

Особенности параллельных сукцессий микроорганизмов и панцирных клещей в процессе эволюции пойменных почв в подзоне южной тундры Западной Сибири

Peculiarities of parallel successions of microorganisms and oribatid mites during the process of floodplain soil evolution in the southern tundra subzone of Western Siberia

М.В. Якутин, В.С. Андриевский, Н.П. Косых
M.V. Yakutin, V.S. Andrievskii, N.P. Kosykh

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, пр. Акад. Лаврентьева 8/2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: yakutin@issa.nsc.ru. VS@issa.nsc.ru

Institute of Soil Sciences and Agrochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Akademika Lavrentieva Ave. 8/2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: Западная Сибирь, южная тундра, сукцессия, аллювиальная дерновая почва, тундрово-глеевая почва, биомасса микроорганизмов, базальное дыхание, метаболический коэффициент, численность панцирных клещей, видовое богатство, деструкционный блок, трансформация.

Key words: Western Siberia, southern tundra, succession, alluvial sod soil, tundra gley soil, microbiomass, basal respiration, metabolic coefficient, oribatid mites abundance, species richness, destruction block, transformation.

Резюме. Исследование проведено в среднем течении реки Таз (север Западной Сибири). Аллювиальная дерновая почва характеризуется полным отсутствием панцирных клещей (Oribatida) и относительно низкими значениями биомассы микроорганизмов и базального дыхания, а уровень метаболического коэффициента свидетельствует о существовании в этих экстремальных условиях устойчивого микробиального сообщества. Показано, что в процессе эволюции аллювиальных дерновых почв в зоне тундр по пути превращения в автоморфные зональные тундровые почвы, появляются панцирные клещи, которые представлены уже многовидовым сообществом. Исходя из количественных показателей этого сообщества (видового богатства и численности) и качественных (структуры доминирования и наличия эвритопного полизонального вида-доминанта), исследованную тундровую экосистему можно признать в целом неблагоприятным местообитанием для сообщества панцирных клещей, что, по-видимому, является общей чертой для тундровых экосистем Сибири вообще. В то же время? микробиальный блок тундровой почвы характеризуется гораздо более высокой биомассой и уровнем базального дыхания, чем таковые аллювиальной дерновой почвы, а уровень метаболического коэффициента свидетельствует о существовании устойчивого микробиального сообщества, но, видимо, значительно трансформированного по сравнению с таковым аллювиальной дерновой почвы. По-видимому, существование зоо-микробиального блока как основы деструкционного звена биологического круговорота в почвах тундровой зоны проявляется только в автоморфных собственно тундровых почвах. Экстремальные гидроморфные условия аллювиальных почв в подзоне южной тундры не позволяют поселяться в них панцирным клещам, в связи с чем они не участвуют в разложении

растительного опада, и, соответственно, возрастает роль в этом процессе микроорганизмов.

Abstract. The study has been conducted in the middle stream of the Taz river (North of Western Siberia). Alluvial sod soil is characterized by a absolute absence of oribatid mites and relatively low values of microbial biomass and basal respiration, and the level of metabolic coefficient gives evidence about the existence in these extreme conditions of a stable microbial community. It is shown that in the process of evolution of alluvial sod soils in the tundra zone on the way of transformation into automorphic zonal tundra soils oribatid mites appear and their community is already a multi-species one. Based on the quantitative indexes of this community (species richness and abundance) and qualitative ones (structure of dominance and presence of the euritope polyzonal species-dominant), the investigated tundra ecosystem can be recognized as a generally unfavorable habitat for the oribatid mites community, which, apparently, is a common feature for the tundra ecosystems of Siberia in general. At the same time, the microbial block of tundra soil is characterized by a much higher biomass and basal respiration level than such of alluvial sod soil, and the level of metabolic coefficient gives evidence about the existence of a stable microbial community, but, apparently, significantly transformed in comparison with such of alluvial sod soil. It is concluded that the existence of zoo-microbial block as the basis of the destruction link of the biological cycle in the tundra zone soils is possible, apparently, only in the automorphic proper tundra soils. Extreme hydromorphic conditions of alluvial soils in the tundra zone do not allow oribatid mites to settle in them and therefore they do not take part in the decomposition of plant litter in such soils and the role of microorganisms in this process accordingly increase.

Введение

Почвы речных пойм имеют глубокие отличия от почв водораздельных территорий. Их особенностью являются специфический «земноводный» характер и особые черты водно-воздушного режима благодаря ежегодному затоплению паводковыми водами [Dobrovolskii, 2005]. Половодье приносит на поверхность затапливаемых почв речной аллювий, содержащий в себе значительное количество микроорганизмов, минеральные и органические частицы. Всё это определяет высокую биогеннуюность экосистем поймы [Nikitina, Barikova, 1982; Dobrovolskii, 2005].

