

Разнообразие почвенных беспозвоночных бассейна р. Чёрная (Большеземельская тундра, Ненецкий Автономный Округ)

Diversity of soil invertebrates in ecosystems of the Chernaya river basin, the Bolshezemelskaya tundra, Nenetskiy Autononnyi Okrug, Russia

Т.Н. Конакова, А.А. Колесникова, А.А. Таскаева, Г.Л. Накул
T.N. Konakova, A.A. Kolesnikova, A.A. Taskaeva, G.L. Nakul

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

Ключевые слова: дождевые черви, многоножки, коллемболы, жесткокрылые, река Чёрная, Большеземельская тундра, разнообразие.

Key words: Lumbricidae, Lithobiidae, Collembola, Coleoptera, Chernaya river, Bolshezemelskaya tundra, diversity.

Резюме. Представлены результаты исследований фауны почвенных беспозвоночных северной части Большеземельской тундры (бассейн р. Чёрная). Выявлено 75 видов коллембол, три вида дождевых червей, два вида многоножек (*Lamyctes emarginatus* (Newport, 1844) впервые отмечен в Большеземельской тундре), 24 вида жесткокрылых. Среди карабид зарегистрирован редкий вид *Carabus ermaki* Lutshnik, 1924, включённый в Красную Книгу Ненецкого Автономного Округа. Описана структура населения, оценён уровень видового разнообразия почвенных беспозвоночных.

Abstracts. The results of an investigation of soil invertebrate fauna structure in the northern part of the Bolshezemelskaya tundra (basin of the Chernaya River) are presented: 75 Collembola species, 3 earthworm species, 2 centipede species and 24 beetle species are determined, including *Lamyctes emarginatus* (Newport, 1844) which is newly recorded for Bolshezemelskaya tundra and *Carabus ermaki* Lutshnik, 1924 (Carabidae) which is included in the Red Data Book of Nenetskiy Autononnyi Okrug. The structure of the soil animal population is described, and the species diversity of soil invertebrates is evaluated.

Введение

Реализация задач социально-экономического развития Арктической зоны России предусматривает интенсификацию исследований природных экосистем Крайнего Севера и необходимость их отклика на возможные глобальные изменения климата. В этом отношении восточно-европейский сектор Арктики (Большеземельская тундра) является особенно привлекательным объектом в силу распространения здесь так называемой «тёплой» мерзлоты. Температура верхних слоёв многолетнемерзлых пород в этом регионе варьирует от $-0,8$ °C до $-2,1$ °C. В связи с относительно высокими значениями температур, многолетнемерзлые породы региона весьма отзыв-

чивы на климатические изменения. При выраженном тренде потепления будет происходить быстрое снижение глубины залегания кровли многолетнемерзлых пород, что окажет соответствующее влияние на характер растительного покрова и функционирование почвенной биоты [Taskaeva et al., 2016]. В тундре при крайне неблагоприятных температурных условиях верхний тонкий поверхностный слой почвы или моховой дернины служит зоной аккумуляции тепла, и именно почвенные беспозвоночные способны наиболее эффективно использовать эти условия [Chernov, 1978].

Из-за высокой реактивности группы почвенных беспозвоночных в целом, быстроты оборота генераций и особенностей экологии отдельных видов структура населения фауны почв предвдывает реакцию растительного покрова при направленных, в том числе антропогенных, изменениях условий среды. Именно комплекс почвенных беспозвоночных быстро реагирует на изменение условий обитания, вследствие чего они могут быть хорошими индикаторами антропогенных нарушений природных сообществ [Krivolutskii, 1994], что немаловажно в связи с активным освоением природных ресурсов Арктики.

Предлагаемая статья продолжает серию работ, посвящённых характеристике локальных фаун почвенных беспозвоночных Большеземельской тундры. Ранее был составлен каталог ногохвосток восточно-европейских тундр [Babenko et al., in press], опубликованы аннотированные списки жуужелиц и стафилинид из различных локалитетов на территории НАО [Uzhakina, 2001; Kolesnikova, Uzhakina, 2005; Uzhakina, Dolgin, 2007; Markov, 2011; Filippov, Shuvalov, 2006; Filippov, 2008; Zubrii, Filippov, 2015], сделан обзор почвенной фауны субарктических тундр европейской части России [Kolesnikova et al., 2008], а также вышла в свет первая сводка по почвен-

ной фауне окр. Падимейских озёр [Taskaeva et al., 2015]. В данной статье охарактеризованы состав почвенной фауны и структура её населения в одном из локалитетов в западной части Большеземельской тундры, где в будущем планируется интенсивная добыча углеводородов.

Район работ, материалы и методика

Материал собран в период с 4 по 11 июля 2013 года в районе бассейна р. Чёрная (68°26' N, 56°34' E). Исследования проводились в подзоне северных тундр в районе р. Чёрная, р. Худая, р. Няряюха, р. Нимдивояха (рис. 1). Данная территория расположена в подзоне северной тундры (север Большеземельской тундры, Ненецкий АО), представляет собой низменную аккумулятивную равнину с абсолютными высотами преимущественно не ниже 100 м н.у.м. Почвенный покров представлен подбурами, глеезёмами, глеезёмами криометаморфическими, торфяно-глеезёмами, тёмногумусовыми глеевыми и органо-криометаморфическими почвами [Kaverin et al., 2014]. Рассматриваемая территория характеризуется распространением преимущественно сплошной многолетней мерзлоты. Глубины сезонного протаивания в торфяных почвах не превышают 50–100 см, в минеральных — в пределах от 70 до 300 см. Несливающаяся мерзлота характерна для участков с кустарниковыми тундрами. Под руслами рек и крупных озёр, а также на пойменных террасах мерзлота в пределах верхних 3-х метров, как правило, отсутствует [Taskaeva et al., 2016].

Количественные учёты проведены в следующих фитоценозах, более или менее полно отражающих основное разнообразие растительности данного района: кустарничково-лишайниковых (КЛТ), кустарничково-мохово-лишайниковых (КМЛТ), кустарничково-моховых (КМТ), ивняковых (ИТ), приморских (ПТ) тундрах, тундровых (ЛТ) и пойменных (ПЛ) лугах, а также в болотном грядово-мочажинном комплексе (БК).

