

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Бизин Михаил Сергеевич

**ПОЧВЕННЫЕ КЛЕЩИ МОРСКИХ
ЛИТОРАЛЕЙ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ:
ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И
ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
СООБЩЕСТВ**

Специальность: 1.5.12 – «зоология»

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Макарова Ольга Львовна

Москва – 2025

Оглавление

Введение	5
Глава 1. Обзор литературы.....	12
1.1. Выживаемость клещей в морской воде	12
1.2. Газообмен у литоральных клещей	14
1.3. Другие морфологические, физиологические и поведенческие особенности, связанные с жизнью на литорали.....	16
1.4. Способы распространения галобиионтных видов клещей и зоогеографические паттерны литоральной акарофауны	18
1.5. Распределение видов по вертикальному профилю берега	21
1.6. Литоральные акароценозы.....	23
Глава 2. Природа береговой зоны морей российской Арктики.....	26
2.1. Общий очерк природных условий региона проведения исследования.....	26
2.2. Литоральная галофитная растительность в Арктике	33
2.3. Особенности природных условий основных районов работ.....	38
Остров Шокальского	39
Большеземельская тундра.....	40
Шойна, п-ов Канин.....	41
Кольский залив.....	42
Глава 3. Материалы и методы.....	43
3.1. Отбор и обработка проб, подготовка препаратов	43
3.2. Идентификация клещей	48
3.3. Методы анализа региональных фаун, структуры и разнообразия таксоценов	48
3.4. Методы почвенно-химических исследований	50
3.5. Молекулярно-генетические методы.....	51

Глава 4. Фауна клещей морских литоралей российского сектора Арктики.....	56
4.1. Характеристика видового богатства клещей морских литоралей российского сектора Арктики	57
4.2. Новые, редкие и интересные находки видов клещей: результаты ревизии разнообразия морских берегов.....	62
4.3. Таксономическая структура фауны.....	67
4.4. Особенности ареалогии и основные географические тренды (на примере Mesostigmata и Oribatida)	73
4.5. Фракция специализированных литоральных видов и ее широтно-зональное распределение	76
Заключение.....	79
Глава 5. Население клещей литоралей арктических морей в западной Палеарктике.....	82
5.1. Остров Шокальского	82
5.2. Большеземельская тундра.....	88
5.2.1. Паханческая губа	88
5.2.2. Хайпудырская губа	96
5.2.3. Болванская губа	105
5.3. Шойна, полуостров Канин.....	109
5.4. Кольский залив.....	118
Заключение.....	128
Глава 6. Структура литоральных акароценозов в Арктике.....	131
6.1. Вертикальное распределение и биотопические предпочтения клещей на арктических литоралях	131
6.2. Роль факторов среды в распределении почвенных клещей по профилю литорали: пример соленых маршей о. Шокальского	146
6.3. Население клещей циркумполярных ассоциаций нижней литорали	155
Глава 7. Генетическое разнообразие литорального панцирного клеща <i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879) в Арктике.....	169
Выводы	182

Список литературы.....	184
Приложение 1.....	223
Приложение 2.....	235
Приложение 3.....	238

Введение

Почвенные клещи – обитатели берегов Северного Ледовитого океана – практически не исследовались акарологами. А между тем анализ этого природного комплекса представляет значительный как научный, так и практический интерес в условиях интенсивного развития Севморпути. Анализ климатических сдвигов последних десятилетий и изменений береговой линии также требует информации о принципах организации и траекториях динамики прибрежных биоценозов для прогноза природной обстановки на арктических побережьях.

Актуальность исследований. Вот уже более века морские литорали служат своеобразными природными лабораториями для тестирования различных экологических гипотез. Этому способствует их транзитное положение между морем и сушей и наличие выраженного градиента средовых факторов: влажности, солености, частоты и длительности приливов, степени развития растительного и почвенного покрова, температурного режима, наличия и доступности пищевых ресурсов ([Верещака, 2010](#); [Garbutt et al., 2017](#)).

Подавляющее большинство таких работ посвящено водным обитателям приливно-отливной зоны или же позвоночным животным, которые проводят на побережье только часть своей жизни, а комплекс наземных членистоногих до сих пор остается изученным в меньшей степени, и существует априорное представление о его бедности ([Adam, 1990](#); [Атлас биологического разнообразия ..., 2011](#)). Его основу составляют почвенные микроартроподы, в том числе клещи, которые на литоралиях могут быть весьма многочисленны ([Гурвич, Матвеева, 1939](#); [Бызова и др., 1986](#); [Mercer et al., 2000](#); [Forgie et al., 2013](#)).

Несмотря на огромное разнообразие мировой акарофауны, в приливно-отливную зону морей и океанов проникает ограниченное число филогенетических линий, не связанных между собой близким родством ([Behan-Pelletier, Eamer, 2007](#); [Schatz, Behan-Pelletier, 2008](#); [Krause et al., 2016](#); [Pfungstl et al., 2023](#); [2024](#)). Входящие в них роды и виды в разной степени ассоциированы с местообитаниями литоралей ([Schulte, Weigmann, 1977](#)), и демонстрируют большое число специфических адаптаций, в том числе повышенную жизнеспособность в морской воде ([Schuster, 1979](#); [Pfungstl, 2013](#)), скоррелированные с приливными циклами периоды локомоторной активности, питания и других

физиологических процессов ([Schulte, 1976](#); [Ernst, 1995](#)), разнообразные форетические связи с более мобильными прибрежными членистоногими ([Rigby, 1996](#); [Pugh et al., 1997](#)). Таким образом, литоральные клещи представляют большой интерес как модельная группа для изучения путей колонизации исходно сухопутными таксонами водных и амфибиотических местообитаний.

Современное состояние изученности литоральной акарофауны отличается неполнотой сведений как в таксономическом, так и в региональном аспектах ([Procheş, 2001](#); [Procheş, Marshall, 2001](#)). Подавляющее большинство работ посвящено панцирным клещам (например, [Schuster, 1977](#); [Pfungstl, 2013](#); [2015](#); [2017](#); [Travé, 2021](#); [Pfungstl et al., 2023](#)) а также, в меньшей степени, мезостигматам, в основном обитателям штормовых выбросов и некоторым специализированным литоральным родам ([Neumann, 1941](#); [Strenzke, 1962](#); [Hyatt, 1980](#); [Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Salmane, Spungis, 2009](#); [Makarova, Bizin, 2020](#));, а также галобионтному семейству астигматических клещей Hyadesiidae ([Fain, 1981](#); [Fain, Ganning, 1989](#); [Luxton, 1989](#); [Bücking, 1999](#); [Marshall, Ugrasen, 2000](#); [Marshall, Chown, 2003](#)). С другой стороны, данных о разнообразии и вкладе в парциальную фауну клещей литорали представителей Prostigmata, самой разнообразной группы клещей в целом ([Zhang, 2013](#)), очень немного. Исключение составляют исследования биологии и экологии нескольких крупных хорошо заметных видов сем. Bdellidae и Erythraeidae ([Pugh, King, 1988](#); [Ernst, 1995](#); [Bücking et al., 1998](#)).

Большинство исследований по разнообразию литоральных клещей выполнены на берегах морей Европы ([Halbert, 1920](#); [Willmann, 1937](#); [Schuster, 1956](#); [1957](#); [1962](#); [Weigmann, 1971](#); [2008](#); [Polderman, 1974](#); [Pugh, King, 1985](#); [1988](#), [Авдонин, 1999](#); [Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#); [Бизин, Макарова, 2022](#); [Makarova, Ermilov, 2022](#)), а также Южной Африки ([Procheş, Marshall, 2002](#); [Pfungstl, 2016](#); [Pfungstl et al., 2021](#)), Новой Зеландии ([Luxton, 1990](#), [Pfungstl et al., 2023](#)), Субантарктики и Антарктики ([Pugh, 1993](#); [Mercer, 2000](#); [Pugh, Mercer, 2001](#)), ряда тропических районов ([Pfungstl, 2015](#); [2021](#); [Chatterjee et al., 2018](#); [Pfungstl et al., 2019](#);). В Арктике подобных работ практически не проводили: известно буквально несколько исследований, выполненных в Канадской Арктике, Гренландии и Шпицбергене, в которых приводятся сведения о некоторых массовых видах ([Madsen, 1936](#); [Hammer, 1946](#); [Schulte, 1975](#); [Hammer, Wallwork, 1979](#); [Søvik, 2004](#)). Специальных исследований, выполненных в российском секторе Арктики неизвестно.

В последние десятилетия к классическим таксономическим и фаунистическим исследованиям добавились работы по филогеографии ([Pfungstl et al., 2019](#); [2021](#); [2022](#);

[Артамонова и др., 2023](#); [Andrianov et al., 2024](#)). В арктическом регионе, который характеризуется динамичной историей береговой линии в плейстоцене и голоцене, такие работы, выполненные на морских литоральных беспозвоночных, позволили значительно уточнить конкретные механизмы формирования арктической фауны, в том числе роль гляциальных рефугиумов и амфипалеарктических дизъюнкций ([Laakkonen, 2015](#); [Laakkonen et al., 2013](#); [2021](#)). На примере литоральных клещей интересно проверить: характерны ли для сухопутного компонента те же паттерны, что и для гидробионтов, или нет?

Экологические работы по прибрежным акароценозам, в основном касаются характера распределения видов и их группировок по гипсометрическому профилю берега ([Halbert, 1920](#); [Luxton, 1967a, b](#); [1990](#); [Weigmann, 2008](#)) сукцессионной динамики сообществ клещей штормовых выбросов ([Strenzke, 1962](#); [Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Бизин, Макарова, 2022](#)), а также специфических морфофизиологических и поведенческих адаптаций к условиям приливно-отливной зоны (см. обзор в [Pfingstl, 2017](#)). Не так много работ, где изучается вклад средовых факторов в пространственную неоднородность населения клещей литорали, степень соответствия растительных ассоциаций, к которым обычно привязан пробоотбор, и таксоценов клещей, а также их географическая изменчивость ([Luxton, 1967a, b](#); [Weigmann, 1971](#); [2008](#); [Marshall, Convey, 2004](#); [Winter et al., 2018](#)). Арктические экосистемы в общем, и литоральные акароценозы в частности, удобны для рассмотрения этих вопросов в силу своей относительной простоты организации ([Чернов, 1975, 2012](#)).

Имея в виду сказанное выше, мы сформулировали **цель** нашей работы: оценить таксономическое разнообразие клещей арктических литоралей в пределах российского сектора и выявить факторы, определяющие пространственную организацию их сообществ на локальном и глобальном уровнях.

Следующие **задачи** были поставлены для выполнения этой цели:

1. Изучить состав, пространственную и экологическую структуру сообществ клещей морских литоралей и уточнить ареалы ряда видов;
2. Установить роль географического фактора и почвенно-растительных характеристик в организации береговых таксоценов клещей;

3. Провести анализ изменчивости и родственных отношений региональных популяций модельного циркумполярного вида *Ameronothrus nigrofemoratus* для выяснения особенностей истории литоральной акарофауны в Арктике.

Научная новизна. Впервые охарактеризовано региональное разнообразие литоральных фаун клещей, включая представителей всех отрядов и подотрядов, а также прослежены закономерности его широтно-зональных трансформаций и оценена степень соответствия изменений общим зоогеографическим трендам, характерным для фаун клещей Арктики в целом. Предложенная в работе экологическая классификация клещей, населяющих северные литорали, основанная на устойчивости видов к различному режиму затопления, позволила в количественных показателях описать редукцию комплекса специализированных литоральных видов в Арктике по сравнению с умеренными широтами. Само это явление может рассматриваться как характерная черта животного населения арктического побережья.

На примере модельного массового циркумполярного вида *Ameronothrus nigrofemoratus* установлено, что литоральные клещи могут иметь филогеографическую структуру, сходную с выявленной ранее у многих видов морских беспозвоночных и рыб, что указывает на то, что фауногенетические процессы формирования арктической литоральной фауны характеризуются определенным единством.

Принятый в рамках настоящего исследования методический подход позволил выделить отдельные сообщества клещей и затем описать динамику их разнообразия на широтном трансекте. Анализ изменчивости населения под двумя циркумполярными ассоциациями растительности низкой литорали в пределах Палеарктики дал возможность оценить вклад как широтной, так и секторальной неоднородности. Наше исследование на соленых маршах о. Шокальского в Карском море позволило установить ведущую роль гидрологического режима в формировании прибрежных акароценозов в Арктике. Аналогичных работ в Заполярье ранее не проводилось.

Теоретическая и практическая значимость. Морские литорали представляют собой своеобразные «природные лаборатории», которые позволяют изучать структуру и разнообразие сообществ в условиях ярко выраженных градиентов факторов среды. Это арена, на которой происходит взаимодействие исходно морской и сухопутной фаун, представители которых демонстрируют набор своеобразных адаптивных стратегий и вместе формируют на береговом профиле серии специфических сообществ. В силу своих малых размеров клещи осваивают широкий спектр литоральных местообитаний, и их

группировки служат удобным объектом для исследования принципов расхождения экологических ниш видов и механизмов экологического видообразования. Даже в условиях Крайнего Севера группа демонстрирует относительно высокие уровни разнообразия и численности, а значительная доля видов локальной фауны представлена на литоралиях.

Активное хозяйственное освоение арктических районов в настоящее время, в том числе разведка и добыча полезных ископаемых на шельфе и строительство сопутствующей портовой инфраструктуры, создают интенсивную нагрузку на природные сообщества. Для целей экологического мониторинга и оценки антропогенного воздействия важно иметь объективные референсные данные о характеристиках интактных биоценозов в разных районах Арктики. Литоральные экосистемы подвержены воздействию процессов, происходящих как на суше, так и в океане, из-за чего их мониторинговая значимость особенно высока.

Методология и методы исследования. В работе применен комплекс методов, включающий как классические приемы почвенной зоологии и экологии, так и современные методы обработки экологических данных. Генетические методы исследования стандартны для систематических и филогеографических работ такого рода.

Сбор проб, их обработка и экстракция животных выполнены почвенно-зоологическими методами, общепринятыми при исследовании микроартропод. При анализе разнообразия клещей и структуры фауны также использованы традиционные подходы, включающие таксономический, ареалогический и экологический анализы. В работе используется популярная в отечественных исследованиях номенклатура ареалов К.Б. Городкова (1984), учитывающая долготную и широтную характеристики.

Анализ структуры населения клещей, выделения отдельных сообществ и факторный анализ проведены общепринятыми в современной экологической литературе методами, которые включали изучение первичной структуры данных с помощью неметрического многомерного шкалирования (NMDS) и кластерного анализа, а также оценку «качества» ординационных диаграмм и проверку адекватности группирования данных проб с помощью анализа сходства (ANOSIM). Для изучения влияния средовых факторов на распределение численности видов в пробах применяли анализ соответствий. Измерение отдельных параметров проб выполнено на оборудовании ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН.

Молекулярно-генетическая часть работы выполнена на оборудовании Лаборатории систематики и эволюции паразитов ИПЭЭ РАН (зав. лабораторией – С.Э. Спиридонов).

Здесь автором с помощью коммерческих наборов были проведены выделение ДНК, амплификация фрагмента гена COI и фрагмента D3 гена 28S рРНК а также подготовка к секвенированию. Секвенирование по Сэнгеру проведено в ЦКП «Геном» Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН. Обработка данных секвенирования включала проверку образцов на соответствие ДНК орибатид, первичную обработку и выравнивание последовательностей, построение гаплотипических сетей и филогенетического дерева.

Положения, выносимые на защиту.

1. На морских литоралях в Арктике клещи – самая разнообразная группа наземных членистоногих, однако доля строго галобийных видов невелика (до 18% в отдельных районах).

2. Резкая редукция литорального комплекса видов в области наиболее холодного, среднесибирского сектора Арктики проявляется как в формировании амфи-палеарктических популяций, так и в многочисленных случаях викариата близких видов.

3. Приливный режим играет роль ключевого фактора, определяющего характер распределения видов по профилю берега и, как следствие, дифференциацию таксоценов почвенных клещей.

4. Несмотря на повышенные возможности расселения, литоральные виды могут иметь сложную филогеографическую структуру, вероятно, обусловленную плейстоценовой динамикой арктической природной среды.

Степень достоверности и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 7 статей, из которых 4 опубликованы в изданиях, входящих в Перечень ВАК, а также 9 материалов конференций.

Результаты работы представлены на международных и всероссийских конференциях:

1. XV международной научной конференции студентов и аспирантов «Проблемы арктического региона», Мурманск, 2015 г.
2. Конференции «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем», Архангельск, 2017 г.
3. Конференции «Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана», Сыктывкар, 2017 г.
4. XVIII Всероссийском совещании по почвенной зоологии, Москва, 2018 г.

5. XV Международном акарологическом конгрессе, Анталья, 2018 г.
6. XVI Съезде Русского энтомологического общества, Санкт-Петербург, 2022 г.
7. Конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана», Сыктывкар, 2023 г.

Благодарности. Выполнение этого исследования было бы невозможно без постоянной помощи и поддержки моих коллег и друзей. Я благодарен своему научному руководителю О.Л. Макаровой, а также А.Б. Бабенко и В.Д. Леонову (ИПЭЭ РАН), которые много сделали для улучшения этого исследования и настоящей рукописи. Я также признателен всем своим коллегам по лаборатории синэкологии.

Идентификация ряда таксонов клещей стала возможной благодаря любезной помощи коллег-систематиков. Помимо О.Л. Макаровой таксономическими консультациями я обязан А.А. Хаустову, О. Джохарчи, С.Г. Ермилову (ТюмГУ), П.Б. Климову (Purdue University), Ф.Е. Четверикову (СПбГУ, ЗИН РАН), Дж. Маколь (Wroclaw University of Environmental and Life Sciences). Многие экологические заключения, сделанные в рамках этой работы, не состоялись бы без определения видов растений и идентификации отдельных ассоциаций галофитной растительности. Свою незаменимую помощь мне оказали О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко, Н.В. Матвеева (БИН РАН), К.А. Ермохина, И.Н. Пospelов, А.А. Неплюхина (ИПЭЭ РАН) и Н.Е. Королева (ПАБСИ КНЦ РАН).

Выполнение молекулярно-генетической части работы стало возможно благодаря оборудованию Лаборатории систематики и эволюции паразитов ИПЭЭ РАН при помощи и поддержке ее заведующего, С.Э. Спиридонова. Обучению базовым лабораторным и аналитическим методам я обязан Б.Д. Ефейкину и В.С. Артамоновой (ИПЭЭ РАН).

Огромную помощь в организации экспедиций и поддержке во время полевых работ мне оказали В.В. Берлинский, А.А. Горчаковский (Национальный парк «Гыданский»), Д.И. Берман, Ю.М. Марусик (ИБПС ДВО РАН), С.Б. Розенфельд (ИПЭЭ РАН). Я также благодарю всех коллег, привозивших нам дополнительный материал: О.Л. Макарову, А.Б. Бабенко, А.А. Нехаеву, А.А. Махрова, С.Б. Розенфельд, Б.Д. Ефейкина, А.Г. Буша (ИПЭЭ РАН), С.В. Чиненко (БИН РАН), Г.С. Потапова (ФИЦКИА УрО РАН), Д.С. Низовцева (Тюмень), а также руководителей своих студенческих работ – А.А. Рахлееву и Ю.В. Лопатину (МГУ).

Наконец, при подготовке иллюстраций я пользовался оборудованием Кабинета электронной микроскопии ИПЭЭ РАН и помощью К.В. Макарова (МПГУ), М.Д. Антиповой, А.А. Неретиной, А.Г. Буша (ИПЭЭ РАН), И.А. Лавриненко (БИН РАН).

Глава 1. Обзор литературы

Акарологические исследования на литоральных морей и океанов, хотя и не принадлежат к числу самых популярных среди специалистов, имеют длительную историю. Наиболее раннее описание структуры населения клещей на литорали, которое включало представителей всех групп, выполнено в начале прошлого века Халбертом на побережье Ирландии ([Halbert, 1920](#)). Таксономические работы имеют еще более продолжительную историю: первые представители литоральной акарофауны были описаны уже во второй половине XIX века, в том числе, наиболее характерные обитатели литорали северных морей – аркто-бореальные виды сем. Ameronothridae ([Thorell, 1871](#); [Koch, 1879](#)). За прошедшее с тех пор время накоплен богатый материал, который характеризует самые разные аспекты жизни литоральных клещей – от таксономического состава и характерных адаптаций до закономерностей размещения парциальных фаун и принципов распределения видов и сообществ. Учитывая, что литоральные клещи никогда не представляли «мейнстрима» в акарологических исследованиях, имеющиеся данные отличаются значительной неполнотой как в региональном, так и в таксономическом отношении. При анализе собственных результатов нам также придется постоянно принимать во внимание это обстоятельство.

Ниже представлен краткий обзор основной литературы, касающейся клещей морских берегов. Мы разделили его на тематические блоки, которые более-менее соответствуют направлениям исследований в этой области.

1.1. Выживаемость клещей в морской воде

Большое число почвенных клещей, никак не связанных с водными или амфибиотическими местообитаниями (такими, как литораль), способны длительное время сохранять жизнеспособность в затопленном виде ([Schuster, 1979](#); [Marshall, 1996](#); [Coulson et al., 2002](#); [Bardel, Pfingstl, 2018](#); [Schuppenhauer et al., 2019](#)). Это неудивительно, поскольку многие биотопы подвергаются периодическому затоплению разной длительности: во время обильных дождей, паводков и наводнений (например, [Криволицкий, 1977](#); [Tamm et al., 1984](#); [Faleńczyk-Kozirog et al., 2019](#)). В этом отношении клещи преадаптированы к жизни в приливно-отливных условиях ([Walter, Proctor, 2013](#)).

Большинство изучавшихся видов клещей, когда оказываются под водой, переносят этот период в неактивном состоянии. Исключение составляют собственно гидробионты (Hydracarina, Halacaroidea, Limnozetestidae, Hydrozetestidae; Aquanothrinae). Они демонстрируют не только локомоторную активность, но и размножаются под водой ([Proctor, 1991](#); [Bartsch, 2004](#); [Behan-Pelletier, Eamer, 2007](#); [Franklin, Norton, 2018](#)). Следуя этому критерию, практически все литоральные обитатели не должны рассматриваться, как собственно водные организмы ([Behan-Pelletier, Eamer, 2007](#)). Многие виды сем. Crotoniidae, Malaconothridae, Trhypochthoniidae и Blattisociidae встречаются в полузатопленных местообитаниях, таких как болота, насыщенные водой моховые подушки, а также в ручьях и родниках, где вода может покрывать субстрат тонким слоем, но постоянно ([Norton et al., 1988](#); [Irmeler, 2004](#); [Fend'a, Schniererová, 2005](#); [Schatz, Behan-Pelletier, 2008](#); [Lindquist et al., 2009](#); [Макарова, 2011](#)). Очевидно, что такие виды проводят большую часть жизни в воде, но данных об их биологии немного.

В целом даже сухопутные формы способны выдерживать затопление от нескольких дней (недель) до нескольких месяцев ([Schuster, 1979](#); [Coulson et al., 2002](#); [Bardel, Pfingstl, 2018](#); [Schuppenhauer et al., 2019](#)). Аналогичные показатели получены в различных экспериментах и для литоральных клещей, отдельные виды которых, будучи затопленными, способны сохранять жизнеспособность вплоть до 8–9 месяцев (*Ameronothrus lineatus*, *Hydrogamasus salinus*, *H. giardia*; [Schuster, 1979](#)). Обычно предельные значения длительности выживания под водой все-таки меньше и составляют 3–4 месяца ([Schuster, 1979](#); [Pfingstl, 2013](#); [2017](#)).

Известно, что отдельные виды литоральных клещей по-разному переносят экспозицию в соленой и пресной воде ([Schuster, 1966, 1979](#); [Pfingstl, 2013](#)). Наблюдается тенденция, что большинство галобионтов показывают большую жизнеспособность в морской воде, хотя имеются и исключения (например, литоральный *Carinozetes bermudensis*; [Pfingstl, 2013](#)). Вероятно, что повышенная выживаемость в морской воде связана с особенностями осморегуляции в условиях засоления и наличием соответствующих адаптаций у некоторых видов, однако этот вопрос до настоящего времени оставался практически неизученным ([Woodring, 1973](#); [Alberti, Storch, 1977](#); [Pfingstl, 2017](#)).

Значительно отличается выживаемость при затоплении отдельных стадий жизненного цикла. Некоторые виды клещей способны переносить длительное затопление на стадии яйца ([Tamm, 1984](#)). Личинки, как правило, наименее устойчивы к затоплению, а нимфы и взрослые особи как раз демонстрируют максимальные значения выживаемости.

Относительно слабую выживаемость личинок связывают с более короткой длительностью этой стадии в жизненном цикле по сравнению с нимфами и имаго. В литературе отмечалось, что личинки могут даже населять более высокие гипсометрические уровни литорали, где воздействие приливов не так критично ([Schulte, 1973](#)). Однако, как поздние литературные ([Pfungstl, 2013](#)), так и наши собственные наблюдения не подтверждают этого факта.

1.2. Газообмен у литоральных клещей

Способность многих видов клещей оставаться живыми при длительном затоплении сопряжена с формированием «физической жабры», или пластрона ([Flynn, Busch, 2008](#)). В общем виде пластрон представляет собой видоизмененную поверхность, сформированную на различной морфологической основе в разных группах. Преобразования сводятся к формированию кутикулярных ультраструктур (или части цератегумента), которые обеспечивают удержание тонкого слоя воздуха на поверхности, непосредственно связанной с дыхательными путями и, таким образом, адсорбцию растворенного в воде кислорода ([Hinton, 1971](#)).

У панцирных клещей пластрон образуется щетинками, кутикулярными выростами покровов или неровностями цератегумента по всему телу или локально, в виде поясов, которые охватывают ногогастер ([Pugh et al., 1987](#); [Pfungstl and Krisper, 2014](#); [Pfungstl, 2017](#)). Образования, удерживающие слой воздуха, могут быть очень разными по форме – часто это элементы хетомы, а также микропапиллы продольных борозды и ребра кутикулы, или же формируется сложная система внутренних полостей и каналов в цератегументе. Все это необходимо для увеличения площади поверхности тела и эффективного удержания на нем слоя воздуха.

Слой воздуха, удерживаемый пластроном, может сообщаться с трахейной системой ([Alberti, Coons, 1999](#); [Pfungstl, Krisper, 2014](#)) посредством узких борозд-каналов в кутикуле, формируя так называемый орган ван дер Хаммена ([Hammen, 1963](#)). В противном случае кислород может диффундировать и непосредственно во внутренние ткани через кутикулу ([Pugh et al., 1987](#); [Franklin, Norton, 2018](#)). У видов, использующих последний вариант (например, *Ameronothrus marinus*), кутикула заметно тоньше, чем у сухопутных форм ([Pugh et al., 1987](#)).

Видимо, сходным образом устроен газообмен при затоплении у тонкопокровных мелких видов Endeostigmata (*Nanorchestes*), которые также удерживают пленки воздуха всей поверхностью тела, покрытого древовидными щетинками ([Rounsevell, Greenslade, 1988](#)).

У гамазовых клещей пластрон формируется на основе перитрем. У изученных видов – обитателей влажных биотопов – их устройство, в целом, сходно. Стигмальное отверстие (сбоку от кокс IV) открывается в небольшую полость, от которой в направлении переднего конца тела проходит перитремальная борозда-желоб. Ее полость снаружи не замкнута, а стенки образованы неплотно сходящимися кутикулярными складками (у гидробионтов перитремальная борозда часто сильно уплощена). В стигмальную полость через небольшое отверстие открываются трахеи ([Hinton, 1971](#); [Pugh et al., 1987a](#)).

Для удержания слоя воздуха в перитремальной борозде ее кутикулярная выстилка покрыта микропапиллами (короткие прямые или параболические выросты) высотой 0.3–2 мкм, которые отстоят друг от друга на расстояние приблизительно 0.3–0.9 мкм. Такая форма и размер оптимальны для создания воздушно-водного интерфейса, работающего как физическая жабра. Короткий размер папилл обеспечивает устойчивость к гидростатическому давлению (папиллы не деформируются, а просвет перитремы не заполняется водой). Например, расчеты показывают, что *Hydrogamasus salinus* может выдерживать погружение на глубину более 40 м ([Pugh et al., 1987a](#)).

Для уроподовых клещей также описаны несколько возможных способов дыхания под водой. Аналогичный гамазовым клещам вариант с помощью пластрона, ассоциированного с перитремами, известен для *Phaulodinychus mitis*, который имеет гипертрофированные разветвленные перитремы ([Krantz, 1974](#)). Близкий к нему *Ph. repleta* имеет перитремы обычного строения, хотя обитает в приблизительно сходных условиях. Его перитремы слишком коротки, чтобы обеспечить формирование достаточной для газообмена поверхности, а узкая щель борозды, вероятно, препятствует контакту воды с внутренней выстилкой. Считается, что этот вид использует для удержания пузырьков воздуха ножные ямки (педофоссы). Другой вид уроподид, *Thinozercon michaeli*, вероятно, удерживает воздух за счет гранулированного цератегумента на поверхности дорсальной части перитремального щита, как это делают орибатидаы ([Pugh et al., 1987](#)). Высказывалось предположение, что для этих же целей также могут служить гребенчатые щетинки ног и идиосомы ([Athias-Binche, 1982](#)). Совершенно особые структуры подобные дыхательным трубкам недавно описаны у обитателя мангровых лесов – *Eutrachytes flagellatus* ([Moraza et al., 2016](#)).

1.3. Другие морфологические, физиологические и поведенческие особенности, связанные с жизнью на литорали

Отличие литорали от других водных и околоводных местообитаний – периодичность приливно-отливного воздействия. Соответственно, многие особенности поведения и жизнедеятельности прибрежных обитателей находятся в зависимости от этой ритмики ([Remmert, 1961](#); [Pugh, Mercer, 2001](#)). Клещи демонстрируют два основных варианта приспособления к приливу: избегание затопления или его пассивное пережидание. Первый случай характерен, например, для видов сем. Bdellidae (*Bdella*, *Neomolgus*), крупных хищных протистов, которые активны во время отлива, а при затоплении перемещаются в более высокую зону литорали, или прячутся в укрытиях ([Ernst, 1995](#)). Сходным образом ведут себя и хищные гамазиды (например, *Hydrogamasus*; [Schuster, 1962](#); [Pugh, King, 1985](#)).

Особи *Ameronothrus lineatus* на скальных литоральных территориях совершают сезонные миграции. Имаго в начале лета перемещаются на более высокие уровни, где откладывают яйца, из которых развиваются личинки и протонимфы. Через пару месяцев протонимфы перемещаются обратно, на более низкие уровни берега ([Bücking et al., 1998](#)). Полагают, что такая смена стадий необходима для того, чтобы обезопасить наиболее уязвимые стадии жизненного цикла ([Schulte, 1973](#)).

Однако, в целом, для галобионтных орибатид и астигмат (Hyadesiidae) характерен «пассивный» способ приспособления к приливам. Многие виды образуют массовые скопления в микропонижениях и трещинах на поверхности грунта или скал, где сохраняются воздушные карманы ([Schulte et al., 1975](#); [Bücking et al., 1998](#); [Søvik, 2004](#); [Pfungstl, 2013, 2021](#)), или же концентрируются в ризоидах макрофитов ([Moraza et al., 2016](#); [Pfungstl, 2017](#)) или пустых раковинах баянусов ([Fredrikson, 1966](#); [Тихонова, Петрова, 1987](#); [Pfungstl, 2015](#)). Известно, что отдельные виды, будучи смытыми с субстрата способны плавать на поверхности воды в характерной позе ([Pfungstl, 2013](#)).

Наиболее специализированные литоральные виды (*Ameronothrus marinus*) имеют выраженную периодичность в актах питания и дефекации, которые находятся в зависимости от частоты воздействия прилива ([Schulte, 1976](#)).

В неприливных морях, а также в таких местообитаниях, где воздействие приливов не сопряжено с прибоем (соленые марши), на первое место в регуляции активности выходят обычные циркадные ритмы ([Schulte, 1976](#); [Pugh, King, 1986](#)). Показано, что они сохраняют свое значение даже на Крайнем Севере, в условиях полярного дня ([Nekhaeva et al., 2024](#)).

Необходимость выдерживать воздействие волн и перемещаться по мокрому субстрату приводит к модификациям деталей строения конечностей. Например, многие литоральные гамазиды имеют видоизмененные пульвиллы, которые сильно удлиняются, приобретают плоскую форму тонких лент или лепестков, которые могут быть снабжены ребром жесткости (например, виды *Hydrogamasus*, *Cyrthydrolaelaps*, *Halolaelaps*). Считается, что такая форма улучшает сцепление с влажной поверхностью ([Pugh et al., 1987](#)).

Многие протигматы активно перемещаются по мокрой литорали в поисках корма ([Pugh, King, 1985](#)). Это также требует эффективного сцепления с такой поверхностью и водными пленками на ней, сила поверхностного натяжения которых существенна для мелких животных. У изученных в этом отношении таксонов (Tydeidae, Bdellidae, Erythraeidae) не наблюдается явных специфических адаптаций (по сравнению с сухопутными формами). Сцепление и быстрое перемещение нередко обеспечиваются развитием большого числа видоизмененных, часто разветвленных щетинок на конце лапок, опушением эмподия и т. п. Указанные щетинки могут иметь расширенное или разветвленное окончание. Их массовое размещение на дистальных частях ног, как считается, улучшает адгезию ([Schuster, 1962](#); [Pugh et al., 1987](#)).

Самое большое количество работ посвящено деталям строения коготков ног орибатид в связи с обитанием на литоральных разного строения ([Schubart, 1975](#); [Weigmann, Schulte, 1977](#); [Pfungstl et al., 2019](#); [Kerschbaumer, Pfungstl, 2021](#); [2024](#)). Однако, в общем, их устройство мало отличается от сухопутных форм ([Karasawa, Hiji, 2004](#); [Pfungstl, 2017](#)). Обычно, у литоральных клещей коготки более массивные по сравнению с не-галобинтными видами того же рода ([Pugh et al., 1987](#)). При анализе деталей строения большого числа видов было установлено ([Schubart, 1975](#); [Kerschbaumer, Pfungstl, 2021](#)), что у видов, обитающих на твердых субстратах (скалы, камни, галька) в условиях прибойя, обычно имеется три коготка, причем центральный обычно увеличен. Напротив, у видов, живущих на мягких грунтах, где прибой выражен слабее, коготок часто один. Обычно у обитателей скалистых и галечных берегов изгиб коготка более резкий, чем у видов пляжей и маршей.

Наконец, для видов семейства Nyadesiidae (Astigmata), облигатных обитателей литорали, описан ([Pugh et al., 1987](#)) оригинальный способ закрепления на субстрате, когда клещ опирается на кончики лапок, а коготки амбулакрумов как якоря отставляются в сторону, цепляются за неровности субстрата и как бы растягивают особь, препятствуя смыву водой.

Никаких общих репродуктивных особенностей, связанных с литоральным образом жизни для клещей не известно ([Schuster, 1979](#); [Pfungstl, 2017](#)). Однако многие Ameronothridae демонстрируют явление яйцеживорождения ([Norton, 1994](#); [Søvik et al., 2003](#)), для нескольких тропических видов (*Fortuynia hawaiiensis* и *F. maledivensis*) показана телитокия ([Pfungstl, Jagersbacher-Baumann, 2016](#)). Массовые скопления, характерные для многих литоральных орибатид, как считается, способствуют более эффективной встрече конспецификов при размножении, которое, видимо, все равно остается сперматофорным (подробнее см. [Pfungstl, 2017](#)).

Также, как отмечали выше, практически ничего не известно об особенностях водно-солевого обмена прибрежных клещей. Считается, что для осморегуляции служат коксальные железы ([Alberti, Storch 1977](#)). Эти структуры были подробно охарактеризованы для *Ameronothrus marinus*, у которого они имеют сокращенный лабиринт по сравнению с пресноводными видами ([Woodring, 1973](#)).

Довольно много работ посвящено холодоустойчивости прибрежных клещей, однако все они, в основном касаются антарктических орибатид семейства Podacaridae ([Sømme, Block, 1984](#); [Convey, 1994](#); [Block, Convey 1995](#); [Worland, Lukešová 2000](#); [Deere, Chown, 2006](#)). Эти клещи способны выдерживать температуры до $-36.6\text{ }^{\circ}\text{C}$, при этом в их организме не удавалось обнаружить заметного увеличения содержания криопротекторов-полиолов (глицерина и мио-инозитола), которые часто способствуют переживанию периода отрицательных температур у членистоногих животных ([Sømme, Block, 1984](#)).

1.4. Способы распространения галобиионтных видов клещей и зоогеографические паттерны литоральной акарофауны

Благодаря перечисленным выше физиологическим и морфологическим особенностям литоральные клещи характеризуются повышенной, по сравнению с почвенными видами, вагильностью. Действительно, таксоны, распространение которых изучено достаточно хорошо, имеют широкие ареалы ([Schulte, 1975](#); [Procheş, Marshall, 2001](#); [Pfungstl, Schuster, 2014](#); [Pfungstl, 2017](#); [Артамонова и др., 2023](#)), которые повторяют контуры материков («ленточные ареалы» по: [Гептнер, 1936](#)).

Для большинства из них гидрохория считается основным, но не единственным способом расселения. С помощью морских течений на большие расстояния переносятся, как отдельные особи ([Peck, 1994](#)), так и куски грунта, штормовые выбросы, плавник, содержащие множество экземпляров микроартропод ([Lindroth et al., 1973](#); [Schatz, 1991](#)). Срок в два месяца, который большинство литоральных видов способны проводить в

затопленном виде оказывается достаточным, чтобы достичь многих удаленных от материковой суши островов и архипелагов ([Coulson et al., 2002](#); [Makarova, Böcher, 2009](#); [Pfungstl, 2013](#)). Таким образом способны перемещаться не только специализированные прибрежные виды, но и, вероятно, вообще многие виды микроартропод.

Пассивный перенос литоральных клещей осуществляется также и птицами, которые массово гнездятся на побережье ([Schatz, 1998](#); [Лебедева, Криволицкий, 2003](#); [Lebedeva, Lebedev, 2008](#)). Такой перенос неспецифичен: в гнездовой материал и в оперение птиц попадают самые обычные массовые литоральные виды, в том числе панцирные клещи, которые практически не форезируют ([Макарова и др., 2010](#); [Лебедева, 2013](#); [Макарова, Розенфельд, 2014](#)). Тем не менее, перенос птицами – самая вероятная причина нескольких задокументированных случаев необычных находок литоральных видов вне основного ареала таксона ([Weigmann, 1975](#); [Pfungstl., 2017](#)).

Настоящая форезия известна для литоральных гамазовых и уроподовых клещей. Оба таксона на побережье достигают наибольших показателей разнообразия и численности в разлагающихся штормовых выбросах (например, [Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#); [Бизин, Макарова, 2022](#)) которые существуют сравнительно короткий период времени. Помимо обычной для мезостигматических клещей форезии на двукрылых ([Remmert, 1960](#); [Egglisshaw, 1966](#); [Evans, 1969](#); [Брегетова, 1977](#); [Klimov, 1998](#); [Takaku, 2000](#); [Lindquist et al., 2009](#); [Gwiazdowicz, Coulson, 2010](#)) и жуках ([Klimov, 1998](#); [Авдонин, 1999](#)) у литоральных видов известна форезия на бокоплавах сем. Talitridae – также массовых обитателях побережья ([Evans, 1969](#); [Rigby, 1996](#); [Pugh et al., 1997](#); [Авдонин, 1999](#); собственные данные)

Наконец, вероятно, что литоральные виды микроартропод могут перемещаться на большие расстояния с балластными водами и грунтом на морских кораблях ([Pfungstl, 2017](#)).

Говоря об особенностях географического распределения литоральной акарофауны, важно еще раз подчеркнуть ее очень неоднородную региональную и таксономическую изученность. Так, на данный момент сколько-нибудь подробные списки, включающие представителей разных крупных таксонов клещей существуют для Европы ([Halbert, 1920](#); [Willmann, 1937](#); [Green, 1960](#); [Luxton, 1967](#); [Weigmann, 1971, 1973, 2008](#); [Poldermann, 1974](#); [Эйтминавичуте, 1976](#); [Pugh, King, 1985, 1988](#); [Бызова и др., 1986](#); [Авдонин, 1999](#); [Salmane, 2001](#), [Криволицкий, Анциферова, 2008](#); [Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#); [Бизин, Макарова, 2022](#); [Makarova, Ermilov, 2022](#) и др.), Южной Африки ([Marshall, Nunkumar, 1999](#); [Procheş, 2001](#); [Procheş, Marshall, 2001; 2002](#)) Новой Зеландии

([Luxton, 1989, 1990](#); [Pfungstl et al., 2023](#)) и Субантарктики ([Wallwork, 1973](#); [Pugh, 1993, 1995](#); [Stary, Block, 1998](#); [Mercer et al, 2000](#); [Barendse, 2002](#)). В Арктике, которой посвящено наше собственное исследование, подобные работы, как и во многих других районах мира, единичны. Известны только отдельные указания на находки самых обычных видов на литоральных полярных морей ([Hammer, 1944](#); [Schulte, 1975](#); [Makarova, Behan-Pelletier, 2015](#); [Behan-Pelletier, Lindo, 2019](#)). В связи со сказанным все попытки глобального анализа разнообразия прибрежных клещей выявляют только самые общие и очевидные закономерности.

Так, ясно, что в составе парциальной фауны представлены все основные отряды и подотряды клещей ([Procheş, 2001](#); [Procheş, Marshall, 2001](#)). Однако количество известных к настоящему времени галобионтных представителей в составе разных таксонов очень различно и представляет не столько реальный вклад отдельных филогенетических линий, сколько, во многом, специализацию конкретных исследователей, занимавшихся данной проблематикой (см. каталог в [Procheş, 2001](#)).

Региональная изменчивость литоральной акарофауны, в общих чертах, видимо соответствует выделам, которые различают при зоогеографическом районировании литоралей по морским таксонам ([Briggs, 1974](#); [Procheş, 2001](#); [Bartsch, 2004](#)).

В силу малых размеров, даже стенотопные представители литоральной акарофауны, за редким исключением, обычно находят подходящие местообитания на берегах разного строения. Имеется работа Г. Вайгманна ([Weigmann, 2008](#)), который сравнивал население орибатид разнотипных маршей в двух регионах Германии и Португалии, однако результат этого анализа неоднозначен. Довольно существенными оказываются температурные барьеры, которые, вероятно, ограничивают распространение большинства специализированных видов-галобионтов ([Schuster, 1966](#); [Pfungstl, Schuster, 2014](#); [Pfungstl, 2016](#)). Наиболее подробно изученные в этом отношении некоторые роды литоральных орибатид (представители *Ameronothroidea* sensu [Subías, 2004](#)) и акаридиевых клещей (*Hyadesiidae*) демонстрируют довольно строгую приуроченность к климатическим поясам ([Fain, Schuster, 1989](#); [Fain, Ganning, 1989](#); [Procheş, Marshall, 2001](#); [Pfungstl, Schuster, 2014](#); [Pfungstl, 2017](#)). На материале из Японии ([Pfungstl et al., 2019](#)) и Южной Африки ([Pfungstl, 2016](#); [Pfungstl et al., 2021, 2022](#)) было продемонстрировано, как температура поверхностных океанических течений может резко изменять состав региональных литоральных акарокомплексов.

Довольно четкую зависимость от тепловых условий побережья имеет состав населения клещей в штормовых выбросах ([Авдониин, Стриганова, 2004](#); [Бизин, Макарова, 2022](#)). Примечательно, что в пределах Европы наиболее богатые в видовом отношении сообщества описаны не из южных районов, а из бореальных субарктических ([Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Makarova, Vizin, 2020](#)), где гниющие водоросли существуют продолжительное время ([Кузнецов, 1960](#)).

Большое количество видов с региональным (или локальным) распространением имеется среди Mesostigmata и Prostigmata ([Procheş, Marshall, 2001](#); [Pfingstl et al., 2019, 2021](#)). Однако, практически все такие находки свидетельствуют совсем не о повышенном уровне эндемизма в этих таксонах, а скорее о слабой изученности их разнообразия на берегах морей ([Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Бизин и др., 2021](#); [Бизин, Макарова, 2022](#); [Makarova, Ermilov, 2022](#); [Andrianov et al., 2024](#)). Многие виды Mesostigmata, как упоминалось выше, форезируют на других членистоногих, и их расселительные возможности, вероятно, должны быть выше, чем у других групп клещей.

Не обладая мелкими планктонными личинками, но «освоив» пассивный транспорт течениями и форезию, литоральные клещи, судя по всему, демонстрируют приблизительно те же филогеографические паттерны, что и водные литоральные беспозвоночные (для примеров см. [Laakkonen et al., 2021](#); [Pfingstl et al., 2022](#)). Одни виды демонстрируют свободный обмен между региональными популяциями, что выражается в наличии относительно простой гаплотипической структуры, которая включает несколько гаплотипов, характеризующихся минимальными нуклеотидными различиями. Такая ситуация характерна для видов, которые живут в условиях теплого, безморозного климата ([Pfingstl et al., 2019](#)), а также форезеров ([Andrianov et al., 2024](#)). В северных районах, где береговая линия неоднократно изменяла свои очертания, как правило, наблюдается более сложная филогеографическая структура видов: внутривидовые дистанции между отдельными изолятами более значительны, выделяются линии гаплотипов с выраженной региональной приуроченностью, а также линии, маркирующие относительно недавнюю популяционную экспансию ([Mortimer et al., 2011](#); [Pfingstl et al., 2019](#); [Артамонова и др., 2023](#)).

1.5. Распределение видов по вертикальному профилю берега

Уже после самых первых экологических работ стало ясно, что распределение видов клещей по профилю литорали неоднородно ([Halbert, 1920](#); [Willmann, 1937](#)). При прочих равных условиях, видовое богатство увеличивается от нижней части эулиторали к

супралиторали, что практически всегда интерпретируется как «смягчение» специфических условий приливно-отливной зоны так, что каждый следующий выделяемый в исследовании уровень берега оказывается доступен для большего числа видов ([Weigmann, 1971](#); [Pugh, King, 1985](#); [Бызова и др., 1986](#); [Makarova, Bizin, 2020](#)). Отдельно, правда, всегда рассматривается комплекс штормовых выбросов. Неоднократно предпринимались попытки ранжировать виды клещей таким образом, чтобы продемонстрировать различную степень специализации к условиям литорали. Известно как минимум три такие классификации.

Наиболее ранняя из них предложена Р. Шустером ([Schuster, 1962, 1979](#)), который разделил все виды на *талассобионтов* (виды нижней части литорали, достигают там высокой численности, выдерживают длительное затопление), *талассофилов* (менее устойчивые виды, примерно одинаково переносят экспозицию в пресной и соленой воде, характерны для средних уровней литорали) и «*наземные*» виды (все остальные виды, характерны для верхней литорали и супралиторали; выдерживают минимальное по длительности затопление). Достоинство этой классификации в том, что она была подкреплена не только полевыми сборами, но и лабораторными экспериментами по выживаемости разных клещей в пресной и соленой воде, причем с использованием большого числа видов для сравнительного анализа ([Schuster, 1979](#)).

П. Пью и П. Кинг, изучавшие клещей на литоралих Британских островов ([Pugh, King, 1985, 1986, 1988a, b](#)), проследили распределение массовых видов в зависимости от основных отметок приливов и отливов (сизигии и квадратуры), причем сделано это было в разных районах, и полученные результаты, в целом, совпали ([Pugh, King, 1985](#)). Клещи (кроме галакарид) были разделены авторами на три группы: *морские виды*, которые населяют исключительно литоральные местообитания и способны жить в зоне, ежедневно омываемой приливами; *неморские* виды, которые попадают на литорали из окружающих местообитаний и встречаются только в зоне супралиторали; а также «*бродящие*» виды (nomadic). В последнюю группу авторы выделяли хищных активно бегающих клещей (Bdellidae, Erythraeidae), которые тесно связаны с береговыми местообитаниями, но избегают затопления.

Группу морских видов эти авторы разделяли на три подгруппы: (1) виды, которые регулярно перемещаются в зону ниже уровня высокой воды только для поиска корма и способны пережить прилив в воздушных карманах, образованных неровностями субстрата (*Neomoligus littoralis*, *Vulgarogamasus trouessarti*, *Ameronothrus maculatus*); (2) виды, встречающиеся в зоне верхней литорали (*Arctoseius ibericus*, *Nanorchestes amphibius*);

и (3) наиболее специализированный компонент фауны (*Hydrogamasus salinus*, *Ameronothrus marinus*, *Hyadesia fusca*), населяющий низкую литораль.

Наконец, еще одна классификация была предложена Г. Вайгманном, который описал вертикальное распределение орибатид по берегу приморского соленого марша в зависимости от почвенно-химических характеристик субстрата ([Weigmann, 1971, 1973, 2008](#)). Этим автором предлагалось разделить все виды на валентные группы в зависимости от предпочитаемого режима засоления. В позднем варианте ([Weigmann, 2008](#)) эта классификация выглядит так:

Галобионтные виды. Населяют только засоленные субстраты, способны выдерживать затопление морской водой, но, при этом, не приурочены к какому-либо уровню марша, встречаются и в зоне супралиторали.

Галотолерантные виды. Их распространение не ограничено морскими побережьями, но они там обычны.

«Гости». Это виды, тяготеющие к незасоленным субстратам, на маршах населяют верхние уровни, с меньшим воздействием морской воды.

Виды, избегающие литорали. Это нехарактерные для морских побережий виды, которые отмечаются исключительно в самой верхней зоне маршевого комплекса, где уже может отсутствовать специфическая галофитная растительность.

Таким образом, на литоральных участках имеется выраженный градиент средовых факторов, который проявляется на берегах различного строения (скалистые, галечные берега, пляжи, марши, искусственные сооружения). Специализированные литоральные таксоны (роды, подроды) нередко включают близкие виды, которые демонстрируют тонкое распределение по гипсометрическому профилю берега и/или по типам берега ([Schulte, Weigmann, 1977; Marshall, Convey, 2004](#)). С этим во многом сопряжено явление криптического разнообразия ([Pfungstl et al., 2014, 2019a, b; 2022; 2023; Andrianov et al., 2023](#)), когда виды, очевидно, относительно недавно разделившиеся, удается детектировать генетически, и только потом – выявить различия в морфологии. Степень дивергенции таких пар или группы видов может быть различна, что делает литоральных клещей достаточно удобной моделью при изучении экологического видообразования.

1.6. Литоральные акароценозы

Если не считать старые работы ([Halbert, 1920; Strenzke, 1962; Luxton, 1967](#)), то во всей полноте структуру литоральных таксоценозов, в соответствии с современным

представлениями о разнообразии отрядов и подотрядов клещей никогда не описывали. Большинство работ рассматривают разнообразие и распределение по местообитаниям какой-нибудь одной группы (как правило панцирные или гамазовые клещи; например, [Strenzke, 1962](#); [Weigmann, 1971, 2008](#); [Winter et al., 2018](#); [Бизин, Макарова, 2022](#)), или же оперируют только массовыми видами ([Luxton, 1967a, b](#); [Pugh, King, 1985, 1988](#); [Bücking et al., 1998](#); [Barendse et al., 2002](#)). Это объясняется чрезвычайно трудным определением большинства таксонов клещей, что связано с отсутствием современных определителей, узким кругом специалистов-систематиков и большим количеством неописанных видов.

Все же, по крайней мере последние из перечисленных работ позволяют представить уровни численности клещей на литоралиях. Несмотря на специфичность условий, она может быть достаточно велика: от нескольких тысяч экземпляров на квадратный метр в бедных пляжных грунтах и дюнах ([Hartmut et al., 1995](#)) до нескольких десятков и сотен тысяч экземпляров на квадратный метр на соленых маршах под развитым растительным покровом или в лишайниковых обрастаниях на скалах ([Luxton, 1967b](#); [Бызова и др., 1986](#); [Mercer et al., 2000](#)). Более того, даже в зоне баянусов суммарная численность Ameronothridae, Hyadesiidae и Halacaridae может достигать более 500 000 экз./м² ([Martinez de Murguia, Seed, 1987](#)).

На севере экологические исследования литоральных клещей единичны ([Hammer, 1944](#); [Søvik, 2004](#); [Бизин и др., 2021](#)). Во всех подчеркивается простота организации и монодоминантная структура литоральных акароценозов. В то же время наше собственное исследование населения почвенных клещей приморского марша о. Шокальского позволило выяснить, что разнообразие приморских акроценозов, даже в условиях Высокой Арктики, может быть довольно богатым (Бизин и др., 2021).

В тех случаях, где помимо простого описания структуры сообществ изучали влияние факторов среды на распределение клещей разных видов по профилю, удавалось показать, в общем, очевидную связь обилия большинства видов с соленостью субстрата и его влажностью ([Luxton, 1967a, b](#); [Weigmann, 1971](#); [Winter et al., 2018](#); [Бизин и др., 2021](#)). Другое дело, что выявленные таким образом зависимости численности отдельных таксонов от физико-химических факторов среды зачастую бывает трудно интерпретировать с позиций известных особенностей биологии этих групп (как, например, связь численности Mesostigmata с pH субстрата в [Luxton, 1967a](#))

При изучении населения клещей литоралей практически все исследователи отбирали пробы, ориентируясь на пояса береговой растительности (см. например, [Makarova, Bizin,](#)

2020). Для иллюстрации изменчивости населения на гипсометрическом профиле этого оказалось вполне достаточно. С другой стороны, вопрос о том, как в реальности соотносятся структура таксоценов клещей и фитоценозов литорали, и всегда ли их выделяемое количество соответствует друг другу, совпадают ли их границы или нет, практически не обсуждался в литературе, и специальных исследований на эту тему нам не известно. Как нет данных, кроме работы Г. Вайгманна, и о географической изменчивости «типовых» литоральных акароценозов. В этой связи, относительно просто устроенные арктические прибрежные экосистемы могут быть удобны для решения указанных вопросов.

Глава 2. Природа береговой зоны морей российской Арктики

*Там дышит тяжело усталый Океан
И веет запахом гниющих трав и иода.*

М. Волошин, 1907

2.1. Общий очерк природных условий региона проведения исследования

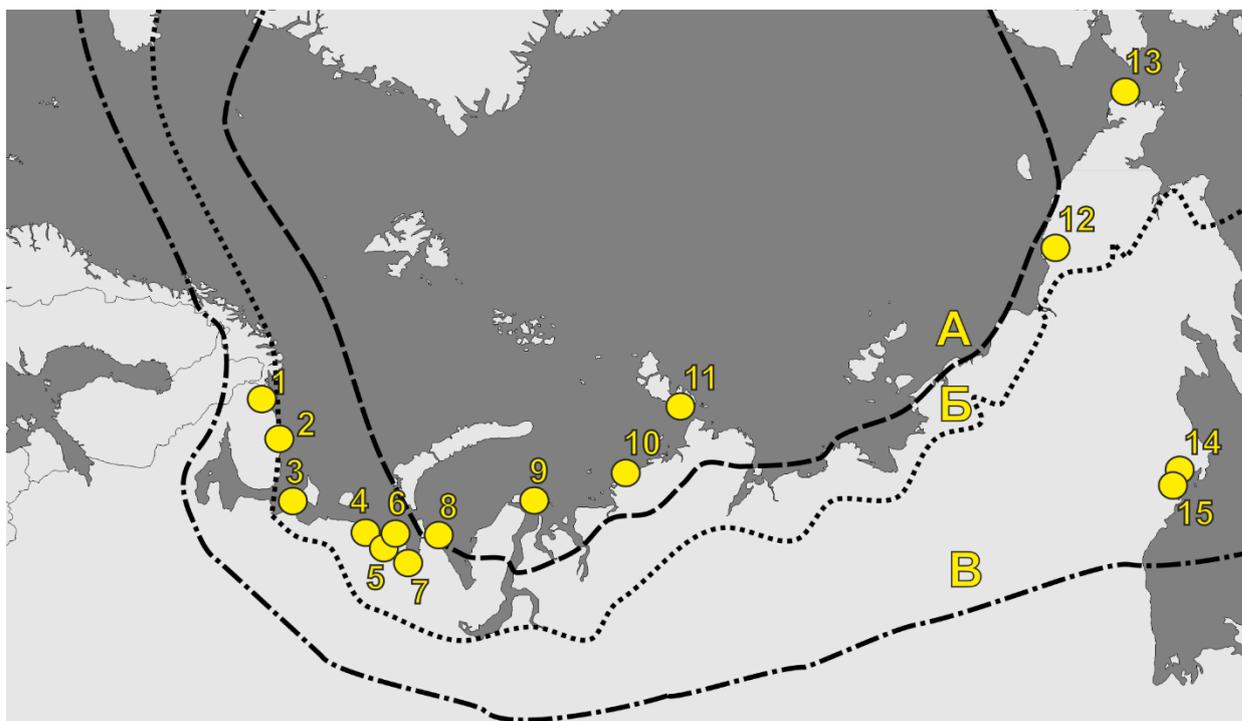


Рисунок 2.1. Основные районы сбора почвенных проб: 1 – Кольский залив; 2 – губа Зеленецкая; 3 – пос. Шойна, п-ов Канин; 4 – Болванская губа; 5 – Паханчешская губа; 6 – о. Долгий; 7 – Хайпудырская губа; 8 – пос. Амдерма, Югорский п-ов; 9 – о. Шокальского; 10 – пос. Диксон; 11 – о. Большевик (арх. Северная Земля); 12 – пос. Певек (Апальельгино), Чаунская губа; 13 – пос. Лаврентия, зал. Лаврентия; 14 – Ольская лагуна, Тауйская губа; 15 – устье р. Яна, Тауйская губа. А – южная граница области Высокой Арктики. Б – южная граница области Низкой Арктики. В – южная граница Субарктики.

Материал для «фаунистической» и «экологической» частей работы собран автором и его коллегами по Лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН на берегах Баренцева, Печорского, Карского, Восточно-Сибирского, Берингова и Охотского морей. За исключением точек на побережье Тауйской губы Охотского моря все прочие районы относятся к бассейну Северного Ледовитого океана в пределах российского сектора Арктики ([Рисунок. 2.1](#)). Природные условия в каждой точке довольно сильно отличаются ([Таблица 2.1](#)). Тем не менее, возможно выделить ряд общих особенностей, которые характерны именно для береговой зоны арктических морей и имеют значение для развития литоральных экосистем.

Во-первых, это общая суровость климатических условий, связанная с высокоширотным положением региона. Практически вся акватория Северного Ледовитого океана лежит за полярным кругом. От 50 до 150 суток в году здесь длится полярная ночь, в течение которой морская вода непрерывно остывает. Частые туманы, облачность, а также массивы льда отражают и рассеивают солнечную энергию во время полярного дня, препятствуя прогреву поверхностного слоя моря. По этой причине радиационный баланс над океаном отрицателен. Только на побережье и островах он составляет порядка 2–12 (15) ккал/см² ([Каплин и др., 1991](#)). В рассматриваемых границах (без Охотоморья) наиболее «теплые» условия имеются на побережье Баренцева моря (Кольский залив, губа Зеленецкая), а самые холодные характерны для Восточно-Сибирского и Карского морей ([Таблица 2.1](#)).

Приливно-отливные колебания характерны для всех арктических морей, но часто их амплитуда невелика ([Каплин и др., 1991](#)). Например, в районе пос. Певек средняя расчетная величина прилива составляет всего лишь 4 см ([Таблица 2.1](#)). Природа береговой зоны (особенно, характер растительного покрова) определяется в первую очередь приливами на берегах аккумулятивного, лайдового, лагунного и дельтового типов, где морская вода может проникать на большое расстояние вглубь суши. Куда более сильное и универсальное влияние на облик берега в Арктике оказывают штормовые и связанные с ними сгонно-нагонные явления. Так, например, сильный шторм в районе мыса Барроу (Аляска) одномоментно переместил такой же объем наносов, какой накапливался волновым воздействием в течение 20 лет до этого ([Hume and Schalk, 1967](#)), а нагоны в районе Певека (Чукотка) поднимали уровень моря более чем на 1.5 м, затапливая весь низменный ландшафт приморских террас ([Романенко, 2012](#))

И.А. Лавриненко с соавторами ([2011](#)) описывает последствия необычного летнего шторма в районе Колоколковой губы в западной части Печорского моря. Постоянный

сильный ветер, с порывами до 41 м/с, способствовал интенсивному нагону воды на побережье, в результате чего была уничтожена практически вся приморская растительности на площади приблизительно в 600 га.

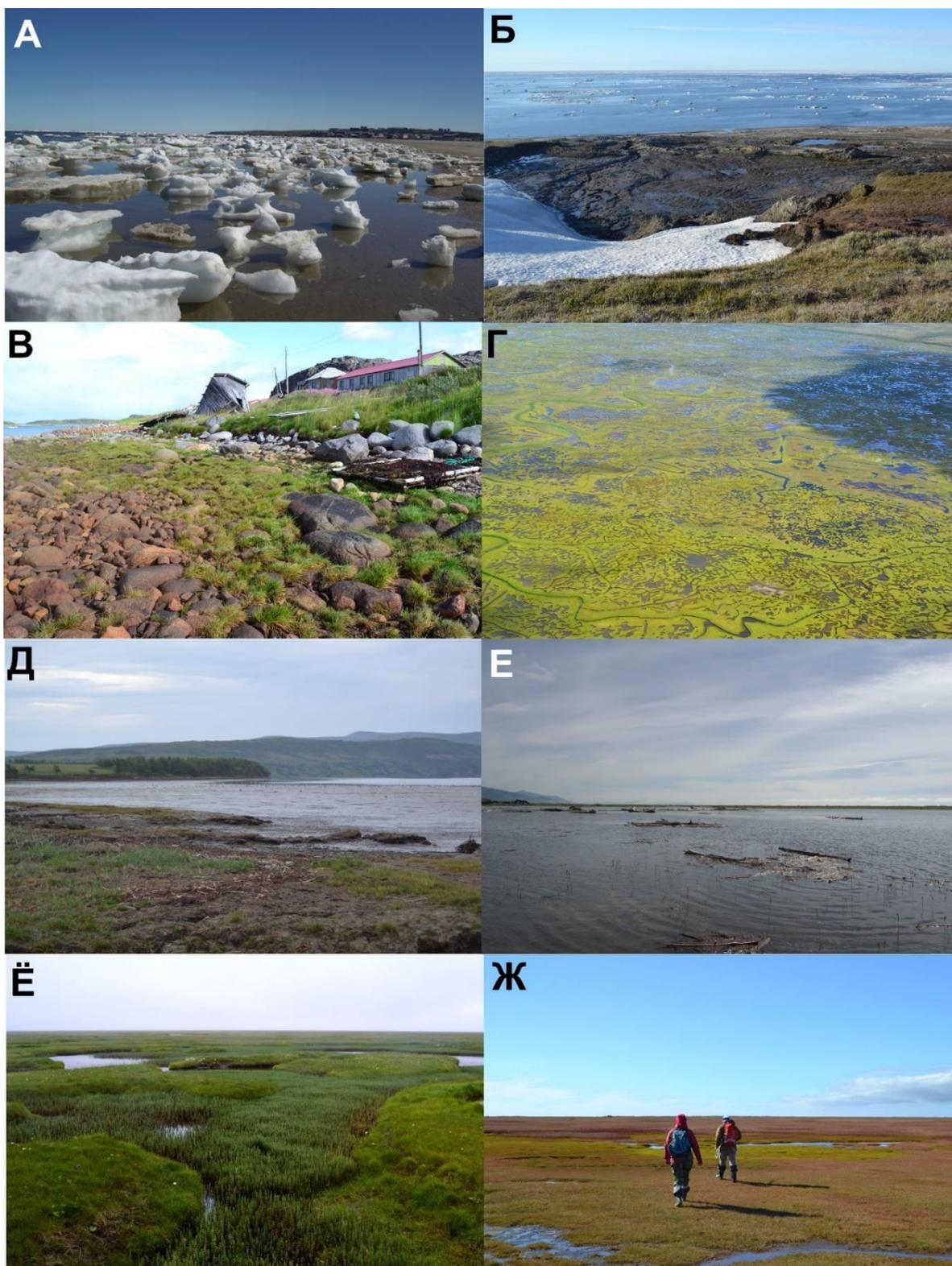


Рисунок 2.2. Природа северных берегов. А – льдины на мелководье Карского моря у пос. Амдерма (июль, 2018 г.); Б – разрушение берега в результате термоденудации (там же); В – небольшие участки растительности приморских лугов на галечном пляже (пос. Дальние

Зеленцы, бухта Оскара, Кольский п-ов); Г – марши Паханческой губы Печорского моря (Большеземельская тундра); Д – илистая осушка (на заднем плане) и размытые участки лайды в Ольской лагуне (Тауйская губа Охотского моря); Е – сизигийный прилив на маршах в устье р. Яна (Тауйская губа Охотского моря); Ё – приморские луга среднего уровня и система промоин и озерков, заросших *Hippuris tetraphylla* (Паханческая губа Печорского моря); Ж – марши в дельте р. Переправа на о. Шокальского (Карское море).

На побережьях, которые расположены в районах с холодным климатом, а в высоких широтах особенно, лед играет важную роль в течении всех обычных береговых процессов, и, таким образом, выступает в качестве самостоятельного зонального фактора ([Barnes et al., 1988](#); [Огородов, 2011](#); [Рисунок 2.2 А](#)). С одной стороны, ледовый покров ограничивает развитие волновой активности, то есть препятствует разрушению берега штормами и прибоем. Расход волновой и приливной энергии сокращается в ледовитых морях в 5–10 раз ([Сафьянов, 1972](#)). Наиболее крупные волны (около 10 м в открытой акватории) фиксируются в наименее ледовитом Баренцевом море, далее на восток их высота и сила, как правило, уменьшаются ([Каплин и др., 1991](#)).

Ледовитость сильно ограничивает и период, в течение которого возможны штормы. Обычно, это сентябрь-октябрь, когда моря еще свободны ото льда, и начинают преобладать сильные ветры северных (северо-восточных, северо-западных) румбов ([Добровольский, Залогин, 1982](#)). К тому же, с понижением температуры до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ прекращается перемещение грунта, которым сложены пляжи, а при $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ берег покрывается сплошным ледяным чехлом ([Огородов, 2011](#)).

Негативные последствия воздействия льда связаны с механической трансформацией берега, или ледовой экзарацией. Этот процесс захватывает участок береговой зоны в диапазоне от 10–20 м выше уровня моря, до глубин 15–35 м и более ([Reimnitz et al., 1972](#)). Основным действующим агентом выступает припай, а период активной трансформации берега ограничен временем формирования (осень) и разрушения (конец весны – первая половина лета) ледового покрова.

Для наземных обитателей литорали значение имеет воздействие льда на береговой откос («склон береговой террасы») и верхнюю часть пляжа, а также зону осушки. В первой зоне происходят навалы и надвиги льдов, которые захватывают или сгребают гряды несортированного пляжного материала (до 2–3 м в высоту), уничтожают и перемещают растительный покров. В восточной части моря Лаптевых описаны случаи, когда следы экзарации отмечались на участках берега, приподнятых над урезом воды на 14 м. В заливах с пологими берегами ледовые массы могут увлекаться водой на сотни метров вглубь

побережья, перепахивая верхний слой почвы и срезая выступающие предметы и строения ([Dionne, 1968](#); [Огородов, 2011](#)).

В зоне осушки формируется так называемый неподвижный припай, который крепится к берегу и/или дну на мелководьях. Контакт льда с субстратом дополнительно охлаждает последний и возникает сезонномерзлый слой. На мелководьях, и особенно в частично изолированных от моря заливах и лагунах, припайный лед способствует формированию особого солевого режима: кратного повышения солености переохлажденных воды и грунтов (до 50–80‰), формируя криопэги ([Молочушкин, 1969](#)). Это явление еще слабо изучено, хотя и фиксируется во многих районах, например, из рассмотренных в настоящей работе – в Паханческой губе Печорского моря ([Огородов, 2011](#); [Рисунок 2.1, 5](#)).

Берега северных морей считаются одними из самых молодых: их динамический возраст оценивается в 600–2500 лет ([Совершаев, 1992](#); [Огородов, 2011](#)). Для них характерна высокая интенсивность литодинамических процессов: термоабразии, термоденудации ([Рисунок 2.2 Б](#)) и протаивания многолетнемерзлых пород; а также перемещение материала, поступающего в море за счет разрушения берегов, выноса речным стоком и ветром; как и аккумуляция этого материала в формах рельефа, создаваемых волнами, течениями и дрейфующим льдом, дюнах, дельтах рек и на дне ([Are, 1994](#)). Ежегодно из-за разрушения берегов, сложенных мягкими льдистыми грунтами, в океан поступает порядка 1 млрд тонн твердого материала – в несколько раз больше, чем с речным стоком ([Каплин и др., 1991](#)).

Деградация берега в разных районах имеет различную скорость: самые обычные оценки – 0.5–2 м/год. Наибольшие скорости отмечаются в Восточной Сибири на берегах моря Лаптевых и Восточно-Сибирского (Новосибирские о-ва, о. Моустах, п-в Быковский), где в отдельные сезоны берег может отступать на десятки метров: максимум 17 м/год – средняя скорость отступления берега на о. Моустах ([Атлас..., 2020](#)).

Таким образом природные условия берегов Северного Ледовитого океана имеют ряд особенностей. Важнейшими из них для литоральных экосистем мы считаем: 1) высокую интенсивность трансформации береговой линии; 2) преобладание сгонно-нагонных колебаний над приливно-отливными; 3) ледовое воздействие на берега и общую суровость температурного режима (4).