Изучение различных микробиологических [Ross et al., 1980; Nikitina, Barikova, 1982; Yakutin, 1996; Golovchenko, Dobrovolskaya, 2001; Rinklebe, Langer, 2006] и зоологических [Kramnoi, 1974; Andrievskii et al., 2013] параметров пойменных почв в разных регионах предпринималось неоднократно, но подобных исследований в пойменных почвах в зоне тундр до сих пор не проводилось. Также до сих пор остаются единичными работы по изучению параллельных сукцессий почвенных микроорганизмов и сообщества панцирных клещей (орибатид) в процессе эволюции пойменных почв [Andrievskii et al., 2013].

На протяжении длительного времени изучаются различные аспекты состояния и особенностей функционирования микробиального населения почвы тундровой зоны [Stepanova, Tomilin, 1980; Parinkina, 1983, 1989; Weixin, Ross, 1993; Evdokimova, Mozgova, 1995; Schmidt, Böltner, 2002; Edwards et al., 2006; Kukharenko et al., 2009; Buckeridge et al., 2013; Lee et al., 2013; Evdokimova et al., 2018; Kotas et al., 2018]. Но изучение особенностей изменения микробиологических параметров почв в процессе их эволюции от аллювиальных к зональным тундровым до сих не проводилось.

Панцирные клещи (орибатиды) тундровой зоны всей территории России до недавнего времени оставались слабо изученными [Krivolutskii, 1966; Chernov, 1973a; Ananyeva et al., 1973; Ananyeva et al., 1979; Krivolutskii et al., 1995; Grishina et al., 1998]. Правда, в последние годы количество публикаций по тундровой зоне, посвящённых таксоцене панцирных клещей в тундрах европейского севера России заметно возросло [Krivolutskii et al., 1999; Laskova, 2001; Sidorchuk, 2009; Melekhina, 2011; Zenkova et al., 2011; Leonov, Rakheeva, 2015]. Определённое количество исследований выполнено в тундрах зарубежного севера Европы и Северной Америки [Douce, 1976; Seniczak, Plichta, 1978; Behan-Pelletier, 1997; Bayartogtokh et al., 2011; Seniczak et al., 2014]. Все эти исследования проведены в естественных экосистемах равнинных тундр. По панцирным клещам в зоне тундры Западной Сибири имеются лишь единичные публикации [Grishina, 1985; Kozlov, 2014a, b; Andrievskii et al., 2015], и они также посвящены изучению орибатид в равнинных тундровых почвах. В связи с ограниченностью литературного материала

любое исследование в этом регионе является актуальным.

В данной работе представлены особенности изменений биомассы микроорганизмов, её метаболической активности, параметров сообщества панцирных клещей (орибатид) — важнейших составляющих зоомикробиального комплекса — в процессе эволюции пойменных почв в подзоне южных тундр Западной Сибири.

Объекты и методы исследования

В качестве объекта исследования в среднем течении реки Таз, в окрестностях посёлка Газ-Сале, были выбраны две экосистемы: пойменный луг с осоковым сообществом на аллювиальной дерновой почве и полигональная тundra с кустарничко-мохово-лишайниковым сообществом на тундровой глеевой почве.

В низкой пойме р. Таз в 20 м от уреза воды (высота 15 м н.у.м.) к августу успевает хорошо развиться луговое растительное сообщество, доминантами которого являются дюпонсия (*Dupontia fisheri* R. Br.), осока (*Carex riparia* Curt.). Общее проективное покрытие (ОПП) составляет 50 %. Высота травостоя около 50 см.

Образцы тундровой глеевой почвы были отобраны на левом берегу реки Таз в 1 км от посёлка Газ-Сале в настоящей полигональной тундре (высота 33 м н.у.м.). Доминантами являются карликовая берёзка (*Betula nana* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), багульник (*Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), толокнянка (*Arctous alpina* (L.) Nied) и шикша (*Empetrum nigrum* L.). Из кустарничковых ив встречаются сизая и полярная (*Salix glauca* L., *Salix polaris* Wahlenb.), из осок *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer.). Особенno характерны для плакорных тундр тофильдия (*Tofieldia coccinea* Richards.). Общее проективное покрытие кустарничкового яруса составляет 30 %. Высота этого яруса не превышает 20–25 см. В лишайниковом покрове значительная роль принадлежит кладониям (*Cladonia rangiferina* (L.) Harm., *Cl. stellaris* (Opiz) Brodo), алекториям (*Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl.) и цетрариям (*Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *C. nivalis* Ach., *C. laevigata* Rassad.). Встречаются зелёные мхи (*Dicranum* sp.) и др.