Для изучения структуры населения почвенных беспозвоночных в каждом биотопе отбирали по пять проб площадью 0,0025 см² (на микрофауну) и 0,0625 см² (на мезофауну). Всего на микрофауну было отобрано 140 проб из 28 биотопов и 120 проб на мезофауну из 24 биотопов. В приморских тундрах отбор проб был произведен только на микрофауну. Экстракция микроартропод была проведена в лаборатории Института биологии сразу же после прибытия с помощью воронок Тулльгрена до полного иссушения субстрата. Пробы на мезофауну разбирались вручную в полевых условиях, часть проб была экстрагирована в лаборатории. В некоторых биотопах для учёта активно передвигающихся форм крупных беспозвоночных использовали почвенные ловушки. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы объёмом 330 мл с диаметром входного отверстия 60 мм, заполненные на одну треть фик-

сирующей жидкостью (4 %-ный формалин). В каждом выбранном для исследования растительном сообществе устанавливали по десять ловушек в линию через равномерные (3–5 м) промежутки. В некоторых случаях крупных жуков собирали вручную с поверхности почвы во время маршрутных исследований. Для идентификации коллембол были использованы определители [Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004]. До вида из крупных почвенных беспозвоночных идентифицировали дождевых червей, многоножек, жесткокрылых с использованием определителей [Kryzhanovsky, 1965; Zalesskaya, 1978; Vsevolodova-Perel', 1997; Andersson et al., 2005].

Камеральная обработка материала включала таксономическую идентификацию почвенных беспозвоночных, оценку инвентаризационного и дифференцирующего разнообразия видов в исследованных природных сообществах. Обилие видов приводили по шкале Энгельмана [Engelmann, 1978]. Инвентаризационное, или *b*-разнообразие видов, оценивали путём расчета показателей видового богатства (S), индекса Шеннона (H), индекса доминирования Бергера-Паркера (d). Дифференцирующее, или *v*-разнообразие, характеризовали путём попарного сравнения состава видов почвенных беспозвоночных в природных сообществах и графического представления полученных результатов в виде дендрограммы. В качестве показателя соответствия использовали индекс Чекановского-Сёренсена для качественных данных. Расчёт индексов и построение дендрограмм методом среднего присоединения по качественным данным проводили при помощи программы PAST 3.1

Результаты и обсуждение

Фауна почвенных беспозвоночных исследуемого района включает 75 видов коллембол и 29 видов крупных почвенных беспозвоночных. Наибольшим таксономическим разнообразием микроартропод характеризуются кустарничково-мохово-лишайниковые, кустарничково-моховые и ивняковые тундры, менее разнообразны приморские тундры и тундро-

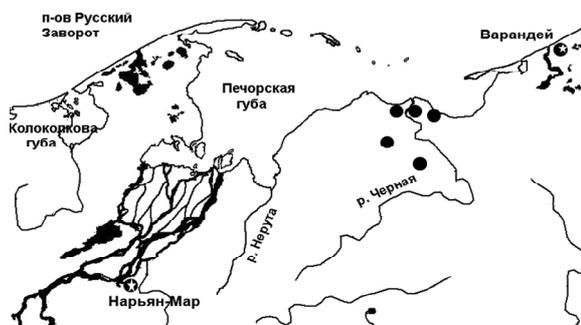


Рис. 1. Карта-схема района исследования.
Fig. 1. Map of researched region.

вые луга (табл. 1). Сообщества крупных почвенных беспозвоночных разнообразнее также в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах, в тундровых лугах. Самым обедненным среди представителей почвенной мезофауны является грядово-мочажинный болотный комплекс (табл. 2).

Коллемболы. В ходе полевых исследований за указанный период зарегистрировано 75 видов коллембол из 16 семейств (табл. 1). Традиционно для Субарктики изучаемая фауна коллембол представлена ведущими семействами: Isotomidae (36 %), Onychiuridae, Neanuridae (по 14 %) и Hypogastruridae (9 %). На долю остальных 12 семейств приходится около 25 %. В первом семействе наиболее разнообразны рода *Folsomia* (9 видов) и *Desoria* (6 видов), лидирующие по видовому богатству в приполярных областях [Babenko, 2012]. На втором месте среди онихиурид преобладает род *Protaphorura* (7 видов). Обращает на себя внимание полное отсутствие рода *Hypogastrura*, хотя его относительное богатство в Арктике явно превышает уровень, характерный для бореальных районов [Babenko, 2005]. Несмотря на то, что наблюдается обеднение данного рода в южных тундрах по сравнению с полярными пустынями [Babenko, Bulavintsev, 1997], факт отсутствия данного рода в наших сборах объяснить очень сложно. Однако аналогичная картина показана для локальной фауны Болванской губы, и только по два вида

данного рода было зарегистрировано в Паханченской и Хайпудырской губах [Babenko et al., in press]. Наконец, самым низким разнообразием характеризуются «высшие» коллемболы, а именно семейства подотряда Symphypleona, на долю которых приходится от 1 до 4 % (1–3 вида), а также Entomobryidae (4 %) и Tomoceridae (1 %) (рис. 2а). Показано, что соотношение по численности семейств значительно изменяется (рис. 2б). Так, увеличивается доля (до 78 %) изотомид, которые лидируют не только по количеству видов, но и по их обилию в природных сообществах. Напротив, доля Hypogastruridae и Neanuridae резко снижается и составляет 0,7 и 4,5 %, соответственно.

Фауна коллембол в основном представлена широко распространёнными на европейском Северо-Востоке России видами. Впервые для Большеземельской тундры отмечен *Sminthurinus bimaculatus* Axelson, 1902, ранее обнаруженный на о. Колгуев [Babenko et al., in press]. Специфичность фауне придаёт присутствие «сибирских» элементов, таких как *Ceratophysella longispina* (Tullberg, 1976), *Desoria tshernovi* (Martynova, 1974), *Folsomia taimyrica* Martynova, 1973, ранее отмеченных в Западной Европе только с арктических островов, хотя в Сибири они могут иметь широкое распространение [Babenko et al., in press]. В приморских тундрах отмечен литоральный вид *Xenylla humicola* (Fabricius, 1780). В широтно-зональном плане фауна коллембол является в основном бореальной, но присутствуют и арктические виды: *Anurida azurea* Babenko, 1997, *Desoria atkasukiensis* (Fjellberg, 1978), *Folsomia bisetosa* Gisin, 1953, *F. taimyrica*. Общее число видов (75) незначительно для района исследований, но сравнимо с данными, полученными по локальной фауне Болванской, Паханченской и Хайпудырской губ, где зарегистрировано 85, 90 и 69 видов ногохвосток, соответственно [Babenko et al., in press]. Ранее для Большеземельской тундры был известен список коллембол, состоящий из 68 видов [Taskaeva et al., 2015]. Благодаря данным исследованиям и данным литературы [Babenko et al., in press] он существенно пополнился и к настоящему моменту включает 117 видов ногохвосток.

