр обладает как признаками бореальных фаун, так и типично тундровых фаун орибатид. К признакам бореальной фауны относятся сравнительно низкая доля надсемейства Ceratozetoidea, большое число видов семейства Carabodidae (5 видов) и надкогорты Mixonomata (10 видов).

К признакам тундровых сообществ относится достаточно высокая доля надсемейств Oppioidea и Brachychthonioidea в равнинных тундрах;

6). Совокупность нескольких признаков: высокая плотность населения в кустарничковых тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы, богатство фауны, выраженность в исследуемых фаунах некоторых бореальных черт, являются аргументами в пользу признания равнинных тундр Кольского полуострова "экстразональным сообществом", формирующимся в термических условиях, для которых характерно развитие лесной растительности;

7). Фактором, оказывающим наибольшее влияние на своеобразие комплекса орибатид тундр изучаемого региона, является характер биотопа — принадлежность тундр к кустарничковым или лишайниковым;

8). Наиболее разнообразными по составу орибатид являются Чунатундры и Ловозерские тундры. Наибольших значений индексы β -разнообразия достигают в Ловозерских тундрах (индекс Моурелле $bM = 0,67$);

9). Ядро сводной фауны (полученной из оригинальных списков и литературных источников) орибатид тундр Кольского полуострова, фауны равнинных и горных тундр составляют широко распространенные виды с голарктическими ареалами.

Обнаружено два вида, ареалы которых характеризуются как арктические, аркто-монтанные или аркто-бореальные, — *Svalbardia paludicola* (Thor, 1930) и *Diapterobates notatus* (Thorell, 1872). Оба вида обнаружены в равнинных тундрах;

10). Показана статистически значимая закономерность в изменении относительного обилия тектоцефоидного и оппиоидного морфо-экологических типов орибатид при переходе от кустарничковых тундр к лишайниковым: относительное обилие представителей тектоцефоидного морфо-экологического типа существенно уменьшалось при переходе от лишайниковых тундр к кустарничковым, а представителей оппиоидного морфо-экологического типа, напротив, увеличивалось.

Список литературы

1. Агаркова Т.В. и др. Кольская энциклопедия. Том 1. / Главный редактор Киселев А.А. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 600 с.
2. Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 189 с.
3. Ананьева С.И., Криволицкий Д.А., Чернов Ю.И. Панцирные клещи (Oribatei) подзоны типичных тундр западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Выпуск 2. Л.: , 1973. С. 148–151.
4. Ананьева С.И., Криволицкий Д.А., Чернов Ю.И. Панцирные клещи (Oribatei) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 144–147.
5. Андреяшкина Н.И. Продуктивность основных типов горно-тундровых и близких к ним сообществ // Экология. 1988. № 5. С. 43–50.
6. Андрукович П.Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. М.: Изд-во Московского Университета, 1973. 124 с.
7. Бабенко А.Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 4. С. 411–427.
8. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
9. Баяртогтох Б. Панцирные клещи Монголии (Acari: Oribatida). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 372 с.
10. Баяртогтох Б. Фауна и экология панцирных клещей Монголии (Acari: Oribatida). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2011. 181 с.
11. Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27. № 1. С. 5–21.
12. Боч М.С. Болота тундровой зоны Сибири (принципы типологии) // Типы болот СССР и принципы их классификации/Под ред. Т.Г. Абрамовой, М.С. Боч, Е.А. Галкиной. Л.: Наука. 1974. С. 146–154.
13. Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве. — М.: Геос, 2005. 213 с.
14. Бызова Ю.Б. и др. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986.
15. Владыченский А.С. Особенности горного почвообразования. М.: Наука, 1998.
16. Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н. Горы. М.: Мысль, 1987. 399 с.
17. Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. Т. 4. С. 48–77.

18. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965.
19. Гиляров М.С. Условия обитания беспозвоночных животных разных размерных групп в почве // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975а. С. 78–90.
20. Гиляров М.С. Определитель обитающих в почве клещей Sarcoptiformes. М.: Наука, 1975b. 491 с.
21. Гиляров М.С. Почему так много видов и так много особей может сосуществовать в почве // Почвенная фауна Северной Европы / под ред. Д.А. Криволицкого. М.: , 1987. Вып. Наука. С. 7–18.
22. Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск: , 1966.
23. Гришина Л.Г., Бабенко А.Б., Чернов Ю.И. Панцирные клещи (Sarcoptiformes, Oribatei) западного побережья Таймыра // Вестник зоологии. 1998. Т. 32. № 1–2. С. 116—118.
24. Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. 464 с.
25. Друк А.Я., Вилкамаа П. Микроартроподы верховых болот севера европейской части СССР // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. 1988. С. 190–198.
26. Захваткин А.А. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata // Паразитологический сборник. Зоол. инст. Акад. наук СССР. 1952. Т. 14. С. 5–46.
27. Зенкова И.В. и др. Почвообитающие панцирные клещи (Acariformes: Oribatida) таежной и тундровой зон Мурманской области // Тр. Карельского научного центра РАН. Сер.биогеография. 2011. № 1. С. 54–67.
28. Зенкова И.В., Мелехина Е.Н. Панцирные клещи (Acari:Oribatida) Хибинского горного массива // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер-лы V Всерос. научн. конф. с междунар. участием, в 3 ч. (Апатиты, 24-27 июня 2014). Апатиты: Кольский НЦ РАН, 2014. С. 135–140.
29. Зенкова И.В., Пожарская В.В., Похилько А.А. Материалы к почвенной фауне Хибинского горного массива на примере горы Вудъяврчорр // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2009. Т. 12. № 3. С. 516 – 524.
30. Калякин В.Н., Криволицкий Д.А., Замесова Е.Ю. О состоянии изученности наземных экосистем Новой Земли // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. 1998. № 6. С. 18–22.
31. Камаев И.О. Население почвенной мезофауны в экологических градиентах Северной тайги восточной Фенноскандии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 2012.
32. Колесникова А.А., Мелехина Е.Н., Таскаева А.А. Почвенные беспозвоночные // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар: , 2007.
33. Королева Н.Е. Синтаксономический обзор болот тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область) // Растительность России. 2001. № 2. С. 49–57.

34. Королева Н.Е. Зональная тундра на Кольском полуострове-реальность или ошибка? // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2006. Т. 9. № 5. С. 747–756.
35. Королева Н.Е. Основные биотопы горных и зональных тундр Мурманской области // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2008. Т. 11. № 3. С. 533–543.
36. Королева Н.Е. Типы поясности в горах Кольского полуострова // Горные экосистемы и их компоненты: Мат-лы IV Межд. конф. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО«Полиграфсервис и Т»), 2012. С. 264.
37. Королева Н.Е. К синтаксономии мелкобугристых болотных комплексов в лесотундре и тундре на севере Кольского полуострова // Растительность России. 2014. № 25. С. 30–44.
38. Криволицкий Д.А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) // Зоологический журнал. 1965. Т. 44. № 8. С. 1176–1189.
39. Криволицкий Д.А. Панцирные клещи в почвах тундры // Pedobiologia, 1966a. 1966. Т. 6. № 3. С. 277–280.
40. Криволицкий Д.А. Некоторые закономерности зонального распределения панцирных клещей // Oikos. 1968a. Т. 19. № 2. С. 339–344.
41. Криволицкий Д.А. Зональное распределение панцирных клещей (Oribatei) в почвах СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968b. Т. 73. № 6. С. 29–34.
42. Криволицкий Д.А. Экологическая специализация и формообразование у панцирных клещей // Зоологический журнал. 1968c. Т. 47. № 6. С. 820–827.
43. Криволицкий Д.А. Индикационное значение панцирных клещей // Орибатида (Oribatei), их роль в почвообразовательных процессах. Вильнюс: Моксклас, 1970. С. 21–31.
44. Криволицкий Д.А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // Зоологический журнал. 1976. Т. 55. № 2. С. 226–236.
45. Криволицкий Д.А. Пути приспособительной эволюции панцирных клещей в почве // Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977. С. 102–128.
46. Криволицкий Д.А. и др. Ископаемые панцирные клещи. Вильнюс: Моксклас, 1990.
47. Криволицкий Д.А. и др. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* CL Koch, 1839. М.: Наука, 1995. 220 с.
48. Криволицкий Д.А. и др. География почвенных микроартропод островов Арктики // Вестник Московского университета. Сер. 5, География. 2003. № 6. С. 33–40.
49. Криволицкий Д.А., Зайцев А.С., Ласкова Л.М. География биоразнообразия панцирных клещей Европейского Севера России. Петрозаводск: , 1999. 36 с.
50. Криволицкий Д.А., Калякин В.Н. Микрофауна почв в экологическом контроле на Новой Земле // Новая Земля. М.: , 1993. С. 125–131.