Таблица 2.1. Характеристики природных условий прибрежной зоны российского сектора Арктики в местах отбора количественных проб

Район	Зональный статус прилегающей территории ¹	T _{вз} min, °C ²	T _{вз} max, °C ³	Преобладающий тип берега	Соленость, ‰ ⁴	Средняя величина прилива, см	T _{вд} min, °C ⁵	T _{вд} max, °C ⁶	Начало формирования льда	Начало таяния льда
Субарктика										
Кольский залив, Баренцево море	Лесотундра (-)	-10.5	13.1	Абразионный в скальных породах	19.0	325	0.7	10.1	Ледовый покров не формируется ⁷	
Губа Зеленецкая, Баренцево море	Южная тундра (E)	-8.6	10.3	Абразионный в скальных породах	24.7	359	0.1	8.5	Ледовый покров не формируется	
Ольская лагуна, устье р. Ола, Охотское море	Северная тайга (-)	-15.5	15.0	Лагунный и лайдовый	30.4	388	-1.8	12.8	Ноябрь	Май
пос. Тауйск, устье р. Яна, Охотское море	Северная тайга (-)	-19.3	15.0	Аккумулятивный пляжевый	31.0	332	-1.8	13.0	Ноябрь	Май
Низкая Арктика										
пос. Шойна, п-ов Канин, Белое море	Южная тундра (E)	-11.1	11.0	Аккумулятивный пляжевый	27.4	370	-1.8	13.5	Декабрь	Апрель
Болванская губа, Печорское море	Южная тундра (E)	-17.3	11.2	Дельтовый	14.5	79	0.0	13.7	Ноябрь	Май
Паханческая губа, Печорское море	Южная тундра (D)	-18.5	9.7	Лагунный и лайдовый	26.2	115	-1.9	9.6	Ноябрь	Июнь
Хайпудырская губа, Печорское море	Южная тундра (E)	-19.5	10.0	Дельтовый	26.0	100	-1.8	10.0	Ноябрь	Июль
о. Долгий, Печорское море	Типичная тундра (C)	-18.0	8.0	Аккумулятивный пляжевый	29.3	97	-1.7	9.7	Ноябрь	Июнь
Пос. Амдерма, Карское море	Типичная тундра (C)	-18.0	7.8	Аккумулятивный пляжевый	32.6	45	-1.8	6.8	Декабрь	Июль

Пос. Певек, Восточно-Сибирское море	Южная тундра (D)	-26.9	8.8	Лагунный и лайдовый	31.8	4	-1.5	8.0	Октябрь	Июль
Залив Лаврентия, Берингово море	Южная тундра (D)	-19.0	7.0	Абразионный в скальных породах	32.1	159	-1.8	3.2	Ноябрь	Май
Высокая Арктика										
о. Шокальского, Карское море	Арктическая тундра (B)	-24.0	5.3	Лагунный и лайдовый	15.6	80	-1.5	4.7	Октябрь	Июль
Диксон, п-ов Таймыр, Карское море	Арктическая тундра (B)	-27.1	5.1	Абразионный в скальных породах	20.1	30	-1.4	3.8	Октябрь	Июль
о. Большевик, арх. Северная Земля, Карское море	Полярные пустыни (A)	27.3	1.7	Абразионный в скальных породах	29.6	7	-1.7	-0.1	Постоянное распространение ледяного покрова	

Примечания: ¹ – в скобках указана биоклиматическая зона согласно Карте циркумполярной арктической растительности (Circumpolar Arctic Vegetation Map, version: Jan 2024; [CAVM Team, 2003](#)); ² – среднее многолетнее значение температуры воздуха в прибрежной зоне самого холодного месяца; ³ – среднее многолетнее значение температуры воздуха в прибрежной зоне самого теплого месяца; ⁴ – осредненное значение солёности поверхностного слоя воды в прибрежной зоне; ⁵ – среднее многолетнее значение температуры поверхностного слоя воды в прибрежной зоне самого холодного месяца; ⁶ – среднее многолетнее значение температуры поверхностного слоя воды в прибрежной зоне самого теплого месяца; ⁷ - ледовый покров может формироваться в устьевых частях залива, заноситься нагонными течениями (Кольский залив..., 2002). Источники: Единая государственная система информации об обстановке в Мировом океане ([ЕСИМО](#); <http://portal.esimo.ru/portal>); [Атлас ..., 2020](#).

2.2. Литоральная галофитная растительность в Арктике

Специализированная приморская растительность представлена в Арктике двумя основными категориями: сообществами песчаных пляжей и дюн и литоральной галофитной растительностью, характерной для приморских маршей ([Molenaar, 1974](#); [Thannheiser, 1991](#); [Сергиенко, 2013](#)). Сообщества песчаных пляжей из-за описанных в предыдущем разделе условий имеют в Арктике ограниченное распространение и на широтном градиенте исчезают первыми ([Thannheiser, 1991](#)). Эти фитоценозы редко подвергаются прямому воздействию соленой воды, а только орошаются брызгами.

Растительность, характерная для соленых лугов (лайд, маршей), развивается на защищенных участках берега. Это могут быть, как небольшие (всего несколько квадратных метров) относительно выположенные участки посреди галечного пляжа в месте впадения ручья ([Рисунок 2.2 В](#)), так и простирающиеся на десятки километров маршевые комплексы, рассеянные спутанной сетью протоков ([Рисунок 2.2 Г](#)). Маршевая галофитная растительность затапливается морской водой с известной периодичностью (до двух раз в сутки; [Рисунок 2.2 Е](#)). Как правило, луга имеют сплошное покрытие растениями, а под ними развиваются специфические почвы ([Орешникова, 1992](#); [Цейц, Добрынин, 1997](#)). Именно этот тип специализированной приморской растительности далее других проникает на север и занимает значительные площади ([Polunin, 1948](#); [Chapman, 1960](#)). Эти обстоятельства в совокупности определили выбор маршей в качестве основных модельных биотопов при изучении арктических литоральных акароценозов.

В Арктической зоне парциальная галофитная флора включает около 113 видов, однако к северу это разнообразие заметно сокращается. Ее основу составляют представители семейств Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Apiaceae и Caryophyllaceae ([Сергиенко, 2013](#)). Несмотря на то, что многие литоральные виды имеют циркумполярные или близкие к ним ареалы, образуемые ими ассоциации демонстрируют региональные и локальные особенности ([Chapman, 1960](#), [Molenaar, 1974](#); [Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). Ниже мы приводим характеристику береговой галофитной растительности в Арктике на примере Большеземельской тундры, где на побережье Печорского моря, в устьях рек и глубоких заливах, развиты одни из самых крупных в Европе маршей ([Лавриненко, 2012](#); [Рожнов и др., 2019](#)).

Растительный покров маршей организован в серии сменяющих друг друга на профиле берега ассоциаций, в которых наиболее приближенные к морю фитоценозы образованы облигатными галофитами, а наиболее удаленные – неспециализированными видами-

гликофитами. Это один из немногих типов экосистем, где границы между отдельными сообществами настолько четки, что могут быть проведены в виде линии, по распространению отдельных аспектирующих видов (Рис. 2.2 Ё, Ж).

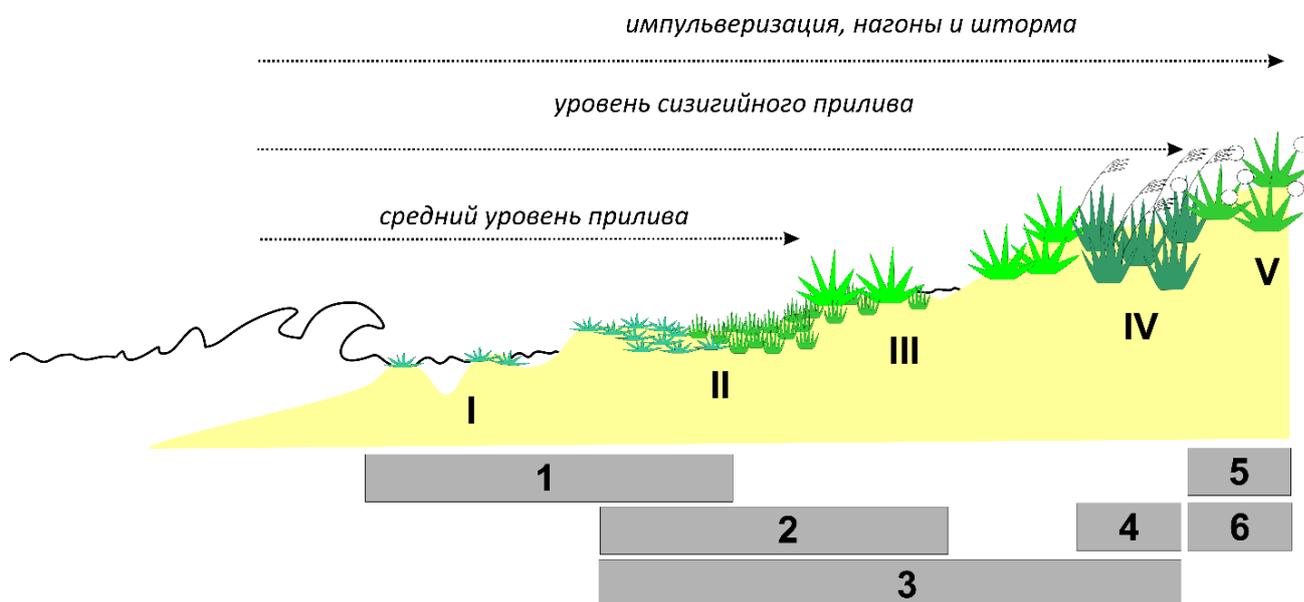


Рисунок 2.3. Обобщенная структура растительного покрова морских берегов в низкой Арктике на примере маршей Большеземельской тундры, побережье Печорского моря (по Лавриненко, Лавриненко, 2018; 2021). Обозначения. I–V, зоны: I – пионерная фрагментарная растительность на границе ваттов и приморских лугов, II – IV – приморские луга низкого, среднего и высокого уровней, V – «заболоченные ивняки» - переходная зона между береговыми и тундровыми биотопами, 1–6, растительные ассоциации: 1 – *Puccinellietum phryganodis*, 2 – *Caricetum subspathaceae*, 3 – *Stellario crassifoliae* – *Caricetum salinae*, 4 – *Caricetum glareosae*, 5 – *Parnassio palustris* – *Salicetum reptanis*, 6 – *Carici rariflorae* – *Salicetum glaucae*.

Структура растительного покрова маршей восточно-европейских тундр неплохо изучена и в общем виде организована следующем образом (Корчагин, 1935; Лесков, 1936; Сергиенко, 2013; Лавриненко, Лавриненко, 2018; Рисунок 2.3). Фрагментарные группировки пионерной растительности в самой низкой части берега (зона I) сменяются комплексом соленых заболоченных лугов (зоны II–IV) нескольких уровней (собственно марши или лайды), за которыми следует переходная область, занятая «заболоченными ивняками» (зона V).

Самые мористые участки покрыты голым илистым или песчаным аллювием (Рисунок 2.2 Д), где на чуть приподнятых местах имеются отдельные растения и небольшие куртины *Puccinellia phryganodes* (зона I, Рисунок 2.3). Бескильница вместе с осокой обертковидной (*Carex subspathacea*) доминирует в поясе морских лугов низкого уровня на гиттиевых почвах,

которые дважды в сутки заливаются водой ([Лавриненко, Лавриненко, 2021](#)). Эти почвы сильно переувлажнены и практически не содержат полостей с воздухом.



Рисунок 2.4. Низкий марш, сформированный побегами бескильницы (*Puccinellia phryganodes*) в начале прилива (устье р. Яна, Тауйская губа Охотского моря, июль 2017 г.). На максимуме прилива вода покрывает этот уровень полностью.

Пропорциональный вклад каждого вида в структуру растительного покрова варьирует в разных районах под влиянием комплекса локальных условий. Повсеместно в Арктике выделяются две ассоциации, характерные для низких маршей: *Puccinellietum phryganodis* и *Caricertum subspathaceae* ([Рисунок 2.3](#), ассоциации 1 и 2). Граница между ними зачастую носит континуальный характер ([Матвеева, Лавриненко, 2011](#)). Обе имеют циркумполярное распространение ([Chapman, 1960](#); [Molenaar, 1974](#); [Möller, 1999](#)) и далее других вариантов приморской растительности проникают на север (*P. phryganodes* найдена в зоне полярных пустынь; [Матвеева, 2006; 2015](#)). Часто, особенно в высокой Арктике, растительность литорального галофитного комплекса представлена только этими двумя ассоциациями.

Puccinellietum phryganodis включает 1–5 видов (характерны галофиты *Carex subspathacea*, *Hippuris tetraphylla* и *Stellaria humifusa*), которые дают сплошной ковер высотой 2–3 см. Вместе с сосудистыми растениями на поверхности встречаются водоросли *Lyngbya aestuarii*, *Schizothrix friesii*, *Netrium digitus*, *Oscillatoria* sp., *Spirogyra* sp., *Tribonema* sp., *Zygnema* sp. ([Матвеева, Лавриненко, 2011](#)). Густая сеть побегов и поверхностная корневая

система бескильницы ([Рисунок 2.4](#)) обеспечивают первичную стабилизацию мягкого грунта. *Carex subspathacea* имеет более развитую и плотную корневую систему, которая задерживает мелкие илистые частицы во время отлива, поэтому вокруг отдельных растений нередко формируются небольшие кочки ([Adam, 1990](#); [Рисунок 2.5](#)). Помимо осоки в состав ассоциации *Caricertum subspathaceae* входят от 1 до 10 видов (их число увеличивается на маршах среднего уровня). Высота растений, как правило 10–20 см.

Низкие марши ([Рисунок 2.6 А](#)) располагаются ниже уровня среднего прилива. Это, в особенности, ассоциации, формируемые осокой, – важнейшие места кормежки и концентрации многих видов гусеобразных в Арктике (черная казарка, белошей, гуменник, белолобый гусь; [Кондратьев, 2002](#); [Розенфельд, 2009](#)). За счет деятельности птиц бедные маршевые почвы обогащаются азотными соединениями ([Ruess et al., 1989](#)), а в структуре растительности увеличивается участие нитрофильных видов (например, *Plantago schrenkii*; [Матвеева, Лавриненко, 2011](#)). Однако, с другой стороны, массовые скопления птиц, которые насчитывают сотни особей, оказывают негативное влияние на растительный и почвенный покров соленых лугов, вызывая деградацию последних до состояния илистых осушек ([Jefferies, 1989](#); [Jefferies et al., 1979](#); [Bartness et al., 2004](#); [Розенфельд, 2009](#)).



Рисунок 2.5. *Carex subspathacea* на приморском лугу в устье р. Яна (Тауйская губа Охотского моря; июль 2017 г.). Хорошо видно, что вокруг побегов сформированы кочки из ила, а между ними – глубокие промоины.

Между уровнем среднего и сизигийного приливов располагаются соленые луга среднего уровня ([Рисунок 2.3](#), зона III, ассоциации 2 и 3). Здесь, на маршевых дерновых примитивных и маршевых луговых почвах развиты более разнообразные фитоценозы с участием *Carex subspathacea*, чем это было на низких маршах в условиях ежедневного подтопления, а также сообщества с преобладанием *Carex salina*. Травяной покров сомкнутый, высотой 20–25 см ([Рисунок 2.6 Б](#)). В его составе обычны злаки *Dupontia fischeri*, *Festuca rubra*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Agrostis straminea*, а также виды разнотравья: *Stellaria humifusa*, *S. crassifolia*, *Potentilla egedii*, *Plantago schrenkii*, *Arctathetum arcticum*. Впервые на профиле берега появляются мхи ([Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)).

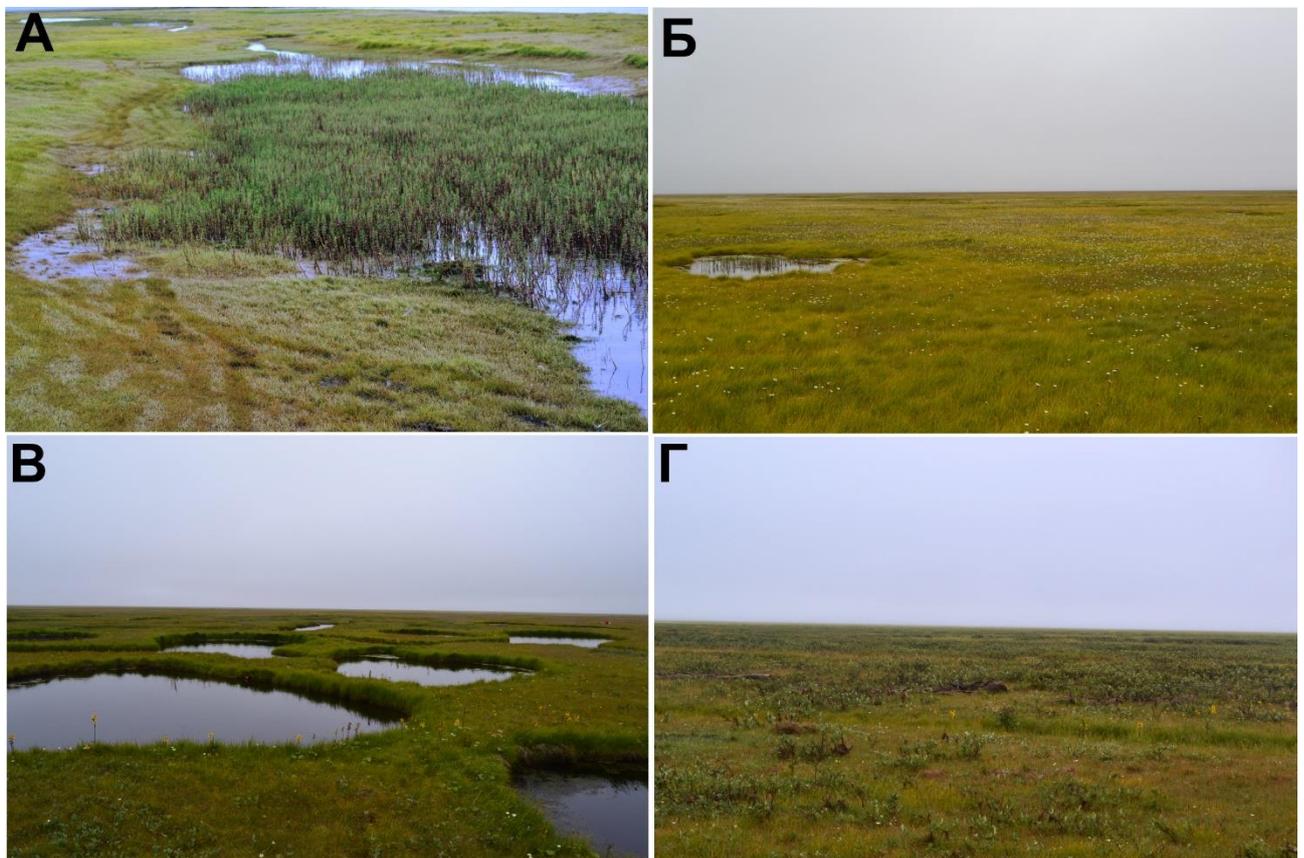


Рисунок 2.6. Морские соленые луга на берегах Печорского моря (Большеземельская тундра). А – соленые луга (марши) низкого уровня; Б – луга среднего уровня; В – луга высокого уровня; Г – переходная зона, «заболоченные ивняки».

Луга высокого уровня ([Рисунок 2.3](#), зона IV, ассоциации 3 и 4; [2.6 В](#)) встречаются на участках берега, которые подвергаются воздействию соленой воды сизигийными приливами и ветровыми нагонами ([Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). Растительный покров характеризуется

доминированием двух видов – осоки галечниковой (*Carex glareosa*) и вейника щучковидного (*Calamagrostis deschampsoides*) (Chapman, 1960). Видовое разнообразие этих лугов выше, чем на предшествующих уровнях, но все равно невелико – порядка 4–11 видов (Матвеева, Лавриненко, 2011). Вместе с указанными доминантами обычны *Carex salina*, *Festuca rubra*, *Ligularia sibirica*, *Parnassia palustris* (Лавриненко, Лавриненко, 2018).

Комплекс приморских соленых лугов со стороны примыкающих к ним тундровых ландшафтов обрамлен сообществами (Рисунок 2.3), в которых преобладают виды-гликофиты, не выдерживающие засоление (Сергиенко, 2013). Условия среды в этой части берега носят промежуточный характер: типичные береговые процессы, связанные с регулярным воздействием морской воды, ослаблены, а процессы заболачивания выходят на первое место. Поступление соли происходит за счет импульверизации или при редких сильных ветровых нагонах. Здесь развиты маршевые болотные иловато-торфяные и перегнойно-глеевые, торфяные и торфяные тундровые почвы (Лавриненко, Лавриненко, 2018). В растительном покрове появляются кустарники (Рисунок 2.6 Г) – ивы *Salix reptans* и *S. glauca* и кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*), а также – лишайники (*Peltigera* spp.). В травостое обычны *Carex rariflora*, *Festuca rubra*, *Rhodiola rosea*, *Parnassia palustris*. Из видов-галофитов, обычных на более низких уровнях, все еще могут встречаться *Plantago schrenkii*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Carex glauca*.

Как видно из описания, растительный покров морских берегов в Арктике, несмотря на повсеместно подчеркиваемую в литературе простоту организации (Adam, 1990), обладает значительной пространственной неоднородностью, не меньшей, чем в более южных районах. В тех местах побережья, где для этого складываются подходящие условия, можно наблюдать серии закономерно сменяющих друг друга поясов растительности. Обследование одних из самых крупных в российской Арктике маршевых комплексов на берегах Большеземельской тундры позволило получить наиболее подробные локальные сборы почвенных клещей и проследить смену акароценозов, которые населяют охарактеризованные выше биотопы вдоль самых полных эколого-динамических рядов литоральной растительности в Арктике.

2.3. Особенности природных условий основных районов работ

В целом ряде приморских арктических районов нам удалось отобрать пробы в различных частях берега – от самых низких, которые ежедневно заливаются морской водой, до наиболее удаленных, находящихся на границе с прилегающими к побережью тундровыми ландшафтами, то есть таким образом, чтобы вместе выборки из отдельных местообитаний представляли естественный пространственно-экологический ряд. Среди этих районов остров

Шокальского в южной части Карского моря, три залива на побережье Большеземельской тундры (берег Печорского моря), западное побережье полуострова Канин у поселка Шойна, и берег Кольского залива близ Мурманска. Ниже приводится краткая характеристика особенностей каждого из них.

Остров Шокальского

Этот небольшой (30 км × 20 км, 428 км²) остров расположен к востоку от устья Обской губы и почти вплотную примыкает с севера к Гыданскому полуострову, от которого отделен узким мелководным проливом ([Рисунок 2.1, 9](#)). Остров Шокальского – единственный высокоарктический район, где был обследован полный береговой профиль, включающий все пояса растительности ([Таблица 3.1](#)). Он располагается в пределах подзоны арктических тундр, на границе с зоной полярных пустынь.

Остров имеет развитую сеть рек и ручьев, которые текут от центра во все стороны к побережью. Крупнейшая река – Переправа – протекает в юго-западной части, в ее устьевой зоне были отобраны почвенные пробы. Там, где в море впадают водотоки, встречаются соленые заболоченные луга (марши), площадь которых различна ([Ребристая, 2002](#)). По составу и структуре растительного покрова они, по всей видимости, представляют наиболее северный вариант приморской галофитной растительности ([Chapman, 1960](#); [Рисунок 2.2 Ж](#)). Самые низкие уровни заняты ассоциацией, в которой преобладает *Puccinellia phryganodes* (I). Растительность сначала занимает отдельные приподнятые участки (песчаные косы, валы и пр.), а потом образует сплошной ковер с включением буквально пары других видов. Выше ее сменяет *Carex subspathacea* (II). Обе ассоциации затопляются во время ежедневных приливов. На острове они занимают грунты, как с преобладанием песчаной (серии I-S, II-S), так и глинистой фракции (I-C, II-C), что было учтено при отборе проб ([Таблица 3.1](#)).

В удаленной от береговой линии части эстуария, позиции аналогичного высотного уровня занимает луговое сообщество, сформированное в условиях большего опреснения (регулярные ежедневные приливные затопления сохраняются). В его составе обычны *Festuca* sp., *Phippisia algida*, *Dicranum* sp. К этим участкам приурочены места линочных скоплений черных казарок (*Branta bernicla*, серия МР), которые обычны в приморской полосе острова ([Розенфельд и др., 2018](#)). Вместе с пробами почвы (МР) на линнике были взяты и образцы помета птиц (GL).

Наконец, наибольшие по площади пространства берега заняты растительным сообществом (III), в котором преобладают *Poa* sp., *Deschampsia borealis*, *Dicranum* sp. (высокий марш). Уровень берега, где сформировано это сообщество, затопляется приливами выше

среднего, как правило сизигийными, или штормами и нагонами, то есть воздействие морской соленой воды на эту часть берега происходит сравнительно нечасто.

Большеземельская тундра

Для Большеземельской тундры характерно сочетание следующих ключевых условий.

(1) В пределах этого региона тундра простирается относительно широкой полосой, а климат – наиболее суровый во всей материковой европейской Арктике. (2) На значительном протяжении морское побережье низменное и изобилует многочисленными большими и малыми заливами, реками и протоками, к которым приурочены обширные пространства, занятые галофитной растительностью. В крупных заливах (губах) приморские марши простираются вглубь материка на многие километры и могут, вероятно, считаться одними из крупнейших в пределах российской Арктики в целом. (3) Экологический ряд литоральных фитоценозов европейского северо-востока – один из наиболее разнообразных (полных) среди известных для Арктики. Главным образом, именно он использован в качестве эталонного ([Раздел 3.2](#) и [Рисунок 2.3](#)). Почвенные пробы были отобраны в трех заливах-губах Печорского мор: Паханческой, Хайпудырской и Болванской.

Паханческая губа. Залив расположен немного севернее двух других районов (растительность окружающих ландшафтов соответствует подзоне типичных тундр; [Лавриненко, Лавриненко, 2018](#); [Рисунок 2.1, 5](#)). В него впадают относительно небольшие реки (Бачурка, Фотей, Луцаяха и Енцотаяха), которые соединены друг с другом сетью протоков в единый дельтовый комплекс (приблизительно 30 км в ширину и 10 км вглубь материка). Материал собран в его центральной части ([Таблица 3.1](#)). Изученный локальный профиль, вдоль которого располагаются растительные ассоциации, начинается не от береговой линии моря, а от берега ближайшей крупной протоки, по которой поднимаются приливы. Обследованы приморские луга трех уровней (вверх по берегу): с доминированием в растительном покрове *Puccinellia phryganodes* (Pp), *Carex subspathacea* (Cs) и *Calamagrostis deschampsiodes* (Cd), которые обрамляет сообщество с участием ив *Salix lanata* и *S. glauca* (Sl). Помимо сети протоков, для лугов всех уровней характерно большое количество небольших мелких озерков и луж, не связанных с основными протоками, в которых имеются сплошные заросли водяной сосенки *Hippuris tetraphylla* (Ht), где также были взяты образцы грунта.

Хайпудырская губа. Самый крупный залив Печорского моря (75 × 45 км). Он расположен в его крайней юго-восточной части ([Рисунок 2.1, 7](#)). В ландшафтно-зональном отношении район работ лежит в подзоне южных тундр (см. [Рисунок 1](#) в статье [Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). В залив впадает крупная река Море-Ю, а также несколько более мелких

водотоков. Вместе они формируют дельтовый комплекс, аналогичный тому, что был обследован в Паханческой губе. Набор изученных местообитаний (растительных зон) в двух районах также идентичен.

Болванская губа. Небольшой залив, самый западный из трех районов, обследованных на побережье Большеземельской тундры ([Рисунок 2.1, 4](#)). Как и район Хайпудырской губы, эта территория лежит в подзоне южных тундр ([Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). Гидрологический режим губы определяется огромным пресным стоком Печоры и «собственных» рек – Неруты и Ячея, которые формируют дельту протяженностью около 10 км вглубь суши. На берегу Ячея обследованы своеобразные солоноватые маршевые местообитания, расположенные на удалении в несколько километров от собственно морского берега. Приливные явления в месте взятия проб не наблюдали.

Пресный сток и удаленность от моря обуславливают отсутствие в этом районе настоящих соленых маршей. Здесь нет лугов низкого уровня и сообществ, которые хотя бы физиономически могли бы считаться их аналогами. Обследованный профиль включал три зоны ([Таблица 3.1](#)): самая низкая представляет ассоциацию с доминированием *Carex salina* (Cs). Растительное сообщество с *Carex rariflora* и *Calamagrostis deschampsiioides* (Cr) развито в средней части профиля, а сообщество с ивами (*Salix lanata*, *S. glauca*) расположено на самом высоком уровне в верхней части берега (Sl).

Шойна, п-ов Канин

Поселок Шойна и одноименная река расположены на Канинском берегу Белого моря ([Рисунок 2.1, 3](#)), на северо-западе полуострова Канин. По сравнению с охарактеризованными ранее регионами Канин находится под большим отепляющим влиянием атлантических воздушных масс, здесь заметно влияние теплого Нордкапского течения, что обуславливает более умеренный и влажный климат ([Таблица 2.1](#)).

Берега Канина, за исключением севера, пологие, низменные, из-за чего в этом районе имеются протяженные экологические ряды литоральной растительности. Обследованный участок в устье Шойны включал пять различных растительных зон ([Таблица 3.1](#)). Самые низкие уровни (осушки) занимает разреженная популяция *Puccinellia phryganodes* (Pp), затем следует зона *Plantago schrenki* (Ps). Промежуточные позиции, как и в других районах, занимает луг с *Carex subspathacea* и *Triglochin maritima* (Cs), а наиболее поднятые и удаленные от моря участки заняты сообществом с *Juncus gerardi*, *Festuca richardsonii* и другими видами (Jg). Наконец, так же, как и в Большеземельской тундре, приморскую зону обрамляет сообщество

переходного типа. Это своеобразные вороничниковые тундры с ивами *Salix glauca* и *S. reptans* (Sg).

Кольский залив

Север Кольского полуострова – наиболее теплый и самый западный из обследованных регионов – расположен за пределами собственно зоны тундр, в полосе лесотундры ([Рисунок 2.1, 1](#); [Таблица 2.1](#)). Для района работ характерно практически полное отсутствие пологих и полностью защищенных от прибоя берегов, что типично для всей западной части Баренцева моря, в целом ([Рисунок 2.2 В](#)). Здесь не найти протяженных на многие километры соленых лугов, подобных маршам Большеземельской тундры. На таких берегах набор высоты на профиле и, соответственно, смена растительных зон происходит на протяжении буквально нескольких метров (во всех ранее описанных районах то же наблюдалось в масштабе десятков метров). «Сжатость» профиля литорали, никак не сказывается на разнообразии растительного покрова. Более того, повышенное, по сравнению с тундровой зоной, флористическое разнообразие проявляется в мозаичной структуре растительности литорали, когда на одном и том же гипсометрическом уровне сформированы обособленные дернины из разных видов растений.

В месте отбора проб (Абам-Мыс) выделили пять растительных поясов ([Таблица 3.1](#)), в трех из которых отобрали по две серии образцов в разных парцеллах. Нижняя литораль начинается с пояса живых фукоидов (Fv), а затем следует зона *Plantago schrenkii* (парцелла Ps) и *Poa* sp. (парцелла Po). Средний уровень занимает зона *Puccinellia phryganodes* (Pp) + *Juncus atrofuscus* (Ja); верхний – *Carex glareosa* (Cg) + *Calamagrostis neglecta* (Cn). Вместе парцеллы Ps, Po, Pp, Ja, Cg, Cn образуют растительность влажного соленого луга. Выше зоны сизигия на супралиторали серия проб была также отобрана на приморском лугу, который не заливается водой моря (Ar). На границе верхней литорали и супралиторали расположен вал штормовых выбросов, отмечающий уровень высокой воды, в котором также взяли серию проб (SW).

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Отбор и обработка проб, подготовка препаратов

Растительный покров морских берегов имеет характерную организацию в виде поясов, приуроченных к определенному гипсометрическому уровню в зависимости от интенсивности приливного воздействия. Чтобы наиболее полно и системно охарактеризовать население клещей литоралей, мы отбирали серии проб с привязкой к указанным поясам (Таблица 3.1). В целом, такой подход традиционен ([Halbert, 1920](#); [Luxton, 1967](#); [Pugh, King, 1985](#); [Wegmann, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#)).

Почвенные пробы из береговых местообитаний взяты с помощью ножа и рамки. Каждая проба представляла фрагмент верхнего слоя почвы и дернины вместе с надземными частями растений, размером 5×5×5 см. Пробы оборачивали газетной бумагой и хранили в холоде, избегая попадания прямых солнечных лучей. Практически всюду срок хранения проб до лабораторной обработки не превышал недели.

Обработка проб и выгонка микроартропод выполнены в Москве на базе лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН. Для экстрагирования животных использовали эклекторы Тульгрена. Дополнительное освещение и обогрев почвенных образцов не применялись. Длительность экстракции составляла 10–15 дней. Микроартропод фиксировали в стеклянных флаконах в 96% растворе этанола.

На материале, собранном на побережье близ поселка Дальние Зеленцы (Кольский п-ов, губа Зеленецкая, «Дальний пляж»), было описано распределение видов рода *Ameronothrus* в основных береговых местообитаниях. Клещей учитывали не только в почвенных пробах, но также на профиле галечного пляжа, шириной 10 м (Таблица 3.1, Рис. 2.2 В). Для этого на случайным образом выбранных камнях (средний размер: 8.6×7.0 см) размечали площадку 5×5 см с которой, под стереомикроскопом, собирали всех клещей в 96% раствор этанола. Такой учет выполнен на трех гипсометрических уровнях в трех повторностях (всего 9 «учетных площадок»): в нижней, средней и верхней частях пляжа.

Экстрагированных и собранных вручную клещей выбирали под стереомикроскопом и монтировали на предметные стекла в препараты, используя жидкость Фора-Берлезе (=Hoyer's Medium; [Стриганова, 1975](#); [Krantz, 1978](#)).

Таблица 3.1. Характеристика материала, использованного для изучения состава и структуры литоральных акароценозов

Уровень берега	Массовые виды растений и лишайников	Координаты	Число проб	Дата сбора	Сборщик	Число экземпляров клещей
1. Кольский залив, Баренцево море						
I	<i>Fucus vesiculosus, Ascophyllum nodosum</i>		8			
II	<i>Plantago schrenkii</i>		8			
	<i>Poa</i> sp.		8			
III	<i>Puccinellia phryganodes</i>		8	Ноябрь, 2012	О.Л. Макарова	
	<i>Juncus atrofuscus, Carex</i> sp.	68° 54.36' с.ш.,	8			14546
IV	<i>Carex glareosa, Stellaria humifusa</i>	33° 01.54' в.д.	8			
	<i>Calamagrostis neglecta, Carex recta, Stellaria humifusa</i>		8			
SW	Штормовые выбросы		10	Октябрь, 2016		
V	<i>Agropyron repens, Carex</i> sp., <i>Agrostis stolonifera, Leymus arenarius, Ligusticum scoticum</i>		8	Июль, 2014	А.А. Нехаева	
2. Губа Териберская, Баренцево море						
I	<i>Carex subspathacea</i>	69° 09'52" с.ш., 35° 08'18" в.д.	5	Июль, 2017	А.А. Нехаева	203
3. Губа Зеленецкая, Баренцево море						
I	<i>Fucus vesiculosus, Ascophyllum nodosum, Hydropunctaria maura, Verrucaria ceuthocarpa</i>	69° 06'35.5" с.ш.,	3			
II		36° 06'13.9" в.д.	3			
III	<i>Caloplaca marina, C. saxicola</i>		3	Август, 2023	М.С. Бизин	3013
IV	<i>Triglochin maritimum</i>	69° 07'01.9" с.ш.,	4			
V	<i>Puccinellia phryganodes</i>	36° 04'18.8" в.д.	5			
IV	<i>Carex subspathacea</i>		5			
4. Устье р. Шойна, п-ов Канин, Белое море						
I	<i>Puccinellia phryganodes</i>		8			
II	<i>Plantago schrenkii (subpolaris)</i>		8			
III	<i>Triglochin maritimum, Carex subspathacea</i>	67°52'24.8" с.ш.,	8	Июль, 2017	А.Б. Бабенко, А.А. Нехаева	16242
IV	<i>Juncus jerardii, Festuca richardsoni ("rubra"), Potentilla egidii, Stellaria</i> sp.	44°11'02.1" в.д.	8			

V	<i>Salix glauca, S. reptans, Empetrum hermaphroditum, Carex stans, C. subspathacea</i>		8			
5. Болванская губа, Печорское море						
I	<i>Carex salina, Dupontia psylosantha, Calamagrostis deschampsioides</i>	68° 05.288' с.ш., 54° 46.185' в.д.	8	Июль, 2015	О.Л. Макарова, М.С. Бизин	1914
II	<i>Carex rariflora, C. subspathacea, C. deschampsioides</i>	68° 05.247' с.ш.,	8			
III	<i>Salix lanata, S. glauca, C. rariflora</i>	54° 45.820' в.д.	5			
6. Паханческая губа, Печорское море						
I	<i>Hippuris tetraphyla</i>		5			
II	<i>Puccinellia phryganodes</i>	68° 30.764' с.ш.,	5			
III	<i>Carex subspathacea, Potentilla egidii</i>	57° 18.842' в.д.	5	Июль, 2015	О.Л. Макарова, М.С. Бизин	4025
IV	<i>Carex rariflora, C. subspathacea, Calamagrostis deschampsioides, Festuca richardsonii</i>	68° 30.664' с.ш.,	5			
V	<i>Salix lanata, S. glauca, C. rariflora, Carex reptans</i>	57° 19.722' в.д.	5			
7. Хайпудырская губа, Печорское море						
I	<i>Hippuris tetraphyla</i>	68° 21.628' с.ш., 59° 52.784' в.д.	5			
II	<i>Puccinellia phryganodes</i>	68° 21.628' с.ш., 59° 52.784' в.д.	5			
III	<i>Carex subspathacea, Potentilla egidii, Triglochin maritimum</i>	68° 05.628' с.ш., 59° 46.185' в.д.	5	Август, 2015	О.Л. Макарова	2048
IV	<i>Calamagrostis deschampsioides, Salix reptans</i>	68° 05.247' с.ш., 59° 45.820' в.д.	5			
V	<i>Salix lanata, S. glauca, Carex rariflora,</i>	68° 21.295' с.ш., 59° 55.786' в.д.	5			
8. о. Долгий, Печорское море						
I	<i>Puccinellia phryganodes, Stellaria humifusa</i>	69° 12' с.ш.,	5	Июль, 2004	О.Л. Макарова	1450
II	<i>Carex subspathacea, Potentilla egidii</i>	59° 13' в.д.	5			
9. Амдерма, Югорский п-ов, Карское море						
I	<i>Puccinellia phryganodes, Stellaria humifusa</i>	69° 43'41.6" с.ш., 61° 51'55.5" в.д.	5	Июль, 2018	М.С. Бизин	3176

II	<i>Carex subspathacea</i>	69° 43'41.6" с.ш., 61° 51'55.5" в.д.	5			
10. о. Шокальского, Карское море						
I-sand	<i>Puccinellia phryganodes, Stellaria humifusa, Phippsia concinna</i>		5			
I-clay	<i>Puccinellia phryganodes, Stellaria humifusa, Phippsia concinna</i>	72° 55'16.0" с.ш., 74° 20'23.3" в.д.	5			
II-sand	<i>Carex subspataceae, Phippsia concinna, Stellaria humifusa</i>	74° 20'23.3" в.д.	5			
II-clay	<i>Carex subspataceae, Stellaria humifusa</i>		5	Август, 2016	М.С. Бизин	4265
III	<i>Poa sp., Deschampsia borealis, Dicranum sp.</i>		8			
MP (почва и помет казарок)	<i>Festuca sp., Phippsia algida, Dicranum sp.</i>	72° 55'17.0" с.ш., 74° 20'18.5" в.д.	5+5			
11. Диксон, п-ов Таймыр, Карское море						
I	<i>Carex subspataceae</i>	73° 30'21.6" с.ш., 80° 30'59.1" в.д.	10	Август, 2017	С.В. Чиненко	295
12. о. Большевик, арх. Северная Земля, Карское море						
I	<i>Puccinellia phryganodes</i>	103° 17' с.ш., 78° 12' в.д.	5	Июль, 2000	О.Л. Макарова	47
13. Апапельгино, Чаунская губа, Восточно-Сибирское море						
I	<i>Puccinellia phryganodes</i>	69° 46'28.6" с.ш., 170° 37'34.8" в.д.	5	Июль, 2018	О.Л. Макарова	4739
II	<i>Carex subspataceae</i>		5			
14. зал. Лаврентия, Чукотский п-ов, Берингово море						
I	<i>Puccinellia phryganodes</i>	65° 34'16.2" с.ш., 170° 59'06.6" з.д.	5	Июль, 2013	О.Л. Макарова	1014
II	<i>Carex subspataceae</i>		5			
15. Ольская лагуна, Тауйская губа, Охотское море						
I	<i>Puccinellia phryganodes</i>	59° 36'16.2" с.ш., 151° 21'58.3" в.д.	5	Июль, 2017	М.С. Бизин	737
II	<i>Carex subspataceae</i>		5			

16. Устье р. Яна, Тауйская губа, Охотское море

I	<i>Puccinellia phryganodes</i>	59° 44'03.7" с.ш.,	8	Июль, 2017	М.С. Бизин	357
II	<i>Carex subspataceae</i>	149° 23'16.4" в.д.	8			

3.2. Идентификация клещей

Для таксономической идентификации клещей использовали следующие ключи: Chant, Hansel (1971); Буланова-Захваткина и др. (1975); Schubart (1975); Брегетова и др. (1977); Błaszak (1979); Щербак (1980); Balogh, Mahunka (1983); Behan-Pelletier (1985); Błaszak, Ehrnsberger (1993; 1995; 1998); Karg (1993); Макарова (2000a); Chant, McMurtry (2003); Колодочка (2006); Weigmann (2006); Khaustov (2008); Баяртогтох (2010); Линдквист, Макарова (2011); Makarova (2015a, b); Makarova, Behan-Pelletier (2015); Behan-Pelletier, Lindo (2023), а также отдельные первоописания видов.

Определение представителей отрядов Mesostigmata и, частично, Oribatida выполнено автором. Идентификация видов Prostigmata, Endeostigmata и Oribatida выполнена О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН). В ряде случаев получены таксономические консультации С.Г. Ермилова (Тюменский университет), А.А. Хаустова (Тюменский университет), О. Джохарчи (Omid Jocharchi, Тюменский университет), Дж. Макол (Joanna Małkol, Wrocław University of Environmental and Life Sciences, Польша), Ф.Е. Четверикова (Зоологический институт РАН) и П.Б. Климова (Purdue University, США).

3.3. Методы анализа региональных фаун, структуры и разнообразия таксоценов

Видовые списки клещей сравнивали по соотношению таксономических категорий (отрядов, семейств, родов), а также ареалогических и экологических групп. Используемая в работе номенклатура ареалов включает долготную и широтную характеристики (Городков, 1984; Макарова, 2012; Чернов и др., 2014; Makarova, 2023). Информация о распространении видов получена, главным образом, из перечисленных выше работ (Раздел 4.2), а также доступных региональных сводок: Behan (1978); Криволицкий и др. (1995); Макарова (2000b); Макарова (2002 б; 2012; 2014); Криволицкий, Анциферова (2008); Петрова-Никитина, Макарова (2008); Behan-Pelletier, Schatz (2010); Мелехина (2011); Марченко (2012); Makarova, Bizin (2020); Seniczak et al. (2020); Behan-Pelletier, Lindo (2019; 2023); Makarova (2023); Bizin, Makarova (2024).

Результаты сравнения региональных списков представлены традиционным способом в виде дендрограмм сходства. Построение дендрограмм выполнено методом невзвешенной попарной группировки с усреднением (UPGMA). В качестве меры сходства использовали бинарные индексы Жаккара и Кульчинского. Для оценки достаточности выборок и

регионального разнообразия клещей применяли кривые разрежения, построенные по количественным данным о распределении видов по пробам.

При выделении отдельных сообществ клещей данные (списки видов клещей и их численности в каждой пробе) анализировали методами кластерного анализа и непрямо́й ординации (неметрическое многомерное шкалирование, NMDS). В качестве меры попарного сравнения сообществ использовался индекс Rho. Результаты обеих процедур сопоставлялись и на их основе уточняли группирование проб друг с другом. Для того, чтобы формально оценить, насколько выделенные таким образом группировки действительно отличаются между собой, их дополнительно сравнивали с помощью теста ANOSIM ([Clarke, Green, 1988](#); [Clarke et al., 2014](#)), в том числе, попарно. Получаемые таким образом значения R-статистики сами по себе могут указывать на степень разделения (несходства) отдельных наборов данных ([Chapman, Underwood, 1999](#)).

Указанные методы использовали в сочетании, ни один не служил руководящим при назначении порядка группирования проб в каждом конкретном районе. В случаях, когда структура таксоценов в отдельных пробах оказывалась чрезвычайно близкой, мы полагали, что имеем дело с идентичными композициями клещей. Близкие или совпадающие результаты, полученные разными методами, позволяли надежнее обосновать объединение проб в отдельные группы.

Для того, чтобы формально охарактеризовать каждое выделенное сообщество, а также чтобы в дальнейшем сопоставлять сообщества клещей из разных районов между собой, мы попытались выделить для каждого набор характерных (индикаторных) видов. Такие виды определяли путем подсчета индекса биотопической приуроченности Ю.А. Песенко ([1982](#)). Считали, что вид предпочитает данное местообитание, при значении индекса от 0.5 и выше. Также для каждой пары сообществ в данном районе рассчитывали с помощью процедуры SIMPER ([Clarke, 1993](#)) вклад каждого вида из обобщенного списка в различия структуры этих сообществ. Для дальнейшего анализа использовали виды, вклад которых в различие между выборками оценивался от 0.5% и выше. Попарное сравнение таких списков по местообитаниям позволяет выделить виды, тяготеющие к определенному биотопу. Данные этого анализа и значения индекса Ю.А. Песенко сопоставлялись и, таким образом, определяли список диагностических видов для данного сообщества.

Связь почвенно-химических показателей и численности клещей в отдельных местообитаниях (см. [Раздел 4.4](#)) тестировали с помощью канонического анализа соответствий (ССА). Виды, встреченные единично, из анализа исключались.

При изучении изменчивости населения циркумполярных ассоциаций низких маршей оценивали степень влияния широтно-зонального положения и меридиональной приуроченности района на вариабельность структуры населения. Оба параметра использовали как группирующие переменные и их вклад в объяснение дисперсии тестировали с помощью многомерного непараметрического перестановочного анализа PERMANOVA (two-way PERMANOVA).

Первичная обработка данных выполнены в программе Microsoft Excel 2013. Чтобы уменьшить разброс значений и привести распределение данных к нормальному виду показатели численности перед дальнейшей обработкой во всех случаях трансформировали путем извлечения квадратного корня. Различия в показателях разнообразия между отдельными местообитаниями оценивали с помощью теста Краскела-Уоллиса с последующим попарным сравнением тестом Данна. Использовали пакет “dunn.test” в среде R ([Dinno 2017](#); [R Core Team 2021](#)). Ординационные диаграммы и дендрограммы кластерного анализа, ANOSIM, PERMANOVA и SIMPER выполнены в программе PAST верс. 4.02 ([Hammer et al. 2001](#)). Графическая обработка диаграмм и прочих иллюстраций выполнена в программе CorelDRAW верс. 23.0.0.363.

3.4. Методы почвенно-химических исследований

На модельном участке приморского марша на о. Шокальского (Карское море) изучили влияние отдельных факторов среды на распределение видов по профилю побережья. Для каждой пробы, после экстракции микроатропод, были определены следующие показатели: содержание хлорид-ионов (1), массовая доля частиц размером 0.25–0.5 мм (2) и частиц менее 0.25 мм (3), содержание общих азота (4) и углерода (5), а также массовая доля растительных остатков в сухом образце. Каждой пробе, в зависимости от положения на гипсометрическом профиле, был присвоен номер (I, II или III, в соответствии с уровнем, на котором был взят образец). Таким образом, уровень марша был использован как еще один показатель (6).

Содержание хлорид-ионов определяли аргентометрически в предварительно полученных из сухих образцов водных вытяжках, по Мору ([Воробьева, 1998](#)). С помощью набора почвенных сит с размером ячеек 2.0, 1.0, 0.5, 0.25, и 0.1 мм был установлен фракционный состав каждого образца. Непосредственно перед просеиванием навеска почвы (100–250 г) растиралась в ступке, чтобы избавиться от микроагрегатов. Далее в тексте массовую долю частиц размером 0.25–0.5 мм будем обозначать как «песчаную фракцию», а массовую долю частиц размером менее 0.25 мм – как «глинистую фракцию».

Общие азот и углерод определены на оборудовании Центра коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН: элементном анализаторе Thermo Flash Ea 1112 и изотопном масс-спектрометре Thermo Finnigan delta v Plus (Германия). Образцы предварительно измельчали в мельнице Retsch MM200 (Германия), а затем – отбирали небольшую навеску 2800–3500 мкг, которую помещали в гильзу из оловянной фольги для последующего анализа.

Массовая доля сухих растительных остатков определялась следующим образом. Надземные и подземные части растений выбирали из образца непосредственно после выгонки животных, перед всеми прочими измерениями. Сухую фитомассу взвешивали на весах Scout Pro (США), не разделяя на подземную и надземную части.

3.5. Молекулярно-генетические методы

Для изучения генетической структуры массового аркто-бореального талассобионтного вида *Ameronothrus nigrofemoratus* (Ameronothridae, Oribatida) материал собирали в пределах практически всего российского сектора Арктики, с включением изолятов с побережья Охотского и Белого морей, а также последовательностей этого вида из двух районов в Северной Америке (данные, депонированные в GenBank). Список локалитетов, из которых происходят изученные особи, и дополнительные характеристики материала представлены в [Таблице 3.2](#).

Таблица 3.2. Список районов происхождения материала, использованного в анализе генетического разнообразия *Ameronothrus nigrofemoratus*, и соответствующие данные для других видов *Ameronothrus*, полученные в процессе выполнения работы.

Район	Код	Координаты места сбора	Дата сбора материала	Сборщик	Число экземпляров
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i>					
Побережье губы Чупа (Белое море)	CHU	68° 47'32.9" с.ш., 49° 19'17.9" в.д.	2016; 2017 г.	А.А. Махров	19
О. Ягры (Белое море)	YAG	64° 35'58.3" с.ш., 39° 50'01.5" в.д.	2018	О.Л. Макарова	7
Абрам-Мыс, Кольский залив (Баренцево море)	AMS	68°54'52.8" с.ш. 33°01'19.0" в.д.	2016	А.А. Нехаева	1
П-ов Канин (Баренцево море)	KAN	67° 53'11.5" с.ш., 44° 08'29.1" в.д.	2017	А.Б. Бабенко, А.А. Нехаева	1

О. Колгуев (Баренцево море)	KOL	68° 47'32.9" с.ш., 49° 19'17.9" в.д.	2018; 2022	Г.С. Потапов	22
О. Белый (Карское море)	BEL	73° 24'36.0" с.ш., 70° 24'07.2" в.д.	2016	Д.С. Низовцев	2
О. Шокальского (Карское море)	SCH	72° 55'14.3" с.ш., 74° 19'36.8" в.д.	2016	М.С. Бизин	10
Побережье Гыданского по- ова (Карское море)	GYD	72° 11'32.2" с.ш., 77° 34'42.2" с.ш.	2016	С.Б. Розенфельд	1
Пос. Диксон (Карское море)	DIK	73° 30'36.1" с.ш., 80° 30'12.0" в.д.	2017	С.В. Чиненко	6
Пос. Певек (Восточно- Сибирское море)	PEV	69° 46'57.0" с.ш., 170° 35'37.3" в.д.	2018	О.Л. Макарова	3
Залив Лаврентия (Берингово море)	LAV	65°35'11.3" с.ш., 170°58'51.5" в.д.	2013	О.Л. Макарова	13
Тауйская губа, устье р. Яна (Охотское море)	TAU	59°44'03.7" с.ш., 149°23'16.4" в.д.	2017	М.С. Бизин	17
<i>Ameronothrus lineatus</i>					
Пос. Дальние Зеленцы (Баренцево море)	ZEL	69°07'01.9" с.ш., 36°04'18.8" в.д.	2023	М.С. Бизин	3
<i>Ameronothrus marinus</i>					
Пос. Дальние Зеленцы (Баренцево море)	ZEL	69°07'01.9" с.ш., 36°04'18.8" в.д.	2023	М.С. Бизин	5

Клещей выделяли из почвенных проб, взятых на соленых приморских лугах (асс. *Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*) в 2013–2023 гг. Протокол сбора материала и выгонки животных описан в [Разделе 3.1.](#)

Тотальную геномную ДНК выделяли из отдельных экземпляров, с добавлением протеиназы К и меркаптоэтанола в лизирующий раствор ([Holterman et al., 2006](#)). Выделенную ДНК использовали в качестве матрицы для амплификации требуемых фрагментов при помощи набора EncycloPlus PCR Kit (Евроген, Россия). После проверки

качества продуктов ПЦР в агороном геле проводили очистку набором PCR CleanUp System kit (Евроген, Россия).

Для характеристики генетического разнообразия на низком таксономическом уровне традиционно используются гены мтДНК, в том числе из-за относительной простоты выделения ([Zhang, Hewitt, 1996](#)). Они не рекомбинируют, обладают высокой частотой мутаций и большой вариабельностью, что полезно при сравнении разных популяций одного вида или близких видов ([Edwards et al., 2001](#); [Абрамсон, 2007](#); [Avise, 2009](#)). Исходя из этого, анализ генетической изменчивости и реконструкция родственных отношений в арктических популяциях *Ameronothrus nigrofemoratus* основаны на материале нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена 1-й субъединицы цитохромоксидазы (COI). Ген *COI* широко применяется для изучения внутривидовой изменчивости и филогенетических отношений между близкими видами орибатид, в том числе представителей сем. Ameronothridae ([Kreipe et al., 2015](#); [Pfingstl et al., 2020](#); [2023](#); [Kokořova et al., 2021](#)), а также ряда других массовых арктических и аркто-бореальных видов, что позволяет проводить широкий сравнительный анализ.

Таблица 3.3. Праймеры и протоколы амплификации, использованные в работе

Ген	Праймеры	Источник	Протокол амплификации
<i>COI</i>	LepF1 АТТСААССААТСАТАААГАТАТТGG LepR1 ТАААСТТСТGGATGTCCAAAAAATCA	Hebert et al., 2004	Ivanova et al., 2006
<i>28S</i> (<i>D3</i>)	D3A GACCCGTCTTGAAACACGGA D3B TCGGAAGGAACCAGCTACTA	Litvaitis et al., 1994	Kreipe et al., 2015

Дополнительно для прояснения статуса выявленных линий у нескольких образцов, происходящих из разных районов, были прочитаны последовательности фрагмента D3 ядерного гена *28S* рРНК у *A. nigrofemoratus*, *A. lineatus* и *A. marinus*. Используемые в работе праймеры и протоколы амплификации для указанных фрагментов генов представлены в [Таблице 3.3](#). Полученные последовательности сопоставили с аналогичными, известными для других представителей рода ([Таблица 3.4](#)), и использовали для построения филогенетических деревьев.

Выделение ДНК, амплификация, очистка и пробоподготовка к секвенированию выполнены на базе Лаборатории систематики и эволюции паразитов ИПЭЭ РАН (зав. С.Э. Спиридонов). Секвенирование образцов выполнено в Центре коллективного пользования «Геном» Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва.

Все полученные в ходе работы последовательности проверили на соответствие ДНК орибитид с помощью программы поиска Blast ([Altschul et al., 1997](#)), контаминаций не обнаружено.

Таблица 3.4. Информация о последовательностях видов рода *Ameronothrus*, использованных для построения кладограммы.

Вид	Номера последовательностей в Генбанк или число последовательностей		Источник	
	<i>COI</i>	<i>28S</i>		
<i>A. nigrofemoratus</i>	См. Таблицу. 3.2, а также: MN358653.1; MN357728.1 HQ558524.1 MN665624.1 MN674986.1 MN675575.1 JX834611.1 JX835019.1 JX836451.1 JX836478.1 JX836498.1 HQ558525.1 JX834650.1 JX836006.1 HQ558526.1 JX833692.1 JX836609.1 JX837098.1		KOL (4) ¹ ; DIK (1); LAV (1); TAU (1)	Young et al., 2012; 2019; Pentinsaari et al., 2020; Собственные данные
	<i>A. lineatus</i>	ZEL (3)	ZEL (3)	Собственные данные
	<i>A. marinus</i>	ZEL (5)	ZEL (3)	Собственные данные
	<i>A. maculatus</i>	—	OQ779595.1; LC848688.1; HM582372.1 LC817345.1	Pfungstl et al., 2022; 2023; Schimano et al., 2024
	<i>A. twitter</i>	—	OQ779598.1	Pfungstl et al., 2022; 2023

<i>A. retweet</i>	–	OQ779597.1	Pfingstl et al., 2022; 2023
<i>A. yoichi</i>	–	OQ779599.1	Pfingstl et al., 2019; 2023

¹ – код региона из Таблицы 3.2.

Выравнивание последовательностей проводили с помощью алгоритма GUIDANCE2 ([Sela et al., 2015](#)). Реконструкция гаплотипической сети выполнена с помощью алгоритма “Median Joining” в программе PopART v.1.7 ([Leigh and Bryant, 2015](#)). Построение филогенетического дерева – с помощью программы IQ-TREE ([Nguyen et al., 2015](#)), при этом использовали модель замен K2P+I. Визуализация данных выполнена в программе MEGA 10.2.0 ([Kumar et al, 2018](#)).

Для оценки степени изоляции между региональными популяциями применили тест Мантеля, реализованного в пакете are ([Paradise, Schliep, 2019](#)). Физические расстояния между точками происхождения образцов были рассчитаны в пакете geosphere. Координаты перед этим перевели в десятичную форму. Матрицу генетических дистанций (p-дистанции) рассчитали в программе Mega. Число перестановок теста Мантеля – 10000.

Глава 4. Фауна клещей морских литоралей российского сектора Арктики

At the present state of our knowledge, the only generalization that can be safely made is that the shore fauna of the polar basin does seem to become poorer in species at the higher latitudes.

J. C. Briggs “Marine zoogeography”, 1974

За длительный период ревизии разнообразия клещей морских берегов неоднократно предпринимались попытки анализа особенностей литоральных акарофаун как в региональном, так и в глобальном масштабах ([Schulte, 1975](#); [Schulte, Weigmann, 1977](#); [Schuster, 1989](#); [Weigmann, 2008](#); [Proches, 2001](#); [Proches, Marshall, 2001, 2002](#); [Bartsch, 2004](#); [Marshall, Convey, 2004](#); [Pfingstl, 2015, 2017, 2021](#); [Makarova, Bizin, 2020](#); [Travé, 2021](#); [Pfingstl et al., 2022a, b](#)). Основная проблема, с которой сталкивались все без исключения исследователи – это крайне неравномерная изученность региональных фаун, а зачастую – практически полное отсутствие информации о литоральных клещах в регионе ([Proches, 2001](#); [Pfingstl, 2015](#)). По этой причине имеющиеся глобальные обобщения возможны лишь на отдельных хорошо изученных таксонах ([Proches, Marshall, 2002](#); [Bartsch, 2004](#); [Pfingstl, 2017](#)) и вскрывают наиболее общие закономерности распределения литоральных клещей. В настоящий момент в нашем распоряжении имелось ограниченное число региональных работ, которые могли бы быть привлечены для сравнительного изучения ([Luxton, 1990](#); [Pugh, King, 1985, 1988](#); [Бызова и др., 1986](#); [Salmane, 1996](#); [Mercer et al., 2000](#); [Proches, Marshall, 2001](#); [Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#)).

Арктический регион представлял в этом отношении белое пятно (см. [Proches, 2001](#); [Pfingstl, 2017](#)), хотя именно отсюда были описаны одни из первых и наиболее известных видов береговых клещей ([L. Koch, 1879](#)). Даже с точки зрения простого анализа видовых списков, берега северных морей интересны в силу хорошо известных ярких широтно-зональных трендов в размещении флор и фаун, типичных для заполярных районов. Кроме того, доля приморских ландшафтов в общей площади, занимаемой тундровым биомом непропорционально велика. Соответственно виды, которые связаны с такими ландшафтами, должны занимать ведущие позиции в полярных экосистемах в целом

(Чернов, 1978; Сергиенко, 2013; Бабенко, 2003, 2005). Наконец, имеется и чисто методическое обстоятельство. Наши сборы сосредоточены, главным образом, в восточноевропейско–западносибирском секторе Арктики (или западно-палеарктическом; здесь и далее в этой работе будем использовать их как синонимы). Их естественно сравнить с материалами, опубликованными по берегам европейских морей умеренной и бореальной области, которые отличаются наибольшей, по сравнению с другими регионами, подробностью.

В своем анализе мы были ограничены следующими обстоятельствами. Во-первых, результаты обследования полных береговых профилей представлены в работе только для западно-палеарктических районов, материалы же прочих локалитетов привлечены главным образом для анализа таксоценов клещей двух циркумполярных ассоциаций низких маршей (Раздел 6.3). Поэтому закономерности, которые мы обсуждаем в этой главе, должны рассматриваться как предварительные. Более того, определение значительной части видов отрядов Prostigmata, Endeostigmata, Astigmata доведено до уровня рода (Глава 4). Соотнесение таких неидентифицированных видов было выполнено только для населения ассоциаций *Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae* (см. Раздел 6.3). Полноценный ареалогический анализ западно-палеарктического списка был возможен исключительно для орибатид и мезостигмат.

4.1. Характеристика видового богатства клещей морских литоралей российского сектора Арктики

На данный момент более-менее точно оценить уровень локального видового богатства прибрежных акарофаун в Арктике возможно только на локальном уровне, исходя из данных, полученных в районах, где были обследованы полные береговые профили: от пионерных до переходных местообитаний. В этом ряду разнообразие клещей отличается на порядок от зоны полярных пустынь к Субарктике (6–99 видов, Таблица 4.1).

Расчетные оценки разнообразия во всех случаях оказываются выше эмпирических, причем в отдельных ситуациях (например, о. Шокальского и Паханческая губа) – существенно выше (Таблица 4.1). Формально наибольшее число видов клещей зафиксировано на небольшом приморском лугу на побережье Кольского залива (99 видов). Это не многим больше, чем выявлено в более северных тундровых районах п-ва Канин (Шойна) и Большеземельской тундры (Паханческая губа).

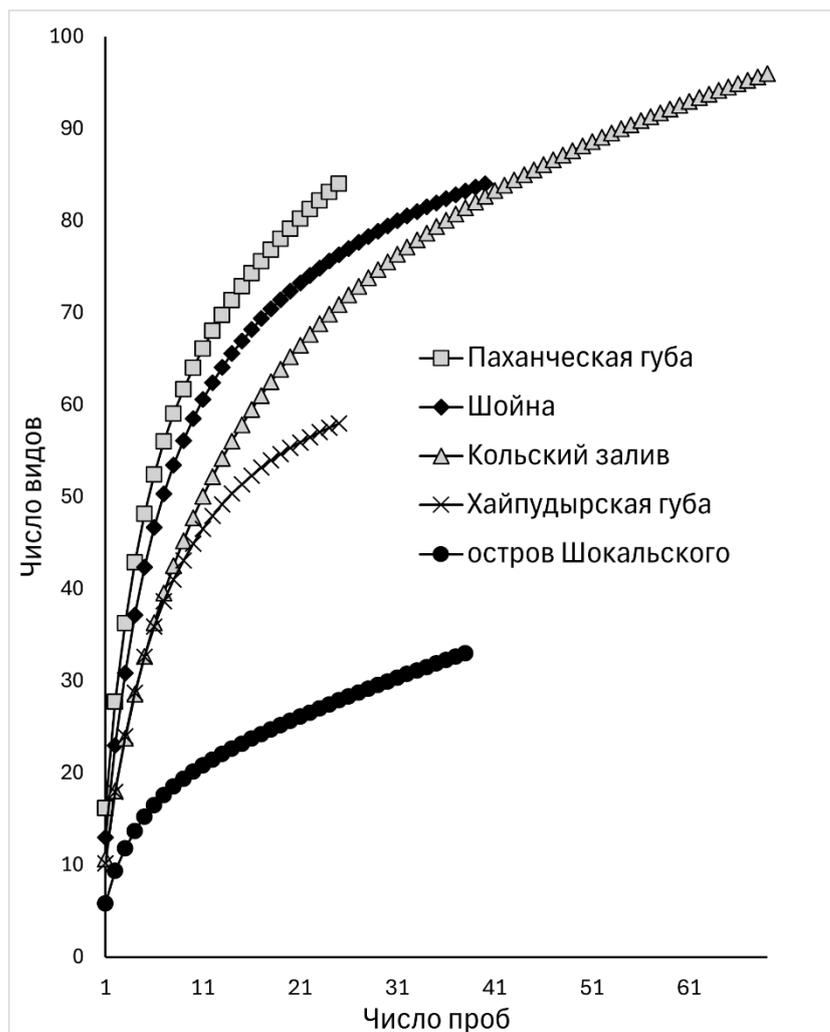


Рисунок 4.1. Кривые разрежения видового богатства литоральных клещей для пяти районов западно-палеарктического сектора Арктики, где были обследованы полные береговые профили.

Кривые разрежения ([Рисунок 4.1](#)), построенные для районов из [Таблица 4.1](#) (кроме о. Большевик), не имеют тенденции к выполаживанию, также указывая, что реальный уровень разнообразия может быть еще выше при увеличении числа проб. Примечательно, что, несмотря на разницу в объеме материала, эти кривые для всех обследованных районов Субарктики и Низкой Арктики (Кольский залив, Шойна, Паханческая и Хайпудырская губы) имеют более-менее сходный вид. Только наиболее северный (высокоарктический) район – о. Шокальского – отличается в этом отношении от прочих, хотя и тут соответствующая кривая не выходит на плато.

Таким образом, вероятно, при прочих равных условиях, нет принципиальной разницы в объемах парциальной литоральной фауны между районами Субарктики и Низкой Арктики. Значительное сокращение видового богатства наблюдается в высокоарктических

районах. Детальное обследование береговых местообитаний о. Шокальского, который лежит в переходной полосе арктических тундр, выявило всего 38 видов ([Раздел 4.1](#); [Таблица 4.1](#)). В это число вошли и обитатели таких специализированных субстратов, как помет гусеобразных, и виды, найденные в сильно распресненных участках. Большая часть этих местообитаний находилась в одинаковых условиях приливного затопления ([Таблица. 5.2](#)), что делало возможным сравнение общей береговой фауны острова с другими районами. Тем не менее, суровый климатический режим, вероятно, определил пониженное, по сравнению с южными районами, видовое богатство клещей.

Вероятно, минимальное, или близкое к тому, разнообразие клещей описано с побережья о. Большевик (арх. Северная Земля). Среди редких разреженных куртин *Puccinellia phryganodes*, которая здесь еще встречается, обнаружены всего 6 видов ([Макарова, 2002](#); [Приложение 1](#)).

Таблица 4.1. Число видов клещей в парциальных литоральных фаунах западно-палеарктического сектора Арктики.

Район	Ч и с л о в и д о в				
	Выявленное	Chao-1	iChao-1	ACE	Squares
В ы с о к а я А р к т и к а					
о. Большевик	6	6.49	6.49	6.82	6.28
о. Шокальского	38	49.5	59.62	56.2	57.36
Н и з к а я А р к т и к а					
Паханческая губа	84	136.5	202.1	94.6	99.19
Хайпудырская губа	58	62.0	64.66	63.48	62.53
Шойна	84	90.0	92.09	92.07	92.49
С у б а р к т и к а					
Кольский залив	99	117.9	129.4	110.2	132.5

Полученные данные по разнообразию Mesostigmata и Oribatida возможно сравнить с результатами обследования более южных берегов Европы, где фаунистические исследования литоральных клещей проводятся с начала прошлого столетия ([Halbert, 1920](#)). Локальное разнообразие клещей может значительно варьировать от района к району ([Рисунок 4.2](#)). Тем не менее, согласно нашим данным, сокращения объема фаун в широком градиенте от берегов южных морей Европы (побережье Португалии, Черное и Каспийское моря) до литоралей в зоне Низкой Арктики (районы п-ва Канин и Большеземельской тундры) не происходит ([Рисунок 4.2](#)). Только в Высокой Арктике, как отмечено выше, число зарегистрированных на берегу видов уже сильно уменьшено (о. Шокальского), а в зоне

полярных пустынь виды указанных отрядов на литоралиях не обнаружены вовсе ([Макарова, 2002; Приложение 1](#)).