Образцы для почвенно-микробиологического анализа отбирались по общепринятой методике [Zvyagintsev et al., 1991] из слоёв почвы 0–10 и 10–20 см в 4x-кратной повторности. В почвенных образцах определялось содержание углерода в биомассе почвенных микроорганизмов (С-биомассы) методом SIR (субстрат-индцированная респирометрия). Величина биомассы почвенных микроорганизмов является фундаментальной характеристикой состояния почвенного микробоценоза. Для оценки степени метаболической активности этой биомассы использу-

зовался показатель базального дыхания [Schinner et al., 1996].

Также в данной работе вычислялся показатель удельной активности микробиомассы — метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$) — выделение C-CO_2 на 1 г С-биомассы в час [Schinner et al., 1996]. Метаболический коэффициент является показателем устойчивости микробиального сообщества почвы. Чем ниже этот коэффициент, тем устойчивее данное сообщество. Соответственно, с увеличением стабильности экосистемы $q\text{CO}_2$ должен снижаться. Показано, что величина $q\text{CO}_2$ в разных типах почв варьирует от 0,9 до 6,1 мкг $\text{CO}_2\text{-C} / \text{мг С-биомассы в час}$ [Anderson, Domsch, 1990; Ananueva et al., 2002]. Статистическая обработка результатов проводилась методами вариационного и дисперсионного анализов [Plochinskii, 1970; Sorokin, 2004].

Образцы почв для анализа населения орибатид отбирались по общепринятой методике [Gilyarov, 1975] из верхнего (0–5 см) слоя почв в 10-кратной повторности. Выгонка клещей из почвы осуществлялась общепринятым методом термоэклекции Берлезе-Тульгрена при комнатной температуре при свете электрических ламп мощностью 40 Вт в течение 10 суток до полного высыхания почвенных образцов. Извлечённые из почвы клещи помещались в постоянные препараты, в которых под микроскопом определялась их видовая принадлежность. Численность (обилие) клещей рассчитывалась по стандартной методике на 1 м², исходя из площади пробоотборника (25 см²) [Gilyarov, 1975].

Результаты и обсуждение

Эволюция почв поймы чаще всего идёт по пути образования сначала слаборазвитых (слоистых), затем типичных дерновых прирусловых почв. По мере превращения прирусловой области поймы в центральную, дерновые почвы развиваются в дерново-луговые, а затем в луговые почвы. На заключительной стадии эволюции пойменных почв отдельные участки поймы или пойменные террасы выходят из режима пойменности, и пойменные почвы начинают развиваться по пути автоморфных зональных почв [Dobrovolskii, 2005].

Река Таз, в среднем течении которой проведено данное исследование, имеет преимущественно снеговое питание, замерзает в октябре, вскрывается в конце мая. Половодье в среднем течении продолжается с конца мая по сентябрь. При этом размах колебаний уровня в среднем течении составляет около 6 м [Eirikh, 1964]. Таким образом, пойменные почвы реки на протяжении практически всего вегетационного периода испытывают мощное влияние паводка, и хорошо выраженных аллювиальных луговых почв в районе исследования обнаружить не удалось.

Значения С-биомассы микроорганизмов в дерновой аллювиальной почве в верхнем 0–10 см слое оказались значительно ниже, чем в тундровой по-

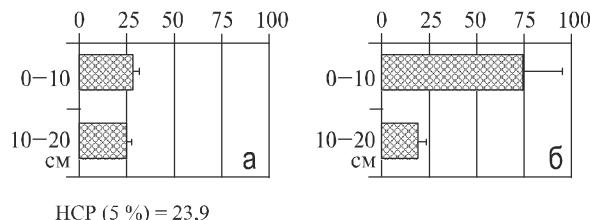


Рис. 1. С-биомассы (мг С / 100 г почвы) в аллювиальной дерновой (а) и тундровой глеевой (б) почвах.

Fig. 1. C-biomass of microorganisms (mg C / 100 g of soil) in the alluvial sod (a) and tundra gley (b) soils.

чве. В слое 10–20 см различия между исследованными почвами были недостоверны (рис. 1). Наибольшее влияние на содержание С-биомассы микроорганизмов в исследованных почвах оказывали факторы, связанные с глубиной по профилю почвы ($F = 8, p < 0,05$) и определяемые сочетанием типа и слоя почвы ($F = 6, p < 0,01$).

Минимальные значения базального дыхания отмечены в верхнем 0–10 см слое дерновой аллювиальной почвы, в слое 10–20 см отмечается некоторое увеличение данного показателя. В тундровой почве уровень базального дыхания в слое 0–10 см оказался в 2,4 раза выше, чем в дерновой почве (рис. 2). Наибольшее влияние на данный показатель оказывали факторы, определяемые сочетанием типа и слоя почвы ($F = 8, p < 0,05$). Нужно отметить, что полученные оценки биомассы микроорганизмов и базального дыхания в аллювиальной дерновой и тундровой почвах в целом хорошо согласуются с данными различных авторов для аналогичных почв в разных регионах планеты [Weixin, Ross, 1993; Schmidt, Böltner, 2002; Andrievskii et al., 2013].