51. Криволицкий Д.А., Красилов В.А. Панцирные клещи отложений верхней юры СССР // Морфология и диагностика клещей. Л.: Зоологический институт, 1977. С. 16–24.
52. Криволицкий Д.А., Ласкова Л.М. Панцирные клещи как объект палеоэкологических исследований // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 187–214.
53. Криволицкий Д.А., Лебедева Н.В. Панцирные клещи (Oribatei, Acariformes) в оперении птиц // М.: Изд.« Центр медиа проектов» АВФ. 2003. С. 68.
54. Криволицкий Д.А., Михальцова З.А. Методы изучения сезонной и многолетней динамики комплексов почвенной микрофауны // Количественные методы в экологии животных. Л.: ЗИН АН СССР. 1980. С. 75–76.
55. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Изд-во ГНО «Прометей» МПГУ, 2005.
56. Ласкова Л.М. Биоразнообразие панцирных клещей Карелии // Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. Вып. 2. 2001. № 2. С. 125–132.
57. Лебедев В.Д. Распространение панцирных клещей (Acari, Oribatida) на островах и побережье Баренцева моря. Автореф. дис. канд. биол. наук. Ставрополь. 2009.
58. Лебедева Н.В. Ави-вектор распространения почвенных животных на полярные острова: обзор // Труды Кольского научного центра РАН. 2013. № 1 (14). С. 152–161.
59. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 95 с.
60. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биологическое разнообразие. М.: ВЛАДОС, 2004. 432 с.
61. Лисковая А.А. Фаунистическое и экологическое разнообразие панцирных клещей (Acariformes: Oribatei) в экосистемах Кольского севера. Дисс.... канд. биол. наук. Петрозаводск. 2011.
62. Магомедова М.А. Лишайники как компонент растительного покрова арктических и бореальных высокогорий. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Институт экологии растений и животных. Екатеринбург // 2003.
63. Макарова О.Л. Акароценозы (Acariformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 1. Сообщества клещей Северной Земли. Структура фауны и численность. // Зоологический журнал. 2002а. Т. 82. № 2. С. 165–181.
64. Макарова О.Л. Акароценозы (Acariformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 2. Ценоотические связи. Структура населения. Соотношение подотрядов // Зоологический журнал. 2002б. Т. 82. № 10. С. 1222–1238.
65. Макарова О.Л. Фауна свободноживущих клещей (Acari) Гренландии // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 12. С. 1404–1419.

66. Макарова О.Л. и др. Первые сведения о почвенных клещах (Acari) арктического острова Белый (Северный Ямал, Карское море) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 8. С. 899–904.
67. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. , 1998. 220 с.
68. Мелехина Е.Н. Таксономическое разнообразие и ареалогия орибатид (Oribatei) европейского Севера России // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2011. № 2. С. 30–37.
69. Мелехина Е.Н., Зиновьева А.Н. Первые сведения о панцирных клещах (Acari: Oribatida) хребта Пай-Хой (Югорский полуостров) // Известия Коми научного центра УРО РАН. 2012. № 2 (10).
70. Минаева Т.Ю., Сирин А.А. Биологическое разнообразие болот и изменение климата // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 393–406.
71. Митрофанов Ф.П. Геологическая карта Кольского региона м-ба 1:500000. 2001.
72. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
1. Павличенко П.Г. Определитель цератозетоидных клещей (Oribatei, Ceratozetoidea) Украины / Под. ред. И.А. Акимова. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена, 1994. 143 с.
74. Переверзев В.Н. Почвы тундр Северной Фенноскандии. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2001. 127 с.
75. Переверзев В.Н. Почвы и почвенный покров Кольского полуострова: история и современное состояние исследований // Вестник Кольского научного центра РАН. 2011. № 1. С. 39–43.
76. Переверзев В.Н. Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров). // Почвоведение. 2010. № 5. С. 548–557.
77. Пожарская В.В. Почвообитающие беспозвоночные в экосистемах Хибинского горного массива. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 2012.
78. Потапов М.Б., Кузнецова Н.А. Методы исследования сообществ микроартропод. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011.
79. Прокопьева К.О. Особенности почв высотных поясов Ловозерского горного массива (Кольский полуостров). Квалификационная работа студентки 4 курса. Факультет почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, кафедра географии почв. М.: 2015.
80. Пузаченко Ю.Г. Климатическая обусловленность южной границы тундры // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 22–56.
81. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Республики Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.
82. Рябинин Н.А. Особенности распределения панцирных клещей (Acariformes: Oribatida) в почвах Дальнего Востока России // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2009. № 3.

83. Рябинин Н.А. Биологическое разнообразие панцирных клещей (Oribatida) Дальнего Востока России // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3. № 1. С. 11–15.
84. Рябинин Н.А., Паньков А.Н. Роль партеногенеза в биологии панцирных клещей // Экология. 1987. № 4. С. 62–64.
85. Сидорчук Е.А. Панцирные клещи как биоиндикаторы изменений природных экосистем в голоцене: на примере современных и ископаемых болотных комплексов севера Русской равнины // Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. М. 2007.
86. Сидорчук Е.А. Панцирные клещи (Acari, Oribatei) трех низинных болот европейского Севера России // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 5. С. 626–631.
87. Сидорчук Е.А. К фауне панцирных клещей (Acariformes, Oribatida) Полярного Урала // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 7. С. 800–808.
88. Станюкович К.В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 416 с.
89. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
90. Стриганова Б.Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере.–М.: Наука. 2003. С. 151–173.
91. Тарба З.М. Адаптации почвенных панцирных клещей к температуре и другим факторам среды // Адаптации почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977. С. 167–178.
92. Тарба З.М. Структура населения орибатид ландшафтно-вертикальных зон Абхазии // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. № 8. С. 22–27.
93. Таскаева А.А. Распределение коллембол (Collembola) по экологическим профилям таежной зоны европейского северо-востока России // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 2006.
94. Таскаева А.А. Фауна и население коллембол (COLLEMBOLA) горных экосистем Хибин и Урала // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Материалы V всероссийской научной конференции с международным участием. Часть 2. Апатиты: , 2014. С. 82–84.
95. Тихонов А.В. Панцирные клещи зональных и горных тундр. Дипломная работа. Кафедра энтомологии, Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова. М. // 2003.
96. Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботанический журнал. 1948. Т. 33. № 2. С. 161–180.
97. Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблем флорогенеза. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986а. 185 с.
98. Толмачев А.И. Проблемы происхождения арктической флоры и история ее развития // Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск. 1986b. Т. 196. С. 19.

99. Трешников А.Ф. Атлас Арктики. М.: Глав. упр. геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1985. 204 с.
100. Урусевская И.С. Типы поясности и почвенно-географическое районирование горных систем России // Почвоведение. 2007. № 11. С. 1285–1297.
101. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. — М.: , 1980. 236 с.
102. Чернов Ю.И. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. Отв. ред. академик В.Е. Соколов (Серия изданий Советского комитета по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера). М.: Наука, 1985. С. 8–22.
103. Чернов Ю.И. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. 1989. Т. 2. С. 49–57.
104. Чернов Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 2. С. 1411–1431.
105. Чернов Ю.И. Арктика глазами биолога // Природа. 2012. № 2. С. 47–56.
106. Чернов Ю.И., Ананьева С.И., Хаюрова Е.П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука. 1971. № 1.
107. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166–200.
108. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В., Макарова О.Л. Полярные пустыни: на пределе жизни // Природа. 2011. № 9. С. 31–43.
109. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. № 5. С. 515–531.
110. Чиненко С.В. Положение восточной части баренцевоморского побережья Кольского полуострова в системе флористического районирования // Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. С-Пб. 2008.
111. Шалдыбина Е.С. Некоторые особенности морфологии цератозетоид // Ученые записки ГГПИ им. М. Горького, сер. биол. наук. 1972. № 130. С. 35–66.
112. Шишов Л.Л. и др. Классификация и диагностика почв России // Смоленск: Ойкумена. 2004. Т. 342. С. 24.
113. Эсбенсен К. Анализ многомерных данных. Черноголовка: Изд-во ИПХФ РАН, 2005. 160 с.
114. Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: , 1978. С. 9–104.
115. Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1961. 180 с.
116. Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // *Annales Botanici Fennici*, Vol. 5. , 1968. P. 169–211.

117. Anderson J.M., Coleman D.C., Hendrix P.F. Food web functioning and ecosystem processes: problems and perceptions of scaling. // *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. 2000. P. 3–24.
118. Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral ecology*. 2001. VOL. 26. № 1. P. 32–46.
119. Anderson M.J., Walsh D.C. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? // *Ecological Monographs*. 2013. VOL. 83. № 4. P. 557–574.
120. Aoki J. Vertical distribution of oribatid mites in Yaku Island, South Japan // *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*. 1976. P. 93–102.
121. Aoki J. Difference in sensitivities of oribatid families to environmental change by human impacts // *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*. 1979. VOL. 16. № 3. P. 415–422.
122. Bardgett R. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford: Oxford University Press Inc., 2005. 242 P.
123. Bayartogtokh B., Schatz H., Ekrem T. Distribution and diversity of the soil mites of Svalbard, with redescription of three known species (Acari: Oribatida) // *International Journal of Acarology*. 2011. VOL. 37. № 6. P. 467–484.
124. Beck L. *Zur Ökologie und Taxonomie der neotropischen Bodentiere. I. Zur Oribatiden-Fauna Perus*. Jena: Gustav Fischer, 1963. 299-392 P.
125. Beck L. et al. Bodenfauna und Umwelt-Bodenökologische Inventur und Beurteilung von ausgewählten Standorten in Baden-Württemberg // *SMNK/ECT-Bericht, LfU Baden-Württemberg. Abschlussbericht, PAÖ9710.02Ö97007*. 2001.
126. Beck L., Horak F., Woas S. Zur Taxonomie der Gattung Phthiracarus PERTY, 1841 (Acari, Oribatida) in Südwestdeutschland // *Carolinaea*. 2014. VOL. 72. P. 109–132.
127. Behan V.M. Diversity, distribution and feeding habits of North American arctic soil Acari. PhD Thesis. Department of Entomology, Macdonald College of McGill University. Montreal // 1978.
128. Behan V.M., Hill S.B. Feeding habits and spore dispersal of oribatid mites in the North American arctic // *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*. 1978. VOL. 15. № 4. P. 497–516.
129. Behan-Pelletier V. et al. Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. // *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. 2000. P. 187–202.
130. Behan-Pelletier V.M. Ceratozetidae of the western North American Arctic // *The Canadian Entomologist*. 1985. VOL. 117. № 11. P. 1287–1366.
131. Behan-Pelletier V.M. Oribatid mite fauna of northern ecosystems: a product of evolutionary adaptations or physiological constraints // Needham, Mitchell, Horn and Welbourn (eds), *Acarology IX*. 1999a. VOL. 2. P. 87–105.
132. Behan-Pelletier V.M. Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication // *Agriculture, ecosystems & environment*. 1999b. VOL. 74. № 1. P. 411–423.

