

## Разнообразие почвенных беспозвоночных окрестностей Падимейских озёр (Большеземельская тундра)

### Diversity of soil invertebrates in ecosystems near the Padimeyskie lakes in the Bolshezemelskaya tundra region of Russia

А.А. Таскаева, А.А. Кудрин, Т.Н. Конакова, А.А. Колесникова  
A.A. Taskaeva, A.A. Kudrin, T.N. Konakova, A.A. Kolesnikova

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая 28, Сыктывкар 167982 Россия. E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru.  
Institute of biology Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya Str. 28, Syktyvkar  
167982 Russia. E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru.

**Ключевые слова:** нематоды, дождевые черви, пауки, многоножки, коллемболы, жесткокрылые, Падимейские озёра, Большеземельская тундра, разнообразие.

**Key words:** Nematoda, Lumbricidae, Aranei, Lithobiidae, Collembola, Coleoptera, Padimeyskie lakes, Bolshezemelskaya tundra, diversity.

**Резюме.** В статье представлены результаты исследований фауны почвенных беспозвоночных в восточной части Большеземельской тундры. Выявлено 45 родов нематод, 45 видов коллембол, 16 из которых являются новыми для Большеземельской тундры и 13 видов крупных беспозвоночных, два из которых отмечены впервые в Большеземельской тундре. Описана структура населения, оценён уровень видового разнообразия почвенных беспозвоночных окрестностей Падимейских озёр.

**Abstracts.** 45 genera of nematoda, 45 species of collembola and 13 soil invertebrate species are revealed in the eastern part of the Bolshezemelskaya tundra, of which 16 species of springtails are newly recorded. The population structure is described, and species diversity of soil invertebrates in the vicinity of the Padimeysky lakes is evaluated.

## Введение

Биологическое разнообразие — важное понятие в биологии последних десятилетий. Инвентаризация или, оценка состояния биологического разнообразия предполагает таксономические исследования, описания новых видов и других таксонов, составление фаунистических списков, номенклатуру и классификацию форм биогеографической и биоценотической организации жизни, их картографирование, создание баз данных и т.д. [Чернов, 2002 (Chernov, 2002)]. Таксономические, фаунистические исследования арктической биоты России имеют длительную, двухсотлетнюю историю, но в последние три десятилетия наблюдается особенно интенсивное их развитие. К настоящему времени хорошо исследованы видовой состав и экология беспозвоночных животных тундровых экосистем Фенноскандии, Кольского полуострова, острова Шпицберген, полуострова Ямал, Западной Сибири, полуострова Таймыр, острова Врангеля. Однако ряд ключевых территорий нуждается в организации специальных фаунистических

исследований. Поэтому интерес к изучению фауны и экологии почвенной биоты Большеземельской тундры далеко не случаен, тем более, если принять во внимание тот факт, что данный регион на предмет видового разнообразия беспозвоночных животных изучен крайне слабо.

Так, например, сведения о нематодах Большеземельской тундры практически отсутствуют, имеются лишь данные по пресноводной фауне [Флора и фауна..., 1978 (Flora i fauna..., 1978)] и воркутинским тундрам [Кудрин и др., 2009 (Kudrin et al., 2009)]. В России нематоды тундровых почв исследованы в основном на территории Северо-Восточной Якутии и Западного Таймыра [Kuzmin, 1976].

Первые указания о фауне ногохвосток на территории европейского Северо-Востока относятся к 1909 г., когда Линнаниеми [Linnaniemi, 1909] был составлен список коллембол Канинского полуострова, где указывается 43 формы. Позднее он же опубликовал результаты научной экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал и в Карскую тундру [Linnaniemi, 1919]. К настоящему времени фауна коллембол Большеземельской тундры представлена 39 видами [Козловская, 1955 (Kozlovskaya, 1955), Бомбусова, Кузнецова, 1981 (Bombusova, Kuznetsova, 1981); Кузнецова, 2005 (Kuznetsova, 2005); Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Горячкин и др., 2011 (Goryachkin et al., 2011); Зубрий и др., 2011 (Zubriy et al., 2011)].

Специальных эколого-фаунистических исследований Lithobiidae и Lumbricidae в Большеземельской тундре не проводили, однако в работах [Козловская, 1957 (Kozlovskaya, 1957); Зубрий и др., 2011 (Zubriy et al., 2011)] даны сведения о составе и численности этих групп.

Первые сведения об аранеофауне тундровой зоны европейской России были опубликованы в 80-е гг. прошлого века на основе сборов проведённых в Большеземельской тундре [Танасевич, 1982; 1984

(Tanasevitch, 1982, 1984)]. С тех пор было опубликовано множество фаунистических и таксономических статей и, к настоящему моменту, все имеющиеся данные обобщены в работе Танасевича и Копонена [Tanasevitch, Koponen, 2006], где для подзоны южных тундр Русской равнины указано 216 видов пауков, приведены экологические данные и проанализировано зонально-ландшафтное распределение видов.

Первые данные о жужелицах и стафилинидах Большеземельской тундры можно найти в работах Сальберга [Sahlberg, 1898], где приводятся данные о 40 видах жужелиц и 70 видах коротконадкрылых жуков, собранных в Припечорском крае. Дальнейшие исследования тундровых сообществ европейского Северо-Востока проводились в рамках географических экспедиций в 1904–1908 гг. [Руднев, 1905 (Rudnev, 1905); Журавский, 1906, 1910 (Zhuravsky, 1906, 1910)]. Данные, полученные по результатам этих экспедиций, частично опубликованы Поппиусом [Porpius, 1905, 1910]. Автором для Большеземельской тундры и прилежащих островов приводится 140 видов жуков, в основном из семейств Carabidae и Staphylinidae. В монографии Г.Г. Якобсона [1905 (Jakobson, 1905)] для данной территории указывается 65 видов жужелиц. Последующая информация о жуках Большеземельской тундры в научных публикациях появилась только в конце XX–начале XXI века. Составлены аннотированные списки жужелиц и стафилинид Большеземельской тундры, охарактеризовано их зональное, ландшафтное, биотопическое распределение [Ужакина, 2006 (Uzhakina, 2006); Колесникова, Ужакина, 2002, 2005, 2006 (Kolesnikova, Uzhakina, 2002, 2005, 2006); Kolesnikova, Uzhakina, 2002; Ужакина, Долгин, 2006, 2007 (Uzhakina, Dolgin, 2006, 2007); Колесникова и др., 2014 (Kolesnikova et al., 2014)]. Результаты исследования сообществ мезофауны в тундровых экосистемах освещены как в работах по отдельным таксономическим группам [Чернов, Макарова, 2007], так и по экологии этой группы в целом [Чернов, 2002 (Chernov, 2002)]. Таким образом, цель настоящей работы — первичная инвентаризация фауны окрестностей Падимейских озёр, района, где наряду с геологоразведочными работами активно ведётся разработка крупного месторождения нефти.