Группировки ногохвосток изученных фитоценозов характеризуются достаточно обычным для однократных учётов уровнем видового богатства (включают от 18 до 49 видов, медиана 28). Наиболее разнообразно население кустарничково-мохово-лишайниковых тундр (49 видов). Самыми бедными оказались таксоцены коллембол приморских тундр (18 видов) и тундровых луговин (20). Численность населения коллембол в период учётов сильно варьировала: от 13 до 82 тыс. экз./м² (медиана 39,1). Группировки коллембол тундровых луговин и кустарничково-мохово-лишайниковых тундр отличаются повышенным обилием двух видов (табл. 1), превышающим уровень эудоминирования. Такими эудоминантами являются *Tetracanthella wahlgreni* Axelson, 1907, очень обычный для лишайниковых ассоциаций, и *Folsomia manolachei* Bagnall, 1939. Индекс доминирования Бергера-Паркера варьирует от 0,24

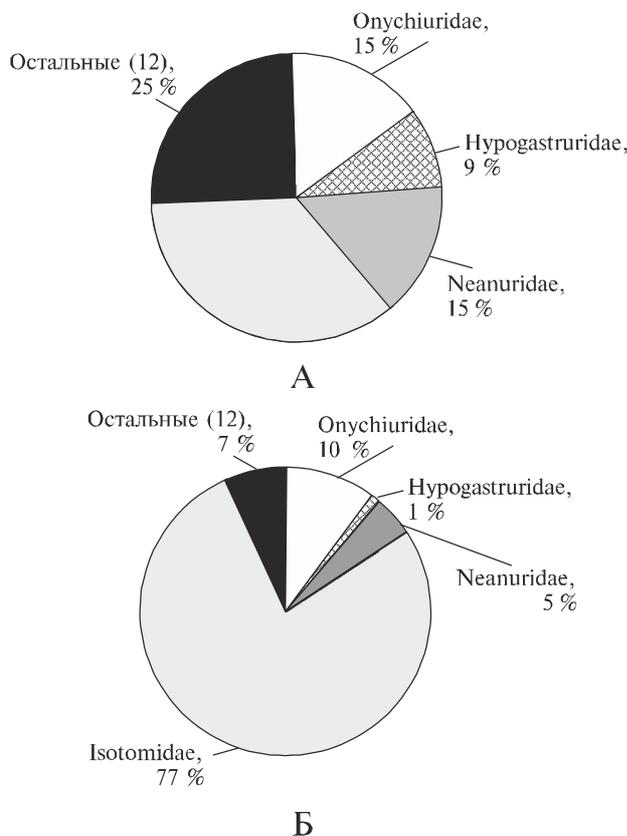


Рис. 2. Соотношение представителей группировок коллембол. А — по числу видов, Б — по численности.

Fig. 2. Ratio of representatives of Collembola. A — by number of species, B — on number.

Таблица 1. Таксономический состав, обилие (%), численность и индексы разнообразия таксоценов коллембол растительных сообществ бассейна р. Чёрная
 Table 1. Composition, abundance (%), density and diversity indexes of collembolas in plant communities of the Chernaya river basin

Семейство, вид	Типы растительных сообществ							
	КЛТ	КМЛТ	КМТ	ИТ	ПТ	БК	ТЛ	ПЛ
Tullbergiidae								
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	–	–	–	+	–	–	–	+
Onychiuridae								
<i>Hymenophorura anatolii</i> Pomorski, 2001	–	+	+	+	+	–	1,6	+
<i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	–	+	4,2	1,8	–	6,5	6,7	3,1
<i>Protaphorura boedvarssoni</i> Pomorski, 1993	3,4	1,4	+	+	3,0	–	1,8	+
<i>Protaphorura jacutica</i> (Martynova, 1976)	7,4	5,6	6,3	5,7	–	–	7,2	+
<i>Protaphorura pjasinae</i> (Martynova, 1976)	2,1	+	–	–	1,8	–	–	–
<i>Protaphorura stogovi</i> Pomorski, 1993	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Protaphorura subarctica</i> (Martynova, 1976)	–	1,6	–	2,5	–	–	3,1	3,3
<i>Protaphorura tundricola</i> (Martynova, 1976)	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Protaphorura</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Uralophorura schilovi</i> (Martynova, 1976)	+	+	+	–	–	1,9	+	–
Hypogastruridae								
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	–	–	+	+	–	–	+	–
<i>Ceratophysella longispina</i> (Tullberg, 1976)	–	–	2,9	–	–	+	+	+
<i>Ceratophysella succinea</i> (Gisin, 1949)	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Schaefferia czernovi</i> (Martynova, 1978)	–	–	+	+	–	+	–	–
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	+	+	–	–	–	+	+	–
<i>Willemia scandinavica</i> Stach, 1949	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Xenylla humicola</i> (Fabricius, 1780)	–	–	–	–	+	–	–	–
Brachystomellidae								
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	1,3	+	+	+	–	8,0	+	+
Neanuridae								
<i>Friesea claviseta</i> Axelson, 1900	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	13,5	3,2	2,5	7,9	–	2,3	–	4,2
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	1,7	+	+	–	–	1,4	–	–
<i>Anurida azurea</i> Babenko, 1997	–	–	–	+	–	+	+	–
<i>Anurida beringii</i> Fjellberg, 1985	–	+	+	+	–	–	–	–
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	–	–	–	+	+	–	–	+
<i>Anurida papillosa</i> (Axelson, 1902)	–	–	+	+	+	–	–	–
<i>Pseudachorutes sibiricus</i> Rusek, 1991	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Endonura reticulata</i> (Axelson, 1905)	–	+	+	+	–	+	–	–
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	–	–	–	–	–	–	+	–
Odontellidae								
<i>Xenyllodes armatus</i> Axelson, 1903	+	1,9	–	–	–	27,5	–	–

