

К вопросу о сходстве и различиях горных и равнинных тундр Кольского полуострова на основе данных по панцирным клещам (Acari: Oribatida)

New information on similarity and difference between highland and plain tundras of the Kola Peninsula based on oribatid mite data (Acari: Oribatida)

В.Д. Леонов, А.А. Рахлеева
V.D. Leonov, A.A. Rakhleeva

Факультет почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, Москва 119991 Россия.
E-mail: v.d.leonov@gmail.com.

Soil Science Faculty Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow 119991 Russia.

Ключевые слова: биоиндикация, горные тундры, индексы биоразнообразия, Кольский полуостров, оribатиды, равнинные тундры.

Key words: biological indication, plain tundra, biodiversity indices, Kola Peninsula, oribatid mites, highland tundra.

Резюме. По характеристикам животного населения оribатид, проведено сравнение горных и равнинных тундр Кольского полуострова, а также обсуждено положение рассматриваемых равнинных тундр в системе биомов с учётом данных, касающихся оribатид. Установлено, что равнинные тундры по сравнению с горными имеют значительно более богатую фауну (140 видов против 66) и высокие плотности населения (53480–92800 экз/м² против 10200–24240 экз/м²). Плотность населения оribатид в равнинной тундре кустарничковой приближается к плотности населения в лесных сообществах, превосходя известные численности оribатид для некоторых тундровых сообществ. Максимальные показатели мер α - и β -разнообразия наблюдались в горных тундрах. Обсуждена возможность применения различных мер β -разнообразия для данного исследования, выбраны учитывающие его специфику (разное количество исследованных биотопов).

Abstract. An animal population comparison of mountain and plain tundra in the Kola Peninsula was based on studies of oribatid mites. The place of Kola plain tundra in the zonal system was discussed according to such data which showed it had a significantly richer fauna and higher density of oribatid mites than that of the mountain tundra (140 vs. 66 species, 53480; i.e. 92800 vs. 10200–24240 specimens/m²). Oribatid density in suffruticose plain tundra is similar to its density in forest communities, but exceeds known oribatid densities in some tundra communities. Maximum indexes of α - and β -diversity were observed in mountain tundra. The possibility of using different β -diversity indexes was discussed in this research. Some indexes which consider the specificity of our investigation (different number of explored biotopes) were selected.

Введение

Панцирные клещи (орибатиды) — древняя, все-светно распространенная и многочисленная во многих типах почв группа беспозвоночных [Walter,

Proctor, 2013]. Широкое распространение, высокая численность и наличие предпочтений в распространении, связанных с воздействием факторов среды, позволяют использовать их в качестве группы-биоиндикатора при оценке состояния окружающей среды [Ruf, Beck, 2005] и для сравнения биоценозов [Гилларов, 1965 (Ghilarov, 1965)]. Так, например, для лесов установлено [Beck et al., 2001], что наиболее значимыми факторами в распространении оribатид являются климатические условия: среднегодовая температура, количество осадков и высота над уровнем моря. Следующая по важности группа факторов связана со свойствами почв: отношением C:N, pH и типом гумуса.

Авторы предлагают применить таксоцен оribатид для сравнения двух типов тундр, существующих на Кольском полуострове. На его северном побережье узкой полосой развиваются равнинные тундры, в горах, с высот 400–500 м — их горные аналоги. Насколько будут отличны горные и равнинные тундры, разделённые небольшим пространством (около 150 км), занятым другими типами растительности (участками северотаёжных елово-берёзовых лесов, сосново-берёзовых лесов, берёзовыми криволесьями и болотами) по характеристикам животного населения оribатид?

Необходимость сравнения равнинных тундр Кольского полуострова с горными, а также с лесными сообществами и тундрами других регионов, обусловлена ещё и неясным положением этих территорий в системе биомов. Растительные ассоциации, занимающие побережье Баренцева моря и называемые в данной статье «равнинные тундры», исключены из арктической флористической области [Юрцев и др., 1978 (Yurtsev et. al., 1978)] на основании преоб-

ладания во флоре этих сообществ бореальных, океанических бореальных, океанических гипоарктических, океанических арктических и арктоальпийских видов [Королёва, 2006 (Koroleva, 2006)], однако с точки зрения фитогеографии данные сообщества входят в состав арктического региона (в тундровую зону). С помощью характеристик животного населения (плотность, видовое богатство, фауна) одной из основных групп почвообитающих беспозвоночных — орибатид — предлагается сравнить исследованные тундровые сообщества с некоторыми другими и определить, насколько комплекс орибатид, а значит, и исследованные сообщества имеют тундровый облик.

Район исследований

Характеристики таксоцены орибатид в равнинных тундрах Кольского полуострова устанавливались на основе материала из окрестностей поселка Дальние Зеленцы, собранного в 2009 году, а также данных А.Б. Бабенко. Им опубликованы результаты исследования коллембол из этих сборов [Бабенко, 2012 (Babenko, 2012)]. Материал из горно-тундровых биотопов был получен авторами в 2013 году из Хибинского горного массива.

Дальние Зеленцы. Посёлок Дальние Зеленцы находится 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 тёплая. Средняя температура наиболее холодного месяца (февраля) –10 °С.

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

Почвы представлены Al-Fe-гумусовыми подзолами на материнских породах различного генезиса [Переверзев, 2001 (Pereverzev, 2001)].

Пробы были отобраны в двух лишайниковых тундрах, различающихся положением в рельефе, и одной кустарничковой тундре (табл. 1).

Гора Вудъяврчорр. Материал для изучения таксоцены орибатид в горных тундрах Кольского полуострова был получен из юго-западной части Хибинского горного массива, с горы Вудъяврчорр.

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 Хибинах возрастает в 1,64 раза в ряду высот 360–902–1050 м н.у.м., средняя температура февраля в этом же ряду падает незначительно, а средняя температура июля падает более чем в 1,6 раза (табл. 2).