## Район работ, материалы и методы

Большеземельская тундра (площадь более 100000 км<sup>2</sup>) расположена на крайнем северо-востоке европейской территории России. В физико-географическом отношении — это часть Печорской низменности, поэтому в рельефе преобладают моренные равнины с небольшими грядами-муссюрами. Большеземельская тундра подразделяется на две части: северную, которая дренируется реками, непосредственно впадающими в моря Северного Ледовитого океана, южную, более крупную, относящуюся к бассейну р. Печоры. Падимейские озёра (67°51' с.ш., 63°22' в.д.) представляют собой крупную

группу водоёмов в основном ледникового происхождения, располагающихся в южной тундре [Голдина, 1972 (Goldina, 1972)]. Среднегодовая температура исследуемого района составляет –0,5 °С (1964–2013), летняя температура воздуха достигает +12,7 °С (www.ib.komisc.ru). Среднегодовое значение осадков составляет 130–250 мм, большинство из которых выпадает в виде дождей в летний период.

Количественные учёты проведены в следующих растительных ассоциациях, более или менее полно отражающих основное разнообразие растительности данного района: ивняковых (ИТ), ерниковых (ЕТ), кустарничковых (КТ), пятнистых (ПТ) тундрах, тундровых (ЛТ) и пойменных (ПЛ) лугах.

Всего было отобрано 210 почвенных проб из 15 растительных сообществ в период 18–23 июля 2013 г. Почвенные ловушки не были установлены в силу короткого времени пребывания.

Для изучения нематод было отобрано 85 почвенных образцов размером 5x5 см на глубину 5 см в пятикратной повторности при помощи пробоотборника на каждом исследуемом участке. Выгонка почвенных проб осуществлялась при помощи модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 часов. Фиксацию проводили горячим (80 °С) 4 % раствором формалина. Для просветления и последующего определения нематод переводили из водно-глицериновой смеси в чистый глицерин с последующим изготовлением временных и постоянных препаратов. Для выявления таксономического состава нематод было проанализировано не менее 100 экз. из каждой пробы, полученные данные экстраполировались на всю пробу в целом. Численность нематод выражали в экз./100 г сухой почвы. Идентификацию нематод проводили до рода, используя инверсионный световой микроскоп Leica DM4000 В с использованием отечественных и зарубежных определителей [Bongers, 1988; Гагарин 1992 (Gagarin, 1992); Brzeski, 1998]. Таксономическая структура нематод приводится согласно Эбебу с соавторами [Abebe et al., 2006].

Для выявления коллембол было отобрано 75 почвенных проб размером 5x5x5 см. Экстракция микроартропод была проведена в лаборатории Института биологии сразу же после прибытия с помощью воронок Тулльгрена в течение семи дней до полного иссушения субстрата. Для идентификации коллембол были использованы определители [Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004].

На почвенную мезофауну было взято 50 образцов размером 25x25 см на глубину до 5–10 см. Разбор проб проводился вручную с последующей экстракцией в лаборатории. Мезофауну фиксировали в этиловом спирте (70 %), до вида идентифицировали представителей Lithobiidae, Lumbricidae, Coleoptera и Aranei. Подсчёт всех почвенных беспозвоночных осуществляли при помощи микроскопа МБС-10 и стереомикроскопа Leica EZ4D, используя определители [Крыжановский, 1965 (Kryzhanovskiy, 1965)] и статьи [Palmgren, 1976; Saarisalo, Eskov, 1996].

Инвентаризационное, или  $\alpha$ -разнообразие видов оценивалось путём расчёта показателей видового богатства (S), индекса Шеннона (H), индекса доминирования Бергера-Паркера (d).

## Результаты и обсуждение

Фауна почвенных беспозвоночных исследуемого района включает 45 родов нематод, 45 видов коллембол и 13 видов крупных почвенных беспозвоночных, из которых 18 видов впервые зарегистрированы в Большеземельской тундре. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются пойменные луга, ивняковые и кустарничковые тундры. Луговые, ерниковые и пятнистые тундры менее разнообразны (табл. 1, 2, 3).

**Нематоды.** Наибольшее количество родов нематод выявлено в кустарничковых тундрах (27) и пойменных сообществах (30), тогда как наибольшие показатели численности отмечены в луговых тундрах (табл. 1). Наименьшие показатели разнообразия и численности зарегистрированы в ерниковых тундрах, 16 родов и  $71 \pm 38$  экз./100 г, соответственно. Подобное таксономическое разнообразие нематод в исследованных растительных ассоциациях довольно

хорошо согласуется с данными, полученными в других субарктических регионах, где было отмечено от 11 до 43 родов [Kuzmin, 1976; Ruess et al., 2001], и в ряде случаев сопоставимо даже с лесными и луговыми биотопами умеренных широт [Hánel, 1996; de Goede, Bongers, 1998]. По мнению различных авторов, разнообразие и структурные особенности сообществ почвенных нематод в условиях Субарктики в основном зависят от растительности.

Во всех исследованных растительных ассоциациях доминирующие роды (4–6 родов) составляют более 50 % от общей численности нематод. Только два рода нематод (*Filenchus* и *Eudorylaimus*) являются доминантами на всех участках, тогда как в основном наборы доминирующих родов довольно сильно варьируют между участками. Так, только в ивняковых тундрах высокого обилия достигают представители родов *Actinolaimus* и *Aporcelaimellus*, а в пойменных биотопах — родов *Mesodorylaimus* и *Nygolaimus*. Луговые тундры характеризуются высокой долей родов *Prismatolaimus*, *Achromadora*, *Tylencholaimus*. Стоит отметить род *Acrobeloides*, относительное обилие которого в пятнистых тундрах достигает почти 50 %. Наиболее благоприятные условия для суще-

Таблица 1. Обилие (%) массовых родов, численность и индексы разнообразия нематод растительных сообществ окрестностей Падимейских озёр

Table 1. Abundance (%) of genera, density and diversity indexes of nematods in plant communities of the Padimeyskie lakes

| Род                                  | Типы сообществ |             |               |               |               |             |
|--------------------------------------|----------------|-------------|---------------|---------------|---------------|-------------|
|                                      | ИТ             | ЕТ          | КТ            | ПТ            | ЛТ            | ПЛ          |
| <i>Filenchus</i> Andrassy, 1954      | 10,1           | 9,9         | 5,8           | 20,1          | 4,6           | 4,7         |
| <i>Eudorylaimus</i> Andrassy, 1959   | 9,2            | 14,6        | 32,7          | 14,6          | 17,6          | 7,6         |
| <i>Actinolaimus</i> Cobb, 1913       | 33,7           | –           | 0,1           | –             | 4,3           | –           |
| <i>Aporcelaimellus</i> Heyns, 1965   | 14,5           | –           | 0,1           | 5,1           | 0,7           | 3,6         |
| <i>Plectus</i> Bastian, 1865         | 3,7            | 5,7         | 15,4          | 7,8           | 6,9           | 1,1         |
| <i>Acrobeloides</i> Cobb, 1924       | –              | 23,8        | 24,3          | 44,3          | –             | 9,7         |
| <i>Prionchulus</i> Cobb, 1916        | 0,8            | 1,7         | 1,7           | 5,6           | 1,7           | –           |
| <i>Prismatolaimus</i> deMan, 1880    | –              | 0,5         | 0,6           | –             | 10,7          | 1,1         |
| <i>Achromadora</i> Cobb, 1913        | 2,6            | –           | 1,1           | 0,1           | 10,7          | 1,2         |
| <i>Tylencholaimus</i> deMan, 1876    | –              | 2,3         | 0,8           | –             | 23,6          | 9,2         |
| <i>Mesodorylaimus</i> Andrassy, 1959 | 3,7            | –           | –             | –             | –             | 19,1        |
| <i>Nygolaimus</i> Cobb, 1913         | –              | –           | –             | –             | –             | 5,5         |
| Количество родов, S                  | 22             | 16          | 27            | 21            | 23            | 30          |
| Индекс Шеннона, H                    | 1,67           | 1,66        | 1,52          | 1,73          | 2,42          | 2,53        |
| Индекс Бергера-Паркера, d            | 2,54           | 2,35        | 0,54          | 0,48          | 0,24          | 0,25        |
| Численность, экз./100 г              | $111 \pm 5$    | $71 \pm 38$ | $576 \pm 226$ | $425 \pm 275$ | $851 \pm 226$ | $105 \pm 7$ |