Вероятно, гораздо большее влияние, по сравнению с широтным положением, оказывает комплекс локальных условий и степень изученности конкретного района ([Бизин, Макарова, 2022](#)). Например, число видов мезостигмат, найденных на каменистых литоралиях в Великобритании ([Pugh, King, 1985; 1988](#)) и Ирландии ([Halbert, 1920](#)) меньше, чем в сходных климатических условиях в Прибалтике ([Salmane, 1996; Salmane, Spungis, 2008](#)), как и в более северных районах в Кандалакшском ([Бызова и др., 1986; Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#)) и Кольском заливах ([Makarova, Bizin, 2020](#)). В последних трех районах, зона собственно литорали на пологих берегах обрамлена полосой приморских лугов, которые дополнительно обогащены значительным числом видов из окружающих местообитаний, не имеющих никакой связи с собственно побережьем (см. [Раздел 5.4](#)).

Наши сборы на высокоарктическом острове Шокальского в Карском море позволяют оценить вклад литоральных местообитаний в объем локальной фауны: из 81 известного для острова вида на побережье обитает 38, то есть – около половины видового списка (46%). Это приблизительно столько же, сколько населяет наиболее теплообеспеченные участки, такие как дриадовая тундра или дернина норы песцов (34–37 видов; [Bizin, Makarova, 2024](#)). Сходное соотношение (около половины видов локальной фауны зарегистрированы в береговых местообитаниях) было получено при оценке ландшафтного распределения микроартропод в Болешеземельской тундре ([Рожнов и др., 2019](#)), Кольской Субарктике ([Бабенко, 2012](#)) и на Ямале ([Бабенко, Антипова, 2022](#)).

Хотя мы не имеем данных о разнообразии на острове Шокальского ряда массовых отрядов насекомых (двукрылые и перепончатокрылые), все прочие изученные группы наземных и пресноводных беспозвоночных (коллемболы, пауки, жуки и ракообразные) уступают клещам по числу видов ([Novichkova, Chertoprud, 2017; Makarov et al., 2018; Nekhaeva, 2018](#); А.Б. Бабенко, устн. сообщ., 2018).

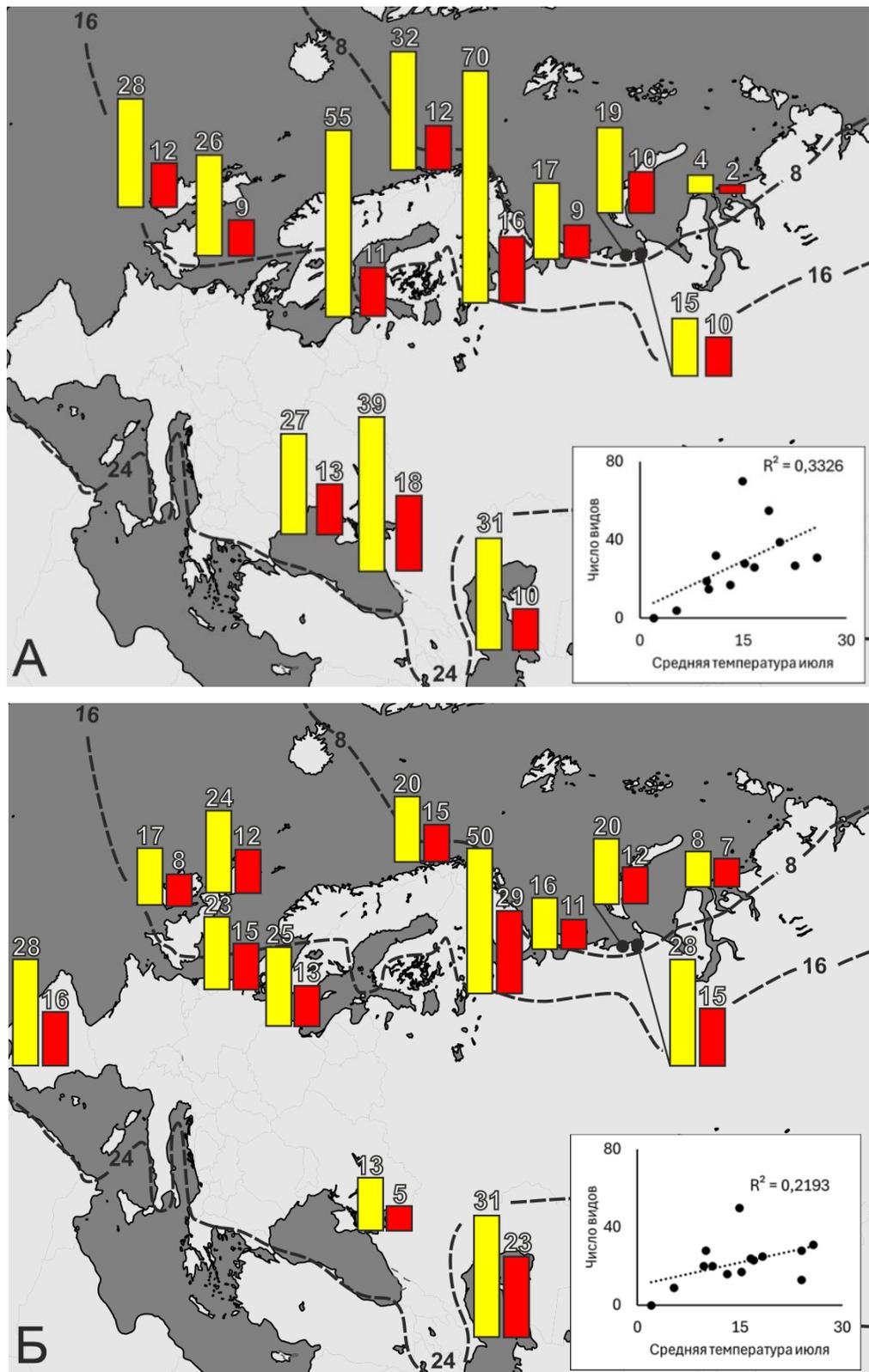


Рисунок 4.2. Число видов (желтый) и семейств (красный) клещей в парциальных литоральных фаунах Западной Палеарктики. Пунктирными линиями показаны изотермы июля. А – Mesostigmata; Б – Oribatida. По: [Halbert, 1920](#); [Weigmann, 1971, 1973, 2008](#); [Polderman, 1974](#); [Pugh, King, 1985, 1988](#); [Бызова и др., 1986](#); [Salmane, 1996](#); [Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#); [Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Salmane, Spungis, 2008](#); [Zaitsev, Rystina, 2014](#); [Makarova, Bizin, 2020](#); [Makarova, Ermilov, 2022](#); [Bizin, Makarova, 2024](#).

В этом отношении ценно комплексное обследование беломорских остров ([Бызова и др., 1986](#)), в котором было ревизовано разнообразие большинства значимых таксонов почвенных животных. Хотя в работе только орибатида и мезастигматы рассмотрены на уровне видовых списков, а для всех остальных клещей приводятся общие количественные показатели, хорошо видно, что даже эти два отряда суммарно превосходят разнообразие таких многочисленных групп, как нематоды, ногохвостки или жесткокрылые ([Рисунок 4.3](#)). Аналогичный результат был получен и при обследовании гораздо более бедной каменистой литорали острова Марион в Субантарктике ([Mercer et al., 2000](#)).

Приведенные выше оценки уровня разнообразия клещей в литоральных местообитаниях в Арктике указывают на первостепенное место этой группы в структуре наземной фауны берегов. В условиях высоких широт заметная доля видов, входящих в состав локальных фаун, может быть преимущественно или исключительно ограничена приморскими ландшафтами ([Convey et al., 2014](#)). Это обстоятельство, вероятно, должно учитываться при составлении списков локальных фаун и региональных каталогов.

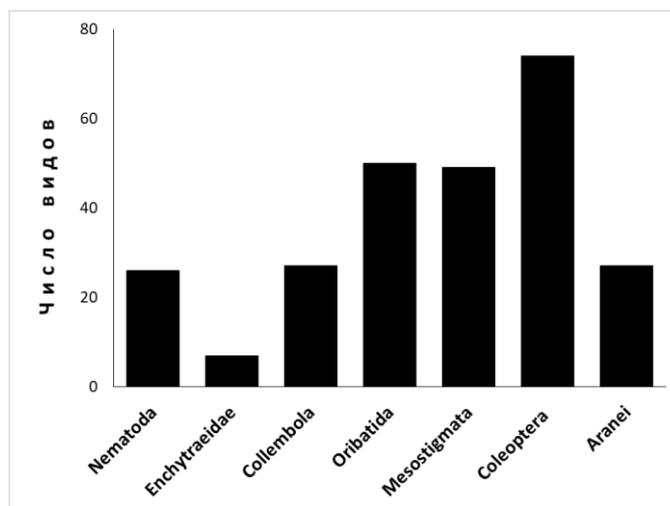


Рисунок 4.3. Видовое разнообразие массовых групп почвенных беспозвоночных на соленых приморских лугах о. Ряжков, Кандалакшский залив, Белое море (по Ю.Б. Бызовой с соавторами, [1986](#)).

4.2. Новые, редкие и интересные находки видов клещей: результаты ревизии разнообразия морских берегов

В подтверждение сказанного выше приведем ряд примеров интересных находок, включая, вероятно, новые и редкие для Арктики виды клещей, которые были обнаружены нами, или нашими коллегами в результате анализа сборов из береговых местообитаний.

Несмотря на относительно неплохую изученность фауны Фенноскандии ([Huhta et al., 2010](#); [Макарова, 2012](#); [Leonov, 2020](#); [Leonov, Rakhleeva, 2020](#)) на побережье Кольского залива отмечены два ранее неизвестных представителя сем. Halolaelapidae: *Halolaelaps* (*Halogamasellus*) sp. aff. *evansi* и *Halolaelaps* (*Saprogamasellus*) sp. ([Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#)). Оба вида – характерные обитатели приливно-отливной зоны (эулиторали), а *Halolaelaps* sp. aff. *evansi* – один из немногих видов, населяющих полосу живых фукоидов ([Раздел 5.4](#)). Помимо Кольского залива этот вид ранее уже отмечался на Белом море ([Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#)).

Новые виды клещей были обнаружены и на берегах северных морей российского Дальнего Востока. По материалам из нескольких районов (Певек, залив Лаврентия, Магаданская область; [Раздел 6.3](#)) О.Л. Макаровой был описан *Thalassogamasus sidortschukae* (Parasitidae, Mesostigmata), строго приуроченный к различным литоральным местообитаниям (грунт, штормовые выбросы) ([Makarova, 2019](#)). В северном Охотоморье (Ольская лагуна и устье р. Яна в Магаданской области) обнаружен мезостигматический вид рода *Dendrolaelaps* (Digamasellidae, Mesostigmata), сходный с европейским *D. halophilus* (Willmann, 1951). Дальневосточный *Dendrolaelaps* обычен в грунте под галофитной растительностью (*Puccinellia phryganodes*, *Carex subspathacea*), а также в зоне супралиторали (*Leymus mollis*).

Несколько интересных для Арктики находок сделаны в результате нашей работы на о. Шокальского ([Бизин и др., 2021](#); [Bizin, Makarova, 2024](#)). Второй раз после первоописания и впервые в российском секторе Арктики обнаружен редкий вид клещей-краснотелок *Charadracarus hurdi*, сем. Johnstonianidae, определение Дж. Маколь (J. Maĳol), [Рисунок 4.4](#). На острове этот клещ, ранее известный из Северной Америки (мыс Барроу, Аляска; Newell, 1960, [Рисунок 5.2.2](#)) был обычен в заболоченных местообитаниях (марш высокого уровня, пушицевое болото; [Bizin, Makarova, 2024](#)).

Также впервые в России найден вид *Evadorhagidia* cf. *quinqusetata*, как и сам род *Evadorhagidia* (сем. Rhagidiidae, Prostigmata). Аналогично *Ch. hurdi* этот вид был известен из канадской Арктики (мыс Аткинсон; [Рисунок 5.2.2](#)). В описании отмечается, что клещи были собраны под плавником на берегу моря Бофорта ([Zacharda, 1980](#)). При таком разбросе скудных находок, вероятно, что оба эти вида встречаются циркумполярно.



Рисунок 4.4. *Charadracarus hurdi* (Johnstoniidae, Prostigmata) из проб марша высокого уровня (Ш) острова Шокальского, Карское море, август 2016 г. Фотография К.В. Макарова.

Достаточно неожиданно на побережье о. Шокальского в полосе *Puccinellia phryganodes* был обнаружен партеногенетический космополит *Cosmochthonius lanatus* (Cosmochthoniidae, Oribatida). Ранее вид уже отмечался несколько раз в Арктике ([Гришина, Мордкович, 1996](#); [Паньков, 2002](#)). Было высказано предположение, что локальные популяции *C. lanatus* тяготеют к местообитаниям с большой долей участков голого грунта, как это имеет место на низких маршах или в пятнистых тундрах ([Бизин и др., 2021](#)).



Рисунок 4.5. Находки видов клещей *Charadracarus hurdi* (красный) и *Evadorhagidia* cf. *quinqueseta* (синий) в Арктике.

Массовые сборы на острове послужили основой для сравнительного анализа клещей, формально отнесенных к виду *Hermannia gigantea* Sitnikova, 1975 с представителями вида *Hermannia scabra* (L. Koch, 1879), собранными в других районах Арктики ([Рисунок 4.6](#)). Эти клещи оказались идентичными, и, таким образом, вид *H. gigantea* был признан синонимом. Тот же материал был использован для описания преимагинальных стадий *H. scabra*, а также характеристики его биотопических предпочтений ([Ermilov et al., 2019](#)).

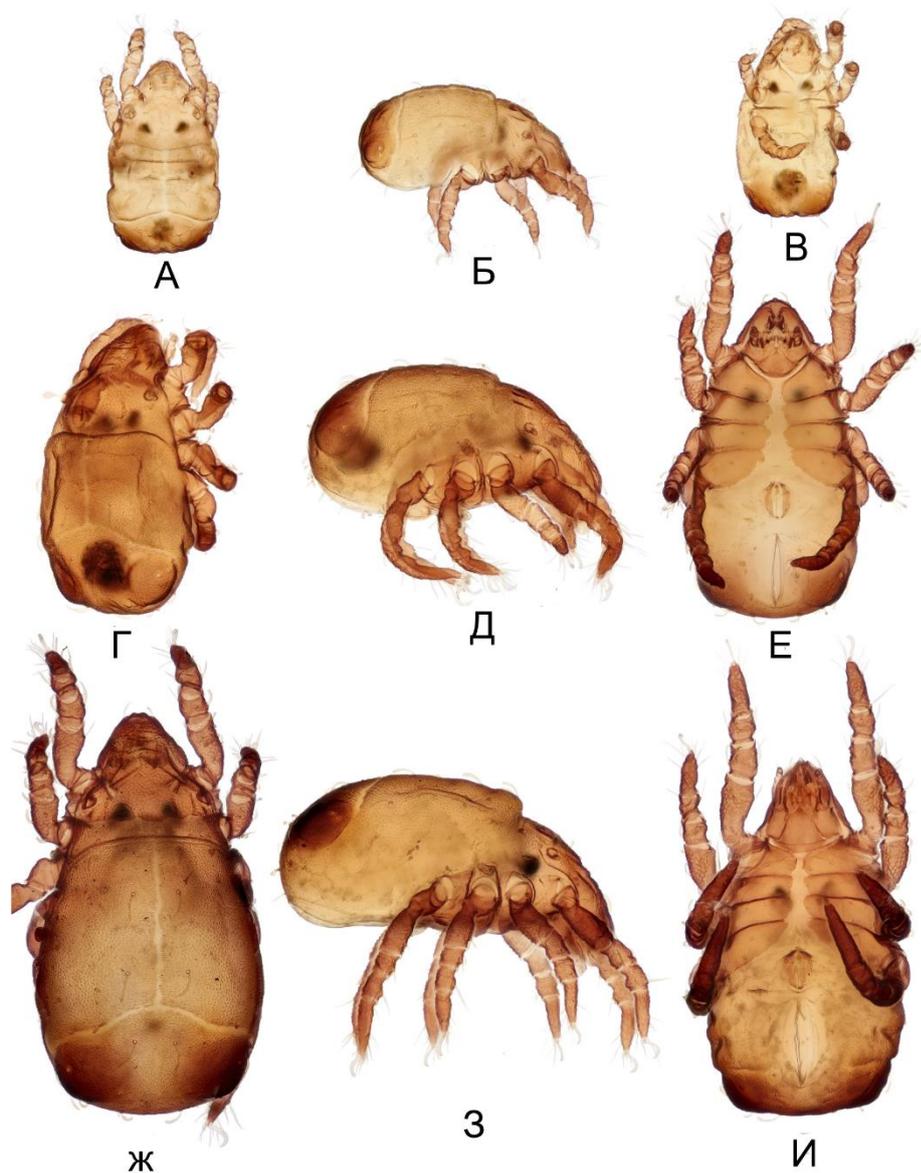


Рисунок 4.6. *Hermannia scabra*: преимагинальные стадии. А–В – личинка; Г–Е – дейтонимфа; Ж–З – тритонимфа. Фотография К.В. Макарова из [Ermilov et al., 2019](#).

4.3. Таксономическая структура фауны

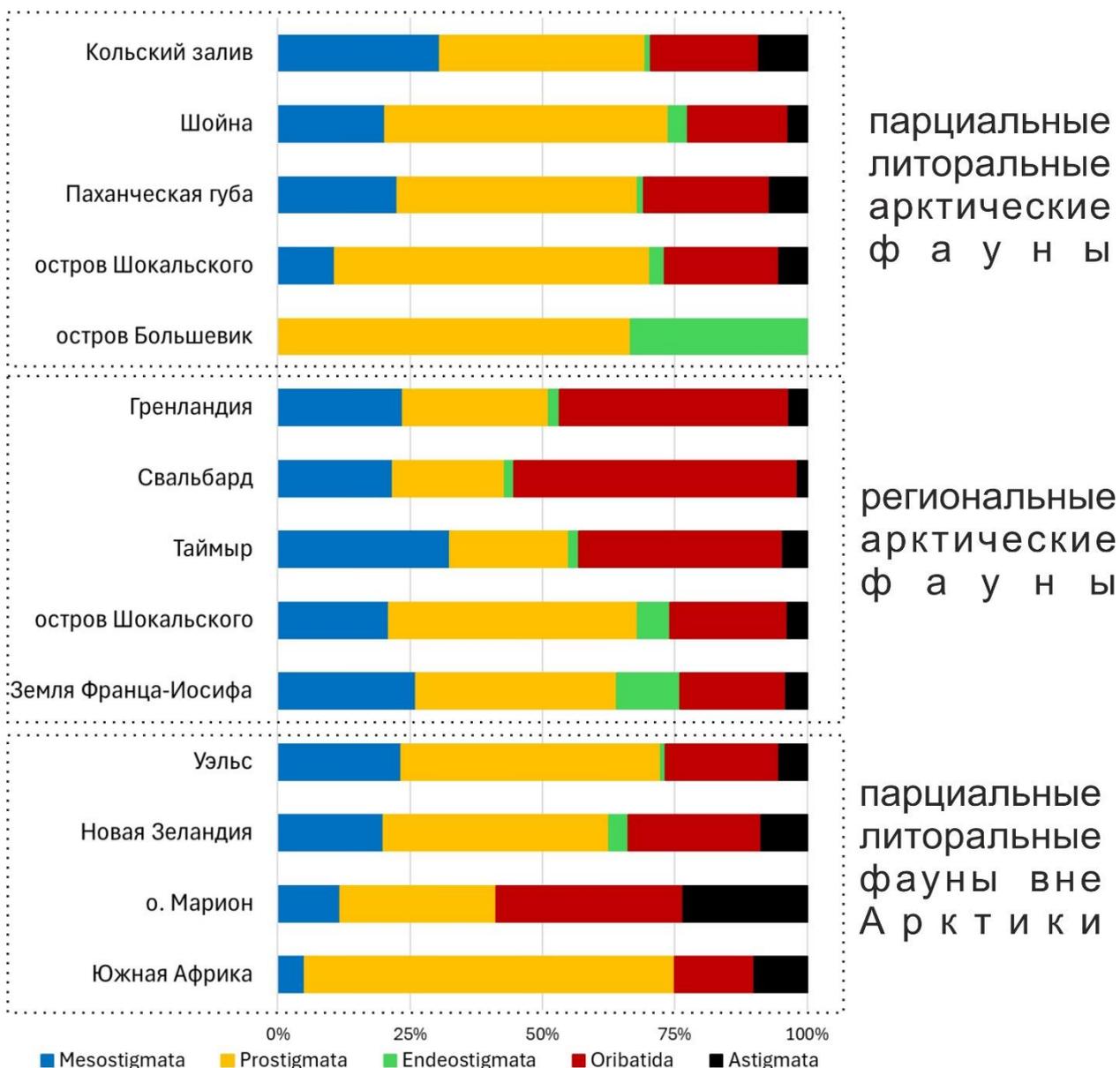


Рисунок 4.7. Макротаксономическая структура (соотношение отрядов) литоральных и региональных арктических, а также внеарктических литоральных фаун клещей. По: [Luxton, 1967, 1990](#); [Pugh, King, 1985, 1988a, b](#); [Mercer et al., 2000](#); [Proceş, Marshall, 2002](#); [Макарова, 2002, 2014](#); [Seniczak et al., 2020](#); [Makarova, 2023](#); [Bizin, Makarova, 2024](#).

В составе арктической фауны представлены пять основных групп клещей – Mesostigmata, Prostigmata, Endeostigmata, Oribatida и Astigmata ([Hodkinson et al. 2013](#); [Макарова, 2014](#); [Seniczak et al., 2020](#)). Внутри модельного восточноевропейско-западносибирского сектора их соотношение более-менее постоянно в пределах районов Субарктики–Низкой Арктики ([Рисунок 4.7](#)). Приблизительно от трети до половины всех клещей приходится на отряд Prostigmata, что согласуется с рядом исследований,

выполненных на литоралиях в других регионах мира ([Pugh, King, 1988a, b](#); [Luxton, 1990](#); [Proceş, Marshall, 2002](#)). Однако, в указанных работах значительная доля всех простиigmat – это высокоспециализированные виды сем. Halacaridae. В Южной Африке на их долю приходится 58% всех клещей ([Proceş, Marshall, 2002](#)). В наших собственных сборах это семейство представлено в пробах грунта и водорослей только в Кольском заливе, где отмечены не менее 5 видов ([Таблица 5.11](#)).

В полярных пустынях, литоральные акароценозы образованы представителями групп Eupodina и Endeostigmata (сем. Nanorchestidae, Terpnacaridae) ([Макарова, 2002](#); [Рисунок 4.7](#); [Таблица 4.2](#)), а виды отрядов Mesostigmata и Oribatida не образуют на литоралиях постоянных популяций и отмечаются там только в виде единичных находок (например, [Makarova, 2023](#)).

Описанная ситуация с галакаридами также иллюстрирует слабую изученность разнообразия Prostigmata в Арктике. Например, для фауны Гренландии указаны всего 3 вида семейства ([Макарова, 2014](#)), для Шпицбергена известно 12 видов ([Chertoprud et al., 2017](#); [Seniczak et al., 2020](#)), а всего для Арктики указано порядка 30 видов, что значительно меньше, чем в тропических и умеренных широтах. Справедливости ради отметим, что сокращение разнообразия галакарид в Заполярье считается естественной закономерностью, по крайней мере для мелководий, включая и литоральные местообитания ([Bartsch, 2004](#)).

Отсутствием подробной информации о составе многих групп простиigmat в Арктике объясняется пониженный вклад этого отряда в структуру региональных фаун ([Рисунок 4.7](#)), на что неоднократно указывали многие авторы ([Coulson, Refseth, 2004](#); [Makarova, Böcher, 2009](#); [Макарова, 2014](#); [Coulson et al., 2014](#); [Seniczak et al., 2020](#)). Показателен случай наших собственных работ на о. Шокальского ([Bizin, Makarova, 2024](#)). Из-за его небольших размеров (20 × 30 км) и монотонности рельефа (максимальная высота – 11 м н.у.м.) нам удалось обследовать довольно полный набор основных местообитаний, включая специфические зоогенные. Благодаря этому, для фауны острова получена картина, в которой соотношение отрядов клещей, видимо, близко к реальной ситуации.

На морских берегах Арктики основу разнообразия простиigmat составляют виды семейств Eupodidae, Neorugmerphoridae, а также Scutacaridae ([Таблица 4.2](#)). В отдельных районах они объединяют суммарно 15–20% всего разнообразия клещей. В большинстве районов не менее разнообразны представители сем. Ascidae (Mesostigmata), что типично для арктических ландшафтов вообще ([Lindquist, 1961](#); Макарова 1999, 2000, 2002, 2012, 2014; [Makarova, 2023](#)). Исключительно простиigmat вместе с эндеостигматическими

клещами составляют скудное население берегов в зоне полярных пустынь, а панцирные и мезостигматические клещи, как постоянный компонент фауны, отсутствуют. (Макарова, 2002; Таблица 4.2).

Таблица 4.2. Таксономическая структура литоральных фаун клещей западно-палеарктического сектора Арктики. Для каждого района приведены числа таксонов разного ранга и наиболее разнообразные семейства (с числом видов), составляющие не менее 50 % выявленного видового разнообразия. Полужирным шрифтом выделены семейства, которые не менее чем в трех районах входят в число наиболее разнообразных. М – Mesostigmata; P – Prostigmata; E – Endeostigmata; A – Astigmata.

Район	Число			Наиболее разнообразные семейства клещей
	ВИДОВ	родов	семейств	
Кольский залив	99	70	42	Parasitidae (7) M, Ascidae (6) M , Eupodidae (6) P , Halolaelapidae (5) M, Halacaridae (5) P, Neopygmephoridae (5) P , Scutacaridae (4) P , Acaridae (4) A, Ameronothridae (3) O, Histiostomatidae (3) A
Шойна, п-ов Канин	84	56	41	Eupodidae (8) P , Scutacaridae (7) P , Ascidae (5) M , Stigmaeidae (4) P, Neopygmephoridae (4) P , Tydeidae (4) P, Brachychthoniidae (4) O , Parasitidae (3) M, Rhagididae (3) P, Tarsonemidae (3) P
Паханческая губа	84	57	40	Scutacaridae (9) P , Eupodidae (6) P , Ascidae (5) M , Brachychthoniidae (5) O , Acarididae (5) A, Tydeidae (4) P, Stigmaeidae (4) P, Neopygmephoridae (3) P , Zerconidae (3) M
Хайпудырская губа	58	45	34	Brachychthoniidae (5) O , Ceratozetidae (5) O, Oppiidae (3) O, Neopygmephoridae (3) P , Ascidae (3) M
о. Шокальского	38	31	25	Eupodidae (4) P , Stigmaeidae (3) P, Ascidae (3) M , Ceratozetidae (2) O, Eryophyidae (2) P, Penthaleidae (2) P, Bdellidae (2) P, Scutacaridae (2) P
о. Большевик	6	4	4	Eupodidae (6) P , Bdellidae (1) P, Nanorchestidae (1) E, Terpnacaridae (1) E

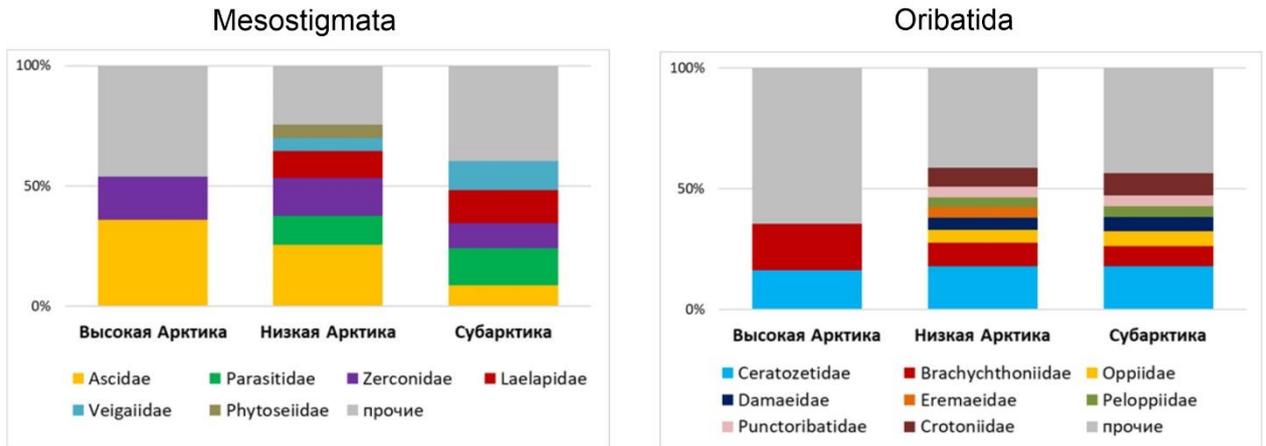
Для арктической фауны относительно хорошо изученных панцирных и мезостигматических клещей ранее были прослежены широтные изменения (на уровне

семейств) макротаксономической структуры ([Behan-Pelletier, 1999](#); [Макарова, 2009](#)). Мы сравнили собственные данные, сгруппировав районы по широтным выделам (Субарктика, Низкая Арктика и Высокая Арктика), с данными, приведенными в цитируемых работах ([Рисунок 4.8](#)). На уровне представленности массовых семейств на разных широтах литоральные фауны подчиняются общим ранее выявленным закономерностям. Выше уже говорилось, что в Арктике основу разнообразия мезостигматических клещей составляют виды сем. Ascidae, вклад которых увеличивается к северу ([Макарова, 2009](#)). В рассматриваемом регионе семейство практически не имеет видов, облигатно связанных с морскими берегами, хотя несколько представителей обычны на литоралиях и, вероятно, могут быть названы галотолерантными (*Antennoseius oudemansi*, *Zerconopsis muestairi*, *Z. labrodorensis*, *Neojordensia sinuata*).

Напротив, большое число клещей, населяющих штормовые выбросы и литоральные почвенные местообитания принадлежат к сем. Parasitidae, которое преобладает в составе фауны Mesostigmata в наиболее южных из рассматриваемых районов. Однако уже на Канине (Шойна), где климатические условия еще относительно мягки, паразитиды уступают ведущие позиции ([Рисунок 4.9](#)) видам сем. Ascidae. Далее на север и восток их вклад в разнообразие клещей только уменьшается. Тем не менее, отдельные виды проникают далеко в зону тундр ([Макарова, 2009](#)) и, вероятно, такие местообитания как литорали могут служить своеобразным каналом, обеспечивающим этот процесс. Сказанное справедливо также и для видов *Dendrolaelaps* (Digamasellidae), *Thinoseius* (Eviphididae), *Pachylaelaps* (Pachylaelapidae) и др. (подробнее – [Макарова, 2009](#); [2012](#)).

Основное отличие между «общими» фаунами и литоральными – это, во-первых, малое разнообразие Zerconidae, которые представлены буквально несколькими неспециализированными видами (*Zercon jouduthae*, *Z. forsslundi*), которые, однако, встречаются регулярно ([Приложение 1](#)). А во-вторых, это – непропорционально высокая представленность видов сем. Halolaelapidae, большое число которых связано с береговыми субстратами ([Рисунок 4.8](#); [Приложение 1](#)).

Вклад семейств в структуру арктической фауны



Вклад семейств в структуру литоральной арктической фауны

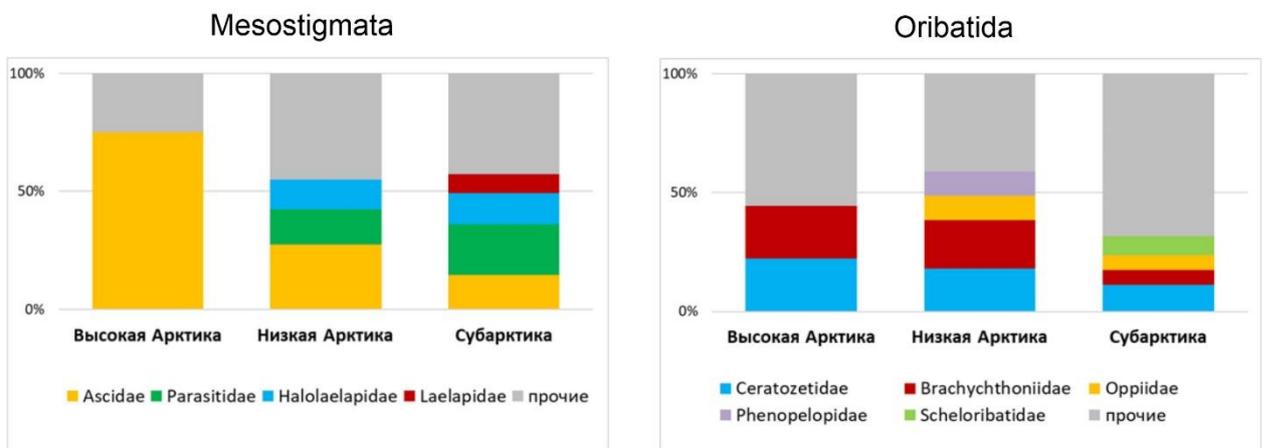


Рисунок 4.8. Соотношение семейств мезостигматических (Mesostigmata) и панцирных (Oribatida) клещей в фауне Арктики и в фауне литорали арктических морей. Структура общих арктических фаун Mesostigmata и Oribatida рассчитана в основном по работам V.M. Behan-Pelletier (1999) и О.Л. Макаровой (2014).

Для сравнения широтных трендов в составе фаун панцирных клещей воспользовались данными, полученными на североамериканском материале (Behan-Pelletier, 1999). Такое сравнение считали корректным, поскольку основная часть северных видов орибатид имеет обширные голарктические ареалы (Behan-Pelletier, 1999; Makarova, Böcher, 2009; Melekhina, 2020; Behan-Pelletier, Lindo, 2023). Результат подтвердил это предположение: не считая более ограниченного разнообразия семейств, изменение таксономической структуры литоральных фаун в широтном градиенте аналогично общей картине (Рисунок 4.8).

Основу разнообразия составляют виды сем. Brachychthoniidae и Ceratozetidae. Среди Brachychthonioidea на берегах северных морей встречаются не менее 5 родов и 11 видов, большая часть приходится на род *Liochthonius* (Приложение 1). Виды группы, так же как

эуподиды и нанорхестида (Prostigmata и Endeostigmata, соответственно), которые преобладают в акарофаунах высоких широт (Макарова, 2002; Makarova, 2023), имеют мелкие размеры (до 400 мкм – виды рода *Eobrachychthonius*) и слабо склеротизованы, потребляют жидкую пищу. Считается, что комплекс перечисленных особенностей способствовал успешной колонизации полярных ландшафтов этой группой (Макарова, 2002).

Наибольшее разнообразие Brachychthonioidea зарегистрировано в районах, отнесенных к Низкой Арктике (Приложение 1). Севернее происходит общее сокращение видового богатства всех таксонов орибатид, которые встречаются на литоральных. В местных парциальных фаунах они представлены 1–2 видами. Это могут быть – *Liochthonius sellnicki* (Brachychthoniidae), *Cosmochthonius lanatus* (Cosmochthoniidae), *Svalbardia lucens*, *Diapterobates notatus* (Ceratozetidae), а также *Hermannia scabra* (Hermanniiidae), *Suctobelbella* sp. (Suctobelbidae), *Ameronothrus nigrofemoratus* (Ameronothridae), *Tectocephus velatus* (Tectocephidae).

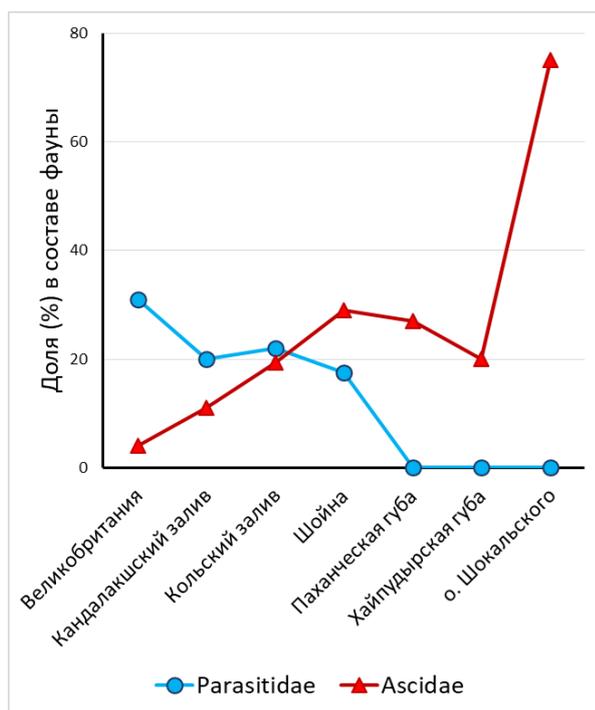


Рисунок 4.9. Вклад (% от общего разнообразия Mesostigmata) видов сем. Parasitidae и Ascidae в разнообразии отряда на морских берегах в разных районах севера Западной Палеарктики. По: Pugh, King, 1985, 1988; Бызова и др. 1986; Makarova, Bizin, 2020; Bizin, Makarova, 2024.

4.4. Особенности ареалогии и основные географические тренды (на примере Mesostigmata и Oribatida)

В общей сложности береговую зону морей севера Восточной Европы населяет не менее 95 видов отряда Mesostigmata и 92 видов Oribatida. Без беломорских районов эта цифра сокращается до 69 и 57 видов, соответственно. Большинство гамазид (37 видов) в своем распространении ограничены Западной Палеарктикой. Их ареалы в [Приложении 1](#) обозначены как европейские, гренландско-европейские, европейско-западносибирские, наконец, собственно западно-палеарктические. Последние две категории неразличимы. Среди наиболее обычных видов – это, например, *Zercon jouduthae*, *Saprolaelaps punctulatus*, *Vulgarogamasus trouessarti*, *Arctoseius minutus* и др. С другой стороны, практически не представлены в составе фауны клещи, ареалы которых обычно обозначаются в литературе как «сибирские». К этой группе принадлежит лишь редкий *Iphidozercon colliculatus*. К ней же, вероятно, примыкает восточноевропейско-сибирский *Pachylaelaps kievati*. В этом отношении специализированная литоральная фауна следует общим закономерностям: вклад сибирских видов в акарофауну восточно-европейских тундр невелик – всего порядка 6% ([Макарова и др., 2019](#)). Однако соотношение «европейских» и «сибирских» видов в составе общей региональной фауны клещей оценивается приблизительно равным.

Широкоареальные виды (голарктические, космополитные и семикосмополиты) суммарно вносят примерно такой же вклад, как и западно-палеарктические. Среди мезостигматических клещей это порядка 35 видов (22 голарктических и 13 распространенных всесветно). Доля таких видов среди панцирных клещей, как и следовало ожидать ([Макарова, 2014](#)), существенно выше: 70 видов, из которых 25 – космополиты и семикосмополиты, а порядка 42 – голаркты. То же отмечалось и для общей региональной фауны Oribatida ([Melekhina, 2020](#)). Практически полное отсутствие в фаунах панцирных клещей видов с более-менее выраженными региональными ареалами хорошо известно и интерпретируется в контексте более длительной геологической истории орибатид и более медленных скоростей эволюции в группе ([Makarova, Böcher, 2009](#); [Young, Hebert, 2015](#)).

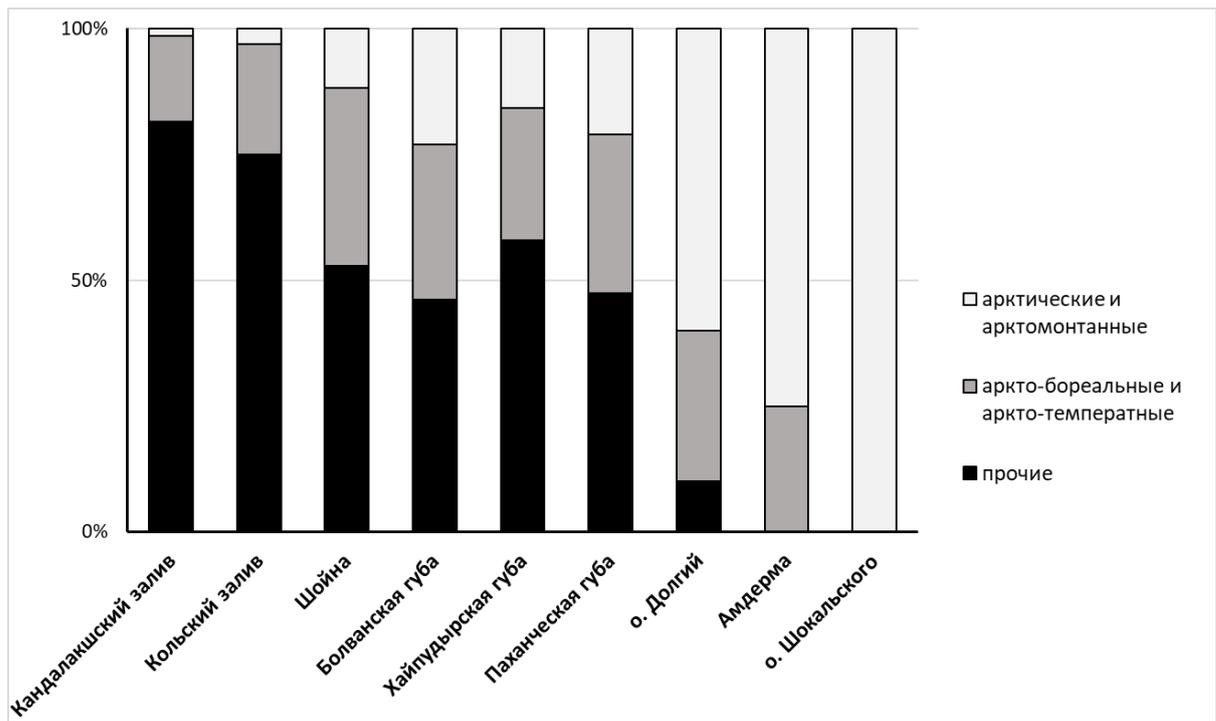


Рисунок 4.10. Представленность криобионтных, аркто-бореальных и аркто-температных видов отряда Mesostigmata в локальных литоральных фаунах.

Один из важнейших показателей, характеризующих арктические фауны, – это процент специализированных криобионтных видов в их составе (см, например, [Chernov, Makarova, 2008](#); [Prokin et al., 2017](#); [Makarova, 2023](#)). В нашем материале прослеживается тренд увеличения данной фракции в составе локальных литоральных акарофаун на север и восток. По указанным выше причинам он более отчетлив для мезостигмат, которых и использовали для иллюстрации явления ([Рисунок 4.10](#)).

Арктические виды практически отсутствуют в беломорских и кольских материалах (исключение – *Antennoseius oudemansi*). Литорали этих районов населены, в основном, видами, тяготеющими к умеренному поясу или полизональными. Ранее на примере ряда групп было показано, что фауны даже тундроподобных ландшафтов Кольского полуострова практически не содержит арктических элементов и имеет скорее бореальный облик ([Юрцев и др., 1978](#); [Бабенко, 2012](#); [Макарова, 2012](#); [Нехаева, 2018](#); [Leonov, 2020](#); [Leonov, Rakhleeva, 2020](#)).

В то же время, на крайнем северо-востоке Европы вклад арктических видов в литоральные фауны становится существенным и превышает для Mesostigmata 50%. Располагающиеся здесь острова Печорского моря (Долгий и Вайгач), а также север Югорского полуострова (Амдерма), находятся практически на границе Низкой и Высокой

Арктики ([CAVM Team, 2003](#)), и преваляирование в составе их парциальных фаун криобионтных форм, вероятно, нужно рассматривать как один из качественных переходов. Все виды гамазид, найденные на берегах высокоарктического о. Шокальского, имеют арктические ареалы ([Приложение 1](#)). Однако, видов, распространенных на арктических морских берегах циркумполярно, не так много – порядка 10 среди мезостигмат (в том числе, например, *Dinychus micropunctatus*, *Arctoseius haarlovi*, *A. multidentatus*, *Proctolaelaps parvanalis*, *Neoseiulus* cf. *ellesmerei*), и всего пара видов среди орибатид (*Camisia dictyna* и *Svalbardia lucens*).

Ряд видов гамазовых и панцирных клещей, которые считаются специализированными обитателями прибрежных субстратов (грунта и гниющих водорослей), представлены в Западной и Восточной Палеарктике изолированными популяциями (разделенными разрывом), а многие пары видов представлены в этих регионах соответствующими викарирующими формами ([Приложение 1](#); [Приложение 3](#)). При этом степень изоляции, как и локализация самого разрыва, различны. Например, у аркто-бореального панцирного клеща *Ameronothrus nigrofemoratus* (Ameronothridae), который в Арктике распространен циркумполярно ([Артамонова и др., 2023](#); [Глава 6](#), Рисунок 6.4), она минимальна. Этот вид – практически единственный среди специализированных обитателей берегов заходит в высокоарктические районы Сибири (обычен даже в районе пос. Диксон), однако отсутствует на самом севере Таймыра и на Северной Земле. Далее на Востоке он обнаружен на побережье р. Амбарчик (Колымская низменность), но, вероятно, встречается и в более западных районах, избегая на материке только относительно небольшого участка на самой северной оконечности Таймыра.

Противоположенный пример – это температурный *Dissoloncha superba* (Macrochelidae, Mesostigmata). Вид практически не проникает в собственно арктические районы. В Западной Палеарктике он доходит до севера Кольского полуострова и потом вновь «появляется» только в субарктических районах российского Дальнего Востока ([Приложение 1](#)).

В общем виде такие системы известны как амфипалеарктические или амфибореальные виды/дизъюнкции ([Thorne, 1972](#); [Briggs, 1974](#); [Матюшкин, 1976](#); [Laakonnen 2015](#); [Laakonnen et al., 2021](#)). Их происхождение связывают с динамичной климатической историей четвертичного периода. Чередующиеся эпохи похолоданий и потеплений высоких широт способствовали колонизации, вымиранию или частичной изоляции отдельных популяций, с последующей дивергенцией дочерних видов ([Hewitt,](#)

2004), а также их гибридизации, причем, в некоторых случаях, вероятно, неоднократно (подробнее – [Laakonnen et al., 2021](#)). Эта «пульсирующая» система, таким образом, включает в себя и литоральных клещей. Комплексы викарирующих видов дают рода *Phaulodinychus*, *Thalassogamasus*, *Dendrolaelaps*, *Halolaelaps*, *Thinoseius*, *Zachvatkinibates*. Соответствующие списки, а также дополнительные комментарии мы приводим в разделе, посвященном акароценозам циркумполярных ассоциаций низких маршей ([Раздел 6.3](#)), поскольку именно с ними связано большинство перечисленных таксонов.

4.5. Фракция специализированных литоральных видов и ее широтно-зональное распределение

Описание парциальной фауны клещей морских берегов мы завершаем характеристикой ее специализации по отношению к собственно приморским условиям. Такую оценку проще всего дать на основании подсчета видов, которые исключительно или по большей части обитают на литоралиях. Однако в нашем случае такой подход неудобен, поскольку региональные списки включают большое число видов простигмат, многие из которых идентифицированы только до рода. Как уже говорилось выше, соотнесение представителей большого числа простигматических таксонов из разных районов – отдельная трудоемкая задача, которая к тому же не может быть выполнена корректно из-за слабой изученности арктической фауны Prostigmata в целом. Таким образом, как и при ареалогическом анализе мы должны исключить из рассмотрения большинство видов, чего хотелось бы избежать.

Кроме того, сама группа специализированных литоральных обитателей неоднородна: степень связи с побережьем таких видов как *Ameronothrus marinus*, *Saprolaelaps punctulatus* и *Hermannia subglabra* неодинакова. Даже внутри рода *Ameronothrus* виды характеризуются различной адаптированностью к жизни в литоральных условиях (подробнее – см. [Раздел 6.1](#)).

Имея в виду перечисленные обстоятельства, мы попытались выбрать критерий, который бы характеризовал степень приспособленности вида к литоральным условиям, таким образом, чтобы это было возможно установить путем анализа его распределения в конкретном районе (чтобы вовлечь в анализ виды Prostigmata, Endeostigmata и Astigmata). В настоящей работе в качестве такого критерия принимается устойчивость вида к частоте приливного воздействия: как часто местообитание, в котором вид встречается, подвергается затапливанию. Этот критерий выбран нами в результате анализа первичных данных о составе и распределении таксоценов по локальным профилям в разных районах Арктики

(Глава 5), а также на основе обобщения данных о распределении отдельных видов гамазовых и панцирных клещей (Раздел 6.1).

Все клещи подразделяются на четыре категории: первая – наиболее специализированные обитатели литорали, которые встречаются на каменистых и песчаных субстратах в зоне ниже отметки квадратурного отлива; вторая – те, что встречаются на илистых грунтах (главным образом на соленых лугах низкого уровня) в зоне досягаемости прилива средней величины. Третья группа объединяет виды, которые населяют луга среднего и высокого уровня, и состоит из умеренных галобионтов (типичный представитель – *Hermannia subglabra*) и так называемых галотолерантов – гигрофильных видов, которые встречаются в широком спектре гидроморфных биотопов, в том числе и в грунте морских берегов (*Cheiroseius necorniger*, *Svalbardia lucens*). Эти виды способны обитать ниже уровня сизигийного прилива. Последняя группа объединяет виды, избегающие воздействия приливов. Они, как правило, лишены явной экологической специализации. Сюда же отнесены и виды, случайно попадающие в сборы из окружающих биотопов. Более подробное описание принципа выделения экологических групп и их описание приводится далее в [Раздел 6.1](#).

Соотношение перечисленных групп показано на [Рисунке 4.11](#). Удачно, что в опубликованных списках видов клещей на литоралиях Великобритании ([Pugh, King, 1985, 1988](#)), были даны отметки распределения видов относительно основных приливов, что позволило нам использовать эти данные в качестве своеобразной «внешней группы», представляющей умеренный пояс. Все наши районы, в которых обследован полный профиль, характеризуются существенной или полной редукцией группы наиболее специализированных видов (I). В Арктике она представлена единичными видами литоральных галакарид, панцирными клещами *Ameronothrus marinus* и, вероятно, *Zachvatkinibates quadrivertex*.

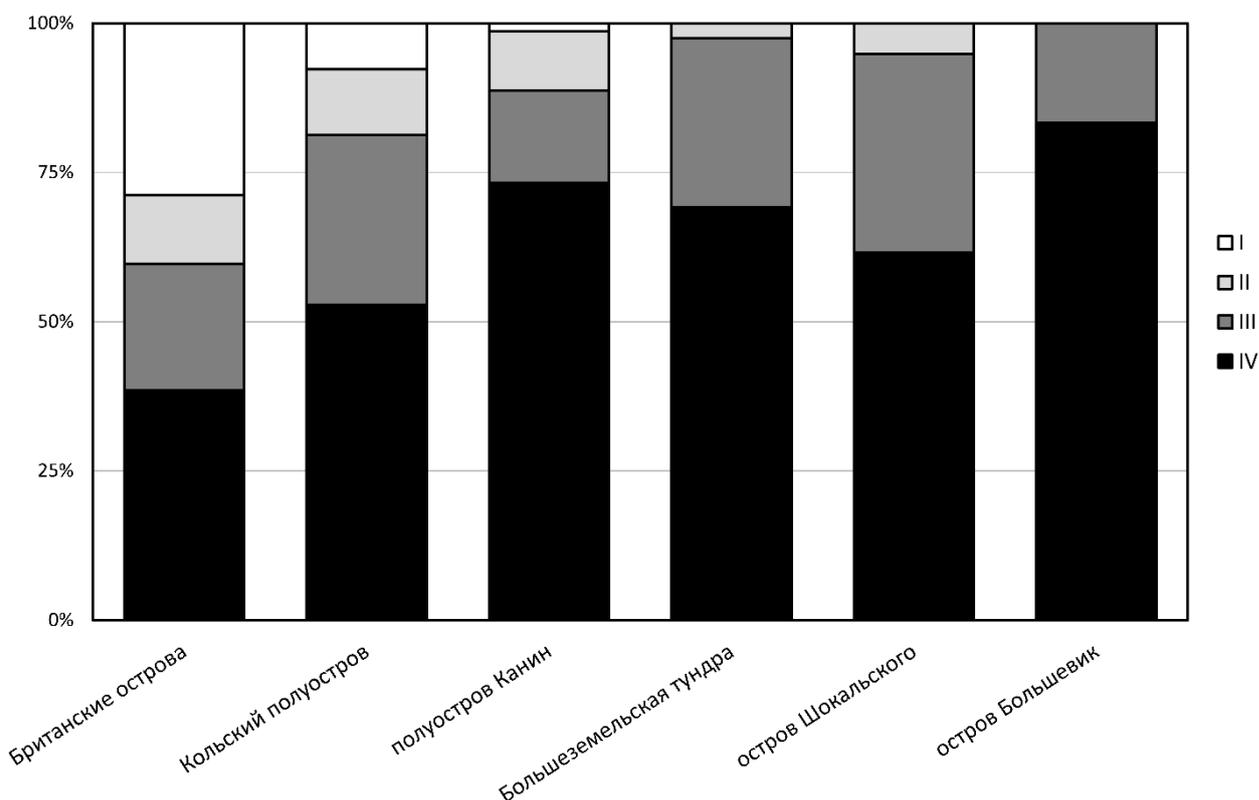


Рисунок 4.11. Соотношение экологических групп клещей по устойчивости к воздействию приливного затопления, как мера специализации литоральной фауны. I – галобионты-обитатели каменистых и песчаных грунтов (населяют нижнюю эулитераль; встречаются ниже квадратного отлива). II – Галобионты-обитатели илистых грунтов (населяют нижнюю эулитераль; встречаются ниже уровня прилива средней величины). III – умеренные галобионты и галотолеранты (населяют верхнюю эулитераль; встречаются ниже уровня сизигийного прилива). IV – Мезофилы и галоксены (населяют супралитераль; подвергаются затоплению только во время сильных нагонов и штормов). Подробная характеристика групп дана в Таблице 6.2.

Сокращение видов второй группы начинается в районах Низкой Арктики, где из довольно разнообразного списка остаются отдельные представители, такие как *Halolaelaps coxalis*, *Cheiroseius salicorniae*, *Vulgarogamasus trouessarti*, *Ameronothrus lineatus*. На высокоарктическом о. Шокальского эта фракция представлена лишь парой видов – *Halolaelaps cf. gerlachi* и *Ameronothrus nigrofemoratus*. Отметим, что даже в самых теплых районах Кольской Субарктики виды первой и второй групп не составляют и пятой части всего разнообразия (18%), а далее на север и восток их вклад только уменьшается ([Рисунок 4.11](#)). Конкретные механизмы элиминации специализированных литоральных видов обсуждаются далее на примере биотопического и широтного распределения видов рода *Ameronothrus* ([Раздел 6.1](#)). Несмотря на малое видовое разнообразие, оставшиеся виды могут иметь очень высокие численности, как например, те же *A. nigrofemoratus* и *Z. quadrivertex* ([Глава 5](#)).

Таким образом, в Арктике наблюдается своеобразный компенсационный процесс: население клещей низких и средних уровней берега в основном состоит не из специализированных (галобионтных) форм, а из видов, которые в этой работе мы называем «широкими гигрофилами». Наиболее характерный пример таких видов – циркумполярный *Svalbardia lucens*, который обычен в тундровой зоне в самых разных влажных местообитаниях ([Ermilov et al., 2022](#)). Вероятно, что в таком же ключе нужно интерпретировать и повышенную, по сравнению с умеренным поясом, представленность видов четвертой группы ([Рисунок 4.11](#)).

Заключение

Литоральная фауна морских беспозвоночных Севера имеет длительную и интенсивную историю изучения ([Гурьянова и др., 1925](#); [Madsen, 1936](#); [Зенкевич, 1963](#); [Briggs, 1974](#)) в то время, как соответствующий комплекс животных сухопутных обитателей остается изученным в недостаточной степени. В полярных ландшафтах в целом, клещи, наряду с ногохвостками, занимают ведущие позиции в составе фаун ([Bengston et al., 1974](#); [Чернов, 1978](#); [Danks, 1981](#); [Coulson et al., 2014](#)). На морских берегах Арктики – это также доминирующая группа наземных членистоногих, разнообразие которой оказалось чрезвычайно большим.

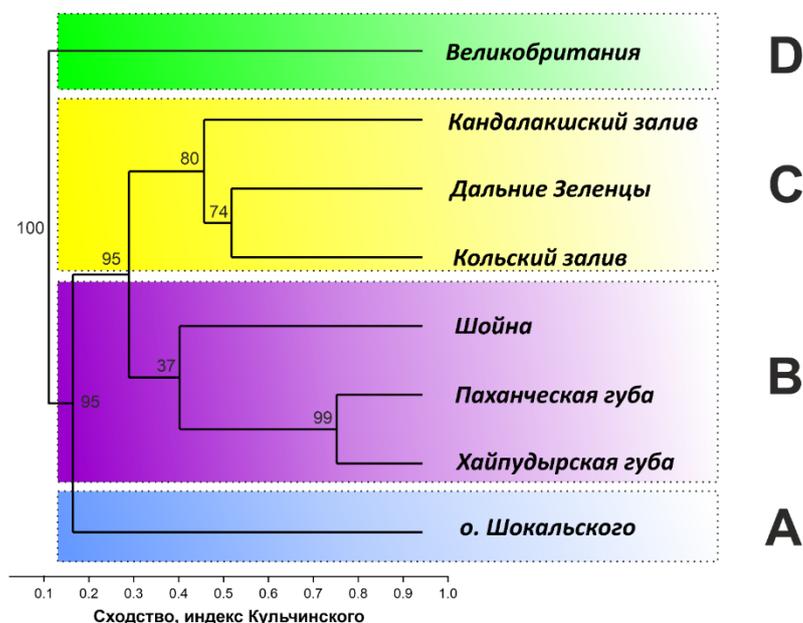


Рисунок 4.12. Сходство видовых списков панцирных и мезостигматических литоральных клещей (индекс Кульчинского) разных районов Западной Палеарктики. Цифрами обозначены бутстреп-поддержки узлов (%; 999 перестановок). По: [Pugh, King, 1985, 1988](#);

[Бызова и др., 1986](#); [Петрова-Никитина, Макарова, 2008](#); [Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#).

Высокое богатство литоральных акарофаун сохраняется в широком климатическом градиенте в пределах Субарктики и Низкой Арктики, и сравнимо по своему объему с фаунами южных морей Европы. В таком же диапазоне сохраняется представленность отрядов и их соотношение в фаунах. По указанным показателям, качественные изменения установлены только на литоральных высокоарктических островах (о. Шокальского и о. Большевик).

В пределах восточноевропейско-западносибирского сектора российской Арктики прослеживаются те же зоогеографические тренды, которыми характеризуется и региональная акарофауна в целом. В составе литоральной акарофауны широко представлены виды, ограниченные в своем распространении Западной Палеарктикой. Целый ряд из них имеет соответствующие викарные формы в Восточной Палеарктике на тихоокеанском побережье. Показательно, что в составе ряда локальных фаун микроартропод европейской Субарктики отмечали повышенный вклад литоральных форм ([Макарова, 2009](#); [Бабенко, 2012](#)). С одной стороны, это может быть артефактом особенностей сбора материала ([Макарова, 2009](#)), но, вероятно, также демонстрирует один из способов повторной колонизации высоких широт бореальной фауной после последнего оледенения. Литоральные местообитания могут играть роль своеобразных коридоров, по которым более теплолюбивые виды клещей проникают на север. Ранее уже неоднократно указывалось на роль приморских ландшафтов в процесс генезиса циркумполярной биоты ([Юрцев, 1964](#); [Толмачев, Юрцев, 1970](#); [Чернов, 2002](#)).

Высокое видовое разнообразие клещей на морских берегах в Арктике, а также наличие сравнительных данных по относительно хорошо изученным западноевропейским районам (умеренный пояс) позволяют проанализировать сходство северных литоральных фаун на акарологическом материале. Кластеризация данных объединенных списков Mesostigmata и Oribatida обособляет арктические ([Рисунок 4.12](#); А и В) и субарктические районы (С) от умеренных (D). Это согласуется с границами арктической области в широко принятом районировании морских литоралей на основе водной фауны ([Briggs, 1974](#)).

Районы, объединенные в кластер С («субарктические» литорали), отличаются от более северных, тем, что таксономическая ([Таблица 4.2](#)) и экологическая структура ([Рисунок 4.11](#)) соответствующих литоральных акарофаун отражает в большей степени специфику местообитания, чем зональное положение самого района. На качественном уровне эти фауны мало отличаются от более южных.

Литоральные акарофауны, которые мы будем считать собственно арктическими, представлены в кластерах А и В. Их отличает явная редукция «береговой» специфики: элиминация видов первой (наиболее специализированной) экологической группы, малое разнообразие семейств, которые включают большое число строгих литоральных обитателей (Halacaridae, Halolaelaridae), и, напротив, – преобладание таксонов, которые типичны для тундровой зоны в целом (Eupodina, Ascidae). Наиболее северный из таких районов, где фауна прибрежных клещей еще достаточно разнообразна, – о. Шокальского – заметно отличается от более южных по числу отмеченных видов, таксономической композиции и зоогеографическим характеристикам. В то же время экологическая структура его литоральной акарофауны сходна с таковой в районах Большеземельской тундры ([Рисунок 4.11](#)). Тем не менее, основываясь на результатах кластерного анализа видовых списков, этот район должен рассматриваться отдельно.

Глава 5. Население клещей литоралей арктических морей в западной Палеарктике

Описание локального разнообразия сообществ клещей на литоральных арктических морей и порядок их распределения на береговом профиле выполнены на широтном трасекте в пределах западно-палеарктической части российской Арктики. Принципы разграничения отдельных наборов проб и выделения группировок клещей, подробно описаны выше ([Раздел 3.3](#)). Здесь кратко отметим, что первичное изучение структуры данных выполняли при помощи многомерного шкалирования и кластерного анализа, а различия между отдельными группировками оценивали с помощью анализа сходства (ANOSIM). В тексте ниже для каждого района приведены ординационные диаграммы, которые иллюстрируют принимаемую нами группировку проб и степень сходства структуры акароценозов. Первичные данные, сгруппированные так, «как они были собраны» (по характеру растительности), приводятся в виде таблиц, вместе с видовыми списками. Это дает возможность сопоставить предлагаемую схему членения почвенного берегового населения с исходными данными и оценить ее адекватность.

5.1. Остров Шокальского

В общей сложности на побережье о. Шокальского мы обнаружили не менее 38 видов клещей, которые представляют 31 род и 25 семейств ([Таблица 5.1](#)). Пять видов (*Neomolgus* sp., *Penthaleus* cf. *major*, *Penthalodes ovalis*, *Paratriopteides* sp., *Bryobia praetiosa*; все – представители отряда Prostigmata) были найдены только в материале почвенных ловушек. Большинство семейств представлены 1–2 видами, только Eupodidae (4 вида), Stigmaeidae (3) и Ascidae (3, исключительно виды рода *Arctoseius*) чуть более разнообразны.

Группировки клещей из 7 различных местообитаний, включая пробы помета, на ординационной диаграмме ([Рисунок 5.1](#)) формируют три кластера: первый, «рыхлый», представляет пробы, взятые под *P. phryganodes* на песчаном субстрате (I-S), второй – это пробы наиболее удаленного от моря высокого марша (III) и третий, объединяющий пробы всех остальных местообитаний (I-C, II-C, II-S, MP, GL). Такая группировка проб подтверждается и кластерным анализом ([Приложение 2](#)). Несмотря на относительную

бедность береговой фауны, выделенные сообщества четко отличаются друг от друга (ANOSIM: $R = 0.75$).

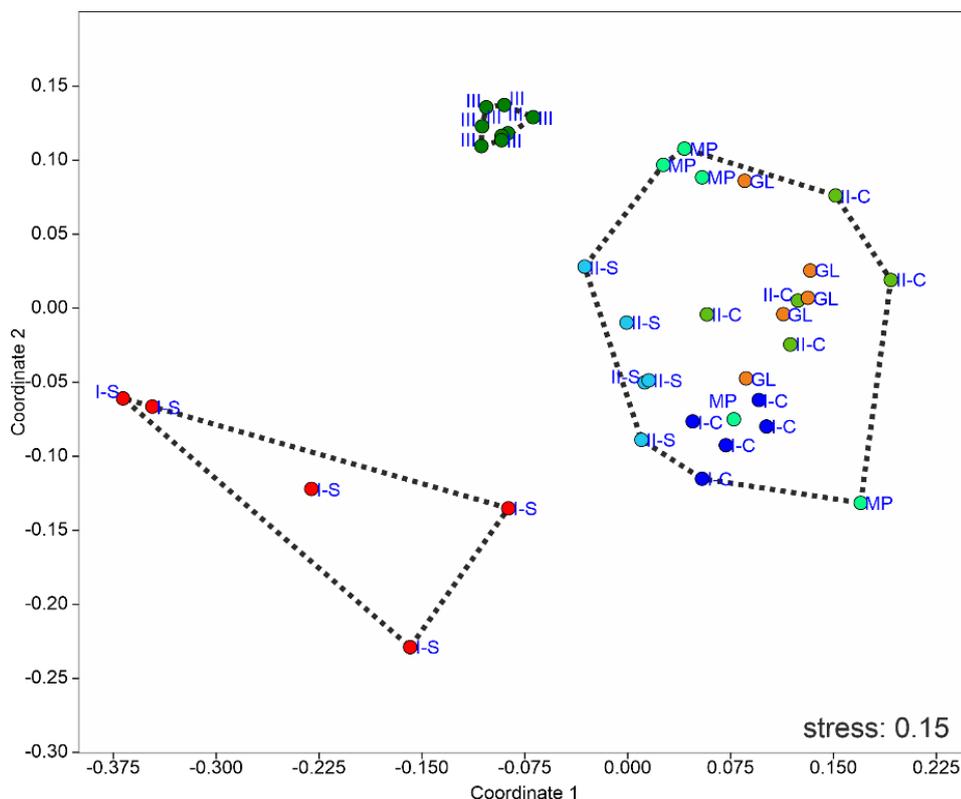


Рисунок 5.1. Ординация (nMds; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний о. Шокальского, Карское море (август 2016). Обозначения: I-S – зона *Puccinellia phryganodes*, пробы песчаного грунта; I-C – зона *P. phryganodes*, пробы глинистого грунта; II-S – зона *Carex subspathacea*, пробы песчаного грунта; II-C – зона *C. subspathacea*, пробы глинистого грунта; MP – грунт на линнике казарок; GL – помет казарок на линнике; III – высокий марш (*Poa* sp., *Deschampsia borealis*, *Dicranum* sp.)

На самых низких участках (*P. phryganodes*, песчаный грунт, I-S), где растительный покров сильно фрагментирован и разрежен, встречаются всего 5 видов, а средняя общая численность клещей составляет порядка 7.2 экз./дм² (Таблица 5.2, пионерная зона). Для этого сообщества уникален только *Halolaelaps* cf. *gerlachi*, который дальше других литоральных видов Mesostigmata проникает на север (Макарова, 2012; Bizin, Makarova 2024). Большой разброс проб (Рисунок 5.1) и отсутствие, кроме упомянутого, других характерных видов (Таблица 5.2) не позволяют уверенно считать, что данная выборка, действительно, представляет сообщество, типичное для самых низких уровней берега. Нельзя исключать, что это – случайный набор единичных особей.

Видовые группировки клещей в пробах под *P. phryganodes* на илистом грунте (I-C), под *Carex subspathacea* (II), в почве линника (MP) и в помете казарок (GL), несмотря на

явные отличия в солености, характере растительного покрова и прочих условиях ([Бизин и др., 2021](#)) обладают большим сходством ([Рисунок 5.1](#)). При кластеризации пробы из отдельных местообитаний перемешиваются и не образуют даже частично обособленных групп, соответствующих этим биотопам ([Приложение 2](#)). Ординация этого массива данных без учета проб из других местообитаний также не показывает какой-либо структуры ([Приложение 2](#)). Более того, сходство между пробами, принадлежащими к одному выделу, примерно такое же, как сходство между образцами из разных местообитаний (ANOSIM: $R = 0.4$). По этой причине группировки клещей всех этих проб мы рассматриваем как выборки из единого сообщества, характерного для соленых лугов низкого уровня (низких маршей) о. Шокальского.

Общая численность клещей в этих сериях проб варьирует от 58.4 экз./дм² (*C. subspathacea* на илистом грунте) до 416.2 экз./дм² (*C. subspathacea*, песчаный грунт), а весь низкий марш в целом, включая все участки и помет гусей, населяют 27 видов (по отдельным местообитаниям их число варьирует от 6 до 19). Наиболее характерный для этой полосы берега вид – панцирный клещ *Ameronothrus nigrofemoratus* ([Таблица 5.1](#), [5.2](#), сообщество «*Ameronothrus nigrofemoratus*»). Он встречается здесь повсеместно и имеет высокую численность: особи вида составляют до 95% всего населения (в дерне *P. phryganodes*, на глинистом грунте). На более опресненных участках (линник казарок) с ним содоминируют гигрофильные *Eustigmaeus tjumeniensis*, *Svalbardia lucens* и *Liochthonius sellnicki*. Помимо *A. nigrofemoratus* для этого сообщества, характерно присутствие комплекса специфичных видов ([Таблица 5.2](#)), включающего обычного в переувлажненных стациях по всей тундровой зоне *Arctoseius ornatus* (Mesostigmata) ([Макарова, 2000](#)), а также *Scutacarus offaliensis* и клещей сем. Eriophyidae (Prostigmata). Последние два таксона, судя по всему, предпочитают определенное сочетание условий песчаного субстрата и осоково-злаковой растительности низкого марша ([Раздел 6.2](#)).