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Семейство, вид	Типы растительных сообществ							
	КЛТ	КМЛТ	КМТ	ИТ	ПТ	БК	ТЛ	ПЛ
Isotomidae								
<i>Desoria atkasukiensis</i> (Fjellberg, 1978)	7,2	+	+	+	33,3	–	–	2,5
<i>Desoria blufusata</i> (Fjellberg, 1978)	–	2,3	–	–	–	+	–	–
<i>Desoria neglecta</i> (Schäffer, 1900)	–	+	10,3	+	–	–	–	–
<i>Desoria olivacea</i> (Tullberg, 1871)	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Desoria tshernovi</i> (Martynova, 1974)	7,6	–	–	+	–	–	–	+
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	+	+	+	4,1	2,1	–	–	–
<i>Folsomia amplissima</i> Potapov et Babenko, 2000	–	–	–	–	–	+	3,0	6,1
<i>Folsomia bisetosa</i> Gisin, 1953	+	+	+	+	–	+	–	+
<i>Folsomia diplophthalma</i> (Axelson, 1902)	–	–	–	6,8	–	–	–	2,2
<i>Folsomia longidens</i> Potapov et Babenko, 2000	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnall, 1939	–	+	3,6	3,4	–	4,7	44,1	4,5
<i>Folsomia palaeartica</i> Potapov et Babenko, 2000	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	27,5	14,7	15,2	26,0	36,0	33,6	–	31,1
<i>Folsomia rossica</i> Potapov et Dunger, 2000	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Folsomia taimyrica</i> Martynova, 1973	–	+	–	+	–	–	–	+
<i>Isotoma gorodkovi</i> Martynova, 1970	–	–	–	–	–	+	–	1,5
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	+	3,4	4,5	1,8	+	+	5,2	–
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	–	–	–	7,3	–	+	+	+
<i>Isotomurus fucicolus</i> (Schött, 1893)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Pachyotoma crassicauda</i> (Tullberg, 1871)	–	–	–	–	+	+	–	–
<i>Pachyotoma miserabilis</i> sp.	4,2	5,9	7,4	+	+	–	–	–
<i>Parisotoma ekmani</i> (Fjellberg, 1977)	–	+	+	+	–	–	+	–
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	+	3,8	10,5	6,0	12,1	4,3	24,3	21,8
<i>Parisotoma reducta</i> (Rusek, 1984)	4,9	–	1,1	–	+	–	–	–
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> (Kseneman, 1934)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg, 1876)	1,7	2,6	–	–	–	–	–	+
<i>Tetracanthella whalgreni</i> Axelson, 1907	12,1	46,5	24,1	9,4	+	–	+	7,4
Tomoceridae								
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	–	–	+	–	–	–	–	–
Entomobryidae								
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	1,5	–	–	–	–
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1793)	–	+	+	+	–	+	+	–
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	+	–	–	–	–	–	–	–
Neelidae								
<i>Megalothorax</i> sp.1	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Megalothorax</i> sp.2	–	–	–	–	–	+	–	–
Sminthurididae								
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	–	–	–	–	+	+	–	–
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	+	+	+	9,8	7,3	2,8	–	4,9

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Семейство, вид	Типы растительных сообществ							
	КЛТ	КМЛТ	КМТ	ИТ	ПТ	БК	ТЛ	ПЛ
Katiannidae								
<i>Sminthurinus alpinus</i> Gisin, 1953	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	+	+	–	–	1,9	–	–	+
<i>Sminthurinus bimaculatus</i> Axelson, 1902	–	–	–	+	–	–	–	–
Arrhopalitidae								
<i>Pygmarrhopalites principalis</i> (Stach, 1945)	–	–	+	–	–	+	–	–
Bourletiellidae								
<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1863)	–	–	+	+	–	–	–	–
<i>Heterosminthurus stebaevae</i> Bretfeld, 1996	1,3	–	+	–	–	+	–	–
Sminthuridae								
<i>Sminthurus nigromaculatus</i> Tullberg, 1841	–	–	–	–	–	–	–	1,9
Dicyrtomidae								
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)	–	–	–	–	–	–	–	+
Количество видов, S	26	49	37	40	18	29	20	28
Индекс Шеннона, H	2,42	2,10	2,50	2,59	1,66	2,07	1,75	2,31
Индекс Бергера-Паркера, d	0,27	0,46	0,24	0,26	0,36	0,34	0,44	0,31
Индекс Пиелюу, E	0,74	0,54	0,69	0,70	0,57	0,62	0,58	0,69
Численность, тыс. экз./м ²	13,1 ± 3,5	82,4 ± 13,2	32,9 ± 5,6	22,0 ± 2,8	42,7 ± 10,7	54,0 ± 19,0	61,5	31,7 ± 6,5

Примечание: «+» означает, что вид присутствует, но его доля < 1,3 %, жирным шрифтом выделены эудоминанты и доминанты, прочерк означает, что вид отсутствует. Типы растительных сообществ: КЛТ — кустарничково-лишайниковые тундры, КМЛТ — кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, КМТ — кустарничково-моховые тундры, ИТ — ивняковые тундры, ПТ — приморские тундры (марши), БК — болотный грядово-мочажинный комплекс, ТЛ — тундровая луговина, ПЛ — пойменные луга.

Note: «+» means that the species is present, but its share < 1.3%, are highlighted eudominant and dominants in bold type, the crossed out section means that the species is absent. Types of vegetable communities: КЛТ — subshrub-lichen tundra, КМЛТ — subshrub-moss-lichen tundra, КМТ — subshrub-moss tundra, ИТ — willow tundra, ПТ — seaside tundra (marches), БК — hummock-ridge complex, ТЛ — tundra meadow, ПЛ — floodplain meadows.

в кустарничково-моховых тундрах до 0,46 в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах, что свидетельствует о равномерном распределении видов по численности. Весьма сходны обследованные сообщества и на уровне доминантов. Так, *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871) и *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896) за редким исключением доминируют (субдоминируют) во всех группировках. Практически во всех типах тундр высокой численности достигает *T. whalgreni*, встречающийся и в ряде других сообществ данного района.