Примечание: ИТ — ивняковые тундры, ЕТ — ерниковые тундры, КТ — кустарничковые тундры, ПТ — пятнистые тундры, ЛТ — тундровые луга, ПЛ — пойменные луга. К доминирующим отнесены роды, относительное обилие которых составляло более 5 % числа всех особей сообщества.

Remarks: ИТ — willow-scrub tundra, ЕТ — bushy tundra, КТ — subscrub tundra, ПТ — spotted tundra, ЛТ — tundra meadows, ПЛ — inundated meadows; «-» — genus is absend. Dominant genus — genus which have the relative abundance more than 5 % of all specimen number in the community.

ствования нематод в условиях тундр в основном связаны с луговыми растительными ассоциациями, где обычно регистрируются наибольшие показатели численности и разнообразия [Kuzmin, 1976]. Нами показана аналогичная картина (табл. 1).

**Коллемболы.** Выявлено 45 видов коллембол, большинство из которых широко распространено на европейском Северо-Востоке России (табл. 2). Специфичность фауне придаёт присутствие «сибирских» элементов, т.е. видов с восточно-палеарктическим ареалом, таких как *Protaphorura jacutica*, *Endonura reticulata*, *Folsomia amplissima*, *Folsomia diplophthalma* и *Pachytoma* sp.n. Вид *Pachytoma* sp. является новым для науки, до сих пор не описанный, но его находки известны из Пинежского заповедника, с Урала и из Сибири. В широтно-зональном плане фауна коллембол является сугубо бореальной, арктические виды отсутствуют. Общее число видов (45) незначительно для района исследований, но мо-

жет быть сравнимо с воркутинскими тундрами, где обнаружено 28 видов [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Горячкин и др., 2011 (Goryachkin et al., 2011)] и районом термальных урочищ Пымвапор, где зарегистрировано 37 видов [Зубрий и др., 2011 (Zubriy et al., 2011); Таскаева, неопубликованные данные (Taskaeva, unpublished data)]. В целом же список коллембол Большеземельской тундры благодаря данным исследованиям пополнился и к настоящему времени включает 68 видов. Для сравнения, на Кольском полуострове зарегистрировано 104 вида [Бабенко, 2012 (Babenko, 2012)]; на беломорском побережье Карелии за два года исследований отмечено 66 видов [Pomorski, Skarzyński, 1995]; на островах Кандалакшского заповедника — 64 вида [Бызова и др., 1986 (Byzova et al., 1986)]. Индекс Чао [Colwell, Coddington, 1994] показал, что в исследуемом районе потенциальное число видов выше (65), и данная величина, на наш взгляд, реали-

Таблица 2. Таксономический состав, обилие (%), численность и индексы разнообразия группировок коллембол растительных сообществ окрестностей Падимейских озёр  
Table 2. Composition, abundance (%), density and diversity indexes of collembolas in plant communities of the Padimeyskie lakes

| Семейство, вид                                    | Типы тундр |    |     |     |      |      |
|---|------------|----|-----|-----|------|------|
|   | ИТ         | ЕТ | КТ  | ПТ  | ЛТ   | ПЛ   |
| Tullbergiidae                                     |            |    |     |     |      |      |
| <i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976        | –          | –  | –   | –   | –    | 4,5  |
| Onychiuridae                                      |            |    |     |     |      |      |
| <i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)       | –          | –  | +   | –   | –    | –    |
| <i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)       | +          | +  | –   | –   | –    | +    |
| <i>Protaphorura boedvarssonii</i> Pomorski, 1993  | 5,6        | –  | –   | –   | –    | –    |
| * <i>Protaphorura macfadyeni</i> (Gisin, 1953)    | –          | –  | +   | –   | –    | –    |
| <i>Protaphorura stogovi</i> Pomorski, 1993        | +          | –  | –   | –   | –    | –    |
| <i>Protaphorura jacutica</i> Martynova, 1976      | –          | +  | +   | –   | –    | –    |
| <i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)      | +          | –  | +   | –   | –    | –    |
| Hypogastruridae                                   |            |    |     |     |      |      |
| <i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941) | 6,0        | –  | –   | –   | 11,3 | 3,0  |
| * <i>Choreutinula inermis</i> Tullberg, 1871      | –          | +  | –   | –   | –    | –    |
| * <i>Hypogastrura assimilis</i> Krausbauer, 1898  | –          | –  | –   | –   | –    | 36,1 |
| <i>Shoetella ununguiculata</i> Tullberg, 1869     | –          | –  | –   | –   | –    | 15,0 |
| Brachystomellidae                                 |            |    |     |     |      |      |
| * <i>Brachystomella parvula</i> (Schaeffer, 1896) | +          | –  | –   | –   | –    | 9,0  |
| Neanuridae  |            |    |     |     |      |      |
| <i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958           | –          | +  | 8,0 | 3,4 | 1,6  | 13,5 |
| <i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898     | –          | +  | +   | 1,3 | –    | +    |
| * <i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871 | –          | –  | –   | +   | 1,6  | –    |
| <i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901           | –          | –  | +   | –   | –    | –    |
| <i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949            | +          | +  | +   | +   | 1,6  | –    |
| <i>Anurida komi</i> Babenko, 1998                 | +          | –  | –   | –   | –    | –    |