Почвы Хибин сформированы на продуктах выветривания нефелиновых сиенитов. В высокогорных

Таблица 1. Исследованные участки в равнинных тундрах
Table 1. Investigated sites in plain tundra

Доминирующие виды растений	Положение в рельефе	Обозначение
Кустарничковая тундра		
<i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>	Равнинный участок	ДЗ-ТК
Лишайниковые тундры		
<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i>	Вершина холма	ДЗ-ТЛ-1
<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i>	Склон холма	ДЗ-ТЛ-2

пустынях формируются петроземы гумусовые, в горных тундрах — подбуры, в горно-лесном поясе — подзолы иллювиально-гумусовые на песчаных моренных отложениях [Переверзев, 2010 (Pereverzev, 2010)].

На горе Вудъяврчорр исследован один биотоп в кустарничковой тундре и 4 биотопа в лишайниковой тундре в профиле высот 505–579–756–1008–1019 м н.у.м. (табл. 3).

Методы

В тундрах окрестностей посёлка Дальние Зеленцы пробы отобраны прямоугольной рамкой 5x5x5 см в десятикратной повторности.

В горных тундрах на горе Вудъяврчорр отбор проб производился буром с площадью поперечного сечения 25 см² на всю мощность подстилки (5 см, редко более — до 10 см), также в десятикратной повторности.

Для определения панцирных клещей использовали определители: [Weigmann, 2006], [Определитель., 1975 (Guide., 1975)], [Niedbala, 2011], [Баяртогтох, 2010 (Bayartogtokh, 2010)]. Система видов орибатид приведена в соответствии со списком [Piffel, Engelmann et al.,

Таблица 2. Изменение среднегодового количества осадков, температуры февраля, температуры июля в горах Кольского полуострова [Кольская энциклопедия, <http://ke.culture.gov-murman.ru/>]

Table 2. Change of average annual precipitations, average long-term temperatures of February and July along altitude gradient in highlands of Kola Peninsula [Kola encyclopedia, <http://ke.culture.gov-murman.ru/>]

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

2003] в корректуре Н. Schatz [http://www.zoology.ubc.ca/~srivast/mites/extras/Schatz.xls].

До вида был определён 7151 экземпляр панцирных клещей.

Для математической обработки данных (кластерный анализ, расчёт индексов биологического разнообразия) была выбрана программа PAST [Hammer et al., 2001].

Кластерный анализ проводился по методу невзвешенного попарного среднего (UPGMA). В качестве мер сходства были выбраны мера Дайса, для расчёта которой необходимы данные о присутствии/отсутствии видов, и мера сходства Брея-Кёртиса, учитывающая численности обнаруженных в сообществах видов. В кластерный анализ мы не включали виды, определённые только до родового уровня, если этот род не был уникальным для всех географических районов, классифицируемых в анализе.

Для исследования животного населения орибатид с помощью метода главных компонент использована программа Statistica 10.

За порог доминирования принимали величину относительного обилия в 5 %.

Результаты и обсуждение

Дальние Зеленцы. В тундрах окрестностей посёлка Дальние Зеленцы нами обнаружено (в общей сложности для трёх тундр) 46 видов орибатид (табл. 4). При учёте наших и литературных данных в регионе зарегистрировано 140 видов орибатид, до нашего исследования — 123 вида [Лисковская, 2011 (Liskovaya, 2011); Зенкова и др., 2011 (Zenkova et al., 2011)].

В наших сборах, в каждом отдельном местообитании видовое богатство орибатид составляло: в тундрах лишайниковых на вершине холма и на склоне холма — по 30 видов орибатид, тундре кустарничковой — 36 видов орибатид. Плотность населения орибатид составляла в тундре лишайниковой на верши-

не холма 61680 экз./м², в тундре лишайниковой на склоне холма 53480 экз./м², в тундре кустарничковой — 92800 экз./м², увеличиваясь от лишайниковых тундр к кустарничковым.

Хибинь. В горно-тундровых биотопах горы Вудьяврчорр обнаружено 50 видов орибатид (табл. 4). Всего, с учётом литературных данных [Зенкова, Мелехина, 2014 (Zenkova, Melekhina, 2014); Leonov et al., 2015], фауна горно-тундровых поясов Хибин насчитывает на данный момент 66 видов орибатид, а Хибин 100 видов.

В тундрах лишайниковых найдено: на высоте 1019 м — 19 видов, на высоте 1008 м — 14 видов, высоте 756 м — 22 вида, на высоте 579 м — 28, в кустарничковой тундре на высоте 505 м — 30 видов. В этом же ряду высот плотность населения орибатид изменялась следующим образом: 12040–10200–16720–15180–24240 экз./м², демонстрируя тренд к увеличению плотности населения с уменьшением высоты и с переходом от лишайниковых тундр к кустарничковой.

Равнинные тундры Кольского полуострова. Видовое богатство орибатид равнинных тундр Кольского полуострова высоко и сопоставимо с видовым богатством орибатид, известным для достаточно крупных географических регионов из обзорной работы М.Р. Heggen [2010], в которой рассмотрены альпийские и арктоальпийские местообитания: на северо-востоке Скандинавского полуострова — 80 видов орибатид из 26 местообитаний, на северо-западе Скандинавского полуострова — 135 видов орибатид из 79 местообитаний.

