

Разнообразие почвенных беспозвоночных бассейна р. Кожым (Приполярный Урал)

Diversity of soil invertebrates in ecosystems of the Kozhym river basin, Subpolar Ural, Russia

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

ФГБУН 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, жуличицы, стафилиниды, шелкуны, коллемболы, видовое богатство, географическое распространение, высотные пояса, Приполярный Урал.

Key words: Lumbricidae, Lithobiidae, Carabidae, Staphylinidae, Elateridae, Collembola, species richness, geographic distribution, high-altitude belts, Subpolar Ural.

Резюме. Исследована фауна почвенных беспозвоночных в горных лесах, лиственничных редколесьях, берёзовых криволинейных и горных тундрах бассейна р. Кожым (Приполярный Урал, Республика Коми). В исследуемом районе зарегистрировано 67 видов крупных беспозвоночных (представители семейств Lumbricidae, Lithobiidae, Carabidae, Staphylinidae, Elateridae) и 50 видов ногохвосток, что составляет около 35 % (от 198 видов) мезофауны и более 70 % (от 68 видов) микрофауны, известной для Приполярного Урала. Список дополнен 54 видами беспозвоночных (впервые отмечено 29 видов крупных почвенных беспозвоночных и 25 видов коллембол). Ареалогический состав рассмотренных таксономических групп беспозвоночных демонстрирует ярко выраженный бореальный облик фауны, с преобладанием трансгларктических и западных палеарктических. В зависимости от положения на высотном профиле соотношение ареалогических групп беспозвоночных существенно не меняется. Во всех горно-растительных поясах по видовому составу и численности преобладают лесные виды. Однако среди крупных беспозвоночных нет арктических видов, а доля данной ареалогической группы среди коллембол незначительно увеличивается с продвижением в верхние горные пояса.

Abstracts. The soil invertebrate fauna was investigated in mountain forests, sparse forests of larch and birch, and mountain tundra of the Kozhym river basin in Subpolar Ural, Komi Republic, Russia. 67 species of large-scale invertebrates and 50 species of Collembola were noted in the researched area composed of 35 % (of 198 species) of macrofauna and more than 70 % (of 68 species) of mesofauna at the Subpolar Ural. Among the prevailing taxonomic groups of soil invertebrates prevail are boreal forms with a high number of species with holarctic and western palaeartic distribution. The ratio of species with different types of distribution does not change along mountain profile. Boreal species prevail in all high-altitude belts (mountain forests, larch and birch rare forests, mountain tundra). The absence of arctic species is observed among large invertebrates. The share of arctic springtails is only slightly increased in the mountain tundra belt.

Введение

Исследование сообществ беспозвоночных в контрастных экологических условиях горных экосистем — уникальных природных «лабораторий» — представляется важным с позиций влияния вертикальной поясности на состав и структуру почвенных зооценозов. Под воздействием сложного комплекса факторов в горных районах формируется своеобразный водный и тепловой режим, особенности выветривания и почвообразования определяют высотную поясность почвенного и растительного покрова, за счёт склоновых процессов зачастую происходит процесс «омоложения» почв [Zhangurov et al., 2012]. Изучение разнообразия почвенной фауны Уральских гор, расположенных на стыке Европы и Азии, представляет особый интерес и с зоогеографических позиций. Уральский хребет отличается значительной меридиональной протяженностью (от полупустынь до типичных тундр) и сложным развитием фауногенетических процессов в позднем плейстоцене и голоцене, в результате которых кроме видов с трансконтинентальными ареалами в составе фауны оказались виды западно-, центрально- и восточноевразийского распространения. Наиболее интересны в зоогеографическом отношении северные районы Урала, так как в позднем плейстоцене (18–17 тыс. лет назад) горный хребет до 62° с.ш. находился в зоне интенсивного горно-долинного оледенения [Tatarinov, Kulakova, 2010]. В частности показано, что основу фауны беспозвоночных Северного и Приполярного Урала составляют широко распространённые бореальные виды, но в высокогорьях к ним добавляются арктические и аркто-бореальные элементы [Biological diversity..., 2009].

Надо отметить, что отдельные таксоны почвенной фауны, населяющие горные регионы, характе-

ризуются разной степенью изученности в России и мире. Результаты исследования сообществ мезофауны в горных экосистемах освещены как в работах по отдельным таксономическим группам, так и по экологии этой группы в целом. На примере высокогорных местообитаний Урала, Алтая, Дальнего Востока установлено неоднозначное влияние высотной поясности на беспозвоночных, в частности жесткокрылых. На модельных группах насекомых показано, что только снижение видового богатства с подъёмом в горы является более или менее общей тенденцией [Martyunenko et al., 2007]. В Хибинских горах жесткокрылые являются одной из ведущих групп почвенной мезофауны. Они населяют все высотные пояса, но распределение представителей разных семейств по профилю горы неравномерно. Стафилиниды и личинки щелкунов наиболее разнообразны и многочисленны в горно-лесных поясах — еловом редколесье и берёзовом криволесье, жужелицы — на открытых пространствах горной тундры [Zenkova et al., 2011]. При этом распределение беспозвоночных наряду с гидротермическими условиями опосредованно определяется типом растительности [Parmenter, MacMahon, 1984; Greenberg, Forrest, 2003]. Неслучайно для юга Сибири было выявлено, что видовое многообразие стафилинид достигает максимума в низкогорных лесах, на равнинной территории оно уменьшается незначительно, в предгорьях Кузнецкого Алатау — на 15–18 %, а в высокогорье — более чем в 4–5 раз [Babenko, 2000]. На Северо-Западном Кавказе фауна стафилинид богата в нижнем лесном поясе и уменьшается в направлении: равнинная территория — средний лесной пояс — верхний лесной пояс — субальпийские луга [Solodovnikov, 1998]. Стафилиниды, предпочитая нижние уровни горного макропрофиля, оказались наиболее толерантными относительно жужелиц и пауков в условиях высокогорий Эфиопского нагорья [Striganova, Rybalov, 2008]. Для коллембол обнаружена чёткая вертикально-поясная дифференциация их населения: отмечено снижение видового богатства с нарастанием пессимальности условий среды [Babenko, 2002; Stebaeva, 2003].

Эколого-фаунистические исследования почвенных беспозвоночных Уральских гор начаты сравнительно недавно. В середине XX века опубликована первая сводка [Sedykh, 1974], обобщившая имевшуюся на тот период времени информацию о почвенных беспозвоночных. В конце XX – начале XXI вв. появились работы, посвящённые разнообразию микроартропод, дождевых червей, многоножек, жужелиц, стафилинид и щелкунов на территории Северного, Приполярного и Полярного Урала [Olschwang, 1980; Zinovyev, Olschwang, 2003; Taskaeva, 2005; Biodiversity of ecosystems..., 2007; The basin of river..., 2007; Uzhakina, Dolgin, 2007; Ermakov, 2009; Biodiversity of water..., 2010; Makarova, 2011 и др.]. Но в силу труднодоступности западные склоны Приполярного Урала в отношении почвенных беспозвоночных остаются недостаточно изученными.

Поэтому цель данной работы состоит в определении состава и ареалогической характеристики почвенных зооценозов высотных поясов северной части Приполярного Урала в бассейне р. Кожым.