Судя по значениям индексов (табл. 1) самый высокий уровень инвентаризационного разнообразия группировок коллембол характерен для ивняковых, кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундр. Наименьший уровень видового разнообразия ногохвосток отмечен для приморских тундр и тундровой луговины. Исследование дифференцирующего разнообразия выявило вполне предсказуемую картину соотношения группировок ногохвосток по уровню сходства. На уровне 50 %

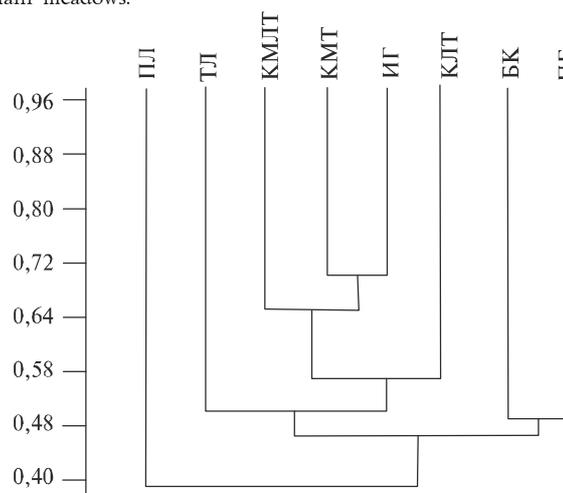


Рис. 3. Уровень сходства группировок коллембол обследованных фитоценозов. Кластерный анализ методом среднего присоединения (paired group) на основе качественного индекса Чекановского-Сёренсена.

Fig. 3. Cluster analysis presenting the soil invertebrate community relationships between different types of tundra.

обособились группировки плакорных сообществ, отличающихся по набору фоновых видов (рис. 3).

В составе почвенной мезофауны зарегистрировано 14 таксонов крупных почвенных беспозвоночных. Преобладают пауки, личинки двукрылых и представители семейства жесткокрылых (рис. 4).

Дождевые черви представлены тремя видами — *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843, *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758. Первый вид обладает очень высокой холодоустойчивостью, а также имеет ряд адаптивных возможностей и способен выживать в экстремальных условиях разного рода, вследствие чего успешно проникает на север, обычен в зональных тундрах, отмечен на арктических островах [Vsevolodova-Perel', Leirikh, 2014]. Второй вид (почвенно-подстилочная форма) имеет высокую экологическую потенцию к освоению различных местообитаний с широкой амплитудой гидротермических условий и различной ресурсной базой [Shepeleva et al., 2008]. Отмечен нами в кустарничково-лишайниковых тундрах, пойменных лугах и тундровых луговинах. Третий вид (норник) обычен в Европе и как инвазивный вид проник в США и Канаду [Versteegh et al., 2013]. Географическое распределение этого вида охватывает широкий широтный диапазон, в северном полушарии вид обнаружен за Полярным кругом (66°56' N) [Niemi et al., 2011]. Зарегистрирован лишь в одном биотопе кустарничково-лишайниковой тундры. Отмеченные виды р. *Lumbricus* имеют незначительную холодоустойчивость, поэтому перезимовывают в многоснежных местах и на большей глубине и, возможно, имеют быстротечный жизненный цикл [Meshcheryakova, 2011]. Многоножки-костянки представлены двумя видами: эвритопным подстилочным видом *Lithobius curtipes* (C.L. Koch, 1847) и гигрофильным *Lamyctes emarginatus* (Newport, 1844). *L. curtipes* входит в состав доминантов среди крупных почвенных беспозвоночных в таёжных экосистемах, в северных провинциях европейской части России это часто единственный регистрируемый представитель мно-

гоножек, который распространён до арктических тундр (о. Долгий) [Farsalieva, 2008]. *L. emarginatus* впервые отмечен как в Большеземельской тундре, так и на европейском Северо-Востоке России, по уральскому горному хребту его распространение на север ограничивается Средним и Южным Уралом [Farsalieva, 2008]. Но этот вид обитает в странах Европы, Турции, Исландии, Гренландии, Южной и Северной Америке, Африке, Новой Зеландии, Австралии. Вид предпочитает увлажнённые местообитания (берега рек, морские побережья, болота, ивняки), иногда встречается на полях [Andersson et al., 2005, Farsalieva, Esyunin, 2008]. Данный вид зарегистрирован нами в тундровой луговине в единичном экземпляре. Кроме того, впервые для Большеземельской тундры в ивняковых, мохово-лишайниковых тундрах, а также болотном комплексе и тундровой луговине отмечено семейство Cecidomyiidae (из отряда Diptera), которое ранее в НАО не регистрировали. В отряде Coleoptera на исследуемой территории отмечены представители Carabidae, Staphylinidae, Cerambycidae, Cantharidae, Birrhidae и Curculionidae. Семейство жулиц представлено девятью видами, в т.ч. характерными для зональных тундр *Carabus truncaticollis* Eschscholtz, 1833 и *Pterostichus vermiculosus* Ménétries, 1851. В исследуемом районе эти массово встречающиеся виды зарегистрированы в кустарничково-лишайниковых и ивняковых тундрах. К типичным обитателям тундровых экосистем относятся также *Pterostichus kokeili* ssp. *archangelicus* Poppius, 1906 и *Carabus henningi* Fischer von Waldheim, 1817. В кустарничково-мохово-лишайниковой тундре в большом количестве зарегистрирован *Bembidion femoratum* Sturm, 1825. В кустарничково-лишайниковой тундре в единичном экземпляре отмечен *Carabus ermaki* Lutshnik, 1924, который является редким (статус 3) на территории Ненецкого автономного округа и включён в региональную Красную книгу [Red books, 2006]. Это восточноевропейско-сибирский борео-монтанный вид, который в последнее время проникает в лесотундру и южную тундру, населяет мохово-лишайниковую тундру, берёзово-еловые и ивняковые сообщества, осоковые сообщества морского побережья, везде редок и спорадичен. Семейство стафилинид в бассейне р. Чёрная представлено 12 видами. В кустарничково-лишайниковых и кустарничково-моховых тундрах зарегистрированы *Eucnecosum brunnescens* (J. Sahlberg, 1871), *Eucnecosum brachypterum* (Grahvenhorst, 1802), *Boreaphilus henningianus* Sahlberg, 1832. В биотопах с травянистым покровом отмечены *Olophrum boreale* (Paykull, 1792), *Olophrum rotundicolle* (Sahlberg, 1830), представители рода *Atheta*. Некоторые виды (*O. boreale* и *E. brachypterum*) проникают далеко на север, отмечены на Шпицбергене, п-ове Ямал [Kolesnikova et al., 2008; Chernov et al., 2014]. Среди других представителей жесткокрылых зарегистрированы *Podabrus alpinus* (Paykull, 1798) — борео-монтанный вид из семейства Cantharidae, *Brachyta interrogationis*

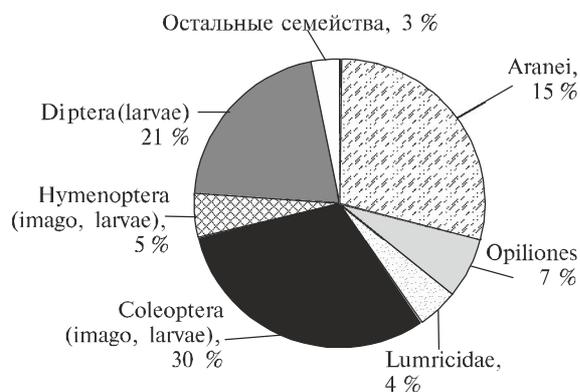


Рис. 4. Обилие представителей групп почвенной мезофауны.