Кластерный анализ фаун орибатид альпийских и арктоальпийских биотопов северо-востока и северо-запада Скандинавского полуострова [Heggen, 2010], тундр окрестностей пос. Дальние Зеленцы [Лисковская, 2011 (Liskovaya, 2011); оригинальные данные], Исландии [Gjelstrup, Solhøy, 1994], Карелии [Ласкова, 2001 (Laskova, 2001)], Шпицбергена [The terrestrial

Таблица 3. Исследованные участки горных тундр на горе Вудьяврчорр

Table 3. Investigated sites in Woodyavrchorr highland tundra

Координаты	Высотам н.у.м.	Доминирующие виды растений	Особенности растительного покрова	Положение в рельефе	Обозначение
Кустарничковая тундра					
67°38'35" с.ш. 33°39'07" в.д.	505	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Cetraria islandica</i> <i>Cladonia</i> sp., <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Betula nana</i>	Сомкнутый	Склон северо-восточной экспозиции	ВЧ-505
Лишайниковые тундры					
67°38'30" с.ш. 33°39'25" в.д.	579	<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Betula nana</i>	Сомкнутый	Выполженный участок плеча горы	ВЧ-579
67°38'27.82" с.ш. 33°38'15.60" в.д.	756	<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i>	Разомкнутый	Выполженный участок плеча горы	ВЧ-756
67°38'34" с.ш. 33°36'57" в.д.	1008	<i>Flavocetraria nivalis</i> , <i>Alectoria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i>	Разомкнутый	Начало склона с платообразной вершины.	ВЧ-1008
67°38'27" с.ш. 33°36'53" в.д.	1019	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Carex bigelowii</i>	Сомкнутый	Платообразная вершина горы	ВЧ-1019

Таблица 4. Численность видов орибатид, обнаруженных в исследованных равнинных и горных тундрах, экз./м²
 Table 4. Population densities of oribatid mites in investigated plain and highland tundra

Вид	Дальние Зеленцы			Вудъяврчорр				
	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК	ВЧ-1019	ВЧ-1008	ВЧ-756	ВЧ-579	ВЧ-505
Palaeacaridae Grandjean, 1932								
<i>Palaeacarus hystricinus</i> Trägårdh, 1932	0	0	0	0	0	0	280	0
Brachychthoniidae Thor, 1934								
<i>Brachychthonius</i> sp. 1	0	0	0	40	0	0	80	0
<i>Brachychthonius</i> sp. 2	40	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	80	80	3960	3440	2320	0	0	240
<i>Eobrachychthonius oudemansi</i> van der Hammen, 1952	0	0	0	120	280	0	0	0
<i>Liochthonius neglectus</i> Moritz, 1976	40	40	80	0	0	0	0	0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	0	0	120	160	80	80	0	0
<i>Liochthonius</i> cf. <i>simplex</i> (Forsslund, 1942)	0	0	80	0	0	0	0	0
<i>Hypochthonius rufulus</i> C.L. Koch, 1836	0	0	0	40	0	0	0	0
Phthiracaridae (Perty, 1841)								
<i>Phthiracarus clavatus</i> Parry, 1979	120	120	240	0	0	0	0	0
<i>Phthiracarus dominiaki</i> Niedbala, 1984	80	0	40	0	0	0	0	0
<i>Phthiracarus longulus</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	0	280	0
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>montanus</i> Perez-Inigo, 1969	0	0	40	0	0	0	0	0
<i>Phthiracarus opacus</i> Niedbala, 1986	880	960	520	0	0	0	0	0
Eulohmanniidae Grandjean, 1931								
<i>Eulohmannia ribagai</i> (Berlese, 1910)	440	0	0	0	0	40	360	440
Camisiidae Oudemans, 1900								
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	360	120	0	0	280	0	40
<i>Camisia lapponica</i> (Trägårdh, 1910)	0	0	0	40	0	0	0	0
<i>Camisia solhoeyi</i> Colloff, 1993	0	0	0	880	0	0	0	0
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	1800	880	0	80	960	280	200
<i>Neonothrus humicolus</i> Forsslund, 1955	760	2120	2280	80	0	0	80	120
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	0	0	0	0	0	0	440	0
Nothridae Berlese, 1896								
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	920	0	40	1280	600	400	200	0
Hermanniidae Sellnick, 1928								
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	1800	880	40	0	0	0	0	0
Nanhermanniidae Sellnick, 1928								
<i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	0	0	0	0	0	0	640	3160
Tectocepheidae Grandjean, 1954								
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	12840	10160	5880	2480	3440	3120	4180	40
Carabodidae C.L. Koch, 1837								
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	3840	11920	1080	0	0	4680	2120	160
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael, 1884)	0	0	0	0	0	0	0	560
<i>Carabodes subarcticus</i> Trägårdh, 1902	0	120	2440	0	0	0	0	120
<i>Carabodes areolatus</i> Berlese, 1916	0	0	200	0	0	0	0	0

Таблица 4. (продолжение)
Table 4. (continuation)

Вид	Дальние Зеленцы			Вудъяврчорр				
	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК	ВЧ-1019	ВЧ-1008	ВЧ-756	ВЧ-579	ВЧ-505
Peloppiidae Balog, 1943								
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann, 1804)	40	80	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratoppia quadridentata</i> (Haller, 1882)	0	0	0	160	320	280	0	0
Licaridae Sellnick, 1928								
<i>Adoristes ovatus</i> (C.L. Koch, 1839)	0	520	520	0	0	280	40	520
Phenelopidae Petrunkevitch, 1955								
<i>Eupelops strenzkei</i> (Knülle, 1954)	80	0	240	0	80	560	40	40
Chamobatidae (Thor, 1938)								
<i>Chamobates borealis</i> (Trägårdh, 1902)	0	40	5720	0	0	0	240	520
<i>Chamobates birulai</i> (Kulczynski, 1902)	480	80	0	0	0	0	0	0
Oribatulidae Thor, 1929								
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	1320	1120	1040	40	480	360	0	0
Schelorbitidae Grandjean, 1933								
<i>Schelorbites latipes</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	120	0	0
Mycobatidae Grandjean, 1954								
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	240	120	0	880	800	400	40	40
<i>Mycobates carli</i> (Schweizer, 1922)	0	0	280	0	0	0	0	0
Ceratozetidae Jacot, 1925								
<i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann, 1804)	600	120	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	13800	6200	1880	0	0	0	680	600
<i>Trichoribates trimaculatus</i> (C.L. Koch, 1835)	80	80	0	120	0	0	0	0
<i>Fuscozetes</i> sp.	0	0	0	40	0	0	0	0
Parakalummidae Grandjean, 1936								
<i>Neoribates aurantiacus</i> (Oudemans, 1914)	0	1280	120	0	0	0	0	40
Quadroppiidae Balogh, 1933								
<i>Quadroppia hammerae</i> Minguéz et al, 1985	40	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quadroppia quadricarinata</i> (Michael, 1885)	0	0	0	0	0	160	0	160
Suctobelbidae Jacot, 1938								
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael, 1888)	920	360	480	400	40	560	80	320
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	440	520	14880	240	680	280	1480	2440
<i>Suctobelbella arcana</i> Moritz, 1970	0	0	0	0	0	240	400	2160
<i>Suctobelbella falcata</i> (Forsslund, 1941)	0	0	0	0	0	0	200	0
<i>Suctobelbella longirostris</i> (Forsslund, 1941)	0	40	880	0	0	0	440	560
<i>Suctobelbella sarekensis</i> (Forsslund, 1941)	120	280	80	0	0	80	400	1360
<i>Suctobelbella subtrigona</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	0	0	0	80
Oppiidae Grandjean, 1951								
<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	0	0	0	0	0	0	120	0
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	3400	2400	240	0	640	0	560	160
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	13720	4240	80	680	360	0	200	160
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	6800	27720	0	0	0	0	1360