Таблица 2. (продолжение)  
Table 2. (continuation)

| Семейство, вид                                     | Типы тундр  |             |             |             |             |         |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------|
|  | ИТ          | ЕТ          | КТ          | ПТ          | ЛТ          | ПЛ      |
| <i>Endonura reticulata</i> Axelson, 1905           | +           | –           | –           | +           | –           | +       |
| Odontellidae                                       |             |             |             |             |             |         |
| * <i>Xenyllodes armatus</i> (Axelson, 1903)        | –           | –           | –           | –           | –           | 3,0     |
| Isotomidae   |             |             |             |             |             |         |
| <i>Agrenia riparia</i> Fjellberg, 1986             | –           | –           | –           | –           | 1,6         | –       |
| * <i>Anurophorus septentrionalis</i> Palissa, 1966 | –           | +           | –           | –           | –           | –       |
| <i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)             | 2,2         | +           | +           | –           | –           | –       |
| <i>Folsomia amplissima</i> Potapov, Babenko, 2000  | –           | +           | +           | –           | –           | –       |
| * <i>Folsomia diplophthalma</i> (Axelson, 1902)    | 9,8         | –           | –           | –           | –           | –       |
| <i>Folsomia quadriculata</i> (Tullberg, 1871)      | 1,2         | 5,3         | 4,3         | –           | 6,5         | 7,5     |
| <i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839               | <b>40,4</b> | +           | +           | –           | –           | +       |
| <i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)          | 1,4         | –           | +           | –           | –           | –       |
| <i>Pachyotoma</i> sp.                              | –           | +           | 1,5         | –           | –           | –       |
| <i>Parisotoma ekmani</i> Fjellberg, 1977           | –           | +           | +           | –           | –           | –       |
| <i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)       | 22,5        | 2,3         | +           | –           | 6,5         | –       |
| <i>Tetracanthella whalgreni</i> Linnaniemi, 1907   | +           | <b>66,0</b> | <b>79,1</b> | <b>92,8</b> | 8,1         | –       |
| Entomobryidae                                      |             |             |             |             |             |         |
| * <i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)     | –           | –           | –           | –           | –           | +       |
| * <i>Entomobrya nivalis</i> (L., 1758)             | –           | 5,9         | –           | +           | –           | 1,5     |
| * <i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)     | –           | –           | +           | –           | –           | –       |
| <i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)     | –           | 2,2         | –           | +           | –           | –       |
| Tomoceridae  |             |             |             |             |             |         |
| <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)          | +           | –           | –           | –           | –           | –       |
| Sminthurididae                                     |             |             |             |             |             |         |
| <i>Sphaeridia pumilis</i> Krausbauer, 1898         | 6,2         | 13,6        | +           | +           | <b>56,5</b> | 1,5     |
| Arrhopalitidae                                     |             |             |             |             |             |         |
| <i>Arrhopalites principalis</i> Stach, 1945        | +           | +           | –           | –           | –           | –       |
| Katiannidae  |             |             |             |             |             |         |
| * <i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)       | +           | –           | +           | –           | –           | –       |
| * <i>Sminthurinus concolor</i> (Meinert, 1896)     | –           | –           | +           | –           | –           | –       |
| * <i>Sminthurinus niger</i> (Lubbock, 1868)        | –           | –           | –           | –           | –           | 1,5     |
| Bourletiellidae                                    |             |             |             |             |             |         |
| * <i>Heterosminthurus claviger</i> Gisin, 1958     | –           | –           | +           | –           | 3,2         | –       |
| * <i>Heterosminthurus insignis</i> (Reuter, 1876)  | –           | –           | –           | –           | 1,6         | –       |
| Количество видов, S                                | 21          | 19          | 22          | 9           | 11          | 16      |
| Индекс Шеннона, H                                  | 1,88        | 1,30        | 0,96        | 0,37        | 1,57        | 2,06    |
| Индекс Бергера-Паркера, d                          | 0,404       | 0,660       | 0,791       | 0,928       | 0,564       | 0,361   |
| Численность, тыс.экз./м <sup>2</sup>               | 20,0±6,9    | 19,6±5,1    | 13,6±4,1    | 28,2±7,1    | 5,0±1,1     | 3,6±0,8 |

Примечание: \* — новые виды для Большеземельской тундры; «+» обилие менее 1,3 %, жирным шрифтом выделены эвдоминанты. Типы растительных сообщества даны в таблице 1.

Remarks: species marked by asterisk (\*) are new for Bolshezemelskaya tundra. «+» — species is present in community but its percent is less than 1,3 %. Eudominant species are taken by **bold**. «-» — species is absend. Types of vegetation are given in Table 1.

тична и свидетельствует о недооценке общего разнообразия локальной фауны.

Наибольшее число видов зарегистрировано в кустарничковых, ивняковых и ерниковых тундрах, где отмечена более или менее схожая плотность населения ногохвосток по сравнению с другими тундрами (табл. 2). Сообщество коллембол пятнистых и луговых тундр характеризуется низким разнообразием и включает 9 и 11 видов, соответственно. Однако, именно в пятнистых тундрах наблюдается высокая численность коллембол (28 тыс. экз./м<sup>2</sup>), а также панцирных клещей (94 тыс. экз./м<sup>2</sup>) по сравнению с другими типами растительных сообществ.

Почти все обследованные группировки отличаются повышенной относительной плотностью немногих видов (табл. 2), часто существенно превышающей уровень эудоминирования (39,4 %) по шкале

Энгельманна [Engelmann, 1978]. Индекс Бергера-Паркера варьирует от 0,4 (в пойменных лугах и ивняковых тундрах) до 0,8–0,9 (в кустарничковых и пятнистых тундрах). Своеобразной чертой структуры группировок коллембол ерниковых, кустарничковых и пятнистых тундр является высокая степень доминирования аркто-борео-монтанного вида *Tetracanthella whalgreni*. Аналогичная картина была отмечена для приморских лугов и наскальных стадий на островах Кандалакшского заповедника [Бызова и др., 1986 (Byzova et al., 1986)]. Такая особенность характерна для обеднённых комплексов, формирующихся в экстремальных условиях, но иногда отмечается и для многовидовых группировок естественных мезофитных сообществ [Кузнецова, 2005 (Kuznetsova, 2005)]. В ивняковых и луговых тундрах преобладают *Isotoma viridis* и *Sphaeridia pumilis*.

Таблица 3. Таксономический состав, обилие (%), численность и индексы разнообразия крупных почвенных беспозвоночных растительных сообществ окрестностей Падимейских озёр

Table 3. Composition (%), abundance (%), density and diversity indexes of large soil invertebrates in plant communities of the Padimeyskie lakes