Район исследования

Уральские горы протянулись относительно неширокой полосой на востоке Республики Коми, представлены на этой территории западными склонами Северного, Приполярного и Полярного Урала [Biological diversity..., 2012]. Большая часть Приполярного Урала входит в состав территории национального природного парка федерального значения «Югыд Ва». На Приполярном Урале хорошо развита речная сеть: основные реки Кожым, Косью, Лемва. В 80-х годах XX века в долине р. Кожым велась интенсивная разработка и освоение россыпных месторождений золота, в результате чего значительная часть берегов реки занята полигонами, которые остаются малозаросшими до настоящего времени. После включения бассейна р. Кожым в состав национального парка активное освоение этого района было приостановлено. Но в бассейне р. Балбанью до сих пор ведётся добыча жильного кварца на месторождении «Желанное» и проводятся подготовительные работы по разработке золоторудного месторождения «Алькесвожское» [Biodiversity of water..., 2010]. Исследуемый горный район относится к подзоне крайнесеверной тайги. Климат этого района суровый и резко континентальный, большая часть осадков выпадает с мая по октябрь. Хребты Приполярного Урала, неся следы оледенений, обладают альпийскими формами рельефа: острыми пиками, глубокими каньонообразными понижениями, на дне которых располагаются горные озёра и леднички. На Приполярном Урале чётко выражены четыре высотных пояса [Gorchakovskii, 1975]: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс гольцовых пустынь. Верхняя граница горно-лесного пояса проходит в пределах 210–600 м н.у.м., подгольцового 400–600 м н.у.м., горно-тундрового до 800–1000 м н.у.м. Выше расположен гольцовый пояс [Biodiversity of water..., 2010]. Основными типами растительности в равнинной части являются еловые леса, сфагновые болота, вторичные березняки, а также кустарниковые сообщества и ерниковые тундры. В нижней части горно-лесного пояса преобладают еловые, елово-берёзовые и елово-пихтовые леса, в верхней части — лиственничные леса. В подгольцовом поясе распространены лиственничные редколесья и криволесья из берёзы извилистой. Горно-тундровый пояс представлен лишайниковыми, ерниковыми, кустарничковыми, моховыми, каменистыми и пятнистыми тундрами. Вершины и плато Приполярного Урала занимают гольцы, где встречаются в основном накипные лишайники. Горные хребты в бассейне р. Кожым имеют наибольшую площадь ледников и снежников по сравнению с бассейнами других рек

национального парка [Biodiversity of water..., 2010]. Почвы и почвенный покров Приполярного Урала характеризуется высоким разнообразием, большой пестротой и комплексностью. В горно-тундровом поясе формируются подбуры глееватые иллювиально-гумусовые в сочетании с подбурами иллювиально-гумусовыми и глееземами. В горно-лесном поясе доминируют подзолы и светлосемы иллювиально-железистые [Dymov et al., 2013]. К тому же почвы по всему высотному профилю отличаются сильноокислой реакцией и резким снижением содержания органики по почвенному профилю [Zhangurov et al., 2012].

Материал и методика

Изучение разнообразия почвенных беспозвоночных проводили в 2009–2012 гг. в различных биотопах, представленных на территории северной части Приполярного Урала, в бассейне р. Кожым и её притоков — реках Лимбекою, Хамболью, Балбанью, Каталамбию, а также ручьёв Тэлашор, Сюрась Рузь. Для сбора материала применяли стандартные методы почвенно-зоологических исследований. Для выявления состава и численности беспозвоночных использовали метод прямого учёта путём отбора почвенно-подстилочных проб. В каждом биотопе отбирали по пять–восемь проб площадью 0,0025 м² (на микрофауну) и 0,0625 м² (на мезофауну) на глубину 5–10 см. За исследуемый период собрано и обработано 593 пробы на почвенную мезофауну и 65 проб на микрофауну (табл. 1). Экстракцию ногохвосток осуществляли в лабораторных условиях после транспортировки образцов по общепринятой методике с использованием эклекторов Берлезе-Тулльгрена. Всего извлечено и определено более 7 тысяч экземпляров коллембол. Мезофауну разбирали вручную на месте и фиксировали в 70 %-ном этиловом спирте, до вида идентифицировали представителей Mugiapoda, Lumbricidae и Coleoptera. Подсчёт всех почвенных беспозвоночных осуществляли с использованием стереомикроскопов МБС-10 и Leica EZ4D. При ручном разборе проб недоучиты-

ваются некоторые крупные беспозвоночные, так как поверхностные, активно передвигающиеся формы нередко концентрируются в определенных микростациях с наиболее благоприятными для них условиями. Поэтому наряду с методом раскопок применяли относительный метод учёта ловушками. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы объёмом 330 мл с диаметром входного отверстия 60 мм, заполненные на одну треть фиксирующей жидкостью (40 %-ный раствор NaCl в 2009 и 2012 гг., либо 4 %-ный формалин в 2010 г.). В каждом выбранном для исследования растительном сообществе устанавливали по десять ловушек в линию через равномерные (3–5 м) промежутки. Ловушки проверяли через 7–10 дней, всего работало 260 ловушек. В некоторых случаях крупных жуков собирали вручную с поверхности почвы во время маршрутных исследований. В результате собрано более 1500 экземпляров крупных почвенных беспозвоночных. Номенклатура видов жесткокрылых приводится по Густафсону [Catalogus..., 1995]. Ареалогическая характеристика видов беспозвоночных описана с учётом собственных и литературных данных [Babenko, 2002, 2012; Voronin, 2000; Medvedev, 2005; Kolesnikova, 2007; Chernov et al., 2010, Khobrakova et al., 2014].

Результаты

Среди крупных почвенных беспозвоночных выявлены представители следующих систематических групп: Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae, Elateridae, Curculionidae, Chrysomelidae, Cantharidae, Anisotomidae, Hydrophilidae), Heteroptera, Hymenoptera (Formicidae), Lepidoptera, Orthoptera, Homoptera (Coccidae), Diptera, Mugiapoda (Lithobiidae), Aranei, Opiliones, Acari, Mollusca, Oligochaeta (Lumbricidae). Более половины всех сборов приходится на долю Aranei и Opiliones, четвертая часть — на Coleoptera, среди которых отмечены типичные и впервые зарегистрированные для Приполярного Урала виды (табл. 2). Фауна лямблиид представлена тремя видами, отмеченными в горах Северного Урала, Хибин, Тянь-Шаня, Кавказа, Кры-

Таблица 1. Общий объём материала и количество обследованных биотопов
Table 1. The total volume of material and number of investigated biotopes

Группа биотопов	Число биотопов	Количество проб / ловушек		Период отбора
		мезофауна	коллемболы	
Горные леса	30	128/50	20	август 2009 г., июль–август 2010, 2013 г. июль 2012 г.
Лиственничные редколесья	14	62/40	15	август 2009 г., июль–август 2010, 2013 г. июль 2012 г.
Березовые криволесья	9	32/40	15	август 2009 г., июль–август 2010, 2013 г. июль 2012 г.
Горные тундры	25	117/30	15	август 2009 г., июль–август 2010, 2013 г. июль 2012 г.
Прибрежные биотопы	11	48/20	–	июль – август 2010, 2013 г., июль 2012 г.
Луга	4	50	–	июль – август 2013 г.
Промышленные полигоны	35	160/30	–	июль – август 2010 г.

Примечание: прочерк означает, что пробы не отбирались.
Note: the crossed out section means that samples were not selected.

ма, Карпат. Эти виды устойчивы к низким температурам [Berman et al., 2002; Meshcheryakova, Berman, 2014], повышенной влажности и кислотности почвы [Perel, 1979], способны при благоприятных условиях быстро размножаться. В исследуемом районе они населяют горные еловые и берёзовые леса, а также лиственничные редколесья. Из двух зарегистрированных видов многоножек абсолютным доминантом по численности является *Lithobius curtipes* — подстилочный эвритопный вид, в одинаковой степени заселяющий таёжные и тундровые биоценозы. Он распространён от арктических тундр (о. Долгий) до степей Южного Урала включительно. На восточных макросклонах Полярного и Приполярного Урала это единственный зарегистрированный вид, причём в горно-тундровом поясе отмечен эффект сверхдоминирования данного вида [Farzalieva, 2008]. Основу карабидофауны формируют роды

Bembidion, *Pterostichus*, *Amara* и *Carabus* — ведущие группы в высокогорьях Урала [Biodiversity of water..., 2010]. Одним из массовых видов является характерный для лесостепной и лесной зон Европы и отчасти Сибири *Leistus terminatus*. Этот западнопалеарктический бореальный вид имеет однолетний жизненный цикл с развитием по «осеннему варианту» с зимовкой личинок и имаго. Период активности имаго приходится на июль–август [Filipov, 2008]. Доминирует в лесах средней и южной тайги, встречается в лесотундре и южных тундрах. Из семи редких видов жуужелиц, включённых в Красную Книгу Республики Коми [2009], отмечен *Carabus regalis* — центральнопалеарктический вид, населяющий в исследуемом районе горные тундры и встречающийся на территории Республики Коми в бассейне р. Печора, на Урале и Среднем Тимане. Типичным представителем аркто-альпийской фауны является

Таблица 2. Видовой состав мезофауны бассейна р. Кожым (Приполярный Урал)

Table 2. Species composition of soil macrofauna in ecosystems of the Kozhym river basin (Subpolar Ural)