Уровень удельной активности микробиомассы ($q\text{CO}_2$) в изученных почвах варьировал от 1,4 до 2,1 по глубине и в процессе эволюции почв при переходе от аллювиальной дерновой к тундровой глеевой почве практически не изменился (рис. 3). При этом отмечается увеличение данного показателя в слое почв 10–20 см по сравнению с верхним 0–10 см слоем. Это говорит о том, что и под мезофитным лугом в низкой пойме, и под тундровым кустарничково-мохово-лишайниковым сообществом на первой напойменной террасе сложились устойчивые

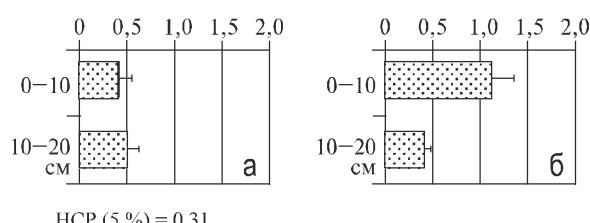


Рис. 2. Базальное дыхание (мкг С-СО₂ / г почвы в час) в аллювиальной дерновой (а) и тундровой глеевой (б) почвах.

Fig. 2. Basal respiration (mkg C-CO₂ / g of soil in hour) in the alluvial sod (a) and tundra gley (b) soils.

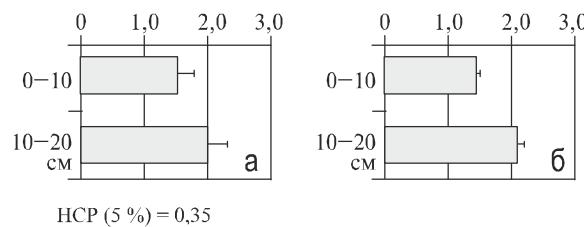


Рис. 3. Метаболический коэффициент ($\text{мкг С-}\text{CO}_2 / \text{мг С-биомассы в час}$) в аллювиальной дерновой (а) и тундровой глеевой (б) почвах

Fig. 3. Metabolic coefficient ($\text{mkg C-CO}_2 / \text{mg C-biomass in hour}$) in the alluvial sod (a) and tundra gley (b) soils

микробиальные сообщества. Комплекс факторов, определяемый глубиной по профилю почвы, оказывал существенное влияние на $q\text{CO}_2$ ($F = 10$, $p < 0,05$), влияние типа почвы на данный показатель выявить не удалось.

Таким образом, в результате эволюции аллювиальной дерновой почвы по пути превращения её в зональную тундровую в этой почве происходит увеличение запасов С-биомассы микроорганизмов и уровня её метаболической активности. Параметры удельной активности, определённые по величине метаболического коэффициента, остаются неизменными. Всё это свидетельствует о функциональной перестройке комплекса почвенных микроорганизмов в ответ на значительное изменение гидротермического режима, окислительно-восстановительных условий и переходе на использование в качестве основного источника вещества и энергии не органического вещества наилок (глинисто-алевритового материала, переносимого рекой) и опада травянистых растений, а опада тундровых кустарничков, мхов и лишайников.

В результате проведения анализа населения панцирных клещей в образцах аллювиальной дерновой почвы они не были обнаружены, тогда как в тундро-

вой глеевой почве было зафиксировано 11 видов оribатид с суммарной средней численностью 4440 экз./ м^2 (табл. 1).

Особенностью видового состава и структуры доминирования в исследованной тундровой экосистеме является высокая степень доминирования двух видов: *Tectocephus velatus* (48 % от всего сообщества) и *Moritzoppia jamalica* (27 %). Первый из указанных видов является широко известным космополитом и демонстрирует высокую численность в различных тундровых биотопах, как показано в ряде работ по тундрам Евразии [Krivolutskii, 1966; Grishina et al., 1998; Leonov, Rakheeleva, 2015]. Выраженное доминирование малого числа видов (одного-двух), среди которых преобладают эвритопные полизональные, признаётся показателем нарушений, или неблагоприятных условий среды [Kuznetsova, 2005]. Помимо 2 доминантных видов в исследованном сообществе представлены 2 субдоминанта (*Oppiella* sp., *Diapterobates dubinini*), 4 рецедента (*Moritzoppia microdentata*, *Suctobelbella* sp., *Ceratoppia sphaerica*, *Oribatula tibialis*) и 3 субрецедента (*Neoribates borealis*, *Melanozetes sellnicki*, *Damaeus* sp.)