Таблица 4. (продолжение)
Table 4. (continuation)

Вид	Дальние Зеленцы			Вудъяврчорр				
	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК	ВЧ-1019	ВЧ-1008	ВЧ-756	ВЧ-579	ВЧ-505
Oppiidae Grandjean, 1951								
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	2520	360	160	0	0	0	800	5200
<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	0	0	0	3600	0	2840
<i>Oppiella subpectinata</i> (Oudemans, 1900)	120	0	200	0	0	120	0	0
<i>Oppiella</i> cf. <i>translamellata</i> (Willmann, 1923)	1800	280	0	0	0	0	0	0
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	19800	0	0	0	120	0
<i>Oppiella</i> sp. 1	0	0	40	0	0	0	0	0
<i>Oppiella</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	400
Damaeidae Berlese, 1896								
<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick, 1920)	0	0	0	0	0	40	400	200
<i>Parabelbella</i> sp.	0	0	0	560	0	80	0	0
<i>Epidamaeus bituberculatus</i> (Kulczynski, 1902)	120	0	0	0	0	0	0	0
<i>Belba compta</i> (Kulczynski, 1902)	0	0	400	0	0	0	0	0
<i>Число видов</i>	30	30	36	19	14	22	28	30
<i>Плотность населения, экз./м²</i>	61680	53480	92800	11680	10200	16720	15180	24240
<i>Стандартное отклонение</i>	23479	22842	38313	7195	6640	14509	8252	9479

and freshwater...], Гренландии [Makarova, 2015], Хибин [Зенкова, Мелехина, 2014 (Zenkova, Melekhina, 2014)], Полярного Урала [Sidorchuk, 2009] при использовании меры сходства Дайса показал, что по видовому составу фауна окрестностей пос. Дальние Зеленцы наиболее близка к кластеру фаун орибатид Скандинавского полуострова, однако уровень сходства низкий ($K_D = 0,45$) (рис. 1). Числа поддержки результатов кластерного анализа в узлах, отражающие значимость классификации, устанавливаемую с помощью процедуры бутстрэппинга, для большинства объединений низки (< 75) и говорят о его статистической ничтожности, классификации случайных наборов видов в фаунах.

Численность орибатид в исследованной тундре кустарничковой высока и приближается к численности в лесных сообществах: горно-лесной пояс горы Вудъяврчорр — 106880 экз./м² [Leonov et al., 2015], северо-таёжный 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 [Почвенные беспозвоночные беломорских островов..., 1986 (Soil invertebrates of White Sea islands..., 1986)]. Это значительно превосходит плотность населения орибатид в горных тундрах плато Путорана: дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра 44480 экз./м², дри-

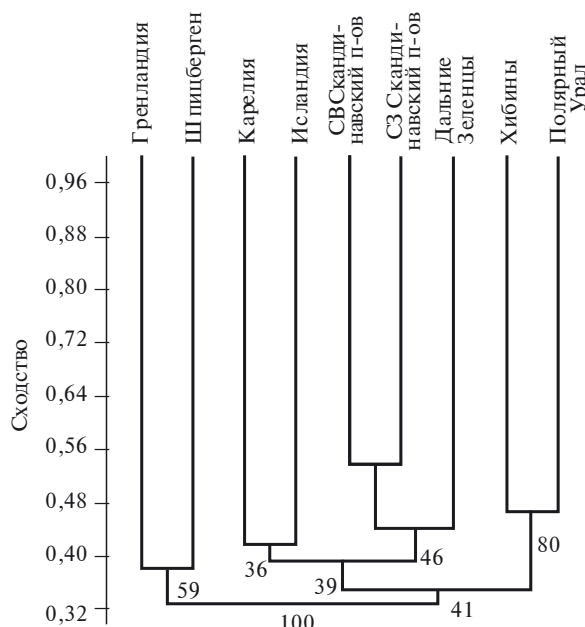


Рис. 1. Дендрограмма сходства фаун орибатид тундр окрестностей пос. Дальние Зеленцы и других регионов Северной Европы, мера сходства Дайса.

Fig. 1. Similarity graph (Dice measure) of Dalniiye Zelentsy plain tundra oribatid fauna and faunas of some regions in Northern Europe.

адовая тундра — 47320 экз./м², в равнинных тундрах Южного Ямала: щепнистая тундра — 4000 экз./м², пятнистая тундра — 10240 экз./м², дриадово-щепнистая тундра — 14640 экз./м², дриадовая тундра — 33520 экз./м² [Тихонов, 2003 (Tikhonov, 2003)]. Вполне возможно, что настолько высокие численности орибатид в исследованных равнинных тундрах закономерно подтверждают мнение некоторых ботаников, что физиономически тундровые сообщества на северном побережье Кольского полуострова, называемые в данной статье «равнинные тундры», представляют собой «северные бореальные пустоши» [Юрцев и др., 1978 (Yurtsev et al., 1978); Ahti et al., 1968].