Семейство, вид	Биотоп (кол-во экз.)					Ареал
	1	2	3	4	5	
Lumbricidae (3 вида)						
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen, 1873)	4	1	1	–	1	Кп
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	2	–	2	–	3	Кп
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	–	–	–	–	1	Кп
Lithobiidae (2 вида)						
<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	74	12	1	18	117	ТГп
<i>Lithobius crassipes</i> L. Koch, 1862	9	–	–	–	1	ТГп
Carabidae (27 видов)						
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig, 1793)	–	–	1	–	30	ЗПб
<i>Nebria rufescens</i> (Stroem, 1768)	–	–	1	–	5	ТГб
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	1	–	–	–	10	ТГб
* <i>Notiophilus biguttatus</i> (Paykull, 1779)	1	–	–	–	–	ТГб
* <i>Carabus henningi</i> (Fischer von Waldheim, 1817)	–	–	–	2	1	ЦПб
<i>Carabus loschnikovi</i> Fischer von Waldheim, 1823	–	–	–	3	–	ЦПб
* <i>Carabus regalis</i> (Fischer–Waldheim, 1822)	–	–	–	2	–	ЦПб
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	1	–	–	–	–	ЗПсб
* <i>Diacheila polita</i> (Falderman, 1835)	1	–	–	–	3	ТГб
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	1	ТГп
* <i>Curtonotus alpinus</i> (Paykull, 1790)	–	–	–	2	2	ТГаа
* <i>Dyschirius</i> sp.	–	–	–	–	1	–
<i>Patrobus septentrionis</i> Dejean, 1828	–	–	–	1	–	ТГаб
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	–	1	ЗПсб
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	–	–	2	ТГп
<i>Bembidion</i> sp.	3	–	–	3	21	–
<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	–	–	–	–	1	ЗПсб
* <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	–	–	–	–	10	ЗПб
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	–	–	–	1	2	ЗПсб
<i>Pterostichus vermiculosus</i> Ménétrés, 1851	1	–	–	1	–	ЗПаб
* <i>Pterostichus</i> sp.	–	1	–	–	1	–
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	3	–	1	–	8	ЗПп
<i>Amara quenseli</i> (Schoenherr, 1806)	–	–	–	1	–	ТГб
* <i>Amara praetermissa</i> (Sahlberg, 1827)	–	–	–	1	2	ТПб
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	–	–	–	1	4	ТГб

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

Семейство, вид	Биотоп (кол-во экз.)					Ареал
	1	2	3	4	5	
* <i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	–	2	–	ТПп
* <i>Dromius agilis</i> (Fabricius, 1787)	–	–	–	1	–	ЗПб
Staphylinidae (29 видов)						
* <i>Gabrius nigrutilus</i> (Gravenhorst, 1802)	–	–	–	–	1	ТПп
* <i>Gabrius sphagnicola</i> (Sjoberg, 1950)	1	–	–	–	–	ЗПб
* <i>Quedius fulvicollis</i> (Stephens, 1833)	1	–	–	–	2	ТПп
<i>Quedius jenissensis</i> J. Sahlberg, 1880	–	1	–	–	–	УСаб
* <i>Quedius</i> sp.	–	–	–	–	1	–
* <i>Stenus calcaratus</i> Scriba, 1864	4	–	–	–	3	ЗПсб
* <i>Stenus nanus</i> Stephens, 1833	–	1	–	–	–	ТПп
<i>Olophrum boreale</i> (Paykull, 1792)	1	–	–	–	1	ТГаб
<i>Olophrum rotundicolle</i> (Sahlberg, 1830)	3	–	–	–	–	ТГаб
<i>Arpedium quadrum</i> (Gravenhorst, 1806)	–	–	–	–	1	ТПаб
<i>Eucnecosum brachypterum</i> (Gravenhorst, 1802)	2	–	–	3	–	ТГаб
<i>Eucnecosum brunnescens</i> (J. Sahlberg, 1871)	1	–	–	–	–	ТГаб
* <i>Acidota crenata</i> (Fabricius, 1792)	–	–	–	–	1	ТГаб
<i>Anthophagus omalinus</i> Zetterstedt, 1828	–	–	1	–	–	ЗПп
* <i>Anthophagus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	2	–	–	–	–	ЗПп
<i>Bledius talpa</i> (Gyllenhal, 1810)	–	–	–	–	3	ЗПсб
<i>Mycetoporus lepidus</i> (Gravenhorst, 1806)	1	1	–	–	–	ТПп
* <i>Carphacis striatus</i> (Olivier, 1794)	1	–	–	–	1	ЗПсб
* <i>Tachyporus nitidulus</i> (Fabricius, 1781)	–	–	–	–	1	ЗПсб
* <i>Tachinus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	9	–	–	–	8	ЗПб
<i>Tachinus pallipes</i> Gravenhorst, 1806	3	–	–	–	–	ЗПсб
* <i>Tachinus marginellus</i> (Fabricius, 1781)	6	–	–	–	–	ЗПсб
<i>Tachinus elongatus</i> Gyllenhal, 1810	1	–	2	–	–	ТГаб
* <i>Oxyopoda annularis</i> Mannerheim, 1830	–	1	–	–	–	ЗПб
* <i>Atheta melanocera</i> (Thomson, 1856)	–	1	–	–	–	ЗПб
<i>Atheta graminicola</i> (Gravenhorst, 1806)	–	–	–	–	1	ЗПаб
* <i>Atheta nigricornis</i> (Thomson, 1852)	1	–	–	–	–	ЗПб
* <i>Atheta nigrifula</i> (Gravenhorst, 1802)	2	–	–	–	–	ЗПб
* <i>Atheta</i> sp.	1	–	–	–	8	–
Elateridae (6 видов)						
<i>Athous subfuscus</i> (Möller, 1764)	1	–	–	–	6	ЗПб
<i>Hypnoidus riparius</i> (Fabricius, 1792)	–	–	–	–	7	ТГаб
<i>Hypnoidus rivularius</i> (Gyllenhal, 1808)	1	–	2	9	45	ТПаб
<i>Ascoliocerus basalis</i> (Motschulsky, 1859)	1	–	–	–	40	УСаа
<i>Ascoliocerus hyperboreus</i> (Gyllenhal, 1827)	2	–	–	–	–	УСаа
<i>Selatosomus gloriosus</i> (Kishii, 1955)	–	–	–	1	–	САаа
Итого (67 видов)	32	8	9	17	40	

Примечание: * отмечен впервые на Приполярном Урале; прочерк означает, что вид не зарегистрирован. Биотоп: 1 — горные леса, 2 — лиственничные редколесья, 3 — березовые кривокопья, 4 — горные тундры, 5 — другие (прибрежные биотопы, луга подгольцового пояса, полигоны). Ареал: К — космополитный, ТГ — трансголарктический, ТП — транспалеарктический, ЗП — западнопалеарктический, ЦП — центральнопалеарктический, УС — урало-сибирский, СА — сибиро-американский; аа — аркто-альпийский; аб — аркто-бореальный, б — бореальный, сб — суббореальный гумидный, п — полизональный.

Note: * species is noted for the first time in the Subpolar Urals, the crossed out section means that the species is absent. Biotope: 1 — mountain forests, 2 — larch forests, 3 — stunted birch forest, 4 — mountain tundra, 5 — others (coastal biotopes, meadows of subundra thin forest, grounds). Range: К — Cosmopolitan, ТГ — Trans Holarctic, ТП — Trans Palearctic, ЗП — West Palearctic, ЦП — Central Palearctic, УС — Ural-Siberian, СА — Siberian-American; аа — arctoalpine, аб — arctoboreal, б — boreal, сб — subboreal humid, п — polyzonal.

Curtonotus alpinus, тяготеющий к горным тундрам и отмеченный на зарастающих полигонах. Этот вид демонстрирует успешное освоение широкого спектра тундровых условий, доходит до 75° с.ш., о-в Девон [Chernov et al., 2001], приурочен к наиболее суровым высокогорным поясам Полярного Урала и Хибин. Взрослые жуки толерантны к заморозкам. Термопреферендум вида сохраняется в разных точках его ареала [Zenkova et al., 2011]. К группе аркто-бореальных видов относится влаголюбивый *Patrobis septentrionis*, населяющий в бассейне р. Кожым горные тундры и имеющий на Севере облигатно-двухгодичный жизненный цикл с раннелетним размножением [Filipov, 2008]. В целом, карабидофауна бассейна р. Кожым представлена лесными видами трансголарктической и западно-палеарктической групп (табл. 2).