На верхнем уровне берега, занятом высоким маршем (*Poa* sp. + *Deschampsia borealis* + *Dicranum* sp., III) сформировано сообщество, включающее не менее 22 видов клещей ([Таблица 5.2](#), сообщество «*Liochthonius sellnicki* – *Svalbardia lucens* – *Steneotarsonemus arcticus*»). Средняя общая численность в несколько раз превышает аналогичный показатель на более низких участках берега (в среднем, 1424.5 экз./дм²). При этом около 80% всех особей – это представители трех видов: панцирные клещи *Svalbardia lucens* (20%), *Liochthonius sellnicki* (43%) и простигматический *Steneotarsonemus arcticus* (16%). Первый вид – обычный обитатель влажных и заболоченных лугоподобных биотопов по всей тундровой зоне ([Ermilov et al., 2022](#)). Два других связаны, вероятно, с определенным типом

растительности (Раздел 6.2). Так, *S. arcticus*, по нашим данным (Bizin, Makarova, 2024), на острове встречается в местообитаниях с разным режимом увлажнения, однако все они отличаются развитым травяным покровом, в котором преобладают злаки (*Alopecurus*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Festuca*).

Помимо указанных массовых видов, для сообщества характерно присутствие трех специфических видов, представителей отряда Prostigmata: *Cocceupodes breweri*, *Charadracarus hurdi*, *Stigmaeus parmatius*.

Таким образом, население клещей прибрежных биотопов о. Шокальского разделено на два основных сообщества (Таблица 5.2): одно характерно для маршей низкого, а другое – для маршей высокого уровня. Результаты интенсивных сборов в различных местообитаниях низкого марша, подтверждают единство населяющего его таксоцена клещей. Группировка видов из проб помета казарок не содержит каких-то характерных для этого специфического субстрата видов, что согласуется с представлением о редукции копрофильного комплекса в тундровой зоне (Чернов, 1978).

Таблица 5.1. Распределение и обилие (экз./дм²) видов свободноживущих клещей в береговых местообитаниях о. Шокальского, Карское море (август, 2016 г.). Значения общей численности в биотопах значительно различаются ($\chi^2 = 32.4$; $df = 6$; $p < 0.001$).

Зона берега	I	II	Линник казарок*	III		
Доминирующие виды растений	<i>Puccinellia phryganodes</i> , песчаный грунт	<i>Puccinellia phryganodes</i> , глинистый грунт	<i>Carex subspathaceae</i> , песчаный грунт	<i>Carex subspathaceae</i> , глинистый грунт	<i>Festuca</i> sp., <i>Phippsia algida</i> , <i>Dicranum</i> sp.	<i>Poa</i> sp., <i>Deschampsia borealis</i>
Краткое обозначение	I-S	I-C	II-S	II-C	MP (GL)	III
MESOSTIGMATA						
Halolaelapidae						
<i>Halolaelaps (Halogamasellus)</i> cf. <i>gerlachi</i> Hirschmann, 1966	0.8	–	–	–	–(–)	–
Ascidae						
<i>Arctoseius idiodactylus</i> Lindquist, 1961	–	–	2.4	–	–(–)	–
<i>A. multidentatus</i> Evans, 1955	–	–	0.8	–	7.2 (–)	32.5
<i>A. ornatus</i> Lindquist, 1961	–	1.6	24.0	0.8	13.6 (–)	0.5
PROSTIGMATA						
Bdellidae						
<i>Bdella muscorum</i> Ewing, 1909	–	–	–	0.8	–(–)	–

<i>Neomolgus</i> sp.	–	–	–	–	–(–)	+
Eupodidae						
<i>Cocceupodes breweri</i> Strandtmann, 1971	–	–	–	–	–(–)	30.0
<i>C. cf. mollicellus</i> (C.L. Koch, 1838)	–	–	–	–	1.6 (1.6)	4.0
<i>Neoprotereunetes cf. boernerii</i> (Thor, 1934)	2.4	–	0.8	–	–(–)	48.0
<i>Neoprotereunetes</i> sp.	–	–	0.2	–	–(–)	–
Penthaleidae						
<i>Penthaleus cf. major</i> (Dugès, 1834)	–	–	–	–	–(–)	+
<i>Penthaleus</i> sp.	–	–	–	–	0.8 (–)	–
Penthalodidae						
<i>Penthalodes ovalis</i> (Dugès, 1834)	–	–	–	–	–(–)	+
Rhagidiidae						
<i>Evadorhagidia cf. quinqueseta</i> Zacharda, 1980	–	–	–	–	–(–)	1.0
Tydeidae						
<i>Tydeus</i> sp.	–	–	–	–	–(1.6)	–
Iolinidae						
<i>Paratriophtydeus</i> sp.	–	–	–	+	–	–
Eriophyidae						
<i>Aceria</i> sp.	–	–	–	–	–(–)	0.5
<i>Aculodes</i> sp.	–	–	21.6	–	–	8.5
Eriophyidae gen. sp.	–	–	–	–	16.0 (–)	–
Johnstonianidae						
<i>Charadracarus hurdi</i> Newell, 1960	–	–	–	–	–(–)	73.5
Stigmaeidae						
<i>Cheyllostigmaeus cf. longisetosus</i> Willmann, 1951	–	0.8	16.8	15.2	11.2 (1.6)	47.0
<i>Eustigmaeus cf. tjumeniensis</i> Khaustov et Tolstikov, 2014	–	–	–	15.2	107.2 (8.0)	32.0
<i>Stigmaeus parmatius</i> Summers, 1962	–	–	–	–	–(–)	16.0
Tetranychidae						
<i>Bryobia praetiosa</i> C.L. Koch, 1836	–	–	–	–	–(–)	+
Scutacaridae						
<i>Scutacarus montanus</i> (Paoli, 1911)	–	–	0.8	–	–(–)	–
<i>S. offaliensis</i> Momen et Curry, 1987	–	–	50.4	–	8.0 (0.8)	–
Tarsonemidae						
<i>Steneotarsonemus arcticus</i> Lindquist, 1986	2.4	5.6	72.8	1.6	–(–)	225.5
ENDEOSTIGMATA						
Nanorchestidae						
<i>Nanorchestes cf. gilli</i> Strandtmann, 1982	–	–	–	–	–(0.8)	5.5
ORIBATIDA						
Brachychthoniidae						
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	–	–	0.8	–	36.0 (–)	617.5
Cosmochthoniidae						
<i>Cosmochthonius lanatus</i> (Michael, 1885)	–	0.8	–	–	–(–)	–
Crotoniidae						

<i>Camisia dictyna</i> Colloff, 1993	–	–	–	+	– (0.8)	–
Hermanniidae						
<i>Hermannia scabra</i> (L. Koch, 1879)	–	–	–	+	0.8 (–)	–
Suctobelbidae						
<i>Suctobelbella</i> sp.	–	–	–	+	0.8 (–)	–
Ameronothridae						
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	–	207.2	150.4	20.8	44.8 (–) 43.2 (–)	1.5
Ceratozetidae						
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	–	–	–	–	–; 0.8	–
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	1.6	3.2	73.6	4.0	21.6 (–) 42.4 (–)	280.5
ASTIGMATA						
Acaridae						
<i>Schwiebea</i> sp.	–	–	–	–	– (–)	0.5
Histiostomatidae						
<i>Histiostoma</i> sp.	–	–	0.8	–	– (–)	–
ОБЩЕЕ ЧИСЛО ВИДОВ	4	6	14	11	19	22
ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ	7.2 ^a	219.2 ^b	416.2 ^b	58.4 ^b	269.6 ^b (101.6) ^b	1424.5 ^c

* – опресненный вариант низкого марша (II).

Таблица 5.2. Сообщества клещей на морских берегах о. Шокальского и их характеристики.

Характеристики	Сообщества		
	Пионерное	« <i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> »	« <i>Liochthonius sellnicki</i> – <i>Svalbardia lucens</i> – <i>Steneotarsonemus arcticus</i> »
Число видов общее (и среднее в одной пробе)	4 (1.8)	27 (4.6)	22 (11.8)
Средняя численность, экз./дм ²	7.2	27.0	1424.5
Массовые виды	<i>N. cf. boernerii</i> , <i>S. arcticus</i>	<i>A. nigrofemoratus</i> , <i>S. lucens</i> , <i>S. arcticus</i> , <i>E. tjumeniensis</i> , <i>Ch. cf. longisetosus</i> , <i>A. ornatus</i>	<i>L. sellnicki</i> , <i>S. lucens</i> , <i>S. arcticus</i> , <i>Ch. hurdi</i> , <i>Ch. cf. longisetosus</i> , <i>N. cf. boernerii</i>
Характерные виды	<i>H. cf. gerlachi</i>	<i>A. nigrofemoratus</i> , <i>A. ornatus</i> , <i>S. offaliensis</i> Eriophyidae gen. sp.	<i>L. sellnicki</i> , <i>C. breweri</i> , <i>Ch. hurdi</i> , <i>S. parmatum</i>
Положение на профиле берега	Приподнятые участки осушек	Низкий марш	Высокий марш
Растительность	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> , <i>Carex subspathacea</i> , <i>Phippsia concinna</i> , <i>Stellaria humifusa</i> , <i>Festuca</i> sp.	<i>Poa</i> sp., <i>Deschampsia borealis</i> , <i>Dicranum</i> sp.

Прилив средней величины	++	+	
Приливы выше средней величины	++	++	+
Импульверизация, нагоны и шторма	++	++	++

5.2. Большеземельская тундра

5.2.1. Паханческая губа

В общей сложности в обследованных местообитаниях обнаружены 84 вида клещей, которые относятся к 40 семействам ([Таблица 5.3](#)). Не многим менее половины этой фауны (38) приходится всего на семь семейств, представляющих все отряды и подотряды: Scutacaridae (9 видов), Eupodidae (6), Ascidae (5), Brachychthoniidae (5), Acarididae (5), Tydeidae (4), Stigmaeidae (4). На гипсометрическом профиле видовое разнообразие распределено неравномерно: в наиболее обводненных сообществах водяной сосенки (Ht) и бескильницы (Pp) найдено всего 8–14 видов, а на лугах высокого уровня (Cd) и в ивняках (Sl) – 45–51 вид.

Основываясь на результатах ординации, мы объединили видовые композиции клещей из пяти исходных наборов проб в три группы ([Рисунок 5.2](#), [Таблица 5.4](#)): сообщество низких уровней берега (Ht + Pp); сообщество, населяющее луга среднего уровня (Cs); и сообщество, которое объединяет население клещей в ассоциациях верхней зоны (Cd + Sl). Такая группировка акароценозов поддерживается анализом сходства (ANOSIM: $R=0.96$). Попарное сравнение структуры населения в пяти исходных местообитаниях с помощью ANOSIM подтверждает отсутствие значимых различий в населении двух самых низких уровней (Ht + Pp; $R=0.09$). При кластеризации пробы этой пары биотопов формируют единый массив ([Приложение 2](#)).

Сложнее ситуация с населением клещей в пробах луга высокого уровня (Cd) и ивняков (Sl). Результаты всех использованных анализов указывают на очень большое сходство в структуре акароценозов этих двух зон берега. На ординации ([Рисунок 5.2](#)) и при кластерном анализе ([Приложение 2](#)) они формируют два очень близких массива. В последнем случае (кластеризация) группы проб из двух биотопов разделяются не полностью. Результаты ANOSIM, напротив, указывают, что сходство проб внутри каждого набора (Cd и Sl) все-таки несколько больше ($R=0.7$), чем среднее сходство в едином массиве данных ($R=0.6$). Все же далее, мы будем рассматривать население указанных местообитаний в качестве единого сообщества высокого марша ([Таблица 5.4](#)).

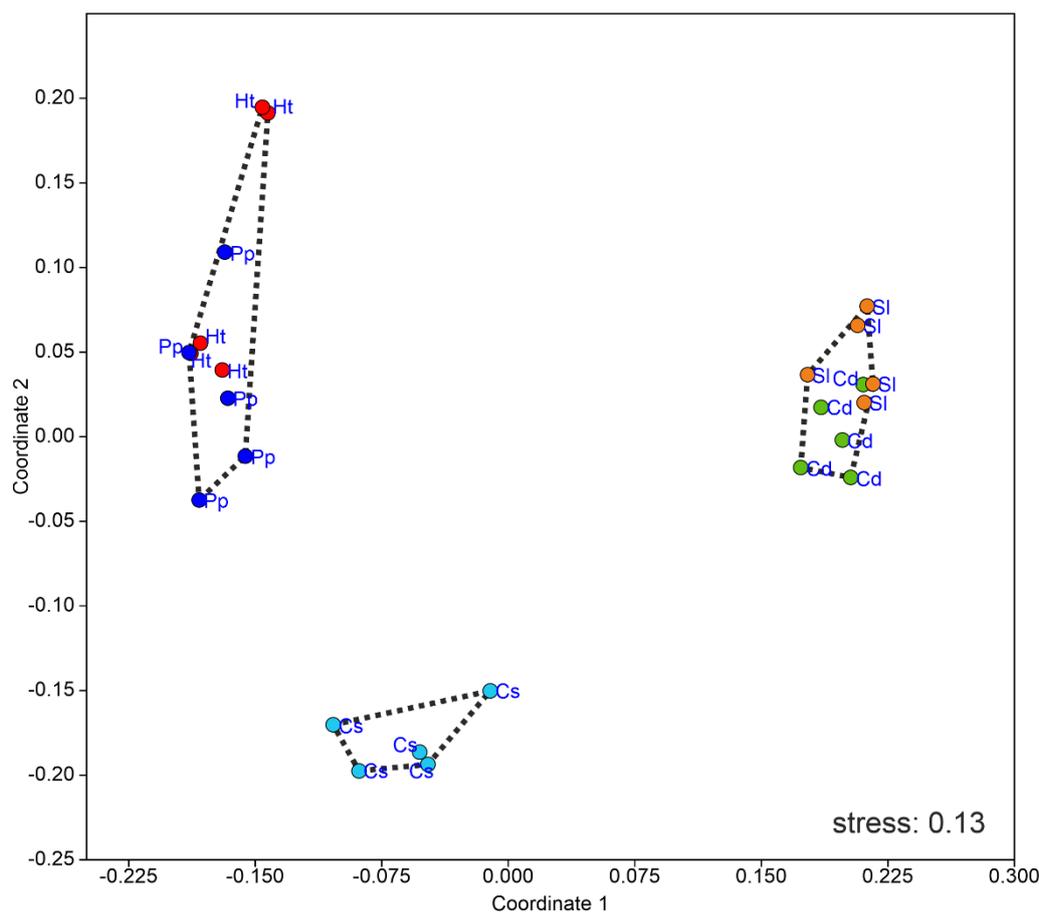


Рисунок 5.2. Ординация (nMDS; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний Паханческой губы, Печорское море (июль 2015). Обозначения: Ht – *Hippuris tetraphylla*; Pp – приморский луг низкого уровня с доминированием *Puccinellia phryganodes*; Cs – приморский луг среднего уровня с доминированием *Carex subspathacea*; Cd – приморский луг высокого уровня с доминированием *Calamagrostis deschampsoides* и *Carex rariflora*; SI – переходная зона на границе с тундрой с преобладанием ив (*Salix lanata*, *S. glauca*) в растительном покрове.

Акароценоз низких уровней берега (Pp+Ht) образуют 14 видов. Его отличительные черты – низкая плотность населения (всего 46.4–48.8 экз./дм²) и практически полное отсутствие литоральной специфики (Таблица 5.3). Единственный облигатный обитатель морских берегов, *Ameronothrus nigrofemoratus*, найден в одном экземпляре. Наиболее обычные виды в этой зоне берега хищные гигрофильные *Cheylostigmaeus* cf. *salinus* (Stigmaeidae, Prostigmata) и *Cheiroseius necorniger* (Blattisocidae, Mesostigmata). И тот, и другой, хотя и встречаются часто на морских берегах (Salmane, 2001; Makarova, Ermilov, 2022; Bizin, Makarova, 2024; материалы этой работы), не могут считаться представителями специализированной литоральной фауны. Виды рода *Cheylostigmaeus*, вообще характерны для местообитаний, как пресных, так и соленых, испытывающих периодическое затопление (Luxton, 1967; Tamm et al., 1984; Бизин и др., 2021; Khaustov, 2023). Аналогична ситуация и

с *Ch. necorniger*, который помимо «почвенных» субстратов встречается, например, и в гнездовом материале околородных птиц ([Křišťofik et al., 2001; 2005](#)) и в морских выбросах (Макарова, Петрова-Никитина, 2008). Доминирование этих видов в таксоценозе в сочетании с характерными элементами комплекса, типичного для скоплений разлагающейся органики (*Saprolaelaps punctulatus*, *Tyrophagus putrescentiae*), указывает на значительное опреснение с одной стороны, и наличие заметного количества мертвой фитомассы с другой.

Далее по профилю берега, луга с преобладанием бескильницы сменяют луга среднего уровня (Cs), сформированные, в основном, осокой *Carex subspathacea*. Этому местообитанию в Паханческой губе соответствует сообщество клещей (Таблица 5ю.4, «*Scutacarus montanus* – *Scutacarus obvius* – *Svalbardia lucens*»), четко отделенное по своей структуре от остальных ([Рисунок 5.2](#)). В его состав входит 37 видов, среди которых преобладают простигматические клещи сем. Scutacaridae (*Scutacarus obvius* и *S. montanus*), а также орибатида *Svalbardia lucens*.

Клещи-скутакариды вообще очень разнообразны и многочисленны в этом местообитании: здесь отмечены семь видов семейства, на которые приходится больше половины всей численности клещей (342.4 экз./дм², 57%). Самый многочисленный, *S. obvius*, был описан как раз с побережья Печорского моря (о. Долгий). Другой вид – *S. montanus* – обычен в сходных травянистых местообитаниях берегов рек ([Khaustov, 2008](#)). К сожалению, недостаток данных не позволяет уверенно связать преобладание видов семейства на морских лугах среднего уровня с конкретными особенностями их биологии. Отметим лишь, что многие Scutacaridae – микофаги ([Khaustov, 2008](#)). Возможно, условия такого рода лугов каким-то образом особенно благоприятны для развития большого числа микромицетов (постоянно влажный грунт, наличие большой сезонно отмирающей растительной массы) (А.А. Хаустов, личное сообщение). Во всяком случае, в лабораторных экспериментах внесение растительных остатков увеличивает численность простигматомикофагов ([Goncharov et al., 2021](#)).

Говоря о специфике этого сообщества, отметим, что не менее трети всех видов (14; 37%) не встречается в других местообитаниях ни выше, ни ниже по профилю. Это, среди прочих, *Zerconopsis labrodorensis*, *Arctoseius nikolskyi* (Mesostigmata), *Filieupodes paradoxus*, *Eustigmaeus rhodomela*, *Scutacarus obvius*, *S. liber*, *Bakerdania palustris* (Prostigmata) и др. ([Таблица 5.3](#)). Среди панцирных клещей таких видов нет. Средняя общая численность клещей в сообществе лугов среднего уровня составляет порядка 600 экз./дм².

Третье сообщество клещей ([Таблица 5.4](#), «*Platynothrus punctatus* – *Lorryia* sp. – *Nanorchestes* sp.»), которое характерно для наиболее удаленных от воды участков берега, объединяет население двух зон: приморских лугов высокого уровня с *Calamagrostis deschampsoides* (Cd) и переходной к тундрам полосы растительности, в которой доминируют ивы (Sl). Выше уже было отмечено, что уверенно разделить таксоцены клещей обеих растительных зон проблематично, поэтому здесь рассматриваются особенности объединенной группировки. В ее состав входит не менее 64 видов, причем 11 – представлены одним экземпляром ([Таблица 5.3](#)). Половина всего списка (32) – виды клещей, общие для двух ассоциаций (Cd+Sl), в том числе и самые многочисленны: простигматический *Lorryia* sp. 2 (24%) и эндеостиматический *Nanorchestes* sp. (13%). Доминирование этих мелких тонкопокровных клещей, может быть связано с появлением в растительном покрове мхов (*Bryum* spp., *Sanionia incinata*, *Aulacomnium palustre* и др.), отсутствующих ниже по профилю берега ([Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)).

Орибатида довольно слабо представлены на низких и средних уровнях берега ([Таблица 5.3](#)) и имеют там невысокую численность (за исключением немногих специализированных видов, например, *Svalbardia lucens*). Напротив, на высоком марше они весьма разнообразны (18 видов), а на представителей видов *Moritzoppia neerlandica*, *Hermannia reticulata*, *Liebstadia similis*, *Banksinoma setosa*, *Dissorhina ornata*, *Platynothrus punctatus* вместе приходится более четверти (28%) всех экземпляров клещей. Общая характерная черта этого набора, важная для характеристики условий местообитания, — это отсутствие какой-то выраженной связи с определенным субстратом или с определенным типом биотопов. Видимо, наличие как мохового покрова, так и листового опада, а также довольно умеренное большую часть года увлажнение, создают некие «мезофильные» условия, пригодные для широкого спектра видов-генералистов.

Таблица 5.3. Распределение и обилие (экз./дм²) свободноживущих клещей в береговых биотопах Паханческой губы, Печорское море (июль 2015 г.). Значения общей численности в биотопах значимо различаются ($\chi^2 = 19.2$; $df = 4$; $p\text{-value} = 0.0$)

Зона берега	I	II	III	IV	V
-------------	---	----	-----	----	---

Доминирующие виды растений	<i>Hippuris tetraphylla</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Carex subspathaceae, Potentilla egedii</i>	<i>Calamagrostis deschampsoides, Carex rariflora, Festuca richardsonii</i>	<i>Salix lanata, S. glauca, Carex rariflora</i>
Краткое обозначение	Ht	Pp	Cs	Cd	Sl
MESOSTIGMATA					
Uropodidae					
<i>Dinychus micropunctatus</i> Evans, 1955	–	–	0.8	56.0	20.0
Zerconidae					
<i>Zercon forsslundi</i> (Sellnick, 1956)	–	–	–	0.8	36.8
<i>Zercon joduthae</i> (Sellnick, 1944)	–	–	2.4	0.8	9.6
<i>Zercon</i> sp.	–	–	–	–	0.8
Veigaiidae					
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	–	–	–	1.6	4.8
<i>Veigaia kochi</i> (Trägårdh, 1901)	–	–	–	0.8	–
Rhodacaridae					
<i>Gamasellus montanus</i> (Willmann, 1936)	–	–	–	–	0.8
Digamasellidae					
<i>Dendrolaelaps trapezoides</i> (Hirschmann, 1960)	–	3.2	14.4	–	–
Halolaelapidae					
<i>Saproalaelaps punctulatus</i> (Leitner, 1946)	2.4	4.0	0.8	–	–
Pachylaelapidae					
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	–	–	8.8	–	7.2
Acidae					
<i>Arctoseius koltschaki</i> Makarova & Lindquist, 2013	–	–	–	–	0.8
<i>Arctoseius nikolskyi</i> Makarova & Petrova, 1992	–	–	3.2	–	–
<i>Arctoseius minutus</i> (Halbert, 1915)	–	–	–	36.8	8.8
<i>Zerconopsis labradorensis</i> Evans & Hyatt, 1960	–	–	0.8	–	–
<i>Zerconopsis moestairi</i> (Schweizer, 1949)	1.6	4.8	–	–	–
Blattisocidae					
<i>Cheiroseius bryophilus</i> (Karg, 1969)	–	–	–	–	2.4
<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	15.2	5.6	–	–	–
Laelapidae					
<i>Gaeolaelaps nolli</i> (Karg, 1962)	–	–	–	9.6	7.2
<i>Ololaelaps sellnicki</i> (Bregetova & Koroleva, 1964)	–	–	–	0.8	–

PROSTIGMATA					
Bdellidae					
<i>Bdella</i> sp.	–	–	–	–	6.4
Eupodidae					
<i>Claveupodes</i> sp.	–	–	0.8	–	1.6
<i>Cocceupodes breweri</i> Strandtmann, 1971	–	–	–	–	4.8
<i>C. mollicellus</i> (C.L. Koch, 1838)	–	–	0.8	5.6	4.8
<i>C. stellatus</i> Strandtmann et Prasse, 1977	–	–	–	–	0.8
<i>Filieupodes paradoxus</i> (Weis-Fogh, 1948)	–	–	4.0	–	–
<i>Neoprotereunetes cf. boernerii</i> (Thor, 1934)	–	–	2.4	2.4	0.8
Rhagidiidae					
<i>Coccorhagidia pittardi</i> Strandtmann, 1971	–	–	–	2.4	–
Tydeidae					
<i>Lorryia</i> sp. 2	–	–	1.6	439.2	179.2
<i>Lorryia</i> sp. 3	–	–	–	–	4.0
<i>Lorryia</i> sp. 4	–	–	–	0.8	–
Tydeidae gen. sp. 1	–	–	2.4	–	–
Ereynetidae					
<i>Ereynetes</i> sp.	–	–	–	2.4	12.0
Iolinidae					
<i>Paratriophtydeus</i> sp.	–	–	–	9.6	1.6
Eriophyidae					
Eriophyidae gen. sp.	–	–	0.8	–	–
Erythraeidae					
<i>Abrolophus</i> sp.	–	–	0.8	–	–
<i>Hauptmannia</i> sp.	–	–	3.2	–	–
Microtrombidiidae					
<i>Microtrombidium</i> sp.	–	–	–	2.4	2.4
Stigmaeidae					
<i>Cheyllostigmaeus cf. salinus</i> Evans, 1954	17.6	8.8	10.4	1.6	1.6
<i>Eustigmaeus rhodomela</i> (Koch, 1841)	–	–	15.2	–	–
<i>Eustigmaeus</i> sp. 5	–	–	–	68.8	–
<i>Stigmaeus</i> sp. 4	–	–	–	–	0.8
Tetranychidae					
<i>Bryobia praetiosa</i> C.L. Koch, 1836	–	1.6	–	0.8	–
Neopygmephoridae					
<i>Bakerdania palustris</i> Khaustov, 2008	–	–	8.0	–	–
<i>Bakerdania</i> sp.	–	4.0	10.4	–	2.4
<i>Bakerdania</i> sp. 3	–	–	–	2.4	–
Microdispidae					
<i>Microdispus</i> sp. 2	–	–	6.4	5.6	–
Scutacaridae					
<i>Scutacarus montanus</i> (Paoli, 1911)	–	0.8	113.6	34.4	–
<i>Scutacarus obivius</i> Khaustov, 2008	–	–	140.8	–	–
<i>Scutacarus iugosus</i> Khaustov, 2008	–	–	54.4	50.4	19.2

<i>Scutacarus liber</i> Khaustov, 2008	–	–	7.2	–	–
<i>S. offaliensis</i> Momen & Curry, 1987	–	–	24.0	1.6	1.6
<i>Scutacarus</i> sp. 1	–	–	–	4.0	–
<i>Scutacarus</i> sp. 4	–	–	–	0.8	–
<i>Scutacarus</i> sp. 5	–	–	0.8	2.4	–
<i>Scutacarus</i> sp. 11	–	–	1.6	–	–
Tarsonemidae					
<i>Steneotarsonemus arcticus</i> Lindquist, 1986	2.4	0.8	0.8	–	–
<i>Tarsonemus talpae</i> Schaarschmidt, 1959 (2, 3)	–	–	33.6	21.6	16.8
ENDEOSTIGMATA					
Nanorchestidae					
<i>Nanorchestes</i> sp.	–	–	–	174.4	144.0
ORIBATIDA					
Brachychthoniidae					
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	–	–	–	–	0.8
<i>E. oudemansi</i> Hammen, 1952	–	–	–	–	11.2
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	–	–	–	20.0	20.0
<i>L. ohnishii</i> Chinone, 1978	–	–	–	6.4	64.0
<i>L. sellnicki</i> (Thor, 1930)	–	–	–	34.4	5.6
Crotoniidae					
<i>Heminothrus thori</i> (Berlese, 1904)	–	–	–	13.6	3.2
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	–	–	–	77.6	13.6
Hermanniidae					
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	–	–	0.8	77.6	53.6
Peloppiidae					
<i>Ceratoppia sphaerica</i> (L. Koch, 1879)	–	–	–	–	3.2
Oppiidae					
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	–	–	–	26.4	63.2
<i>Moritzoppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	–	–	8.0	86.4	76.8
Thyrisomidae					
<i>Banksinoma setosa</i> Rjabinin, 1974	–	–	1.6	25.6	76.8
Tectocephidae					
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	–	–	–	2.4	8.8
Ameronothridae					
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	–	0.8	–	–	–
Phenopelopidae					
<i>Eupelops septentrionalis</i> (Trägårdh, 1910)	–	–	–	12.8	9.6
Oribatulidae					
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	–	0.8	–	–	23.2
Scheloribatidae					
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	–	–	36.0	32.8	91.2
Ceratozetidae					
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	–	–	–	–	2.4

<i>Latilamellobates</i> (=Trochoribates) <i>incisellus</i> (Kramer, 1897)	–	–	–	5.6	0.8
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	1.6	8.0	71.2	–	–
ASTIGMATA					
Acarididae					
<i>Schwiebea</i> cf. <i>danielopoli</i> Fain, 1982	–	–	1.6	1.6	–
<i>Schwiebea</i> sp. 1	–	–	–	–	4.8
<i>Schwiebea</i> sp. 2	1.6	0.8	5.6	99.2	17.6
<i>Tyrophagus putrescentiae</i> (Schrank, 1781)	6.4	2.4	–	–	–
<i>Tyrophagus similis</i> Volgin, 1949	–	–	–	–	0.8
Histiostomatidae					
<i>Histiostoma</i> sp.	–	–	–	0.8	1.6
ЧИСЛО ВИДОВ	8	14	37	45	51
ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ	48.8 ^a	46.4 ^a	600.0 ^b	1468.0 ^b	1056.8 ^b

Таблица 5.4. Сообщества клещей в маршевых местообитаниях Паханческой губы Печорского моря и их характеристики

Характеристики	Сообщества		
	« <i>Cheiroseius necorniger</i> – <i>Cheyllostigmaeus longisetosus</i> »	« <i>Scutacarus montanus</i> – <i>Scutacarus obvius</i> – <i>Svalbardia lucens</i> »	« <i>Platynothrus punctatus</i> – <i>Lorryia</i> sp. – <i>Nanorchestes</i> sp.»
Число видов общее (и среднее в одной пробе)	14 (4.1)	37 (19.0)	64 (26.8)
Средняя численность, экз./дм ²	47.6	600.0	1262.4
Массовые виды	<i>Ch. necorniger</i> , <i>Ch. longisetosus</i> , <i>S. lucens</i> , <i>T. putrescentia</i> , <i>S. punctulatus</i> , <i>Z. moestairi</i>	<i>S. montanus</i> , <i>S. obvius</i> , <i>S. iugosus</i> , <i>T. talpae</i> , <i>S. lucens</i> , <i>L. similis</i>	<i>Lorryia</i> sp. 2, <i>Nanorchestes</i> sp., <i>M. neerlandica</i> , <i>H. reticulata</i> , <i>L. similis</i> , <i>Schwiebea</i> sp. 2, <i>B. setosa</i> , <i>D. ornata</i> , <i>P. punctatus</i>
Характерные виды	<i>Ch. necorniger</i> , <i>S. punctulatus</i> , <i>T. putrescentia</i> , <i>Z. moestairi</i>	<i>S. montanus</i> , <i>S. lucens</i> , <i>S. obvius</i> , <i>D. trapezoides</i> , <i>S. offaliensis</i> , <i>E. rhodomela</i> , <i>S. liber</i> , <i>F. paradoxus</i> , <i>A. nikolskyi</i> , <i>Hauptmannia</i> sp., Tydeidae gen. sp., <i>B. palustris</i> , <i>Bakerdania</i> sp. 1	<i>Lorryia</i> sp. 2, <i>Nanorchestes</i> sp., <i>D. micropunctatus</i> , <i>D. ornata</i> , <i>L. sellnicki</i> , <i>L. ohnishii</i> , <i>A. minutus</i> , <i>P. punctatus</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>Eustigmaeus</i> sp. 5, <i>Z. forsslundi</i> , <i>Ereynetes</i> sp., <i>G. nolli</i> , <i>H. thori</i> , <i>T. velatus</i> , <i>Paratriophtydeus</i> sp., <i>E. oudemansi</i> , <i>G. excisus</i> , <i>L. incisellus</i>

Положение на берегу	Низкий марш: берега проток и соленых озерков	Марш среднего уровня	Высокий марш и переходная к тундрам зона
Растительность	<i>Hippuris tetraphylla</i> , <i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Carex subspathacea</i> , <i>Potentilla egedii</i>	<i>Carex rariflora</i> , <i>Calamagrostis deschampsoides</i> , <i>Salix lanata</i> , <i>Salix glauca</i>
Прилив средней величины	++		
Приливы выше среднего	++	+	
Имппульверизация, нагоны и шторма	++	++	+

5.2.2. Хайпудырская губа

Хайпудырская губа – самый крупный залив Печорского моря (75 × 45 км). Он расположен в его крайней юго-восточной части. В ландшафтно-зональном отношении район работ лежит в подзоне южных тундр (см. Рисунок 1 в статье [Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). В залив впадает крупная река Море-Ю, а также несколько более мелких водотоков. Вместе они формируют дельтовый комплекс, аналогичный тому, что был обследован в Паханческой губе. Набор изученных местообитаний (растительных зон) в двух районах также идентичен (см. [Раздел 2.3](#)).

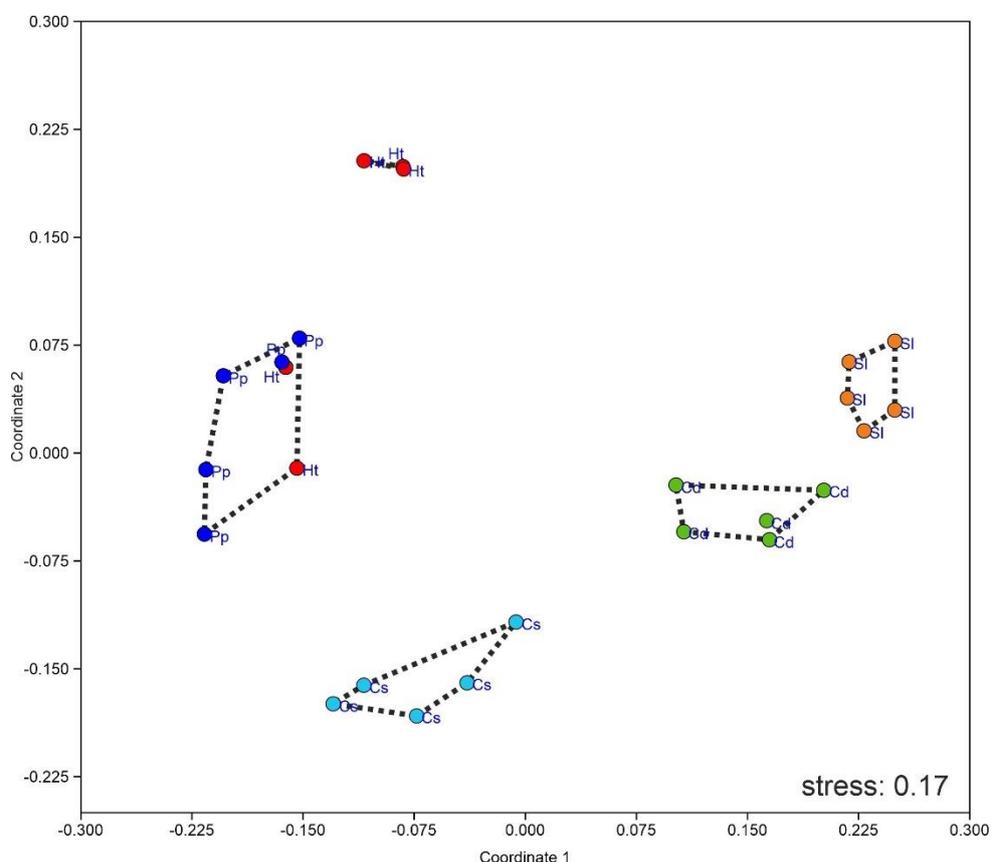


Рисунок 5.3. Ординация (nMDS; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний Хайпудырской губы, Печорское море (август 2015 г.). Обозначения: Ht – *Hippuris tetraphylla*; Pp – приморский луг низкого уровня с доминированием *Puccinellia phryganodes*; Cs – приморский луг среднего уровня с доминированием *Carex subspathacea*; Cd – приморский луг высокого уровня с доминированием *Calamagrostis deschampsoides* и *Carex rariflora*; Sl – переходная зона (на границе с тундрой) с преобладанием ив (*Salix lanata*, *S. glauca*) в растительном покрове.

В состав литоральной фауны Хайпудырской губы входят 58 видов, относящихся к 34 семействам (Таблица 5.5). Среди них наиболее разнообразны Brachychthoniidae (5 видов), Ceratozetidae (5), Oppiidae (3), Neopygmephoridae (3), Ascidae (3). Прочие семейства насчитывают по 1–2 вида. Важная особенность этой фауны – относительно большое разнообразие орибатид (28 видов) при заметно сокращенном разнообразии Prostigmata (всего 11 видов). Это отличает население берегов Хайпудырской губы от берегов более северных о. Шокальского и Паханческой губы, где отряд Prostigmata был наиболее разнообразным.

Несмотря на большое сходство в структуре растительного покрова, организация сообществ почвенных клещей несколько отличается от ситуации в Паханческой губе. Ординация данных отдельных проб из Хайпудырской губы, (Рисунок 5.3), разделяет население всех обследованных растительных поясов. Такая группировка проб наблюдается и при кластеризации данных (Приложение 2). То есть в этом районе каждому растительному поясу берега соответствует свое сообщество клещей (или его выраженный вариант). Принятая группировка подтверждается результатом анализа сходства (ANOSIM: R=0.94).

Так, население клещей лугов низкого уровня (Pp) и мелководных пересыхающих водоемов с *Hippuris tetraphylla* (Ht) представляют собой два различных сообщества (Таблица 5.6). Набор проб, взятых в зарослях водяной сосенки (Ht), распадается на две части (Рисунок 5.3): пробы, в которых население типично для собственно *H. tetraphylla*, и пробы, в которых группировки клещей были сходны с таковыми из образцов с луга низкого уровня (*P. phryganodes*, Pp). Попарное сравнение наборов проб с помощью ANOSIM дает отрицательные значения R-статистики для этой пары биотопов, что принято интерпретировать, как «ошибку этикетирования» (Chapman, Underwood, 1999). Действительно, в этих переувлажненных местообитаниях условия, которые имеют значения для микроартропод, могут не совпадать. Впрочем, как показывает пример маршей о. Шокальского, обратные ситуации (единство населения клещей при различиях в составе растительности) также имеют место.

Для дальнейшего анализа мы объединили часть проб из зарослей сосенки с пробами бескильницы, согласно обнаруженному сходству (см. [Рисунок 5.3](#)), а данные оставшегося набора проб будем рассматривать, как сообщество, типичное для собственно *H. tetraphylla*. Фактически – это «сообщество одного вида», *Cheiroseius necorniger*, разреженная популяция которого (4.0 экз./дм²) населяет эти полузатопленные станции ([Таблица 5.6](#)). Как отмечалось выше (см. [Раздел 5.2.1](#)), *Ch. necorniger* нельзя назвать литоральным (и галофильным), но его связь с амфибиотическими местообитаниями несомненна, и подтверждается данными этой работы.

На лугах низкого уровня ([Таблица 5.6](#), сообщество «*Ameronothrus nigrofemoratus* – *Saprolaelaps punctulatus*») численность клещей заметно выше (89.1 экз./дм² – с учетом добавленных проб; 120.8 экз./дм² – без них). Более половины всех особей приходится на единственный «настоящий» литоральный вид *Ameronothrus nigrofemoratus* (60 экз./дм²). Его обилие варьирует в пробах существенно: от 4 до 119 экз./дм². Вместе с ним довольно обычен космополитный вид-убиквист *Proctolaelaps pygmaeus* (23 экз./дм²). Хайпудырская губа – его единственная находка среди всех обследованных районов. Еще несколько видов (такие как *Saprolaelaps punctulatus*, *Dendrolaelaps trapezoides*, *Svalbardia lucens*) встречаются на лугах низкого уровня, но численность их невысока (порядка 1 экз./дм²).

Тесно связанный с лугами из *P. phryganodes*, панцирный клещ *Ameronothrus nigrofemoratus*, видимо, избегает участков, на которых растет *H. tetraphylla*, хотя на берегу они часто занимают соседние позиции, и также отличаются чрезмерным увлажнением. Возможная причина может состоять в отсутствии периодического затопления морской водой, обычного в местообитаниях специализированных литоральных видов. Кроме того, известно, что донный субстрат и вода в озерах и лужах на маршах, особенно если они не соединяются с протоками, значительно опресняются за счет осадков ([Adam, 1990](#)). Оба сообщества клещей состоят из малого числа видов, отчего сложно судить об их сходстве. Однако особенности биологии доминантов скорее свидетельствуют, что два таксоценоза существенно различаются. Уместна аналогия с растениями – доминантами обоих местообитаний. Водяная сосенка может существовать в довольно широком диапазоне солёности при том, что субстрат большую часть времени остается обводненным, как на низких, так и на высоких зонах берега, тогда как ассоциация бескильницы примыкает к урезу морской воды и подвергается периодическому затоплению ([Матвеева, Лавриненко, 2011](#)).

Луга среднего уровня (Cs) в Хайпудырской губе населяют 19 видов со средней общей численностью порядка 460.8 экз./дм² ([Таблица 5.5](#) и [5.6](#), сообщество «*Scutacarus* sp. 1 – *Svalbardia lucens* – *Zerconopsis muestairi*»). Хотя разнообразие простигматических клещей в этом районе очевидно снижено, в зоне *Carex subspathaceae*, как и в Паханческой губе, преобладают Scutacaridae (точнее один вид – *Scutacarus* sp. 1). На долю *Scutacarus* sp. 1 приходится около половины (236.8 экз./дм²; 51%) всех клещей, обнаруженных в этом местообитании. Здесь также обычен *Nanorchestes* sp (74.4 экз./дм²; 16%). Представители Nanorchestidae на о. Шокальского и в Паханческой губе также входили в число массовых видов, однако довольно строго встречались на уровнях берега, расположенных выше линии прилива средней величины.

Виды *Dendrolaelaps trapezoids*, *Moritzoppia* cf. *similis*, *Svalbardia lucens*, *Filieupodes* sp. постоянно встречаются в пробах этого уровня ([Таблица 5.5](#)). На каждого из них приходится примерно 5–6% общей численности (20–22 экз./дм²). Еще несколько относительно малочисленных видов демонстрируют выраженную приуроченность к данному местообитанию. Помимо уже перечисленных – это *Eupodes voxencollinus*, Eriophyidae gen. sp., *Scutacarus* sp. 2, *Cheylostigmaeus* cf. *salinus*, *Schwiebea* sp. Как видно, на уровне родов, и частично на уровне видов, набор обитателей лугов среднего уровня этого района довольно схож с таковым в аналогичном растительном поясе в Паханческой губе (Cs; [Таблица 5.4](#), сообщество «*Scutacarus montanus* – *Scutacarus obvius* – *Svalbardia lucens*»).

Два сообщества, которые приурочены к самым верхним уровням марша (Cd, Sl на [Рисунок 5.3](#)), включают не менее 44 видов, причем более половины списка приходится на орибатид (26 видов). Общая численность клещей в сообществах примерно одинакова: порядка 500–530 экз./дм² ([Таблица 5.5](#)). Как видно и на ординации ([Рисунок 5.3](#)), и на дендрограмме сходства ([Приложение 2](#)), таксоценозы обоих местообитаний максимально похожи по сравнению со всеми остальными. В первую очередь сходство обусловлено единым комплексом доминантов, в который входят, *Platynothrus punctatus*, *Moritzoppia neerlandica*, а также *Moritzoppia* cf. *similis*, *Liebstadia similis* и другие виды ([Таблица 5.6](#)). Для обоих сообществ характерно присутствие в пробах *Heminothrus thori*, *Tectocephus velatus*, *Gaeolaelaps nolli*. Если принять во внимание общую редукцию разнообразия простигмат в береговых сборах из этого района ([Таблица 5.5](#)), по всем прочим показателям эта пара сообществ практически воспроизводит (с несколько иным соотношением видов) акароценоз верхних зон берега в Паханческой губе (Cd+Sl; [Таблица 5.4](#), сообщество «*Platynothrus punctatus* – *Lorryia* sp. – *Nanorchestes* sp.»). Разница лишь в том, что здесь оно

представлено в виде двух выраженных вариантов, а в Паханческой губе используемым комплексом методов уверенно разделить таксоценозы не получилось.

Луга высокого уровня (Cd, преобладает *Calamagrostis deschampsoides*) отличает повышенное обилие *Moritzoppia* cf. *similis* (34% всех особей клещей в сообществе), а также *Liebstadia similis* (11%). Для сообщества клещей («*Platynothrus punctatus* – *Moritzoppia* cf. *similis* – *Gamasolaelaps excisus*», [Таблица 5.6](#)) характерно присутствие в его составе орибатид *Latilamellobates incisellus* и *Tectocepheus* cf. *knuellei*, а также мезостигматических клещей *Dinychus micropunctatus* и *Gamasolaelaps excisus*.

Сообщество переходной зоны («*Platynothrus punctatus* – *Moritzoppia neerlandica* – *Zercon jouduthae*»; SI на [Рисунок 5.3](#)) между приморскими лугами и окружающей тундрой (зона V) обладает более выровненной структурой доминирования. Наиболее массовые виды ([Таблица 5.6](#)) – *Platynothrus punctatus* (15%), *Moritzoppia neerlandica* (12%), *Tegoribates latirostris* (11%). Список клещей, имеющих выраженную приуроченность к данному местообитанию, включает как виды с широкими экологическими предпочтениями (*Zercon forsslundi*, *Arctoseius koltshaki*, *Tegoribates latirostris*), так и связанные с переувлажненными моховыми подушками (*Trimalaconothrus major*), а также виды, встречающиеся в богатой органикой почве с опадом кустарничков (*Eobrachychthonius latior*, *Hermannia reticulata*). Сообщество включает целый ряд видов ([Таблица 5.5](#)), которые, отмечены здесь в единственном экземпляре, но обычны в окружающих тундровых местообитаниях (например, *Arctoseius haarlovi*, *Ceratoppia bipilis*, *Diapterobates notatus*).

Таким образом, несмотря на очевидное сходство и видового состава и, отчасти, структуры доминирования в аналогичных береговых местообитаниях Паханческой и Хайпудырской губ, удалось продемонстрировать явные различия в структуре сообществ между этими двумя похожими по условиям районами. Видовое разнообразие клещей в Хайпудырской губе заметно ниже, однако набор выделенных акароценозов больше. В частности, удалось разделить сообщества клещей, характерные для лугов низкого уровня (*Puccinelia phryganodes*) и обводненных участков, занятых водяной сосенкой (Ht), а также акароценозы лугов верхнего уровня с *Calamagrostis deschampsoides* (Cd) и переходной к тундрам полосы берега с ивами (SI). Последние два, учитывая единство доминантного комплекса, предлагается рассматривать в качестве вариантов единого для верхних уровней берега сообщества.

Таблица 5.5. Распределение и обилие (экз./дм²) свободноживущих клещей в береговых биотопах Хайпудырской губы, Печорское море (август 2015 г.). Значения общей численности в биотопах значительно различаются ($\chi^2 = 18.1$; $df = 4$; $p\text{-value} = 0.001$)

Зона берега	I	II	III	IV	V
Доминирующие виды растений	<i>Hippuris tetraphylla</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Carex subspathaceae</i> , <i>Potentilla egedii</i>	<i>Calamagrostis deschampsoides</i> , <i>Carex rariflora</i> , <i>Festuca richardsonii</i>	<i>Salix lanata</i> , <i>S. glauca</i> , <i>Carex rariflora</i>
Краткое обозначение	Ht	Pp	Cs	Cd	Sl
MESOSTIGMATA					
Uropodidae					
<i>Dinychus micropunctatus</i> Evans, 1955	–	–	–	28.8	7.2
<i>Dinychus undulatus</i> Sellnick, 1945	–	–	–	4.8	26.4
Zerconidae					
<i>Zercon forsslundi</i> (Sellnick, 1956)	–	–	–	–	8.0
<i>Zercon joduthae</i> (Sellnick, 1944)	–	–	–	–	20.0
Veigaiidae					
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	–	–	–	1.6	–
Digamasellidae					
<i>Dendrolaelaps trapezoides</i> (Hirschmann, 1960)	0.8	0.8	29.0	4.0	–
Halolaelapidae					
<i>Saprolaelaps punctulatus</i> (Leitner, 1946)	0.8	1.6	–	1.6	–
Pachylaelapidae					
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	–	–	4.0	11.2	10.4
Acidae					
<i>Arctoseius haarlovi</i> Lindquist & Makarova, 2011	–	–	–	–	0.8
<i>Arctoseius koltschaki</i> Makarova & Lindquist, 2013	–	–	–	–	2.4
<i>Zerconopsis moestairi</i> (Schweizer, 1949)	–	0.8	2.4	–	–
Blattisocidae					
<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	2.4	0.8	–	–	–
Melicharidae					
<i>Proctolaelaps pygmaeus</i> (Müller, 1859)	–	32.0	4.0	–	–
Laelapidae					
<i>Gaeolaelaps nolli</i> (Karg, 1962)	–	–	–	15.2	28.8
<i>Ololaelaps sellnicki</i> (Bregetova & Koroleva, 1964)	–	–	–	0.8	–

PROSTIGMATA					
Eupodidae					
<i>Eupodes voxencollinus</i> Thor, 1934	–	–	2.4	–	–
<i>Filieupodes</i> sp.	–	–	22.4	–	–
Rhagidiidae					
<i>Coccorhagidia pittardi</i> Strandtmann, 1971	–	–	–	0.8	–
Eriophyidae					
Eriophyidae gen. sp.	–	–	2.4	–	–
Stigmaeidae					
<i>Cheyllostigmaeus cf. salinus</i> Evans, 1954	–	0.8	12.0	–	–
<i>Eustigmaeus rhodomela</i> (Koch, 1841)	–	0.8	–	–	–
Neopygmephoridae					
<i>Bakerdania palustris</i> Khaustov, 2008	–	–	3.2	–	–
<i>Bakerdania</i> sp. 1	–	0.8	–	–	–
<i>Bakerdania</i> sp. 2	–	–	–	1.6	–
Scutacaridae					
<i>Scutacarus</i> sp. 1	–	–	236.8	–	–
<i>Scutacarus</i> sp. 2	–	–	4.8	–	–
ENDEOSTIGMATA					
Alicorhagiidae					
<i>Alicorhagia fragilis</i> Berlese, 1910	–	–	–	–	0.8
Nanorchestidae					
<i>Nanorchestes</i> sp.	–	–	74.4	0.8	–
ORIBATIDA					
Brachychthoniidae					
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	–	–	–	–	24.0
<i>E. oudemansi</i> Hammen, 1952	–	–	–	–	0.8
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	–	–	0.8	–	–
<i>L. ohnishii</i> Chinone, 1978	–	–	–	–	4.0
<i>L. sellnicki</i> (Thor, 1930)	–	–	–	–	1.6
Crotoniidae					
<i>Heminothrus thori</i> (Berlese, 1904)	–	–	–	12.8	25.6
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	–	–	–	81.6	79.2
Malaconothridae					
<i>Trimalaconothrus major</i> (Berlese, 1910)	–	–	–	–	12.0
Hermanniidae					
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	–	–	–	–	12.0
Peloppiidae					
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann, 1804)	–	–	–	–	0.8
Oppiidae					
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	–	–	–	2.4	19.2
<i>Moritzoppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	–	–	–	43.2	63.2
<i>Moritzoppia cf. similis</i> (Gordeeva & Grishina)	–	–	22.4	183.2	29.6

Thyrisomidae					
<i>Banksinoma setosa</i> Rjabinin, 1974	–	–	–	0.8	4.8
Tectocephidae					
<i>Tectocephus</i> cf. <i>knuellei</i> Vanek, 1960	–	–	–	8.0	2.4
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	–	–	–	21.6	15.2
Ameronothridae					
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	3.2	80.8	–	–	–
Tegoribatidae					
<i>Tegoribates latirostris</i> (C.L. Koch, 1844)	–	–	0.8	3.2	59.2
Oribatulidae					
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	–	–	0.8	25.6	4.0
Schelorbitidae					
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	–	–	16.0	59.2	23.2
Ceratozetidae					
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	–	–	–	0.8	1.6
<i>Fuscozetes tatricus</i> Seniczak, 1993	–	–	–	–	8.8
<i>Latilamellobates incisellus</i> (Kramer, 1897)	–	–	–	8.0	4.0
<i>Sphaerozetes</i> cf. <i>orbicularis</i> (C.L. Koch, 1835)	–	–	–	0.8	5.6
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	–	1.6	20.8	8.0	–
Mycobatidae					
<i>Mycobates</i> sp.	–	–	–	–	2.4
Phenopelopidae					
<i>Eupelops</i> cf. <i>claviger</i> (Berlese, 1916)	–	–	–	1.6	–
<i>Eupelops septentrionalis</i> (Trägårdh, 1910)	–	–	–	1.6	–
ASTIGMATA					
Acarididae					
<i>Schwiebea</i> sp. 1	–	–	2.4	–	0.8
<i>Schwiebea</i> sp. 2	–	–	–	–	6.4
ОБЩЕЕ ЧИСЛО ВИДОВ	4	10	19	29	34
ОБЩАЯ ПЛОТНОСТЬ	7.2 ^a	120.8 ^{a, b}	460.8 ^{b, c}	534.4 ^c	515.2 ^c

Таблица 5.6. Сообщества клещей в маршевых местообитаниях Хайпудырской губы Печорского моря и их характеристики

Характеристики	Сообщества				
	<i>Cheioroseius necorniger</i>	<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> – <i>Saprolaelaps punctulatus</i>	<i>Scutacarus</i> sp. 1 – <i>Svalbardia lucens</i> – <i>Zerconopsis moestairi</i>	<i>Platynothrus punctatus</i> – <i>Moritzoppia</i> cf. <i>similis</i> – <i>Gamasolaelaps excisus</i>	<i>Platynothrus punctatus</i> – <i>Moritzoppia neerlandica</i> – <i>Zercon jouduthae</i>

Число видов общее (и среднее в одной пробе)	2 (1.3)	10 (2.9)	19 (10.0)	29 (14.8)	34 (21.4)
Средняя численность, экз./дм ²	5.3	89.1	460.8	534.4	515.2
Массовые виды	<i>Ch. necorniger</i>	<i>A. nigrofemoratus</i> , <i>P. pygmaeus</i>	<i>Scutacarus</i> sp. 1, <i>Nanorchestes</i> sp., <i>D. trapezoides</i>	<i>P. punctatus</i> , <i>M. neerlandica</i> , <i>M. cf. similis</i> , <i>L. similis</i> <i>D. micro-punctatus</i> , <i>O. tibialis</i> , <i>T. velatus</i>	<i>T. latirostris</i> , <i>G. nolli</i> , <i>D. undulatus</i> , <i>E. latior</i>
Характерные виды	<i>Ch. necorniger</i>	<i>A. nigrofemoratus</i> , <i>P. pygmaeus</i> , <i>S. punctulatus</i>	<i>Scutacarus</i> sp. 1, <i>Scutacarus</i> sp. 2, <i>E. voxencollinus</i> , <i>Filieupodes</i> sp., <i>Nanorchestes</i> sp. B, <i>palustris</i> , <i>Ch. cf. salinus</i> , <i>Schwiebea</i> sp. 1, <i>S. lucens</i> , <i>D. trapezoides</i> , <i>Z. miestairi</i>	<i>H. thori</i> , <i>T. velatus</i> , <i>M. neerlandica</i> , <i>G. nolli</i> , <i>P. punctatus</i> <i>L. incisellus</i> , <i>T. cf. knuelli</i> , <i>D. micro-punctatus</i> , <i>G. excisus</i> , <i>E. septentrionalis</i>	<i>B. setosa</i> , <i>D. ornata</i> , <i>T. latirostris</i> , <i>S. cf. orbicularis</i> , <i>E. latior</i> , <i>H. reticulata</i> , <i>T. major</i> , <i>L. ohnishii</i> , <i>F. tatricus</i> , <i>D. undulatus</i> , <i>Z. forsslundi</i> , <i>A. koltschaki</i> , <i>Z. jouduthae</i> , <i>Schwiebea</i> sp. 2
Положение на берегу	Небольшие озерки и протоки на низких и средних маршах	Марш низкого уровня, на краю берега крупных протоков	Марш среднего уровня	Марш высокого уровня	Переходная к тундрам зона, верхняя часть берегового профиля
Растительность	<i>Hippuris tetraphylla</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Carex subspathacea</i> , <i>Potentilla egedii</i> , <i>Triglochin maritimum</i>	<i>Calamagrostis deschampsioides</i> , <i>Salix reptans</i>	<i>Salix lanata</i> , <i>Salix glauca</i> , <i>Carex rariflora</i>
Прилив средней величины	+	++			
Приливы выше средней величины	+	++	+		
Импульверизация, нагоны и шторма	++	++	++	++	+

5.2.3. Болванская губа

Согласно нашим данным, население клещей береговых местообитаний включает не менее 32 видов ([Таблица 5.7](#)). Большая часть выявленного разнообразия приходится на отряды Mesostigmata и Oribatida (по 13 видов), а Prostigmata представлены всего 4 видами. Самые разнообразные семейства в составе береговой фауны – это Ascidae (4 вида), Veigaiidae (3), Crotoniidae (3). Прочие семейства (всего не менее 21) насчитывают 1–2 вида. Специализированные литоральные виды отсутствуют.

При ординации пробы нижнего уровня (Cs) демонстрируют большой разброс значений по сравнению с данными среднего (Cr) и верхнего (Sl) уровней ([Рисунок 5.4](#)). Последние два местообитания обладают значительным сходством структуры группировок клещей. На кладограмме выборки их проб формируют единый массив ([Приложение 2](#)). Результаты ANOSIM отражают большое сходство структуры таксоценозов всех трех местообитаний ($R = 0.6$). Более существенный уровень различий удастся показать, если рассматривать население клещей местообитаний среднего и верхнего уровней в качестве единого ($R = 0.8$). Таким образом, далее будем считать, что население клещей берегов Болванской губы включает два сообщества ([Таблица 5.8](#)): нижней (Cs) и верхней части берега (Cr + Sl).

Значительное сходство выделенных сообществ клещей связано с тем, что не менее трети найденных видов (32%) – общие, в том числе *Moritzoppia neerlandica*, который входит в состав доминантного комплекса в каждом из обследованных местообитаний ([Таблица 5.7](#)). Этот вид также был доминантом на верхних участках берега (Cd, Sl) в Паханческой и Хайпудырской губах, а здесь оказался самым массовым и в самом низком местообитании с *Carex salina*, где встречается вместе с преимущественно гидрофильными *Zerconopsis labrodorensis*, *Svalbardia lucens*, *Cheiroseius necorniger*, *Gamasolaelaps excisus*, *Banksinoma setosa*. Общая численность клещей здесь сравнительно невелика – 67.5 экз./дм².

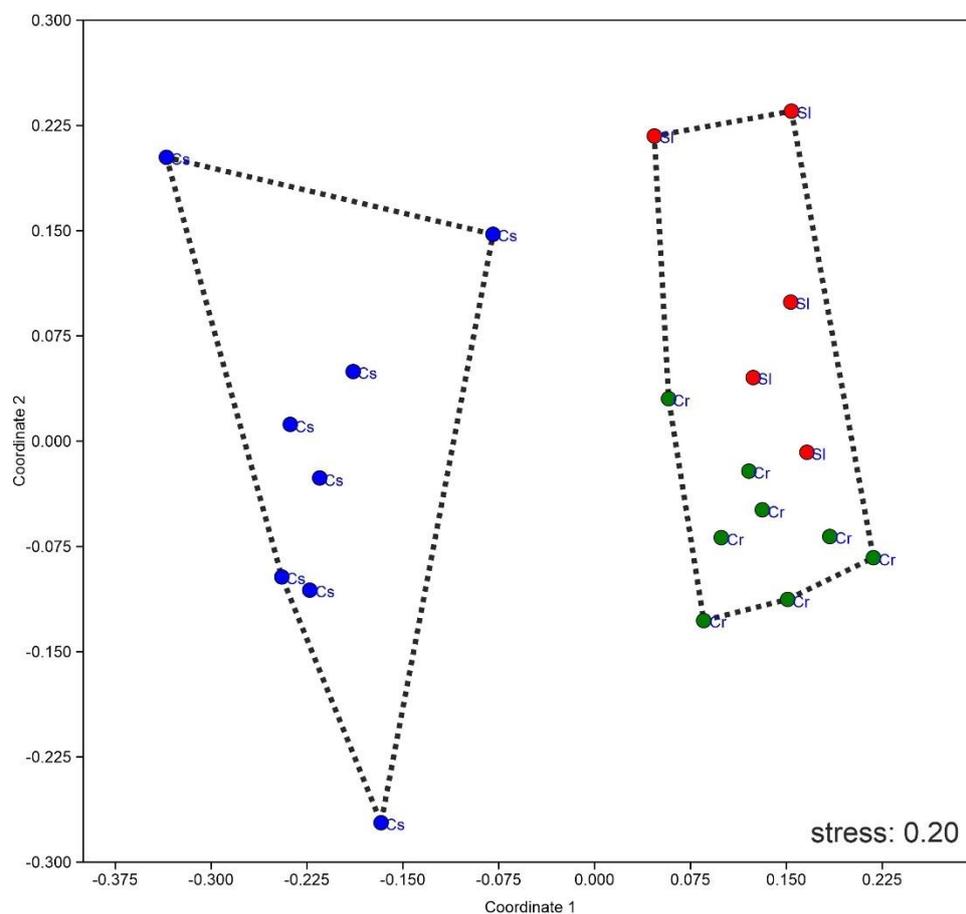


Рисунок 5.4. Ординация (nMDS; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний Болванской губы, Печорское море (июль 2015 г.). Обозначения: Cs – солончатый марш низкого уровня (осоковое болото) с *Carex salina*; Cr – солончатый марш верхнего уровня (осоковое болото) с *Carex rariflora* и *Calamagrostis deschampsoides*; Sl – переходное сообщество (заболоченные ивняки) с *Salix lanata* и *S. glauca*.

В двух охарактеризованных выше районах (Паханческая и Хайпудырская губы) перечисленные виды отчетливо распределялись по нескольким зонам берега (см. [Таблицы 5.3](#) и [5.5](#)) – от наиболее низких (*Ch. necorniger*) до наиболее высоких (*B. setosa*). Учитывая это, а также большой разброс данных проб из-под *Carex salina* на ординации, приходится предполагать, как минимум, большую неоднородность условий (в первую очередь, увлажнения) в этом местообитании, что определяет слабое сходство выборок в отдельных пробах.

Напротив, выборки клещей в образцах среднего (Cr) и высокого (Sl) уровня достаточно однородны и, по крайней мере, могут быть охарактеризованы сходной структурой доминирования и перечнем характерных видов ([Таблица 5.8](#)). Самый массовый клещ сообщества – *Platynothrus punctatus*, на него приходится почти половина всех экземпляров в материале из этого района (средняя численность в пробах серий Cr и Sl –

271.7 экз./дм²). Вместе с ним обычны уже упомянутый *M. neerlandica*, а в верхней зоне профиля – *Heminothrus thori*. Константно присутствие на среднем и/или верхнем уровнях таких видов как *Zercon jouduthae*, *Eupelops septentrionalis*, *Fuscozetes fuscipes*. К числу характерных видов должны быть также отнесены менее многочисленные *Liochthonius sellnicki*, *Ololaelaps sellnicki*, *Pachylaelaps kievati* (Таблица 5.8). Выявленная группировка практически воспроизводит сообщества клещей в верхних зонах берега Паханческой и Хайпудырской губ (см. Таблицы 5.3 и 5.5).

Таблица 5.7. Распределение и обилие (экз./дм²) свободноживущих клещей в береговых биотопах р. Ячей, Болванская губа, Печорское море (июль 2015 г.). Значения общей численности в биотопах значимо различаются ($\chi^2 = 13.2$; $df = 2$; $p\text{-value} = 0.001$)

Зона берега	I	II	III
Доминирующие виды растений	<i>Carex salina</i> , <i>DuPontia</i> <i>psylosantha</i> , <i>Calamagrostis</i> <i>deschampsioides</i>	<i>Carex rariflora</i> , <i>C.</i> <i>subspathacea</i> , <i>Calamagrostis</i> <i>deschampsioides</i>	<i>Salix lanata</i> , <i>S.</i> <i>glauca</i> , <i>Carex</i> <i>rariflora</i>
Краткое обозначение	Cs	Cr	Sl
MESOSTIGMATA			
Polyaspididae			
<i>Iphidinychus gaieri</i> (Schweizer, 1961)	0.5	–	–
Zerconidae			
<i>Zercon joduthae</i> (Sellnick, 1944)	0.5	26.5	28.0
Parasitidae			
<i>Pergamasus brevicornis</i> Berlese, 1903	5.5	0.5	–
Veigaiidae			
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	1.5	1.0	2.4
<i>Veigaia kochi</i> (Trägårdh, 1901)		1.5	
<i>Veigaia sibirica</i> Bregetova, 1961	0.5	–	4.0
Pachylaelapidae			
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	–	–	4.0
Acidae			
<i>Arctoseius minutus</i> (Halbert, 1915)	–	–	2.4
<i>Arctoseius ornatus</i> Evans, 1955	–	–	4.8
<i>Iphidozercon colliculatus</i> Gwiazdowicz & Marchenko 2012	4.0	–	–
<i>Zerconopsis labradorensis</i> Evans & Hyatt, 1960	8.5	3.5	–
Blattisocidae			

<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	3.0	1.5	5.6
Laelapidae			
<i>Oloaelaps sellnicki</i> (Bregetova & Koroleva, 1964)	–	10.5	3.2
PROSTIGMATA			
Neopygmephoridae			
<i>Bakerdania</i> sp.1	–	–	0.8
Scutacaridae			
Scutacaridae gen. sp.	0.5	–	–
Scutacaridae gen. sp. 9	0.5	0.5	0.8
Tarsonemidae			
Tarsonemidae gen. sp. 2,3	–	4.0	–
ORIBATIDA			
Brachychthoniidae			
<i>Liochthonius</i> cf. <i>brevis</i> (Michael, 1888)	0.5	–	–
<i>L. sellnicki</i> (Thor, 1930)	–	1.0	6.4
Crotoniidae			
<i>Heminothrus thori</i> (Berlese, 1904)	1.0	0.5	48.8
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	–	333.5	172.8
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	–	–	19.2
Damaeidae			
<i>Epidamaeus</i> sp.	–	–	1.6
Oppiidae			
<i>Moritzoppia clavigera</i> (Hammer, 1952)	–	–	0.8
<i>Moritzoppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	25.5	134.0	115.2
Thyrisomidae			
<i>Banksinoma setosa</i> Rjabinin, 1974	2.5	6.0	6.4
Tectocepheidae			
<i>Tectocepheus knuellei</i> Vanek, 1960	6.2	2.0	12.0
Phenopelopidae			
<i>Eupelops septentrionalis</i> (Trägårdh, 1910)	–	15.5	15.2
Tegoribatidae			
<i>Tegoribates latirostris</i> (C.L. Koch, 1844)	1.0	2.5	11.2
Ceratozetidae			
<i>Fuscozetes fuscipes</i> (C.L. Koch, 1844)	–	44.0	7.2
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	5.5	2.5	–
ASTIGMATA			
Acarididae			
<i>Schwiebea</i> sp.	–	2.0	1.6
ЧИСЛО ВИДОВ	17	20	23
ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ	67.5 ^a	593.0 ^b	474.4 ^b

Таблица 5.8. Сообщества клещей в маршевых местообитаниях Болванской губы Печорского моря и их характеристики

Характеристики	Сообщества
----------------	------------

	Svalbardia lucens – Zerconopsis labradorensis – Gamasolaelaps excisus	Platynothrus punctatus – Moritzoppia neerlandica – Zercon jouduthae
Число видов общее (и среднее в одной пробе)	17 (6.0)	28 (10.8)
Средняя численность, экз./дм ²	67.5	547.3
Массовые виды	<i>M. neerlandica</i> , <i>Z. labradorensis</i> , <i>T. cf. knuelli</i> , <i>P. brevicornis</i> , <i>S. lucens</i> , <i>I. colliculatus</i> , <i>Ch. necorniger</i>	<i>P. punctatus</i> , <i>M. neerlandica</i> , <i>F. fuscipes</i> , <i>Z. jouduthae</i> , <i>H. thori</i>
Характерные виды	<i>T. cf. knuelli</i> , <i>S. lucens</i> , <i>B. setosa</i> , <i>L. cf. brevis</i> , <i>Z. labradorensis</i> , <i>Ch. necorniger</i> , <i>G. excisus</i> , <i>I. colliculatus</i> , <i>P. brevicornis</i>	<i>P. punctatus</i> , <i>F. fuscipes</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>L. sellnicki</i> , <i>P. peltifer</i> , <i>Z. jouduthae</i> , <i>O. sellnicki</i> , <i>V. kochi</i> , <i>A. minutus</i> , <i>P. kievati</i> , <i>A. ornatus</i> , Tarsonemidae gen. sp. 2,3, <i>H. thori</i>
Положение на берегу	Марш среднего уровня	Высокий марш и переходная к тундрам зона
Растительность	<i>Carex salina</i>	<i>Carex rariflora</i> , <i>Calamagrostis deschampsoides</i> , <i>Salix lanata</i> , <i>Salix glauca</i>
Прилив средней величины	–	–
Приливы выше среднего уровня	–	–
Импульверизация, нагоны и шторма	–	–

5.3. Шойна, полуостров Канин

Литоральная акарофауна района включает не менее 84 видов ([Таблица 5.9](#)), которые распределены по подотрядам так: Prostigmata – 45 видов, Mesostigmata – 17, Oribatida – 16, Endeostigmata и Astigmata – по 3 вида. Среди 41 семейства наиболее разнообразны простигматические Eupodidae (8 видов), Scutacaridae (7), Neopygmephoridae (4), Stigmaeidae (4), Tydeidae (4), а также мезостигматы сем. Ascidae (5) и панцирные Brachychthoniidae (4).