Структура доминантного комплекса отличалась в исследованных биотопах (табл. 5). Наблюдается несколько интересных особенностей. *Carabodes labyrinthicus* выходит из числа видов-доминантов в тундре кустарничковой. В этой же растительной ассоциации впервые появляется и входит в доминантный комплекс с высоким уровнем доминирования (21 %) вид *Oppiella unicarinata*. Этот вид имел высокие уровни доминирования (21 % и 19 %) в тундрах лишайниковых, однако выходит из числа доминирующих видов в кустарничковой тундре, где обнаружено лишь 2 особи этого вида в двух разных пробах.

От лишайниковых тундр к кустарничковой падает относительное обилие *Tectocepheus velatus* (с 21 до 6 %).

Хибины. Фауна орибатид горно-тундровых поясов Хибин по результатам кластерного анализа наиболее близка к фауне Полярного Урала [Sidorchuk,

Таблица 5. Структура доминантного комплекса в тундрах окрестностей Дальних Зеленцов, % от общей численности; жирным шрифтом выделены доли доминирующих в биотопе видов

Table 5. Dominant species in Dalniye Zelentsy tundra, % of common abundance; proportions of the dominant species in the habitat are highlighted in bold

Виды-доминанты	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	21	19	6
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	6	22	1
<i>Chamobates borealis</i> (Trägårdh, 1902)	0	0	6
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	22	12	2
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	1	1	16
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	6	4	0
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	22	8	0
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	13	30
<i>Oppiella unicarinata</i> (Paoli, 1908)	0	0	21
Число видов-доминантов	4	5	5

Таблица 6. Структура доминантного комплекса орибатид в горных тундрах горы Вудъяврчорр, % от общей численности; жирным шрифтом выделены доли доминирующих в биотопе видов

Table 6. Dominant species in highland Woodyavrchorr tundra, % of common abundance; proportions of the dominant species in the habitat are highlighted in bold

Виды-доминанты	ВЧ-1019	ВЧ-1008	ВЧ-756	ВЧ-579	ВЧ-505
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	29	23	0	0	1
<i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	0	1	6	2	1
<i>Camisia solhoei</i> Colloff, 1993	7	0	0	0	0
<i>Nothrus borussicus</i> Sellnick, 1929	11	6	2	1	0
<i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	0	0	0	4	13
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	21	34	19	28	0
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	0	0	28	14	1
<i>Mycobates tridactylus</i> Willmann, 1929	7	8	2	0	0
<i>Suctobelbella acutidens</i> (Forsslund, 1941)	2	7	2	10	10
<i>Suctobelbella arcana</i> Moritz, 1970	0	0	1	3	9
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	0	6	0	4	1
<i>Oppiella acuminata</i> (Strenzke, 1951)	6	4	0	1	1
<i>Oppiella neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	0	0	0	0	6
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	0	0	0	5	21
<i>Oppiella splendens</i> (C.L. Koch, 1841)	0	0	22	0	12
Число видов-доминантов	6	6	4	4	6

2009], с высоким уровнем числа поддержки для данного кластера (рис. 1), однако сходство их невелико ($K_D = 0,48$). Причиной объединения этих двух фаун в один кластер может являться малое количество видов в фаунах этих регионов по причине ещё слабой изученности, а также суровость условий, которые обуславливают немногочисленность видов, при достаточно большом числе общих видов: 66 видов орибатид в горных тундрах Хибинского горного массива и 83 вида на Полярном Урале, общих — 35.

Структура доминантного комплекса была непостоянной в биотопах на разных высотах (табл. 6). За исключением кустарничковой тундры на высоте 505 м, во всех исследованных биотопах в доминантный комплекс входил *Tectocephus velatus*. В последнем же биотопе его относительное обилие было менее 1%. *Eobrachychthonius latior* в тундрах на высотах 1019 и 1008 м н.у.м. входил в доминантный комплекс с высокими уровнями доминирования (29 и 23%), в нижележащих биотопах его относительное обилие было менее 1%. Схожая картина наблюдается для вида *Nothrus borussicus*. Возможно, выход этих видов из доминантного комплекса в биотопах с высоты 756 м и ниже имеет индикационное значение, указывает на снижение степени суровости условий, переход от ахионных и мезохионных к хионным ассоциациям. *Carabodes labyrinthicus* входил в состав доминантного комплекса только в тундрах на высоте 756 и 579 м н.у.м. Вообще же, с переходом к кустарничковой тундре на высоте 505 м, доминантный комплекс существенно меняет свой облик. В нём появляются виды, не входившие в перечень доминантов ранее: *Nanhermannia sellnicki*, *Suctobelbella arcana*, *Oppiella neerlandica* (последний вид встречен только в этой растительной ассоциации).

Сравнение фаун и населения орибатид тундр Дальних Зеленцов и горы Вудъяврчорр. Уровень видового богатства орибатид равнинных тундр Кольского полуострова по сравнению с горными тундрами Хибинского массива значительно выше: 140 видов против 66, общими для двух регионов является 41 вид.

Кластерный анализ населения орибатид исследованных биотопов разделяет горные и равнинные тундры при использовании как меры сходства Дайса (рис. 2), так и Брея-Кёртиса (рис. 3).

Отдельную группу кластеров при классификации с помощью меры сходства Дайса составляют равнинные тундры. Высокогорные тундры на высотах 1019 и 1008 м образуют самостоятельный кластер с уровнем сходства внутри него 0,65.