Большинство из 29 обнаруженных видов стафилинид имеют обширные ареалы, встречаются в различных природных зонах, по биотопическому преферендуму характеризуются как лесные. Из группы видов (*Quedius jenissensis*, *Olophrum boreale*, *Olophrum rotundicolle*, *Arpedium quadrum*, *Eucnecosum brachypterum*, *Eucnecosum brunnescens*, *Atheta graminicola*), тяготеющих к аркто-бореальным местообитаниям, в горных тундрах обнаружен только *Eucnecosum brachypterum*, многочисленный в северной тайге, южной и типичной тундре, а также на Приполярном и Полярном Урале. Обитает во влажных местах, часто в подстилке ивняков и ольховников, по берегам озёр, рек. В целом, фауна стафилинид бассейна р. Кожым представлена широко распространёнными эвритопными и холодоустойчивыми видами. Кроме бореальных видов присутствуют представители

аркто-бореальной, суббореальной и полизональной групп, отсутствуют арктические виды, что характерно для комплексов стафилинид других горных экосистем, в частности Хибин [Zenkova et al., 2011].

Среди щелкунов зарегистрировано шесть видов, доминанты во многих сообществах — *Hypnoidus rivularius* и *Ascoliocerus basalis*. *H. rivularius* — транспалеарктический аркто-борео-монтанный вид, населяющий тундру, лесотундру и высокогорья Европы, Сибири и Монголии. В Республике Коми встречается повсеместно, кроме южных районов, в равнинной тайге нечаст, но в зональной тундре является массовым, на Урале населяет берега рек, пойменные луга, лиственные и хвойные травянистые леса горно-лесного пояса, разные типы горных тундр и голцы. Личинки всеядные со слабо выраженной фитофагией, предпочитают разлагающиеся растительные остатки, хищничают; способны обитать в суровых условиях тундры и высокогорий, развиваясь в моховом покрове и полостях под камнями. *A. basalis* — урало-сибирский аркто-альпийский вид, распространённый на Северном, Приполярном, Полярном Урале, в Сибири до побережья Тихого океана. На Урале встречается по берегам горных рек, в мелкотравье или редкостойных прибрежных березняках; в Западной Сибири отмечен в зональных тундрах. Еще один аркто-альпийский вид *Selatosomus gloriosus*, широко распространённый в Америке и Сибири, на Урале тяготеет к горным тундрам [Medvedev, 2005].

В исследуемом районе высокое видовое богатство крупных беспозвоночных выявлено в горных еловых, елово-берёзовых и лиственных лесах (табл. 3). Число видов в два раза сокращается в гор-

Таблица 3. Относительное обилие (% от общей численности) массовых видов беспозвоночных в растительных сообществах бассейна р. Кожым

Table 3. Abundance (% density) of dominant species in plant communities of the Kozhym river basin

Виды	Горные леса	Лиственные редколесья	Берёзовые криволесья	Горные тундры
Коллемболы				
<i>Folsomia quadrioculata</i>	27,9	24,6	34,6	12,0
<i>Isotomiella minor</i>	26,9	12,0	26,0	< 1
<i>Tetracanthella wahlgreni</i>	< 1	6,8	< 1	55,3
<i>Folsomia palaeartica</i>	11,8	4,0	< 1	< 1
<i>Parisotoma notabilis</i>	6,7	2,8	3,7	< 1
<i>Friesea truncata</i>	4,9	23,6	–	8,8
<i>Willemia anophthalma</i>	–	7,3	2,5	3,4
<i>Protaphorura boedvarssoni</i>	4,1	1,0	5,5	< 1
<i>Supraphorura furcifera</i>	4,6	1,8	5,1	1,4
Средняя численность (тыс. экз./м ²)	31,2 ± 4,6	36,5 ± 5,0	20,5 ± 2,4	39,5 ± 8,2
Число видов (S)	20	34	26	32
Крупные беспозвоночные				
<i>Lithobius curtipes</i>	50,6	63,2	8,3	34,6
<i>Tachinus elongatus</i>	< 1	–	16,7	–
<i>Hypnoidus rivularius</i>	< 1	–	16,7	17,3
Средняя численность (экз./м ²)	22,9 ± 3,6	16,0 ± 1,6	12,8 ± 0,8	19,2 ± 2,4
Число видов (S)	32	8	9	17

ных тундрах, а в лиственничных редколесьях и берёзовых криволесьях подгольцового пояса видовая насыщенность группировок крупных почвенных беспозвоночных низкая. Различия же в численности мезофауны в растительных сообществах разных высотных поясов более чёткие. Самая высокая численность мезофауны отмечается в горных лесах (от 48,0 до 154,2 экз./м²) и тундрах (от 56,2 до 150,4 экз./м²). В берёзовых криволесьях и лиственничных редколесьях численность мезофауны в 3–4 раза ниже, но в отдельных случаях может достигать 124,8 экз./м². Во всех обследованных биотопах абсолютным доминантом по численности является *Lithobius curtipes*. Его доля участия снижается в берёзовых криволесьях подгольцового пояса, где доминантом становится *Hypnoidus rivularius*, массово встречающийся в горных тундрах.

Подавляющее большинство видов коллембол исследуемого района — типичные обитатели лесного пояса (табл. 4). Особенность фауны бассейна р. Кожым заключается в присутствии арктических и аркто-альпийских видов, хотя ядро фауны, как и во всей Голарктике, сложено широко распространёнными

формами. Например, *Oligaphorura ursi* — циркумполярный арктический вид, который известен вне Арктики только с гор Скандинавии [Fjellberg, 1998] и карстовых пещер Пинежского заповедника [Babenko, 2009]. Вид *Desoria* sp. gr. *multisetis* ранее отмечен в кустарничково-моховых тундрах Северного Урала [Taskaeva, 2005]. По-видимому, это близкий вид к *Desoria multisetis*, известному из арктических тундр Шпицбергена и Гренландии, о-ва Девон [Fjellberg, 2007]. Среди представителей аркто-альпийской группы можно выделить такие виды, как *Agrenia bidenticulata*, предпочитающего холодные микроместообитания, на Урале встречен впервые; *Tullbergia simplex*, отмеченного в горах Скандинавии [Fjellberg, 1998], Пинежском заповеднике [Babenko, 2009], а также на Алтае [Stebaeva, 2003]; *Desoria infusata*, обнаруженного в Скандинавии на альпийских влажных лугах, около снежников в горах [Fjellberg, 1998]. Ещё один северо-европейский атлантический вид *Folsomia brevicauda* обычен в гумидном поясе Норвегии, отмечен в горах, более редок в лесной подстилке [Fjellberg, 2007]. Впервые для Рос-

Таблица 4. Видовой состав коллембол бассейна р. Кожым (Приполярный Урал)

Table 4. Species composition of Collembola in ecosystems of the Kozhym river basin (Subpolar Ural)

Семейство, вид	Биотоп				Ареал
	1	2	3	4	
Tullbergiidae (3 вида)					
* <i>Mesaphorura krausbaueri</i> Börner, 1901	+	+	+	–	К?п
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	–	+	+	+	Кп
* <i>Tullbergia simplex</i> Gisin, 1958	–	+	–	–	ТГаа
Onychiuridae (11 видов)					
<i>Micraperura absoloni</i> (Börner, 1901)	+	+	+	+	ТГб
* <i>Oligaphorura shoetti</i> (Lie Pettersen, 1896)	–	+	–	–	ЗП?б?
* <i>Oligaphorura ursi</i> (Fjellberg, 1984)	–	+	–	–	ТГа
* <i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	+	+	+	+	ТПб
<i>Protaphorura boedvarssoni</i> Pomorski, 1993	+	+	+	+	ЗПаб?
* <i>Protaphorura borealis</i> Martynova, 1973	–	–	–	+	ВП?а
* <i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)	–	–	–	+	ТП?
* <i>Protaphorura fimata</i> (Gisin, 1952)	–	–	–	+	ТП ?
* <i>Protaphorura subarctica</i> (Martynova, 1976)	–	+	–	+	ВП ?
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	+	+	+	+	ТПб
<i>Uralophorura schilovi</i> Martynova, 1976	+	–	–	+	ЗПаб?
Hypogastruridae (3 вида)					
<i>Hypogastrura</i> sp.	–	+	–	–	–
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	–	+	+	+	ТГб
* <i>Willemia denisi</i> Mills, 1932	–	–	–	+	ТГб
Neanuridae (8 видов)					
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	–	+	–	–	ЗПб
<i>Endonura reticulata</i> (Axelson, 1905)	–	–	–	+	(ВП+Н)аб?
* <i>Friesea claviseta</i> Axelson, 1903	–	+	–	+	Кб
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	–	+	+	+	Кб
* <i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	+	+	–	+	ТПб
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	–	+	+	+	Кб
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	–	+	+	–	ТГ?аб?
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	–	+	–	+	ЗПб