133. Behan-Pelletier V.M., Bissett B. Oribatida of Canadian peatlands // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1994. VOL. 126. № S169. P. 73–88.
134. Behan-Pelletier V.M., Eamer B. Aquatic Oribatida: adaptations, constraints, distribution and ecology // *Acarology XI: Proceedings of the International Congress*. 2007.
135. Behan-Pelletier V.M., St. John M.G., Winchester N. Canopy Oribatida: Tree specific or microhabitat specific? // *European journal of soil biology*. 2008. VOL. 44. P. 220–224.
136. Berg M.P. Patterns of biodiversity at fine and small spatial scales // *Soil Ecology and Ecosystem services*. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 136–152.
137. Bliss L.C. Tundra grasslands, herblands, and shrublands and the role of herbivores // *Geoscience and Man*. 1975. VOL. 10. P. 51–79.
138. Bliss L.C. Vascular plant vegetation of the Southern Circumpolar Region in relation to antarctic, alpine, and arctic vegetation // *Canadian journal of botany*. 1979. VOL. 57. № 20. P. 2167–2178.
139. Bliss L.C. North American and Scandinavian tundras and polar deserts // *Tundra ecosystems: a comparative analysis*. 1981. VOL. 25. P. 8.
140. Bliss L.C., Matveyeva N.V. Circumpolar arctic vegetation // *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. San Diego, California: Academic Press, Inc., 1992. P. 59–89.
141. Block W. Seasonal fluctuations and distribution of mite populations in moorland soils, with a note on biomass // *The Journal of Animal Ecology*. 1966a. P. 487–503.
142. Block W. Survival strategies in polar terrestrial arthropods // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1980. VOL. 14. № 1. P. 29–38.
143. Block W.C. Distribution of soil mites (Acarina) on moor house National Nature Reserve Westmorland with notes on their numerical abundance // *Pedobiologia*. 1965. VOL. 5. № 3. P. 244–251.
144. Block W.C. Distribution of soil acarina on eroding blanket bog // *Pedobiologia*. 1966b. VOL. 6. № 1. P. 27–34.
145. Bohnsack K.K. Distribution of oribatids near Barrow, Alaska // *Proceedings of the 3rd International Congress of Acarology*. Netherlands: Springer, 1973. P. 71–74.
146. Byzova J.B., Uvarov A.V., Petrova A.D. Seasonal changes in communities of soil invertebrates in tundra ecosystems of Hornsund, Spitsbergen // *Polish Polar Research*. 1995. VOL. 16. № 3–4. P. 245–266.
147. Chauvat M., Ponge J.-F., Wolters V. Humus structure during a spruce forest rotation: quantitative changes and relationship to soil biota // *European Journal of Soil Science*. 2007. VOL. 58. № 3. P. 625–631.
148. Chernov Y.I., Matveyeva N.V. Arctic ecosystems in Russia // *Ecosystems of the World 3. Polar and Alpine Tundra*. Editor F.E. Wielgolaski. Netherlands, Amsterdam: ELSEVIER SCIENCE B.V., 1997.

149. Chinone S. Classification of the soil mites of the family Suctobelbidae (Oribatida) of Japan // *Edaphologia (Japan)*. 2003. P. 1–110.
150. Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Australian journal of ecology*. 1993. VOL. 18. № 1. P. 117–143.
151. Coleman D.C. From peds to paradoxes: linkages between soil biota and their influences on ecological processes // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. VOL. 40. № 2. P. 271–289.
152. Convey P. Sex ratio, oviposition and early development of the Antarctic oribatid mite *Alaskozetes antarcticus* (Acari: Cryptostigmata) with observations on other oribatids // *Pedobiologia*. 1994a. VOL. 38.
153. Convey P. The influence of temperature on individual growth rates of the Antarctic mite *Alaskozetes antarcticus* // *Acta oecologica*. 1994b. VOL. 15. № 1. P. 43–53.
154. Corral-Hernández E., Maraun M., Iturrondobeitia J.C. Trophic structure of oribatid mite communities from six different oak forests (*Quercus robur*) // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. VOL. 83. P. 93–99.
155. Coulson S.J. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of the High Arctic archipelago of Svalbard // *Zootaxa*. 2007. VOL. 1448. № 4. P. 41–58.
156. Coulson S.J. et al. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya // *Soil Biology and Biochemistry*. 2014. VOL. 68. P. 440–470.
157. Coulson S.J., Refseth D. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen) // *A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard*. Skrifter. 2004. VOL. 201. P. 57–122.
158. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk Territory in Swedish Lapland I. A List of the Habitats, and the Composition of Their Oribatid Fauna // *Oikos*. 1960. VOL. 11. № 1. P. 80–124.
159. Dalenius P. Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland III // *The vertical distribution of the moss mites*. Kungliga Fysiografiska Sällskapetets i Lund Förhandlingar. 1962. VOL. 32. P. 105–129.
160. Douce G.K. Biomass of soil mites (Acari) in Arctic coastal tundra // *Oikos*. 1976. VOL. 27. № 2. P. 324–330.
161. Douce G.K., Crossley Jr. D.A. Acarina abundance and community structure in an arctic coastal tundra // *Pedobiologia*. 1977. VOL. 17. № 1. P. 32–42.
162. Dunlop J.A., Alberti G. The affinities of mites and ticks: a review // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2008. VOL. 46. № 1. P. 1–18.
163. Edsberg E., Hågvar S. Vertical distribution, abundance, and biology of oribatid mites (Acari) developing inside decomposing spruce needles in a podsol soil profile // *Pedobiologia*. 1999. VOL. 43. № 5. P. 413–421.

164. Ermilov S.G., Lochynska M. The influence of temperature on the development time of three oribatid mite species (Acari, Oribatida) // *North-Western Journal of Zoology*. 2008. VOL. 4. № 2. P. 274–281.
165. Fischer B.M., Meyer E., Maraun M. Positive correlation of trophic level and proportion of sexual taxa of oribatid mites (Acari: Oribatida) in alpine soil systems // *Experimental and Applied Acarology*. 2014. VOL. 63. № 4. P. 465–479.
166. Gan H., Zak D.R., Hunter M.D. Trophic stability of soil oribatid mites in the face of environmental change // *Soil Biology and Biochemistry*. 2014. VOL. 68. № 1. P. 71–77.
167. Gjelstrup P., Solhøy T. *Zoology of Iceland. Oribatid mites (Acari)*. // Steenstrupia. Zoological Museum University of Copenhagen. 1994. VOL. III. № 57e. P. 1–78.
168. Golosova L., Karppinen E., Krivolutsky D.A. List of oribatid mites (Acarina, Oribatei) of Northern Palearctic Region. II. Siberia and the Far East // *Acta Entomologica Fennica*. 1983. № 43. P. 1–14.
169. Grishina L.G., Vladimirova N.V. New species of the genus *Neoribates* (Berlese, 1914)(Acariformes: Oribatida) from Russia and adjacent countries. // *Acarina*. 2009. VOL. 17. № 2. P. 211–222.
170. Hågvar S. Mites (Acari) developing inside decomposing spruce needles: biology and effect on decomposition rate // *Pedobiologia*. 1998. VOL. 42. № 4. P. 358–377.
171. Hågvar S., Hågvar E.B. Invertebrate activity under snow in a South-Norwegian spruce forest // *Soil Organisms*. 2011. VOL. 83. № 2. P. 187–209.
172. Hammer M. Microhabitats of oribatid mites on a Danish woodland floor // *Pedobiologia*. 1972. VOL. 12. P. 412–423.
173. Hammer M.S.J. A quantitative and qualitative investigation of the microfauna communities of the soil at Angmagssalik and in Mikis Fjord. København: C.A. REITZELS FORLAG Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S, 1937. 53 P.
174. Hammer M.S.J. *Studies on the Oribatids and Collembles of Greenland*. København: Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S, 1944. 211 P.
175. Hammer M.S.J. *Collembles and Oribatids from Peary Land (North Greenland)*. København: Bianco Lunos Bogtrykkeri A-S, 1954. 24 P.
176. Hammer M.S.J. Alaskan oribatids // *Acta Arctica, Fasc.* 1955. VOL. VII. P. 1–36.
177. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Paleontological Statistics Software: Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. VOL. 4. № 1. P. 9.
178. Hansen R.A. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage // *Ecology*. 2000a. VOL. 81. № 4. P. 1120–1132.
179. Hansen R.A. Diversity in the decomposing landscape // *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems* / ed. D.C. Coleman and P.E. Hendrix. NY: CABI Publishing, 2000b. P. 203–219.

180. Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2005. VOL. 36. P. 191–218.
181. Heggen M.P. Oribatid mites of Alpine Fennoscandia // *Norwegian Journal of Entomology*. 2010. VOL. 57. № 1. P. 38–70.
182. Jackson J.E. *A user's guide to principal components*. New York: John Wiley & Sons, 1991. 569 P.
183. Jolliffe I.T. *Principal component analysis*. New York: Springer, 2002. 488 P.
184. Körner C.H. *Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations // Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Berlin Heidelberg: Springer, 1995. P. 45–62.
185. Koroleva N.E. Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // *Journal of Vegetation Science*. 1994. VOL. 5. № 6. P. 803–812.
186. Krantz G.W. *A manual of Acarology*. Corvallis: Oregon State University Book Stores, 1978. Вып. Second. 509 P.
187. Krebs C.J. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row, 1989. 654 P.
188. Krivolutsky D.A. Arboricular (tree-dwelling) oribatid mites as bioindicators of environment quality // *Doklady Biological Sciences*. : Springer, 2004. P. 470–473.
189. Krogh P.H. *European atlas of soil biodiversity*. Luxembourg, LUX: Office des Publications Officielles des Communautés Européennes, 2010. 128 P.
190. Lebedeva N.V. Oribatid mites transported by birds to polar islands. A review // *Berichte zur Polar-und Meerforschung*. 2012. VOL. 640. P. 152–161.
191. Lebedeva N.V., Krivolutsky D.A. Birds spread soil microarthropods to Arctic islands // *Doklady Biological Sciences*. 2003. VOL. 391. P. 329–332.
192. Lebedeva N.V., Lebedev V.D. Diversity of oribatid mites (Acari, Oribatei) and other soil microarthropods in plumage of raptors // *Caucasian Entomological Bulletin*. 2007. VOL. 3. № 1. P. 8–18.
193. Lehmitz R. The oribatid mite community of a German peatland in 1987 and 2012—effects of anthropogenic desiccation and afforestation // *Soil Org*. 2014. VOL. 86. № 2. P. 131–145.
194. Lilleskov E.A., Bruns T.D. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs // *Mycologia*. 2005. VOL. 97. № 4. P. 762–769.
195. Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. IV. Developmental biology // *Pedobiologia*. 1981. VOL. 21. P. 312–340.
196. MacLean S.F., Behan V., Fjellberg A. Soil Acari and Collembola from Chaun Bay, Northern Chukotka // *Arctic and Alpine Research*. 1978. P. 559–568.
197. Magurran A.E. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell publishing, 2004. 256 P.

198. Maraun M., Schatz H., Scheu S. Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites // *Ecography*. 2007. VOL. 30. № 2. P. 209–216.
199. Maraun M., Scheu S. The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research // *Ecography*. 2000. VOL. 23. № 3. P. 374–382.
200. Markkula I. Comparison of the communities of the oribatids (Acari: Cryptostigmata) of virgin and forest-ameliorated pine bogs // *Annales Zoologici Fennici*. 1986. VOL. 23. P. 33–38.
201. Marshall V.G., Reeves R.M., Norton R.A. Catalogue of the Oribatida (Acari) of continental United States and Canada // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1987. VOL. 139. P. 418.
202. Materna J. Oribatid communities (Acari: Oribatida) inhabiting saxicolous mosses and lichens in the Krkonoše Mts. (Czech Republic) // *Pedobiologia*. 2000. VOL. 44. № 1. P. 40–62.
203. McAlpine J.F. Arthropods of the bleakest barren lands: composition and distribution of the arthropod fauna of the northwestern Queen Elizabeth Islands // *The Canadian Entomologist*. 1964. VOL. 96. № 1–2. P. 127–129.
204. McAlpine J.F. Insects and related terrestrial invertebrates of Ellef Ringnes Island // *Arctic*. 1965. VOL. 18. № 2. P. 73–103.
205. Miko L. Taxonomy of European Damaeidae (Acari: Oribatida) III. Species of the *Kunstidamaeus tenuipes* (Michael, 1885) group, with a description of *Kunstidamaeus fraterculus* n. sp. from East Slovakia // *Zootaxa*. 2010. VOL. 2327. P. 51–64.
206. Miko L., Ermilov S.G., Smelyansky I.E. Taxonomy of European Damaeidae (Acari: Oribatida) VI. The oribatid mite genus *Parabelbella*: Redescription of *P. elisabethae* and synonymy of *Akrodamaeus* // *Zootaxa*. 2011. VOL. 3140. P. 38–48.
207. Miko L., Mourek J. Taxonomy of European Damaeidae (Acari: Oribatida). I. *Kunstidamaeus* Miko, 2006 with comments on *Damaeus sensu lato* // *Zootaxa*. 2008. VOL. 1820. P. 1–26.
208. Minor M.A. et al. Effects of cushion plants on high-altitude soil microarthropod communities: cushions increase abundance and diversity of mites (Acari), but not springtails (Collembola) // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2016a. VOL. 48. № 3. P. 485–500.
209. Minor M.A. et al. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Sphagnum peat bogs // *Experimental and Applied Acarology*. 2016b. VOL. 70. № 3. P. 275–286.
210. Mourek J., Miko L., Skubała P. Taxonomy of European Damaeidae (Acari: Oribatida) V. Redescription of *Epidamaeus bituberculatus* (Kulczynski, 1902) // *International Journal of Acarology*. 2011. VOL. 37. № 4. P. 282–292.
211. Nagy L., Grabherr G. *The biology of alpine habitats*. Oxford, New York: Oxford University Press on Demand, 2009.
212. Niedbała W. *Ptyctimous mites (Acari, Oribatida) of the Palaearctic Region. Systematic part*. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 2011. 472 P.

213. Niedbala W. Supplement to the knowledge of ptyctimous mites (Acari, Oribatida) from Palaeartic Region // *Zootaxa*. 2014. VOL. 4057. № 3. P. 301–339.
214. Norton R.A. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei and its application to the Damaeidae. // Symposium on the Oribatei-Eastern Branch Meeting of the Entomological Society of America. Philadelphia, Pa.(USA). Oct 1975. , 1977.
215. Norton R.A. et al. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York // *Journal of Paleontology*. 1988. VOL. 62. № 2. P. 259–269.
216. Norton R.A. Evolutionary aspects of oribatid mite life histories and consequences for the origin of the Astigmata // *Mites. Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns* / под ред. M. Houck. New York: Chapman and Hall, 1994. P. 99–135.
217. Norton R.A., Palmer S.C. The distribution, mechanisms and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites // *The Acari*. London: Chapman and Hall, 1991. P. 107–136.
218. Pawluk S. Faunal micromorphological features in moder humus of some western Canadian soils // *Geoderma*. 1987. VOL. 40. № 1. P. 3–16.
219. Pepato A.R., Klimov P.B. Origin and higher-level diversification of acariform mites—evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment // *BMC evolutionary biology*. 2015. VOL. 15. № 1. P. 178.
220. Ponge J.-F. Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter // *Plant and Soil*. 1991. VOL. 138. № 1. P. 99–113.
221. Ponge J.-F. Heterogeneity in soil animal communities and the development of humus forms // *Going underground: ecological studies in forest soils*. 1999. P. 33–44.
222. Prinzing A. et al. Habitat stratification stratifies a local population: ecomorphological evidence from a bisexual, mobile invertebrate (*Carabodes labyrinthicus*; Acari) // *Annales Zoologici Fennici*. , 2004. P. 399–412.
223. Prinzing A., Woas S. Habitat use and stratification of Collembola and oribatid mites // *Arthropods of tropical forests—spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge. 2003. P. 271–281.
224. Quinn J.A. Arctic and alpine biomes. Westport, Connecticut, London: Greenwood Press, 2008. 219 P.
225. Renker C. et al. Oribatid mites as potential vectors for soil microfungi: study of mite-associated fungal species // *Microbial Ecology*. 2005. VOL. 50. № 4. P. 518–528.
226. Ruf A., Beck L. The use of predatory soil mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2005. VOL. 62. № 2. P. 290–299.
227. Ruiten P.C. de, Neutel A.-M., Moore J.C. Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability // *Applied Soil Ecology*. 1998. VOL. 10. № 3. P. 217–228.
228. Ryabinin N.A. Oribatid mites (Acari, Oribatida) in Soils of the Russian Far East // *Zootaxa*. 2015. VOL. 3914. № 3. P. 201–244.