Похожим образом классифицированы биотопы по животному населению орибатид с использованием меры сходства Брея-Кёртиса. Все также единую группу кластеров составляют равнинные тундры, хотя и объединяемые на более низких уровнях сходства. Отдельные группы кластеров составляют тундры на высотах 1019 м и 1008 м и тундры на высотах 756 м и 579 м. Горная тундра на высоте 505 м составляет

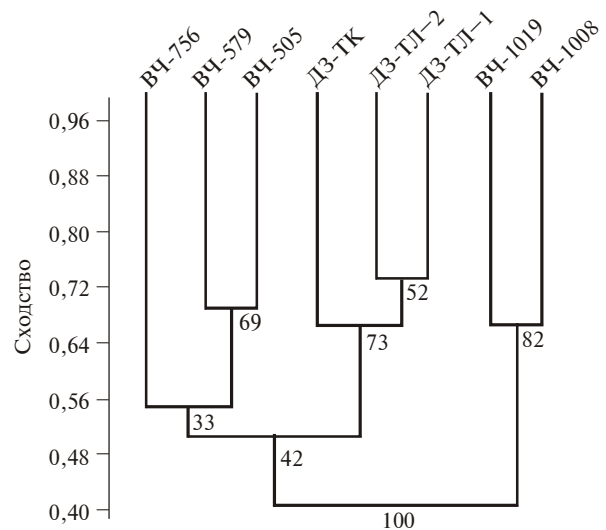


Рис. 2. Сходство фаун орибатид исследованных равнинных тундр окрестностей пос. Дальние Зеленцы и горных тундр горы Вудъяврчорр (мера сходства Дайса).

Fig. 2. Similarity of oribatid faunas in investigated plain tundra and highland tundra localities (Dice similarity measure).

самостоятельный кластер и объединяется с остальными на уровне сходства всего 0,15.

Сходные результаты даёт и анализ животного населения орибатид исследованных тундр методом главных компонент (рис. 4). Первая главная компонента (ГК1, описывает 26,57% дисперсии) разделяет исследованные равнинные тундры и горные тундры. ГК1 имеет максимальные коэффициенты прямой корреляции (0,97) с изменением численности видов *Phthiracarus clavatus* и *Liochthonius neglectus*, обратные коэффициенты корреляции показывают ма-

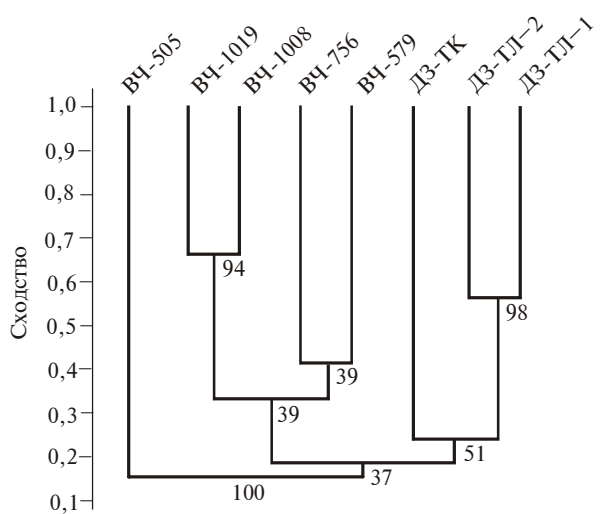


Рис. 3. Дендрограмма сходства населения орибатид исследованных равнинных тундр окрестностей пос. Дальние Зеленцы и горных тундр горы Вудъяврчорр (мера сходства Брея-Кёртиса).

Fig. 3. Similarity of oribatid assemblages in investigated plain tundra and highland tundra localities (Bray-Curtis similarity measure).

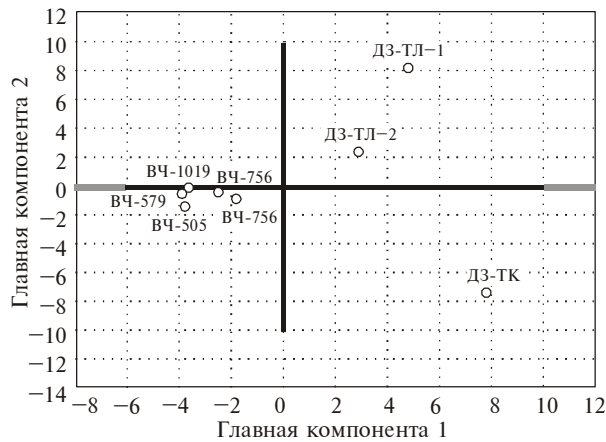


Рис. 4. Анализ населения орибатид исследованных тундр методом главных компонент.

Fig. 4. The principal component analysis of investigated oribatid communities.

лую силу связи (наибольший по силе связан с видом *Porobelba spinosa*: $-0,51$).

Вторая главная компонента (описывает 23,27 % дисперсии) имеет максимальные коэффициенты прямой корреляции с численностями видов *Oppiella acuminata* (0,84) и *Hermannia reticulata* (0,83) и максимальный коэффициент обратной корреляции с численностью вида *Suctobelbella acutidens* ($-0,72$). То есть причиной разделения равнинных тундр по ГК2 является падение численности видов *Oppiella acuminata* и *Hermannia reticulata* от лишайниковых тундр к кустарничковым и возрастание численности *Suctobelbella acutidens*.

Биологическое разнообразие равнинных и горных тундр. Исходя из того, что чем ниже уровень сходства между биотопами в регионе, тем выше уро-

Таблица 7. Различные меры β -разнообразия исследованных равнинных тундр и горных тундр; жирным шрифтом выделены наиболее применимые в данном исследовании индексы и их значения

Table 7. β -diversity indexes of investigated plain and highland tundra regions; the most appropriate indexes for this research are highlighted in bold

Индексы β -разнообразия	Дальние Зеленцы	Вудъяврчорр
Whittaker:	0,44	1,21
Harrison:	0,23	0,31
Cody:	17	34,5
Routledge:	0,12	0,26
Wilson-Shmida:	0,53	1,52
Mourelle:	0,27	0,38
Harrison 2:	0,14	0,16
Williams:	0,22	0,4

вень β -разнообразия региона [Magurran, 2004], обращает на себя внимание тот факт, что β -разнообразие исследованных биотопов равнинной тундры выше, чем четырёх горно-тундровых биотопов горы Вудъяврчорр, если опираться на результаты кластерного анализа населения исследованных биотопов с помощью количественной меры сходства Брея-Кёртиса (рис. 3). Однако рассчитанные индексы β -разнообразия (табл. 7) говорят об обратном. Причина этого в том, что расчет мер β -разнообразия производится с использованием лишь данных о фауне, изменении числа видов от биотопа к биотопу, но не учитывается изменение обилий видов.