В исследовании Л.Г. Гришиной [Grishina, 1985], выполненном в географически близкой типичной тундре полуострова Ямал, было обследовано несколько разнообразных местообитаний, в которых отмечена чрезвычайная неравномерность распределения клещей. Всего было найдено 33 вида при средней численности 800 экз./ м^2 . Из всех видов, отмеченных в этом исследовании, в нашем материале присутствуют только три вида: *Ceratoppia sphaerica* (арктический вид), *Oribatula tibialis* (космополитический вид), *Melanozetes sellnicki*.

По данным С.А. Козлова [Kozlov, 2014a, b], в исследовании, проведённом в кустарничково-кладониевом сообществе севера Западной Сибири, в област-

Таблица 1. Количественное распределение панцирных клещей в тундровой глеевой почве (экз./м^2)

Table 1. Quantitative distribution of oribatid mites in tundra gley soil (ex./ m^2)

No. п/п	Виды	Средняя численность	Индекс доминирования, % [по Engelmann, 1978]
1	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	2160	48
2	<i>Moritzoppia jamalica</i> (Gordeeva et Grishina, 1991)	1240	27
3	<i>Oppiella</i> sp.	280	6
4	<i>Diapterobates dubinini</i> (Shaldybina, 1991)	200	5
5	<i>Moritzoppia microdentata</i> (Gordeeva et Grishina, 1991)	160	4
6	<i>Suctobelbella</i> sp.	120	3
7	<i>Ceratoppia sphaerica</i> (L.Koch, 1879)	80	2
8	<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	80	2
9	<i>Neoribates borealis</i> (Vladimirova, 2009)	40	1
10	<i>Melanozetes sellnicki</i> (Hammer, 1952)	40	1
11	<i>Damaeus</i> sp.	40	1
	Суммарная средняя численность	4440	

ти границы лесотундра-тундра, зафиксировано 6 видов, что вдвое меньше, чем в параллельно изученных лесотундре (15 видов) и тайге (13 видов). Суммарная средняя численность в кустарничковой тундре составила 4600 экз./м², что близко к нашим результатам. Из обнаруженных в работе С.А. Козлова видов в нашем материале встречен лишь один — *Tectocephalus velatus*. В приведённой автором структуре доминирования [по Engelmann, 1978], выявлен 1 вид-эудоминант, 1 — доминант, 1 — субдоминант, 3 вида рецедента при отсутствии субрецедентов, что также близко к структуре доминирования, выявленном в нашем исследовании (табл. 1).

В работе, выполненной в пяти биотопах южной тундры Тазовского полуострова Западной Сибири, территории, географически близкой к объектам данного исследования [Andrievskii et al., 2015], было обнаружено 13 видов (5–7 в зависимости от конкретного биотопа) с численностями в разных биотопах от 2200 до 20057 экз./м². Из видов, обнаруженных в этом ландшафте, в нашем материале фигурируют лишь два — *Tectocephalus velatus*, являющийся доминирующим видом, и обильный *Moritzoppia microdentata*. Из других видов обильным в некоторых биотопах является *Moritzoppia praestantis*, таксономически близкий к найденным в нашем материале видам *Moritzoppia jamalica* и *M. microdentata*. А вид *Oriopilla nova*, занимающий здесь доминантные позиции, как и в тундровой экосистеме в публикации С.А. Козлова [Kozlov, 2014a, b], в нашем материале не обнаружен вовсе. Структура доминирования в пяти разных биотопах различается таким образом, что в двух наименее антропогенно нарушенных экосистемах сообщества орибатид состоят из доминантов и субдоминантов при отсутствии видов как более, так и менее обильных в составе сообществ. В биотопах, более подверженных антропогенному влиянию, в разных сочетаниях обнаруживаются виды всех уровней доминирования от эудоминантов до субрецедентов. То есть, структура доминирования сообщества панцирных клещей в изученной нами в данной работе тундровой глеевой почве, несколько ближе к таковой в экосистемах южной тундры Тазовского полуострова антропогенно более нарушенных, чем в менее нарушенных.

Таким образом, показатели видового богатства и численностей в нашем исследовании укладываются в довольно широкие диапазоны соответствующих параметров в других работах по орибатидам западно-сибирской тундры. Наборы видов разных тундровых экосистем Западной Сибири существенно различаются: лишь некоторые виды являются общими для разных исследованных географических точек. Структура доминирования в тундровых сообществах панцирных клещей некоторых географических точек сходна, тогда как в других существенно различается, и вывести общие закономерности при имеющей место недостаточности данных пока не представляется возможным.

Заключение

Считается общепризнанной большая роль сапропильного комплекса беспозвоночных в тундровой зоне, как части зоо-микробиального комплекса, в процессах разложения растительного опада [Stebaev, 1958; Chernov, 1973a]. Проведённое исследование позволяет оценить некоторые особенности состояния и функционирования почвенного зоо-микробиального комплекса экосистем в подзоне южной тундры, а также попытаться установить закономерности трансформации этого комплекса в процессе эволюции аллювиальных почв по пути превращения их в автоморфные зональные тундровые.