Fig. 4. Abundance of representatives of soil mesofauna.

Таблица 2. Таксономический состав, обилие (%), численность крупных почвенных беспозвоночных растительных сообществ бассейна р. Чёрная

Table 2. Composition, abundance (%), density and diversity indexes of large soil invertebrates in plant communities of the Chernaya river basin

Семейство, вид	Типы тундр						
	КЛТ	КМЛТ	КМТ	ИТ	БК	ТЛ	ПЛ
Oligochaeta							
Lumbricidae							
<i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus, 1758	8,82	–	–	–	–	–	–
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	2,94	–	–	–	–	4,76	4,0
<i>Eisenia nordenskioldi</i> (Eisen, 1873)	–	2,02	7,35	–	–	4,76	–
Chilopoda							
Lithobiidae							
<i>Lithobius curtipes</i> (C.L. Koch, 1847)	2,94	–	2,94	–	–	9,52	–
Henicopidae							
* <i>Lamyctes emarginatus</i> (Newport, 1844)	–	–	–	–	–	4,76	–
Insecta							
Carabidae							
<i>Carabus hennengi</i> Fischer von Waldheim, 1817	–	–	–	1,96	–	–	–
<i>Carabus truncaticollis</i> Eschscholtz, 1833	–	5,05	–	1,96	–	–	–
<i>Carabus ermaki</i> Lutshnik, 1924	–	+	–	–	–	–	–
<i>Bembidion femoratum</i> Sturm, 1825	–	11,11	–	–	–	–	–
<i>Bembidion</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	–	+	–	–	–	–	–
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	–	–	–	–	–	–	4,0
<i>Pterostichus vermiculosus</i> Ménétriés, 1851	–	2,02	–	–	–	–	–
<i>Pterostichus kokeili</i> ssp. <i>archangelicus</i> Poppius, 1906	–	–	2,94	–	–	–	–
Staphylinidae							
<i>Quedius</i> sp. larvae	–	+	–	–	–	–	–
<i>Euaesthetus laevisculus</i> Mannerheim, 1844	–	+	–	1,96	–	–	–
<i>Olophrum boreale</i> (Paykull, 1792)	–	–	–	–	–	–	2,0
<i>Olophrum rotundicolle</i> (Sahlberg, 1830)	–	–	–	–	–	–	2,0
<i>Eucnecosum brachypterum</i> (Gravenhorst, 1802)	–	2,02	–	–	–	–	–
<i>Eucnecosum brunnescens</i> (J. Sahlberg, 1871)	–	6,06	–	–	–	–	4,0
<i>Boreaphilus henningianus</i> Sahlberg, 1832	–	5,05	–	–	–	–	–
<i>Mycetoporus brunneus</i> (Marsham, 1802 nec Fabricius, 1798)	–	+	–	–	–	–	–
<i>Atheta thulea</i> Poppius, 1909	–	–	–	–	–	4,76	–
<i>Atheta nigrata</i> (?) sp. (Palm, 1934)	–	+	–	–	–	–	–
<i>Atheta</i> sp.	17,64	3,03	5,88	–	–	–	2,0
<i>Acrotona aterrima</i> (Gravenhorst, 1802)	–	–	–	–	5,26	–	–
Byrrhidae							
<i>Birrhus</i> sp. larvae	–	–	–	3,92	–	9,52	–
Cantharidae							
<i>Podabrus alpinus</i> (Paykull, 1798)	–	–	–	–	–	4,76	–

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

Семейство, вид	Типы тундр						
	КЛТ	КМЛТ	КМТ	ИТ	БК	ТЛ	ПЛ
Insecta							
Cerambycidae							
<i>Brachyta interrogationis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	2,0
Количество видов, S	4	15	4	4	1	9	7
Индекс Шеннона, H	1,12	2,35	1,31	1,39	–	2,14	1,91
Индекс Бергера-Паркера, d	0,55	0,26	0,38	0,25	–	0,17	0,25
Индекс Пиелоу, E	0,77	0,70	0,92	0,99	–	0,94	0,96
Численность, экз./м ²	42,6±8,4	44,8±8,4	49,07±9,2	19,84±3,2	30,4±4,6	35,2±7,4	28,8±4,6

Примечание: * отмечены новые виды для Большеземельской тундры; «+» означает, что вид присутствует, но его доля < 1,3 %, жирным шрифтом выделены доминанты; прочерк означает, что вид отсутствует. Типы растительных сообществ приведены в таблице 1.

Note: * — new species for the Bolshezemelskaya tundra; «+» means that the species is present, but its share < 1.3%, dominants highlighted in bold type; the crossed out section means that the species is absent. Types of vegetable communities are given in table 1.

(Linnaeus, 1758) — полизональный европейско-сибирский вид, единственный представитель семейства Cerambycidae, который постоянно обитает в тундровой зоне Евразии [Chernov et al., 2014].

Видовое разнообразие крупных беспозвоночных в бассейне р. Чёрная и на территории Ненецкого Автономного Округа обусловлено вкладом жуков. Поэтому почвенная мезофауна исследуемого района характеризуется преобладанием голарктических и палеарктических видов с аркто-бореальным, бореальным и полизональным распространением, незначительным присутствием видов с арктическим, аркто-монтанным и аркто-бореомонтанным распространением. На примере жуков проявляется общее правило соотношения широтно-зональных фаунистических потоков: бореальные и полизональные виды гораздо интенсивнее проникают в высокоширотные ландшафты, чем арктические на юг [Chernov, 1984]. Неслучайно, в восточно-европейских тундрах таёжные виды достаточно далеко продвигаются в тундровую зону, некоторые из них обнаруживаются даже на морском побережье. При этом полизональные и бореальные виды подчас распространены в тундровой зоне шире, чем арктические.