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

Семейство, вид	Биотоп				Ареал
	1	2	3	4	
Isotomidae (17 видов)					
* <i>Agrenia bidenticulata</i> (Tullberg, 1876)	+	–	–	+	ТГаа
<i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)	+	–	+	+	ТГб
* <i>Desoria infusata</i> (Murphy, 1959)	–	–	+		ЗПб?
<i>Desoria</i> sp. gr. <i>multisetis</i>	–	–	–	+	ТГ ?
* <i>Folsomia brevicauda</i> Agrell, 1939	+	–	–	–	ЗПаа?
* <i>Folsomia dovrensis</i> Fjellberg, 1976	–	–	+	–	ЗПаб?
* <i>Folsomia longidens</i> Potapov et Babenko, 2000	–	–	–	+	ВПа
* <i>Folsomia palaertica</i> Potapov et Babenko, 2000	+	+	+	+	ТГб
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+	+	ТГп
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	+	+	+	+	ТГп
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	+	+	+	+	ТГб
<i>Pachyotoma miserabilis</i> Potapov, 2017	+	+	+	+	ЗП?б?
* <i>Parisotoma ekmani</i> Fjellberg, 1977	+	+	+	+	ТГаб?
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	+	+	+	+	Кп
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman, 1934	–	+	–	–	ТГб
* <i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg, 1876)	–	–	–	+	ТГп
* <i>Tetracanthella wahlgreni</i> Axelson 1907	+	+	+	+	ТПаб
Entomobryidae (3 вида)					
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	–	–	+	–	Кб
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1793)	–	+	–	+	ТГп
* <i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1873)	–	+	–	–	ТГп
Tomoceridae (1 вид)					
* <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	+	+	+	–	ТГб
Neelidae (1 вид)					
* <i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	–	+	+	–	Кп
Sminthuridae (1 вид)					
<i>Sphaeridia pumilis</i> Krausbauer, 1898	–	+	+	–	ТГп
Arrhopalitidae (2 вида)					
* <i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	–	–	+	–	ЗП?б
<i>Pygmarrhopalites principalis</i> (Stach, 1945)	+	+	–	–	ТГп
Итого (50 видов)	20	34	26	32	

Примечание: * — впервые на Приполярном Урале; прочерк означает, что вид не зарегистрирован. Биотоп: 1 — горные леса, 2 — лиственничные редколесья, 3 — берёзовые криволесья, 4 — горные тундры. Ареал: К — космополитный, ТГ — трансголарктический, ТП — транспалеарктический, ЗП — западнопалеарктический, ВП — восточнопалеарктический, Н — неарктический; а — арктический, аа — аркто-альпийский, аб — аркто-бореальный, б — бореальный, п — полизональный; ? означает, что ареал неуточнён.

Note: * — species is noted for the first time in the Subpolar Urals, the crossed out section means that the species is absent. Biotope: 1 — mountain forests, 2 — larch forests, 3 — stunted birch forest, 4 — mountain tundra. Range: K — Cosmopolitan, TG — Trans Holarctic, TP — Trans Palearctic, ZP — West Palearctic, VP — East Palearctic, H — Nearctic; a — Arctic, aa — arctoalpine, ab — arctoboreal, b — boreal, p — polizonal, ? — means that the range is not specified.

сии этот вид был отмечен на территории Кольского п-ва, где он массово встречался во всех типах тундр и нивальных группировках [Babenko, 2012]. На Приполярном Урале это его вторая находка. Другая отличительная особенность фауны коллембол — прева-лирование западнопалеарктических видов (10 видов) над восточнопалеарктическими (4 вида). Нами обнаружен ряд видов, которые встречены на Урале и восточнее, либо спорадически отмечены в европейской части России. Например, *Protaphorura*

borealis — вид, имеющий, по-видимому, восточно-палеарктическое распространение, т.к. ранее был обнаружен на Таймыре [Babenko, 2013], о-ве Врангеля [Babenko, 2010], плато Путорана [Babenko, 2002], а на территории европейского Северо-Востока — это его третья находка [Babenko et al., 2017]. *Willowsia buskii* — трансголарктический вид, отмеченный в Норвегии, Западной и Средней Сибири [Babenko, Fjellberg, 2006]. На территории Приполярного Урала встречается единично. Интересными, на наш взгляд,

оказались находки западнопалеарктических видов, таких как *Oligaphorura shoetti*, отмеченного только в западной Европе [Fjellberg, 1998]; *Folsomia dovrensis* — широко распространённого, но никогда не встречающегося массово вида в Северной Европе [Fjellberg, 2007]. Ранее этот вид был зарегистрирован в Пинежском заповеднике [Babenko, 2008], на Кольском п-ве [Babenko, 2012], единично отмечен в воркутинских тундрах [Babenko et al., 2017].

Группировки ногохвосток обследованных растительных сообществ характеризуются достаточно обычным для однократных учетов уровнем видового разнообразия (29–34 вида). Наиболее разнообразно население листовенных редколесий (34 вида) и горных тундр (32 вида). Численность коллембол невелика и варьирует от 20 тыс. экз./м² в берёзовых криволесях до 40 тыс. экз./м² в горных тундрах. Весьма сходны обследованные местообитания и на уровне доминантов, которыми являются широко распространённые убиквисты *Folsomia quadrioculata* и *Isotomiella minor* (табл. 3). Во всех горных тундрах высокого уровня обилия достигает *Tetracanthella wahlgreni*, являющийся массовым в горных тундрах Северного Урала [Taskaeva, 2005], равнинных тундрах [Babenko et al., 2017].

Ареалогическая структура почвенных зооценозов в исследуемом районе отражает соотношение зоогеографических групп беспозвоночных на европейском северо-востоке России [Kolesnikova et al., 2016; Babenko et al., 2017]. Среди крупных беспозвоночных и коллембол в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах преобладают представители трансголарктической группы. Вторая, хорошо представленная в регионе группа — западнопалеарктическая, но доля этих видов в составе почвенной фауны снижается при переходе от горно-лесного к горно-тундровому поясу. Число видов в транспалеарктической группе и среди космополитов незначительно. Низкое разнообразие (1–4 вида) отмечено для урало-сибирской, сибиро-американской, центральнопалеарктической, восточнопалеарктической и неарктической групп. Представители этих ареалогических групп, придающих своеобразие фауне Урала, встречены в растительных сообществах подгольцового и горно-тундрового пояса. Соотношение широтных групп крупных беспозвоночных и коллембол существенно не меняется по высотному профилю. Среди крупных беспозвоночных отсутствуют арктические виды, а доля этой группы среди коллембол возрастает от 5 % в горно-лесном поясе до 10 % в подгольцовом поясе и до 15 % в горно-тундровом поясе. Состав аркто-альпийских и аркто-бореальных представителей относительно стабилен: аркто-альпийская группа достигает только 5 %, а аркто-бореальная группа составляет 20–25 % для мезофауны и 10–15 % для коллембол во всех высотных поясах. Полизональные виды представлены половиной и третью видового состава крупных беспозвоночных и коллембол соответственно — в подгольцовом по-

ясе, и лишь 20–25 % — в горно-лесном и горно-тундровом поясе. В целом, почвенная фауна бассейна р. Кожым является сугубо бореальной: более половины всех зарегистрированных видов горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового пояса составляют представители этой группы.