| Семейство, вид                                   | Типы тундр |          |          |          |         |          |
|--|------------|----------|----------|----------|---------|----------|
|  | ИТ         | ЕТ       | КТ       | ПТ       | ЛТ      | ПЛ       |
| <b>Oligochaeta</b>                               |            |          |          |          |         |          |
| Lumbricidae                                      |            |          |          |          |         |          |
| <i>Eisenia nordenskjoldi</i> (Eisen, 1873)       | 15,8       | –        | –        | –        | –       | –        |
| <b>Aranei</b>                                    |            |          |          |          |         |          |
| Linyphiidae                                      |            |          |          |          |         |          |
| <i>Mecynargus borealis</i> (Jackson, 1930)       | –          | 1,0      | 8,4      | –        | –       | –        |
| <i>Semljicola thaleri</i> (Eskov, 1981)          | –          | 2,0      | –        | –        | –       | –        |
| <b>Chilopoda</b>                                 |            |          |          |          |         |          |
| Lithobiidae                                      |            |          |          |          |         |          |
| <i>Lithobius curtipes</i> (C.L. Koch, 1847)      | 1,8        | 2,0      | 29,2     | 9,1      | –       | –        |
| <b>Insecta</b>                                   |            |          |          |          |         |          |
| Carabidae  |            |          |          |          |         |          |
| <i>Carabus truncatocollis</i> Eschscholtz, 1833  | –          | 1,0      | –        | –        | –       | –        |
| <i>Dischirius arenosus</i> Stephens, 1827        | –          | –        | –        | 9,1      | –       | 6,2      |
| <i>Dischirius</i> sp.                            | –          | –        | 4,2      | –        | 20,0    | 3,1      |
| Staphylinidae                                    |            |          |          |          |         |          |
| <i>Olophrum boreale</i> (Paykull, 1792)          | –          | 1,0      | –        | –        | –       | –        |
| <i>Atheta thulea</i> Poppius, 1909               | 5,4        | –        | –        | –        | –       | –        |
| Elateridae                                       |            |          |          |          |         |          |
| * <i>Oedostethus algidus</i> (Sahlberg, 1883)    | –          | –        | –        | –        | –       | 6,2      |
| <i>Hypnoidus</i> sp.                             | –          | –        | 4,2      | –        | –       | –        |
| Cantharidae                                      |            |          |          |          |         |          |
| <i>Podabrus alpinus</i> (Paykull, 1798)          | 15,8       | 1,0      | 4,2      | –        | 40,0    | –        |
| Cryptophagidae                                   |            |          |          |          |         |          |
| * <i>Cryptophagus lapponicus</i> Gyllenhal, 1828 | –          | –        | –        | –        | –       | 3,1      |
| Количество видов, S                              | 4          | 6        | 5        | 2        | 2       | 4        |
| Индекс Шеннона, H                                | 0,64       | 0,84     | 0,61     | 0,50     | 0,44    | 0,84     |
| Индекс Бергера-Паркера, d                        | 0,25       | 0,14     | 0,2      | 0,5      | 0,5     | 0,17     |
| Численность, экз./м <sup>2</sup>                 | 70,4±12,7  | 12,8±4,2 | 32,0±6,2 | 41,6±7,3 | 6,4±3,9 | 27,2±5,6 |

Примечание: \* — новые виды для Большеземельской тундры; «+» обилие менее 1,3 %, жирным шрифтом выделены эудоминанты. Типы растительных сообщества даны в таблице 1.

Remarks: species marked by asterisk (\*) are new for Bolshezemelskaya tundra. «+» — species is present in community but its percent is less than 1,3 %. Eudominant species are taken by bold. «-» — species is absend. Types of vegetation are given in Table 1.

Более равномерное распределение характерно только для пойменных лугов ( $d = 0,4$ ), но, возможно, здесь большую значимость играет низкая плотность населения ногохвосток (около 3,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>).

**Крупные почвенные беспозвоночные.** Среди крупных почвенных беспозвоночных выявлено 13 видов из 9 семейств (табл. 3). Дождевые черви зарегистрированы только в ивняке травянистом, где представлены единственным видом *Eisenia nordenskjoldi*, обладающим комплексом разнообразных адаптационных возможностей, позволяющих существовать в чрезвычайно контрастных условиях, поэтому этот вид заселил зональные тундры, в том числе острова Ледовитого океана, лесную зону, лесостепи Азии и частично Восточной Европы [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014 (Vsevolodova-Perel', Leirikh, 2014)].

Пауки представлены единичными экземплярами распространённого в Голарктике *Mecynargus borealis* (Jackson, 1930), а также *Semljicola thaleri* (Eskov, 1981), проникающего в Европу из Сибири по южно-тундровой и северотаежной подзонам [Танасевич, Нехаева, 2014 (Tanasevitch, Nekhaeva, 2014)]. Оба вида ранее отмечались для Большеземельской тундры [Танасевич, Коронен, 2007]. Незначительное количество собранных экземпляров (средняя численность пауков на участках составляет 3,2 экз./м<sup>2</sup>), вероятнее всего обусловлено методикой сбора. Так, в горных тундрах Кольского полуострова *M. borealis* достаточно обычен, а его численность достигает в среднем 100 экз./м<sup>2</sup> [Nekhaeva, 2015; Нехаева, неопубликованные данные (Nekhaeva, unpublished data)].

Обнаруженный нами *Lithobius curtipes* — подстилочный эвритопный вид многоножек, в одинаковой степени заселяющий таёжные и тундровые биоценозы. Распространён от арктических тундр (о. Долгий) до степей Южного Урала включительно [Фарзалиева, 2008 (Farzalieva, 2008)], наибольшей численности в исследуемом районе достигает в кустарничковых тундрах (до 19,2 экз./м<sup>2</sup>). Жесткокрылые насекомые, представленные журами, стафилинидами, мягкотелками, щелкунами, скрытниками, предпочитают заселять подстилку и почву луговых и ивняковых сообществ, при этом обладая невысокой численностью. Среди жури отмечены *Dyschirius arenosus* и *Carabus truncaticollis*. Последний вид — один из массовых характерных арктических видов в тундровых сообществах, заселяющий как различные интразональные, так и плакорные зональные сообщества [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. *Dyschirius arenosus* распространён в Арктике не далее южных пределов тундры, чаще до лесотундры, для Большеземельской тундры приводится по единичным находкам. Из стафилинид в ерниковых тундрах зарегистрирован *Olophrum boreale*, вид, часто встречающийся в различных сообществах тундровой зоны и проникающий далеко на север [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Чернов и

др., 2014 (Chernov et al., 2014)] и *Atheta thulea*, вид, распространённый на севере Европы и в Северной Корее, на территории европейского Северо-Востока России отмечен в тундре и лесотундре, а также в горно-тундровом поясе Урала [Колесникова, 2005 (Kolesnikova, 2005)]. Среди щелкунов выявлен *Oedostethus algidus*, населяющий зональную лесотундру и южные тундры, предпочитая пойменные ландшафты, может проникать дальше на север Большеземельской тундры, типичный эварт. Личинки щелкунов (*Hypnoidus* sp.) в основном присутствуют в кустарничковых тундрах.

Помимо выше перечисленных видов, нами обнаружены другие представители насекомых, не входящие в почвенную фауну и потому не включённые в табл. 3. Следует отметить вид *Thanatophilus lapponicus* — постоянный компонент тундровых фаун жесткокрылых [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. Это единственный метаарктический циркумполярный вид среди мертвоедов, в тундровой зоне занимает весь спектр экологических ниш данного семейства. *Monochamus sutor*, зарегистрированный среди усачей, можно охарактеризовать как «залётную» особь [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. Листоед *Chrysolina fastuosa* — обычный представитель зональных тундровых и лесотундровых группировок, распространённый в пределах Западной Палеарктики.

В целом в зональных кустарничковых, ерниковых и пятнистых тундрах общая численность мезофауны изменяется от 12,8 до 41,6 экз./м<sup>2</sup>. В пойменных сообществах этот показатель, вне зависимости от степени увлажнённости биотопа и общего проективного покрытия злаками или осоками, варьирует аналогично: от 6,4 до 70,4 экз./м<sup>2</sup>. Самая высокая общая численность почвенной мезофауны зарегистрирована в ивняках травянистых (57,6-83,2 экз./м<sup>2</sup>), что характерно для тундровой зоны [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008)]. Личинки двукрылых насекомых многочисленны во всех обследованных биотопах, численность их варьирует от 6,4 экз./м<sup>2</sup> в пойменных сообществах до 57,6 экз./м<sup>2</sup> в ивняковых тундрах. Личинки перепончатокрылых насекомых, напротив, малочисленны и отмечены только в луговых сообществах.