Наиболее подходящие для данного исследования меры β -разнообразия те, расчёт которых производится с учётом числа биотопов, так как в нашем случае оно было разным для равнинных тундр (3) и для горных (5). Это индексы *Harrison*, *Mourelle*, *Harrison 2* [Krebs, 1999]. Они указывают наименьшие различия в уровнях β -разнообразия для исследованных равнинных и горных тундр, хотя в любом случае оно всегда ниже в первых, чем во вторых.

Индексы, наименее подходящие для оценки β -разнообразия в нашем случае — учитывающие 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. Эти меры демонстрируют наибольшую разницу в уровнях β -разнообразия для двух типов исследованных тундр (табл. 7).

Промежуточное положение занимает индекс *Mourelle*, 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:

$$\text{Mourelle's index} = \frac{g(H) + l(H)}{2\bar{a}(N-1)},$$

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

Все меры β -разнообразия констатируют больший его уровень в горно-тундровых биотопах Вудъяврчорра, чем в равнинных тундрах окрестностей поселка Дальние Зеленцы, что сходно с результатом кластерного анализа на основе меры сходства Дайса.

Это связано с тем, что в исследованных горных тундрах Вудъяврчорра от одного биотопа к другому с высотой существенно изменяется видовой состав, что и отражается как повышенный уровень β -разнообразия: для пяти горно-тундровых биотопов обнаружено только 4 вида, которые встречены в каждом (это виды *Tectocephus velatus*, *Mycobates tridactylus*, *Suctobelbella acutidens*, *Suctobelba trigona*), что существенно меньше, чем число общих видов для трёх исследованных равнинных тундр, равное 14. Повышенный уровень β -разнообразия также объясняется и большим количеством биотопов (5 против 3), иссле-

дованным на горе Вудъяврчорр, и большим числом видов, там обнаруженным (50 против 46). Вклад каждого из этих компонентов зависит от применяемого для оценки β -разнообразия индекса: для индексов Whittaker, Harrison, Harrison 2, Williams, важно число видов, для индексов Cody, Wilson-Shmida, Mourelle важным является изменение числа видов от биотопа к биотопу в некотором регионе (или по градиенту), а значит и количество биотопов, поскольку увеличение числа биотопов повышает вероятность такого изменения.

Что касается показателей α -разнообразия, то, как можно видеть из таблицы 8, они зависят от степени выравненности таксонов по численности в биотопах, и максимальные показатели наиболее популярного из них индекса Шеннона достигаются в горно-тундровых биотопах горы Вудъяврчорр, в тундрах на высотах 579 м и 505 м.

Интересен факт сходных изменений в доминантном комплексе: постепенно падает доля *Tectocephus velatus* с нарастанием благоприятности условий. Эта закономерность подтверждается и в исследовании, проведенном на горе Вудъяврчорр ранее [Leonov et al., 2015]: здесь *Tectocephus velatus* входил в число доминантов только в лишайниковой тундре на высоте 548 м, в нижележащих поясах его относительное обилие было менее 5 %. Как известно, преобладание эвритопных видов часто является следствием нарушений и неблагоприятных условий среды [Кузнецова, 2005 (Kuznetsova, 2005)], в результате чего, в отсутствие конкуренции со стороны специализированных видов, они могут использовать значительное количество ресурсов и достигать высоких численностей. Видимо, высокое обилие вида *Tectocephus velatus* в лишайниковых тундрах и снижение его в кустарничковых отражают эту закономерность.

Заключение

Исходя из анализа параметров животного населения оribатид (повышенная численность и большое число видов, повышенный уровень β -разнообразия на основе количественных данных в равнинной тундре, результаты анализа методом главных компонент), мы показали, что, во-первых, равнинная и горная тундра сильно отличаются между собой по фауне оribатид, а во-вторых, равнинная тундра на Кольс-

ком полуострове является не совсем типичным тундровым образованием. В подтверждение последнего вывода пока можно привести только лишь высокие значения плотности населения оribатид, приближающиеся к таковым лесных сообществ.

Благодарности

Авторы статьи благодарят д.б.н., в.н.с. А.Б. Бабенко и к.б.н. О.Л. Макарову (ИПЭЭ РАН) за консультации и ценные идеи, высказанные в ходе работы над статьей, к.б.н. Е.А. Сидорчук (ПИН РАН) за консультации и помощь в определении оribатид, к.б.н. Н.Е. Королеву (ПАБСИ им. Н. А. Аврорина) за помощь в вопросах определения ассоциаций тундровой растительности, сотрудников Полярно-Альпийского ботанического сада-института, предоставивших возможность проведения исследований на горе Вудъяврчорр, к.б.н. А.А. Смирнову (КФ ПетрГУ) за присланный отгиск диссертации на соискание степени кандидата биологических наук.

Исследование поддержано РФФИ, проект №14-04-31754.

Статья подготовлена к публикации по итогам проведения IV школы по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (грант РФФИ № 15-34-10305-мол-г).

Литература

- Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas I. 1968. Vegetation zones and their sections in northernmost Europe. *Annales Botanici Fennici*. Vol.5. P.169–211.
- Babenko A.B. 2012. [Springtails (Hexapoda, Collembola) of Tundra Landscapes of the Kola Peninsula] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol.4. No.4. P.411–427. [In Russian].
- Bayartogtokh B. 2010. [Oribatid Mites of Mongolia. Book 1]. Moscow: KMK Scientific Press. 372 p. [In Russian].
- Rombke J., Paulus R., Ruf A., Scheurig M., Spelda J., Woas S. 2001. Bodenfauna und Umwelt — Bodenökologische Inventur und Beurteilung von ausgewählten Standorten in Baden-Württemberg. Abschlussbericht, PAÖ 9710.02 Ö 97007. 131 S.
- Ghilarov M.S. 1965. [Zoological methods in soil diagnostics]. Moscow: Nauka. 281 p. [In Russian].
- Gjelstrup P., Solhøy T. 1994. Zoology of Iceland. Oribatid mites (Acari). // *Steenstrupia*. Zoological Museum University of Copenhagen. Vol.III. Part 57e. 75 p.
- [Guide for Identification of Soil Mites]. 1975. Ed. by M.S. Ghilarov. Moscow: Nauka. 491 p. [In Russian].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4. Iss.1. 9 p.
- Heggen M.P. 2010. Oribatid mites of Alpine Fennoscandia // *Norwegian Journal of Entomology*. Vol.57. P.38–70.
- Kola encyclopedia. [Web-source] // <http://ke.culture.government.ru>.