229. Schatz H. Die Oribatidenliteratur und die beschriebenen Oribatidenarten (1758-2001) - Eine Analyse // Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz. 2002. VOL. 74. № 1. P. 37–45.
230. Schatz H. et al. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968 // Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. 2011. VOL. 3148. P. 141–148.
231. Schneider K. et al. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // Soil Biology and Biochemistry. 2004. VOL. 36. № 11. P. 1769–1774.
232. Schneider K., Maraun M. Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiacea”) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari) // Pedobiologia. 2005. VOL. 49. № 1. P. 61–67.
233. Seniczak S. et al. Community structure of oribatid and gamasid mites (Acari) in moss-grass tundra in Svalbard (Spitsbergen, Norway) // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2014. VOL. 46. № 3. P. 591–599.
234. Seniczak S., Plichta W. Structural dependence of moss mite populations (Acari, Oribatei) on patchiness of vegetation in moss lichen tundra at the north coast of Hornsund, West Spitsbergen) // Pedobiologia. 1978. VOL. 18. № 8. P. 145–152.
235. Shear W.A. et al. Early land animals in North America: evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York // Science. 1984. VOL. 224. № 4648. P. 492–494.
236. Shimano S. Aoki’s oribatid-based bioindicator systems // Zoosymposia. 2011. VOL. 6. P. 200–209.
237. Solhøy T. Oribatid Mites // Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Volume 4: Zoological Indicators / под ред. J.P. Smol, H.J.B. Birks, W.M. Last. Dordrecht: Springer Netherlands, 2001. P. 81–104.
238. Søvik G., Leinaas H.P. Variation in extraction efficiency between juvenile and adult oribatid mites: *Ameronothrus lineatus* (Oribatida, Acari) in a Macfadyen high-gradient canister extractor // Pedobiologia. 2002. VOL. 46. № 1. P. 34–41.
239. Strenzke K. Oribates (Acariens) // Microfaune du sol de l’Ege, Groenland: Arachnides, par K. Strenzke, H. De Lesse et J. Denis. Paris: Hermann & Cie Éditeurs, 1955. P. 14–64.
240. Subías L.S. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los Ácaros Oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758-2002) // Graellsia. 2004. VOL. 60. P. 3–305.
241. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979. 372 P.
242. Thomas R.H., MacLean Jr S.F. Community structure in soil Acari along a latitudinal transect of tundra sites in northern Alaska // Pedobiologia. 1988. VOL. 31. P. 113–138.
243. Tolstikov A.V. et al. Contributions to the Knowledge of the Polygonal Tundra Mite Community // Acarology IX. Proc. IX Int. Congr. of Acarology. Section 10: MITES IN SOIL HABITATS Columbus, Ohio. 1996. VOL. 1. P. 615–632.

244. Travnicek M. Laboratory cultivation and biology of mites in the family Liacaridae (Acari: Oribatida) // *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. 1989. VOL. 33. P. 69–80.
245. Turnock W.J., Fields P.G. Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects // *European Journal of Entomology*. 2005. VOL. 102. № 4. P. 561–576.
246. Valerie M. Behan-Pelletier. Ceratozetidae (Acari: Oribatei) of the Western North American Subarctic // *The Canadian Entomologist*. 1986. VOL. 118. № 10. P. 991–1057.
247. Van der Hammen L. Acarological and arachnological notes // *Zoologische Mededelingen*. 1986. VOL. 60. № 14. P. 217–230.
248. Van Straalen N.M. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities // *Applied Soil Ecology*. 1998. VOL. 9. № 1. P. 429–437.
249. Wallwork J.A. Oribatids in forest ecosystems // *Annual Review of Entomology*. 1983. VOL. 28. № 1. P. 109–130.
250. Walter D.E., Proctor H.C. *Mites: ecology, evolution and behaviour*. Wallingford, UK: CAB International, 1999. 322 P.
251. Walter D.E., Proctor H.C. *Mites: Ecology, Evolution and Behaviour*. Wallingford - New York - Sydney: CABI Publishing, 2013. 494 P.
252. Webb N.R. Observations on *Steganacarus magnus*: general biology and life cycle // *Acarologia*. 1978. VOL. 19. № 4. P. 686–696.
253. Webb N.R., Block W. Aspects of cold hardiness in *Steganacarus magnus* (Acari: Cryptostigmata) // *Experimental & applied acarology*. 1993. VOL. 17. № 10. P. 741–748.
254. Wehner K. et al. Specialization of oribatid mites to forest microhabitats — the enigmatic role of litter // *Ecosphere*. 2016. VOL. 7. № 3. P. 1–19.
255. Weigmann G. Oribatid communities in transects from bogs to forests in Berlin indicating the biotope qualities // *Modern Acarology*. 1991. VOL. 1. P. 359–364.
256. Weigmann G. Bioindication by means of isovalent species groups // *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*. 1997. VOL. 69. № 2. P. 59–65.
257. Weigmann G., Miko L. *Hornmilben (Oribatida): Acari, Actinochaetida.* : Goecke & Evers Keltorn, 2006. 520 P.
258. Wielgolaski F.E., Inouye D.W. High latitude climates // *Phenology: An integrative environmental science.* : Springer, 2003. P. 175–194.
259. Wielgolaski F.E., Karlsen S.R. Some views on plants in polar and alpine regions // *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2007. VOL. 6. № 1–3. P. 33–45.
260. Woas S. *Beitrag zur Revision der Oppioidea sensu Balogh, 1972 (Acari, Oribatei)*. Karlsruhe: Landessammlungen für Naturkunde, 1986.
261. Young S.R., Block W. Experimental studies on the cold tolerance of *Alaskozetes antarcticus* // *Journal of Insect Physiology*. 1980. VOL. 26. № 3. P. 189–200.

262. Zaitsev A.S. Oribatid mite communities (Acari: Oribatida) in different habitats of the Polistovsky Nature Reserve (Pskov Region, Russia) // *Estonian Journal of Ecology*. 2013. VOL. 62. № 4. P. 276–286.
263. Zaitsev A.S. et al. Ionizing radiation effects on soil biota: Application of lessons learned from Chernobyl accident for radioecological monitoring // *Pedobiologia*. 2014. VOL. 57. № 1. P. 5–14.
264. Zaitsev A.S., Straalen N.M. van. Species diversity and metal accumulation in oribatid mites (Acari, Oribatida) of forests affected by a metallurgical plant // *Pedobiologia*. 2001. VOL. 45. № 5. P. 467–479.
265. Zaitsev A.S., Wolters V. Geographic determinants of oribatid mite communities structure and diversity across Europe: a longitudinal perspective // *European journal of soil biology*. 2006. VOL. 42. P. 358–361.

Приложение I. Район исследований: Дальние Зеленцы

Фотографии предоставлены д.б.н., в.н.с. ИПЭЭ РАН А.Б. Бабенко



Тундра лишайниковая на вершине холма (ДЗ-ТЛ-I)



Тундра лишайниковая на склоне холма (ДЗ-ТЛ-II)

Растительный покров в биотопах представляет собой мозаику лишайников (*Flavocetraria nivalis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*.), мхов, печеночников, немногочисленных кустарничков, среди которых доминирует вороника [Бабенко, 2012; Королева, 2008].



Тундра кустарничковая (ДЗ-ТК)

Кустарничковый ярус сомкнут, преобладает вороника, среди кустарников — карликовая березка. Мохово-лишайниковый покров представлен мохообразными рода *Dicranum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, лишайниками рода *Cladonia* и *Cetraria islandica* [Бабенко, 2012; Королева, 2008].

Приложение II. Район исследований: горный массив

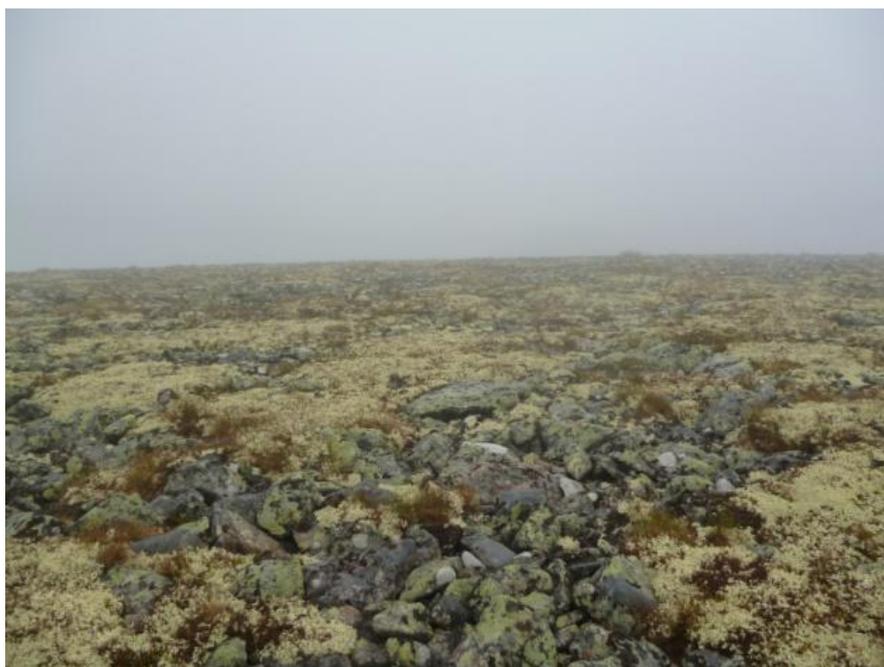
Чунатундры

В пределах горного массива Чунатундры было исследовано 3 тундровых биотопа и 1 болото в горно-тундровом поясе.

Тундра лишайниковая на высоте 638 м н.у.м. (ЧТ-ТЛ-638)

Развивается на платообразной вершине горы. Растительный покров развивается непосредственно на крупных валунах и в углублениях между ними. Почвы развиты крайне слабо, лишь между крупными валунами и в полостях между ними, что характерно для горных систем Кольского полуострова. Проективное покрытие растительности составляет около 50%, остальная площадь представлена крупным валунам.

Растительный покров — флавоцетрариево-кустарничковая тундра. Основным видом лишайников является *Flavocetraria nivalis*, также большой вклад в облик сообщества вносит *Cetraria islandica*. Кустарнички развиваются лишь в пределах талломов лишайников, не превосходя их в высоту. Основные виды кустарничков *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*. Встречаются кочки *Juncus trifidus*, одиночные представители *Carex* sp.