Особенностью ландшафта является широкое распространение вечной мерзлоты. Это является одной из главных причин очень длительного паводка крупных рек в тундровой зоне. В среднем течении реки Таз аллювиальные почвы остаются обсохшими после паводка до их замерзания в течение только одного месяца. Это делает такие почвы абсолютно непригодными для жизни панцирных клещей и, по-видимому, большей части других почвенных животных, являющихся важнейшей частью зоо-микробиального комплекса, как основы деструкционного звена биологического круговорота. Поэтому можно предположить, что деструкция растительного вещества в аллювиальных почвах в зоне тундр (органическое вещество наилок и опад травянистых растений) осуществляется преимущественно почвенными микробиальными организмами. Их биомасса и базальное дыхание относительно малы, а уровень метаболического коэффициента позволяет сделать вывод о существовании и в этих экстремальных условиях устойчивого микробиального сообщества.

В процессе выхода отдельных участков поймы или пойменных террас из режима пойменности начинается эволюция аллювиальных почв по пути автоморфных зональных тундровых почв. Растительный опад в этих почвах представлен в основном кустарничками и лишайниками. Почвенные животные разнообразны [Chernov, 1973a, b], и важный компонент зооценоза — панцирные клещи — представлены многовидовым сообществом. Исходя из количественных показателей этого сообщества (видового богатства и численностей) и качественных (структуре доминирования при наличии эвритопного полизонального вида-доминанта) исследованную тундровую экосистему можно признать в целом неблагоприятным местообитанием для сообщества панцирных клещей, что, по-видимому, является общей чертой для тундровых экосистем Сибири вообще. В тоже время, микробиальный блок тундровой почвы характеризуется гораздо более высокой биомассой и уровнем базального дыхания, чем аллювиальной дерновой почвы, а уровень метаболического коэффициента позволяет сделать вывод о существовании устойчивого микробиального сообщества, но, видимо, значительно трансформи-

рованного по сравнению с таковыми в аллювиальной дерновой почве.

Таким образом, существование зоо-микробиального блока, как основы деструкционного звена биологического круговорота, в почвах тундровой зоны возможно, по-видимому, только в автоморфных собственно тундровых почвах. При имеющемся уровне знаний мы можем говорить в настоящее время лишь о параллельных сукцессиях сообществ микроорганизмов и панцирных клещей как важных составляющих зоо-микробиального комплекса в исследованной подзоне южных тундр Западной Сибири. Экстремальные гидроморфные условия аллювиальных почв в зоне тундры не позволяют поселяться в них многим почвенным животным, и поэтому разложение растительного опада в таких почвах осуществляется преимущественно микроорганизмами.