Для тундровой зоны европейского Северо-Востока России известно примерно 350 видов крупных беспозвоночных, жизненный цикл которых полностью или частично проходит в мерзлотных почвах. Большая часть мезофауны представлена видами пауков (Aranei), многоножек (Lithobiidae), жури (Carabidae), стафилинид (Staphylinidae), ведущими хищный образ жизни. Приблизительно 70 % от общей зоомассы почвенных беспозвоночных в тундровой зоне составляют дождевые черви (Lumbricidae), которые представлены здесь всего лишь одним-двумя видами. Значительную долю в составе почвенной мезофауны составляют личинки двукрылых (Diptera). Общая численность мезофауны значитель-

Более равномерное распределение характерно только для пойменных лугов ( $d = 0,4$ ), но, возможно, здесь большую значимость играет низкая плотность населения ногохвосток (около 3,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>).

**Крупные почвенные беспозвоночные.** Среди крупных почвенных беспозвоночных выявлено 13 видов из 9 семейств (табл. 3). Дождевые черви зарегистрированы только в ивняке травянистом, где представлены единственным видом *Eisenia nordenskjoldi*, обладающим комплексом разнообразных адаптационных возможностей, позволяющих существовать в чрезвычайно контрастных условиях, поэтому этот вид заселил зональные тундры, в том числе острова Ледовитого океана, лесную зону, лесостепи Азии и частично Восточной Европы [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014 (Vsevolodova-Perel', Leirikh, 2014)].

Пауки представлены единичными экземплярами распространённого в Голарктике *Mecynargus borealis* (Jackson, 1930), а также *Semljicola thaleri* (Eskov, 1981), проникающего в Европу из Сибири по южно-тундровой и северотаежной подзонам [Танасевич, Нехаева, 2014 (Tanasevitch, Nekhaeva, 2014)]. Оба вида ранее отмечались для Большеземельской тундры [Танасевич, Коронен, 2007]. Незначительное количество собранных экземпляров (средняя численность пауков на участках составляет 3,2 экз./м<sup>2</sup>), вероятнее всего обусловлено методикой сбора. Так, в горных тундрах Кольского полуострова *M. borealis* достаточно обычен, а его численность достигает в среднем 100 экз./м<sup>2</sup> [Nekhaeva, 2015; Нехаева, неопубликованные данные (Nekhaeva, unpublished data)].

Обнаруженный нами *Lithobius curtipes* — подстилочный эвритопный вид многоножек, в одинаковой степени заселяющий таёжные и тундровые биоценозы. Распространён от арктических тундр (о. Долгий) до степей Южного Урала включительно [Фарзалиева, 2008 (Farzalieva, 2008)], наибольшей численности в исследуемом районе достигает в кустарничковых тундрах (до 19,2 экз./м<sup>2</sup>). Жесткокрылые насекомые, представленные журами, стафилинидами, мягкотелками, щелкунами, скрытниками, предпочитают заселять подстилку и почву луговых и ивняковых сообществ, при этом обладая невысокой численностью. Среди жури отмечены *Dyschirius arenosus* и *Carabus truncaticollis*. Последний вид — один из массовых характерных арктических видов в тундровых сообществах, заселяющий как различные интразональные, так и плакорные зональные сообщества [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. *Dyschirius arenosus* распространён в Арктике не далее южных пределов тундры, чаще до лесотундры, для Большеземельской тундры приводится по единичным находкам. Из стафилинид в ерниковых тундрах зарегистрирован *Olophrum boreale*, вид, часто встречающийся в различных сообществах тундровой зоны и проникающий далеко на север [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008); Чернов и

др., 2014 (Chernov et al., 2014)] и *Atheta thulea*, вид, распространённый на севере Европы и в Северной Корее, на территории европейского Северо-Востока России отмечен в тундре и лесотундре, а также в горно-тундровом поясе Урала [Колесникова, 2005 (Kolesnikova, 2005)]. Среди щелкунов выявлен *Oedostethus algidus*, населяющий зональную лесотундру и южные тундры, предпочитая пойменные ландшафты, может проникать дальше на север Большеземельской тундры, типичный эварт. Личинки щелкунов (*Hypnoidus* sp.) в основном присутствуют в кустарничковых тундрах.

Помимо выше перечисленных видов, нами обнаружены другие представители насекомых, не входящие в почвенную фауну и потому не включённые в табл. 3. Следует отметить вид *Thanatophilus lapponicus* — постоянный компонент тундровых фаун жесткокрылых [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. Это единственный метаарктический циркумполярный вид среди мертвоедов, в тундровой зоне занимает весь спектр экологических ниш данного семейства. *Monochamus sutor*, зарегистрированный среди усачей, можно охарактеризовать как «залётную» особь [Чернов и др., 2014 (Chernov et al., 2014)]. Листоед *Chrysolina fastuosa* — обычный представитель зональных тундровых и лесотундровых группировок, распространённый в пределах Западной Палеарктики.

В целом в зональных кустарничковых, ерниковых и пятнистых тундрах общая численность мезофауны изменяется от 12,8 до 41,6 экз./м<sup>2</sup>. В пойменных сообществах этот показатель, вне зависимости от степени увлажнённости биотопа и общего проективного покрытия злаками или осоками, варьирует аналогично: от 6,4 до 70,4 экз./м<sup>2</sup>. Самая высокая общая численность почвенной мезофауны зарегистрирована в ивняках травянистых (57,6-83,2 экз./м<sup>2</sup>), что характерно для тундровой зоны [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008)]. Личинки двукрылых насекомых многочисленны во всех обследованных биотопах, численность их варьирует от 6,4 экз./м<sup>2</sup> в пойменных сообществах до 57,6 экз./м<sup>2</sup> в ивняковых тундрах. Личинки перепончатокрылых насекомых, напротив, малочисленны и отмечены только в луговых сообществах.

Для тундровой зоны европейского Северо-Востока России известно примерно 350 видов крупных беспозвоночных, жизненный цикл которых полностью или частично проходит в мерзлотно-почвах. Большая часть мезофауны представлена видами пауков (Aranei), многоножек (Lithobiidae), жури (Carabidae), стафилинид (Staphylinidae), ведущими хищный образ жизни. Приблизительно 70 % от общей зоомассы почвенных беспозвоночных в тундровой зоне составляют дождевые черви (Lumbricidae), которые представлены здесь всего лишь одним-двумя видами. Значительную долю в составе почвенной мезофауны составляют личинки двукрылых (Diptera). Общая численность мезофауны значитель-



но варьирует в зависимости от типа растительных сообществ и часто определяется микроклиматическими условиями [Колесникова и др., 2008 (Kolesnikova et al., 2008)].