Тундра лишайниковая на высоте 466 м н.у.м. (ЧТ-ТЛ-466)



Ботаническое описание биотопа:

Лишайники: *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*

Травы: *Festuca ovina*

Кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea*, *Phyllodoce caerulea*, *Empetrum hermaphroditum*

Кустарники: *Betula nana* (слабо выдающиеся из лишайникового покрова)

Древесная растительность: редкие угнетенные сосны (до 1 м), ели (до 30 см)

Интегральное описание:

Сомкнутый ковер лишайника *Flavocetraria nivalis* с редкими вкраплениями *Cetraria islandica*. *B. nana* не образует сомкнутого покрова, встречается спорадически, образуя при этом весьма мощные подушкообразные заросли в месте произрастания. Ковер талломов лишайников пронизан *Empetrum hermaphroditum*

Почва: подбур иллювиально-железистый

Тундра кустарничковая на высоте 419 м (ЧТ-ТК-419)



Ботаническое описание биотопа:

Лишайники: *Cetraria islandica*, *Cladonia gracilis*

Мхи: *Pleurozium schreberi*

Травы: *Festuca ovina*, *Cornus suecica*

Кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *Phyllodoce caerulea*, *Empetrum hermaphroditum*

Кустарники: *Betula nana* (высотой 50-70 см), *Salix lapponum*

Древесная растительность: угнетенные формы *Betula* sp.

Интегральное описание:

Кустарничковый покров чрезвычайно плотный и представляет многоярусную систему, в верхнем ярусе которого преобладает *Betula nana* и *Salix lapponum*, под ними *Vaccinium myrtillus*, нижний ярус представлен мхами и лишайниками, пронизанными стеблями *Empetrum hermaphroditum*.
Спорадически встречаются *Festuca ovina*, *Cornus suecica*.

Почва: подбур типичный

Болото пушицево-сфагновое на высоте 417 м ЧТ-БОЛ-417



Мхи: *Sphagnum* sp., *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum* sp.

Травы: *Eriophorum* sp., *Carex* sp., *Bartsia alpina*

Кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*

Кустарники: *Ledum palustre*, *Salix* sp.

Интегральное описание:

Болото развито в пределах тундрового пояса гор на выположенном участке горного хребта на высоте 417 м н.у.м. Участок сильно обводнен. Доминирующая растительность представлена типичными болотными видами — *Sphagnum* sp. и *Eriophorum* sp.

**Приложение III. Район исследований: Хибинский горный
массив, гора Вудъяврчорр**

Тундра лишайниковая на высоте 1019 м н.у.м. ВЧ-ТЛ-1019



Лишайники: *Cetrariella delisei*

Мхи: *Racomitrium* sp.

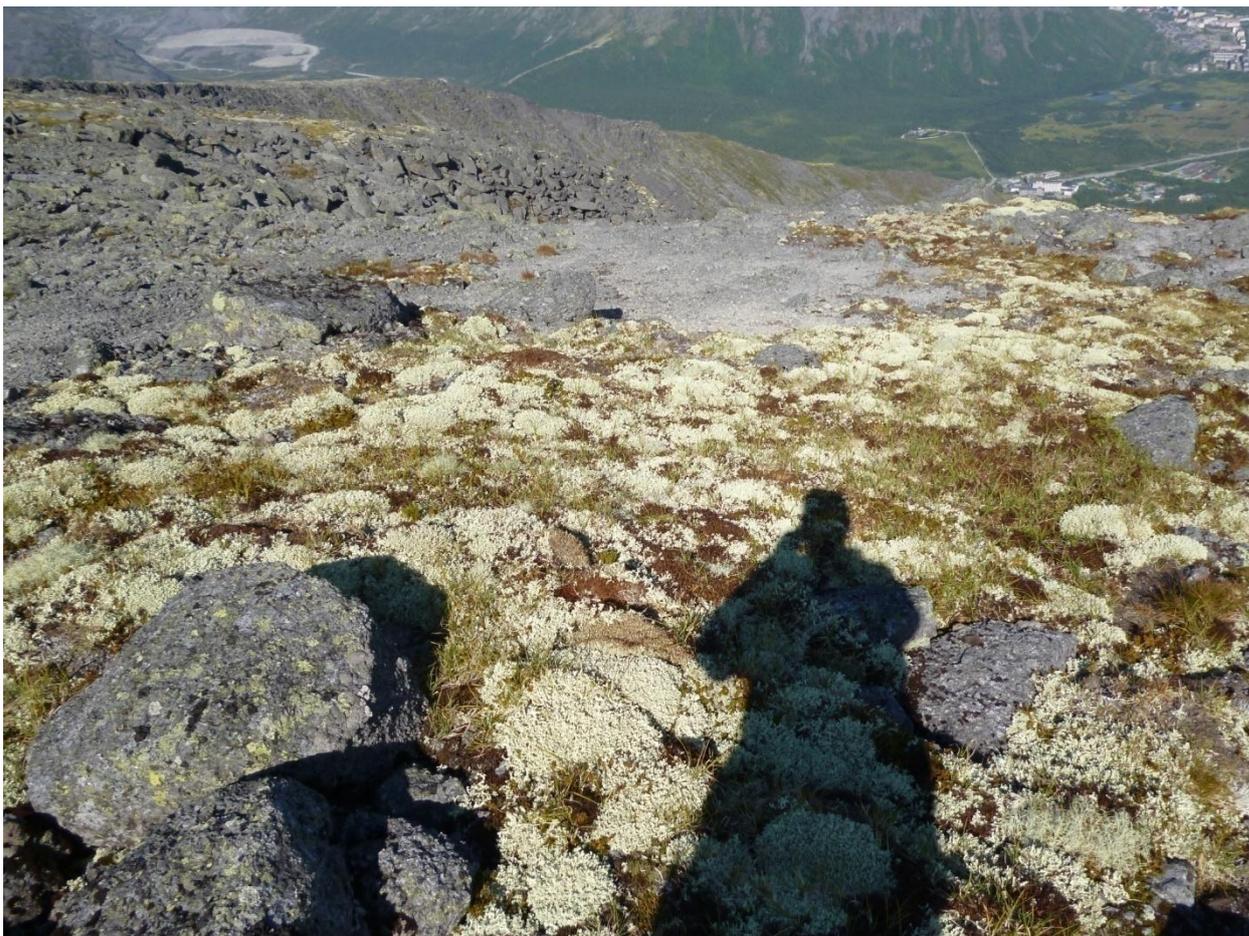
Травы: *Carex* sp.; *Juncus trifidus*

Кустарнички: *Phyllodoce caerulea*

Интегральное описание: биотоп располагается на выположенной вершине, усыпанной глыбами и валунами (0,5-1 м в диаметре), между которыми развивается достаточно сомкнутый растительный покров. Среди лишайников доминирует *Cetrariella delisei*, редко встречается *Flavocetraria nivalis*. В большом количестве, регулярно присутствует *Carex* sp.

Почва — петрозем типичный.

Тундра лишайниковая на высоте 1008 м н.у.м. ВЧ-ТЛ-1008



Лишайники: *Cetrariella delisei*, *Cladonia* sp., *Alectoria* sp., *Flavocetraria nivalis*,

Травы: *Carex* sp.

Кустарнички: *Phyllodoce caerulea*

Интегральное описание:

Биотоп схож с описанным выше. Отличается от него более равным вкладом различных видов лишайников в формирование напочвенного покрова. В большом количестве, регулярно присутствует *Carex* sp.

Почва — петрозем типичный.

Тундра лишайниковая на высоте 756 м н.у.м. ВЧ-ТЛ-756



Лишайники: *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia* sp., *Alectoria* sp.

Мхи: *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum* sp.

Травы: *Juncus trifidus*

Кустарнички: *Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerulea*, *Dryas* sp.

Интегральное описание:

Растительный покров разомкнутый, аспект создает *Flavocetraria nivalis*, велико присутствие *Cladonia* sp., *Alectoria* sp., в большом количестве встречаются мхи *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum* sp. Присутствуют *Juncus trifidus*, *Empetrum hermaphroditum*.

Под растительностью формируется почва петрозем типичный.

Тундра лишайниковая на высоте 579 м н.у.м. ВЧ-ТЛ-579



Лишайники: *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*

Мхи: *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* sp.

Кустарнички: *Empetrum hermaphroditum*, *Arctostaphylos alpina*

Кустарники: *Betula nana*

Интегральное описание:

Растительный покров сомкнутый. Заметно преобладают лишайники, в ярусе которых развиваются кустарнички и кустарники. Среди кустарничков доминирует вороника, кустарники представлены *Betula nana*, местами образующей простирающиеся подушки ерника.

Почва: подбур иллювиально-гумусовый

Тундра кустарничковая на высоте 505 м н.у.м. ВЧ-ТК-505



Лишайники: *Cetraria islandica*

Мхи: *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* sp.

Кустарнички: *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*

Кустарники: *Betula nana*, *Salix* sp., *Juniperus communis*

Интегральное описание:

Биотоп расположен на склоне северо-восточной экспозиции южного плеча горы Вудъяврчорр. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют мхи *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, представители рода *Dicranum* и лишайник *Cetraria islandica*. Кустарничковый ярус сомкнут, в нем доминируют вороника и черника. Среди кустарников доминирует *Betula nana*, местами образуя сомкнутый кустарниковый ярус.

Почва — подбур иллювиально-гумусовый.

**Приложение IV. Район исследований: Ловозерский горный
массив**

**Тундра травяно-мохово-лишайниковая на высоте 740 м н.у.м. (ЛО-ТЛ-
740-I)**



Лишайники: *Cetrariella delisei*, *Cladonia stellaris*, *Sphaerophorus globosus*

Мхи: *Pleurozium schreberi*

Травы: *Juncus trifidus*, *Carex* sp.