Литература

- Ananyeva N.D., Blagodatskaya E.B., Demkina T.S. 2002. Temporal and spatial variability of the microbial metabolic quotient in soils // Eurasian Soil Science. No.10. P.1092–1099.
- Ananyeva S.I., Krivolutskii D.A., Chernov Y.I. 1973. Oribatid mites (Oribatei) of subzones of typical tundra of the Western Taimyr // Biogeocenoses of the Taimyr tundra and their productivity. Issue 2. Leningrad: Nauka. P.148–151. [In Russian].
- Ananyeva S.I., Krivolutskii D.A., Chernov Y.I. 1979. Oribatid mites (Oribatei) in the subzone of arctic tundra in the north-east of Taimyr // Arctic tundra and polar deserts of Taimyr. Leningrad: Nauka. P.144–147. [In Russian].
- Anderson T.-H., Domsch K.H. 1990. Application of eco-physiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomass from soils of different cropping histories // Soil Biology and Biochemistry. Vol.22. P.251–255.
- Andrievskii V.S., Barsukov P.A., Bashkin V.N. 2015. Application of Soil Oribatid Mites as Bioindicators in Impact Areas of the Gas Industry in the West Siberian Tundra // The Open Ecology Journal. Vol.8. Suppl.1–M4. P.32–39.
- Andrievskii V.S., Yakutin M.V., Shepelev A.I. 2013. Transformation of the zoo-microbial complex during natural evolution of flood-plain soils in the taiga zone of West Siberia // Euroasian Entomological Journal. Vol.12. P.431–436 [In Russian].
- Bayartogtokh B., Schatz H., Ekrem T. 2011. Distribution and diversity of the soil mites of Svalbard, with redescriptions of three known species (Acaria: Oribatida) // International Journal of Acarology. Vol.37. P.467–484.
- Behan-Pelletier V.M. 1997. Oribatid Mites (Acaria: Oribatida) of the Yukon // Danks D., Downes J.A. (eds): Insects of the Yukon Biological Survey of Canada. Terrestrial Arthropods. Ottawa. P.115–149.
- Buckeridge K.M., Banerjee S., Siciliano S.D., Grogan P. 2013. The seasonal pattern of soil microbial community structure in mesic low arctic tundra // Soil Biology and Biochemistry. Vol.65. P.338–347.
- Chernov Yu.I. 1973a. A brief overview of trophic groups of invertebrates of the typical tundra subzone of the Western Taimyr // Biogeocoenosis of the Taimyr tundra and their productivity. Iss.2. L.: Nauka. P.166–179. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1973b. Geozoological characteristics of the territory of Taimyr biocoenological expeditionary base // Biogeocoenosis of the Taimyr tundra and their productivity. No.2. L.: Nauka. P.187–200. [In Russian].
- Dobrovolskii G.V. 2005. Soils of river floodplains of the Central Russian plain. Moscow: Publishing house of Moscow state University. 293 p. [In Russian].
- Douc A. 1976. Biomass of Soil Mites (Acari) in Arctic Coastal Tundra // Oikos. Vol.27. No.2. P.324–330.
- Edwards K.A., McCulloch J., Kershaw G.P., Jefferies R.L. 2006. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring // Soil Biology and Biochemistry. Vol.38. P.2843–2851.
- Eirikh G.D. 1964. Altai and Western Siberia // Surface water resources of the USSR: Hydrological study. Vol.15. Issue 3. Lower Irtysh and Lower Ob'. L.: Gidrometeoizdat. 432 p. [In Russian].
- Engelmann H.-D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. Vol.18. P.378–380.
- Evdokimova G.A., Mozgova N.P. 1995. Microflora of soils of the tundra zone of the Kola Peninsula // Eurasian Soil Science. No.12. P.1487–1497. [In Russian].
- Evdokimova G.A., Mozgova N.P., Myazin V.A. 2018. Physicochemical and Microbiological Characteristics of Tundra Soils on the Rybachii Peninsula // Eurasian Soil Science. No.1. P.81–88.
- Gilyarov M.S. 1975. Methods of soil zoological studies. M.: Nauka. 280 p. [In Russian].
- Golovchenko A.V., Dobrovolskaya N.G. 2001. Population density and the reserves of microorganisms in flood-plain soils of the Protva river // Eurasian Soil Science. No.10. P.1300–1304.
- Grishina L.G. 1985. Oribatid mites of the North of Siberia // Arthropods of Siberia and the Far East. Novosibirsk: Nauka. P.14–23. [In Russian].
- Grishina L.G., Babenko A.B., Chernov Y.I. 1998. Oribatid mites (Sarcoptiformes, Oribatei) of the west coast of Taimyr // Vestnik Zoologii. Vol.32. Nos 1–2. P.116–118. [In Russian].
- Kotas P., Santruckova H., Elster J., Kastovska E. 2018. Soil microbial biomass, activity and community composition along altitudinal gradients in the High Arctic (Billefjorden, Svalbard) // Biogeosciences. Vol.15. P.1879–1894.
- Kozlov S.A. 2014a. Peculiarities of the species composition of oribatid mites — oribatid mites in habitats of the West Siberian Arctic region // Modern Problems of Science and Education. No.6. P.1381–1383. [In Russian].
- Kozlov S.A. 2014b. Quantitative parameters of microarthropod population on ecotons of different hierarchy and genesis in the West Siberian Arctic and subarctic // Agro-Food Policy of Russia. No.9. P.64–66. [In Russian].
- Kramnoi V.J. 1974. Effect of long-term flooding on the numbers of oribatid mites // Ecology. No.1. P.103–104. [In Russian].
- Krivolutskii D.A. 1966. Oribatid mites (Oribatei) in the soils of tundra // Pedobiologia. Vol.6. P.277–280. [In Russian].
- Krivolutskii D.A., Lebrun F., Kunst M., Akimov I.A., Bayartogtokh B., Vasiliu N., Golosova L.D., Grishina L.G., Karppinen E., Kramnoi V.Ya., Laskova L.M., Luxton M., Marshall V., Matveenko A.A., Netzgilin I.A., Norton R., Sitnikova L.G., Smrzg Ya., Tarba Z.M., Shaldybina E.S., Eitminavichyute I.S. 1995. Oribatid mites: morphology, development, phylogeny, ecology, research methods, characteristics of the model species *Nothrus palustris* S.L. Koch, 1839. M.: Nauka. 224 p. [In Russian].
- Krivolutskii D.A., Zaitev A.S., Laskova L.M. 1999. Geography of biodiversity of oribatid mites of the European north of Russia. Petrozavodsk: Institute of forest Karelian scientific centre, RAS. 36 p. [In Russian].
- Kuznetsova N.A. 2005. Organization of communities of soil-dwelling Collembola. M.: GNO «Prometheus» MPSU. 245 p. [In Russian].
- Kukharenko O.S., Dobrovolskaya T.G., Golovchenko A.V., Stepanov A.L., Matyshak G.V. 2009. The structure of the bacterial heterotrophic block in tundra soils of Yamal peninsula // Eurasian Soil Science. No.4. P.426–431.