На ординации ([Рисунок 5.5](#)) группировки клещей объединяются по зонам растительности ($R = 0.94$), исключая пробы самой низкой полосы *Puccinellia phryganodes* (Pr), выборка которой значительно перекрывается с выборкой следующего уровня (*Plantago schrenkii*, Ps). При кластеризации наборы проб из этих двух местообитаний разделяются ([Приложение 2](#)). Тем не менее, в составе населения зоны *Puccinellia phryganodes* нет ни одного специфического для местообитания вида или вида, демонстрирующего здесь повышенную численность ([Таблица 5.51](#)). Напротив, видовая

композиция зоны Pp представляет скорее пионерный вариант сообщества, характерного для следующей зоны. Здесь встречаются только *Zachvatkinibates quadrivertex*, *Halolaelaps coxalis* и *Cheiroseius salicorniae*. Все три вида входят и в сообщество зоны *Plantago schrenkii*. О «несамостоятельности» населения местообитания свидетельствует также его агрегированность (3 образца вовсе не содержали клещей), очевидно определяемая приуроченностью к разреженным куртинам бескильницы, и исключительно низкая численность (15 экз./дм²).

Собственно полноценное сообщество клещей «*Zachvatkinibates quadrivertex*», характерное для самых низких уровней берега в этом районе (население зоны *Plantago schrenkii*), включает около 15 видов (Таблица 5.10). Более половины всех клещей (72%) в нем приходится на единственный вид – *Zachvatkinibates quadrivertex*, 772.0 экз./дм² (Таблица 5.9). Вместе с ним в нашем материале обычны *Coccotydeolus* sp. (20%), *Lorryia* sp. 1, *Arctoseius cetratus* и *Cheylostigmaeus cf. salinus* (все три по 2%). *A. cetratus* и *Ch. longisetosus* – виды с достаточно широкими экологическими предпочтениями.

При этом *Z. quadrivertex* и *Coccotydeolus* sp., а также ряд редких видов (*Vulgarogamasus halophilus*, *Halolaelaps coxalis*, *H. incisus*, *Thinoseius spinosus*) характерны для этой зоны и повсеместно в Арктике связаны с морскими берегами. (Таблица 5.10). Средняя численность клещей с учетом проб пионерной зоны *Puccinellia phryganodes* – 540 экз./дм². Каких-либо аналогов в районах, охарактеризованных ранее, это сообщество не имеет.

Акароценоз («*Cheiroseius salicorniae* – *Ameronothrus nigrofemoratus*», Таблица 5.10) следующей зоны, *Carex subspathacea* (Таблица 5.9), имеет смешанный комплекс доминантов, который включает как неспецифичные массовые виды *Liebstadia similis* (51%) и *Z. quadrivertex* (12%), так и виды, которые на обследованном профиле демонстрируют строгую приуроченность к этому местообитанию (Таблица 5.10) – *Ameronothrus nigrofemoratus* (7%) и *Cheiroseius salicorniae* (24%). Присутствие *A. nigrofemoratus* сближает это сообщество с акароценозами лугов низкого уровня о. Шокальского и Большеземельской тундры, а сама композиция видов может рассматриваться в качестве локального варианта ранее выделенных сообществ с *A. nigrofemoratus*. Численность клещей в зоне *C. subspathacea* невелика – 112.5 экз./дм².

По аналогии со структурой сообществ литоралей Паханческой и Хайпудырской губ, следующим должно быть сообщество, занимающее промежуточную позицию, и характеризующееся преобладанием представителей сем. Scutacaridae (как это было в

Паханческой и Хайпудырской губах). Собственно, такая ситуация и наблюдается в зоне *Juncus gerardi* (акароценоз «*Liebstadia similis* – *Tectocephus* sp. – *Scutacarus* sp. 4», [Таблица 5.10](#)), где отмечены 4 вида этого семейства ([Таблица 5.9](#)). В общей сложности местообитание населяют 50 видов, что резко отличает данный таксоценоз от более нижних, которые включали менее 20 видов каждый. Наиболее массовые клещи – *Tectocephus* sp., *Liebstadia similis*, *Scutacarus* sp. 1, *Scutacarus* sp. 2, *Scutacarus* sp. 4, *Bakerdania* sp. 1, *Bakerdania* sp. 2. Средняя общая численность клещей 1871.5 экз./дм² ([Таблица 5.10](#)).

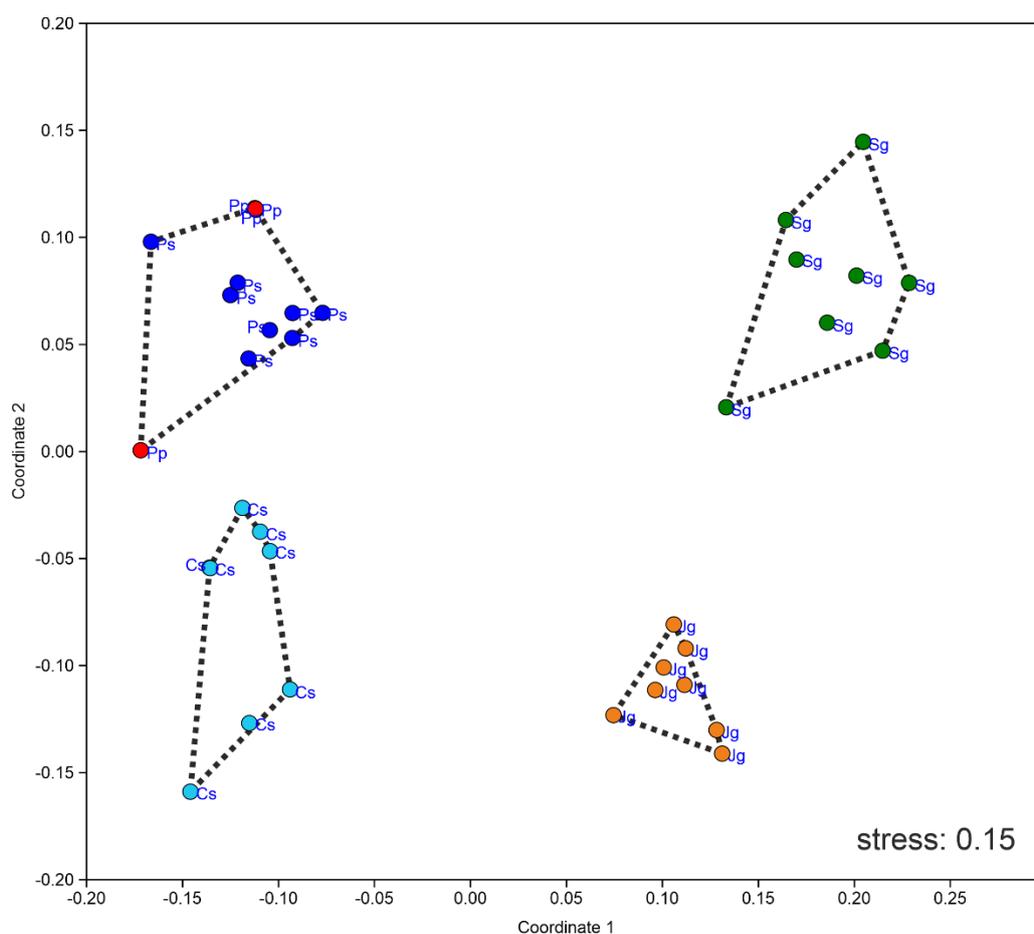


Рисунок 5.5. Ординация (nMDS; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний устья р. Шойна, п-в Канин, Белое море (июль, 2017). Обозначения: Pp – пионерная растительность, зона *Puccinellia phryganodes*; Ps – луг низкого уровня с *Plantago schrenki*; Cs – луг среднего уровня с *Carex subspathacea* и *Triglochin maritimum*; Jg – луг высокого уровня, *Juncus gerardi*; Sg – переходная зона, вороничниковая тундра с *Salix glauca* и *Salix reptans*.

При большом видовом богатстве местообитания его сообщество имеет соответствующий обширный список характерных видов: *Scutacarus* sp. 1, *Scutacarus* sp. 3, *Bakerdania* sp. 1, *Liochthonius sellnicki*, *Hermannia scabra*, *Ololaelaps sellnicki*, *Zercon*

jouduthae и др. (Таблица 5.10). Заметно, что он включает в том числе виды клещей, которые на маршах Большеземельской тундры (Таблицы 5.3, 5.5) населяли верхние зоны профиля (луга верхнего уровня и ивняковые сообщества).

Как и в Большеземельской тундре экологический ряд приморских местообитаний замыкает сообщество переходного типа, которое расположено вне зоны воздействия приливов (Рисунок 5.5; Таблица 5.10). Морская вода в заметном количестве попадает сюда редко, только при сильных штормах и нагонах. В основном, соли выпадают здесь из воздуха в виде аэрозолей и брызг. В районе Шойны это переходное местообитание представлено вороничниковыми тундрами с ивами (Sg).

В состав акароценоза «*Platynothrus punctatus* – *Scutacarus* sp. 7» (Таблица 5.10) входят 53 вида, самые многочисленные из которых *Platynothrus punctatus* (24%), *Scutacarus* sp. 7 (16%), *Scutacarus* sp. 4 (8%), *Tectocephus* sp. (7%), *Liochthonius brevis* (6%), *Bakerdania* sp. 2 (5%). Численность клещей в этом местообитании составляет в среднем 996.5 экз./дм².

Структуру сообществ двух верхних зон (Jg, Sg) отличает большое разнообразие простигматических клещей семейств Eupodidae (5–7 видов), Neorugmephoridae (2–4), Scutacaridae (6–4). Суммарно они составляют около четверти (26–28%) выявленного разнообразия сообществ верхних зон берега. При этом в трех первых зонах (Pp–Cs) представители указанных семейств практически не встречаются (Таблица 5.9).

Необычно большое разнообразие и численность Prostigmata, сильно затрудняет сравнение между районами, которое удается проводить только по точно идентифицированным орибатидам и гамазидам. Тем не менее, в перечне характерных видов верхних зон литорали на п-ве Канин (Таблица 5.10) присутствует ряд клещей, которые также были связаны с лугами высокого уровня и переходной зоной в Паханческой и Хайпудырской губах (Таблицы 5.4 и 5.6). Это уже упомянутый *P. punctatus*, *Oribatula tibialis*, *Filieupodes paradoxus*, *Heminothrus thori*, *Latilamellobates incisellus*, *Liochthonius* cf. *ohnischii*.

Если рассматривать исследованные прибрежные арктические регионы как своеобразный широтный ряд (о. Шокальского, три района побережья Печорского моря, п-в Канин), то акароценозы расположенного южнее района работ на Канине имеют две важные особенности. Это заметное увеличение набора специализированных обитателей литорали (не 1–2, а 6 видов), а также формирование специфического «галофильного» сообщества клещей наиболее низких зон берега (Pp+Ps), для которого нельзя отметить аналогов среди сообществ ранее охарактеризованных районов. Оба обстоятельства свидетельствуют о

качественном отличии ситуации на Канине в смысле возможностей колонизации приливно-отливной зоны специализированными видами клещей.

Таблица 5.9. Распределение и обилие (экз./дм²) свободноживущих клещей в береговых биотопах устья р. Шойна, Белое море (июль 2017 г.). Значения общей численности в биотопах значительно различаются ($\chi^2 = 32.4$; $df = 4$; $p\text{-value} = 0.00001$)

Зона берега	I	II	III	IV	V
Доминирующие виды растений	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Plantago schrenkii</i>	<i>Carex subspathacea</i> , <i>Triglochin maritimum</i>	<i>Juncus gerardii</i> , <i>Festuca richardsonii</i> , <i>Potentilla egedii</i> , <i>Stellaria</i> sp.	<i>Salix glauca</i> , <i>S. reptans</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Carex stans</i>
Краткое обозначение	Pp	Ps	Cs	Jg	Sg
MESOSTIGMATA					
Zerconidae					
<i>Zercon joduthae</i> (Sellnick, 1944)	—	—	—	15.5	—
Parasitidae					
<i>Paragamasus (Aclerogamasus) integer</i> (Bhattacharyya, 1963)	—	—	—	—	16.5
<i>Vulgarogamasus halophilus</i> (Sellnick, 1957)	—	5.0	—	—	—
<i>Vulgarogamasus remberti</i> (Oudemans 1912)	—	—	—	4.5	—
Veigaidae					
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	—	—	—	5.0	—
<i>Veigaia kochi</i> (Trägårdh, 1901)	—	—	—	0.5	—
Halolaelapidae					
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) coxalis</i> Willmann, 1957	1.0	1.0	—	—	—
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) incisus</i> Hyatt, 1956	—	0.5	—	—	—
Pachylaelapidae					
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	—	—	—	0.5	—
Eviphididae					

<i>Thinoseius spinosus</i> (Willmann, 1939)	—	0.5	—	—	—
Ascidae					
<i>Arctoseius cetratus</i> (Sellnick, 1940)	—	18.5	0.5	18.0	11.5
<i>Arctoseius minutus</i> (Halbert, 1915)	—	—	—	—	1.0
<i>Iphidozercon</i> <i>poststigmatus</i> Gwiazdowicz, 2003	—	—	—	53.5	—
<i>Neojordensia sinuata</i> Athias-Henriot, 1973	—	0.5	0.5	—	—
<i>Zerconopsis</i> <i>labradorensis</i> Evans & Hyatt, 1960	—	—	—	2.0	—
Blattisocidae					
<i>Cheiroseius salicorniae</i> (Willmann, 1949)	0.5	0.5	27.5	0.5	—
Laelapidae					
<i>Ololaelaps sellnicki</i> (Bregetova & Koroleva, 1964)	—	—	0.5	18.5	0.5
PROSTIGMATA					
Bdellidae					
<i>Bdella muscorum</i> Ewing, 1909	—	—	—	3.0	—
<i>Cyta latirostris</i> (Hermann, 1804)	—	—	—	3.0	1.0
Eupodidae					
<i>Cocceupodes</i> sp. 1	—	—	—	—	9.5
<i>Cocceupodes</i> sp. 2	—	—	—	2.0	3.5
<i>Cocceupodes</i> sp. 3	—	—	—	—	0.5
<i>Claveupodes</i> sp.	—	—	—	—	1.5
<i>Eupodes</i> sp. 1	—	—	—	1.0	—
<i>Eupodes</i> sp. 2	—	—	—	19.5	9.5
<i>Filieupodes paradoxus</i> (Weis-Fogh, 1948)	—	—	—	6.0	10.0
<i>Filieupodes</i> sp.	—	—	—	44.0	14.0
Penthalodidae					
<i>Penthalodes ovalis</i> (Dugès, 1834)	—	—	—	—	8.5
Rhagidiidae					
Rhagidiidae gen. sp. 1	—	—	—	0.5	2.5
Rhagidiidae gen. sp. 2	—	—	—	0.5	2.0
Rhagidiidae gen. sp. 3	—	—	—	—	4.5
Tydeidae					
<i>Lorryia</i> sp. 1	—	23.5	0.5	0.5	—
<i>Lorryia</i> sp. 2	—	—	—	—	27.0
<i>Lorryia</i> sp. 3	—	—	—	—	31.0
Tydeidae gen. sp.	—	—	—	3.5	3.5
Ereynetidae					
<i>Ereynetes</i> sp.	—	—	—	11.5	4.5
Iolinidae					

<i>Coccotydaeolus</i> sp.	—	210.5	0.5	0.5	0.5
<i>Microtydeus</i> sp.	—	—	—	21.5	—
Eriophyidae					
Eriophyidae gen. sp.	—	2.0	—	2.5	1.0
Erythraeidae					
<i>Abrolophus</i> sp.	—	—	—	3.5	—
Microtrombidiidae					
<i>Microtrombidium</i> sp.	—	—	—	0.5	—
Stigmaeidae					
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>salinus</i> Evans, 1954	—	26.5	1.0	10.5	12.5
<i>Eustigmaeus</i> sp. 1	—	—	—	—	7.5
<i>Eustigmaeus</i> sp. 2	—	—	—	—	14.5
<i>Stigmaeus</i> sp. (2)	—	—	—	—	5.0
Cheyletidae					
Cheyletidae gen. sp.	—	—	—	0.5	1.5
Pygmephoridae					
Pygmephoridae gen. sp.	—	—	—	3.5	—
<i>Siteroptes</i> sp.	—	—	—	—	1.0
Neopygmephoridae					
<i>Bakerdania</i> sp. 1	—	—	2.0	187.5	0.5
<i>Bakerdania</i> sp. 2	—	—	—	90.5	51.5
<i>Bakerdania</i> sp. 3	—	—	—	—	2.0
<i>Bakerdania</i> sp. 4	—	—	—	—	7.0
Scutacaridae					
<i>Scutacarus</i> sp. 1	—	—	—	145.0	0.5
<i>Scutacarus</i> sp. 2	—	—	—	36.0	3.5
<i>Scutacarus</i> sp. 3	—	—	—	135.0	—
<i>Scutacarus</i> sp. 4	—	—	—	198.5	80.5
<i>Scutacarus</i> sp. 5	—	—	—	0.5	—
<i>Scutacarus</i> sp. 6	—	—	—	1.0	—
<i>Scutacarus</i> sp. 7	—	—	—	—	156.5
Tarsonemidae					
Tarsonemidae gen. sp. 1	—	—	—	35.0	1.0
Tarsonemidae gen. sp. 2	—	—	—	2.5	13.0
Tarsonemidae gen. sp. 3	—	—	—	—	2.0
ENDEOSTIGMATA					
Alicorhagiidae					
<i>Alicorhagia fragilis</i> Berlese, 1910	—	—	—	—	9.0
Terpnacaridae					
<i>Terpnacarus bouvieri</i> Grandjean, 1939	—	—	—	0.5	—
Nanorchestidae					
<i>Nanorchestes</i> sp.	—	—	—	—	3.5
ORIBATIDA					
Brachychthoniidae					
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	—	—	—	91.0	59.5

<i>Liochthonius</i> cf. <i>ohnishii</i> Chinone, 1978	—	—	—	—	10.0
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	—	—	—	58.5	—
<i>Sellnickochthonius</i> <i>immaculatus</i> (Forsslund, 1942)	—	—	—	—	1.5
Crotoniidae					
<i>Heminothrus thori</i> (Berlese, 1904)	—	—	—	—	36.5
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	—	—	—	—	242.5
Hermanniidae					
<i>Hermannia scabra</i> (L. Koch, 1879)	—	—	—	58.5	—
Oppiidae					
<i>Oppiella (Moritzoppia)</i> <i>translamellata</i> (Willmann, 1923)	—	0.5	—	—	—
Tectocephidae					
<i>Tectocephus</i> sp.	—	—	—	355.5	67.0
Ameronothridae					
<i>Ameronothrus</i> <i>nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	—	3.5	8.0	—	—
Phenopelopidae					
<i>Eupelops plicatus</i> (C.L. Koch, 1835)	—	—	—	0.5	—
<i>Eupelops strenzkei</i> (Knülle, 1954)	—	—	—	—	1.0
Oribatulidae					
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	—	—	—	—	19.5
Schelorbitidae					
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	—	—	57.5	189.0	1.0
Ceratozetidae					
<i>Trichoribates incisellus</i> (Kramer, 1897)	—	—	—	1.0	6.5
Mycobatidae					
<i>Zachvatkinibates</i> <i>quadrivertex</i> (Halbert, 1920)	13.5	772.0	14.0	—	—
ASTIGMATA					
Acarididae					
<i>Schwiebea</i> cf. <i>danielopoli</i> Fain, 1982	—	—	—	18.0	4.0
<i>Schwiebea</i> sp.	—	—	—	—	11.0
Histiostomatidae					
Histiostomatidae gen. sp.	—	—	—	1.0	—
ЧИСЛО ВИДОВ	3	14	11	50	53

ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ	15.0 ^a	1065.0 ^b	112.5 ^a	1871.5 ^b	996.5 ^b
----------------------	-------------------	---------------------	--------------------	---------------------	--------------------

Таблица. 5.10. Сообщества клещей в прибрежных местообитаниях и их характеристики: устье р. Шойна (п-ов Канин), Белое море

Характеристики	Сообщества			
	Zachvatkinibates quadrivertex	Cheiroseius salicorniae – Ameronothrus nigrofemoratus	Liebstadia similis – Tectocephus sp. – Scutacarus sp. 4	Platynothrus punctatus – Scutacarus sp. 7
Число видов общее (и среднее в одной пробе)	14 (3.75)	11 (4.1)	50 (26.3)	53 (27.0)
Средняя численность, экз./дм ²	540.0	112.5	1871.5	996.5
Массовые виды	<i>Z. quadrivertex</i> , <i>Coccotydeolus</i> sp.	<i>L. similis</i> , <i>Ch.</i> <i>salicorniae</i> , <i>Z.</i> <i>quadrivertex</i> , <i>A.</i> <i>nigrofemoratus</i>	<i>Tectocephus</i> sp., <i>Scutacarus</i> sp. 4, <i>L.</i> <i>similis</i> , <i>Bakerdania</i> sp. 1, <i>Scutacarus</i> sp. 1, <i>Scutacarus</i> sp. 3	<i>P. punctatus</i> , <i>Scutacarus</i> sp. 7, <i>Scutacarus</i> sp. 4, <i>Tectocephus</i> sp., <i>Bakerdania</i> sp. 2
Характерные виды	<i>Z. quadrivertex</i> , <i>V.</i> <i>halophilus</i> , <i>S.</i> <i>incisus</i> , <i>Th.</i> <i>Spinosus</i> , <i>Coccotydeolus</i> sp., <i>S. coxalis</i>	<i>A. nigrofemoratus</i> , <i>Ch. salicorniae</i>	<i>L. similis</i> , <i>H.</i> <i>scabra</i> , <i>L. sellnicki</i> , <i>Z. jouduthae</i> , <i>I.</i> <i>poststigmatus</i> , <i>V.</i> <i>remberti</i> , <i>Z.</i> <i>labradorensis</i> , <i>G.</i> <i>excisus</i> , <i>O.</i> <i>sellnicki</i> , Pygmephoridae gen. sp., <i>Abrolophus</i> sp., <i>Scutacarus</i> sp. 1, <i>Scutacarus</i> sp. 3, Tarsonemidae gen. sp.	<i>T. incisellus</i> , <i>L. cf.</i> <i>ohnishii</i> , <i>O. tibialis</i> , <i>P. punctatus</i> , <i>H.</i> <i>thori</i> , <i>S. cf.</i> <i>danielopoli</i> , <i>P.</i> <i>integer</i> , <i>F.</i> <i>paradoxus</i> , <i>Scutacarus</i> sp. 7, <i>Lorryia</i> sp. 2, Rhagidiidae gen. sp. 2,3
Положение на берегу	Низкий марш и осушки	Соленый луг среднего уровня	Соленый луг высокого уровня	Переходная к тундрам зона
Растительность	<i>Puccinellia</i> <i>phryganodes</i> , <i>Plantago schrenkii</i>	<i>Carex</i> <i>subspathacea</i> , <i>Triglochin</i> <i>maritimum</i>	<i>Juncrus gerardi</i> , <i>Festuca</i> <i>richardsini</i> , <i>Potentilla egedii</i>	<i>Salix glauca</i> , <i>Salix</i> <i>reptans</i> , <i>Empetrum</i> <i>hermaphroditum</i>
Прилив средней величины	++	+		
Приливы выше среднего	++	++	+	

Импульверизация, нагоны и шторма	++	++	++	+
-------------------------------------	----	----	----	---

5.4. Кольский залив

Общий объем выявленной фауны – 99 видов – больше, чем во всех остальных районах ([Таблица 5.11](#)). В нее входят представители 41 семейства, среди которых повышенным разнообразием отличаются Parasitidae (7 видов), Ascidae (6), Halolaelapidae (6), Halacaridae (5), Eupodidae (6), Neorugmephoridae (5). Ни в одном другом районе наших работ семейства клещей, наиболее богатые литоральными видами в целом (Halolaelapidae, Halacaridae, отчасти Parasitidae) в число доминантов фауны не входили.

Структура сообществ клещей, в целом соотносится с отдельными уровнями берега ([Рисунок 5.6](#)). Выделяется сообщество зоны фукоидов, штормовых выбросов и супралиторали, а также группировка приморского луга, которые по своей структуре населения значительно отличаются друг от друга (ANOSIM, R = 0.85).

Для зоны фукусов (сообщество «*Ameronothrus marinus* – *Hyadesia fusca* – *Rhombognathides* sp.»), [Таблица 5.12](#)), которая наибольшее время находится под водой, характерно низкое видовое разнообразие (8 видов) и численность (32.0 экз./дм²), но население можно считать наиболее специализированным. Клещи представлены исключительно видами, облигатно связанными с приливо-отливной зоной берега: *Ameronothrus marinus*, *Hyadesia fusca*, *Halolaelaps* aff. *evansi* ([Blaszak, Ehrnsberger, 1995](#); [Procheş, Marshall, 2001](#); [Søvik, 2004](#)), а также собственно морскими Halacaridae. Обнаруженные роды и виды галакарид питаются водорослевыми обрастаниями и обычны в приливо-отливной зоне северных морей, в том числе в условиях переменной солености ([Bartsch, 2004](#); [2020](#)).

Пробы, взятые под массовыми видами растений приморского луга (парцеллы Ps, Po, Pp, Ja, Cg, Cn), формируют конгломерат данных, в котором отдельные выборки группируются в пересекающиеся «облака», отражая сходство в видовом составе и структуре населения ([Рисунок 5.6](#)). Его обуславливает присутствие в пробах ряда клещей (*Saprolaelaps punctulatus*, *Cheiroseius curtipes*, *Cheylostigmaeus* cf. *salinus*, *Hermannia nodosa*, *Hermannia subglabra*, *Liebstadia similis*), населяющих широкий диапазон местообитаний на профиле ([Таблица 5.11](#)). Эти виды отличаются высокой встречаемостью и частично нивелируют различия между населением отдельных зон берега, что затрудняет выделение сообществ.

Тем не менее на ординации население клещей самой верхней зоны литорали (*Calamagrostis neglecta* и *Carex glareosa*) представляет единый комплекс, который мы будем считать отдельным сообществом (Рисунок 5.6). Сходным образом пробы *Plantago schrenkii* и *Poa* sp. дают более-менее единый массив, хотя и более «рыхлый». Выборки промежуточного уровня (парцеллы *Puccinellia phryganodes* и *Juncus atrofuscus*), по всей видимости, представляют два разных акароценоза.

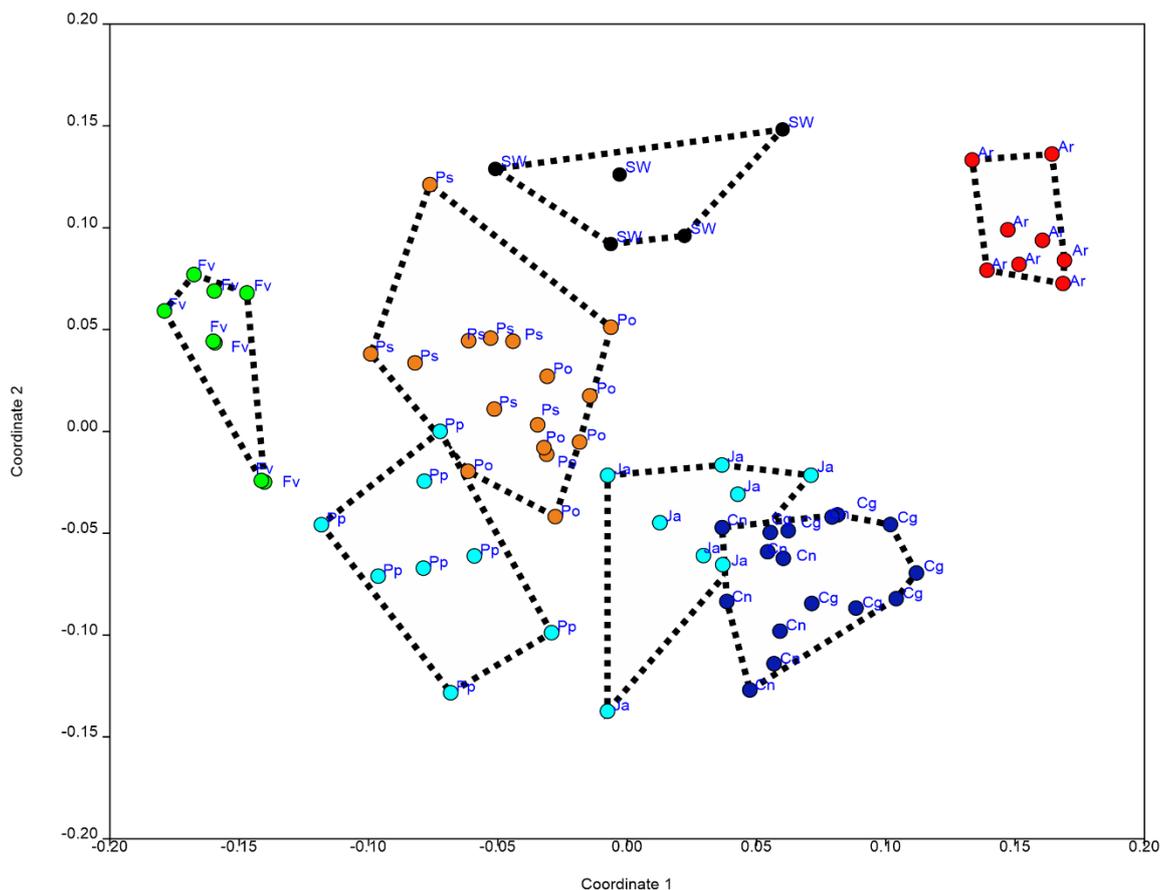


Рисунок 5.6. Ординация (nMDS; Rho) группировок почвенных клещей в пробах из береговых местообитаний Кольского залива, Баренцево море (октябрь 2016; июль 2014). Обозначения: Fv – пояс фукоидов (*Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*); Ps – парцелла *Plantago schrenkii*, Po – парцелла *Poa* sp., Pp – парцелла *Puccinellia phryganodes*; Ja – парцелла *Juncus atrofuscus*, Cg – парцелла *Carex glareosa*, Cn – парцелла *Calamagrostis neglecta*; Ar – супралитораль, луг (*Agropyron repens*, *Carex* sp., *Agrostis stolonifera*, *Leymus arenarius*, *Ligusticum scoticum*).

При кластеризации (Приложение 2) группировки клещей этих местообитаний (Pp, Ja) располагаются серией переходных ситуаций от акароценоза низкой части соленого луга к высокой. На дендрограмме выборка *P. phryganodes* (Pp) имеет большее сходство с населением парцелл *Plantago schrenkii* и *Poa* sp., а выборка из-под *Juncus atrofuscus* (Ja) – с

такowymi под *Calamagrostis neglecta* и *Carex glareosa*. Оба местообитания характеризуются пониженной численностью клещей (148.5–342.0; [Таблица 5.6](#)). Среди 27 видов, населяющих зону Pp + Ja, только 4 не встречаются в других местообитаниях ([Таблица 5.11](#)). Среди них *Willmaniella* sp. (Microtrombidiidae), *Suctobelbella* cf. *subtrigona* (Suctobelbidae), *Acarus* cf. *farris* (Acaridae) представлены единичными экземплярами.

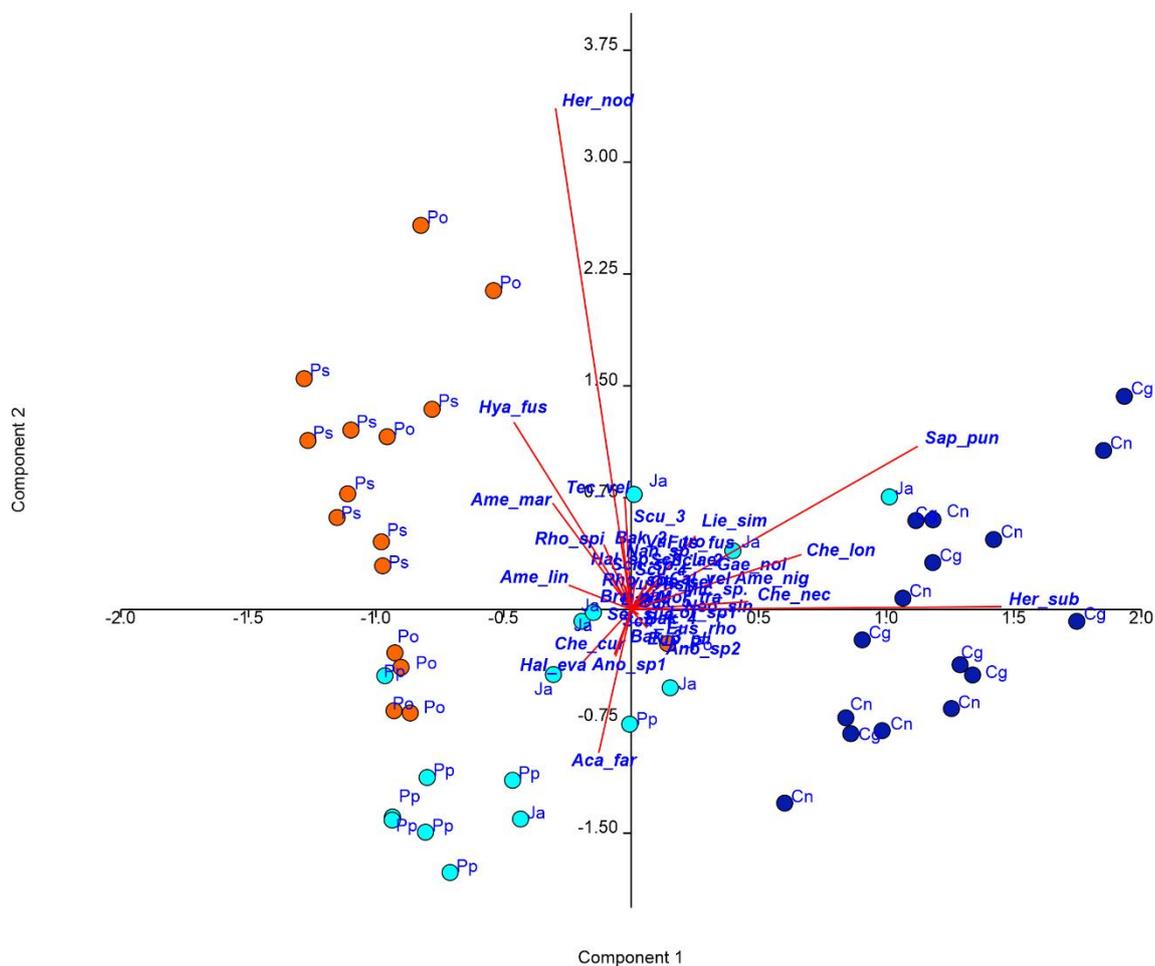


Рисунок 5.7. Вклад отдельных видов клещей в различия структуры акароценозов местообитаний соленого луга (PCA). Обозначения: Aca_far – *Acaris* cf. *farris*, Ame_lin – *Ameronothrus lineatus*, Bak_2 – *Bakerdania palustris*, Che_cur – *Cheiroseius curtipes*, Che_nec – *Cheiroseius necorniger*, Che_lon – *Cheyllostigmaeus* cf. *salinus*, Gae_nol – *Gaeolaelaps nolli*, Hal_eva – *Halolaelaps* aff. *evansi*, Her_nod – *Hermannia nodosa*, Her_sub – *Hermannia subglabra*, His_sp1 – *Histiostoma* sp. 1, Hya_fus – *Hyadesia fusca*, Lie_sim – *Liebstadia similis*, Rho_spi – *Rhombognathides spinipes*, Sap_pun – *Saprolaelaps punctulatus*, Scu_sp3 – *Scutacarus offaliensis*, Tec_vel – *Tectocepheus velatus*; Ps – *Plantago schrenki*, Po – *Poa* sp., Pp – *Puccinellia phryganodes*, Ja – *Juncus atrofuscus*, Cg – *Carex glareosa*, Cn – *Calamagrostis neglecta*.

Вклад отдельных видов клещей в обнаруженные различия в структуре сообществ удобно рассмотреть на ординации данных методом главных компонент ([Рисунок 5.7](#)). Здесь хорошо видно, что структуру таксоценозов на лугах низкого уровня (сообщество

«*Ameronotrus lineatus* – *Hyadesia fusca* – *Hermannia nodosa*», [Таблица 5.12](#)) определяют такие виды, как *Hermannia nodosa*, *Hyadesia fusca*, *Ameronothrus marinus*, *Halolaelaps* cf. *evansi*, *Ameronothrus lineatus*, *Acarus siro* (последний – для парцелл *P. phryganodes*). Для местообитаний верхней части соленого луга это – *Hermannia subglabra*, *Saprolaelaps punctulatus*, *Cheyllostigmaeus* cf. *salinus*, *Cheiroseius necorniger* (сообщество «*Saprolaelaps punctulatus* – *Cheyllostigmaeus* cf. *salinus* – *Ameronothrus nigrofemoratus*»). Имея в виду особенности биологии видов из обоих списков и данные по биотопическому распределению некоторых из них в других районах, мы предполагаем, что на рассматриваемом участке берега происходит замещение комплекса галофильных литоральных видов группировкой, в которой преобладают виды, способные время-от-времени переносить затопление морской водой. Такие виды не имеют выраженных приспособлений для жизни в волноприбойной зоне и скорее избегают ее. Иными словами, галофильный комплекс замещается комплексом «галотолерантных» гидрофильных видов ([Таблица 5.12](#)). Формальную границу сообществ, которые формируют два этих комплекса видов, мы проводим по парцелле *Juncus atrofuscus*. Судя по всему, ее уровень соответствует условной отметке высоты прилива средней величины.

Отдельное сообщество («*Phorytocarpais kempersi* – *Phaulodinychus repletus*», [Таблица 5.12](#)), слабо связанное с почвенными акароценозами, представляет население гниющих штормовых выбросов ([Рисунок 5.6](#)). В условиях холодного климата бореальной зоны и Субарктики валы гниющих водорослей существуют довольно длительное время, часто перезимовывают, будучи своеобразным характерным элементом приморского ландшафта ([Кузнецов, 1960](#)). Население клещей этого местообитания включает не менее 40 видов, среди которых наиболее разнообразны представители отряда Mesostigmata (22 вида, массовые – *Phorytocarpais kempersi* и *Saprolaelaps punctulatus*), однако около половины всех особей в пробах приходится на единственный вид простигматических клещей – *Lorryia* sp. 2. Вместе с ним в пробах выбросов обычны и виды, массовые в окружающей почве: орибатида *Liebstadia similis* и *Hermannia nodosa*.

Население луга на супралиторали (Ar) отличается от таксоценов прочих местообитаний рекордной численностью и видовым разнообразием (сообщество «*Liebstadia similis* – *Moritzoppia neerlandica* – *Nanorchestes* sp.», [Таблица 5.12](#)). Наиболее массовые члены сообщества *Liebstadia similis* (18%), *Moritzoppia translamellata* (18%), *Hermannia nodosa* (17%), *Nanorchestes* sp. (11%), *Tectocepheus velatus* (10%), *Scutacarus offaliensis* (6%), *Tarsonemus talpae* (4%). Доминантный комплекс может быть охарактеризован как набор мезофильных видов. Как минимум на уровне родов, а отчасти и

на уровне видов, он воспроизводит группировки массовых клещей в местообитаниях верхней зоны берега Паханческой и Хайпудырской губ, а также окрестностей Шойны на п-ве Канин (см. [Таблицы 5.4, 5.6, 5.10](#)).

Большое видовое разнообразие супралиторали отражает ее пограничное положение по отношению сразу к нескольким местообитаниям. Так, в состав сообщества входят виды, связанные с влажными, в том числе приморскими, лугами (*Zercon joduthae*, *Scutacarus offaliensis*), лесными (*Lysigamasus* cf. *schweizeri*) и компостными местообитаниями (*Saprolaelaps punctulatus*, *Arctoseius cetratus*, *Tyrophagus similis*), и даже единичные особи литоральных видов (*Phorytocarpais kempersi*, *Ameronothrus lineatus*, *Rhombognathides spinripes*), которые попадают сюда со штормовыми выбросами.

Таким образом, несмотря на очевидные отличия в особенностях берега, структура и разнообразие сообществ клещей Кольского залива, в общем, воспроизводит схему, которая наблюдалась ранее – выделяются сообщества низкого, среднего и верхнего уровня берега ([Таблица 5.12](#)). К ним в Кольском заливе добавляются два крайне специализированных сообщества, которые не были обнаружены в других районах. Одно – характерное для полосы живых фукоидов («*Ameronothrus marinus* – *Hyadesia fusca* – *Rhombognathides* sp.»), другое представлено таксоном штормовых выбросов («*Phorytocarpais kempersi* – *Phaulodinychus repletus*»). За счет видов, входящих в эти комплексы, береговая фауна Кольского залива отличается от охарактеризованных ранее повышенной долей литоральных элементов ([Таблица 5.11](#)).

Таблица 5.11. Распределение и обилие (экз./дм²) свободноживущих клещей в береговых местообитаниях Кольского залива, Баренцево море (ноябрь 2014 г.). Значения общей численности в биотопах значительно различаются ($\chi^2 = 53.0$; $df = 8$; $p\text{-value} = 0.0$)

Зона берега	I	II		III		IV			V
Доминирующие виды растений	<i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>Plantago schrenkii</i>	<i>Poa</i> sp.	<i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Juncus atrofuscus</i> , <i>Carex</i> sp.	<i>Carex glareosa</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Calamagrostis neglecta</i> , <i>Carex recta</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	Штормовые выбросы	<i>Agropyron repens</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Leymus arenarius</i>
Краткое обозначение	Fv	Ps	Po	Pp	Ja	Cg	Cn	SW	Ar

MESOSTIGMATA									
Polyaspididae									
<i>Trachytes pauperior</i> Berlese, 1914	–	–	–	–	–	–	–	–	0.5
Dinychidae									
<i>Dinychus perforatus</i> Kramer, 1882	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
Uropodidae									
<i>Phaulodinychus repletus</i> Berlese, 1904	–	–	–	–	–	–	–	5.6	–
Zerconidae									
<i>Zercon joduthae</i> Sellnick, 1944	–	–	–	–	–	1.0	–	0.8	39.5
<i>Zercon forsslundi</i> Sellnick, 1958	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
Parasitidae									
<i>Lysigamasus</i> cf. <i>schweizeri</i> Bhattacharyya, 1963	–	–	–	–	–	–	–	0.8	42.5
<i>Pergamasus brevicornis</i> Berlese, 1903	–	–	–	–	–	–	–	3.2	0.5
<i>Phorytocarpais kempersi</i> (Oudemans, 1902)	–	–	–	–	–	–	–	92.8	0.5
<i>Rhabdocarpais</i> <i>consanguineus</i> (Oudemans & Voigts, 1904)	–	–	–	–	–	–	–	–	0.5
<i>Vulgarogamasus</i> <i>halophilus</i> (Sellnick, 1957)	–	1.0	–	–	–	–	–	0.8	2.0
<i>Vulgarogamasus immanis</i> Berlese, 1903	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
<i>Vulgarogamasus</i> <i>trouessarti</i> (Berlese, 1889)	–	–	1.0	–	–	0.5	0.5	0.8	0.5
Veigaiidae									
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	–	–	–	–	–	–	–	4.0	1.0
Rhodacaridae									
<i>Rhodacarus mandibularis</i> Berlese, 1921	–	–	–	–	–	–	–	–	13.0
Ascidae									
<i>Antennoseius oudemansi</i> (Thor, 1930)	–	–	–	–	–	–	–	1.6	–
<i>Arctoseius cetratus</i> (Sellnick, 1940)	–	–	–	–	–	–	0.5	0.8	30.0
<i>Arctoseius insularis</i> (Willmann, 1952)	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
<i>Neojordensia levis</i> (Oudemans & Voigts, 1904)	–	–	–	–	–	–	–	–	6.0
<i>Neojordensia meritricha</i> Athias-Henriot, 1973	–	–	–	–	–	–	–	0.8	10.5
<i>Neojordensia sinuata</i> Athias-Henriot, 1973	–	–	–	–	1.5	0.5	1.5	2.0	2.0
Blattisocidae									

<i>Cheiroseius curtipes</i> (Halbert, 1923)	–	–	52.0	3.0	29.5	–	1.0	–	–
<i>Ch. necorniger</i> (Oudemans, 1903)	–	–	–	–	–	20.5	18.5	0.8	–
Ameroseiidae									
<i>Ameroseius corbiculus</i> (Sowerby 1806)	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
Halolaelapidae									
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) aff. <i>evansi</i> Blaszak & Ehrnsberger, 1995	3.0	1.5	7.5	16.0	1.0	–	–	4.0	–
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) cf. <i>marinus</i> (Brady, 1875)	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halolaelaps</i>) <i>celticus</i> Halbert, 1915	–	0.5	–	–	–	–	–	–	–
<i>H. (Saprogamasellus)</i> sp.	–	3.5	0.5	0.5	–	–	–	–	–
<i>Saprolaelaps punctulatus</i> Leitner, 1946	–	0.5	26.5	52.5	61.5	535.5	326.5	26.4	3.5
<i>Saprosecans baloghi</i> Karg, 1964	–	–	–	–	–	–	–	4.8	0.5
Laelapidae									
<i>Gaeolaelaps nolli</i> (Karg, 1962)	–	–	–	–	–	3.5	0.5	–	13.5
<i>Ololaelaps sellnicki</i> Bregetova et Koroleva, 1964	–	–	–	–	1.0	–	–	–	3.0
PROSTIGMATA									
Halacaridae									
<i>Isobactrus</i> cf. <i>setosus</i> (Lohmann, 1889)	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rhombognathides spinipes</i> (Viets, 1933)	0.5	1.5	–	–	–	–	–	–	0.5
<i>Rhombognathides</i> sp.	8.5	–	–	–	–	–	–	6.4	–
<i>Rhombognathides</i> sp.	5.0	5.5	1.0	0.5	0.5	–	–	4.0	–
<i>Thalassarachna</i> cf. <i>hexacantha</i> (Viets, 1927)	1.0	–	–	–	–	–	–	–	–
Eupodidae									
<i>Eupodes</i> sp. 1	–	–	–	–	–	0.5	–	2.4	6.0
<i>Eupodes</i> sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	–	21.5
<i>Eupodes</i> sp. 3	–	–	–	–	–	–	–	–	15.5
<i>Eupodes</i> sp. 4	–	–	–	–	–	–	–	–	2.0
<i>Eupodes</i> sp. 5	–	–	–	–	–	–	–	2.4	–
<i>Filieupodes paradoxus</i> (Weiss-Fogh, 1948)	–	–	–	–	–	–	–	–	44.5
Tydeidae									
<i>Lorryia</i> sp. 1	–	–	–	–	–	0.5	0.5	3.2	6.0
<i>Lorryia</i> sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	481.6	–
Ereynetidae									
<i>Ereynetes</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	7.0
Iolinidae									
<i>Coccotydaeolus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	1.0

<i>Microtydeus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0.5
Eriophyidae									
Eriophyidae gen. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	7.5
Calyptostomatidae									
<i>Calyptostoma velutinum</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	–	0.5	0.5	–	–
Erythraeidae									
<i>Abrolophus</i> cf. <i>sabulosus</i> (Halbert, 1915)	–	–	–	–	–	–	–	–	1.0
<i>Hauptmania</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	13.0
Microtrombidiidae									
<i>Microtrombidium</i> sp.	–	–	–	–	–	0.5	2.0	–	0.5
<i>Willmaniella</i> sp.	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–
Stigmaeidae									
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>salinus</i> Evans, 1954	–	–	1.5	3.0	10.5	53.5	30.0	–	7.5
<i>Eustigmaeus rhodomela</i> (C.L. Koch, 1841)	–	–	–	–	–	2.0	–	–	–
<i>Stigmaeus sphagneti</i> (Hull, 1918)	–	–	–	–	–	–	–	–	0.5
Tetranychidae									
<i>Bryopbia praetiosa</i> C.L. Koch, 1836	–	–	–	–	–	–	–	0.8	–
Neopygmephoridae									
<i>Bakerdania palustris</i> Khaustov, 2008	–	21.5	–	–	–	0.5	–	–	1.5
<i>Bakerdania</i> cf. <i>gracilis</i> (Krczal, 1958)	–	–	–	–	–	1.5	–	–	–
<i>Bakerdania</i> sp. 1	–	–	0.5	0.5	–	–	–	–	3.5
<i>Bakerdania</i> sp. 2	–	–	–	–	–	1.0	–	–	1.5
<i>Bakerdania</i> sp. 3	–	–	–	–	–	–	–	–	4.0
Microdispidae									
<i>Microdispus</i> cf. <i>debilicoxalis</i> (Savulkina, 1978)	–	–	1.0	–	–	0.5	–	–	–
<i>Premicrodispus</i> (s.str.) sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	2.5
Scutacaridae									
<i>Scutacarus crassitricha</i> (Mahunka, 1968)	–	0.5	–	–	–	0.5	–	–	8.0
<i>Scutacarus obvius</i> Khaustov, 2008	–	0.5	–	–	–	–	0.5	–	23.0
<i>Scutacarus offaliensis</i> Momen & Curry, 1987	–	7.5	1.0	–	–	10.5	2.0	–	185.5
<i>Scutacarus</i> sp. aff. <i>longisetus</i> (Berlese, 1903)	–	–	–	–	–	0.5	–	–	–
Tarsonemidae									
<i>Tarsonemus talpae</i> Schaarschmidt, 1959	–	–	–	–	–	–	–	37.6	115.5
ENDEOSTIGMATA									
Nanorchestidae									
<i>Nanorchestes</i> sp.	–	1.5	0.5	–	–	0.5	–	–	302.5
ORIBATIDA									
Brachychthoniidae									

<i>Brachychthonius pius</i> Moritz, 1976	–	0.5	1.0	–	–	–	–	–	–
<i>Sellnickochthonius</i> <i>suecicus</i> (Forsslund, 1942)	–	–	1.0	–	0.5	–	–	–	–
Malacostridae									
<i>Trimalacostrus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	1.0
Trhypochthoniellidae									
<i>Trhypochthoniellus</i> <i>longisetus</i> (Berlese, 1904)	–	–	–	–	–	–	0.5	–	–
Hermanniidae									
<i>Hermannia nodosa</i> Michael, 1888	–	91.0	274.0	2.5	40.5	10.5	11.5	65.6	495.0
<i>Hermannia subglabra</i> Berlese, 1910	–	2.0	8.5	0.5	122.0	624.0	959.0	–	–
Oppiidae									
<i>Moritzoppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	–	–	–	0.5	0.5	–	0.5	–	523.5
Suctobelbidae									
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>subtrigona</i> (Oudemans, 1900)	–	–	–	–	0.5	–	–	–	–
Thyrisomidae									
<i>Banksinoma lanceolata</i> (Michael, 1885)	–	–	–	–	–	–	–	–	1.5
Ameronothridae									
<i>Ameronothrus lineatus</i> (Thorell, 1871)	1.0	17.5	36.0	26.0	20.0	6.5	10.5	0.5	0.5
<i>Ameronothrus marinus</i> (Banks, 1896)	8.0	19.5	13.5	3.5	–	–	0.5	2.5	–
<i>A. nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	–	–	–	–	2.0	3.0	2.5	0.5	–
Tectocephidae									
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	–	3.5	14.0	0.5	5.5	3.5	1.5	10.4	278.0
Oribatulidae									
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	–	–	–	–	–	–	–	–	18.0
Scheloribatidae									
<i>Liebstadia similis</i> (Michael 1888)	–	3.5	2.0	1.5	5.5	16.0	6.5	60.8	523.5
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C.L. Koch, 1836)	–	1.0	–	–	–	0.5	–	–	2.0
Phenopelopidae									
<i>Eupelops plicatus</i> (C.L. Koch, 1836)	–	–	–	–	–	0.5	0.5	6.4	1.0
Ceratozetidae									
<i>Fuscozetes fuscipes</i> (C.L. Koch, 1844)	–	0.5	–	–	1.5	2.0	0.5	–	21.0
Chamobatidae									
<i>Chamobates birulai</i> (Kulczynski, 1902)	–	–	–	–	–	–	–	1.6	0.5
Mycobatidae									
<i>Punctoribates sellnicki</i> Willmann, 1928	–	–	–	–	–	–	0.5	–	–

ASTIGMATA									
Acaridae									
<i>Acarus siro</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	28.0	–	–	–	–	0.5
<i>Acarus cf. farris</i> (Oudemans, 1905)	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–
<i>Tyrophagus similis</i> Volgin, 1949	–	–	0.5	–	–	–	–	2.4	46.0
<i>Schwiebea</i> sp.	–	2.5	–	–	–	–	–	–	–
Hyadesidae									
<i>Hyadesia fusca</i> (Lohm, 1893)	6.0	52.0	12.0	2.5	2.0	–	–	3.2	–
Glycyphagidae									
<i>Glycyphagus</i> sp.	–	0.5	–	–	–	–	–	–	1.5
Histiostomatidae									
<i>Histiostoma</i> sp. 1	–	–	–	6.0	–	–	–	–	–
<i>Histiostoma</i> sp. 2	–	–	–	0.5	19.5	1.5	1.0	0.8	0.5
<i>Histiostoma</i> sp. 3	–	–	–	–	–	0.5	–	–	–
ЧИСЛО ВИДОВ	8	23	20	20	19	31	24	39	60
ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ	32.0 ^a	239.5 ^b	455.5 ^b	148.5 ^b	324.0 ^b	1303.0 ^c	1379.0 ^c	848.8 ^c	2865.5 ^c

Таблица. 5.12. Сообщества клещей в прибрежных местообитаниях Кольского залива Баренцева моря (Кольский п-ов) и их характеристики

Характеристики	Сообщества				
	<i>Ameronothrus marinus</i> – <i>Hyadesia fusca</i> – <i>Rhombognathides</i> sp.	<i>Ameronotrus lineatus</i> – <i>Hyadesia fusca</i> – <i>Hermannia nodosa</i>	<i>Saprolaelaps punctulatus</i> – <i>Cheylostigmaeus</i> cf. <i>salinus</i> – <i>Ameronothrus nigrofemoratus</i>	<i>Liebstadia similis</i> – <i>Moritzoppia neerlandica</i> – <i>Nanorchestes</i> sp.	<i>Phorytocarpais kempersi</i> – <i>Phaulodinychus repletus</i>
Число видов общее (и среднее в одной пробе)	8 (4.0)	37 (7.6)	43 (9.3)	39 (18.0)	60 (25.9)
Средняя численность, экз./дм ²	32.0	281.2	1002.0	2865.5	848.8
Массовые виды	<i>A. marinus</i> , <i>Rhombognathides</i> sp., <i>H. fusca</i>	<i>A. lineatus</i> , <i>A. marinus</i> , <i>H. fusca</i> , <i>H. nodosa</i> , <i>Ch. curtipes</i> , <i>B. palustris</i>	<i>S. punctulatus</i> , <i>Ch. longisetosus</i> , <i>H. subglabra</i>	<i>L. similis</i> , <i>M. translamellata</i> , <i>Nanorchestes</i> sp., <i>H. nodosa</i> , <i>T. velatus</i>	<i>Lorryia</i> sp. 2, <i>Ph. kempersi</i>

Характерные виды	<i>A. marinus</i> , <i>Rhombognathides</i> <i>sp.</i> , <i>T. cf.</i> <i>hexacantha</i> , <i>H.</i> <i>fusca</i>	<i>Ch. curtipes</i> , <i>H. aff. evansi</i> , <i>Halolaelaps</i> <i>sp.</i> , <i>B.</i> <i>palustris</i> , <i>H.</i> <i>nodosa</i> , <i>A.</i> <i>lineatus</i> , <i>H.</i> <i>fusca</i>	<i>Ch. necorniger</i> , <i>S. punctulatus</i> , <i>Ch. cf. salinus</i> , <i>E. rhodomela</i> , <i>B. gracilis</i> , <i>A.</i> <i>nigrofemoratus</i>	<i>Z. joduthae</i> , <i>L.</i> <i>cf. schweizeri</i> , <i>Rh.</i> <i>mandibularis</i> , <i>A.</i> <i>cetratus</i> , <i>G.</i> <i>nolli</i> , <i>Eupodes</i> <i>sp. 2</i> , <i>Eupodes</i> <i>sp. 3</i> , <i>Eupodes</i> <i>sp. 4</i> , <i>N.</i> <i>meritricha</i> , <i>F.</i> <i>paradoxus</i> , <i>S.</i> <i>obvius</i> , <i>S.</i> <i>offaliensis</i> , <i>Nanorchestes</i> <i>sp.</i> , <i>M.</i> <i>neerlandica</i> , <i>T.</i> <i>velatus</i> , <i>O.</i> <i>tibialis</i> , <i>L.</i> <i>similis</i> , <i>F.</i> <i>fuscipes</i> , <i>T.</i> <i>similis</i> , <i>Ereynetes sp.</i>	<i>Ph. repletus</i> , <i>Ph.</i> <i>kempersi</i> , <i>G.</i> <i>excisus</i> , <i>S.</i> <i>baloghi</i>
Положение на берегу	Низкая литораль, прибойная зона	Низкая литораль, соленый луг низкого уровня	Верхняя литораль, соленый луг высокого уровня	Супралитораль («зона заплеска»)	По границе верхней литорали и супралиторали
Растительность	<i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>Plantago schrenkii</i> , <i>Poa sp.</i> , <i>Puccinellia phryganodes</i>	<i>Juncus atrofuscus</i> , <i>Calamagrostis neglecta</i> , <i>Carex glareosa</i>	<i>Agropyron repens</i> , <i>Carex sp.</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Leymus arenarius</i> , <i>Ligusticum scoticum</i>	Штормовые выбросы из <i>Fucus spp.</i> , <i>A. nodosum</i>
Прилив средней величины	++	+			
Приливы выше средней величины	++	++	+		
Импульверизация, нагоны и шторма	++	++	++	++	+

Заключение

Изученные районы представляют собой естественный зонально-климатический трансект, иллюстрирующий изменение состава и разнообразия литоральных акароценозов в градиенте теплообеспеченности. Более того, все они расположены в пределах западной

Палеарктики и характеризуются определенным фаунистическим единством ([Макарова, 2012](#)).

В изученном диапазоне региональная структура литоральных акароценозов включает от 2 (3) до 5 различных сообществ клещей (таксоценов), которые закономерно сменяют друг друга на профиле берега ([Рисунок 5.8](#)). Вероятно, что число выделяемых сообществ не зависит от протяженности самой литорали, а скорее от широтного положения района. Например, в Паханческой губе приморские соленые марши простираются вглубь материка на пару десятков километров, а в Кольском заливе – напротив, участок соленого луга, на котором отобраны пробы, имеет ширину до 10–15 м. При приблизительно сопоставимом видовом богатстве (84 и 99 видов соответственно; [Таблица 4.1](#)) в более теплом районе Кольского залива число выделенных акароценозов вдоль гипсометрического профиля берега больше (не менее 5), чем в Паханческой губе (не менее 3).

Одна из основных вероятных причин описанного явления – сокращение доступных для клещей местообитаний нижней части литорали в результате формирования зоны интенсивного воздействия морского льда на берег. В результате на широтном профиле исчезают сообщества, которые сформированы при участии большинства отмеченных в западно-палеарктическом секторе специализированных литоральных видов (виды групп I и II; [Рисунок 4.11](#); [Таблица 6.2](#)). На север и восток от Шойны, где комплекс литоральных видов еще относительно разнообразен ([Раздел 5.3](#)), акароценозы занимающие ежедневно затапливаемые участки представлены, вероятно, единственным вариантом, в составе которого доминирует характерный обитатель соленых лугов – панцирный клещ *Ameronothrus nigrofemoratus* ([Рисунок 5.8](#)).

Положение отдельных акароценозов на профиле, в общем, соответствует поясам растительности. Тем не менее в целом ряде случаев обнаружено несовпадение границ фито- и акароценозов. На о. Шокальского растительность низкого марша представлена несколькими вариантами, которые населены одним сообществом клещей («*Ameronothrus nigrofemoratus*»; [Таблица 5.2](#)), как и в Паханческой губе: для двух самых верхних поясов описано одно сообщество («*Platynothrus punctatus* – *Lorryia* sp. – *Nanorchestes* sp.»; [Таблица 5.4](#)). Напротив, в соседней Хайпудырской губе ([Рисунок 5.3](#)), где представлен аналогичный растительный ряд удалось разделить население луга высокого уровня (Cd) и переходной зоны с ивняками (Sl). Наконец, на литорали Кольского залива ([Раздел 5.4](#)) граница двух сообществ проходит по одному (III) растительному поясу таким образом, что отдельные парцеллы (Pr и Ja; [Таблица 5.11](#)) населены разными таксоценонами клещей («*Ameronothrus*

lineatus – Hyadesia fusca – Hermannia nodosa» и «Saprolaelaps punctulatus – Cheylostigmaeus cf. salinus – Ameronothrus nigrofemoratus»; [Рисунок 5.6](#) и [5.7](#); [Таблица 5.12](#)).

В локальном масштабе дифференциация растительного покрова оказывается больше, чем населена почвенных клещей, разделенного на отдельные сообщества принятым в настоящей работе протоколом. Вероятно, что положение выделенных таким образом таксоценов приблизительно соответствует различному режиму приливного воздействия ([Рисунок 5.8](#)).



Рисунок 5.8. Разнообразие литоральных сообществ клещей на береговом профиле в разных районах западной части российской Арктики.

Глава 6. Структура литоральных акароценозов в Арктике

6.1. Вертикальное распределение и биотопические предпочтения клещей на арктических литоралях

Отдельные аспекты экологии наземных членистоногих морских литоралей изучены хуже, чем у водных форм. Однако вертикальному распределению клещей, как наиболее разнообразной сухопутной группы на берегу, посвящено значительное число работ ([Halbert, 1920](#); [Luxton, 1967](#); [Weigmann, 1973, 2008](#); [Pugh, King, 1985](#); [Makarova, Bizin, 2020](#)). Практически все они выполнены в умеренном поясе Европы, и только единичные исследования касаются северных регионов ([Бызова и др., 1986](#); [Тихонова, Петрова, 1987](#); [Søvik, 2004](#); [Makarova, Bizin, 2020](#); [Бизин и др., 2021](#)).

Несмотря на очевидную разницу в природных условиях, общая схема распределения клещей по профилю литорали в Арктике и в более южных районах не отличается. Это хорошо заметно на примере населения Кольского залива ([Рисунок 6.1](#)), где спектр локальных биотопических предпочтений видов по своей дробности не уступает опубликованным примерам как в умеренном поясе ([Halbert, 1920](#); [Luxton, 1967; 1990](#); [Pugh, King, 1985](#)), так и в тропиках ([Chatterjee et al., 2018](#); [Pfingstl, et al., 2019](#)).

В этом отношении наиболее интересны специализированные таксоны, которые нередко представлены несколькими симпатричными формами. Такие виды могут делить пространство морского берега, в соответствии с разной гипсометрической и эдафической приуроченностью ([Schulte, Weigmann; 1977](#); [Barendse et al., 2002](#); [Pfingstl, 2015](#); [Kerschbaumer, Pfingstl, 2021](#)). При этом считается, что высокоширотные популяции литоральных видов (или соответствующие викарные виды) обладают большей экологической пластичностью, и различия в их биотопических предпочтениях не так выражены, как у популяций (видов) из более низких широт ([Schuster, 1966](#); [Schulte et al., 1975](#); [Schulte, Weigmann, 1977](#); [Marshall, Convey, 2004](#)). Однако наши собственные данные показывают ([Рисунок 6.1](#)), что в условиях Заполярья, при совместном обитании в пределах одного литорального профиля виды одного рода все равно более-менее размежеваны топически. Таковы, например, пары *Cheiroseius necorniger* – *Ch. curtipes* (Mesostigmata), *Hermannia nodosa* – *H. subglabra*, а также виды рода *Ameronothrus* (Oribatida).

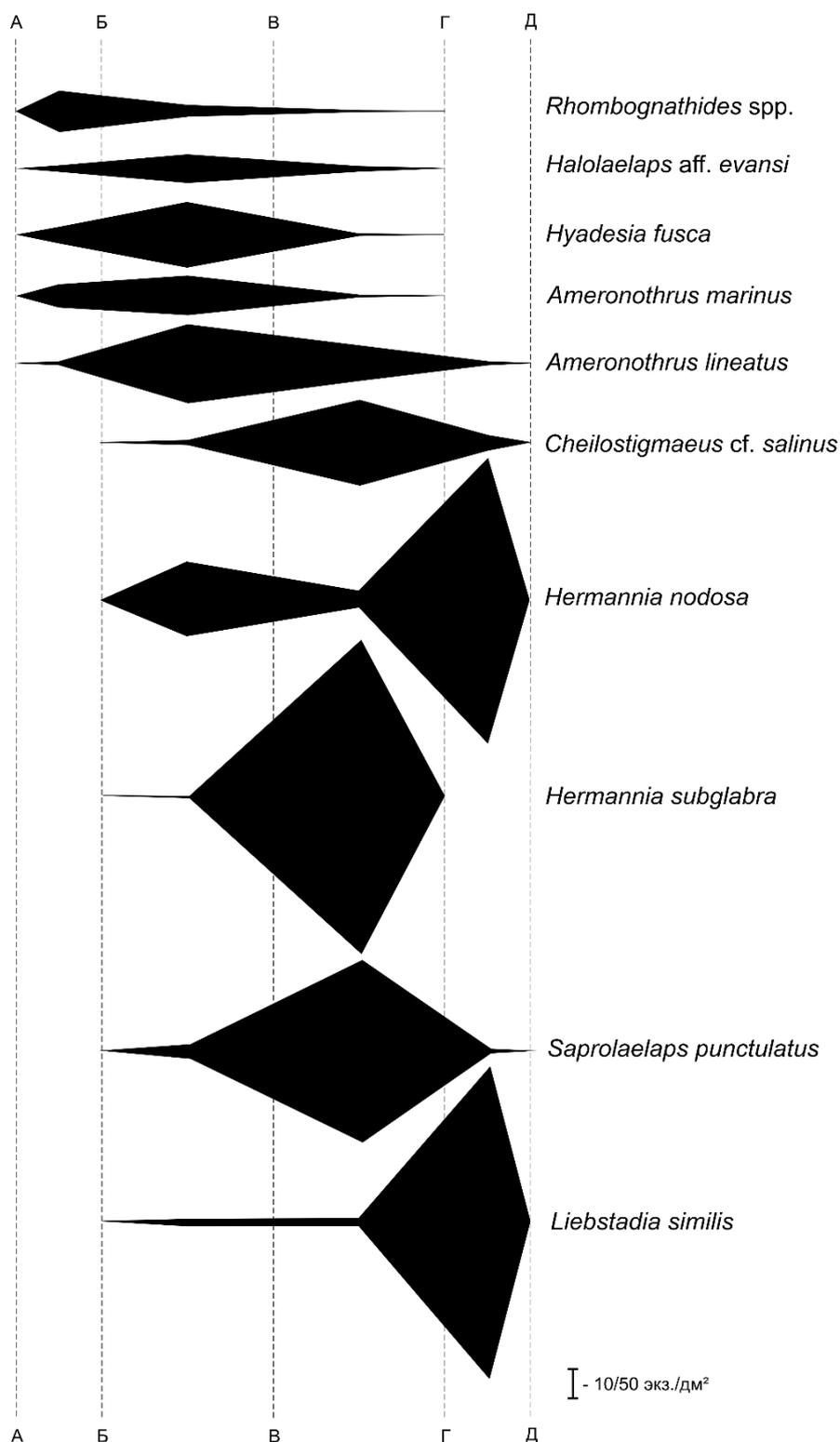


Рисунок 6.1. Вертикальное распределение клещей на профиле литорали Кольского залива (ноябрь, 2014). Обозначения: А–Б – зона квадратурного отлива; Б–В – зона прилива средней величины; Г – уровень сизигийного прилива; Г–Д – зона заплеска. Масштабная линейка соответствует обилию 10 экз./дм² для *Rhombognathides* spp., *Halolaelaps* aff. *evansi*, *H. fusca*, *A. marinus*, *A. lineatus*, *Cheilostigmaeus* cf. *salinus*, и 50 экз./дм² для *H. nodosa*, *H. subglabra*, *S. punctulatus*, *L. similis*.

Последний случай рассмотрим подробнее. Вертикальное распределение амеронотрид изучили в двух районах Восточного Мурмана (Кольский п-ов) на трех береговых профилях. Обследованы два варианта галечной литорали в Зеленецкой губе (бухта Оскара, [Рисунок 6.2 А](#) и Дальний пляж, [Рисунок 6.2 Б](#); [Таблица 3.1](#)) и песчано-галечная литораль Кольского залива в окрестностях Мурманска ([Рисунок 6.2 В](#)). Хотя в Зеленецкой губе сборы выполнены на разных площадках, они представляют единый экологический ряд. Так их и рассматривали далее.