Численность мезофауны в изученных биотопах бассейна р. Чёрная (северная тундра) варьирует в пределах от 19,8 экз./м² в ивняковых тундрах до 49 экз./м² в кустарничково-моховых тундрах (табл. 2). Низкая численность мезофауны в ивняковых тундрах, а также в грядово-мочажинных болотных комплексах обусловлена присутствием здесь в основном пауков и личинок двукрылых. Такие низкие показатели численности могут определяться микроклиматическими условиями: пауки доминируют в болотных сообществах, где одним из лимитирующих факторов для остальных мезопедобионтов является температурный режим [Rybalov, Kamaev, 2011]. Также количествен-

ные показатели выше в отдельные сроки отбора материала: уловистость жужелиц в болотных биоценозах севера п-ова Канин была значительной в период размножения большинства видов [Filippov, Shuvalov, 2006]. Возрастание численности в кустарничково-моховых тундрах объясняется высокой плотностью личинок двукрылых (до 38 экз./м²), что характерно для зональных тундр, а также доминированием личинок жужелиц (до 25 экз./м²) в составе мезофауны. В кустарничково-лишайниковых и кустарничково-моховых тундрах увеличивается численность дождевых червей (12–16 экз./м²), которые могут составлять до 70 % от общей зоомассы почвенных беспозвоночных в тундровой зоне. В ивняковых тундрах наряду с преобладанием пауков и личинок двукрылых, отмечены личинки Hymenoptera (12,8 экз./м²), а также личиночные стадии различных жуков — листоедов, жужелиц, стафилинид, мягкотелок, пилюльчиков. Многоножки отмечены только в кустарничково-лишайниковых, кустарничково-моховых тундрах и тундровых луговинах. Численность их невысока, 3,2–6,4 экз./м².

Наиболее разнообразно население почвенной мезофауны кустарничково-мохово-лишайниковых тундр (15 видов) и тундровых луговин (9 видов), где отмечены более высокие показатели индекса Шеннона. В грядово-мочажинном болотном комплексе отмечен лишь один вид, что, прежде всего, связано, с отсутствием повторностей при отборе проб. Поэтому при расчетах индексов данные по грядово-мочажинным комплексам не использовались. Индекс Пиелоу показал, что видовой состав во многих изученных биотопах слабо отличается по обилию (значения индекса 0,92–0,96). К доминантным видам среди мезофауны относятся *Atheta* sp. и *Bembidion femoratum* Sturm, 1825, остальные виды являются субдоминантными и малочисленными. Индекс доминирования Бергера-Паркера во всех обследованных биотопах невысок, за

исключением кустарничково-лишайниковых тундр, где достигает значения 0,55 (табл. 2). Расчёт дифференцирующего разнообразия показал сходство на уровне 50 % для мезофауны кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундр (рис. 5).

Заключение

Таким образом, в районе бассейна р. Чёрная обнаружено 75 видов коллембол, три вида дождевых червей, два вида многоножек, 24 вида жесткокрылых. Впервые в Большеземельской тундре отмечены ногохвостка *Sminthurinus bimaculatus*, семейство двукрылых *Cecidomyiidae*, зарегистрирована многоножка *Lamyctes emarginatus*. Находка краснокнижного вида *Carabus ermaki* дополнила сведения о его распространении на территории европейского северо-востока России. Наибольшие показатели видового разнообразия почвенной фауны характерны для кустарничково-мохово-лишайниковых и кустарничково-моховых тундр. Численность крупных почвенных беспозвоночных также максимальна в данных биотопах, плотность группировок коллембол наивысших значений достигает в кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах и тундровых луговинах. По уровню видового богатства, таксономической структуре и зоогеографической характеристике почвенная фауна бассейна р. Чёрная имеет черты, типичные для северных тундр восточно-европейского сектора Арктики.

Таксономическое разнообразие почвенной фауны тундровой зоны снижается с продвижением на север, так как теплообеспеченность регионов падает, что влечёт за собой уменьшение количества видов беспозвоночных в локальных фаунах. Это соответствует глобальному тренду изменения разнообразия, при котором фактор тепла является ограничивающим для большинства групп организмов [Chernov, 1978, 1991]. Эта общая закономерность находит своё отражение при рассмотрении локальной почвенной фауны бассейна р. Чёрная. В результате интенсификации использования природных экосистем и глобального изменения климата происходит снижение разнообразия почвенной биоты в этих местообитаниях, что приводит к потере почвенного плодородия и нарушению экосистемных процессов [New, 2005].

Благодарности

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

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». Данные о видовом составе почвенных беспозвоночных

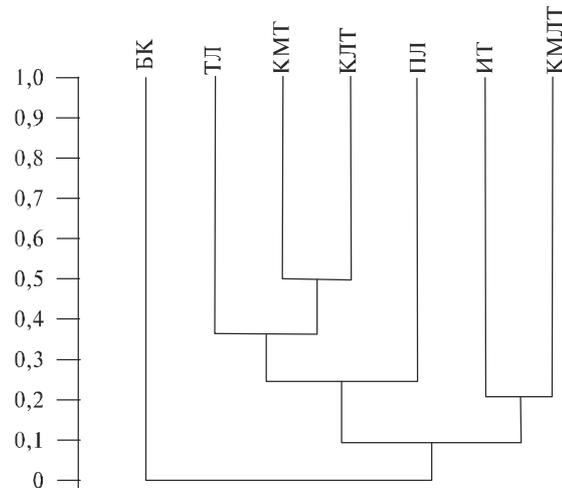


Рис.5. Уровень сходства группировок мезофауны обследованных фитоценозов. Кластерный анализ методом среднего присоединения (paired group) на основе качественного индекса Чекановского-Сьеренсена.

Fig. 5. Cluster analysis presenting the soil invertebrate community relationships between different types of tundra.

будут включены в информационную систему «Почвенная фауна Республики Коми», разработка которой подержана грантом правительства Республики Коми и РФФИ № 16-44-110989 p_a.

Литература

Andersson G., Meidell B.A., Scheller U., Wingvist J.-A., Osterkamp Madsen M., Djursvoll P., Budd G., Gårdenfors U. 2005. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Mångfotingar. Myriapoda. Uppsala. 351 p.

Babenko A.B. 2005. Structure of collembolan fauna in the Arctic // Entomological Review. Vol.85. No.8. P.878–890.