Таблица 8. Показатели α -разнообразия для исследованных биотопов
Table 8. α -diversity in investigated tundra biotopes

Индекс	Исследованные биотопы							
	ДЗ-ТЛ-1	ДЗ-ТЛ-2	ДЗ-ТК	ВЧ-1019	ВЧ-1008	ВЧ-756	ВЧ-579	ВЧ-505
Число видов	30	30	36	19	14	22	28	30
Шеннона H	2,27	2,41	2,2	2,23	2,03	2,23	2,65	2,63
Выравненность	0,32	0,37	0,25	0,49	0,54	0,41	0,51	0,46
Бергера-Паркера	0,22	0,22	0,30	0,29	0,34	0,28	0,28	0,21

- Koroleva N.E. 2006. [Zone tundra on the Kola Peninsula — reality or mistake?] // MSTU Bulletin. Vol.9. No.5. P.747–756. [In Russian].
- Krebs C.J. 1999. Ecological methodology. 2nd. ed. New York: A. Wesley Longman. 624 p.
- Kuznetsova N.A. 2005. [Community organization of soil springtails]. Moscow: «Prometheus» MPSU. 245 p. [In Russian].
- Laskova L.M. 2001. Biodiversity of oribatid mites in Karelia // Biogeography of Karelia. Proceedings of Karelian Research Centre of RAS. Iss.2. P.125–132. [In Russian].
- Leonov V.D., Rakhleeva A.A., Sidorchuk E.A. 2015. Distribution of Oribatid Mites (Acari: Oribatida) along an Altitudinal Profile of Mount Vud'yavrchorr (the Khibiny Mountains) // Eurasian Soil Science. Vol.48. No.11. P.1257–1267.
- Liskovaya A.A. 2011. [Faunistic and ecological diversity of oribatid mites (Acariformes: Oribatei) in the ecosystems of the Kola North]. Dissertation of Cand. Biol. Sci. Petrozavodsk. [In Russian].
- Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing. 215 p.
- Makarova O.L. 2015. The fauna of free-living mites (Acari) of Greenland // Entomological Review. Vol.95. Iss.1. P.108–125. DOI:10.1134/S0013873815010133
- Niedbala W. 2011. Fauna Mundi. Vol.4. Ptyctimous mites (Acari: Oribatida) of the Palaearctic Region. Systematic part. Warszawa: Natura optima dux Foundation. 472 p.
- Pereverzev V.N. 2001. [Tundra's soils of Northern Fennoscandia]. Apatity: Publishing house of the Kola Scientific Center of RAS. 127 p. [In Russian]
- Pereverzev V.N. 2010. [Genetic features of natural zones soils of Khibiny Mountains (Kola Peninsula)] // Soil science. No.5. P.548–557. [In Russian].
- Piffel E., Engelmann H.D., Schwalbe T., Franke W., Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., Schatz H. 2003. Oribatida — list of species. [Web-source] <http://www.zoology.ubc.ca/~srivast/mites/extras/Schatz.xls>.
- Ruf A., Beck L. 2005. The use of predatory soil mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites // Ecotoxicology and Environmental Safety. T.62. P.290–299.
- Sidorchuk, E.A. 2009. New data on the fauna of oribatid mites (Acari, Oribatida) from the Polar Urals // Entomological Review. Vol.89. No.5. P.554–563.
- [Soil invertebrates of White Sea islands in Kandalaksha reserve]. 1986. M.S. Ghilarov (Ed.). M.: Nauka. 311 p.
- The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard: a checklist [Web-source] // http://www.unis.no/35_STAFF/staff_webpages/biology/steve_coulson/documents/Invertdatabase15-09-14.pdf
- Tikhonov A.V. 2003. [Oribatid mites of both zone and mountain tundra]. Graduate work. Department of Entomology, Faculty of Biology, Moscow State University. MV Lomonosov. [In Russian].
- Walter D.E., Proctor H.C. 2013. Mites: Ecology, Evolution and Behaviour. Life at a Microscale. Springer Dordrecht Heidelberg New York London. 494 p. DOI 10.1007/978-94-007-7164-2_1.
- Weigmann G. 2006. Hornmilben (Oribatida). Acari, Actinochaetida. Die Tierwelt Deutschlands. Goecke&Evers, Keltern. Vol.76. 520 S.
- Yakovlev B.A. 1961. [The climate of the Murmansk region]. Murmansk: Murmanskoe knizhnoe izdatelstvo. 180 p.
- Yurtsev B.A., Tolmatchev A.I., Rebristaya O.V. 1978. [Floristic delimitation and subdivision of the Arctic] // The Arctic floristic region. Leningrad: Nauka. P.9–104.
- Zenkova I.V., Melekhina, E.N. 2014. [Oribatid Mites (Acari: Oribatida) of Khibiny massif] // Environmental problems of the northern regions and their solutions: Materials of V All-Russian scientific conference. (Apatity, 24–27 June 2014). Apatity: Kola Science Centre RAS. Part 1. P. 135–140. [In Russian].
- Zenkova, I.V., Zaitsev A.S., Zalish, L.V., Liskovaya A.A. 2011. [Oribatid mites (Acariformes: Oribatida) in tundra and northern taiga soils of the Murmansk region] // Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. Biogeography. No.1. P.54–67. [In Russian].

Поступила в редакцию 3.10.2015