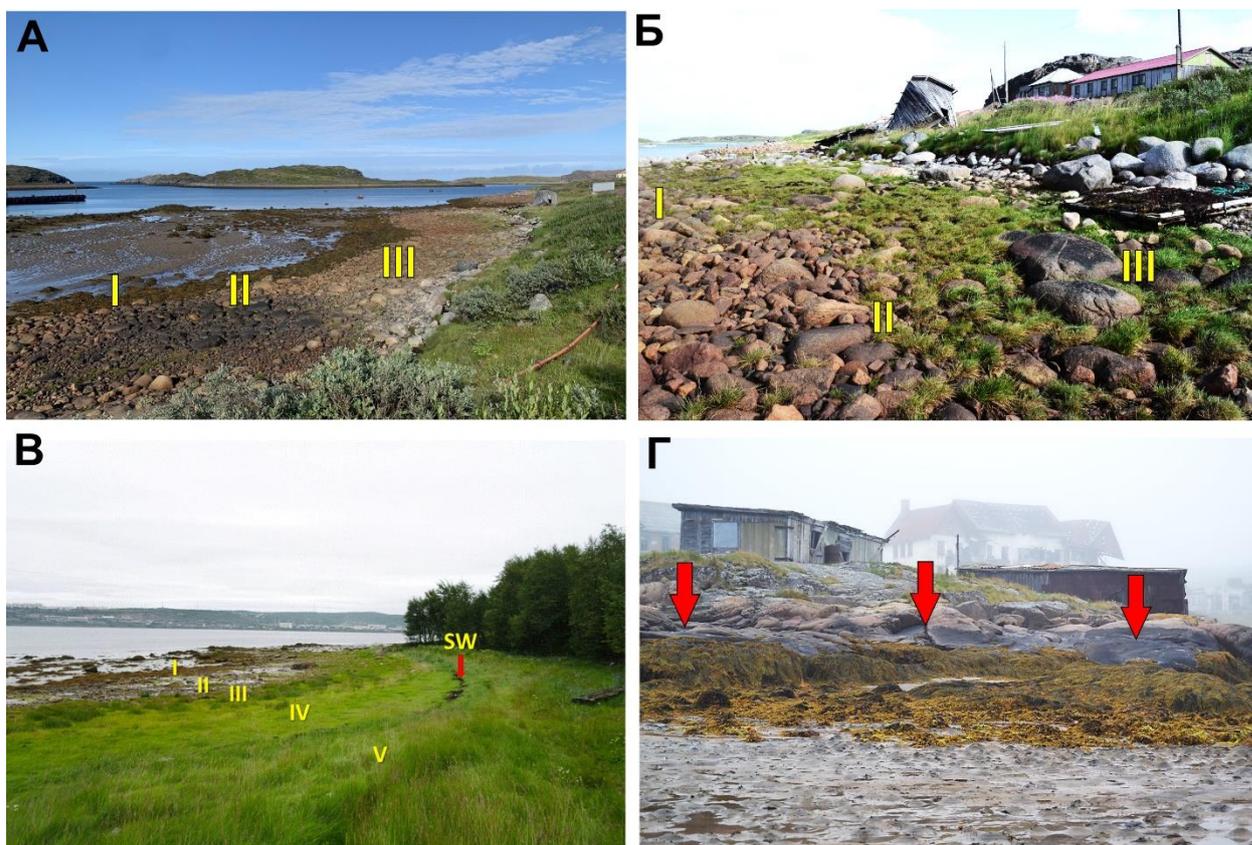


Рисунок 6.2. Местообитания клещей рода *Ameronothrus* в кольской Субарктике (Восточный Мурман). **А** – галечная литораль (губа Зеленецкая, Дальний пляж). I – *Fucus vesiculosus*, *Hydropunctaria taura*, *Verrucaria ceuthocarpa*; II – *Caloplaca marina*, *C. saxicola*, нижняя зона; III – *Caloplaca marina*, *C. saxicola*, верхняя зона. **Б** – задернованная галечная литораль (губа Зеленецкая, бухта Оскара). I – *Triglochin maritima*, *Puccinellia phryganodes*, синезеленые водоросли; II – *Puccinellia phryganodes*; III – *Carex subspathacea*. **В** – задернованная песчано-галечная литораль (Кольский залив). I – *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*; II – *Plantago schrenkii*, *Poa* sp.; III – *Puccinellia phryganodes*, *Juncus atrofuscus*, *Carex* sp.; IV – *Carex glareosa*, *Stellaria humifusa*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex recta*, *Stellaria humifusa*; V – *Agropyron repens*, *Carex* sp., *Agrostis stolonifera*, *Leymus arenarius*; SW – штормовые выбросы. **Г** – скалистая литораль (губа Зеленецкая, бухта Оскара), зона *Hydropunctaria taura* (красные стрелки) – характерное местообитание *A. marinus*.

В обоих районах найдены три вида рода *Ameronothrus*: *A. lineatus*, *A. marinus* и *A. nigrofemoratus*. Наиболее низкие позиции берегов занимает *Ameronothrus marinus* (Рисунок 6.3). В Зеленецкой губе вид обычен уже начиная с верхней границы распространения фукоидов (обилие порядка 96 экз./дм²), но наиболее многочислен выше – среди лишайников *Caloplaca* spp. (226.4 экз./дм²). В Кольском заливе *A. marinus* встречается в более широком спектре местообитаний. Он найден в пробах приморского луга низкого уровня (парцеллы *Plantago schrenkii*, *Poa* sp., *Puccinellia phryganodes*; 3.5–19.5 экз./дм²), что нетипично для этого вида (ср.: [Halbert, 1920](#); [Jacot, 1934](#); [Pugh, King, 1985](#)). Несмотря на различия в локальных эдафических условиях, характер вертикального распределения вида в обоих районах идентичен (Рисунок 6.3). Основная масса популяции *A. marinus* достаточно жестко приурочена к зоне между уровнями квадратурных прилива и отлива, т. е. к наиболее обводненному участку литорали.

В Зеленецкой губе особи *A. marinus* образуют массовые разновозрастные и малоподвижные скопления в естественных углублениях на поверхности гальки и скал (Рисунок 6.2 Г), как это ранее описывали ([Jacot, 1934](#); [Pugh, King, 1985](#); [Тихонова, Петрова, 1987](#); [Barnes 2000](#)). Эти скопления включали особей *Hyadesia fusca*, также разного возраста, и галакарид (преимущественно *Rhombognathides* spp.). Преимагинальные стадии *A. marinus* и более мелкие клещи *H. fusca* часто набиваются в пустые экзувии амеронотрусов, которые остаются прикрепленными к субстрату. Не менее половины обнаруженных особей *A. marinus* находились в процессе линьки (точные подсчеты не проводили; в основном это были дейто- и тритонимфы, в характерном набухшем неподвижном состоянии).

В верхней части зоны своего распространения на берегу *A. marinus* встречался совместно с *A. lineatus* (Рисунок 6.2 А). Из трех видов рода, *A. lineatus* обнаружен в наибольшем диапазоне местообитаний. В Зеленецкой губе отдельные экземпляры находили среди живых фукусов (2.4 экз./дм²), однако массовым он становится в верхней части пояса *Caloplaca* spp. и выше – под *Triglochin maritima* (292.0–222.8 экз./дм²). В Кольском заливе – это характерный вид луга низкого уровня (Таблица 5.11). Суммируя данные по обоим точкам, можно считать, что *A. lineatus* предпочитает зону литорали, примерно соответствующую отметке уровня среднего прилива.

Начиная от этой зоны и выше, на профиле появляется *A. nigrofemoratus* (Рисунок 6.2). В Зеленецкой губе он достигает наибольшей среди трех видов численности (порядка 578 экз./дм²) и сосредоточен, в основном, на матах сине-зеленых водорослей в парцелле *Triglochin maritima* (совместно с *A. lineatus*). На литорали Кольского залива его численность

невелика (2.5 экз./дм²). Клещей отмечали в зоне приморского луга высокого уровня (парцеллы *Juncus atrofuscus*, *Carex glareosa*, *Calamagrostis neglecta*), то есть несколько выше, чем в Дальних Зеленцах.

Приведенные данные дают один из наиболее репрезентативных примеров локального биотопического распределения амеронотрид. При детальной изученности литоралей Европы известны единичные работы, где были бы также указаны три вида этого рода для одного берегового профиля (например, [Halbert, 1920](#); обобщенные данные [Pugh, King, 1985](#) по Британским островам). Обычно совместно встречаются только два вида ([Luxton, 1967](#); [Polderman, 1974](#); [Weigmann, 2008](#)).

Из этих трех видов *Ameronothrus marinus* наиболее адаптирован к обитанию в морской среде. Для него описан ряд морфофизиологических и поведенческих адаптаций к жизни на эулиторали ([Schuster, 1966, 1979](#); [Woodring, 1973](#); [Schubart, 1975](#); [Schulte, 1976](#); [Pugh, King, 1985](#); [Pugh et al., 1987](#)). По своей биологии он стоит ближе к морским Halacaridae, чем к другим литоральным клещам ([Pugh, King, 1985](#)). Вид сохраняет жизнеспособность даже после экспозиции в морской воде в течение более четырех месяцев ([Schuster, 1979](#)). Вместе с еще порядка 12 видами клещей разных отрядов, *A. marinus* входит в состав своеобразной консорции морских желудей (*Semibalanus balanoides*) ([Fredrickson, 1966](#); [Martinez de Margaia, Seed, 1987](#); [Barnes, 2000](#)). Это сообщество, по-видимому, воспроизводится всюду на каменистых литоральных бореального пояса Атлантики.

С другой стороны, обитание в приливно-отливной зоне сопряжено с резкими перепадами влажности и температуры ([Верецака, 2010](#)). Согласно собственным измерениям в Зеленецкой губе, в солнечный день в августе, при прогреве воздуха до 18 °С, поверхность камней, с которых собирали клещей, разогревалась до 30 °С. При такой температуре в насыщенном водяными парами воздухе, особи *A. marinus* сохраняют жизнеспособность в течение нескольких дней ([Pugh, King, 1985](#)).

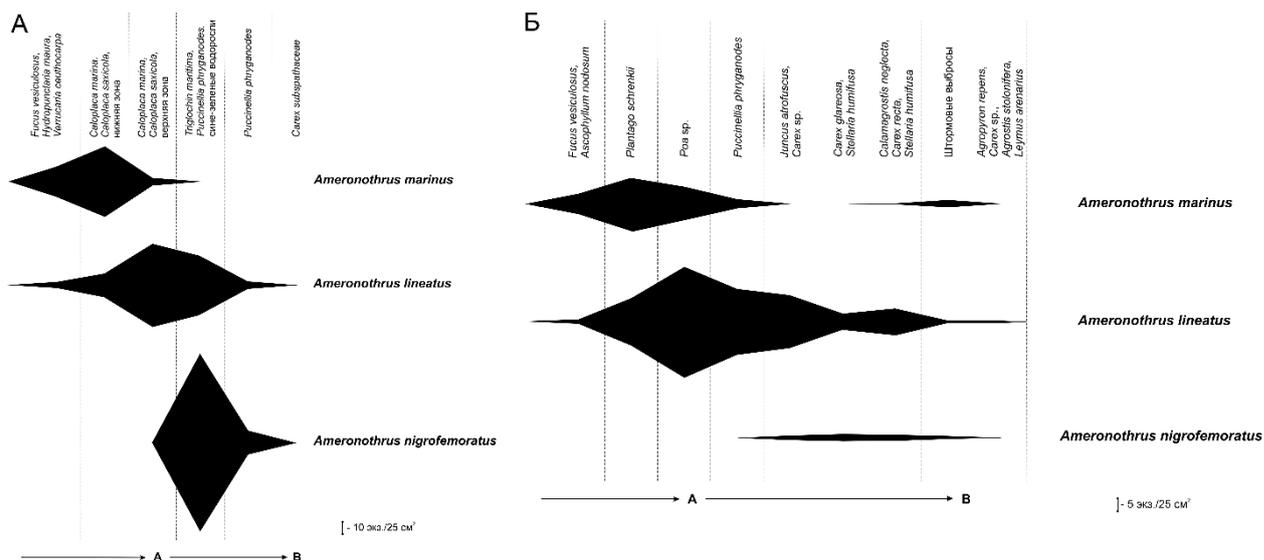


Рисунок 6.3. Распределение по профилю берега трех видов рода *Ameronothrus* на литорали Восточного Мурмана. А – губа Зеленецкая у пос. Дальние Зеленцы, август 2023; Б – Кольский залив близ Мурманска, ноябрь 2014. Стрелками на рисунке обозначены уровень прилива средней величины (А) и уровень сизигийного прилива (В).

Наша находка *A. marinus* в кольской Субарктике должна, видимо, считаться, одной из наиболее северных. Ближайшая к нашим отметка – район ББС МГУ, Кандалакашский залив, Белое море ([Тихонова, Петрова, 1987](#)). В собственных сборах из более северных регионов вид отсутствует ([Глава 5; Приложение 1](#)). Не находили его и ранее ни в одном из полярных районов, где проводили сколько-нибудь детальные акарологические исследования ([Behan-Pelletier, 1999](#); [Макарова, 2002; 2014](#); [Мелехина, 2011](#); [Behan-Pelletier, Lindo, 2019](#); [Seniczak et al., 2020](#)).

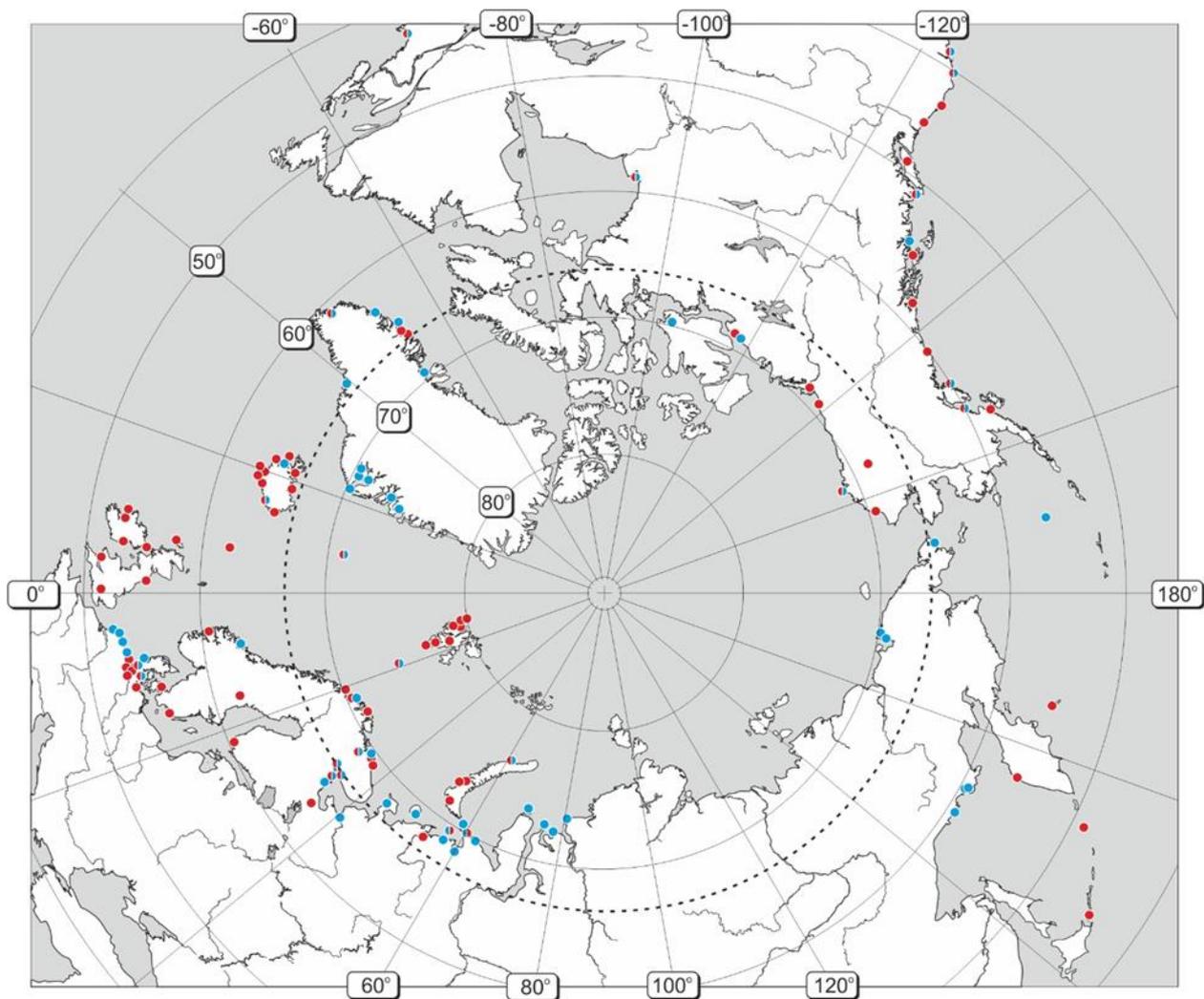


Рисунок 6.4. Карта распространения *Ameronothrus nigrofemoratus* (синий) и *Ameronothrus lineatus* (красный) (Бизин, Макарова, в печати).

A. lineatus и *A. nigrofemoratus*, напротив, обычны в Арктике вплоть до зоны полярных пустынь (Рисунок 6.4). В большинстве районов представлены оба вида, только на Шпицбергене все известные находки принадлежат *A. lineatus*, а на обширном протяжении берегов полярной Сибири, по-видимому, встречается лишь *A. nigrofemoratus*. В наиболее «холодной» зоне полярных пустынь оба вида отсутствуют (Behan-Pelletier, 1999; Макарова, 2002). Во всяком случае, находки амеронотрид в таких районах единичны (Makarova, 2023).

Отсутствие *Ameronothrus* в полярных пустынях, вероятно, связано с экстремально коротким летним периодом, который составляет около 50 дней (Матвеева, 2015). Этот срок сопоставим со временем, которое требуется клещам для того, чтобы перелинять из одной стадии в другую. Так, длительность периода покоя, предшествующего собственно линьке (quiescent stage), может быть очень долгой – до четверти-трети всего жизненного цикла (Luxton, 1981; Norton, 1994). У особей *A. lineatus* из популяций на Западном Шпицбергене

(Adventdalen, Colesbukta, 78° с.ш.) ее продолжительность может достигать нескольких недель ([Søvik, 2004](#)).

Таблица 6.1. Биотопические предпочтения *A. lineatus* и *A. nigrofemoratus* в Арктике (Бизин, Макарова, в печати).

Местообитание	Уровень берега	Широтное положение	<i>A. lineatus</i>	<i>A. nigrofemoratus</i>
Живые <i>Fucus</i> spp.	НЛ	СА	●	○
Лишайниковые обрастания в прибойной зоне	НЛ	СА	●●	○
<i>Plantago schrenkii</i>	НЛ	СА, НА	●●	●
<i>Puccinellia phryganodes</i>	НЛ	СА, НА, ВА	●	●●
<i>Triglochin maritima</i>	Л	СА, НА	●●	●●
<i>Carex subspathaceae</i>	Л	СА, НА, ВА	○	●●
<i>Carex glareosa</i>	ВЛ	СА, НА	●	●
<i>Deschampsia borealis</i>	ВЛ	ВА	○	●
<i>Petasites frigidus</i>	СЛ	НА	●	○
<i>Honckeya oblongifolia</i>	СЛ	НА	●●	●
Птичий базар на скалах	СЛ	НА	●●	○
Гнезда гаги	СЛ	НА	○	●
Штормовые выбросы	СЛ	СА	●	●
<i>Leymus arenarius</i>	СЛ	СА	●	○

Обозначения. Уровень берега: НЛ – нижняя часть литорали, ВЛ – верхняя часть литорали, Л – литораль, СЛ – супралитораль. Широтное положение: СА – Субарктика, НА – Низкая Арктика, ВА – Высокая Арктика. ●● – вид многочислен в данном местообитании; ● – вид находили в местообитании в количестве нескольких экземпляров (до 10 экз./дм²); ○ – не известен из данного местообитания.

Анализ встречаемости видов в литоральных биотопах в разных районах российского сектора Арктики показывает, что и в этих условиях оба они имеют относительно четкие биотопические предпочтения ([Таблица 6.1](#)). *Ameronothrus lineatus* обычен в широком спектре местообитаний от покрытых лишайниками скал до приморских соленых лугов, но обычно связан с хорошо дренированными твердыми (скалистая, галечная литораль) или песчаными субстратами. То есть, вероятно, этот вид избегает застойного увлажнения. Напротив, *A. nigrofemoratus* может считаться наиболее характерным видом клещей на арктических приморских маршах (соленых лугах), где способен достигать очень высокой численности. Видимо, он переносит заболоченные условия, так как часто обычен под *Carex*

subspathacea. По сравнению с *Puccinellia phryganodes* осока *C. subspathacea* способна выдерживать более длительные периоды затопления водой ([Adam, 1990](#)). На о. Шокальского *A. nigrofemoratus* был более многочислен на участках с глинистым грунтом, чем на песчаном субстрате ([Бизин и др., 2021](#); [Раздел 6.2](#)). Таким образом, характер распределения этих видов по прибрежным местообитаниям в Арктике и в более южных районах принципиально не отличается ([Schulte, Weigmann, 1977](#)).

Судя по всему, *A. lineatus* наиболее экологически пластичен в высоких широтах ([Таблица 6.1](#); [Рисунок 6.2](#)). Известно множество его находок в местообитаниях вне собственно береговой зоны ([Schulte, Weigmann, 1977](#); [Colloff, 1984](#); [Søvik et al., 2003](#); [Weigmann et al., 2016](#); [Behan-Pelletier, Lindo, 2019](#)). Напротив, связь *A. nigrofemoratus* с галофитной (преимущественно луговой) растительностью значительно более строгая. Вне приморской зоны его находили в единичных случаях ([Hammer, 1944, 1946](#)). По крайней мере часть таких находок может быть связана с заносом птицами ([Лебедева, 2005](#); [Lebedeva, Lebedev, 2008](#)).

Все же именно *A. nigrofemoratus* встречается в наиболее холодных условиях. Представляется, что помимо собственно дефицита тепла, определенную ограничивающую роль для распространения прочих литоральных клещей на север может играть сочетание таких факторов, как ледовая экзарация берега, распреснение морской воды и сокращение доступных литоральных местообитаний.

Так, одна из наиболее заметных физиономических черт полярных литоралей – наличие характерной, практически лишенной населения зоны, соответствующей уровню контакта припая с берегом («barren zone» в [Ellice, Wilce, 1961](#)). Для морских видов приливно-отливной полосы, таких, как *Semibalanus balanoides*, именно наличие припая выступает одним из основных факторов, ограничивающих распространение на север ([Barnes, 1957](#)).

В результате ледового «перепаживания» и экзарации, формирование растительного покрова на открытых участках арктического берега нередко практически невозможно (см. [Главу 2](#)). Это исключает целый ряд биотопов, к которым тяготеют *A. lineatus* и *A. marinus*. В Высокой Арктике, литоральная галофитная растительность представлена исключительно сообществами соленых маршей ([Adam, 1990](#); [Thannheiser, 1991](#)) и приурочена к защищенным участкам берега: заливам, губам, устьям или дельтам рек и ручьев ([Атлас ..., 2021](#)). Для *Ameronothrus nigrofemoratus* это – наиболее предпочтительные условия обитания.

Число доступных береговых местообитаний может быть сопряжено с опреснением прилегающей акватории речным стоком, значение которого для арктических морей велико (Таблица 2.1). Было показано, что ряд видов литоральных клещей дольше сохраняет жизнеспособность в морской воде, чем в пресной (Pfingstl, 2013). Вероятно, что, по крайней мере, для *A. marinus* это обстоятельство значимо. Его коксальные железы имеют относительно более короткий лабиринт (Woodring, 1973), чем у пресноводных орибатид, поэтому эффективная осморегуляция в опресненных условиях может быть для него затруднена.

Пример распределения прибрежных видов *Ameronothrus* показывает ведущую роль приливно-отливного режима в вертикальной (по профилю) и биотопической сегрегации клещей. Действительно, одни и те же виды в разных районах Арктики населяют часто различные по составу растительности местообитания, но практически всегда предпочитают зоны с одинаковой частотой воздействия морской воды (Рисунок 6.5).

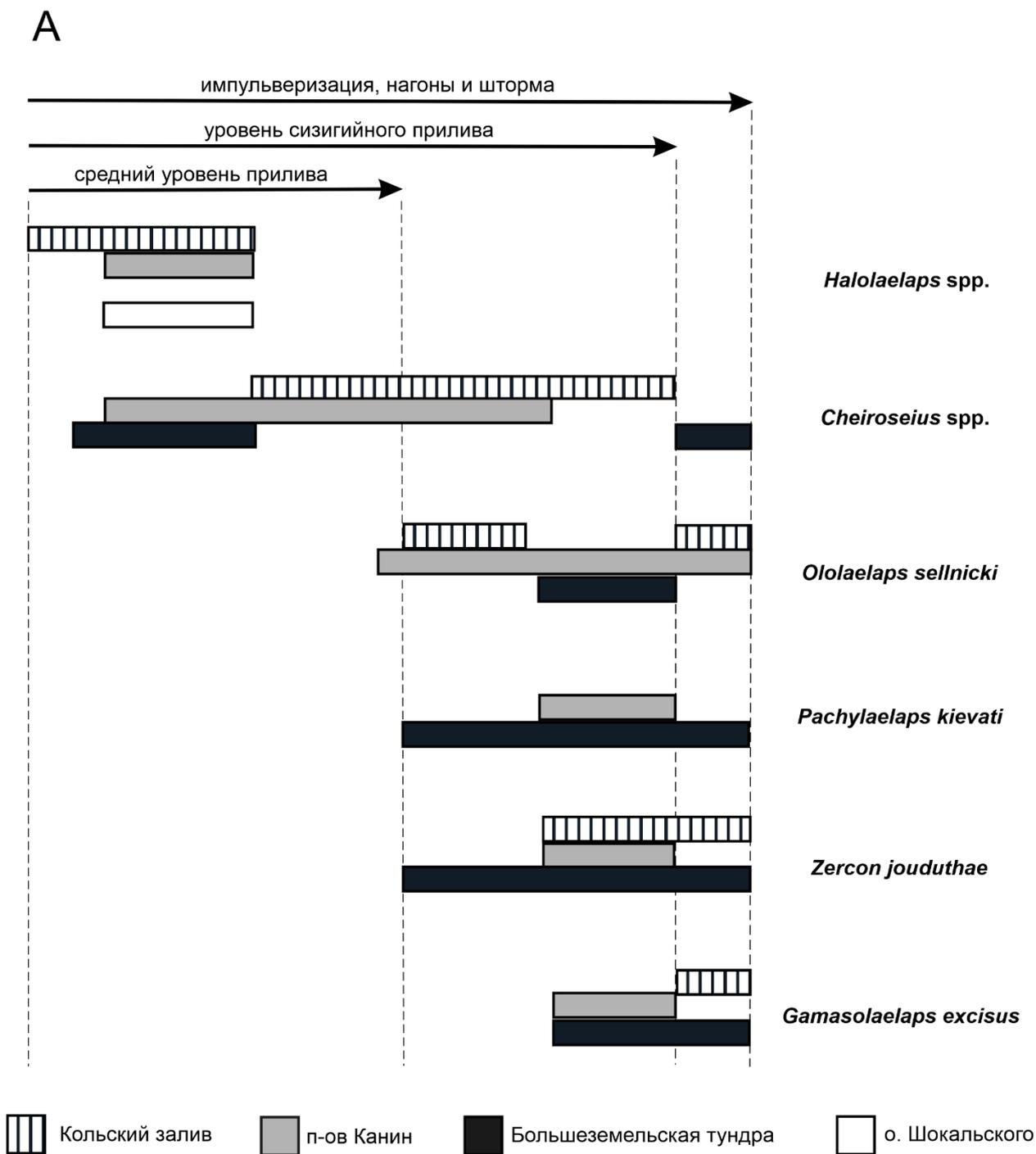
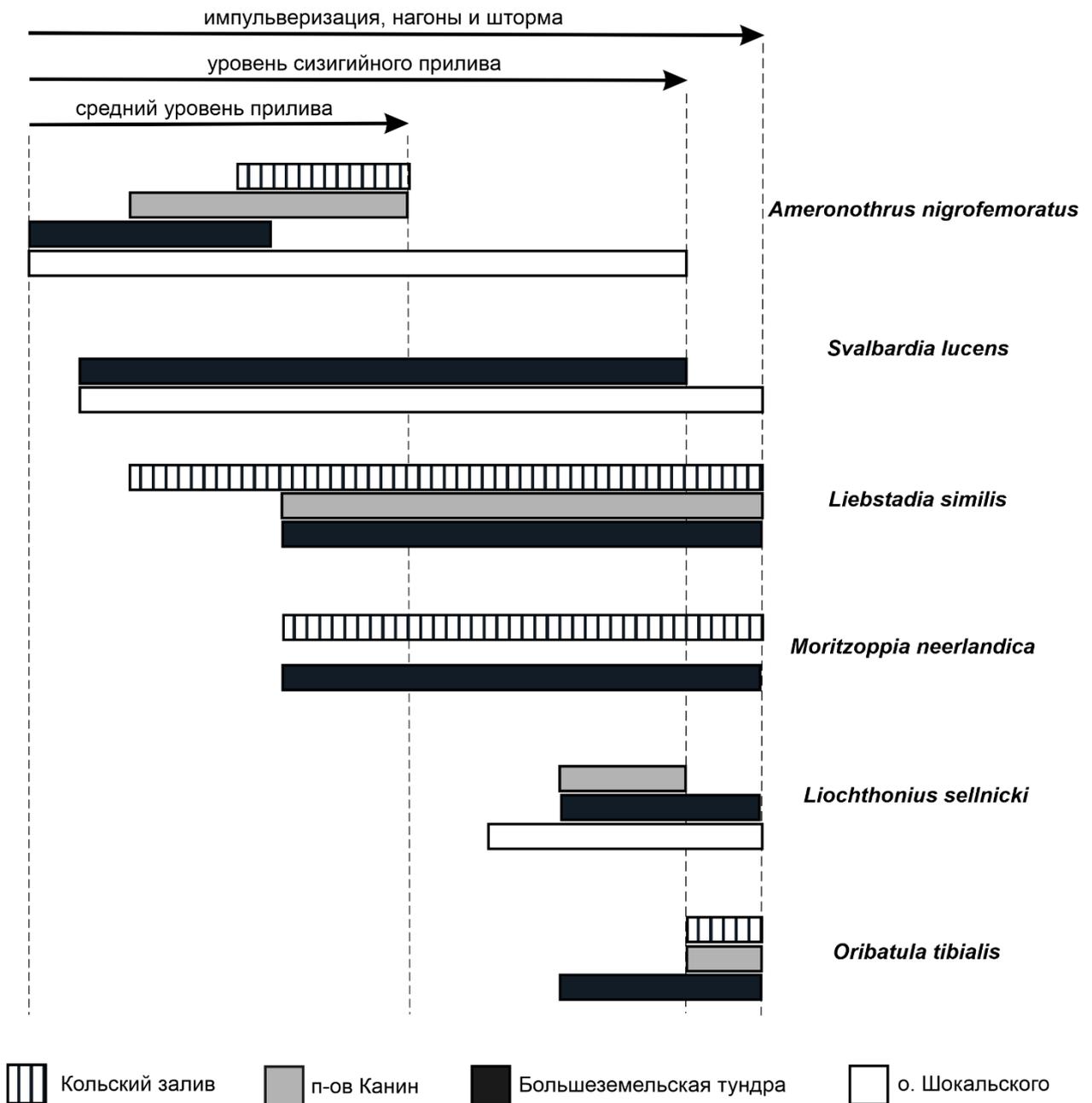


Рисунок 6.5. Распределение обычных (часто встречающихся) почвенных клещей по профилю литорали в разных районах западной части российской Арктики. Длина полос и их положение отражают расположение растительной ассоциации, в которой был найден вид, на профиле литорали. Описание последовательности расположения растительных сообществ приведено в Главе 3. А – представители отряда Mesostigmata; Б – представители отряда Oribatida.

Б**Рисунок 6.5.** Продолжение.

Этот критерий мы положили в основу классификации видов клещей по характеру распределения по профилю берега (Таблица 6.2). Среди ранее предложенных схем (Weigmann, 1971; Schuster, 1979; Pugh, King, 1985, 1988) наиболее близка к предлагаемой классификация Г. Вайгмана, в которой виды микроартропод ранжируются по отношению к содержанию солей в субстрате (Weigmann, 1971; 2008). В собственном варианте мы видоизменили ее, адаптировав к имеющемуся материалу. По характеру распределения на

профиле берега, а, следовательно, и способности выдерживать определенную частоту приливов, все виды разделены на четыре группы.

Группа I. Включает виды, которые встречаются на наиболее низких уровнях берега (ниже квадратурного прилива), подвергающиеся каждодневному длительному затоплению морской водой. Виды этой группы, населяют нижние уровни скалистых и галечных литоралей, а также пионерные зоны приморских лугов низких уровней с сильно разреженным растительным покровом. Твердый субстрат позволяет этим видам заселять низкие зоны берега, где еще нет развитой наземной растительности. Таким образом, обитание на каменистых берегах в приливно-отливной зоне рассматривается, как результат более глубоких адаптаций к условиям литорали, чем обитание на мягких грунтах под развитым покровом сосудистых растений. К представителям группы отнесены все виды Halacaridae, которые встречаются только в этой зоне осушки, *Ameronothrus marinus*, *Zachvatkinibates quadrivertex*, *Hyadesia fusca*. Это самая малочисленная группа по представленности в Арктике ([Рисунок 4.11](#)).

Группа II. Группа объединяет большую часть облигатных обитателей литоралей в Арктике, населяющих зону берега, которая заливается приливами средней величины. В ее состав включены такие виды как *Ameronothrus nigrofemoratus*, *A. lineatus*, *Phaulodinychus repleta*, *Ph. japonorepleta*, *Denedrolaelaps* sp. aff. *halophilus*, *Vulgarogamasus trouessarti* и др. Сюда же условно отнесены большинство видов гамазовых клещей, доминирующих в штормовых выбросах. Зачастую гниющие водоросли накапливаются и значительно выше обозначенной приливной зоны ([Рисунок 6.2](#), В). Однако их находки в грунте обычно приурочены к уровням ниже отметки среднего прилива ([Таблица 5.11](#)). Виды данной группы достаточно разнообразны в субарктических районах и в Низкой Арктике, но по большей части выпадают севернее ([Рисунок 4.11](#)).

Группа III. Данная группа состоит из видов, которые встречаются в зоне воздействия больших приливов (выше среднего). С точки зрения экологической специализации – это сборная группа, так как включает как умеренных галобионтов, которые предпочитают засоленные субстраты с более редкой периодичностью затопления, чем представители групп I и II (эквивалент видов группы II в: [Weigmann, 1971](#)), так и клещей, которые встречаются в широком спектре переувлажненных местообитаний, в том числе и на морских побережьях (здесь такие гигрофильные виды названы «галотолеранты», [Таблица 6.2](#)). По характеру вертикального распределения на профиле берега эти две категории слабо различаются. В качестве характерных представителей могут быть названы *Arctoseius*

ornatus, *Cheiroseius necorniger*, *Saprolaelaps punctulatus*, *Hermannia subglabra*, *Cheilostigmaeus* cf. *salinus*, *Scutacarus offaliensis*, *Dendrolaelaps trapezoides*.

Группа IV. Группа объединяет виды, которые обычно встречаются выше уровня сизигийного прилива и не имеют ярко выраженной экологической специализации. В рамках этой работы будем называть их «мезофилами». Среди прочих к этой группе отнесены, например, *Arctoseius cetratus*, *Pachylaelaps kievati*, *Platynothrus punctatus*, *Liochthonius sellnicki*. Сюда же, во многом условно, отнесены виды, которые, хотя и встречаются в небольшом числе в береговых биотопах, очевидно тяготеют к различным тундровым местообитаниям (галоксены). Это, например, *Diapterobates notatus*, *Veigaia sibirica*, *Zercon forsslundi*, *Ceratoppia bipilis*, *Arctoseius haarlovi*. Несмотря на малую численность, их общий вклад в видовое разнообразие акароценозов в биотопах верхнего уровня берегов может быть весьма велик (см. Разделы [5.2.1](#), [5.2.2](#), [5.3](#), [5.4](#)).

Основные отличия принятой схемы от предложенной Вайгманом сводятся к выделению отдельной группы наиболее специализированных облигатно литоральных обитателей (первая группа, [Таблица 6.2](#)). Также, в силу принятого правила подразделения групп (приуроченность к конкретной приливной зоне), мы не отделяем друг от друга группы видов, обозначенные как «умеренные галобионты» и «гигрофилы». И те, и другие включены в нашей схеме в одну группу (III).

В заключении отметим, что описанная схема – отнюдь не универсальна и полно прослеживается только на хорошо развитых береговых профилях Субарктики и Низкой Арктики. Она может сильно видоизменяться под влиянием локальных условий побережья ([Рисунок 6.5](#)). В высокоарктических районах, в силу обозначенных выше особенностей среды (механическое воздействие на берег льда, сильное опреснение прибрежной акватории, сокращение разнообразия литоральных местообитаний), названные категории (в особенности две первые) представлены в редуцированном виде.

Таблица 6.2. Экологические группы клещей по отношению к приливному воздействию.

Группа	I		II		III		IV		
Экологическая специализация	Г а л о б и о н т ы				Умеренные галобиотны	Галотолеранты	Мезофилы	Виды, характерные для окружающих местообитаний (галоксены)	
	Строгие галобиотны								
	Каменистых и песчаных грунтов	Илистых грунтов							
Зона берега	Н и ж н я я э у л и т о р а л ь			В е р х н я я э у л и т о р а л ь		С у п р а л и т о р а л ь			
Типичные местообитания	Живые фукусы, лишайниковые обрастания в приливно-отливной зоне, пионерные группировки приморских лугов		Приморские луга низкого уровня		Приморские луга среднего и высокого уровня		Приморские луга высокого уровня и ивняковые сообщества на границе береговой зоны		
Достигаемость прилива	Встречаются ниже квадратурного прилива		Встречаются ниже уровня среднего прилива		Встречаются выше уровня среднего прилива		Затапливаются только во время сильных нагонов и штормов		
Характерные представители	<i>Rhombognathides</i> spp. <i>Isobactrus</i> cf. <i>setosus</i> <i>Thalassarachna</i> cf. <i>hexacantha</i> <i>Ameronothrus marinus</i> <i>Hyadesia fusca</i> <i>Zachvatkinibates quadrivertex</i>		<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> <i>Ameronothrus lineatus</i> <i>Dendrolaelaps</i> sp. aff. <i>halophilus</i> <i>Halolaelaps</i> sp. aff. <i>evansi</i> <i>Halolaelaps celticus</i> <i>Cheiroseius salicorniae</i> <i>Vulgarogamasus trouessarti</i> <i>Halolaelaps coxalis</i> <i>Halolaelaps incisus</i> <i>Thinoseius spinosus</i> <i>Thinoseius oxidentalipacificus</i> <i>Phorytocarpais kempersi</i> <i>Phaulodinychus japonorepleta</i>		<i>Cheiroseius necorniger</i> <i>Arctoseius ornatus</i> <i>Dendrolaelaps trapezoids</i> <i>Anthenoseius oudemansi</i> <i>Neojordensia sinuata</i> <i>Zerconopsis muestairi</i> <i>Zerconopsis labrodorensis</i> <i>Hermannia subglabra</i> <i>Scutacarus offaliensis</i> <i>Scutacarus montanus</i> <i>Svalbardia lucens</i> <i>Eustigmaeus</i> cf. <i>tjumeniensis</i> <i>Eustigmaeus rhodomela</i> <i>Charadracarus hurdi</i> <i>Bakerdania palustris</i>		<i>Zercon jouduthae</i> <i>Zercon forsslundi</i> <i>Dinychus micropunctatus</i> <i>Gamasolaelaps excisus</i> <i>Veigaia kochi</i> <i>Arctoseius cetratus</i> <i>Arctoseius koltschaki</i> <i>Gaeolaelaps nolli</i> <i>Ololaelaps sellnicki</i> <i>Pachylaelaps kievati</i> <i>Platynothrus punctatus</i> <i>Liochthonius sellnicki</i> <i>Tectocephus velatus</i> <i>Hermannia reticulata</i> <i>Liebstadia similis</i> <i>Moritzoppia neerlandica</i> <i>Dissorhina ornata</i>		
Группа	I		II		III		IV		

6.2. Роль факторов среды в распределении почвенных клещей по профилю литорали: пример соленых маршей о. Шокальского

Морские литорали отличаются от большинства других типов экосистем ярко выраженным градиентом условий среды. Благодаря этой особенности они вот уже более ста лет используются для изучения эдафических факторов пространственного распределения видов и сообществ ([Garbutt et al., 2017](#)). Если говорить о наземном компоненте литоральной биоты, наиболее подробно вклад средовых факторов в пространственное структурирование биоценозов изучен на примере растительности (например, [Adam, 1990](#); [Lissner, Schierup, 1997](#), [Pennings et al., 2005](#); [Silvestri et al., 2005](#); [Сергиенко, 2008](#); [Мосеев, Сергиенко, 2016](#)). Подробно связь отдельных параметров приморских местообитаний с особенностями биологии видов животных анализировали у прибрежных птиц, причем значительная часть подобных работ выполнена в Арктике и Субарктике ([Hik et al., 1992](#); [Кондратьев, 2002](#); [Розенфельд, 2009](#)).

Данные, которые были представлены в разделах выше, указывают на ведущую роль абиотических параметров в распределении видов по профилю берега. Однако для литоральных клещей подобные исследования единичны и затрагивают массовые, наиболее обычные виды ([Schuster, 1962](#); [Moeller, 1965](#); [Luxton, 1967](#); [Weigmann, 1973](#); [Авдонин, Стриганова, 2004](#); [Søvik, 2004](#); [Winter et al., 2018](#); [Бизин, Макарова, 2022](#)). Как правило, исследователи имели дело с представителями только одного отряда клещей, в основном, с орибатидами. В этой связи, на примере маршей острова Шокальского в Карском море ([Рисунок 6.6](#)) мы предприняли попытку охарактеризовать пространственную структуру всего акароценоза и распределение массовых видов по профилю берега в зависимости от отдельных параметров среды.

Выбор района работ был обусловлен следующими обстоятельствами. Растительный покров маршей острова представляет типичный образец литоральной галофитной растительности в Высокой Арктике ([Chapman, 1960](#); [Adam, 1990](#); [Сергиенко, 2013](#)). В его состав входит ограниченный набор поясов (подробнее см. [Раздел 2.3](#); [Рисунок 6.7](#)): бескильницы *Puccinellia phryganodes* (I) и осоки *Carex subspathacea* (II) – на низких маршах, и мятлика *Poa* sp. и щучки *Deschampsia borealis* (III) – в верхней части берега. Пояса растительности низких маршей развиты на грунтах разного гранулометрического состава: с преобладанием песчаной фракции и глинистой. Песчаные варианты обеих ассоциаций занимают небольшие повышения и мелкие косы (шириной 2–5 м и длиной 5–10 м), а глинистые варианты распространены на большей части маршей ([Рисунок 6.7](#)).



Рисунок 6.6. Марши о. Шокальского, Карское море, август 2016 г. Зоны растительности: MI – *Puccinellia phryganodes*, MII – *Carex subspathacea*, MIII – *Deschampsia borealis*, *Poa* sp.

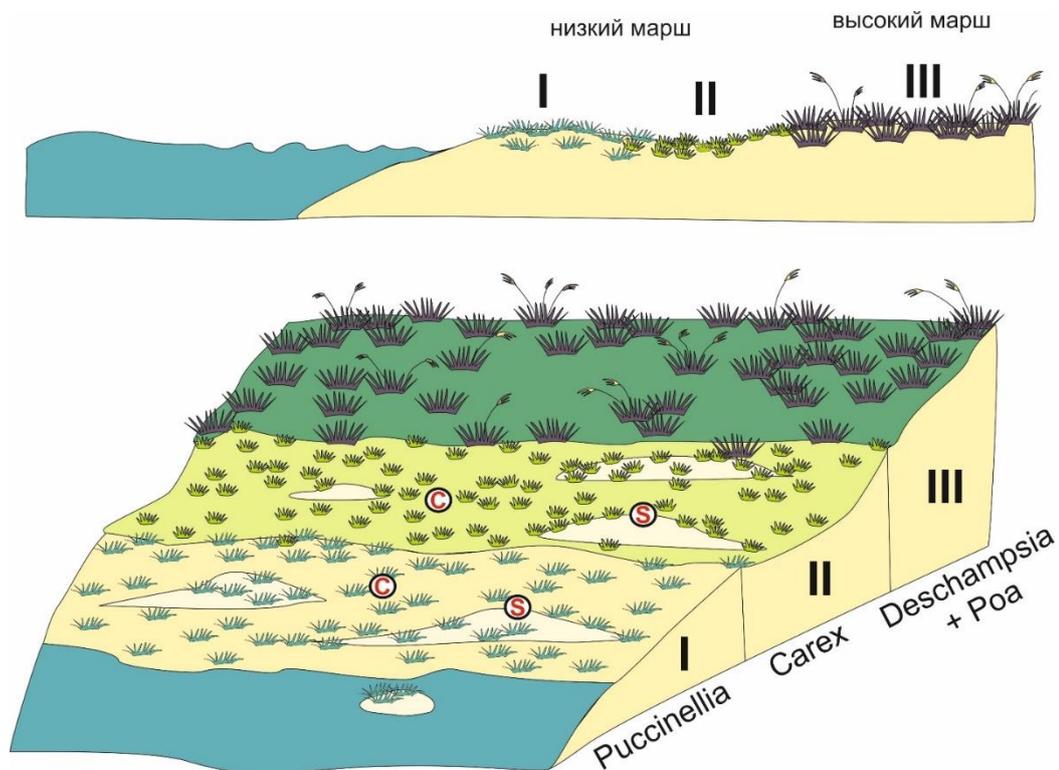


Рисунок 6.7. Схема приморских маршей в дельте р. Переправа, о. Шокальского, Карское море. Цифрами обозначены зоны: I – *Puccinellia phryganodes*, II – *Carex subspathacea*, III – *Deschampsia borealis*, *Poa* sp. Буквами обозначены участки побережья с различным гранулометрическим составом: с преобладанием песчаной фракции (S), и глинистой (C).

Таблица 6.3. Характеристика изученных береговых местообитаний (о. Шокальского, Карское море, август 2016 г.).

Местообитание	I-S	I-C	II-S	II-C	III
Доминирующие виды растений	<i>Puccinellia phryganodes</i> , <i>Phippsia conccina</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Carex subspatacea</i> , <i>Phippsia conccina</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Carex subspatacea</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Poa</i> sp., <i>Deschampsia borealis</i> , <i>Dicranum</i> sp.
Частота обводнения морем	1–2 раза в сутки	1–2 раза в сутки	1–2 раза в сутки	1–2 раза в сутки	Во время больших приливов, нагонов и штормов
Расстояние до моря в отлив, м	0.5–3	0.5–3	4–15	4–15	20–50
Содержание ионов Cl ⁻ («Chloride» ¹), мкг/г почвы	0.3±0.04 ^{a2}	1.5±0.2 ^b	0.3±0.1 ^a	1.5±0.2 ^b	0.8±0.1 ^c
Песчаная фракция («Sand»), %	53.6±7.5 ^a	28.9±3.3 ^b	73.3±3.0 ^a	29.2±1.8 ^b	61.5±14.7 ^a
Глинистая фракция («Clay»), %	24.7±11.1 ^a	56.4±6.5 ^b	23.5±4.1 ^a	51.9±6.3 ^b	36.4±16.9 ^{ab}
Общий азот («N»), %	<< 0.01 ^a	0.1±0.02 ^b	0.02±0.02 ^c	0.2±0.05 ^b	0.2±0.03 ^b
Общий углерод («C»), %	0.2±0.02 ^a	2.0±0.2 ^{ab}	0.5±0.1 ^a	3.5±0.9 ^b	3.2±0.5 ^b
Доля растительных остатков («Plant mass»), %	2.3±0.9 ^a	10.0±2.7 ^b	6.9±1.1 ^b	13.0±0.5 ^b	26.2±3.0 ^c
Число проб	5	5	5	5	8

Обозначения. I-S – марш низкого уровня с преобладанием бескильницы на песчаном грунте, I-C – марш низкого уровня с преобладанием бескильницы на глинистом грунте, II-S – марш низкого уровня с преобладанием осоки на песчаном грунте, II-C – марш низкого уровня с преобладанием осоки на глинистом грунте, III – марш высокого уровня с преобладанием мятлики и щучки.

¹ – в скобках даны обозначения векторов факторов на [Рисунок 6.8](#). ² – одинаковыми буквами обозначены значения факторов, не отличающихся достоверно.

Невысокое в целом разнообразие акарофауны этого высокоширотного района ([Bizin, Makarova, 2024](#)) позволило максимально полно выявить структуру населения клещей изученных береговых местообитаний. Основываясь на опубликованных результатах ([Luxton, 1967](#); [Weigmann, 1973](#); [Adam, 1990](#)), мы выбрали следующий набор характеристик для анализа: содержание хлорид-ионов, массовая доля песчаной и глинистой фракции в образце, содержание общих азота и углерода, массовая доля растительных остатков в сухой пробе ([Таблица 6.3](#)). Уровень марша использовали как еще один показатель. Подробное описание протокола измерения каждого параметра приведено в главе «Материалы и методы», [Раздел 3.4](#).

Оценка изменчивости основных средовых факторов на литорали о. Шокальского показала неоднородность их пространственного распределения в пределах профиля, в целом, и в отдельных зонах ([Таблица 6.3](#)). Так, структура гранулометрического состава согласуется с нашим априорным подразделением местообитаний по этому показателю: песчаная и глинистая фракции составляют не менее 50% во фракционном составе соответствующих наборов проб с низкого марша. Содержание хлоридов в субстрате уменьшается с увеличением расстояния до моря. Их концентрация также ниже в грунтах более легкого состава, которые лучше дренированы и меньше задерживают воду. К тому же участки с преобладанием песка представляют небольшие в масштабе всего берега положительные формы, слегка приподнятые над окружающей поверхностью (см. [Рисунок 6.7](#)).

Таблица 6.4. Общие характеристики акароценозов приморского марша (о. Шокальского, Карское море, август 2016 г.). Обозначения биотопов см. Таблицу 6.3.

Показатель	Местообитания				
	I-S	I-C	II-S	II-C	III
Число видов в пробе	1.8±0.3	2.6±0.4	6.4±0.5	3.4±0.5	11.3±3.9
Общая численность, экз./дм ²	8.0±1.3	219.2±42.2	416.8±108.1	58.4±14.3	1426.5±219.3
Численность клещей отдельных отрядов, экз./дм ²					
Oribatida	2.4±1.6	211.2±43.1	224.8±43.9	24.8±3.8	899.5±157.9
Mesostigmata	0.8±0.8	1.6±1.6	27.2±5.9	0.8±0.8	33.0±5.5
Prostigmata	4.8±0.8	6.4±3.7	164.0±84.5	32.8±13.8	486.0±93.0
Индекс Шеннона	0.5±0.5	0.3±0.2	1.3±0.2	1.0±0.3	1.6±0.1

Наиболее развитый растительный покров имеется в зоне высокого марша (МШ, *Deschampsia borealis* + *Poa* sp.). В этом поясе присутствует моховая подстилка из *Dicranum* sp. Наличие мхов в зоне берега, достигаемой для приливов, типично для высокоарктических маршей и свидетельствует о значительном опреснении ([de Molenaar, 1974](#); [Möller, 1999](#)). На низком марше полностью сомкнутый покров имеется на участках, сложенных глинистым грунтом, в то время как песчаные варианты имеют более разреженную растительность с вкраплением голых пятен. Такие мелкие песчаные формы, видимо, нестабильны во времени и могут размываться сильными штормами ([Огородов, 2020](#)).

Население выделенных экспериментальных участков отличается как видовым составом, так и количественными показателями. Подробная характеристика населения клещей каждого местообитания приведена в [Разделе 5.1](#). Здесь отметим, что в почвенных пробах, которые использовали для анализа, обнаружены 27 видов клещей: по 4 вида из отрядов Mesostigmata и Oribatida, 15 – Prostigmata, два вида акаридиевых клещей и один эндеостигматический ([Таблица. 5.1](#)). Основные показатели структуры акароценозов изученных местообитаний в общем увеличиваются с удалением от моря ([Таблица 6.4](#)). Однако влияние гранулометрического состава грунта также значительно. Так на уровне *Puccinellia phryganodes* среднее число видов в пробе и численность были меньше на песчаном грунте, а на уровне *Carex subspathaceae* – наоборот, в более распространенном глинистом варианте. Плотная и развитая корневая система *C. subspathaceae*, видимо, способствует более длительному удержанию влаги, что в сочетании с преобладанием глинистой фракции в гранулометрическом составе грунта создает относительно неблагоприятные для большинства клещей условия. Во всяком случае на примере олиготрофных сфагновых болот показано, что обводненные участки характеризуются более скудным населением, чем приподнятые ([Minor et al., 2024](#)).

Таблица 6.5. Связь численности семи массовых видов почвенных клещей с изученными факторами среды (морской марш, о. Шокальского, август 2016 г.)

Вид		Содержание					
		песка	глины	расти- тельных остатков	хлоридов	С	N
<i>Svalbardia lucens</i>	$\frac{R}{p}$	–	–	$\frac{0.58}{0.001}$	–	–	–
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i>		–	–	–	–	–	–
<i>Liochthonius sellnicki</i>	$\frac{R}{p}$	–	–	$\frac{0.78}{0.00001}$	–	–	–

<i>Steneotarsonemus arcticus</i>	<u>R</u> p	<u>0.56</u> 0.001	–	<u>0.56</u> 0.001	–	–	–
<i>Neoprotereunetes cf. boernerii</i>		–	–	–	–	–	–
<i>Eustigmaeus cf. tjumeniensis</i>	<u>R</u> p	–	<u>0.41</u> 0.02	<u>0.58</u> 0.001	–	<u>0.5</u> 0.005	<u>0.5</u> 0.005
<i>Cheilostigmaeus longisetosus</i>	<u>R</u> p	–	<u>0.42</u> 0.02	<u>0.76</u> 0.00002	–	<u>0.42</u> 0.02	<u>0.45</u> 0.01

Примечание. R – коэффициент корреляции Спирмена; p – уровень статистической значимости; “–” – результаты расчетов не показаны ($p > 0.05$).

Основные различия (данные процедуры SIMPER) в населении клещей на обследованных участках обусловлены колебаниями численности *Ameronothrus nigrofemoratus* (20.5%), *Liochthonius sellnicki* (13.5%), *Steneotarsonemus arcticus* (12.3%), *Svalbardia lucens* (12.0%), *Cheilostigmaeus longisetosus* (7.8%), *Eupodes cf. boernerii* (4.4%) и *Eustigmaeus cf. tjumeniensis* (4%). Вместе эти виды определяют около 75% различий между выборками проб. Для каждого из них рассчитали коэффициент корреляции численности с перечисленными выше факторами в наборе проб ([Таблица 6.5](#)).

В соответствии с отношением к определенным факторам, виды на диаграмме анализа соответствий образуют несколько группировок ([Рисунок 6.8](#)). Ось абсцисс показывает распределение видов в зависимости от факторов, которые можно обозначить, как «связанные с гипсометрическим уровнем» (содержание хлоридов, тип растительности и массовая доля растительных остатков в образце). Эта ось объясняет 59.3 % наблюдаемого разброса в распределении данных. Наиболее специализированный вид в составе таксоцена маршей острова – *Ameronothrus nigrofemoratus* – единственный, численность которого связана с местообитаниями с повышенной соленостью ([Рисунок 6.8](#)). Хотя его обилие и не показало строгой корреляции ни с одним из изученных факторов ([Таблица 6.5](#)), соленые луга маршей низкого уровня – наиболее типичное местообитание этого вида в Арктике (подробнее см. [Раздел 6.1](#)).

Большинство остальных видов избегают участков с повышенной соленостью, а их распределение находится в зависимости от типа растительности и содержания растительных остатков. Первый показатель наиболее существенен для мицетофагов-эуподид *Cocceupodes breweri*, *C. cf. mollicellus*, *Neoprotereunetes cf. boernerii* и массового на третьем уровне клеща-краснотелки *Charadracarus hurdi*. С точки зрения «экстремальности» среды обитания, условия марша высокого уровня наиболее мягкие (минимальное засоление, относительно редкое затопление и наличие толстого слоя мха) и в большей степени напоминают условия пресного болота, что отражается в особенностях структуры таксоцена клещей ([Bizin, Makarova, 2024](#)).

Содержание растительных остатков сильно связано с типом растительности ([Таблица 6.3](#); [Рисунок 6.8.](#)) и существенно для целого ряда видов различной трофической специализации, среди которых бриофаг *Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis*, хищный *Cheyllostigmaeus longisetosus*, альгофаг *Nanorchestes* cf. *gilli*.

По оси ординат (21.2 % разброса данных) виды распределены в соответствии с предпочитаемым типом грунта и связанным с этим параметром содержанием азота и углерода в образцах. Местообитания с легким механическим составом предпочитают *Arctoseius idiodactylus*, *Arctoseius ornatus*, *Aculodes* sp., *Steneotarsonemus arcticus*. Песчаный грунт отличается лучшим дренажом по сравнению с более распространенным на маршах глинистым. Во время отлива такие участки, вероятно быстрее обсыхают, что делает их более предпочтительными для указанного ряда видов. Этим обстоятельством можно объяснить присутствие здесь *A. idiodactylus*, который населяет хорошо дренированные местообитания, в том числе – колонии леммингов ([Макарова, 2000](#)).

По меньшей мере для *Aculodes* sp. и *S. arcticus* значение также может иметь сочетание условий песчаного грунта и определенного типа растительности. Первый вид – специализированный фитофаг. И хотя разнообразие и особенности биологии арктических эриофиид слабо изучены ([Kiedrowicz et al., 2016](#)), вероятно, что *Aculodes* sp. может быть связан с видами растений второго уровня марша (*C. subspathacea*, *Phippsia concinna*). *S. arcticus* должен считаться характерным видом ризосферы злаков, так как ранее отмечался в соответствующих местообитаниях ([Lindquist, 1986](#)). На о. Шокальского мы находили его всюду, где имелась развитая злаковая растительность в условиях различного режима увлажнения (дернина на норе песцов, осоково-пушицевое болото, марш высокого уровня) ([Bizin, Makarova, 2024](#)).

Напротив, *Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis* и *Cheyllostigmaeus longisetosus* имеют повышенную численность на участках с преобладанием мелкой фракции в механическом составе. По сравнению с песчаными стациями, глинистые грунты на маршах острова обогащены азотом и углеродом ([Таблица 6.3](#)). Численность двух упомянутых видов находилась в слабой зависимости от этих факторов ([Таблица 6.5](#)).

Считается, что почвенные клещи в целом более чувствительны к характеру растительного покрова и его пространственной неоднородности, чем к изменчивости основных измеряемых физико-химических параметров грунта ([Nielsen et al., 2010, 2012](#); [Meehan et al., 2018](#)). Эта связь была прослежена на примере различных типов экосистем и в разном пространственном масштабе ([Erdmann et al., 2012](#); [Nielsen et al., 2012](#); [Minor et al., 2016](#);

[Mitchell et al., 2017](#); [Meehan et al., 2018](#)). Другое дело, что механизм влияния конкретных химических показателей бывает достаточно трудно интерпретировать с позиций экологии отдельных видов. В нашем случае эта задача несколько упрощается, поскольку большая часть изученных факторов (кроме особенностей гранулометрического состава) так или иначе связаны с гипсометрическим уровнем участка берега.

Ключевое явление, которое отличает участки берега различного уровня – это частота и интенсивность воздействия приливных вод ([Adam, 1990](#)). Влияние подобного динамического показателя достаточно трудно оценить в рамках исследования «в моменте», подобного нашему, тем более в условиях высоких широт. Однако на примере других гидроморфных местообитаний было показано, что периодическое затопление может играть ключевую роль в структурировании сообществ ([Криволуцкий, 1977](#); [Irmiler, 2004](#); [Lambeets, 2008](#); [Faleńczyk-Kozirog et al., 2019](#); [Schuppenhauer et al., 2019](#)), в то время как локальные условия, обусловленные различиями субстрата, видимо, имеют подчиненное значение ([Weigmann, 2008](#)). Это обстоятельство не только подтверждает общеизвестную закономерность вертикального распределения видов и сообществ по профилю берега, но и позволяет проводить широкое сравнение разнообразия таксоценов прибрежных местообитаний, например на зонально-климатическом градиенте.

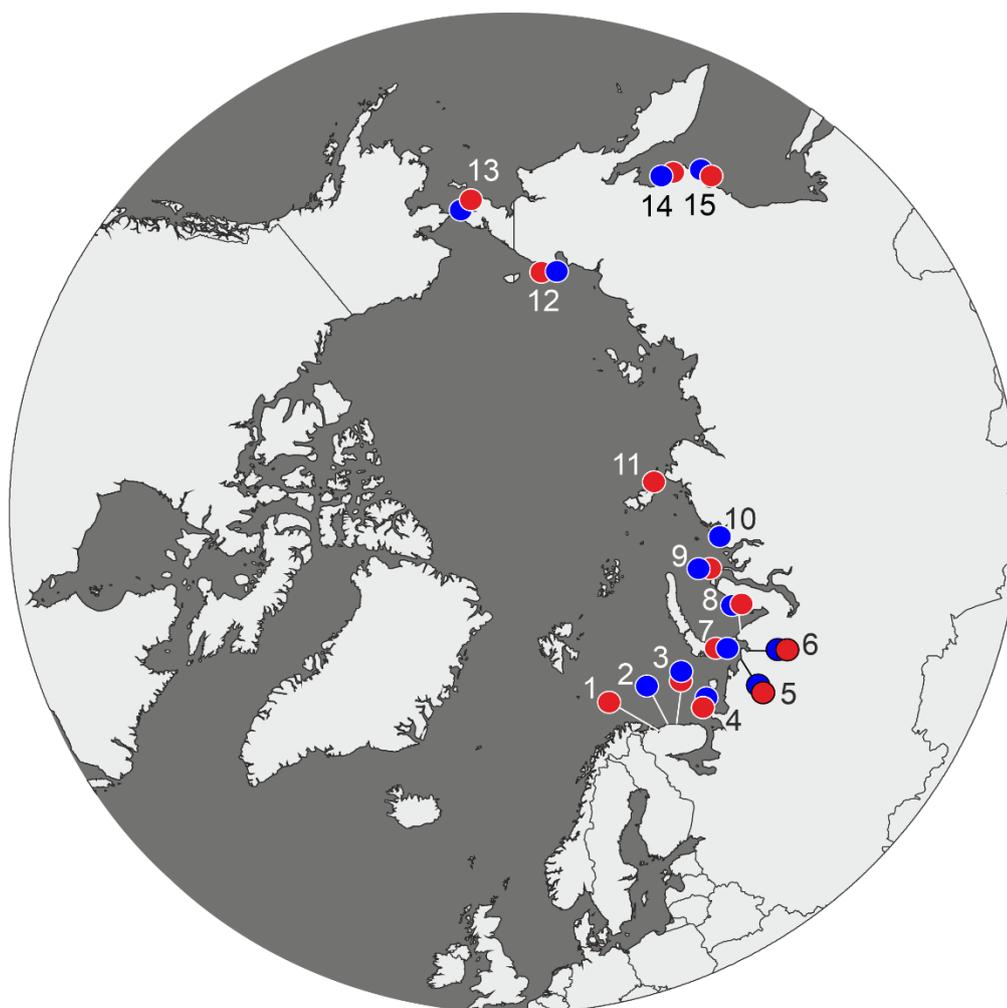
6.3. Население клещей циркумполярных ассоциаций нижней литорали

В предыдущих разделах было показано ([Глава 5](#)), что в каждом конкретном районе на литорали клещи формируют несколько сообществ, которые сменяют друг друга на профиле. Теперь же мы проанализируем изменчивость группировок клещей, обнаруженных под двумя растительными ассоциациями – *Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*. Выбор именно этих местообитаний для анализа обусловлен их повсеместной встречаемостью на берегах арктических морей ([Chapman, 1960](#); [Thannheiser, 1991](#); [Fredskild, 1996](#); [Холод, 2007](#), [Матвеева, Лавриненко, 2011](#)) в широком зональном диапазоне, на берегах различного типа. Обе они формируют растительность низких, или первичных маршей и существуют в условиях постоянного, часто ежедневного, затопления морской водой (подробнее см. [Раздел 2.2](#), [Рисунок 2.3](#)).

В рамках выполненного анализа мы попытались выяснить, представлено ли население клещей двух ассоциаций более-менее обособленными комплексами или их таксоцены из отдельных районов будут формировать единый массив. Как было показано в [Главе 5](#), степень сходства структуры акароценозов этих зон растительности (ассоциаций) значительно варьирует по регионам (ср., например, [Рисунки 5.1](#) и [5.3](#)).

Немногочисленные аналогичные исследования, в рамках которых оценивали географическую универсальность населения микроартропод, выявили значительную меридиональную дифференциацию последних ([Макарова, 1988, 2011](#); [Кузнецова, 2005](#)). С другой стороны, в Арктике, как нигде, велико влияние теплового режима на распределение видов и организацию экосистем, из-за чего широтно-зональные тренды выражены гораздо более отчетливо, чем в более южных районах ([Чернов, 1978](#); [Матвеева, 1998](#); [Чернов, Матвеева, 2002](#)). Собственно сопоставление вклада этих факторов (региональной приуроченности и широтно-зонального положения) составляло вторую задачу.

Наконец, имея в виду данные региональных обзоров ([Глава 5](#)), мы ожидали, что население этих двух ассоциаций будет включать наибольший процент специализированных литоральных (галобионтных) обитателей, что позволит в общих чертах обозначить этот комплекс видов для Арктики, в целом.



● *Puccinellietum phryganodis* ● *Caricetum supspathaceae*

Рисунок 6.9. Схема расположения районов отбора проб. Цифрами обозначены: 1 – Кольский залив, окрестности Мурманска; 2 – пос. Териберка; 3 – пос. Дальние Зеленцы (все – Кольский полуостров); 4 – пос. Шойна, полуостров Канин; 5 – Паханческая губа; 6 – Хайпудырская губа; 7 – остров Долгий; 8 – пос. Амдерма, Югорский полуостров; 9 – остров Шокальского; 10 – Диксон; 11 – о. Большевик, Северная Земля; 12 – пос. Певек; 13 – залив Лаврентия; 14 – Ольская лагуна; 15 – пос. Тауйск, устье р. Яна.

В работу включены сборы, которые представляют обе ассоциации практически из всех частей российского сектора Арктики. В общей сложности это – 157 проб из 15 регионов ([Рисунок 6.9](#); [Таблица 6.6](#)). Объем проанализированного материала составляет 17 923 экземпляра клещей.

Исходя из полученных данных, в пределах российского сектора Арктики, зону нижней литорали населяют не менее 166 видов клещей (Приложение 3). На сильно опресненных маршах Болванской губы в низовье р. Ячей Печорского моря (зона с доминированием *Carex rariflora*) вид *Carex subspathacea* также встречался, однако отдельной ассоциации в этом

районе не формировал ([Лавриненко, Лавриненко, 2018](#)). В образцах отсюда отмечены 8 в целом «не-арктических» (бореальных, полизональных) видов: *Iphidinychus gaieri*, *Pergamasus brevicornis*, *Gamasolaelaps excisus*, *Veigaia sibirica*, *Iphidozercon colliculatus*, *Cheiroseius necorniger* (Mesostigmata), *Heminothrus thori*, *Tectocephus* cf. *knuellei* (Oribatida), которые нигде более в зоне с *C. subspathaceae* не встречаются. Поскольку, строго говоря, асс. *Caricetum subspathaceae* в Болванской губе нет, и условия в районе работ сильно отличаются от типично приморских, соответствующие данные не будут рассматриваться при сравнительном анализе. Подробно они охарактеризованы в [Разделе 5.2.3](#).

Таблица 6.6. Характеристика материала, включенного в анализ. В скобках указано число проб. Подробные сведения о каждом районе содержатся в Таблицах 2.1 и 3.1.

	<i>Puccinellietum phryganodis</i>	<i>Caricetum subspathaceae</i>
Высокая Арктика	о. Большевик (5), о. Шокальского, песчаный грунт (5), о. Шокальского, глинистый грунт (5)	о. Шокальского, песчаный грунт (5), о. Шокальского, глинистый грунт (5), Диксон (10)
Низкая Арктика	Шойна (5), Паханческая губа (5), Хайпудырская губа (5), о. Долгий (5), Амдерма (5), Певек (5), зал. Лаврентия (5)	Шойна (8), Паханческая губа (5), Хайпудырская губа (5), о. Долгий (5), Амдерма (5), Певек (5), зал. Лаврентия (5)
Субарктика	Кольский залив (8), Дальние Зеленцы (5), Ольская лагуна (5), Тауйск (8)	Териберка (5), Дальние Зеленцы (5), Ольская лагуна (5), Тауйск (8)

Видовое богатство клещей, как в пределах одной ассоциации, так и удельное (в одной пробе) значительно варьирует. В разных районах в ассоциации *Puccinellietum phryganodis* встречаются от 6 до 26 видов клещей ([Приложение 3](#)), а число видов в отдельно взятой пробе варьирует от 0–1 до 16 видов ([Рисунок 6.10 А](#)). Эти же показатели, но в ассоциации *Caricetum subspathaceae* составляют 7–41 вид в региональной серии и 1–27 видов в одной пробе ([Рисунок 6.10 Б](#)).