- Laskova L.M. 2001. Biodiversity of oribatid mites of Karelia // Biogeography of Karelia. Transactions of Karelian scientific centre RAS. Ser. Biology. Issue 2. P.125–132. [In Russian].
- Lee S-H., Jang I., Chae N., Choi T., Kang H. 2013. Organic layer serves as a hotspot of microbial activity and abundance in Arctic tundra soils // Microbial Ecology. Vol.65. P.405–414.
- Leonov V.D., Rakhee A.A. 2015. New information on similarity and difference between highland and plain tundras of the Kola Peninsula based on oribatid mites data (Acari: Oribatida) // Euroasian Entomological Journal. Vol.14. P.489–499. [In Russian].
- Melekhina E.N. 2011. Taxonomic diversity and areology of oribatid mites (*Oribatei*) of the European north of Russia // Proceedings of the Komi science center URD RAS. No.2 (6). P.30–37. [In Russian].
- Nikitina Z.P., Barikova Yu.N. 1982. The number and biomass of microorganisms in the soils of the Lower Irtysh floodplain // Eurasian Soil Science. No.9. P.109–115. [In Russian].
- Parinkina O.M. 1983. Microflora of sandy and sandy loam soils of the southern Taimyr // Eurasian Soil Science. No.8. P.77–84. [In Russian].
- Parinkina O.M. 1989. Microflora of tundra soils. Leningrad: Nauka. 159 p. [In Russian].
- Plochinskii N.A. 1970. Biometrics. M.: Moscow State University Press. 367 p. [In Russian].
- Rinklebe J., Langer U. 2006. Microbial diversity in three floodplain soils at the Elbe River (Germany) // Soil Biology and Biochemistry. Vol.38. P.2144–2151.
- Ross D.J., Tate K.R., Cairns A., Pansier E.A. 1980. Microbial biomass estimations in soils from tussock grasslands by three biochemical procedures // Soil Biology and Biochemistry. Vol.12. P.375–383.
- Schinner F., Ohlinger R., Kandeler E., Margesin R. 1996. Methods in soil biology. Berlin: Springer-Verlag. 420 p.
- Schmidt N., Böltner M. 2002. Fungal and bacterial biomass in tundra soils along an arctic transect from Taimyr Peninsula, central Siberia // Polar Biology. Vol.25. P.871–877.
- Seniczak S., Plichta W. 1978. Structural dependence of moss mite populations (Acari, Oribatei) on patchiness of vegetation in moss-lichen tundra at the north coast of Hornsund, West Spitsbergen // Pedobiologia. Vol.18. P.145–152.
- Seniczak S., Seniczak A., Gwiazdowicz D.J., Coulson S.J. 2014. Community structure of Oribatid and Gamasid Mites (Acari) in Moss-Grass Tundra in Svalbard (Spitsbergen, Norway) // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol.46. P.5991–5998.
- Sidorchuk E.A. 2009. New Data on the fauna of oribatid mites (Acari, Oribatida) from the polar Urals // Entomological Review. Vol.89. P.554–563.
- Sorokin O.D. 2004. Applied statistics with the computer. Krasnoobsk: SO RASHN Press. 162 p. [In Russian].
- Stebaev I.V. 1958. The role of soil invertebrates in the development of microflora in soils of the subarctic region (on the example of the larvae of Tipulidae, Diptera) // DAN USSR. Vol.122. No.4. P.720–722. [In Russian].
- Stepanova I.V., Tomilin B.A. 1980. Fungi is the components of tundra biogeocenoses // Biogeocenoses of Taimyr tundra. L.: Nauka. P.165–192. [In Russian].
- Weixin C., Ross A.V. 1993. Measurement of microbial biomass in arctic tundra soils using fumigation-extraction and substrate-induced respiration procedures // Soil Biology and Biochemistry. Vol.25. P.135–141.
- Yakutin M.V. 1996. Biomass and activity of microorganisms of floodplain soils of the Central Ob River // Eurasian Soil Science. Vol.28. P.49–58.
- Zenkova I.V., Zaitsev A.S., Zalish L.V., Liskovaya A.A. 2011. Soil-cultivating oribatid mites (Acariformes: Oribatida) of taiga and tundra zones of the Murmansk region // Proceedings of the Karelian NC RAS. No.1. P.54–67. [In Russian].
- Zvyagintsev et al., 1991 Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow: Publishing house of Moscow state University. 303 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 5.8.2018