Кустарнички: *Dryas octopetala*, *Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerulea*

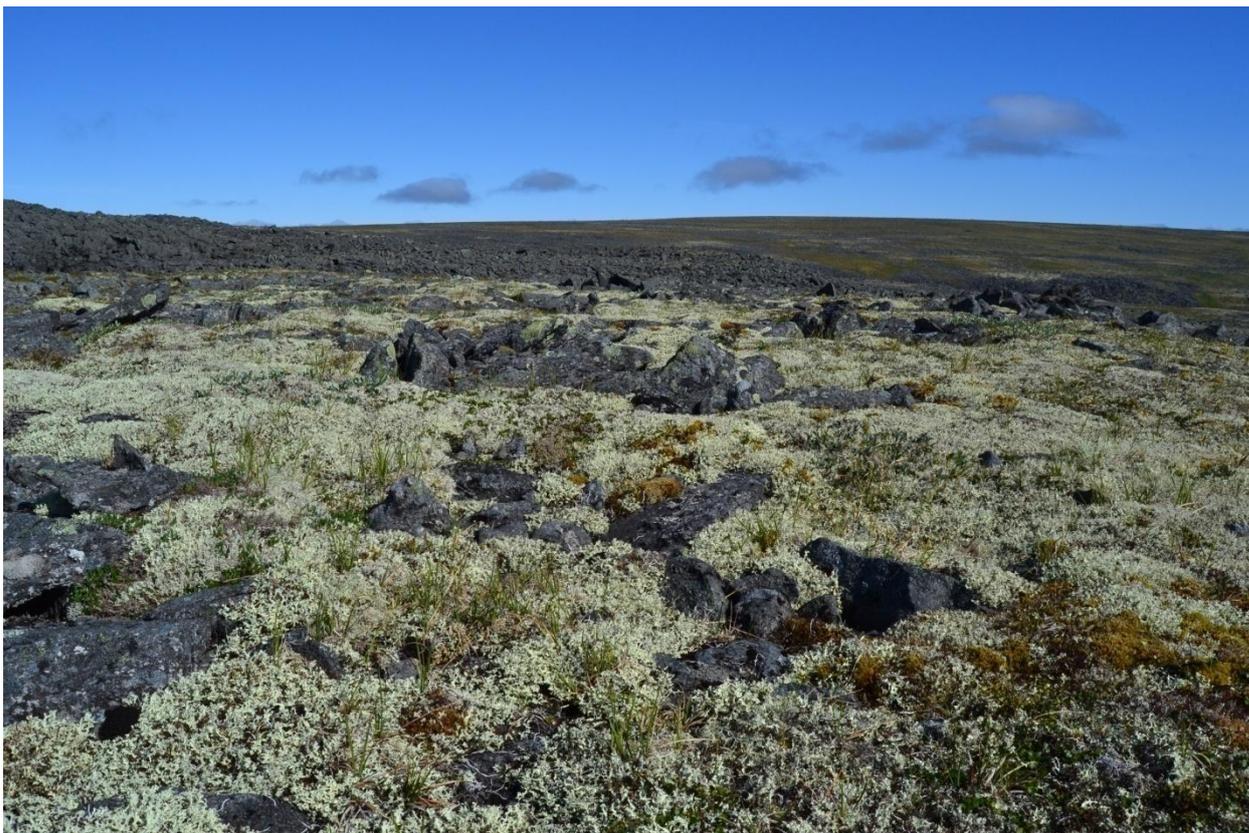
Кустарники: *Salix* sp.

Интегральное описание: Травы, как одиночные осоки, так и кочки ситника трёхраздельного (*Juncus trifidus*), развиваются преимущественно среди талломов лишайников, среди которых доминирует *Cetrariella delisei*. В большом количестве присутствует *Cladonia stellaris*. Среди мхов доминируют *Pleurozium schreberi*, однако по сравнению с лишайниками его доля в напочвенном покрове мала. Печеночники занимают лишённые прочей

растительности пространства. Кустарничковый ярус не развит — кустарнички принимают здесь стелющиеся среди талломов лишайников и трав формы. Подобным образом ведут себя и кустарники (*Salix sp.*). Некоторые кустарнички образуют небольшие подушки. Почвы не развиты или развиты слабо, представлены лишь маломощным органомным горизонтом.

Почва – петрозем типичный.

Тундра лишайниковая на высоте 740 м н. у. м. (ЛО-ТЛ-740-II)



Лишайники: *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia stellaris*, *Sphaerophorus globosus*

Мхи: *Pleurozium schreberi*

Травы: *Carex* sp.

Кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea*

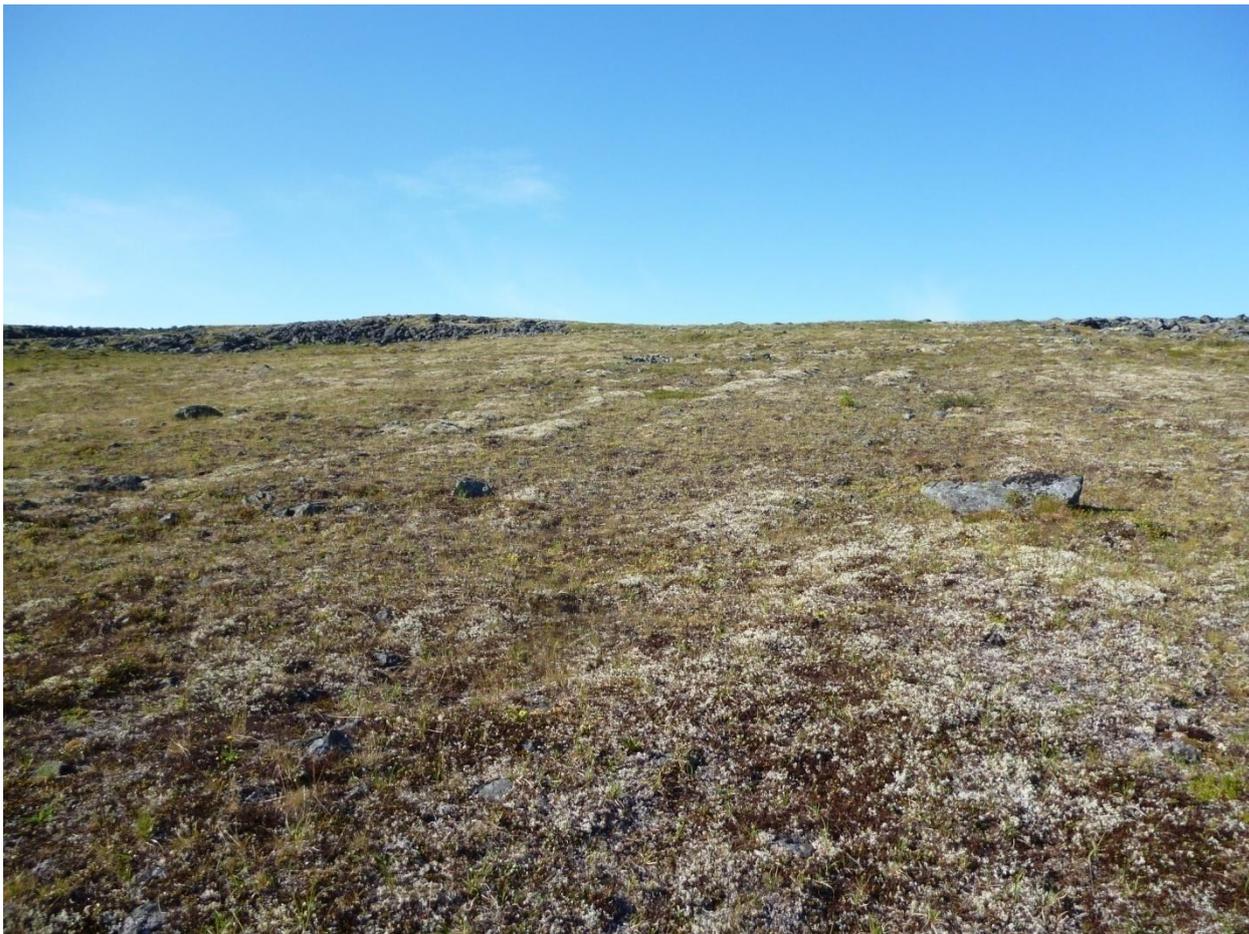
Кустарники: *Salix* sp., *Betula nana*

Интегральное описание:

Плотный, сомкнутый лишайниковый покров, образуемый *Flavocetraria nivalis*, встречаются пятна, образованные мхом *Pleurozium schreberi*. Заросли карликовых ив (*Salix* sp.) и карликовой березки (*Betula nana*), не превосходящие в высоту талломы лишайников, замещают плохо развитый кустарничковый покров. Разреженные травы представлены видами осок.

Почва — петрозем типичный.

Тундра травяно-лишайниковая на высоте 721 м н.у.м. (ЛЮ-ТЛ-721)



Лишайники: *Cladonia stellaris*, *Cetrariella delisei*

Травы: *Carex* sp.

Кустарнички: *Salix* cf. *polaris*, *Phyllodoce caerulea*, *Vaccinium vitis-idaea*

Кустарники: *Salix* sp.

Интегральное описание:

Растительный покров мозаичный, представляет собой равномерно размещенные травы (злаки, осоки), мхи, лишайники. Абсолютно преобладают лишайники. Кустарники и кустарнички не превышают талломов лишайников, пронизывая последние.