Babenko A.B., Bulavintsev V.I. 1997. Springtails (Collembola) of Eurasian polar deserts // Russian Journal of Zoology. Vol.1. No.2 P.177–184.

Babenko A.B., Potapov M.B., Taskaeva A.A. The collembolan fauna of the East European tundra // Russian entomological journal. [In press].

Chernov Yu.I. 1978. [Structure of the Subarctic Animal Communities]. Moscow: Nauka. 164 p. [In Russian].

Chernov Yu.I. 1984. [Biological prerequisites of development of the Arctic environment organisms of various taxons] // Faunenez i filotsenenez. M.: Nauka. P.154–174. [In Russian].

Chernov Yu.I. 1991. [Biological diversity. Substance and problems] // Yspehi sovremennoi biologii. Vol.111(4). P.499–507.

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].

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 diss... kand. biol. nauk. Moscow. 24 p. [In Russian].

Farzalieva G.Sh., Eyunin S.L. 2008. [A review of the centipede (Lithobiomorpha, Henicopidae, Lithobiidae) fauna of the Urals and Cis-Ural area] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.87. No.8. P.923–947. [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.
- Filippov B.Yu. 2008. [Ground beetle (Coleoptera, Carabidae) species composition and population structure of bog biocenoses in the north of Kanin peninsula] // Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya estestvennih i tochnih nauk. No.1(9). P.45–53. [In Russian].
- Filippov B.Yu., Shuvalov E.V. 2006. [Ground beetles of the Kanin peninsula southern tundras] // Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya estestvennih i tochnih nauk. No.1(9). P.99–109. [In Russian].
- Kaverin D.A., Pastuhov A.V., Holopov Yu.V., Dobrynin A.E. 2014. [Features of formation of soil of a northern part of Bolshezemelskaya tundra (basin of the Chernaya river)] // Aktual'nye problemy biologii i ekologii: materialy XXI Vserossiiskoi molodezhnoi konferentsii. Syktyvkar. P.187–191. [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 vektor socialno-ekologicheskikh issledovaniy. Syktyvkar. P.295–315. [In Russian].
- 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 nazemnih i vodnih ekosistem ohranyaemih territorii Malozemelskoi tundri i priligaushchih raionov. Syktyvkar. Trudy Komi nauchnogo centra UrO RAN, No.178. P.62–76. [In Russian].
- Krivolutskii D.A. 1994. [Soil fauna in ecological control]. M.: Nauka. 269 p. [In Russian].
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. [Carabidae — Ground beetles]. Opredelitel' nasecomih evropeiskoi chasti SSSR. T.II. M.–L.: Nauka. P.29–77. [In Russian].
- Markov S.A. 2011. [Species composition of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Kanin-Timan forest-tundra local fauna] // Vestnik Severnogo (Arcticheskogo) federalnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. No.3. P.55–61. [In Russian].
- Meshcheryakova E.N. 2011. [Resistance of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) to negative temperatures] // Avtoreferat diss... kand. biol.nauk. St.-Petersburg. 18 p. [In Russian].
- New T.R. 2005. Invertebrate conservation and agricultural ecosystems. Cambridge Uni. Press. 370 p.
- Nieminen M., Ketoja E., Mikola J., Terhivuo J., Sirén T., Nuutinen V. 2011. Local land use effects and regional environmental limits on earthworm communities in Finnish arable landscapes // Ecological Applications. Vol.21. P.3162–3177.
- Potapov M. 2001. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol.3. Isotomidae. Görlitz. 601 p.
- [Red books of the Nenets Autonomous Okrug]. 2006. Naryan-Mar. 449 p. [In Russian].
- Rybalov L.B., Kamaev I.O. 2011. [Diversity of soil mesofauna in northern taiga biogeocenoses of the Kamennaya river basin (Karelia)] // Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. No.4. P.403–412. [In Russian].
- Shepeleva O.A., Kodolova O.P., Zhukovskaya E.A., Striganova B.R. 2008. [Genetic diversity of populations of the earthworm *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) (Oligochaeta, Lumbricidae)] // Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. Vol.2. P.196–204. [In Russian].
- Taskaeva A.A., Kudrin A.A., Konakova T.N., Kolesnikova A.A. 2015. [Diversity of soil invertebrates in ecosystems near the Padimeysky lakes (the Bolshezemelskaya tundra)] // Euroasian entomological journal. Vol.14. No.5. P.480–488. [In Russian].
- Taskaeva A.A., Konakova T.N., Kudrin A.A., Kolesnikova A.A., Kaverin D.A., Pastuhov A.V., Lapteva E.M. 2016. [The current state of soil meso- and macrofauna in ecotone «southern tundra» — «northern tundra» of east European sector of the Arctic] // Biota and Soil Diversity of Northern and Central Asia: Proceedings of the 3-rd All-Russian Conference. Ulan-Ude: BSC Publishers. P.288–290. [In Russian].
- Thibaud J.-M., Shulz H.-J., Gama Assalino M.M. 2004. Synopses on palaearctic Collembola. Vol.4. Hypogastridae. Görlitz. 287 p.
- Uzhakina O.A. 2001. [Materials on fauna of ground beetles of a tundra zone of East European Plain] // Fauna i ekologiya bespozvonochnih zhivotnih evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Syktyvkar, Komi Nts. P.121–127. [In Russian].
- Uzhakina O.A., Dolgin M.M. 2007. [Review of fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) tundra ecosystems of the European North-East of Russia] // Bespozvonochie evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Syktyvkar. P.267–286. (Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AN, No.183). [In Russian].
- Versteegh E., Black S., Canti M., Hodson M. 2013. Earthworm-produced calcite granules: A new terrestrial palaeothermometer? // Geochimica et Cosmochimica Acta Vol.123. P.351–357.
- Vsevolodova-Perel' T.S. 1997. [Earthworms of the fauna of Russia. Cadaster and key]. M.: Nauka. 102 p. [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] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.93. No.1. P.45–52. [In Russian].
- Zaleskaya N.T. 1978. [Keys to lithobiid myriapods of the USSR]. M. 108 p. [In Russian].
- Zubrii N.A., Filippov B.Yu. 2015. [Carabid beetles local fauna (Coleoptera, Carabidae) of the typical tundra of the Yugor peninsula] // Vestnik Severnogo (Arcticheskogo) federalnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. No.2. P.46–55. [In Russian].

Поступила в редакцию 06.12.2016