Можно констатировать, что зональные тундры, характеризующиеся развитым моховым покровом, слабым присутствием травянистой растительности, высоким проективным покрытием лишайников, имеют обеднённый состав беспозвоночных. Судя по значениям индексов (табл. 1, 2, 3), самый высокий уровень инвентаризационного разнообразия почвенных беспозвоночных характерен для пойменных лугов. Объясняется это тем, что пойменные сообщества имеют специфический «земноводный» характер и особые черты гидротермического режима. Отложение на поверхности пойменных почв речного аллювия приводит к обогащению почвы неорганическими веществами. Пышное развитие растительности, аккумулирующей большое количество азота и зольных элементов питания, ведёт к обогащению пойменных почв органическим веществом и способствует их структурированию. Все это приводит к высокой биогенности пойменных почв. Яркое подтверждение этому — характеристика нематоценозов пойменных экосистем (табл. 1).

## Заключение

В районе Падимейских озёр зарегистрировано 45 родов нематод. Наиболее благоприятные условия для их существования в условиях тундр в основном связаны с луговыми растительными ассоциациями, где обычно регистрируются наибольшие показатели численности и разнообразия. Среди коллембол выявлено 45 видов, 16 из которых являются новыми для Большеземельской тундры. Фауна ногохвосток представлена в основном голарктическими видами, специфику ей придают виды, имеющие восточно-палеарктическое распространение. Среди крупных почвенных беспозвоночных обнаружено 13 видов, два из них впервые отмечены в Большеземельской тундре. По уровню видового богатства, таксономической структуре рассмотренная фауна имеет черты, типичные для равнинной южной тундры восточноевропейского сектора Субарктики. Наибольший уровень таксономического разнообразия отмечен в пойменных лугах, наименьший — в пятнистых тундрах.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в организации экспедиции Е.М. Лаптевой, за описание растительных сообществ — А.Н. Панюкову, за определение пауков — А.А. Нехаевой.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Президиума РАН №15-15-4-46 «Взаимосвязь биоразнообразия и биопродукционного потенциала наземных экосистем Европейской Арктики с особенностями формирования мерзлотных почв и динамическими аспектами их трансформации в современных условиях климата».

## Литература

- Abebe E., Andrassy I., Traunspurger W. 2006. Freshwater nematodes: Ecology and taxonomy. Cambridge, MA: CABI Publishing. 753 p.
- Babenko A.B. 2012. [Springtails (Hexapoda, Collembola) of tundra landscapes of the Kola peninsula] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.91. No.4. P.411–427. [In Russian].
- Bombusova E.N., Kuznetsova N.A. 1981. [Microarthropoda of forest-tundra soils of vicinities of Vorkuta] // Problemi pochvennoi zoologii. Kiev. P.34–35. [In Russian].
- Bongers T. 1988. De nematoden van Nederland. Utrecht, Netherlands: KNNV. 408 p.
- Brzeski M.W. 1998. Nematodes of Tylenchina in Poland and Temperate Europe. Muzeum Institut Zoologii. Polska Akademia nauk. Warszawa. 397p.
- Byzova Yu.B., Uvarov A.V., Gubina V.G. 1986. [Soil invertebrates of belomorsky islands of Kandalaksha Reserve]. Moscow: Nauka. 311 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 2002. [Arctic biota: Taxonomic diversity] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.81. No.12. P.1411–1431. [In Russian].
- Chernov Yu.I., Makarov K.V., Eremin P.K. 2001. [Carabidae (Coleoptera) in the Arctic Fauna: Communication 2] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.80. No.3. P.285–293. [In Russian].
- Chernov Y.I., Makarova O.L. 2007. Beetles (Coleoptera) in High Arctic // Proceedings of the XIII European carabidologists meeting. Blagoevgrad. P.207–240.
- Chernov Yu.I., Makarova O.L., Penev L.D., Khruleva O.A. 2014. [The beetles (Insecta, Coleoptera) in the Arctic fauna. Communication 1. Faunal composition] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.93. No.1. P.7–44. [In Russian].
- Colwell R.K., Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B) Vol.345. P.101–118.
- Engelmann H.-D. 1978. Zur dominanz klassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. Bd.18. S.378–380.
- Farzalieva G.Sh. 2008. [Fauna and chorology of myriapods (Myriapoda) of the Urals and Cisural area]. Avtoreferat dissertatsii ... kandidata biologicheskikh nauk. Moscow. 24 p. [In Russian].
- Fjellberg A. 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark // Fauna entomologica Scandinavica. Vol.35. 184 p.
- Fjellberg A. 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol.42. Leiden: Brill. 264 p.
- [Flora and fauna of reservoirs of the European North (on the example of lakes of the Bolshzemelskaya tundra)]. 1978. L.: Nauka. 192 p. [In Russian].
- Gagarin V.G. 1992. [Free-living nematodes of freshwater of USSR]. St.Peterburg: Gidrometeoizdat. 152 p. [In Russian].
- de Goede R.G.M., Bongers T. 1998. Nematode communities of northern temperate grassland ecosystems. Focus Verlag, Giessen. 338 p.
- Goldina L.P. 1972. [Physiographic features of lakes in the Bolshzemelskaya tundra]. Leningrad: Nauka. 102 p. [In Russian].
- Goryachkin S.V., Gilichinskii D.A., Gubin S.V., Lapteva E.M., Lupachev A.V., Fedorov-Davidov D.G., Zazovskaya E.P., Mazhitova G.G., Mergelov N.S., Vinogradova Yu.A., Melekhina E.N., Taskaeva A.A. 2011. [Condition of the arctic and subarctic soils for the International polar year] // Polyarnaya kriosfera vodi i suchi. Moscow: Paulsen. P.193–217. [In Russian].
- Hánel L. 1996. Soil nematodes in five spruce forests of the Beskydy mountains Czech Republic // Fund. Appl. Nematol. Vol.19. P.15–24.
- Kolesnikova A.A. 2005. [Spatial distribution of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) of the European North-East] // Zakonomernosti zonalnoi organizatsii kompleksov zhivotnogo naseleniya evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii (Trudi Komi NC UrO RAN, No. 177.). Syktyvkar. P.206–231. [In Russian].