Почва — подбур иллювиально-гумусовый.

Болото на высоте 702 м н.у.м. (ЛЮ-БОЛ-702)



Мхи: *Dicranum* sp., *Sarmentypnum sarmentosum*, *Gymnomitrium concinnatum*

Травы: *Carex* sp., *Bartsia alpina*, *Ranunculus acris*

Кустарники: *Salix* sp.

Интегральное описание:

На высоте 702 м отобраны пробы в сильно обводненном, болотистом участке. Заросли *Salix* sp. Хорошо развитый растительный покров двудольных и однодольных растений, мхов. Данный обводненный участок развивается в результате выхода на поверхность подземных водотоков, продолжающих свой путь ниже по склону. Напочвенный покров представлен разнообразной моховой растительностью, образующей плотный, сомкнутый ковер. Сфагновые мхи отсутствуют.

Тундра ерниково-кустарничковая на высоте 428 м н.у.м. (ЛО-ТК-428)



Лишайники: *Cetraria islandica*

Мхи: *Pleurozium schreberi*

Кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*

Кустарники: *Betula nana*, *Salix* sp., *Juniperus communis*

Интегральное описание:

Данное сообщество развивается на бортах, образующих горную речную долину, спускающуюся к Сейдозеру. Сомкнутый покров кустарников не развит. Заросли *Betula nana* и *Salix* sp. представлены отдельно стоящими растениями, значительно превосходящими по высоте кустарничковый ярус. Плотный покров кустарничков *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium uliginosum*. Произрастают редкие хвощи, травы и двудольные растения. Напочвенный покров представлен мхами, преобладает среди которых *Pleurozium schreberi*, и лишайниками, среди которых преобладает *Cetraria islandica*. Почва — подбур иллювиально-гумусовый.

Приложение V. Список видов орибатид исследованных равнинных и горных тундр Кольского полуострова

Таблица 1. Обнаруженные виды орибатид и их средняя плотность населения в исследованных биотопах, экз./м².

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
Palaeacaridae																	
<i>Palaeacarus hystricinus</i> Tragardh, 1932	0	0	0	0	0	0	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palaeacarus kamenskii</i> (Zachvatkin, 1945)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	480	0	0	0	0
Brachychthoniidae Thor, 1934																	
<i>Brachychthonius</i> sp. 1	0	0	0	40	0	0	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachychthonius</i> sp. 2	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachychthonius</i> <i>impressus</i> Moritz, 1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0
<i>Eobrachychthonius</i> <i>laticus</i> (Berlese, 1910)	80	80	3960	3440	2320	0	0	240	0	520	0	40	200	80	0	1640	0
<i>Eobrachychthonius</i> <i>oudemansi</i> van der Hammen, 1952	0	0	0	120	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Liochthonius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0
<i>Liochthonius</i> sp1.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	160	0	0	0
<i>Liochthonius</i> sp2.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	280	0	80	80	0
<i>Liochthonius clavatus</i> (Forsslund, 1942)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	120	40	0	0
<i>Liochthonius</i> <i>lapponicus</i> (Tragardh, 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0	120	920	200	0	1120	600	1000	0	0

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
<i>Trimalaconothrus angulatus</i> Willmann, 1931	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	360	0	0	0	0	0
<i>Trimalaconothrus foveolatus</i> Willmann, 1931	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	760
<i>Trimalaconothrus maior</i> (Berlese, 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	240	0	0	0	0	1080
Mucronothridae Kunst, 1972																	
<i>Mucronothrus nasalis</i> (Willmann, 1929)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6360
Nothridae Berlese, 1896																	
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	920	0	40	1280	600	400	200	0	840	40	1400	400	160	560	0	0	200
Camisiidae Oudemans, 1900																	
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	360	120	0	0	280	0	40	0	0	0	0	40	120	120	120	0
<i>Camisia lapponica</i> (Tragardh, 1910)	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993	0	0	0	880	0	0	0	0	40	0	0	120	0	0	0	0	0
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	760	2120	2280	80	0	0	80	120	0	0	0	0	320	0	1440	640	0
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	1800	880	0	80	960	280	200	0	1440	120	0	2000	440	0	0	0
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	0	0	0	0	440	0	0	0	0	880	40	0	0	760	1760

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
Oppiidae Grandjean, 1951																	
<i>Micropia minus</i> (Paoli, 1908)	0	0	0	0	0	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	3400	2400	240	0	640	0	560	160	0	0	0	0	200	120	0	200	40
<i>Oppiella</i> sp. 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	160	0	0	0	0	0
<i>Oppiella</i> sp. 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	13720	4240	80	680	360	0	200	160	0	440	0	0	4240	80	0	160	0
<i>Oppiella maritima</i> (Strenzke, 1951)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	440	0	0	0	0
<i>Oppiella</i> cf. <i>keilbachi</i> (Moritz, 1969)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	120	0	0
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	6800	27720	0	0	0	0	1360	0	0	0	40	7600	0	0	5920	0
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	2520	360	160	0	0	0	800	5200	0	120	0	0	5000	40	4400	10320	200
<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	3600	0	2840	0	0	0	0	5240	0	0	0	0
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	120	0	200	0	0	120	0	0	0	0	0	0	120	2920	640	120	0
<i>Oppiella</i> cf. <i>translamellata</i> (Willmann, 1923)	1800	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	19800	0	0	0	120	0	0	0	0	0	480	0	0	9080	0
<i>Oppiella</i> sp.	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oppiella</i> sp2.	0	0	0	0	0	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Suctobelbidae Jacot, 1938																	
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	920	360	480	400	40	560	80	320	440	160	0	80	320	0	0	0	0

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
<i>Scheloriabates latipes</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	40	40	200	0	0	0	0
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese, 1908)	0	0	0	0	0	0	0	0	40	40	40	160	1640	0	80	920	160
Oribatulidae Thor, 1929																	
<i>Oribatula amblyptera</i> Berlese, 1916	0	0	0	0	0	0	0	0	360	120	240	280	0	0	0	0	0
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	1320	1120	1040	40	480	360	0	0	0	80	0	0	80	0	40	480	0
<i>Oribatula pannonica</i> Willmann, 1949	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0
Средняя плотность населения	61680	53480	92800	11680	10200	16720	15180	24240	23680	14680	14520	6200	81160	38240	39080	56200	18640
Стандартное отклонение	23479	22842	38313	7195	6640	14509	8252	9479	14521	12887	9222	10051	24332	10330	20721	44807	7538
Ошибка среднего	7425	7223	12116	2275	2100	4588	2609	2998	4592	4075	2916	3178	7695	3267	6553	14169	2384

Приложение VI. Доминирующие виды в исследованных биотопах

Таблица 1. Доминирующие виды в исследованных биотопах, %.

	ДЗ- ТЛ-1	ДЗ- ТЛ-2	ДЗ- ТК	ВЧ- ТЛ- 1019	ВЧ- ТЛ- 1008	ВЧ- ТЛ- 756	ВЧ- ТЛ- 579	ВЧ- ТК- 505	ЛО- ТЛ- 740-I	ЛО- ТЛ- 740-II	ЛО- ТЛ- 721	ЛО- БОЛ- 702	ЛО- ТК- 428	ЧТ- ТЛ- 638	ЧТ- ТЛ- 466	ЧТ- ТК- 419	ЧТ- БОЛ- 417
Brachychthoniidae Thor, 1934																	
<i>Eobrachychthonius lator</i> (Berlese, 1910)	0	0	4	29	23	0	0	1	0	4	0	1	0	0	0	3	0
<i>Liochthonius lapponicus</i> (Trägårdh, 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	1	0	1	2	3	0	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	6	2	0	0	0	0
<i>Sellnickochthonius furcatus</i> (Weis-Fogh, 1948)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	23	0	0
Malaconothridae Berlese, 1916																	
<i>Trimalaconothrus angulatus</i> Willmann, 1931	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
<i>Trimalaconothrus maior</i> (Berlese, 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	6
Mucronothridae Kunst, 1972																	
<i>Mucronothrus nasalis</i> (Willmann, 1929)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34
Nothridae Berlese, 1896																	
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	1	0	0	11	6	2	1	0	4	0	10	6	0	1	0	0	1

<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	22	0	12	0	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	21	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	16	0
Suctobelbidae Jacot, 1938																	
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	1	1	16	2	7	2	10	10	0	2	5	2	7	1	3	11	0
<i>Suctobelbella arcana</i> Moritz, 1970	0	0	0	0	0	1	3	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Suctobelbella cf. arcana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	3	0
<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)	0	1	0	0	0	0	3	6	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Suctobelbella cf. sarekensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	0	2	0
Hydrozetidae Grandjean, 1954																	
<i>Limnozetes cf. rugosus</i> (Sellnick, 1923)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Limnozetes ciliatus</i> (Schrank, 1803)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24
Ceratozetidae Jacot, 1925																	
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	22	12	2	0	0	0	4	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0
Chamobatidae (Thor, 1938)																	
<i>Chamobates borealis</i> (Trägårdh, 1902)	0	0	6	0	0	0	2	2	32	0	42	32	8	0	7	5	0

Mycobatidae Grandjean, 1954																		
<i>Mycobates sarekensis</i> (Trägårdh, 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	3	0	0	0
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	0	0	0	8	8	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Число доминирующих видов	5	5	5	6	6	4	4	7	3	5	3	6	10	4	5	6	5	