Обсуждение

В настоящее время в фауне Приполярного Урала насчитывается три вида дождевых червей, два — многоножек, 60 — жуужелиц, 97 — стафилинид, 36 — шелкунов, 68 видов коллембол [Biological diversity..., 2012; Konakova, Kolesnikova, 2017]. Оригинальные сборы, проведённые на Северном Урале, выявили четыре вида дождевых червей, три из которых отмечены нами в растительных сообществах бассейна р. Кожым, один вид — *Octalasion lacteum*, — нами зарегистрирован не был, на Северном Урале обнаружен на галечнике и разнотравном лугу о. Пуштади [Akulova et al., 2017]. В пихтово-еловых лесах Северного Урала также встречаются уральский эндемик *Perelia diplotetratheca* и сибирский вид *Eisenia atlavinyteae*, описанный в 1984 году в результате «отделения» от *E. nordenskioldi nordenskioldi*, с которым сходен по образу жизни, но имеет морфологические отличия [Shashkov, Kamaev, 2010; Geraskina, 2016]. По высотному профилю г. Макара-Из (Северный Урал) дождевые черви встречаются в почвах горно-лесного (пихтарник крупнотравный), подгольцового (березняк мелкотравный и вейниковый луг) и горно-тундрового (кустарничково-моховая тундра) поясов. Причём три вида *Lumbricus rubellus*, *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* и *Dendrobaena octaedra* обнаружены в пихтовом лесу, два вида — *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *D. octaedra* — в сообществах подгольцового и горно-тундрового пояса. В бассейне р. Кожым распределение дождевых червей по высотным поясам иное: *Lumbricus rubellus* и *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* отмечены в сообществах горно-лесного и подгольцового пояса, а в горных тундрах не встречаются. При этом вид *Lumbricus rubellus* имеет высокую экологическую потенцию к освоению различных местообитаний с широкой амплитудой гидротермических условий и различной ресурсной базой [Shepeleva et al., 2008], а *E. nordenskioldi nordenskioldi* помимо значительной холодостойкости может выдерживать длительную засуху [Berman et al., 2002]. Ещё один вид *Dendrobaena octaedra*, отмеченный нами на отработанных полигонах, обладает высокой холодостойкостью (–45 °C), характерной не только для коконов [Meshcheryakova, Berman, 2014], но и для взрослых червей, вследствие чего жизненный цикл вида растягивается более чем на год. Благодаря этому *D. octaedra* заселяет не только бореальную, но и тундровую зону, а также обитает в подгольцовом и горно-тундровом высотных поясах Северного и Приполярного Урала. Фауна многоножек Урала по сравнению с фаунами приле-

жащих регионов сильно обеднена и сопоставима по таксономическому разнообразию лишь с фауной многоножек некоторых северных регионов европейской части России и Северной Европы [Farzalieva, 2008], поэтому два представителя рода *Lithobius*, зарегистрированные в бассейне р. Кожым, отражают реальное видовое богатство этой группы на Приполярном Урале. Из 27 видов жужелиц, отмеченных в исследуемом районе, 12 впервые обнаружены на западных склонах Приполярного Урала, что свидетельствует о недостаточной изученности его фауны. Еще 19 ранее выявленных для этой части Уральских гор карабид [Kolesnikova, Konakova, 2010] не отмечено в исследуемом районе. В бассейне р. Кожым, как и в целом на Приполярном Урале, хорошо представлены рода *Carabus* и *Pterostichus*, видовое богатство жужелиц высоко в горных тундрах, листовенных редколесий и берёзовых криволесий подгольцового пояса жуки этого семейства избегают, а в горных лесах обычны представители бореальной группы. Ранее, для Хибин было показано, что жужелицы, в отличие от стафилинид, тяготеют к открытым пространствам [Zenkova et al., 2011]. В исследуемом районе обнаружено 29 видов стафилинид, 17 видов отмечены впервые для Приполярного Урала, 36 видов, ранее выявленных на этой территории, не найдено. Дополнены такие хорошо представленные на Приполярном Урале роды, как *Quedius* (+2 вида), *Stenus* (+2), *Tachinus* (+2) и *Atheta* (+4 вида), отмечены новые рода *Gabrius*, *Acidota*, *Carphacis*, *Tachyporus* (табл. 1). Стафилиниды предпочитают подстилку горных лесов, малочисленны в растительных сообществах подгольцового пояса, и лишь один вид *Eucnecosum brachypterum*, часто встречающийся в горных тундрах Приполярного Урала, отмечен в этом высотном поясе в исследуемом районе [Kolesnikova, Konakova, 2010]. Все найденные виды щелкунов ранее были отмечены для Приполярного Урала, именно эти виды составляют ядро элатеридофауны в северных горных экосистемах [Medvedev, 2005; Zenkova et al., 2011]. Только два вида — доминантный *Hypnoidus rivularius* и малочисленный *Selatosomus gloriosus* — представлены в горных тундрах. Локальная фауна коллембол бассейна р. Кожым насчитывает 50 видов, другие локальные фауны ногохвосток Приполярного Урала включают 43 (бассейн р. Малый Паток) и 20 видов (р. Балбанью) соответственно [River basin..., 2007; Biodiversity..., 2009]. Также фауна коллембол бассейна р. Кожым по числу видов сопоставима с фауной Полярного Урала, где выявлен 41 вид [Biodiversity..., 2012]. В целом, фауна коллембол Приполярного Урала отличается большим видовым богатством по сравнению с фауной Полярного Урала и меньшим числом видов относительно фауны Северного Урала, где из-за разнообразия ландшафтов и лучшей представленности горно-лесного пояса фауна коллембол насчитывает 111 видов [Biodiversity..., 2012].

Максимальное таксономическое богатство крупных почвенных беспозвоночных отмечено в горных

ельниках, минимальное число видов зарегистрировано в листовенных редколесьях и берёзовых криволесьях подгольцового пояса, почти в два раза снижается разнообразие почвенной мезофауны горных тундр относительно лесов. Это общая для флоры и фауны горных массивов закономерность [Makarova et al., 2013]. Такая тенденция не выявлена для комплекса коллембол: напротив, их максимальное видовое богатство зарегистрировано в расположенных выше подгольцовом и горно-тундровом поясах, что связано с лучшей изученностью и большей выборкой именно на участках в этих поясах.

Фаунистическое сходство между комплексами крупных почвенных беспозвоночных горных лесов, листовенных редколесий, берёзовых криволесий, горных тундр по коэффициенту Жаккара ($K_j = 0,15-0,3$) незначительно. Фаунистическое сходство группировок коллембол этих же растительных сообществ выше ($K_j = 0,48-0,55$). Тем не менее, при сравнении комплексов беспозвоночных высотных поясов по коэффициенту фаунистического сходства Жаккара выделяются три резко обособленных кластера: горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый. В горно-лесном и горно-тундровом поясах высока доля специфических видов, в подгольцовом поясе встречаются виды, типичные для горно-лесного и горно-тундрового поясов. По сути, группировки почвенных беспозвоночных (особенно крупных) в листовенных редколесьях и берёзовых криволесьях являются объединёнными и обеднёнными вариантами горно-лесных и горно-тундровых комплексов. С одной стороны, эти биотопы представляют собой экологические коридоры для перехода лесных видов в тундры, и в обратном направлении, с другой стороны, монотонность кустарничково-травянисто-мохового покрова, промерзание почвы не обуславливают прохождение всех стадий жизненного цикла почвообитающих беспозвоночных.

Установлено, что близость северных регионов Урала с Сибирью сказывается на облике фауны: наряду с трансголарктическими и транспалеарктическими видами преобладают западные палеаркты. На Приполярном Урале, как на Северном и Полярном Урале, значимую долю в составе фауны составляют виды с бореальным, аркто-бореальным и полизональным распространением. На крупных хребтах Северного и Приполярного Урала, а также на Полярном Урале появляются представители арктической группы [Biological diversity..., 2009]. В бассейне р. Кожым в зависимости от положения на высотном профиле доля видов с различными типами ареалов существенно не меняется. Во всех горно-растительных поясах по видовому составу и численности преобладают трансголарктические и западнопалеарктические лесные виды. Большое число таежных видов жесткокрылых отмечено и для южных тундр п-ова Канин [Porrius, 1909], Малоземельской и Большеземельской тундр [Kolesnikova, Uzhakina, 2005; Makarova et al., 2016]. Фауна высокогорных биоценозов Северного Урала (Денежкин Камень) включа-

ет бореальные виды, характерные для разных высотных поясов и аркто-альпийские виды, встречающиеся только в горных тундрах [Ермаков, 2009]. Проникновение многих лесных видов в подгольцовый и горно-тундровый пояса, а также обратный поток арктических, аркто-альпийских и аркто-бореальных представителей в сообщества горно-лесного пояса свидетельствуют о влиянии растительного покрова (именно кустарничково-мохово-лишайникового яруса) на структуру почвенных зооценозов. На верхней границе горных лесов и на нижней границе горных тундр сохраняется кустарничково-мохово-лишайниковый покров, свойственный листовичным редколесьям и берёзовым криволесьям подгольцового пояса. Ранее для высотных поясов восточных склонов Приполярного Урала были выделены экологические комплексы крупных беспозвоночных: лесной и луговой — для подгольцового, горно-тундровый и горно-луговой — для горно-тундрового пояса [Zinovyev, Malozemov, 2002].