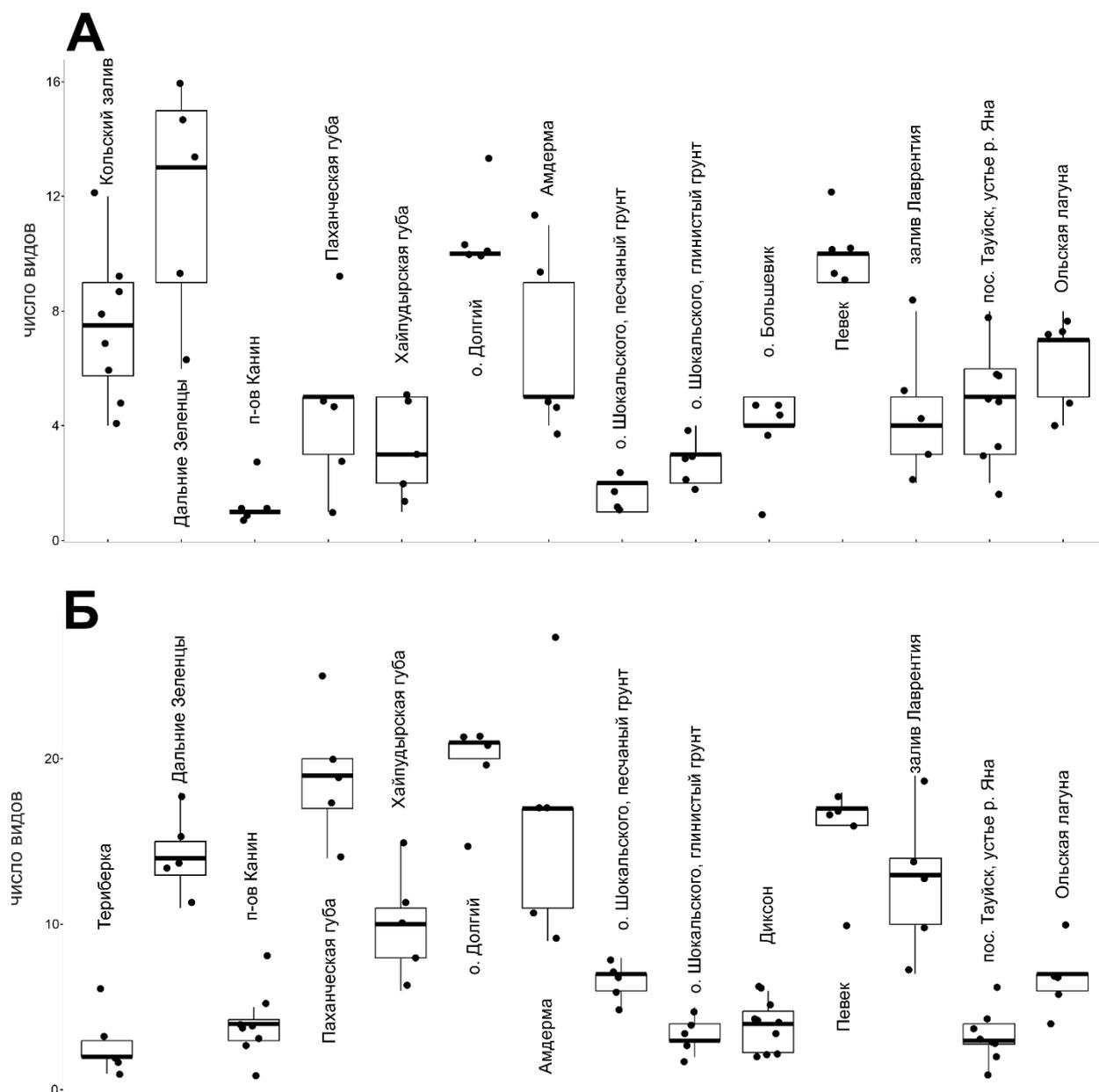


Рисунок 6.10. Число видов клещей в почвенных пробах, взятых на морском берегу в растительных ассоциациях *Puccinellietum phryganodis* (А) и *Caricetum subspathaceae* (Б) в разных районах российской Арктики.

На несколько порядков, даже в пределах одного региона, различается численность в пробах из одной растительной ассоциации (Рисунок 6.11 и 6.12). Так, по общему массиву данных для асс. *Puccinellietum phryganodis* этот показатель может колебаться в пределах от 1 экз. (Шойна) до более, чем 1000 экз. на пробу (Дальние Зеленцы), в среднем – 110.9 экз./25 дм². Собственно, в одной только серии из Дальних Зеленцов, численность клещей в дерне этой ассоциации варьирует в пределах от 34 до 1021 экз./25 дм² (Рисунок 6.11 Б).

В асс. *Caricetum subspathaceae* численность клещей изменяется в аналогичном диапазоне: 7 –1005 экз./25 дм², в среднем – 117.2 экз./25 дм² (Рисунок 6.12). Во всех случаях экстремально высокая численность связана с массовым размножением единичных видов, причем как мелких (*Bakerdania* sp., *Nanorchestes* cf. *gilli*), так и крупных клещей (*Hermannia nodosa*, *Zachvatkinibates maritimus*, *Oribatella arctica*).

В рассматриваемом масштабе структура населения клещей в двух ассоциациях не различается (ANOSIM: R = 0.08; p = 0.001, мера сходства – Rho; PERMANOVA: F = 5.19; p = 0.0001): на ординации два массива данных перекрываются практически полностью (Рисунок 6.13).

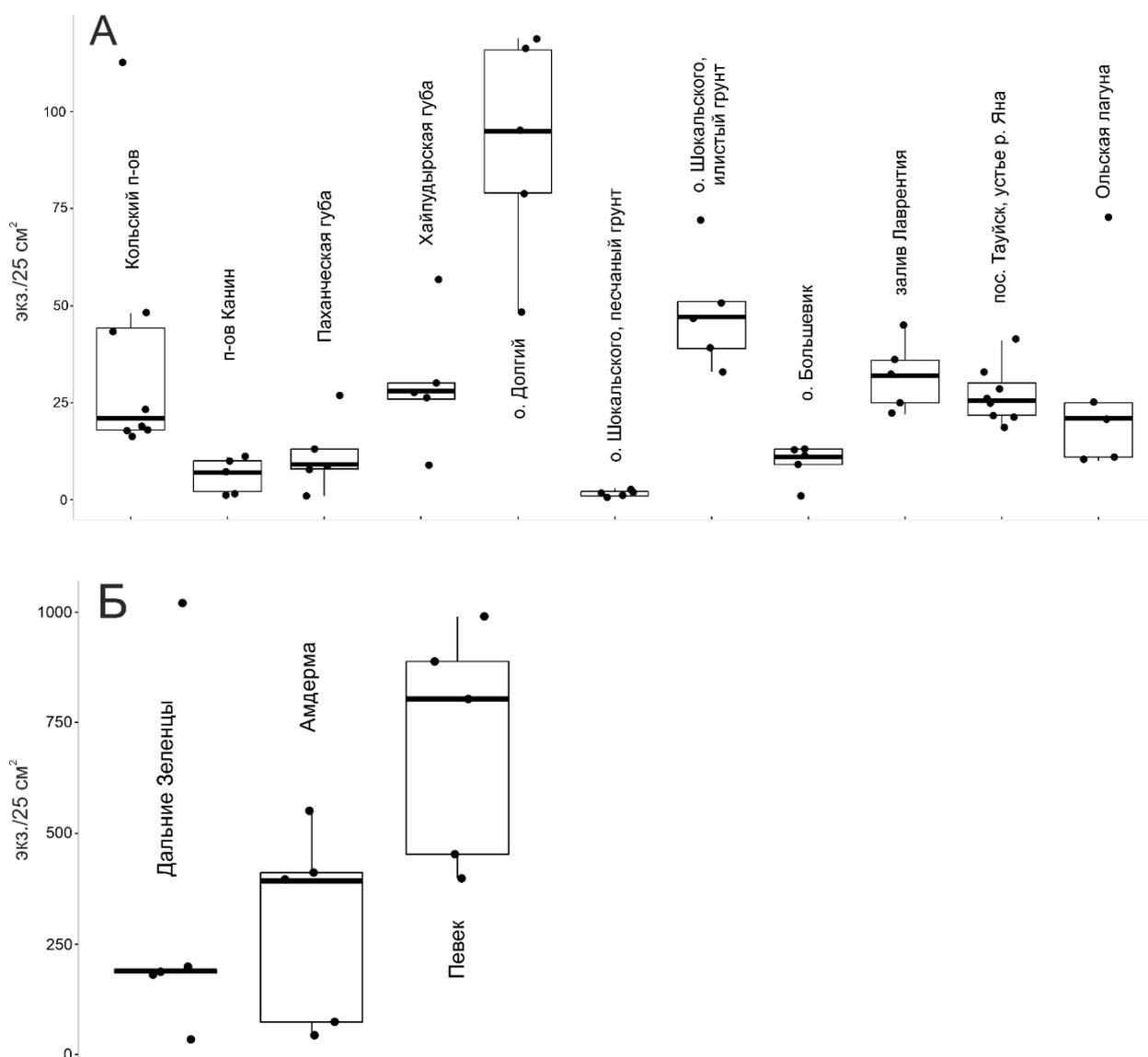


Рисунок 6.11. Численность почвенных клещей в ассоциации *Puccinellietum phryganodis* в разных районах российской Арктики.

Фауна низких уровней арктического побережья в целом может быть охарактеризована как достаточно специализированная. Ее состав ожидаемо отражает две главные черты – высокоширотное положение с одной стороны и приморский эффект с другой. Наиболее богаты видами – семейства Ascidae (12 видов), Halolaelapidae (11), Eupodidae (11), Scutacaridae (8), Stigmaeidae (7) и Neorygmephoridae (6). Множество видов Halolaelapidae связаны с литоральными местообитаниями, в том числе со штормовыми выбросами, и в большой степени определяют «таксономический» облик прибрежных акарофаун (Błaszak, Ehrnsberger, 1993; Makarova, Bizin, 2020; Andrianov et al., 2024), а представители Scutacaridae характеризуются зачастую стабильной приуроченностью к определенному сочетанию условий (например, к влажным береговым лугам; Khaustov, 2008). Хотя разнообразие Scutacaridae в Арктике, а, тем более, особенности их экологии изучены слабо, установлено, что виды семейства – постоянный и массовый компонент литоральных таксоценов высоких широт (см. Главу 5, в особенности Раздел 5.2.1).

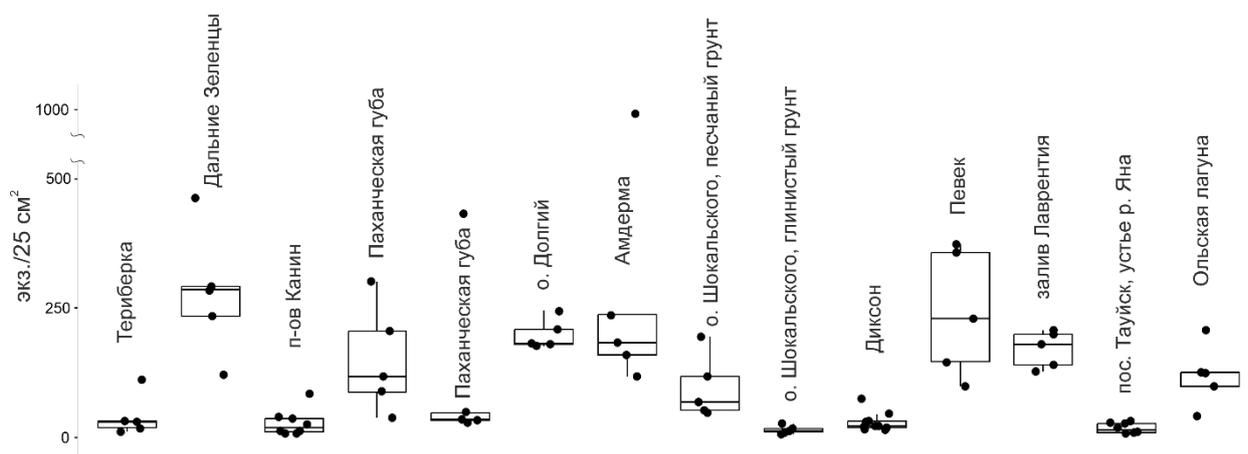


Рисунок 6.12. Численность почвенных клещей в ассоциации *Caricetum subspathaceae* в разных районах российской Арктики.

Большое разнообразие Ascidae, Eupodidae и Neorygmephoridae – особенность, характерная практически для всякой арктической фауны клещей, проявляется, чем севернее, тем отчетливее при общей редукции разнообразия других семейств (Makarova, 2023). Адаптивная радиация в пределах *Arctoseius* Thor, 1930 известна, как один из наиболее ярких примеров успешной колонизации таксоном родového ранга арктических ландшафтов (Макарова, 2000; Чернов, 2005; Makarova, Huhta, 2017). Также разнообразно представлены виды когорты Eupodina, обычные, как в полярных, так и во многих других ландшафтах со

сходными условиями. Считается, что клещи этой древней группы во многом преадаптированы к успешному освоению экстремальных местообитаний разного рода (Макарова, 2002).

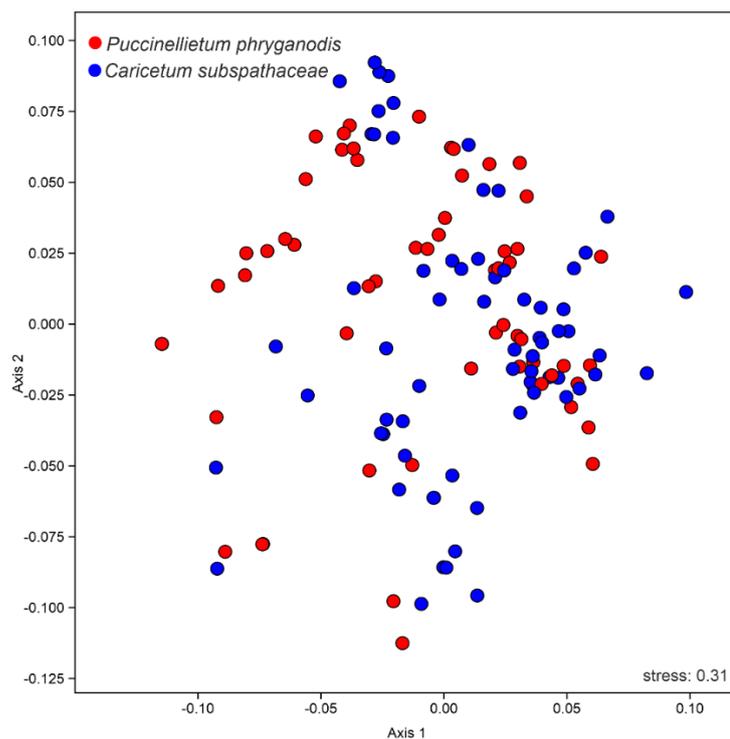


Рисунок 6.13. Ординация (NMDS, мера сходства – *Rho*) группировок почвенных клещей из проб низких маршей (асс. *Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*) в российском секторе Арктики.

Наибольшей константностью на лугах низких маршей отличаются *Ameronothrus nigrofemoratus*, *Svalbardia lucens*, *Tectocephus velatus*, *Cheilostigmaeus* cf. *salinus*, *Filieupodes* sp., *Tydeus* sp., *Bakerdania* sp., *Steneotarsonemus arcticus*. Эти виды найдены по меньшей мере в половине обследованных локалитетов (Приложение 3). Среди них имеются виды, как более-менее строго приуроченные к соленым лугам (*A. nigrofemoratus*), причем не обязательно приморским (*Ch.* cf. *salinus*), так и виды, обычные в переувлажненных местообитаниях по всей тундровой зоне (*S. lucens*), а также, судя по всему, связанные с определенной травянистой растительностью (*S. arcticus*) или же вовсе не имеющие выраженных биотопических предпочтений (*T. velatus*).

В качестве основных причин, которые нивелируют различия в структуре таксоценов двух береговых ассоциаций, наиболее вероятными кажутся следующие.

1. Широкая экологическая валентность эдификаторных видов растений в пределах распространения ассоциации.

Несмотря на строгую привязанность *P. phryganodes* и *C. subspathacea* к низким уровням берега, оба вида демонстрируют определенную смену топической приуроченности по ареалу. В отдельных частях российского сектора Арктики сообщества с доминированием этих видов встречаются преимущественно на илистых осушках, в других – в устьях рек и даже – на вторичных задернованных маршах (Сергиенко, 2013). В Высокой Арктике известны находки *Puccinellia phryganodes* вообще вне береговой зоны (Холод, 2007; Матвеева, 2015). Проективное покрытие, плотность побегов и соответственно площадь голого грунта могут также в значительной степени варьировать под влиянием локальных факторов (гранулометрический состав грунта, волноприбойный режим, возраст лайды) в пределах одного участка берега (Thannheiser, 1975). Роль локальной изменчивости средовых параметров в переувлажненных местообитаниях, несмотря на внешне кажущуюся монотонность, может быть значительной (Minor et al., 2019, 2024; Seniczak et al., 2020). В пользу определенного вклада таких «неучтенных» факторов свидетельствует высокое stress-значение многомерного шкалирования (0.31), маркирующее большой разброс данных (Рисунок 6.13).

2. Несоответствие характера распределения массовых видов растений и животных на профиле нижней литорали, что приводит к несовпадению границ фитоценозов и акароценозов.

Характер распределения растительных сообществ нижней части берегового профиля, обусловлен временем, которое эдификаторные виды могут проводить в затопленном состоянии (Gilner, 1960; de Molenaar, 1974; Silvestri et al., 2005). Для литоральных клещей, которые в большинстве своем являются хотя и специализированными, но исходно почвенными обитателями, время, проведенное в затопленном состоянии, считается в той или иной степени периодом неактивности (Behan-Pelletier, Eamer, 2007; Pfingstl, 2017). Периодичность приливных циклов даже определяет циклику базовых физиологических процессов, а длительность воздействия – интенсивность их течения (Schulte, 1976).

В то же время, способность клещей сохранять жизнеспособность при затоплении значительна и ее продолжительность обычно превышает периоды затопления всех зон низкого марша с разной растительностью (Schuster, 1966; 1979; Coulson et al., 2002; Pfingstl, 2013). Таким образом, вероятно, для почвенных клещей ведущее значение может иметь частота затопления того или иного участка берега (происходит ли это два раза в сутки или раз в полгода). В результате акароценозы оказываются менее дифференцированы на профиле чем растительные сообщества.

Вторая гипотеза кажется более вероятной. Например, на о. Шокальского население клещей одной ассоциации (= вертикальной зоны) в грунте разного фракционного состава (и, следовательно, проницаемости для грунтовых вод) существенно отличалось ([Раздел 6.2](#)). Это – одна из основных причин большого разброса данных проб низкого марша, которая, однако, не повлияла на единство структуры населения этого уровня берега, в целом ([Рисунок 5.1](#)). С другой стороны, в Паханческой и Хайпудырской губах Печорского моря, с их монотонным ландшафтом, зона *Carex subspathacea* в отличие от более низкой зоны *Puccinellia phryganodes*, не обязательно заливается водой во время прилива, а может обводняться за счет «грунтовых вод, гидравлически связанных с морем» ([Матвеева, Лавриненко, 2011](#)). Это обстоятельство, вероятно, может также быть причиной наблюдаемых различий между соответствующими акароценозами ([Рисунок 5.2](#) и [5.3](#)).

Большой разброс данных по составу и обилию видов в пробах обеих ассоциаций на ординации ([Рисунок 6.13](#)) требует изучения влияния факторов, определяющих различия между акароценозами Мы протестировали относительное влияние двух, как кажется, наиболее очевидных и значимых: региональной приуроченности (меридиональная, = секторальная, изменчивость) и широтного положения.

Каждую пробу отнесли к одному из четырех крупных регионов: западная часть Баренцева моря, Печорское море (восточная часть Баренцева моря), берега Западной Сибири и Дальнего Востока. Такое подразделение материала в какой-то степени позволило устранить диспаритет между числом образцов из европейской и дальневосточной частей Палеарктики. Не лишено оно и зоогеографического смысла: специфичность региональных фаун северо-восточной Европы (ее «сибирский облик») хорошо известна ([Еськов, 1988](#); [Babenko et al., 2017](#); [Макарова и др., 2019](#)).

Также каждый район был отнесен к одному из трех широтных поясов: Субарктике, Низкой Арктике или Высокой Арктике ([Таблица 6.6](#)). Это подразделение, широко используется для анализа широтно-зональных трендов биоразнообразия в Арктике ([Danks, 1981](#); [Bliss, 1997](#); [Ermokhina et al., 2023](#)), в том числе в акарологической литературе ([Behan, 1978](#); [Behan-Pelletier, 1999](#)).

Проведенный с этой парой группирующих переменных перестановочный многомерный дисперсионный анализ (two-way PERMANOVA) выявил несколько большее значение регионального фактора по сравнению с широтным положением («Регион»: $F = 7.2$, $p = 0.0001$; «Зональное положение»: $F = 6.1$, $p = 0.0001$).

Пропорционально большой вклад «регионального» параметра в изменчивость сообществ почвенных клещей на литорали согласуется с результатами ранее опубликованных аналогичных работ по другим местообитаниям ([Кузнецова, 2005](#); [Макарова, 2011](#)). Тем не менее, как видно, значимость обоих факторов для разброса данных, выраженная в значениях «псевдо» F-статистик, сопоставима. Принимая это во внимание, имеет смысл прокомментировать возможный вклад каждого.

Основная возможная причина обнаруженного явления связана с выраженной секторальной гетерогенностью фауны микроартропод в Арктике, которая не менее отчетлива, чем в бореальном поясе ([Бабенко, 2005](#)). Локальные литоральные акарофауны, в общем, не имеют высокого сходства: обычно, всего 10–20% (до 30–45% между близкими по условиям соседними заливами Печорского моря). Из 166 найденных видов только четверть (43) обнаружены в трех и более районах, хотя бы в одной из двух ассоциаций. Крайние западные и крайние восточные точки практически лишены общих видов. Исключение составляют только голарктические *Thinoseius spinosus*, *Phoritocarpais kempersi*, *Nanorchestes jodiae* и *Ameronothrus nigrofemoratus*; по крайней мере три из них – высокоспециализированные обитатели побережья.

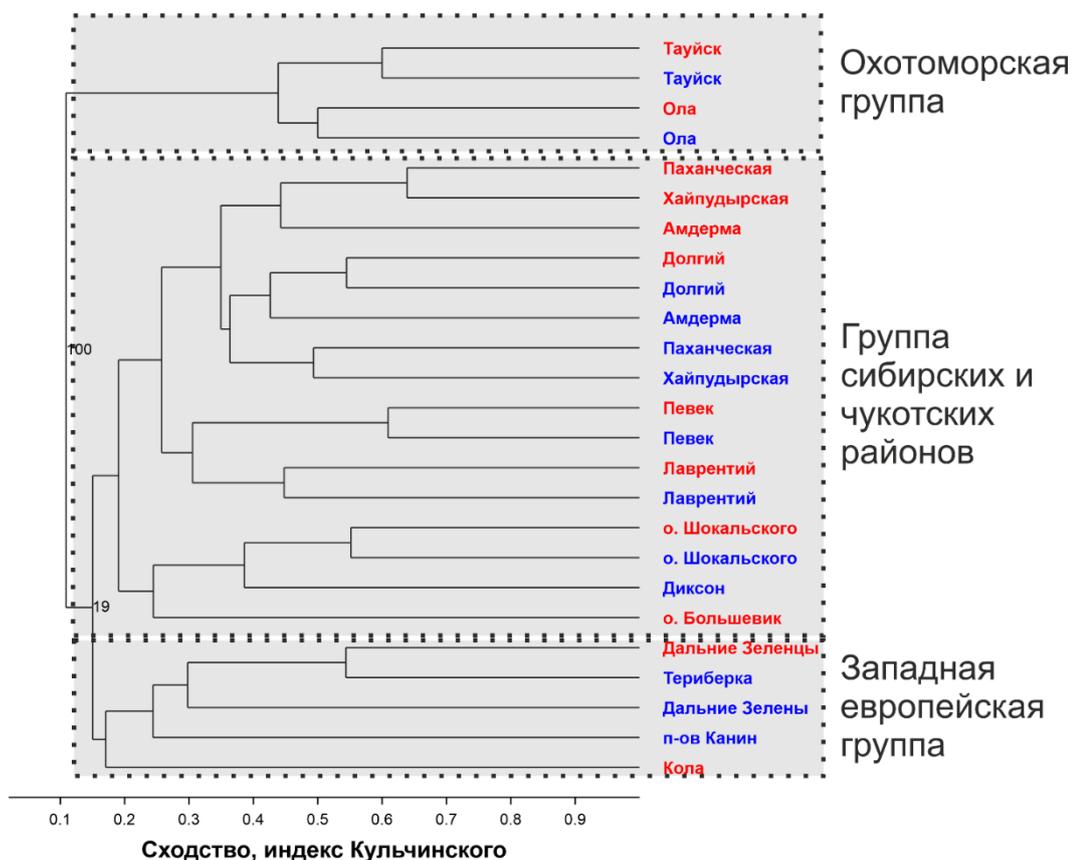


Рисунок 6.14. Сходство видового состава клещей в ассоциациях нижней литорали в российской Арктике (*Puccinellietum phryganodis* – красный цвет и *Caricetum subspathaceae* – синий цвет; мера сходства – индекс Кульчинского).

Наиболее существенно различия в видовом составе сообществ прослеживаются в относительно южных субарктических районах ([Рисунок 6.14](#)), которые объединены в западную европейскую и охотоморскую группы. Таксоны клещей из этих районов обогащены родами с викарирующими видами. Такие пары имеются в родах *Phaulodinychus*, *Thalassogamasus*, *Halolaelaps*, *Dendrolaelaps*, *Thinoseius*, *Cheilostigmaeus*, *Bakerdania*, *Hermannia* и *Zachvatkinibates*. К тому же ареалы еще нескольких видов (*Dissoloncha superba*, *Phoritocarpais kempersi* и *Ameronothrus nigrofemoratus*) обладают дизъюнкциями разного масштаба, так что каждый вид представлен в северной Палеарктике западными и восточными группами популяций.

Все перечисленные таксоны ассоциированы с морскими литоральными, однако ни один из них, по-видимому, не может быть назван арктическим видом в строгом смысле. Их ареалы простираются в бореальную зону и, часто, далее на юг. В высокие широты указанные виды проникают с большим или меньшим успехом (см., например, [Makarova, 2019](#); [Артамонова и др., 2023](#)).

Так, в этом списке ([Приложение 3](#)) присутствуют виды, вполне обычные в Высокой Арктике (*A. nigrofemoratus*, *Halolaelaps* (*Halogamasellus*) cf. *gerlachi*, *Cheilostigmaeus* cf. *salinus*), а также виды, которые проникают на север только до относительно теплых субарктических районов (*Dendrolaelaps* sp. aff. *halophilus*, *Dissoloncha superba*). Имеются как клещи, которые более-менее строго связаны с солеными маршами (*Dendrolaelaps* sp. aff. *halophilis*, *Ameronothrus nigrofemoratus*) или песчаными берегами (*Zachvatkinibates* spp.), так и обитатели штормовых выбросов, попадающиеся в почвенных пробах в периоды массового размножения (*Phoritocarpais kempersi*, *Thinoseius spinosus*, *Dissoloncha superba*).

С точки зрения способности к расселению, виды литоральной фракции демонстрируют большинство известных для этой экологической группировки адаптаций: форезию на двукрылых и амфиподах ([Брегетова, 1977](#); [Lindquist et al., 2009](#); собственные данные), пассивный перенос течением ([Pfungstl, 2017](#)) или перелет на птицах ([Лебедева, Криволицкий, 2003](#); [Pilskog et al., 2014](#)).

Характер распространения галобионтного комплекса клещей на севере, в целом, следует паттерну, который в литературе обычно называют «амфибореальный» или «амфипалеарктический» ([Laakonen, 2015](#)). Такое распространение также очень типично для морских литоральных беспозвоночных ([Laakonen et al., 2021](#)) и макрофитов ([Neiva et al., 2018](#))

и является следствием динамичной истории берегов северных морей в четвертичное время (пример для литоральных клещей см. в [Pfingstl et al., 2021](#)).

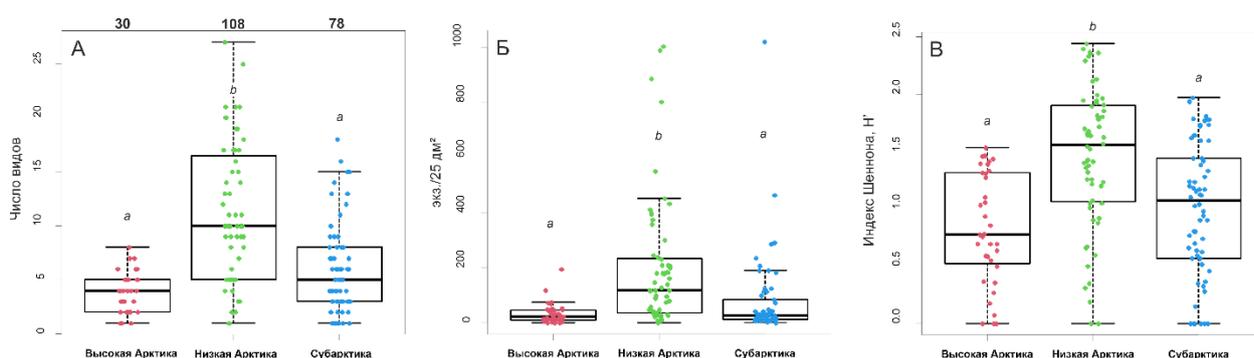


Рисунок 6.15. Характеристики таксоценов клещей циркумполярных ассоциаций по широтным поясам Арктики. А – число видов клещей в одной пробе. Цифры над графиками – число видов клещей во всей выборке из данного широтного пояса. Б – число экземпляров клещей в одной пробе. В – индекс Шеннона. На каждом рисунке одинаковыми латинскими буквами отмечены выборки, средние показатели которых не различались значимо.

Зональный фактор, видимо, не имеет такого исключительного влияния на распространение литоральных акароценозов, какое приписывается ему в отношении приморской галофитной растительности в Арктике ([Lepping, Daniëls, 2006](#)). Тем не менее, его вклад, который мы соотносим с условиями теплообеспеченности, значителен.

Парциальная фауна клещей двух циркумполярных ассоциаций в Высокой Арктике кратно сокращена – всего 30 видов против 108 в Низкой Арктике ([Рисунок 6.15 А](#)). При этом вклад «литоральных» клещей (облигатно связанных с субстратами приливно-отливной зоны или штормовыми выбросами), по-видимому, отличается слабо и составляет около 5–10%. ([Рисунок 6.16](#)). Этот показатель заметно повышается только в Субарктике (не менее 37%), что связано с добавкой специализированных видов, характерных для полосы фукоидов (например, *Ameronothrus marinus*, *Hyadesia fusca*), а также с большей доступностью гниющих морских выбросов, которые в бореальной области и в Субарктике представляют собой массовое явление и аккумулируют довольно большое число видов ([Макарова, Петрова-Никитина, 2008](#); [Makarova, Bizin, 2020](#)). К северу эти местообитания становятся редкими или непригодными для колонизации клещами.

Любопытно, что наиболее разнообразные таксоцены выявлены не в самых теплообеспеченных субарктических районах, а на маршах Большеземельской тундры (Паханческая, Хайпудырская губы), Югорского полуострова (Амдерма) и Чаунской губы (Певек), то есть в пределах Низкой Арктики ([Рисунок 6.15 В](#)). Связь повышенного

разнообразия с какими-то особо благоприятными условиями в данном широтном поясе кажется маловероятной. С другой стороны, во всех этих местах развиты наиболее значительные в российской Арктике площади приморских маршей ([Атлас биологического разнообразия ... , 2011](#); [Лавриненко, 2012](#); [Сергиенко, 2013](#)), в то время как в Субарктике (опять же в границах российского сектора) изученные ассоциации занимают ограниченные участки в устьях ручьев и рек и, нередко, представляют собой фрагменты возможного полного профиля растительности. Недавнее исследование сообществ клещей сфагновых болот, тем не менее, не выявило связи между площадью местообитания и видовым разнообразием соответствующего акароценоза ([Minor et al., 2024](#)). Вероятно, повышенное видовое богатство клещей на маршах в Низкой Арктике может быть результатом очень постепенного градиента ведущих средовых факторов вдоль обширного пространства берега, что позволяет многим нетипичным для низкой литорали видам клещей проникать в эти местообитания при наличии прилегающих лугов высоких маршей.

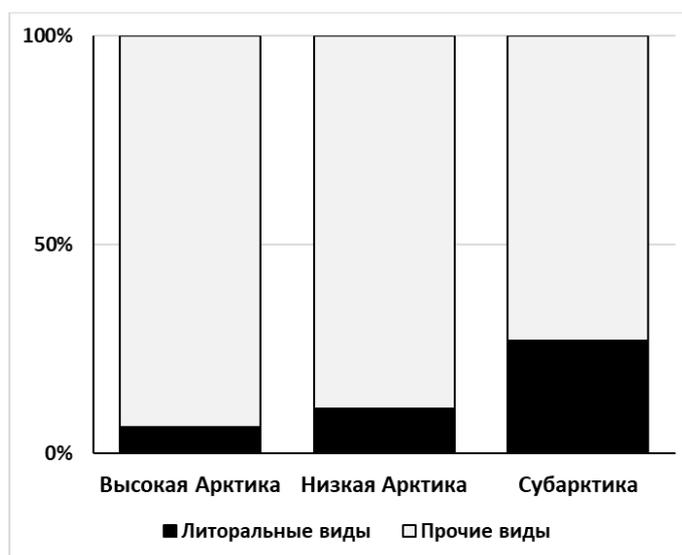


Рисунок 6.16. Доля (%) видов, облигатно населяющих грунты приливно-отливной зоны и гниющие штормовые выбросы («литоральные виды») в трех широтно-зональных выделах Арктики (в границах российского сектора).

Таким образом, таксоцены клещей, которые населяют нижние уровни берегов Арктики, демонстрируют значительную изменчивость в пределах палеарктической части ареала обеих растительных ассоциаций и не проявляют какого-либо соответствия им. Как это уже было показано на примере микроартропод других тундровых местообитаний ([Бабенко, 2009](#)), биотопическая приуроченность большинства видов к изученным ассоциациям имеет

региональное ограничение. Установлено, что специализированный галобионтный комплекс клещей к северу сильно редуцирован, а набор видов, которые регулярно встречаются в местообитаниях нижней литорали и обеспечивают относительное единство выявленных группировок, ограничен.

Глава 7. Генетическое разнообразие литорального панцирного клеща *Ameronothrus nigrofemoratus* (L. Koch, 1879) в Арктике

Выше отмечали, что суточные приливно-отливные циклы и связанные с ними колебания солености, температуры, влажности, рН и другие факторы совокупно создают специфические, но относительно воспроизводимые на широком протяжении условия среды. Во многом благодаря этому, виды литоральной фауны могут иметь обширные ареалы, как бы повторяющие контуры береговой линии («ленточные ареалы» ([Гептнер, 1936](#)). Зачастую пределы распространения таких видов ограничены только климатическими условиями ([Pfungstl, 2017](#); [Pfungstl et al., 2021, 2022](#)). Эта особенность позволяет использовать их в качестве удобного модельного объекта для изучения внутривидовой структуры в связи с динамикой климата и историей береговой линии.

В Арктике разнообразие специализированных литоральных видов крайне сокращено ([Proches, 2001](#); [Proches, Marshall, 2002](#); [Раздел 4.5](#)). Один из наиболее успешных примеров дают представители сем. Ameronothridae. Собственно род *Ameronothrus*, включает порядка 15 видов ([Subías 2004](#); [Pfungstl, 2019, 2021](#)), которые в разной степени ассоциированы с приморскими биотопами ([Schulte, Weigmann, 1977](#); [Pfungstl, 2017](#)). Из них только два аркто-бореальных клеща – *A. lineatus* (Thorell, 1871) и *A. nigrofemoratus* (L. Koch, 1879) встречаются на обширном протяжении береговой линии арктических морей ([Hammer, 1944](#); [Schulte, 1975](#); [Makarova, Behan-Pelletier, 2015](#); [Behan-Pelletier, Lindo, 2019](#)). При частичной симпатрии, между этими видами наблюдается определенная биотопическая и пищевая специализация ([Schulte, Weigmann, 1977](#); [Раздел 6.1](#)).

В центральной части российской Арктики *A. nigrofemoratus* остается единственным представителем литоральных орибатид, заселяя, в том числе, берега высокоарктических островов ([Schulte, 1975](#); [Макарова и др., 2015](#); [Бизин и др., 2021](#)), где бывает нередко очень многочислен (до 150-200 экз./дм²; [Бизин и др., 2021](#)). Поэтому мы сочли его удобным модельным объектом для предварительных филогеографических реконструкций с целью изучения истории литоральной акарофауны в Арктике.

Для этого проанализировали генетическую изменчивость и родственные отношения арктических популяций *Ameronothrus nigrofemoratus*. Эта задача была выполнена на основе

оценки вариабельности нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена 1-й субъединицы цитохромоксидазы (*COI*). Гены митохондриального генома традиционно используются в зоологических работах для характеристики генетического разнообразия на низком таксономическом уровне (например: [Heethoff et al., 2007](#); [Mortimer et al., 2012](#); [Kreipe et al., 2015](#); [Knee, 2017](#); [Pfungstl et al., 2019, 2021, 2022](#); [Lienhard, Krisper, 2021](#); [Ge et al., 2024](#)). Популярность их использования объясняется, в том числе, относительной простотой выделения (Zhang, Hewitt, 1996), отсутствием рекомбинаций, а также высокой частотой мутаций и большой вариабельностью, что полезно при сравнении разных популяций одного вида или близких видов ([Edwards et al., 2001](#); [Абрамсон, 2007](#); [Avise, 2009](#)).

Основным способом расселения литоральных микроартропод, и амеронотрид, в частности, считается пассивный перенос особей морскими течениями, в том числе транспорт на оторванных кусках дернины и древесных фрагментах ([Coulson et al., 2002](#); [Pfungstl, 2013, 2017](#)). Высокая ледовитость северных морей, особенно в сибирской части российского сектора Арктики ([Огородов, 2020](#)), вероятно, может быть фактором, ограничивающим обмен между западными и восточными палеарктическими популяциями *A. nigrofemoratus*. Это предположение мы приняли в качестве рабочей гипотезы в настоящей работе.

Полученные частичные последовательности гена *COI* ([Таблица 3.4](#)) использовали для построения гаплотипической сети, которая представлена на [Рисунок 7.1](#). Несмотря на повсеместную встречаемость на берегах арктических морей, палеарктические популяции вида до настоящего времени не были охарактеризованы генетически. Имелся только ограниченный набор данных из Северной Америки: с побережья Гудзонова залива близ города Черчилл и о. Виктория (Канадский Арктический архипелаг). Эти данные ([Таблица 3.4](#); [7.1](#)) также включены в анализ (категория «Неарктика» на [Рисунок 7.1](#)).

Таблица 7.1. Последовательности из GenBank, которые использовали для построения сети гаплотипов *Ameronothrus nigrofemoratus* (включая предположительно отнесенные к этому виду) на [Рисунке 7.3](#).

№ п/п	Вид по GenBank	№ в GenBank	Координаты точки сбора материала	Гаплотипы (обозначения на Network)	Литературный источник
1	<i>Ameronothrus</i> sp.	MN358653.1	58.786 с.ш. 94.202 з.д.	C1	[3]
2	<i>Ameronothrus</i> sp.	MN357728.1	58.786 с.ш. 94.202 з.д.	C2	[3]

3	<i>A. nigrofemoratus</i>	HQ558524.1	58.7524 с.ш. 93.26 з.д.	C3	iBOL Data Release (Unpublished)
4	<i>A. nigrofemoratus</i>	MN665624.1	69.1214 с.ш. 103.209 з.д.	C4	[5]
5	<i>A. nigrofemoratus</i>	MN674986.1	69.1214 с.ш. 103.209 з.д.	C4	[5]
6	<i>A. nigrofemoratus</i>	MN675575.1	69.1214 с.ш. 103.209 з.д.	C4	[5]
7	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX834611.1	58.771 с.ш. 93.844 з.д.	C6	[4]
8	<i>A. nigrofemoratus</i>	JX835019.1	58.769 с.ш. 93.845 з.д.	C6	[4]
9	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX836451.1	58.769 с.ш. 93.845 з.д.	C6	[4]
10	<i>A. nigrofemoratus</i>	JX836478.1	58.769 с.ш. 93.845 з.д.	C6	[4]
11	<i>A. nigrofemoratus</i>	JX836498.1	58.781 с.ш. 94.199 з.д.	C6	[4]
12	<i>A. nigrofemoratus</i>	HQ558525.1	58.7524 с.ш. 93.26 з.д.	C6	iBOL Data Release (Unpublished)
13	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX834650.1	58.771 с.ш. 93.844 з.д.	C7	[4]
14	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX836006.1	58.769 с.ш. 93.862 з.д.	C7	[4]
15	<i>A. nigrofemoratus</i>	HQ558526.1	58.7524 с.ш. 93.26 з.д.	C7	iBOL Data Release (Unpublished)
16	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX833692.1	58.781 с.ш. 94.199 з.д.	C8	[4]
17	<i>Ameronothrus</i> sp.	JX836609.1	58.771 с.ш. 93.843 з.д.	C9	[4]
18	<i>A. nigrofemoratus</i>	JX837098.1	58.769 с.ш. 93.862 з.д.	C9	[4]

Гаплотипы основной массы изученных изолятов принадлежат к одной из двух групп ([Рисунок 7.1](#)), распространенных как в пределах всей северной Евразии, так и в Северной Америке (далее будем называть их вместе «циркумполярная группа»). Перестановочный тест Мантеля не выявил какой-либо зависимости между величиной генетических различий и географическими координатами района происхождения образцов ($r = -0.04$; $p = 0.88$; [Рисунок 7.2](#)).

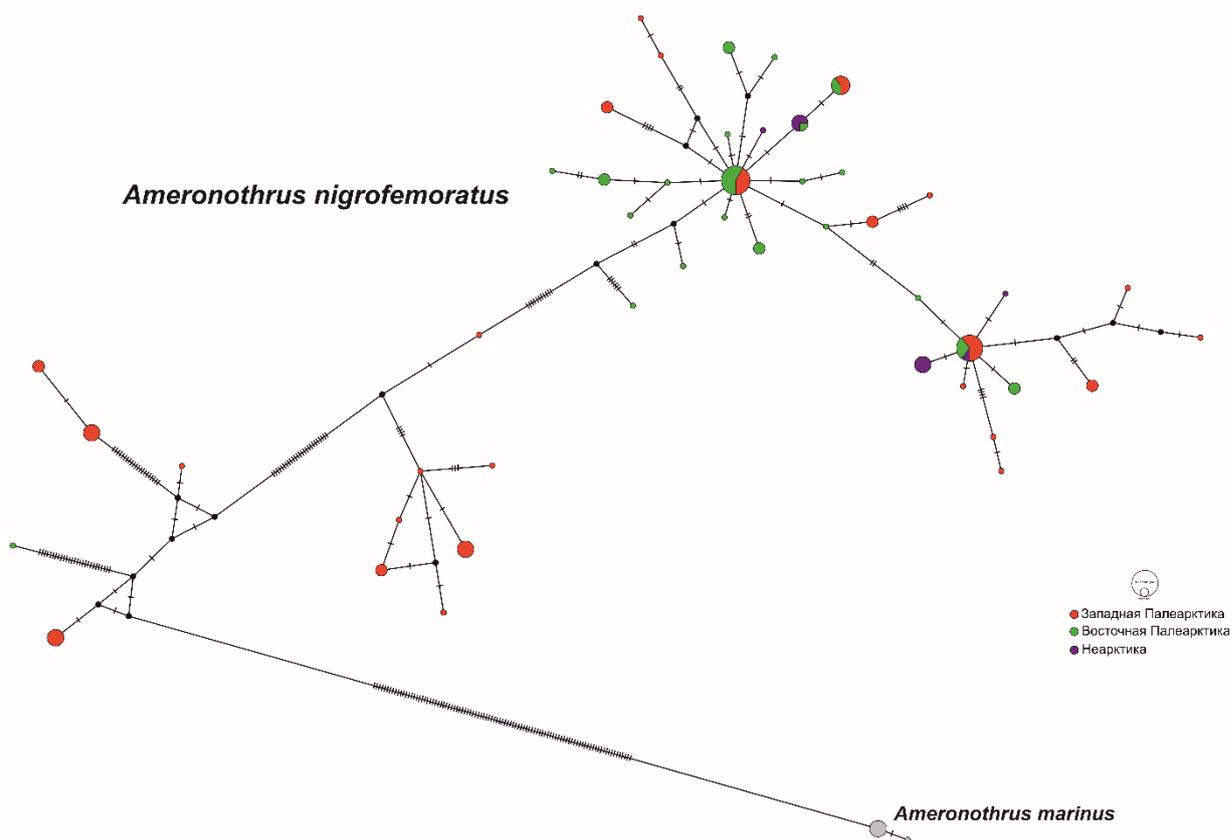


Рисунок 7.1. Медианная сеть гаплотипов частичной последовательности митохондриального гена *COI* клещей *Ameronothrus nigrofemoratus*: общая выборка. Для сравнения на гаплосеть добавлены последовательности, принадлежащие особям близкого вида, *Ameronothrus marinus*.

Такие результаты свидетельствуют о том, что в Арктике *A. nigrofemoratus*, вероятно, представлен единой популяцией. В отличие от большинства настоящих почвенных орибатид возможность перемещения литоральных видов на значительные расстояния облегчена за счет пассивного транспорта морскими течениями ([Lindroth et al., 1973](#); [Schatz, 1991](#); [Coulson et al., 2002](#); [Pfungstl, 2017](#)). Обмен генетическим материалом между удаленными локалитетами *A. nigrofemoratus*, вероятно, происходит как раз преимущественно за счет гидрохории (хотя возможны и другие варианты: [Lebedeva, Lebedev, 2008](#); [Lebedeva, 2012](#)). Клещи береговых биотопов способны длительное время сохранять жизнеспособность, будучи затопленными в морской воде. В частности, исследованные в этом отношении *A. lineatus*, *A. maculatus* и *A. marinus* спокойно выдерживают затопление в морской воде до 2 месяцев и более, а отдельные особи *A. lineatus* оставались живыми в экспериментах по затоплению до 8 месяцев ([Schuster, 1966](#); [1979](#)).

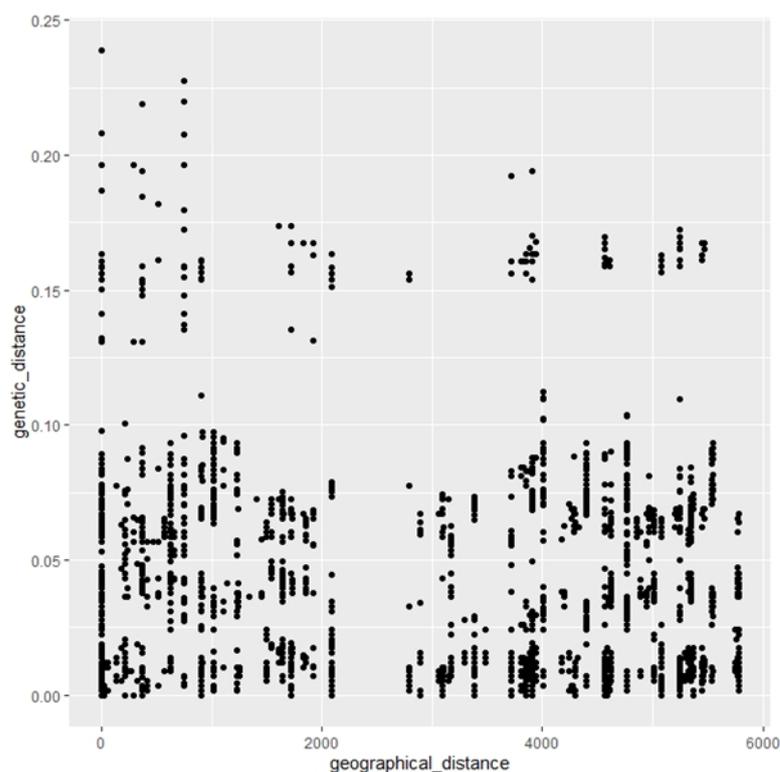


Рисунок 7.2. Связь между генетическими (*COI*) и географическими дистанциями для изученных изолятов *A. nigrofemoratus*. Информация об использованных данных приведена в [Таблица 3.4](#).

В последние годы опубликовано большое число работ, посвященных изучению генетической изменчивости литоральных клещей ([Mortimer et al., 2011](#); [Pfungstl et al., 2019, 2020, 2021a, 2022a, b, 2023](#); [Артамонова и др., 2023](#); [Andrianov et al., 2024](#)). Для них известны, по меньшей мере, два филогеографических паттерна. Первый представляют случаи, в которых имеется ограниченное число гаплотипов, распространенных повсеместно на обследованной территории (см., например случай *Fortuynia elamellata micromorpha* в [Pfungstl et al., 2022](#); *Phorytocarpais kempersi* и *Thinoseius spinosus* в [Adrianov et al., 2024](#)). Подобная структура гаплосети свидетельствует об относительно недавней колонизации участка побережья, а также маркирует активный обмен генетическим материалом между локальными популяциями ([Slutkin and Hudson, 1991](#); [Laakonnen et al., 2021](#)). Соответствующая гаплосеть часто имеет характерный звездообразный вид, как раз свидетельствуя о недавней популяционной экспансии. Второй вариант представляет более сложную структуру, в которой гаплотипы и их группы могут отличаться большим числом замен. В подобных случаях отдельные гаплогруппы бывают ассоциированы с конкретными районами. Их интерпретация обычно проводится авторами в свете глобальных климатических изменений в плейстоцене и голоцене и сопряженной с ними динамикой контура береговой линии (случаи *Fortuynia shibai* и *F. churaumi* в [Pfungstl et al., 2019](#); *Halozetes capensis* в [Pfungstl et al., 2022](#)).

До недавнего времени работ, посвященных изменчивости популяций северных видов клещей, включая и литоральных, не было. Однако на примере широко распространенного вида *Steganacarus magnus* (Phthiracaridae) было показано увеличение внутривидовой изменчивости в северных популяциях по сравнению с южными. Это связывали с наличием локальных гляциальных рефугиумов, в которых могли сохраняться самостоятельные генетически обособленные линии, которые позже перемешивались со вселенцами с юга ([Rosenberger et al., 2013](#)).

Лишь недавнее исследование генетической изменчивости двух массовых видов литоральных мезостигмат, *Phorytocarpais kempersi* (Parasitidae) и *Thinoseius spinosus* (Eviptididae) показало, напротив, высокий уровень генетического сходства между образцами, происходящими из западных и восточных регионов Палеарктики ([Andrianov et al., 2024](#)). Предполагается, что активный обмен происходил между амфипалеарктическими популяциями этих видов вдоль береговой линии сибирских морей в относительно недавнем прошлом.

Практически циркумполярное распространение *Ameronothrus nigrofemoratus* в Арктике ([Артамонова и др., 2023](#); [Раздел 6.1](#)) указывает на его большую приспособленность к жизни на арктических литоральных, по сравнению с упомянутыми выше видами. Хотя в настоящее время мы не располагаем данными о его присутствии на берегах севера Средней Сибири, очевидно, что вид с высокой вероятностью населял их еще во время голоценового оптимума. Косвенно на это указывают находки орибатид со сходным термопреферендумом в торфяных отложениях о. Большевик ([Ermilov et al., 2022](#)).

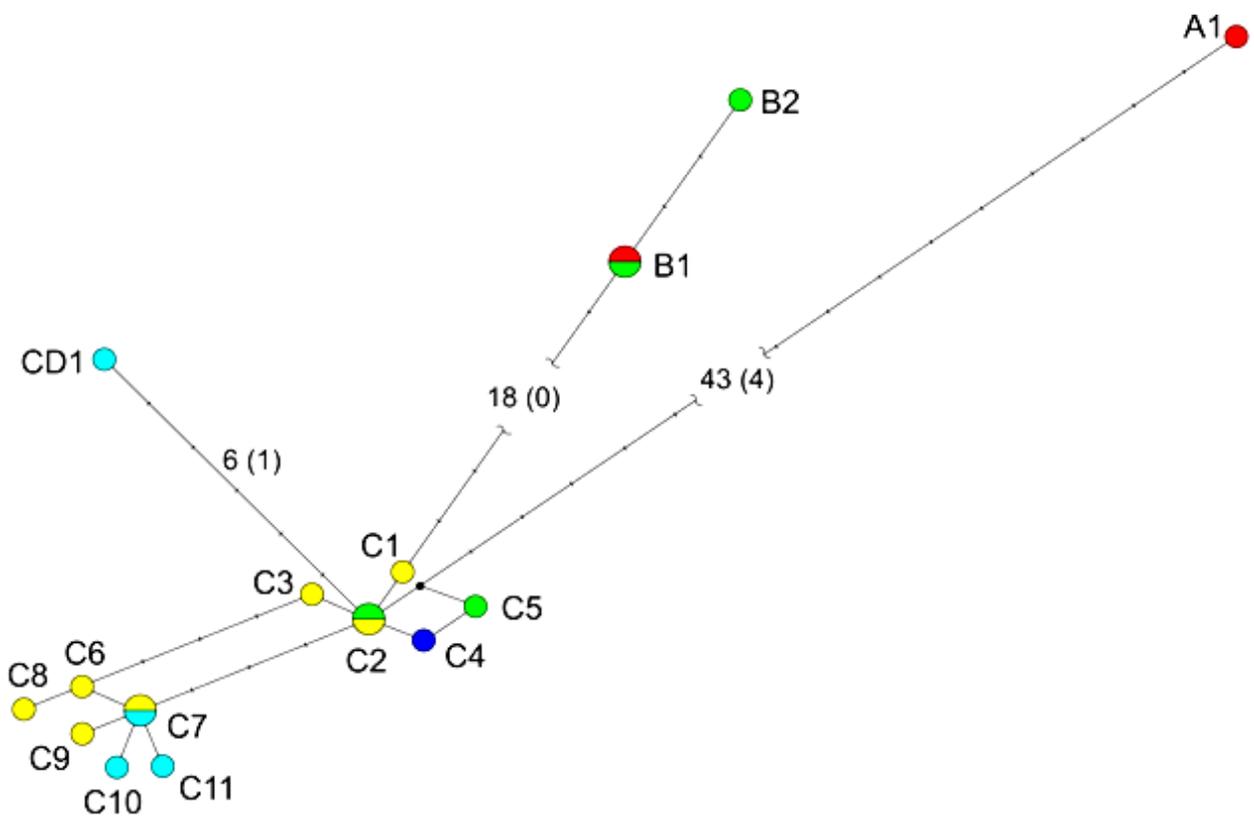


Рисунок 7.3. Сеть гаплотипов для частичной последовательности мтДНК COI клещей, соответствующих по морфологическим признакам *A. nigrofemoratus*, и особей, аннотированных в GenBank как *Ameronothrus* sp., отличающихся от последовательностей *A. nigrofemoratus* на один нуклеотид, или идентичных. Цвет кругов: зеленый – Чупинская губа, Белое море; красный – о. Колгуев, Баренцево море; голубой – побережье близ пос. Диксон, Карское море; синий – о. Виктория, Канадский Арктический архипелаг; желтый – западное побережье Гудзонова залива, Канада. Площадь круга пропорциональна числу локалитетов, где обнаружены особи с данным гаплотипом. Длины отрезков пропорциональны числу нуклеотидных замен. Для длинных ветвей число нуклеотидных замен приведено в точках разрыва ветви. Цифрами в скобках обозначено число аминокислотных замен в белке, кодируемом последовательностью.

В то же время выделяется комплекс, включающий несколько групп гаплотипов, которые распространены в популяциях практически исключительно в западно-палеарктических районах (преимущественно на северо-востоке Европы). Все они отличаются удивительно большим числом нуклеотидных замен по сравнению с циркумполярной группой ([Рисунок 7.1](#)).

Высокие показатели внутривидовой изменчивости – частое и неоднократно описанное явление у панцирных клещей ([Schäffer et al., 2019](#); [Kokorová et al., 2021](#)). Обычно это связывают с ограниченными возможностями для расселения у мелких нелетающих почвенных организмов, а также, в ряде случаев, с наличием генетических линий, соответствующих криптическим видам, особенно у партеногенетических орибатид ([Heethoff et al., 2007](#); [Schäffer et al., 2010](#); [Skoracka et al., 2015](#)). Например, для некоторых прибрежных

микроартропод в Антарктике показано наличие древних внутривидовых линий, с рассчитанным временем дивергенции ранее начала валдайского оледенения, которые сохранялись на ограниченных территориях, не покрывавшихся ледником в течение нескольких миллионов лет ([McGaughran et al., 2011](#); [Mortimer et al., 2011](#)). В этом смысле присутствие сильно отличающихся локальных восточноевропейских линий само по себе не является чем-то уникальным.

Таблица 7.2. Характеристики выборок *Ameronothrus nigrofemoratus*, использованных для построения гаплосети на [Рисунок 7.3](#).

Место сбора материала	Год сбора материала	Координаты точки сбора материала	Число образцов (F/M/N) *	Выявленные гаплотипы (см. рис. 7.3) для (F, M, N) *	№ в GenBank
О. Колгуев (Печорское море)	2018	68°47'32.9" с.ш. 49°19'17.9" в.д.	(0/0/8)	N: A1 – 6, B1 – 2	–
	2022		(5/9/0)	F: A1 – 4, B1 – 1 M: A1 – 8, B1 – 1	F: A1 – OQ976918, B1 – OQ976920 M: A1 – OQ976919, B1 – OQ976921
Побережье Чупинской губы (Белое море)	2017	66°16'03.3" с.ш. 33°03'54.8" в.д.	(1/1/4)	F: B1 – 1 M: B2 – 1 N: C2 – 2, C5 – 2	F: B1 – OQ976910 M: B2 – OQ976909 N: C2 – OQ976912, C5 – OQ976911
Пос. Диксон (Карское море)	2017	73°30'36.1" с.ш. 80°30'12.0" в.д.	(2/3/2)	F: C11 – 1, CD1 – 1 M: C7 – 1, CD1 – 2 N: C7 – 1, C10 – 1	F: C11 – OQ976917, CD1 – OQ976913 M: C7 – OQ976915, CD1 – OQ976914 N: C10 – OQ976916

* – F – самки, M – самцы, N – особи, пол которых не определяли

Так, среди различных групп арктической биоты известны виды, имеющие уклоняющиеся восточно-европейские линии разной степени обособленности. Соответствующий паттерн обнаружен, например, у тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* ([Laakkonen et al., 2013](#)), морской циркумполярной копеподы *Limnocalanus macrurus* ([Гордеева и др., 2019](#)), шмеля *Bombus hyperboreus* ([Potapov et al., 2019](#)) и, видимо, никак не связан ни с таксономической принадлежностью, ни с экологической специализацией. Происхождение

таких линий обычно связывают с существованием гляциальных рефугиумов в периферийных районах Баренцева моря ([Coulson et al., 2014](#); [Potapov et al., 2019](#); [Bringloe et al., 2020](#)). Ряд современных оценок распространения ледникового покрова в Восточной Европе в течение позднего плейстоцена допускает наличие свободной ото льда акватории в юго-восточной части Баренцева моря ([Svendsen et al., 2004](#); [Vorren et al., 2011](#)), где могли бы сохраниться изолированные популяции литоральных клещей.

Определенную проблему представляет уточнение статуса обнаруженных линий. Для примера рассмотрим далее случай локальной популяции *A. nigrofemoratus* с о. Колгуев ([Рисунок 7.3](#)). Здесь, в материале 2018 г. были обнаружены носители двух линий гаплотипов – меньшая часть особей обладает широко распространенным в Арктике («циркумполярным» гаплотипом), в то время как большинство исследованных колгуевских особей имеют местный локальный гаплотип, отличающийся от первого на 45 нуклеотидов. Такой уровень различий (7%) значительно превосходит «стандартный» порог в 2%, который обычно считается надежным для разграничения особей, принадлежащих двум отдельным видам ([Hebert et al., 2003](#)). Более того, соответствующие аминокислотные последовательности, принадлежащие особям этих линий, отличаются на четыре аминокислотных остатка ([Рисунок 7.3](#)).

Наличие сложной генетической структуры, в том числе системы криптических видов, известны для видов орибитид, способных размножаться партеногенетически по типу телитокнии ([Öztoprak et al., 2025](#)). Среди представителей сем. Ameronothridae такой тип размножения не был известен. Все же, чтобы исключить эту гипотезу, на новом материале, полученном с о. Колгуев в 2022 г (повторно собран Г.С. Потаповым), было проведено дополнительное исследование. Большая часть особей в этой выборке также имели уклоняющийся локальный гаплотип ([Таблица 7.1](#)): среди пяти изученных самок четыре особи принадлежали к местной линии, а одна – к циркумполярной. Также из 9 изученных самцов восемь имели локальный гаплотип, а один экземпляр был носителем «общеарктического». Таким образом, никаких локальных партеногенетических популяций на острове не обнаружено.

В ситуациях, подобных нашей, нередко случаи, когда более детальный и формализованный морфологический анализ позволяет выявить, хотя бы на уровне тенденции, морфологическое разделение разновидностей (видов), детектированных молекулярными методами ([Pfungstl et al., 2019](#)). Такой анализ был предпринят и нами на указанном небольшом материале.

В ходе исследования мы изучили изменчивость следующих признаков: длина тела и ног (без тазиков и амбулакрумов); длина и ширина створок генитального и анального клапанов; длина рostrальных (*ro*), ламеллярных (*le*) и ботридиальных щетинок (*ss*) и расстояние между ними в парах; длина ногогастральных щетинок *c1*, *c2*, *c3*; максимальная длина ногогастральных щетинок в сериях *d* (*da*, *dm*, *dp*), *l* (*la*, *lm*, *lp*), *h* (*h1-3*); длина коготков и члеников ног I–IV (бедро, голень, лапка); длина брахиотрахей на бедрах и голенях I–IV; длина соленидиев ω' , ω'' на лапке I и соленидия φ на голени I; длина щетинок *pv'* на лапках I–II, щетинок *v'* на голенях I–II, щетинок *l'* на бедрах I–II, щетинок *d* и *l''* на бедрах и голенях I–IV; минимальная длина щетинок *tc* на лапках I–II и максимальная длина *tc* на лапках III–IV; степень опушения щетинок *pv'* на лапках, *v'* на голенях, *l'* и *d* на бедрах ног I–II (Артамонова и др., 2023). Измерение перечисленных признаков выполнено О.Л. Макаровой. Ординацию итогового массива морфологических данных создали в программе PAST 3.26 методом главных компонент.

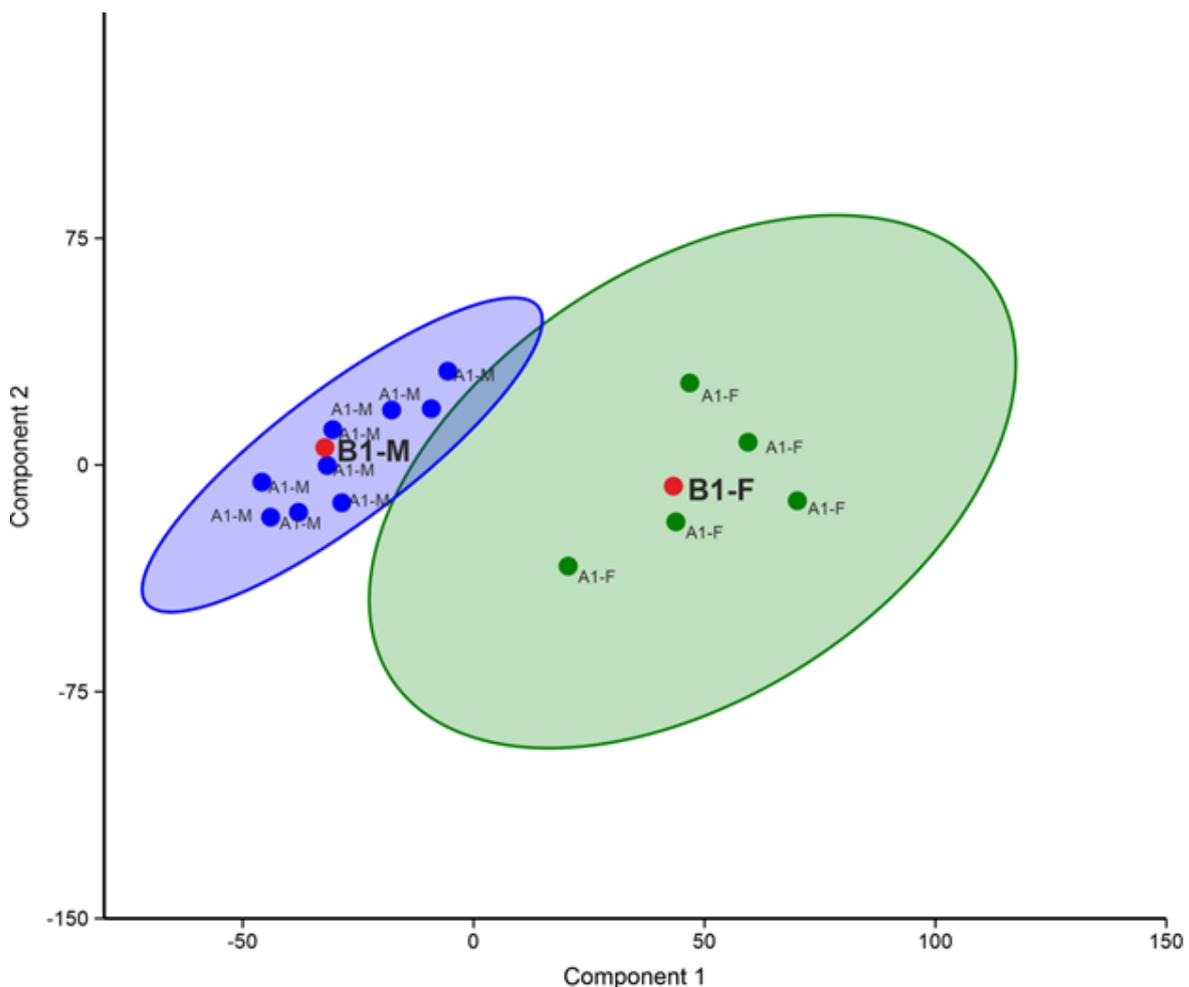


Рисунок 7.4. Ординация изученных особей (метод главных компонент), соответствующих признакам *A. nigrofemoratus*, с о. Колгуев (2022 г.) по комплексу морфологических параметров. Самцы обозначены индексом «М», самки – «F». A1 и B1 – гаплотипы особей.

Исследованные особи, относящиеся к разным гаплотипам, не имеют существенных различий по комплексу перечисленных признаков. На [Рисунке 7.4](#) видно, что представители циркумполярной линии имеют ничем не выдающиеся для локальной популяции признаки. Существенные различия наблюдаются только между самцами и самками, а обнаруженная генетическая изменчивость ([Рисунок 7.3](#)), соответственно, не имеет морфологической поддержки.

Этот вывод удалось подтвердить после изучения изменчивости последовательностей фрагмента *D3* ядерного гена *28S* рДНК. Маркер уже предлагался для орибатид в качестве альтернативного стандартному баркодинговому фрагменту *COI* ([Lehmitz, Decker, 2017](#)). Его применение в ряде работ показало удовлетворительный результат ([Kreipe et al., 2015](#); [Lehmitz, Decker, 2017](#)). Мы получили соответствующие последовательности для изолятов *A. nigrofemoratus*, с Колгуева, относящихся к обеим линиям, а также для представителей циркумполярной линии из других регионов Арктики ([Таблица 3.4](#)). Дополнительно удалось секвенировать соответствующие фрагменты для двух других видов рода: *A. lineatus*, который считается сестринским видом *A. nigrofemoratus* ([Schubart, 1975](#)), и *A. marinus*. Особи обоих видов были собраны на побережье Восточного Мурмана, в окрестностях пос. Дальние Зеленцы в 2023 г. Полученные данные – первые для указанных видов (см. [Pfungstl et al., 2023](#)). Молекулярные данные по прочим видам, включенным в анализ, также были опубликованы буквально в последние годы ([Pfungstl et al., 2019](#); [2021](#); [2022](#); [2023](#)).