- Kolesnikova A.A., Dolgin M.M., Konakova T.N. 2014. [Zonal distribution of Carabidae on the European North-East of Russia] // Vestnik Severnogo (Arcticheskogo) federalnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. No.3. P.79–93. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Melekhina E.N., Taskaeva A.A. 2008. [Soil invertebrates in the subarctic tundra of the European part of Russia] // Sever: arcticheskii vector socialno-ekologicheskikh issledovaniy. Syktyvkar. P.295–315. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Uzhakina O.A. 2002a. [Research of Coleoptera fauna (Carabidae, Staphylinidae) of the Pechora River delta and adjacent territories] // Sovremennye problemi populyacionnoi, istoricheskoi i prikladnoi ekologii: Materiali konferencii molodih uchenukh. Ekaterinburg. P.76–82. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Uzhakina O.A. 2002b. The possibility of using the soil invertebrates (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) as bioindicators of the state of reindeer pastures. In: Reindeer as a Keystone Species in the North — Biological, Cultural and Socio-Economic Aspects. Proceedings of the 1st CAES PhD Course. Rovaniemi. P.64–71.
- Kolesnikova A.A., Uzhakina O.A. 2005. [About fauna and biotopical distribution of ground beetles (Carabidae) and rove beetles (Staphylinidae) of the Nenets Autonomous Area] // Bioraznoobrazie nazemnykh i vodnykh ekosistem ohranyaemih territorii Malozemel'skoi tundri i priligaushchih raionov. Syktyvkar. P.62–76. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Uzhakina O.A. 2006. [Coleoptera local faunas (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) in studying the diversity of protected areas] // Materiali IV soveschaniya mezhdunarodnogo kontakt'nogo foruma po sohraneniu mestoobitaniy v Barentsevom regione. Syktyvkar. P.92–98. [In Russian].
- Kozlovskaya L.S. 1955. [To the characteristic of soil fauna of the Bolshezemelskaya tundra] // Doklady Akademii nauk SSSR. T.104. Vol.3. P.1017–1018. [In Russian].
- Kozlovskaya L.S. 1957. [The comparative characteristic of soil fauna in the western part of the Usa river basin] // Trudi instituta lesa. T.36. P.165–177. [In Russian].
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. [Carabidae — Ground beetles]. Opredelitel nasekomykh evropeiskoi chasti USSR. T.II. M.—L.: Nauka. P.29–77. [In Russian].
- Kudrin A.A., Lapteva E.M., Dolgin M.M. 2009. [Soil nematodes of tundra ecosystems] // Problemi izucheniya i ohrani zhivotnogo mira na Severe: Materiali dokladov Vserossiiskoi nauchnoi konferencii s mezhdunarodnym uchastiem. Syktyvkar. P.182–184. [In Russian].
- Kuzmin L.L. 1976. Free-living nematodes in the tundra of western Taimyr // Oikos. Vol.27. P.501–505.
- Kuznetsova N.A. 2005. [Organization of soil collembolan communities]. Moscow. 244 p. [In Russian].
- Linnaniemi W. 1909. Zur Kenntnis der Collembolenfauna der Halbinsel Kanin und Benachbarter Gebiete // Acta Societatis pro fauna et flora fennica. Bd.33. No.2. P.3–18.e
- Linnaniemi W. 1919. Resultats scientifiques de l'expédition des freres Kuznecov (Kouznetzov) à l'oural Arctique en 1909, sous la direction de H. Backlund // Memoires de l'academie des sciences de russie. Petrograd. Vol.28. No.13. P.1–15.
- Nekhaeva A. 2015. An annotated check-list of spiders (Arachnida: Aranei) of the Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. Vol.24. No.4. (in press).
- Palmgren P. 1976. Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens. VII. Linyphiidae 2 // Fauna Fennica. Vol.29. P.1–126.
- Pomorski R.J., Skarzynski D. 1995. Springtails (Collembola) collected in Chupa Inlet region (N Karelia, Russia) // Acta univ. wratislaviensis. No.29. P.48–57.
- Poppius B. 1905. Beiträge zur Coleopteren Fauna des nordöstlichen Europäen Russlands. I. // Ezhegodnik Zoologicheskogo Muzeya Akademii Nauk. Vol.10. No.3–4. P.302–315.
- Poppius B. 1910. Die Coleopteren des Arktischen Gebietes // Fauna Arctica. Jena. Bd.5. S.291–447.
- Potapov M. 2001. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol.3. Isotomidae. Görlitz. 601 p.
- Rudnev D.D. 1905. [Bolshezemelskaya expedition of 1904] // Izvestia Vserossiiskogo geograficheskogo obschestva. St.Petersburg. [In Russian].
- Ruess L., Schmidt I.K., Michelsen A., Jonasson S. 2001. Manipulations of a microbial based soil food web at two arctic sites—evidence of species redundancy among the nematode fauna? // Applied Soil Ecology. Vol.17. P.19–30.
- Saaristo M.I., Eskov K.Y. 1996. Taxonomy and zoogeography of the hypoarctic erigonine spider genus *Semljicola* (Araneida, Linyphiidae) // Acta Zoologica Fennica. No.201. P.47–69.
- Sahlberg J. 1898. Catalogus praecursorius Coleopterorum in valle fluminis Petshora collectorum // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. Bd.32. P.336–344.
- Tanasevitch A.V. 1982. [New genera and species of spiders of Linyphiidae (Aranei) family from Bolshezemelskaya Tundra] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.61. Vol.10. P.1501–1508. [In Russian].
- Tanasevitch A.V. 1984. [New and little-known spiders of Linyphiidae (Aranei) family from Bolshezemelskaya Tundra] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.63. Vol.3. P.382–391. [In Russian].
- Tanasevitch A.V., Koponen S. 2006. Spiders (Aranei) of the southern tundra in the Russian Plain // Arthropoda selecta. T.15. Vol.4. P.295–345.
- Tanasevitch A.V., Nekhaeva A.A. 2014. [Preliminary results of the spiders researches in the Pinezhsky Reserve (Arachnida, Aranei)] // Sohranenie i izuchenie geo- i bioraznoobraziya na OOPT Evropeiskogo Severa. Materiali nauchno-practicheskoi konferencii, posv. 40-letiu zapovednika «Pinezhskii». Pinega. Izhevsk. P.204–207. [In Russian].
- Thibaud J.-M., Shulz H.-J., Gama Assalino M.M. 2004. Synopses on palaearctic Collembola. Vol.4. Hypogastruridae. Görlitz. 287 p.
- Uzhakina O.A. 2006. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) tundra ecosystems of the European North-East]. Avtoreferat diss. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar. 23 p. [In Russian].
- Uzhakina O.A., Dolgin M.M. 2006. [Zoogeographical characteristic of ground beetles of tundra ecosystems of the European North-East] // Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya estestvennykh i tochnykh nauk. No.2(10). P.49–54. [In Russian].
- Uzhakina O.A., Dolgin M.M. 2007. [Review of fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) tundra ecosystems of the North-East of European Russia] // Bespozvonochie evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Syktyvkar. P.267–286. (Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AN, No.183). [In Russian].
- Vsevolodova-Perel' T. S., Leirikh A. N. 2014. [Distribution and ecology of the earthworm Eisenia nordenskiöldi pallida (Oligochaeta, Lumbricidae) dominant in southern Siberia and the Russian Far East] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.93. No.1. P.45–52. [In Russian].
- Yakobson G.G. 1905. [Beetles of Russia, West Europe and adjacent countries]. St.-Petersburg. 1020 p. [In Russian].
- Zhuravskiy A.V. 1906. [Route of Bolshezemelskaya expedition of 1904–1905] // Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Akademii Nauk. St. Peterburg. Vol.11 P.18–33. [In Russian].
- Zhuravskiy A.V. 1910. [Routes of the North Pechora expedition of Head department of Agriculture and land management in 1909] // Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Akademii Nauk. St. Peterburg. Vol.15. No.4. P.5–15. [In Russian].
- Zubriy N.A., Kolosova Yu.C., Taskaeva A.A., Melekhina E.N. 2011. [Activity of soil and land invertebrates during the winter period] // Bogolitsin K.G., Bolotov I.N. (Ed.): Funkcionirovanie subarkticheskoi gidrotermalnoi ekosistemy v zimnii period. Ekaterinburg: UrO RAN. P.183–193. [In Russian].