Заключение

Изучение почвенной фауны бассейна р. Кожым подтвердило выявленные ранее закономерности распределения животных в горных экосистемах: снижение видового богатства крупных беспозвоночных и, напротив, увеличение разнообразия коллембол по высотному градиенту от горно-лесного к горно-тундровому поясу; отсутствие резких изменений ареалогической структуры беспозвоночных по высотным поясам, выражающееся в преобладании трансголарктических и западнопалеарктических видов, присутствии представителей урало-сибирской, сибиро-американской, центральнопалеарктической и восточнопалеарктической групп, доминировании бореальной группы и незначительной доле арктической и аркто-альпийской групп в составе фауны.

К настоящему времени для Приполярного Урала известно 198 видов крупных беспозвоночных и 68 видов ногохвосток, из которых 67 и 50 видов соответственно зарегистрированы в бассейне р. Кожым. Список крупных почвенных беспозвоночных и коллембол западных склонов Приполярного Урала дополнен 29 и 25 видами соответственно. Один из вновь зарегистрированных видов *Carabus regalis* подлежит охране на территории Республики Коми.

Дождевые черви встречаются в растительных сообществах горно-лесного и подгольцового пояса и избегают обеднённых почв горно-тундрового пояса. Многоожики показывают эффект сверхдоминирования во всех рассмотренных растительных сообществах. Жесткокрылые населяют растительные сообщества всех горных поясов, но распределение представителей разных семейств по высотному градиенту несколько различно. Жужелицы предпочитают открытые пространства горных тундр, стафилиниды и личинки щелкунов многочисленны в

горных лесах с характерной мощной подстилкой. Экологически пластичный щелкун *Hypnoidus rivularius* доминирует в горных тундрах. Видовое богатство крупных беспозвоночных выше в горных лесах, ниже в листовичных редколесьях, берёзовых криволесьях и горных тундрах. Разнообразие ногохвосток выше в растительных сообществах подгольцового и горно-тундрового пояса. В этом же направлении происходит перестройка таксономической структуры фауны коллембол, в частности повышается доля изотомид и снижается доля «высших» семейств.

Ареалогическая структура почвенных зооценозов характерна не только для Приполярного Урала, но и для других северных регионов горного хребта, а также равнинной части европейского северо-востока России. В составе фауны преобладают виды, распространённые по всей Голарктике и Западной Палеарктике. В широтном плане фауна имеет ярко выраженный бореальный облик. В горно-лесном поясе многочисленны полизональные (*Quedius fulvicollis*, *Mycetoporus lepidus*, *Mesaphorura krausbaueri*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotoma viridis*) и бореальные (*Atheta nigricornis*, *Atheta nigritula*, *Isotomiella minor*, *Desoria hiemalis*) виды, встречаются представители аркто-бореальной (*Pterostichus vermiculosus*, *Olophrum boreale*, *Olophrum rotundicolle*, *Tetracanthella wahlgreni*, *Protaphorura boedvarssoni*) и аркто-альпийской (*Ascoliocerus basalis*, *Ascoliocerus hyperboreus*, *Folsomia brevicauda*) групп. В растительных сообществах подгольцового пояса относительно равномерно представлены полизональные (*Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*, *Lithobius curtipes*, *Mesaphorura macrochaeta*), бореальные (*Nebria rufescens*, *Atheta melanocera*, *Micraphorura absoloni*) и аркто-бореальные (*Quedius jenissensis*, *Tachinus elongatus*, *Hypnoidus rivularius*, *Folsomia dovrensis*) виды. В горно-тундровом поясе вклад полизональных (*Harpalus rubripes*, *Mesaphorura macrochaeta*) и бореальных (*Amara quenseli*, *Amara brunnea*, *Protaphorura bicampata*, *Supraphorura furcifera*) видов незначительно уменьшается, доля аркто-бореальных (*Pterostichus vermiculosus*, *Eucnecosum brachypterum*, *Hypnoidus rivularius*, *Uralophorura schilovi*) и аркто-альпийских (*Curtonotus alpinus*, *Selatosomus gloriosus*, *Agrenia bidenticulata*) видов увеличивается, появляются арктические виды (*Protaphorura borealis*, *Folsomia longidens*).

Благодарности

Данные о почвенных беспозвоночных бассейна р. Кожым включены в информационную систему «Почвенная фауна Республики Коми», разработка которой поддержана грантом правительства Республики Коми и РФФИ №16-44-110989 р_а. Мониторинг состояния популяций редких видов жужелиц проведён при поддержке гранта правительства Республики Коми и РФФИ № 16-44-110167 р_а.

Литература

- Akulova L.I., Dolgin M.M., Kolesnikova A.A. 2017. [Distribution and abundance of earthworms (Lumbricidae) in middle taiga of the Komi Republic] // Vestnik Instituta Biologii Komi nauchnogo centra UrO RAN. Vol.1(199). P.4–16. [In Russian].
- Babenko A.S. 2000. [Change of species diversity of staphylinids (Coleoptera, Staphylinidae) in the altitude-zone gradient of ecosystems of South Siberia] // Sibirskii ekologicheskii zurnal. Vol.3. P.279–282. [In Russian].
- Babenko A.B. 2002. Springtails of western Putorana Plateau (Middle Siberia): fauna and altitude differentiation of assemblages // Entomological Review. Vol.82. No.7. P. 901–919. [In Russian].
- Babenko A.B. 2009. Springtails (Hexapoda, Collembola) in karst landscapes of the Pinega State Reserve // Entomological Review. Vol.88. No.2. P.150–163.
- Babenko A.B. 2010. The springtail (Hexapoda, Collembola) fauna of Wrangel Island // Entomological Review. Vol.90. No.5. P.571–584. [In Russian].
- Babenko A.B. 2012. Springtails (Hexapoda, Collembola) of tundra landscapes of the Kola Peninsula // Entomological Review. Vol.91. No.4. P.411–427. [In Russian].
- Babenko A.B. 2013. «Springtails of the Western Taimyr»: throw 40 years // Entomological Review. Vol.92. No.4. P.428–444. [In Russian].
- Babenko A.B., Fjellberg A. 2006. Collembola septentrionale. A catalogue of the springtails of the Arctic regions. M.: KMK Scientific Press Ltd. 190 p.
- Babenko A.B., Potapov M.B., Taskaeva A.A. 2017. The collembolan fauna of the East European tundra // Russian Entomological Journal. Vol.26(1). P.1–30. [In Russian].
- Berman D.I., Leirikh A. N., Alifimov A.V. 2002. [On tolerance of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) for extremely low soil moisture in the northeast of Asia] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.81. No.11. P.1308–1318. [In Russian].
- [Biodiversity of ecosystems of the Polar Ural]. 2007. Syktyvkar. 252 p. [In Russian].
- [Biodiversity of water and terrestrial ecosystems of Kozhym river basin (northern part of the national park «Jugyd Va»)]. 2010. Syktyvkar. 192 pp. [In Russian].
- [Biological diversity of the Komi Republic]. 2012. Syktyvkar. 264 pp. [In Russian].
- [Biological diversity of the Ural Pripechor'e]. 2009. Syktyvkar. 312 pp. [In Russian].
- Catalogus Coleopterorum Sueciae. 1995. Auctoribus Stig Lundberg, Redigenda Curavit, Bert Gustafsson // Naturhistoriska riksmuseet, Entomologiska foreningen. Stockholm. 224 p.
- Chernov Yu. I., Makarov K.V., Eremin P.K. 2001. [Family of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Arctic Fauna: Communication 2] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.80. No.3. P.285–293. [In Russian].
- Chernov A.V., Kusnetsova N.A., Potapov M.B. 2010. Springtail communities (Collembola) of eastern european broad-leaf forests // Entomological Review. Vol.90. No.5. P.556–570.
- Dymov A.A., Zhangurov E.V., Startsev V.V. 2013. Soils of the northern part of the Subpolar Urals: morphology, physicochemical properties, and carbon and nitrogen pools // Eurasian Soil Science. Vol.46. No.5. P.459–467.
- Ermakov A.I. 2009. [The structure of invertebrates population in the high mountains of the Northern Ural (Denezhkin Kemen'). Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Ekaterinburg. 16 p. [In Russian].
- Farzaliyeva G. Sh. 2008. [Fauna and chorology of myriapods (Myriapoda) of the Urals and Cisural area]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. M. 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.
- 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].
- Geraskina A.P. 2016. [Population of earthworms (Lumbricidae) in the main types of dark coniferous forests at the Pechora-Ilych Nature Reserve] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.95. No.4. P.394–405. [In Russian].
- Gorchakovskii P. L. 1975. [Vegetation of the Ural Highlands]. M. 283 p. [In Russian].
- Greenberg C.H., Forrest T.G. 2003. Seasonal abundance of ground-occurring macroarthropods in forest and canopy gaps in the Southern Appalachians // Southeastern Naturalist. Vol.2 P.591–608.
- Khobrakova L. Ts., Shilenkov V.G., Dudko R.Yu. 2014. [The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Buryatia]. Ulan-Ude: Buryat Scientific Center SB RAS Press. 380 p. [In Russian].
- Kolesnikova A.A. 2007. [Systematic review and zoogeographical characteristic of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the european North-East of Russia] // Bespozvonochie evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Syktyvkar. Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AN, No.183. P.41–57. [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] // Bioraznoobrasie nazemnih i vodnih ekosistem ohranyaemih territorii Malozemelskoi tundri i priligaushchih raionov. Syktyvkar. Trudy Komi nauchnogo cetra UrO RAN, No.178. P.62–76. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Dolgin M.M., Konakova T.N. 2016. [Zoogeographical characteristic of carabidae of the european north-east of Russia] // Arctic Environmental Research. No.1. P.61–79. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Konakova T.N. 2012. [Beetles (Carabidae, Staphylinidae) of the Subpolar Ural] // Bioraznoobrasie, problemi ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nih territorii: materialy dokladov II mezhdunarodnoi konferentsii. Gorno-Altaysk. P.49–52. [In Russian].
- Konakova T.N., Kolesnikova A.A. 2017. [Beetles (Coleoptera) of the national park «Yugyd Va» (Komi Republic)] // Vestnik Instituta biologii Komi nauchnogo centra UrO RAN. Vol.1(199). P.25–35.
- Makarova O.L. 2011. [A review of gamasid mites (Parasitiformes, Mesostigmata) in the taiga of the Pechoro-Ilychski Nature Reserve (Nothern Cisuralia) with an analysis of theis assemblage in spruce forests] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.90. No.6. P.649–664. [In Russian].
- Makarova O.L., Makarov K.V., Berman D.I. 2013. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Ola Plateau Highlands, Kolyma uplands] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.92. No.8. P.927–935. [In Russian].
- Makarova O.L., Rozhnov V.V., Lavrinenko I.A., Razzhivin V.Yu., Lavrinenko O.V., Anufriev V.V., Babenko A.B., Glazov P.M., Kolesnikova A.A., Matveeva N.V., Pestov S.V., Pokrovskaya O.B., Tanasevitch A.V., Tatarinov A.G. 2016. [Study of the biota of the Nenets Autonomous Okrug: state-of-the-art review] // Kompleksnie issledovaniya prirodi Shpitsbergena i priligaushchego shelfa: materialy nauchnoi konferentsii. Murmansk. P.240–248. [In Russian].
- Martynenko A.B., Omelko M.M., Ostapenko K.A. 2007. [Feature of faunistic high-altitude zonality of some groups of insects and spiders in conditions of boreal temperate ecotone in the Russian Far East] // Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii. Vol.112. No.3. P.38–42. [In Russian].
- Medvedev A.A. 2005. [Click beetles]. St. Petersburg: Nauka. 174 p. (Fauna evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Zhukishchelkuni. Vol.VIII, p.1.). [In Russian].
- Meshcheryakova E.N., Berman D.I. 2014. [The cold-hardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta,

- Lumbricidae, Mmoniligastridae] // Zoologicheskyy Zhurnal. T.93. No.1. P.53–64. [In Russian].
- Olschwang V.N. 1980. [Insects of Polar Ural and Ob forest-tundra] // Fauna i ekologiya nasekomi Priobskogo Severa. Preprint. Sverdlovsk: UNS AN USSR. P.3–37. [In Russian].
- Parmeter K.R., MacMahon J.A. 1984. Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub-steppe ecosystem: The role of shrub architecture // Pedobiologia. Vol.26. P.21–34.
- Perel T.S. 1979. [Dissemination and distribution patterns of earthworms fauna of the USSR (with key to Lumbricidae and other Megadrili)]. M.: Nauka. 272 p. [In Russian].
- Poppus B. 1909. Die Coleopteren-Fauna der Halbinsel Kanin // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1909. Bd.31. No.8. P.1–55.
- [Red books of the Komi Republic]. 2009. Syktyvkar. 791 p. [In Russian].
- Sedykh K.F. 1974. [Fauna of the Komi ASSR. Invertebrates]. Syktyvkar. 192 p. [In Russian].
- Shashkov M.P., Kamaev I.O. 2010. [Population of earthworms of dark-coniferous forests of the lower part of the Bolshaya Porozhnaya river basin (inflow of the Pechora river)] // Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika. Syktyvkar. No.16. P.204–208. [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].
- Solodovnikov A. Yu. 1998. [Fauna of staphylinids (Coleoptera, Staphylinidae) of the North-Western Caucasus. Subfamilies Staphylininae, Xatholininae, Pacderinae, Steninae and Oxyporinae] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.77. No.2. P.331–354.
- Stebaeva S.K. 2003. Collembola communities of the Ubsu-Nur Basin and adjacent mountains (Russia, Tuva) // Pedobiologia. Vol.47. No.4. P.341–356.
- Striganova B.R., Rybalov L.B. 2008. Altitude-related changes in the mesofauna structure in soils of the Ethiopian Plateau // Eurasian Soil Science. Vol.41. No.7. P.759–767.
- Taskaeva A.A. 2005. [High-altitude distribution of Collembola in Pechoro-Ilych Biosphere Reserve] // Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika. No.14. P.118–125. [In Russian].
- Tatarinov A.G., Kulakova O.I. 2010. [Butterfly landscape-zonal distribution (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the northern areas of the Urals] // Arctic Environmental Research. No.3. P.83–89. [In Russian].
- [River basin Malii Patok: wild nature] 2007. Syktyvkar: «Parus». P.111–128. [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. Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AN, No.183. P.267–286. [In Russian].
- Voronin A.G. 2000. [Zoogeographic analysis of the ground beetles fauna in boreal zone of the Middle Ural] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.79. No.2. P.328–340. [In Russian].
- Zenkova I.V., Pozharskaja V.V., Filippov B.Yu., Kolesnikova A.A., Seredjuk S.D. 2011. [High-altitude belts and Coleoptera complexes in soils of the Khibiny mountains] // Trudy Karelskogo SC RAS. Vol.2. P. 107–118. [In Russian].
- Zhangurov E.V., Dubrovsky Yu.A., Dymov A.A. 2012. [Characteristics of soil and vegetation cover of the altitudinal belts of Maly-Nyrd ridge (Subpolar Urals)] // Izvestiya Komi SC UrD RAS. Vol.4(12). P.40–48. [In Russian].
- Zinovyev E.V., Malozemov A.Yu. 2002. [Fauna of herpetobiont Coleoptera in the vicinities of the mount Neroika (Circumpolar Ural)] // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. Vol.9. No.6. P.703–710. [In Russian].
- Zinovyev E.V., Olschwang V.N. 2003 [Beetles of the North of the West Siberian Plain, Subpolar and Polar Ural] // Biologicheskie resursy Polyarnogo Urala: nauchnii vestnik. Salehard. No.3. Part 2. P.37–60. [In Russian].

Поступила в редакцию 4.9.2017