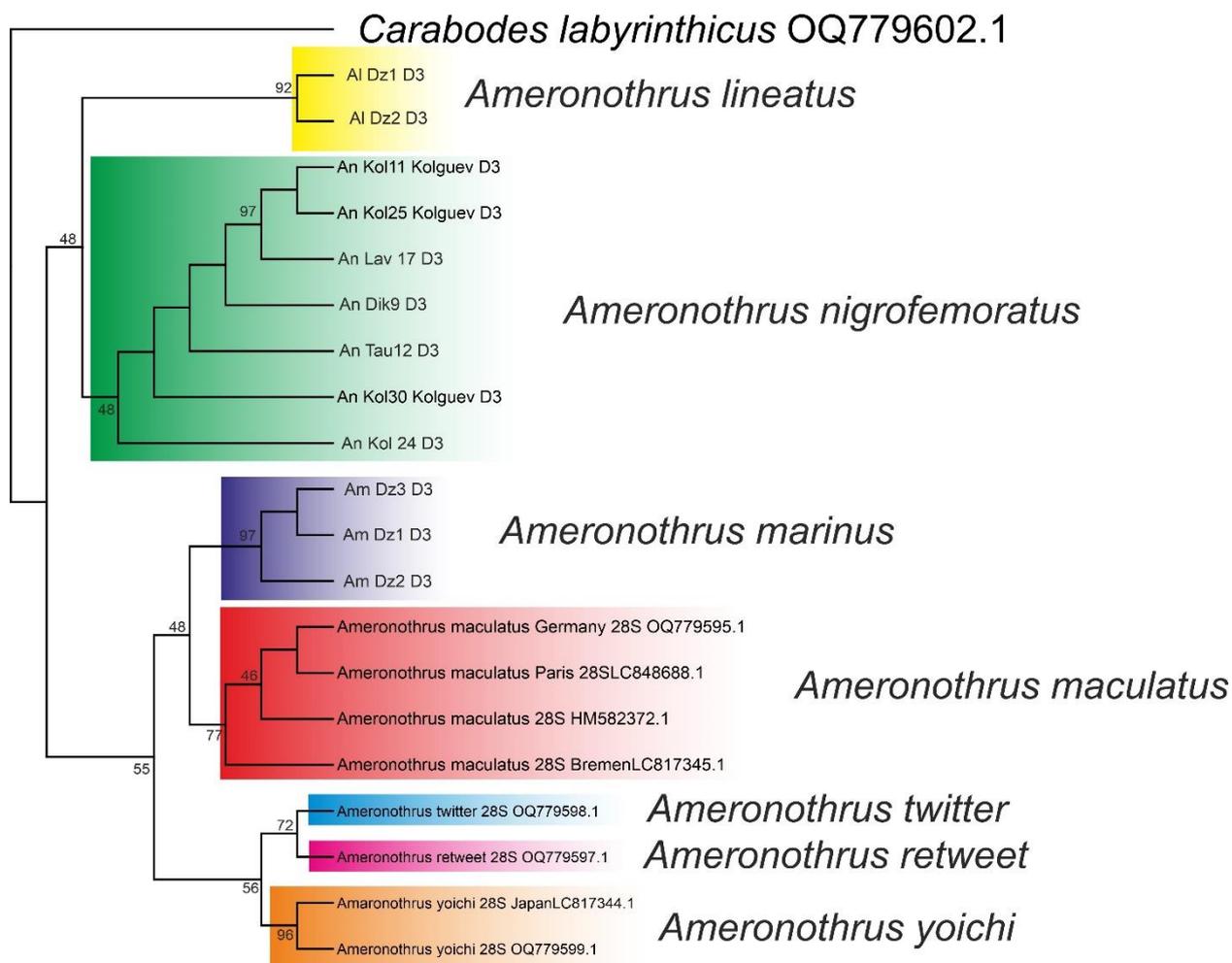


Рисунок 7.5. Кладограмма видов рода *Ameronothrus* (метод максимального правдоподобия; модель нуклеотидных замен K2P+I), построенная на основе изменчивости частичной последовательности фрагмента *D3* гена *28S* рДНК. Цифры в узлах – значения бутстреп-поддержки, нулевые значения не показаны.

Ограниченная применимость стандартного баркодингового региона *COI* для идентификации видов была показана недавно для ряда групп микроартропод ([Le Cadre et al., 2024](#)). Особи *A. nigrofemoratus* по ядерному маркеру не имеют каких-либо отличий и представлены на кладограмме единым кластером ([Рисунок 7.5](#)) и одним гаплотипом ([Рисунок 7.6](#)), отделенным от изолятов, относящихся к другим видам рода. Последовательности *A. nigrofemoratus* и *A. lineatus* группируются совместно ([Рисунок 7.5](#)), что подтверждает справедливость выделения этой пары видов в отдельную группу, обоснованную ранее морфологическими данными ([Schubart, 1975](#)). Кроме того, обращает на себя внимание разный уровень отличий между этими видами, с одной стороны, и *A. marinus* с другой при анализе изменчивости разных генетических маркеров (ср. рис. 7.1 и 7.6). Это также свидетельствует о повышенной вариабельности гена *COI*, и, возможно, малой его пригодности для филогеографических реконструкций для клещей-амеронотрид.

Несмотря на в целом аномально высокий уровень изменчивости фрагмента *COI* мтДНК *A. nigrofemoratus*, мы склонны считать, что наличие сильно уклоняющихся гаплотипов с преимущественно восточноевропейским распространением, представляет собой свидетельство динамичной истории природы региона в плейстоцене-голоцене. Так, например, о. Колгуев характеризуется определенным своеобразием фауногенетических процессов в целом ([Артамонова и др., 2023](#)). Здесь, к примеру, нет мышевидных млекопитающих ([Ануфриев, 2019](#)), зато найдены сразу два вида корюшек – европейская и азиатская ([Артамонова и др., 2020](#)). Сообщалось о находке эндемичного для о. Колгуев и п-ова Канин нового вида клещей рода *Arctoseius* ([Макарова, 2012](#)). Недавно также из водоемов Колгуева был описан новый род пиявок *Hyperboreomyzon* ([Bolotov et al., 2022](#)).

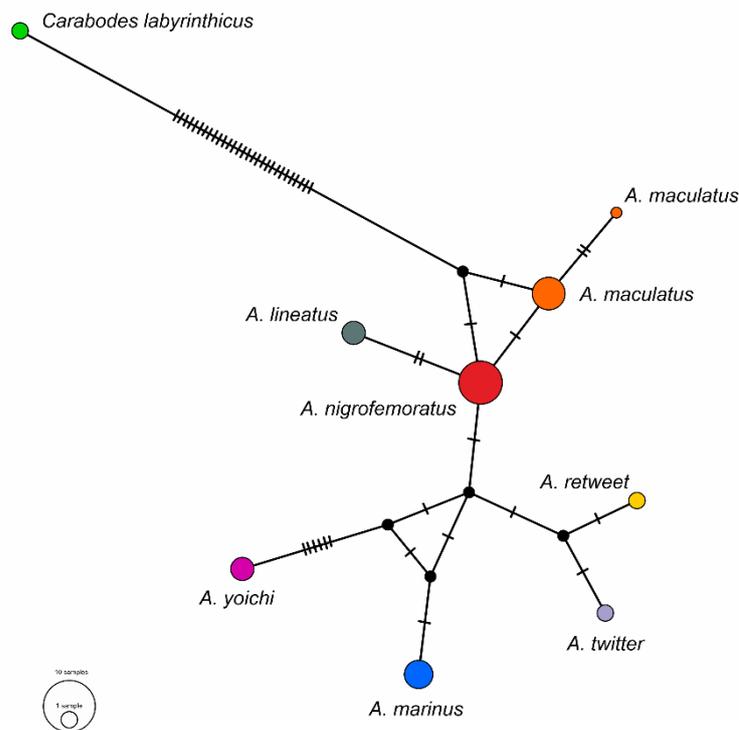


Рисунок 7.6. Медианная сеть гаплотипов для частичной последовательности фрагмента D3 гена 28S рДНК клещей рода *Ameronothrus*.

Выводы

1. На литоральных арктических морях в российском секторе обитает не менее 220 видов клещей, из них 82 вида – представители Mesostigmata и 62 вида – Oribatida. Региональные береговые фауны клещей в российской Арктике включают от 6 (о. Большевик, Северная Земля) до 99 видов (Кольский залив). Наибольшим числом видов повсеместно представлен подотряд Prostigmata (отряд Trombidiformes), виды которого составляют 38–66 % региональных списков. Наиболее разнообразны семейства Eurpodidae, Neorugmephoridae и Scutacaridae.

2. Для 4 литоральных видов на арктическом побережье России установлен разрыв ареала (амфиборельные виды), а 9 пар видов демонстрируют явление викариата, обитая на берегах Западной или Восточной Палеарктики.

3. Среди обитателей морских побережий, выделены четыре экологические группы видов, наиболее четко определяемые через отношение к частоте приливов. Вклад собственно литоральных (строго галобионтных) видов в береговую фауну отдельных районов не превышает 18 % и уменьшается к северу.

4. Даже в условиях Арктики, практически повсеместно на гипсометрическом профиле берега отмечается размежевание видов (в том числе близких видов одного рода) и дифференциация населения клещей. Обычно прослеживается от 2-3 до 5 акароценозов, в целом соответствующих зонам растительности. Однако сравнение населения клещей двух смежных циркумполярных растительных ассоциаций (*Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*) обнаружило несовпадение линий демаркации фито- и акароценозов, что свидетельствует о различии лимитирующих факторов у растений и клещей.

5. При анализе филогеографической структуры модельного вида, *Ameronothrus nigrofemoratus* (Oribatida), в циркумполярном масштабе, наиболее уклоняющиеся

гаплотипы были обнаружены на берегах Восточной Европы, что подтверждает гипотезу о существовании здесь прибрежных рефугиумов во времена плейстоценовых оледенений.

Список литературы

1. Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник Вавиловского общества генетиков и селекционеров. – 2007. – Т. 11. – №2. – С. 307-331.
2. Авдонин, В.В. К изучению почвенных клещей черноморской супралиторали в окрестностях города Севастополя. Дипломная работа студента V курса. М.: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. 1999. 72 с.
3. Авдонин, В. В., Стриганова, Б. Р. Температура как фактор разделения ниш свободноживущих мезостигматических клещей (Mesostigmata: Arachnida, Parasitiformes) штормовых выбросов / В. В. Авдонин, Б. Р. Стриганова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2004. – № 5. – С. 589-596.
4. Ануфриев, В. В. Наземные млекопитающие островов Печорского моря / В. В. Ануфриев // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 6. – С. 684-690.
5. Артамонова, В. С., Бизин, М. С., Ефейкин, Б. Д., Макарова, О. Л. На о. Колгуев обнаружены две линии панцирных клещей, морфологически соответствующие циркумполярному виду *Ameronothrus nigrofemoratus* (Acari, Oribatida), но генетически различающиеся на уровне видов / В. С. Артамонова, М. С. Бизин, Б. Д. Ефейкин, О. Л. Макарова // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2023. – Т. 512. – С. 511-516.
6. Артамонова, В. С., Махров, А. А., Попов, И. Ю., Спицын, В. М. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике / В. С. Артамонова, А. А. Махров, И. Ю. Попов, В. М. Спицын // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 27. – № 2. – С. 160-166.
7. Арэ, Ф.Э. Термоабразия морских берегов / Ф.Э. Арэ. – М.: Наука. – 1980. – 158 с.
8. Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики / В. А. Спиридонов, М. В. Гаврило, Е. Д. Краснова, Н. Г. Николаева – Москва: WWF России, 2011 – 64 с.
9. Бабенко, А. Б. Много ли тундровых видов среди коллембол тундровой зоны? / А. Б. Бабенко, // А.Б. Бабенко, Н. В. Матвеева, О. Л. Макарова, С. И. Головач. Виды и

сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова – Москва–София: Товарищество научных изданий КМК–Pensoft. – 2009 – Р. 74-91.

10. Бабенко, А. Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова / А. Б. Бабенко // Зоологический журнал – 2012. – Т. 91. – № 4. – С. 411-427.
11. Бабенко, А. Б., Антипова, М.Д. Особенности фауны и населения ногохвосток (Hexapoda, Collembola) Восточного Ямала / А. Б. Бабенко, М. Д. Антипова // Зоологический журнал – 2022. – Т. 101. – № 7. – С. 736-753.
12. Бабенко, А.Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: дисс. ... д-ра биол. наук: 03.00.08 / Бабенко Анатолий Борисович – М.: 2005 – 382 с.
13. Бабенко, А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. Сообщ. 1. Биотопическое распределение видов / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал – 2003. – Т. 82. – № 8. – С. 937–952.
14. Баяртогтох, Б. Панцирные клещи Монголии (Acari: Oribatida): определитель / Б. Баяртогтох. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 371 стр.
15. Бизин, М. С., Макарова О. Л. Клещи рода *Ameronothrus* Berlese, 1896 в Арктике // Зоологический журнал. – 2025. – в печати.
16. Бизин, М. С., Макарова, О. Л. Первые сведения о населении мезостигматических клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) на берегах Восточного Причерноморья (полуостров Абрау, Краснодарский край) / М. С. Бизин, О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 3. – С. 262-274.
17. Бизин, М. С.; Борисенко, Г. В.; Макарова, О. Л. Роль факторов среды в формировании населения почвенных клещей (Acari) на береговых маршах о. Шокальского, Карское море / М. С. Бизин, Г. В. Борисенко, О. Л. Макарова // Сибирский экологический журнал – 2021. – Т. 28. – № 2. – С. 144–161.
18. Брегетова, Н.Г. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata / Н.Г. Брегетова, Б.А. Вайнштейн, Б.А. Кадите, Е.В. Королева, А.Д. Петрова и др. // Л.: Наука, 1977. – 718 с.
19. Буланова-Захваткина, Е.М. Определитель обитающих в почве клещей Sarcoptiformes / Е.М. Буланова-Захваткина, Б.А. Вайнштейн, В.И. Волгин, М.С. Гиляров, Л.Д. Голосова, Д.А. Криволицкий, А.Б. Ланге, В.Д. Севастьянов, Л.Г. Ситникова, Е.С. Шалдыбина. – М.: Наука, 1975. – 491 с.

20. Бызова, Ю.Б. Почвенные беспозвоночные беломорский островов Кандалакшского заповедника / Ю.Б. Бызова, А.В. Уваров, В.Г. Губина, Н.Т. Залеская, А.А. Захаров, А.Д. Петрова, А.А. Суворов, Е.Г. Воробьева. – М.: Изд-во «Наука», 1986. – 311 с.
21. Верещака, А. Л. Биология моря / А. Л. Верещака. — Москва: Научный мир, 2003. — 192 с.
22. Воробьева, Л.А. Химический анализ почв / Л.А. Воробьева. – М.: Изд-во Московского университета, 1998. – 272 с.
23. Гептнер, В. Г. Общая зоогеография / В. Г. Гептнер. – Москва–Ленинград: Биомедгиз, 1936. – 548 с.
24. Гордеева, Н. В., Дриц, А. В., Флинт, М. В. Генетическое разнообразие копеподы *Limnocalanus macrurus* арктических морей России / Н. В. Гордеева, А. В. Дриц, М. В. Флинт // Океанология. – 2019. – Т. 59. – № 6. – С. 998-1007.
25. Городков, К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР. Ареалы насекомых Европейской части СССР, карты 179–221 / К.Б. Городков – Ленинград: Наука, 1984. – С. 3-20.
26. Гришина Л. Г., Мордкович В. Г. К фауне панцирных клещей Таймырского заповедника // Проблемы почвенной зоологии: материалы докл. I Всерос. совещ. Ростов н/Д., 1996. С. 33-34.
27. Гурвич, Г.С., Матвеева, Т.А. Материалы к изучению супралиторали Белого моря / Г.С. Гурвич, Т.А. Матвеева // Труды государственного гидрологического института. – 1939. – Вып. 8. – С. 65-74.
28. Гурьянова, Е. Ф., Закс, И. Г., Ушаков, П. В. Сравнительный обзор литорали русских северных морей / Е.Ф. Гурьянова, И.Г. Закс, П.В. Ушаков // Работы Мурманской биологической станции. – 1925. – Т. 1. – С. 110-130.
29. Добровольский, А.Д. Моря СССР / А.Д. Добровольский, Б.С. Залогин. – М.: Издательство Московского университета, 1982. – 192 с.
30. Единая государственная система об обстановке в Мировом океане (ЕСИМО) [Электронный ресурс] / ЕСИМО – 15 марта 2024 (дата обращения). – Режим доступа: <http://portal.esimo.ru/portal/portal/esimo-user/main>
31. Еськов, К. Ю. Пауки (Aranei) Средней Сибири / К. Ю. Еськов // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. – М.: Ин-т эволюц. морфол. и экол. животных АН СССР, 1988. – С. 101-155.
32. Зенкевич, Л. А. Биология морей СССР / Л. А. Зенкевич – Москва: Изд-во АН СССР, 1963. – 739 с.

33. Каплин, П.А. Берега / П.А. Каплин, О.К. Леонтьев, С.А. Лукьянова, Л.Г. Никифоров. – М.: Мысль, 1991. – 479 с.
34. Колодочка, Л.А. Клещи-фитосейиды Палеарктики (Parasitiformes, Phytoseiidae): фаунистика, систематика, экоморфология, эволюция / Л.А. Колодочка // Вестник зоологии. – 2006. – Вып. 21 (отд.). – 250 с.
35. Кондратьев, А.В. Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней / А.В. Кондратьев // Казарка. – 2002. – № 8. – С. 79-99.
36. Корчагин, А.А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота) / А.А. Корчагин // Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum URSS. – 1935. – Ser. III. – Fasc. 2. – С. 223-333.
37. Криволицкий, Д. А. Пути приспособительной эволюции панцирных клещей в почве / Д. А. Криволицкий // Адаптация почвенных животных к условиям среды / под ред. М. С. Гилярова. – М.: Наука, 1977. – С. 102-128.
38. Криволицкий, Д.А. Отряд Acariformes Zachvatkin 1952 / Д.А. Криволицкий, М.П. Анциферова // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / А.В. Чесунов, Н.М. Калякина, Е.Н. Бубнова (ред.). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 318-323.
39. Криволицкий, Д.А. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C. L. Koch, 1839 / Д.А. Криволицкий, Ф. Лебрен, М. Кунст и др.; отв. ред. Д.А. Криволицкий. – М.: Наука, 1995. – 220 стр.
40. Кузнецов, В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны / В. В. Кузнецов. – Москва–Ленинград: Издательство АН СССР, 1960. – 322 с.
41. Кузнецова, Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н. А. Кузнецова. – М.: Прометей, 2005. – 244 с.
42. Лавриненко, И. А. Дистанционный мониторинг растительности маршей побережья Баренцева моря / И. А. Лавриненко // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2012. – Т. 9. – № 2. – С. 67-72.
43. Лавриненко, И.А. Местообитания восточноевропейских тундр и их соотношение с категориями EUNIS на примере заповедника «Ненецкий» / И.А. Лавриненко, О.В. Лавриненко // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2020. – Т. XIV. – № 4. – С. 359-397.

44. Лавриненко, И.А. Многолетняя динамика и гибель растительности маршей Колоколковой губы Баренцева моря / И.А. Лавриненко, О.В. Лавриненко, Д.В. Добрынин. // Растительность России. – 2011. – №21. – С. 66-77.
45. Лавриненко, О.В. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (побережье Баренцева моря) / О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2018. – Т. XII. – № 3. – С. 82-143.
46. Лебедева, Н.В. Ави-вектор распространения почвенных животных на полярные острова: обзор // Труды Кольского научного центра РАН. – 2013. – No 1 (14). – С. 152-161.
47. Лебедева, Н. В. Роль гусеобразных в распространении почвообитающих микроартропод / Н. В. Лебедева // Успехи современной биологии. — 2005. — Т. 125. — № 2. — С. 214-220.
48. Лебедева, Н. В., Криволуцкий, Д. А. Распространение почвенных микроартропод птицами на островах Арктики / Н. В. Лебедева, Д. А. Криволуцкий // Доклады Российской академии наук. – 2003. – Т. 391. – № 1. – С. 138-141.
49. Лесков, А.И. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря / А.И. Лесков // Ботанический журнал. – 1936 – Т. 21. – № 1. С. 96-116.
50. Линдквист, Э.Э. Два новых циркумполярных вида клещей рода *Arctoseius* Thor (Parasitiformes, Mesostigmata, Ascidae) / Э.Э. Линдквист, О.Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2011 – Т. 90. – №8 – С. 923–941.
51. Макарова, О. Л., Осадчий, А. В., Мельников, М. В. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Mesostigmata) в гнездах мелких воробьиных птиц арктического архипелага Семь Островов, Баренцево море //Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – №. 6. – С. 675-681.
52. Макарова, О. Л., Розенфельд, С. Б. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Mesostigmata)– обитатели гнезд гусей и казарок на острове Колгуев, Печорское море //Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа. – 2014. – С. 182-190.
53. Макарова, О.Л., Петрова-Никитина, А.Д., 2008. Сукцессии гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) в штормовых выбросах на литорали Белого моря (пролив Великая Салма) / О.Л. Макарова, А.Д. Петрова-Никитина // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. 9–10 августа 2008 года. М.: Гриф и К. С. 75–79.

54. Макарова, О. Л. Акароценозы (Acariiformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 2. Ценотические связи. Структура населения. Соотношение подотрядов / О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – № 10. – С. 1222-1238.
55. Макарова, О. Л. Акароценозы (Acariiformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 1. Сообщества клещей Северной Земли. Структура фауны и численность / О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – № 2. – С. 165-181.
56. Макарова, О. Л. К изучению клещей рода *Arctoseius* (Parasitiformes, Ascidae) Крайнего Севера. 3. Ареалы и экологические предпочтения видов / О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79. – № 9. – С. 1045-1052.
57. Макарова, О. Л. Население гамазовых клещей (Parasitiformes; Mesostigmata) сфагновых сосняков / О. Л. Макарова // Экология микроартропод лесных почв. – М.: Наука, 1988. – С. 69-81.
58. Макарова, О. Л. Обзор гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) тайги Печоро-Илычского заповедника (Северное Предуралье) с анализом населения ельников / О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 6. – С. 649-664.
59. Макарова, О. Л. Фауна свободноживущих гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) северной тайги: анализ зональной специфики / О. Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 9. – С. 1039-1054.
60. Макарова, О. Л., Ануфриев, В. В., Бабенко, А. Б., Бизин, М. С., Глазов, П. М., Колесникова, А. А., Марусик, Ю. М., Татаринцов, А. Г. Фауна восточно-европейских тундр: вклад "сибирских" видов / О. Л. Макарова, В. В. Ануфриев, А. Б. Бабенко [и др.] // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2019. – № 1. – С. 59-71.
61. Макарова, О. Л., Ермилов, С. Г., Юртаев, А. А., Мансуров, Р. И. Первые сведения о почвенных клещах (Acari) арктического острова Белый (Северный Ямал, Карское море) / О.Л. Макарова, С.Г. Ермилов, А.А. Юртаев, Р.И. Мансуров // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 8. – С. 899-899.
62. Макарова, О.Л. 2014. Фауна свободноживущих клещей (Acari) Гренландии / О.Л. Макарова // – Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – № 12. – С. 1404–1427.
63. Макарова, О.Л. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Mesostigmata) европейской Арктики и их ареалы / О.Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – №8 – С. 907–927.
64. Макарова, О.Л. К изучению клещей рода *Arctoseius* Thor (Parasitiformes, Ascidae) Крайнего Севера. Сообщение II. Описание *A. productus* sp. n. и *A. babenkoi* sp. n. и ключи

- для определения высокоарктических видов рода / О.Л. Макарова // Зоологический журнал. – Т. 79. – № 8. – С. 907-917.
65. Марченко, И.И. Почвенные гамазовые клещи (Acari, Mesostigmata) севера Сибири / И.И. Марченко // Евразийский энтомологический журнал. – 2012. – Т. 11. – № 6. – С. 517-528.
66. Матвеева, Н. В. (ред.) Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / Н. В. Матвеева. — Санкт-Петербург: Марафон, 2015. — 320 с.
67. Матвеева, Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики / Н. В. Матвеева. – СПб: БИН РАН, 1998. – 220 с.
68. Матвеева, Н.В. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры / Н.В. Матвеева, О.В. Лавриненко // Растительность России. – 2011. – № 17-18. – С. 45-69.
69. Матишов, Г.Г. Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, поллютанты // Г.Г. Матишов (отв. ред.). – Апатиты: Издательство КНЦ РАН, 1997. – 265 с.
70. Матюшкин, Е. Н. Европейско-Восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных / Е. Н. Матюшкин // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55. – № 9. – С. 1277-1291.
71. Мелехина, Е. Н. Таксономическое разнообразие и ареалогия орибатид (Oribatida) европейского севера России / Е.Н. Мелехина // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2011. – Вып. 2. - №6. -С. 30-37.
72. Молочушкин, Е. Н. Некоторые данные о солености и температурном режиме воды в прибрежной зоне моря Лаптевых / Вопросы географии Якутии. – 1969. – Вып. 5. – С. 110-120.
73. Мосеев, Д. С., Сергиенко, Л. А. Растительный покров солоноватых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря / Д. С. Мосеев, Л. А. Сергиенко // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 2 (155). – С. 25-37.
74. Нехаева, А. А. Фауна и население пауков (Arachnida, Aranei) Кольского полуострова: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.04 / Нехаева Анна Александровна – М.: 2018. – 240 с.
75. Огородов, С.А. Атлас абразионной и ледово-экзарационной опасности прибрежно-шельфово́й зоны Российской Арктики / С.А. Огородов, Ф.В. Баранская, Н.Г. Белова, О.В. Кокин, А.А. Маслаков, Д.М. Алексютина, С.В. Мазнев, А.В. Новикова, В.В. Селюженок, Н.Н. Шабанова, А.П. Вергун, Д.М. Кондратьева. – М.: МГУ, 2020. – <https://arcticcoast.ru/>

76. Огородов, С.А. Роль морских льдов в динамике рельефа береговой зоны / С.А. Огородов – М.: Издательство Московского университета, 2011. – 173 с.
77. Орешникова, Н.В. Почвы приморских лугов таежной зоны на примере западной части побережья Белого моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.27 / Орешникова Наталья Владимировна. – М., 2011. – 24 стр.
78. Паньков, А. Н. Новые виды панцирных клещей (Oribatei) с Дальнего Востока / А.Н. Паньков // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – № 2. – С. 242-245.
79. Песенко, А.Ю., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. / А.Ю. Песенко - М.: Наука, 1982. – 287 с.
80. Петрова-Никитина, А.Д. Отряд Parasitiformes Zachvatkin, 1952 / А.Д. Петрова-Никитина, О.Л. Макарова // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / А.В. Чесунов, Н.М. Калякина, Е.Н. Бубнова (ред.). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 324-327.
81. Ребристая, О. В. Сосудистые растения острова Шокальского (Карское море) / О. В. Ребристая // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87. – № 6. – С. 29-40.
82. Рожнов, В. В. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия) / В. В. Рожнов, И. А. Лавриненко, В. Ю. Разживин, О. Л. Макарова, О. В. Лавриненко, В. В. Ануфриев, А. Б. Бабенко, М. С. Бизин, П. М. Глазов, С. В. Горячкин, А. А. Колесникова, Н. В. Матвеева, С. В. Пестов, В. В. Петровский, О. Б. Покровская, А. В. Танасевич, А. Г. Татаринцов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2019. – № 4 (2). – С. 1-28.
83. Розенфельд, С. Б., Киртаев, Г. В., Рогова, Н. В., Соловьев, М. Ю., Горчаковский, А. А., Бизин, М. С., Демьянец, С. С. Оценка состояния популяций и условий обитания гусеобразных птиц Гыданского заповедника (Россия) и на прилегающих территориях с применением сверхлегкой авиации / С.Б. Розенфельд, Г.В. Киртаев, Н.В. Рогова, М.Ю. Соловьев, А.А. Горчаковский, М.С. Бизин, С.С. Демьянец // Nature Conservation Research. – 2018. – № 3 (Приложение 2). – С. 76-90.
84. Розенфельд, С.Б. Питание казарок и гусей в Российской Арктике / С.Б. Розенфельд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 236 с.
85. Романенко, Ф.А. Региональные особенности развития берегов арктических морей в голоцене / Ф.А. Романенко. // Геоморфология. – 2012. – №4. – С. 81-92.
86. Сафьянов, Г.А. Береговая зона океана в XX веке / Г.А. Сафьянов. – М.: Мысль, 1978. – 263 с.

87. Сергиенко, Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий / Л. А. Сергиенко. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. – 225 с.
88. Сергиенко, Л.А. Состав и динамика растительного покрова побережий Российской Арктики / Л.А. Сергиенко. – Петрозаводск, 2013. – 125 с.
89. Совершаев, В.А. Береговая зона арктических морей / В.А. Совершаев // Геоэкология Севера / Под ред. В.И. Соломатина. – М.: Издательство Московского университета, 1992. – С. 55-60.
90. Стриганова, Б. Р. Методы фиксации почвенных беспозвоночных / Б.Р. Стриганова // Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров (отв. ред.). – М.: Наука, 1975. – С. 49-53.
91. Тихонова, Е. В., Петрова, А. Д. Клещи *Ameronothrus* sp. на литорали Белого моря (Oribatei: Ameronothridae) / Е. В. Тихонова, А. Д. Петрова // Почвенная фауна Северной Европы. — Москва: Наука, 1987. — С. 66-69.
92. Толмачев, А. И., Юрцев, Б. А. История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана / А. И. Толмачев, Б.А. Юрцев // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое / Под ред. А.И. Толмачева. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1970. – С. 87-100.
93. Холод, С. С. Классификация растительности острова Врангеля / С. С. Холод // Растительность России. – 2007. – № 11. – С. 2-135.
94. Цейц, М. А. Морфогенетическая диагностика и систематика маршевых почв Карельского побережья / М.А. Цейц, Д.В. Добрынин // Почвоведение. – 1997. – № 6. – С. 411-416.
95. Чернов, Ю. И. Арктика глазами биолога // Природа. – 2012. – № 2. – С. 47-56.
96. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. – Москва: Мысль, 1975. 221 с.
97. Чернов, Ю. И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие / Ю.И. Чернов // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – № 2. – С. 1411-1431.
98. Чернов, Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах / Ю. И. Чернов // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – № 10. – С. 1221-1238.

99. Чернов, Ю. И. Отряд жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в фауне Арктики. Сообщение 1. Состав фауны / Ю.И. Чернов, О.Л. Макарова, Л.Д. Пенев, О.А. Хрулева // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – №1 – С. 7–44.
100. Чернов, Ю. И. Структура животного населения Субарктики / Ю.И. Чернов – М.: Наука, 1978. – 167 с.
101. Чернов, Ю. И., Матвеева, Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты / Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122. – № 1. – С. 26-45.
102. Щербак, Г. И. Клеши семейства Rhodacaridae Палеарктики / Г.И. Щербак // Киев: Наукова думка, 1980. – 216 с.
103. Эйтминавичюте, И. С. (ред.). Фауна почвенных беспозвоночных морского побережья Прибалтики. – Вильнюс: Мокслас, 1976. 172 с.
104. Юрцев, Б. А. Гипоарктический ботанико-географический комплекс и происхождение его флоры (Комаровские чтения. 19) / Б. А. Юрцев – Ленинград: Наука, 1964. – 95 с.
105. Юрцев, Б. А., Толмачев, А. И., Ребристая, О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики / Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев, О. В. Ребристая // Арктическая флористическая область. – Л.: Наука, 1978. – С. 9-104.
106. Adam, P. Saltmarsh Ecology / P. Adam. – Cambridge: Cambridge University Press (Cambridge Studies in Ecology), 1990. – 461 pp.
107. Alberti, G., Coons, L. B. Acari: mites // Microscopic anatomy of invertebrates. – 1999. – Т. 8. – С. 515-1265.
108. Alberti, G., Storch, V. 1977 — Zur Ultrastruktur der Coxaldrüsen actinotricher Milben — Zool. Jb. Anat., 109: 394-425.
109. Altschul, S.F. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. / S.F. Altschul, T.L. Madden, A.A. Schäffer, J. Zhang, Z. Zhang, W. Miller, D.J. Lipman // Nucleic Acids Research. – 1997. – Vol. 25. – №17. – P. 3389-3402.
110. Andrianov, B. V., Makarova, O. L., Goryacheva, I. I. Genetic variability of abundant littoral species of mesostigmatic mites (Acari, Mesostigmata) with different distributions from the seashores of Eurasia / B. V. Andrianov, O. L. Makarova, I. I. Goryacheva // Acarologia. – 2024. – Vol. 64. – № 4. – P. 1191-1212.
111. Are, F.E. Dynamics of the littoral zone of the Arctic seas (state of the art and goals) / F.E. Are // Polarforschung. – 1994. – Vol.64. - № 3. – P. 123-131.

112. Athias-Binche, F. A redescription of *Thinozercon michaeli* Halbert, 1915 (Uropodina: Thinozerconoidea) with notes on its systematic status // Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science. – Royal Irish Academy, 1982. – C. 261-276.
113. Avise, J.C. Phylogeography: retrospect and prospect / J.C. Avise // Journal of Biogeography. – 2009. – Vol. 36. – №1. – P. 3-15.
114. Babenko, A. B., Potapov, M. B., Taskaeva, A. A. The collembolan fauna of the East European tundra / A. B. Babenko, M. B. Potapov, A. A. Taskaeva // Russian Entomological Journal. – 2017. – Vol. 26. – № 1. – P. 1-30.
115. Balogh, J. Primitive Oribatids of the Palaearctic region. The soil mites of the world. 1. / J. Balogh, S. Mahunka // Budapest: Akadémiai Kiadó, 1983. – pp. 372.
116. Bardel L., Pfungstl T. Resistance to flooding of different species of terrestrial oribatid mites (Acari, Oribatida) // Soil Organisms. – 2018. – T. 90. – №. 2. – C. 71-77.
117. Barendse, J., Mercer, R. D., Marshall, D. J., Chown, S. L. Habitat Specificity of Mites on Sub-Antarctic Marion Island / J. Barendse, R. D. Mercer, D. J. Marshall, S. L. Chown // Environmental Entomology. — 2002. — Vol. 31. — № 4. — P. 612 - 625.
118. Barnes, H. The northern limits of *Balanus balanoides* (L) / H. Barnes // Oikos. — 1957. — Vol. 8. — № 1. — P. 1-15.
119. Barnes, M. The use of intertidal barnacle shells / M. Barnes // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. — London: Taylor & Francis, 2000. — Vol. 38. — P. 157— 187.
120. Barnes, P.W. Coastal geomorphology of arctic Alaska / P.W. Barnes, S.E. Rawlinson, E. Reimnitz. // Technical Council on Cold Regions Engineering Monograph. – 1988. – P. 3-30.
121. Bartness, M.D. Salt marshes under siege / M.D. Bartness, B.R. Silliman, R. Jefferies // American Scientist. – 2004 – Vol. 92. – № 1. – P. 54-61.
122. Bartsch, I. Annotated list and new records of marine and freshwater halacarid mites (Halacaridae, Acari) from Norway / I. Bartsch // Acarina. – 2020. – Vol. 28. – № 2. – C. 129-167.
123. Bartsch, I. Geographical and ecological distribution of marine halacarid genera and species (Acari: Halacaridae). / I. Bartsch // Aquatic Mites from Genes to Communities / H.C. Proctor (Eds.) – Dordrecht: Springer, 2004. – P. 37-58.
124. Behan, V.M. Diversity, distribution, and feeding habitats of North American Arctic soil Acari: PhD Thesis / Valerie Marie Behan. – Quebec, 1978. – 487 pp.

125. Behan-Pelletier, V. M. Oribatid mite fauna of northern ecosystems: a product of evolutionary adaptations or physiological constraints / V. M. Behan-Pelletier // *Acarology IX*. – 1999. – Vol. 2. – P. 87-105.
126. Behan-Pelletier, V. M., Eamer, B. Aquatic Oribatida: adaptations, constraints, distribution and ecology / V. M. Behan-Pelletier, B. Eamer // *Acarology XI: Proceedings of the International Congress*. – México: Instituto de Biología and Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 2007. – P. 71-82.
127. Behan-Pelletier, V. Oribatid Mites: Biodiversity, Taxonomy and Ecology / V. Behan-Pelletier, Z. Lindo – Boca Raton: CRC Press, 2023. – 494 pp.
128. Behan-Pelletier, V. Patterns of diversity in the Ceratozetoidea (Acari: Oribatida): A North American assessment. / V. Behan-Pelletier, H. Schatz // *Trends in Acarology, Proceedings of the XII International Congress of Acarology, Amsterdam (2006)* / M.W. Sabelis, J. Bruin (Eds.) – Dordrecht: Springer, 2010. – P. 97-104.
129. Behan-Pelletier, V.M. Ceratozetidae of the Western North American Arctic / V.M. Behan-Pelletier // *Canadian Entomologist*. – 1985. – Vol. 117. – № 11. – P. 1287-1366.
130. Behan-Pelletier, V.M. Checklist of oribatid mites (Acari: Oribatida) of Canada and Alaska / V.M. Behan-Pelletier, Z. Lindo // *Zootaxa*. – 2019. – Vol. 4666. – №1. – 180 pp.
131. Bengston S.-A., Fjellberg A., Solhøy T. 1974. Abundance of tundra arthropods in Spitzbergen. *Entomologica Scandinavica* 5: 137-142.
132. Bizin, M.; Makarova, O. L. Free-living mites (Acari) of the Shokalsky Island, off the northern Gyda Peninsula, Kara Sea, High Arctic / M. Bizin, O. L. Makarova // *Acarologia*. – 2024. – Vol. 64. – № 1. – P. 172-191.
133. Błaszak, C. Beiträge zur Kenntnis von *Halolaelaps* (*Halogamasellus* subgen. nov.), (Acari: Gamasida: Halolaelapidae) / C. Błaszak, R. Ehrnsberger // *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen*. – 1995. – B. 20/21. – S. 25-94.
134. Błaszak, C. Beiträge zur Kenntnis von *Halolaelaps* (*Saprogamasellus*) Götze, 1952 (Acari: Gamasida: Halolaelapidae) / C. Błaszak, R. Ehrnsberger // *Genus*. – 1993. – Vol. 4. – Fasc. 3. – P. 143-267.
135. Błaszak, C. Systematic studies of the family Zerconidae. IV. Asian Zerconidae (Acari, Mesostigmata) / C. Błaszak // *Acta Zoologica Cracoviensia*. – 1979. – Vol. 24. – № 1. – P. 3-112.

136. Błaszak, C., Ehrnsberger, R. Beiträge zur Kenntnis von *Halolaelaps* (*Halolaelaps* s. str.), (Acari: Gamasida: Halolaelapidae) / C. Błaszak, R. Ehrnsberger // Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen. – 1998. – Vol. 24. – P. 159-181.
137. Bliss, L. C. Arctic ecosystems of North America / L. C. Bliss // Ecosystems of the world. 3. Polar and alpine tundra. – Amsterdam: Elsevier Science, 1997. – P. 551-683.
138. Block, W., Convey, P. The biology, life cycle and ecophysiology of the Antarctic mite *Alaskozetes antarcticus* // Journal of Zoology. – 1995. – T. 236. – № 3. – C. 431-449.
139. Bolotov, I. N., Kondakov, A. V., Klass, A. L., Vikhrev, I. V., Bessalaya, Y. V., Gofarov, M. Y., Kolosova, Y. S., Konopleva, E. S., Spitsyn, V. M., Tanmuangpak, K., Tumpeesuwan, S. Cryptic taxonomic diversity and high-latitude melanism in the glossiphoniid leech assemblage from the Eurasian Arctic / I. N. Bolotov, A. V. Kondakov, A. L. Klass, I. V. Vikhrev, Y. V. Bessalaya, M. Y. Gofarov, Y. S. Kolosova, E. S. Konopleva, V. M. Spitsyn, K. Tanmuangpak, S. Tumpeesuwan // Scientific Reports. – 2022. – Vol. 12: 20630.
140. Briggs, J. C. Marine zoogeography / J.C. Briggs. – New York: McGraw-Hill, 1974. – 475 pp.
141. Bringloe, T. T., Verbruggen, H., Saunders, G. W. Unique biodiversity in Arctic marine forests is shaped by diverse recolonization pathways and far northern glacial refugia / T. T. Bringloe, H. Verbruggen, G. W. Saunders // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2020. – Vol. 117. – № 36. – P. 22590-22596.
142. Bücking, J. Population biology of a phytophagous mite of marine and estuarine rocky shores (Astigmata, Hyadesiidae) // Ecology and Evolution of the Acari: Proceedings of the 3rd Symposium of the European Association of Acarologists 1–5 July 1996, Amsterdam, The Netherlands. – Springer Netherlands, 1999. – C. 441-450.
143. Bücking, J., Ernst, H., Siemer, F. Population dynamics of phytophagous mites inhabiting rocky shores—K-strategists in an extreme environment // Arthropod Biology: contributions to morphology, ecology and systematics. Biosystematics and ecology series. – 1998. – T. 14. – C. 93-143.
144. CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map. (1:7,500,000 scale) / CAVM Team. – Anchorage: U.S. Fish and Wildlife Service, 2003 – Режим доступа: <https://www.geobotany.uaf.edu/cavm/>
145. Chant, D.A., McMurtry, J.A. 2003. A review of the subfamily Amblyseiiinae Muma (Acari: Phytoseiidae): Part I. Neoseiulini new tribe. / D.A. Chant, J.A. McMurtry // International Journal of Acarology. – 2003. – Vol. 29. – № 1. – P. 3-46.

146. Chant, D.A. 1971. The genus *Amblyseius* (Acarina: Phytoseiidae) in Canada and Alaska / D.A. Chant, I.C. Hansell // Canadian Journal of Zoology. – 1971. – Vol. 49. – № 5. – P. 703-758.
147. Chapman, M.G. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests / M.G. Chapman, A.J. Underwood // Marine Ecology – Progress Series – 1999. – Vol. 180. – P. 257–265.
148. Chapman, V.I. Salt marshes and salt deserts of the world / V.I. Chapman. – London: Leonard Hill; New-York: Interscience, 1960. – 392 pp.
149. Chatterjee, T., Pflingstl, T., Pešić, V. A checklist of marine littoral mites (Acari) associated with mangroves / T. Chatterjee, T. Pflingstl, V. Pešić // Zootaxa. — 2018. — Vol. 4442. — № 2. — P. 221-240.
150. Chernov, Yu. I., Makarova, O. L. Beetles (Coleoptera) in High Arctic / Yu. I. Chernov, O. L. Makarova // Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting / Eds. L. Penev, T. Erwin, T. Assman. – Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 2008. – P. 213-246.
151. Chertoprud, E. S., Makarova, O. L., Novichkova, A. A. First data on aquatic mites (Acari) of inland water bodies of West Spitsbergen, Svalbard / E. S. Chertoprud, O. L. Makarova, A. A. Novichkova // Acarina. – 2017. – Vol. 25. – № 2. – P.181-189.
152. Clarke, K.R. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 3rd Edition [Электронный ресурс] / K.R. Clarke, R.N. Gorley, P.J. Somerfield and R.M. Warwick // Plymouth: PRIMER-E, 2014. Режим доступа: <https://learninghub.primer-e.com/books/change-in-marine-communities>
153. Clarke, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure / K.R. Clarke // Australian Journal of Ecology. – 1993. – Vol. 18. – № 1. P. 117-143.
154. Clarke, K.R. Statistical design and analysis for a “biological effects” study / K.R. Clarke, R. H. Green // Marine Ecology – Progress Series – 1988. – Vol. 46. – P. 213–226.
155. Colloff, M. J. Notes on two lichenophagous oribatid mites from Ailsa Craig (Acari: Cryptostigmata) / M. J. Colloff // Glasgow Naturalist. — 1984. — Vol. 20. — P. 451-457.
156. Convey, P. Growth and survival strategy of the Antarctic mite *Alaskozetes antarcticus* // Ecography. – 1994. – T. 17. – №. 1. – С. 97-107.
157. Convey, P.; Chown, S. L.; Clarke, A.; Barnes, D. K. A.; Bokhorst, S.; Cummings, V.; Ducklow, H. W.; Frati, F.; Green, T. G. A.; Gordon, S.; Griffiths, H. J.; Howard-Williams, C.; Huiskes, A. H. L.; Laybourn-Parry, J.; Lyons, W. B.; McMinn, A.; Morley, S. A.; Peck, L. S.; Quesada, A.; Robinson, S. A.; Schiaparelli, S.; Wall, D. H. The spatial structure of Antarctic

- biodiversity / P. Convey [et al.] // *Ecological Monographs* – 2014. – Vol. 84. – № 2. – P. 203-244.
158. Coulson, S. J., Convey, P., Aakra, K., Aarvik, L., Ávila-Jiménez, M. L., Babenko, A., Biersma, E. M., Boström, S., Brittain, J. E., Carlsson, A. M., Christoffersen, K., De Smet, W. H., Ekrem, T., Fjellberg, A., Füreder, L., Gustafsson, D., Gwiazdowicz, D. J., Hansen, L. O., Holmstrup, M., Hullé, M., Kaczmarek, Ł., Kolicka, M., Kuklin, V., Lakka, H.-K., Lebedeva, N., Makarova, O., Maraldo, K., Melekhina, E., Ødegaard, F., Pilskog, H. E., Simon, J. C., Sohlenius, B., Solhøy, T., Søli, G., Stur, E., Tanasevitch, A., Taskaeva, A., Velle, G., Zawierucha, K., Zmudczyńska-Skarbek, K. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya / S. J. Coulson, P. Convey, K. Aakra [et al.] // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2014. – Vol. 68. – P. 440–470.
159. Coulson, S. J., Hodkinson, I. D., Webb, N. R., Harrison, J. A. Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal / S. J. Coulson, I. D. Hodkinson, N. R. Webb, J. A. Harrison // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 353-356.
160. Coulson, S. J., Refseth, D. Chapter 3. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen) / S. J. Coulson, D. Refseth // *A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. Skrifter*. – 2004. – Vol. 201. – P. 57-122.
161. Danks, H. V. *Arctic Arthropods* / H. V. Danks – Ottawa: Tyrell Press Limited, 1981. – 608 p.
162. de Molenaar, J.G. Vegetation of the Angmagssalik district Southeast Greenland. I. Littoral vegetation / J.G. de Molenaar // *Meddelelser om Grønland* – 1974. – Vol. 187. – № 1. P. 1-79.
163. Deere J. A., Chown S. L. Testing the beneficial acclimation hypothesis and its alternatives for locomotor performance // *The American Naturalist*. – 2006. – T. 168. – №. 5. – C. 630-644.
164. Dinno, A. Package “dunn.test” [Электронный ресурс]. [26 October 2017]. [27 June 2023]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>
165. Dionne, J.-C. Shore morphology on the south shore of the St. Lawrence Estuary / J.-C. Dionne // *American Journal of Science*. – 1968. – Vol. 4. – № 3. – P. 380-388.
166. Edwards, S.V. 2001. Molecular genetic markers in the analysis of seabird bycatch populations / S.V. Edwards, M.C. Silva, T. Burg, V. Friesen, K.I. Warheit // *Seabird Bycatch:*

- Trends, Roadblocks, and Solutions / E.F. Melvin, J.K. Parrish (Eds.) – Fairbanks: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. – P. 115–140.
167. Egglshaw, H. The phoretic habit of the mite *Thinoseius fucicola* (Halbert)(Acari Eviphididae) // Entomol Mon Mag. – 1966. – T. 102. – C. 12-14.
168. Ellis, D. V., Wilce, R. T. Arctic and Subarctic Examples of Intertidal Zonation / D. V. Ellis, R. T. Wilce // Arctic. — 1961. — Vol. 14. — № 4. — P. 224-235.
169. Erdmann, G., Scheu, S., Maraun, M. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida) / G. Erdmann, S. Scheu, M. Maraun // Experimental and Applied Acarology. – 2012. – Vol. 57. – P. 157-169.
170. Ermilov, S. G., Makarova, O. L., Behan-Pelletier, V. M. Taxonomy and ecology of the Arctic oribatid mite *Svalbardia lucens* comb. nov. (Acari, Oribatida, Ceratozetidae): resolving a longstanding confusion / S. G. Ermilov, O. L. Makarova, V. M. Behan-Pelletier // Systematic & Applied Acarology. – 2022. – Vol. 27. – № 3. – C. 497-510.
171. Ermilov, S. G.; Makarova, O. L.; Bizin, M. S. Morphological development, distribution and ecology of the arctic oribatid mite *Hermannia scabra* (Acari: Oribatida: Hermanniidae) and synonymy of *Hermannia gigantea* / S. G. Ermilov, O. L. Makarova, M. S. Bizin // Zootaxa – 2019. – Vol. 4717. – № 1. – P. 104–136.
172. Ermokhina, K. A., Terskaia, A. I., Ivleva, T. Y., Dudov, S. V., Zemlianskii, V. A., Telyatnikov, M. Y., Khitun, O. V., Troeva, E. I., Koroleva, N. E., Abdulmanova, S. Y. The High-Low Arctic boundary: How is it determined and where is it located? / K. A. Ermokhina, A. I. Terskaia, T. Y. Ivleva [et al.] // Ecology and Evolution. – 2023. – Vol. 13. – № 10. – P. e10545.
173. Ernst, H. Endogenous circatidal activity rhythm in a littoral mite, *Bdella septentrionalis* (Acarina, Bdellidae) //Acarologia. – 1995. – T. 36. – №. 4. – C. 315-324.
174. Evans, G. O. A new mite of the genus *Thinoseius* Halbt.(Gamasina: Eviphididae) from the Chatham Islands, New Zealand //Acarologia. – 1969. – T. 11. – №. 3. – C. 505-514.
175. Fain, A. Notes on the Hyadesiidae Halbert, 1915 and Algophagidae Fain, 1974, nov tax (Acari, Astigmata), with a redescription of *Hyadesia curassaviensis* Viets, 1936 and *Hyadesia sellai* Viets, 1937 //Acarologia. – 1981. – T. 22. – №. 1. – C. 47-61.
176. Fain, A., Ganning, B. Notes on Hyadesiid mites (Acari, Hyadesiidae) from North America with description of a new species //Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique Entomologie. – 1989. – T. 59. – C. 161-164.

177. Fain, A., Schuster, R. Geographical distribution of the intertidal mite *Hyadesia (Hyadesia) fusca* (Lohmann, 1894) (Acari, Hyadesiidae) //Bull. Annl. Soc. r. ent. Belge. – 1989. – T. 125. – C. 293-295.
178. Faleńczyk-Koziróg, K., Skubała, P., Habel, M., Waldon-Rudziołek, B., Szatten, D. River islands as habitats for soil mites (Acari) / K. Faleńczyk-Koziróg, P. Skubała, M. Habel, B. Waldon-Rudziołek, D. Szatten // River Research and Applications. – 2019. – Vol. 35. – № 6. – P. 736-748.
179. Fend'a, P., Schniererová, E. Mites (Acarina, Gamasida) in littoral zone of Jakobov fishponds (Slovakia) //Contributions to Soil Zoology in Central Europe I. ISB AS CR, České Budějovice. – 2005. – C. 9-14.
180. Flynn, M. R., Bush, J. W. M. Underwater breathing: the mechanics of plastron respiration // Journal of Fluid Mechanics. – 2008. – T. 608. – C. 275-296.
181. Forgie, S. A., St. John, M. G., Wisler, S. K. Invertebrate communities and drivers of their composition on gravel beaches in New Zealand // New Zealand Journal of Ecology. – 2013. – C. 95-104.
182. Fredrickson, R. W. Apparent Association of Mites (Acarina) with the Rock Barnacle, *Balanus* / R. W. Fredrickson // Journal of the New York Entomological Society. — 1966. — Vol. 74-75. — P. 101-102.
183. Fredskild, B. A phytogeographical study of the vascular plants of West Greenland (62°20'-74°00'N) / B. Fredskild // Meddelelser om Grønland. Bioscience. – 1996. – Vol. 45. – P. 1-157.
184. Garbutt, A., De Groot, A., Smit, C., & Pétilon, J. European salt marshes: ecology and conservation in a changing world // Journal of Coastal Conservation. – 2017. – T. 21. – C. 405-408.
185. Ge, X., Ermilov, S. G., Wu, D., Liao, J. R. A small step can also be a big step—first study on DNA barcoding in species delimitation of oribatid mites in Russia / X. Ge, S. G. Ermilov, D. Wu, J. R. Liao // Systematic and Applied Acarology. – 2024. – Vol. 29. – № 5. – P. 631-654.
186. Gillner, V. Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der Schwedischen Westküste / V. Gillner // Acta Phytogeographica Suecica. – 1960. – Vol. 43. – 198 p.
187. Goncharov, A. A., Glebova, A. A., Chernov, T. I., Karpukhin, M. M., Kuznetsova, N. A., Leonov, V. D., Makarova, O. L., Maygurova, V. N., Shesteperov, A. A., Taranets, I. P.,

- Tkhakakhova, A. K., Turbanova, A. A., Tiunov, A. V. Detrital subsidy alters the soil invertebrate community and reduces infection of winter wheat seedlings by *Fusarium wilt* / A. A. Goncharov, A. A. Glebova, T. I. Chernov [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2021. – Vol. 163. – P. 103914.
188. Green, J. A check-list of British marine Halacaridae (Acari), with notes on two species of the sub-family Rhombognathinae // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1960. – T. 39. – №. 1. – C. 63-69.
189. Gwiazdowicz, D. J., Coulson, S. J. First record of *Thinoseius spinosus* (Acari: Eviphididae) from the high Arctic island of Spitsbergen (Svalbard) including a key to deutonymphs of genus *Thinoseius* // *International Journal of Acarology*. – 2010. – T. 36. – №. 3. – C. 233-236.
190. Halbert, J.N., 1920. The Acarina of the seashore / J.N. Halbert // *Proceedings of the Royal Irish Academy*. – 1920. – Vol. 35B. – P. 106-149.
191. Hammer, M., Wallwork, J. A. A review of the world distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in relation to continental drift // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. – 1979. – T. 22. – C. 1-31.
192. Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis [Электронный ресурс] / Ø. Hammer, D. A. T Harper, P.D. Ryan // *Palaeontologica Electronica*. – 2011. Vol. 4. – №1. Режим доступа: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
193. Hammer, M. Studies on the Oribatids and Collemboles of Greenland / M. Hammer // *Meddelelser om Grønland*. — 1944. — Vol. 141. — № 3. — P. 1-210.
194. Hammer, M. The Zoology of East Greenland. Oribatids / M. Hammer // *Meddelelser om Grønland*. — 1946. — Vol. 122. — № 1. — P. 1-39.
195. Hartmut, K., Elke, M., Sybilla, H. Soil microarthropods (Acari, Collembola) from beach and dune: characteristics and ecosystem context // *Journal of Coastal Conservation*. – 1995. – T. 1. – C. 77-86.
196. Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., De Waard, J. R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species / P. D. N. Hebert, S. Ratnasingham, J. R. De Waard // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2003. – Vol. 270. – Suppl. 1. – P. S96-S99.
197. Hebert, P.D.N. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. / P.D.N. Hebert, E.H. Penton, J.M. Burns, D.H. Janzen, W. Hallwachs // *PNAS*. – 2004. – Vol. 101. – №41. – P.14812–14817.

198. Heethoff, M., Domes, K., Laumann, M., Maraun, M., Norton, R. A., Scheu, S. High genetic divergences indicate ancient separation of parthenogenetic lineages of the oribatid mite *Platynothrus peltifer* (Acari, Oribatida) / M. Heethoff, K. Domes, M. Laumann, M. Maraun, R. A. Norton, S. Scheu // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2007. – Vol. 20. – № 1. – P. 392-402.
199. Hewitt, G.W. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. – 2004. – Vol. 359 (1442). – P. 183-195.
200. Hik, D. S., Jefferies, R. L., Sinclair, A. R. E. Foraging by geese, isostatic uplift and asymmetry in the development of salt-marsh plant communities / D. S. Hik, R. L. Jefferies, A. R. E. Sinclair // *Journal of Ecology*. – 1992. – Vol. 80. – P. 395-406.
201. Hinton, H. E. Plastron respiration in the mite, *Platyseius italicus* // *Journal of Insect Physiology*. – 1971. – T. 17. – № 7. – C. 1185-1199.
202. Hodkinson, I. D., Babenko, A., Behan-Pelletier, V., Böcher, J., Boxshall, G., Brodo, F., Coulson, S. J., De Smet, W., Dozsa-Farkas, K., Elias, S., et al. Chapter 7. Terrestrial and Freshwater Invertebrates / I. D. Hodkinson, A. Babenko, V. Behan-Pelletier, J. Böcher, G. Boxshall, F. Brodo, S. J. Coulson, W. De Smet, K. Dozsa-Farkas, S. Elias et al. // *Arctic Biodiversity Assessment. Status and Trends in Arctic Biodiversity* / Ed. H. Meltofte. – Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2013. – P. 196-223.
203. Holterman, M. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades / M. Holterman, A. van der Wurff, S. van den Elsen, H. van Megen, T. Bongers, O. Holovachov, J. Bakker, J. Helder // *Molecular Biology and Evolution*. – 2006. – Vol. 23. – №9. – P. 1792-1800.
204. Huhta, V., Siira-Pietikäinen, A., Penttinen, R., Rätty, M. Soil fauna of Finland: Acarina, Collembola and Enchytraeidae / V. Huhta, A. Siira-Pietikäinen, R. Penttinen, M. Rätty // *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* – 2010. – Vol. 86. – P. 59-82.
205. Hume, J. D. The effects of ice push on Arctic beaches / J.D. Hume, M. Schalk // *American Journal of Science*. – 1964 – V. 262. – P. 267-273.
206. Hyatt, K. H. Mites of the subfamily Parasitinae (Mesostigmata: Parasitidae) in the British Isles. – 1981.
207. Irmeler, U. Long-term fluctuation of the soil fauna (Collembola and Oribatida) at groundwater-near sites in an alder wood / U. Irmeler // *Pedobiologia*. – 2004. – Vol. 48. – № 4. – P. 349–363.

208. Ivanova, N. Canadian Centre for DNA Barcoding. Protocols for COI Amplification [Электронный ресурс] / N. Ivanova, Ch. Grainger // Canadian Centre for DNA Barcoding. – 2006. Режим доступа: https://ccdb.ca/site/wp-content/uploads/2016/09/CCDB_Amplification.pdf
209. Jacot, A. P. An Intertidal Moss Mite in America / A. P. Jacot // Journal of the New York Entomological Society. — 1934. — Vol. 42. — № 3. — P. 329-337.
210. Jefferies, R.L. Pattern and process in Arctic coastal vegetation in response to foraging by Lesser Snow Geese. / M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During, J.T.A. Verhoeven (eds.) // Plant Form and Vegetational Structure. Adaptation, Plasticity and Relationship to Herbivory. - SPB Academic Publishing, The Hague, 1989. – P. 281-300.
211. Jefferies, R.L. Vegetational development and the effects of geese on vegetation at La Perouse Bay, Manitoba / R.L. Jefferies, A. Jensen, K.F. Abraham // Canadian Journal of Botany. – 1979. – Vol 57. – № 13. – P. 1439-1450.
212. Karasawa S., Hijii N. Effects of microhabitat diversity and geographical isolation on oribatid mite (Acari: Oribatida) communities in mangrove forests //Pedobiologia. – 2004. – T. 48. – №. 3. – С. 245-255.
213. Karg, W. Acari (Acarina), Milben. Parasitiformes (Anactinochaeta). Cohors Gamasina Leach. Raubmilben (2nd edn.). Die Tierwelt Deutschlands. 59 / W. Karg. – Jena–Stuttgart–New York: Gustav Fisher Verlag, 1993. – 523 p.
214. Kerschbaumer, M., Pfingstl, T. Multiple factors influence claw characteristics in oribatid mites (Acari) // Scientific Reports. – 2024. – T. 14. – №. 1. – С. 7687.
215. Kerschbaumer, M., Pfingstl, T. Testing for phylogenetic signal in claws suggests great influence of ecology on Caribbean intertidal arthropods (Acari, Oribatida). Sci. Rep. 2021. 11 (1), 4398.
216. Kerschbaumer, M., Pfingstl, T. Testing for phylogenetic signal in claws suggests great influence of ecology on Caribbean intertidal arthropods (Acari, Oribatida) / M. Kerschbaumer, T. Pfingstl // Scientific Reports. — 2021. — Vol. 11. — № 1. — P. 4398.
217. Khaustov, A. A. Mites of the family Scutacaridae of Eastern Palaearctic / A. A. Khaustov. – Kyiv: Akadempriodyka, 2008. – 290 с.
218. Khaustov, A. A. Review of *Cheylostigmaeus* (Acari: Stigmaeidae) of Russia / A. A. Khaustov // Acarina. – 2023. – Vol. 31. – № 1. – С. 31-75.
219. Kiedrowicz, A., Rector, B. G., Zawierucha, K., Szydło, W., Skoracka, A. Phytophagous mites (Acari: Eriophyoidea) recorded from Svalbard, including the description of a new species / A. Kiedrowicz, B. G. Rector, K. Zawierucha, W. Szydło, A. Skoracka // Polar Biology. – 2016. – Vol. 39. – P. 1359-1368.

220. Klimov P. B. To the knowledge of mites and ticks (Acari) of Kuril Islands //Far Eastern Entomologist. – 1998. – T. 63. – C. 1-36.
221. Knee, W. A new *Paraleius* species (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) associated with bark beetles (Curculionidae, Scolytinae) in Canada / W. Knee // ZooKeys. – 2017. – Vol. 667. – P. 51-65.
222. Koch, L. Arachniden aus Sibirien und Novaja Semlja, eingesammelt von der schwedischen Expedition im Jahre 1875 / L. Koch // Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar – 1879. – Vol. 16. – № 5. – P. 1-136, pl. 1-7.
223. Kokořová, P. 2021. Distinct phylogeographic patterns in populations of two oribatid mite species from the genus *Pantelozetes* (Acari, Oribatida, Thyrisomidae) in Central Europe / P. Kokořová, M. Žurovcová, P. Ľuptáček, J. Starý // Experimental and Applied Acarology. – 2021. – Vol. 83. – №17. – P. 493-511.
224. Krantz G. W. *Phaulodinychus mitis* (Leonardi 1899) (Acari: Uropodidae). An intertidal mite exhibiting plastron respiration //Acarologia. – 1974. – T. 16. – №. 1. – C. 11-20.
225. Krantz, G. A manual of acarology, 2nd edn. / G. Krantz // Corvallis: Oregon State University Bookstores, 1978. – 509 pp.
226. Krause A., Pahl P., Schulz G., Lehmitz R., Senizcak A., Schaefer I., Scheu S., Maraun M. 2016. Convergent evolution of aquatic life style by sexual and parthenogenetic oribatid mites Experimental and Applied Acarology. 70: 439–453.
227. Kreipe, V. Phylogeny and species delineation in European species of the genus *Steganacarus* (Acari, Oribatida) using mitochondrial and nuclear markers / V. Kreipe. E. Corral-Hernández, S. Scheu, I. Schaefer, M. Maraun // Experimental and Applied Acarology. – 2015. – Vol. 66. – №2. – P. 173-186.
228. Krištofík, J., Mašán, P., Šustek, Z. Arthropods in the nests of marsh warblers (*Acrocephalus palustris*) //Biologia. – 2005. – T. 60. – №. 2. – C. 171-177.
229. Krištofík, J., Mašán, P., Šustek, Z. Mites (Acari), beetles (Coleoptera) and fleas (Siphonaptera) in the nests of great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) and reed warbler (*A. scirpaceus*) / J. Krištofík, P. Mašán, Z. Šustek // Biologia (Bratislava). – 2001. – T. 56. – C. 525-536.
230. Kumar, S. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, Ch. Knyaz, K. Tamura // Molecular Biology and Evolution. – 2018 – Vol. 35. – №6. – P. 1547-1549.
231. Laakkonen, H. M., Hardman, M., Strelkov, P., Väinölä, R. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and diversification of the amphi-boreal marine fauna / H. M.

- Laakkonen, M. Hardman, P. Strelkov, R. Väinölä // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2021. – Vol. 34. – № 1. – P. 73-96.
232. Laakkonen, H. M., Lajus, D. L., Strelkov, P., Väinölä, R. Phylogeography of amphi-boreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas / H. M. Laakkonen, D. L. Lajus, P. Strelkov, R. Väinölä // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 13. – P. 1-16.
233. Laakkonen, H. Phylogeography of amphi-boreal marine fauna: PhD Thesis / Hanna Laakkonen – Helsinki: 2015. – pp. 44.
234. Lambeets, K., Vandegehuchte, M. L., Maelfait, J. P., Bonte, D. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks / K. Lambeets, M. L. Vandegehuchte, J. P. Maelfait, D. Bonte // *Journal of Animal Ecology*. – 2008. – Vol. 77. – № 6. – P. 1162-1174.
235. Le Cadre, J., Klemp, F. L., Bálint, M., Scheu, S., Schaefer, I. Applicability and perspectives for DNA barcoding of soil invertebrates / J. Le Cadre, F.L. Klemp, M. Bálint, S. Scheu, I. Schaefer // *PeerJ*. – 2024. – T. 12. – C. e17709.
236. Lebedeva, N. V. Oribatid mites transported by birds to polar islands. A review / N.V. Lebedeva // *Berichte zur Polar-und Meeresforschung*. – 2012. – T. 640. – C. 152-161.
237. Lebedeva, N. V., Lebedev, V. D. Transport of oribatid mites to the Polar areas by birds / N. V. Lebedeva, V. D. Lebedev // *Integrative Acarology*. — Montpellier: European Association of Acarologists, 2008. — P. 152-161.
238. Lehmitz, R., Decker, P. The nuclear 28S gene fragment D3 as species marker in oribatid mites (Acari, Oribatida) from German peatlands / R. Lehmitz, P. Decker // *Experimental and Applied Acarology*. – 2017. – Vol. 71. – № 3. – P. 259-276.
239. Leigh, J.W.D. POPART: Full-feature software for haplotype network construction / J.W. Leigh, D. Bryant // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2015 – Vol. 6. – №9 – P. 1110-1116.
240. Leonov, V. D. The first report on the oribatid mites (Acari: Oribatida) in the tundra of the Chunutundra Mountains on the Kola Peninsula, Russia / V. D. Leonov // *Acarologia* – 2020. – Vol. 60. – № 4. – P. 722-734.
241. Leonov, V. D., Rakhleeva, A. A. The first report on oribatid mites in tundra belts of the Lovozersky Mountains on the Kola Peninsula, Russia / V. D. Leonov, A. A. Rakhleeva // *Acarologia* – 2020. – Vol. 60. – № 2. – P. 301-316.

242. Lepping, O., Daniëls, F. J. A. Phytosociology of beach and salt marsh vegetation in Northern West Greenland / O. Lepping, F. J. A. Daniëls // *Polarforschung*. – 2007. – Vol. 76. – № 3. – P. 95-108.
243. Lienhard, A., Krisper, G. Hidden biodiversity in microarthropods (Acari, Oribatida, Eremaeoidea, Caleremaeus) / A. Lienhard, G. Krisper // *Scientific Reports*. – 2021. – Vol. 11. – № 1: 23123.
244. Lindquist, E. E. The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of family-group taxa in the Heterostigmata / E. E. Lindquist // *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1986. – Vol. 118 (S136). – P. 1-517.
245. Lindquist, E. E., Krantz, G. W., Walter, D. E. Order Mesostigmata / E. E. Lindquist, G. W. Krantz, D. E. Walter // *A Manual of Acarology* / Eds. G. W. Krantz, D. E. Walter. – Lubbock: Texas Tech University Press. – P. 124-232.
246. Lindquist, E. Taxonomic and biological studies of mites of the genus *Arctoseius* Thor from Barrow, Alaska (Acarina: Aceosejidae) / E. Lindquist // *Hilgardia*. – 1961. – Vol. 30. – № 11. – P. 301-350.
247. Lindroth, C. H., Andersson, H., Bødvarsson, H., Richter, S. H. Surtsey, Iceland. The Development of a New Fauna, 1963-1970. Terrestrial Invertebrates / C. H. Lindroth, H. Andersson, H. Bødvarsson, S. H. Richter // *Entomologica Scandinavica, Supplementum*. – 1973. – Vol. 5. – P. 1-280.
248. Lissner, J., Schierup, H. H. Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis* / J. Lissner, H. H. Schierup // *Aquatic Botany*. – 1997. – Vol. 55. – № 4. – P. 247-260.
249. Litvaitis, M.K. A molecular approach for the identification of meiofaunal turbellarians (Platyhelminthes, Turbellaria) / M.K. Litvaitis, G. Nunn, W.K. Thomas, T.D. Kocher // *Marine Biology*. – 1994. – Vol. 120. – №3. – P. 437-442.
250. Luxton, M. Mites of the family Hyadesiidae (Acari: Astigmata) from New Zealand // *Zoological journal of the Linnean Society*. – 1989. – T. 95. – №. 1. – C. 71-95.
251. Luxton, M. The ecology of saltmarsh Acarina // *The Journal of Animal Ecology*. – 1967. – C. 257-277.
252. Luxton, M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. IV. Developmental biology / M. Luxton // *Pedobiologia*. — 1981. — Vol. 21. — № 5. — P. 312-339.

253. Luxton, M. The Marine Littoral Mites of the New Zealand Region / M. Luxton // Journal of the Royal Society of New Zealand – 1990. – Vol. 20 – № 4 – P. 367–418.
254. Luxton, M. The Zonation of Saltmarsh Acarina / M. Luxton // Pedobiologia. — 1967. — Vol. 7. — № 1. — P. 55-66.
255. Madsen, H. Investigations of the shore fauna of east Greenland with a survey of the shores of other arctic regions / H. Madsen // Meddelelser om Grønland. – 1936. – Vol. 100. – № 8. – P. 1-79.
256. Makarov, K. V., Gusarov, V. I., Makarova, O. L., Bizin, M. S. The first data on the beetles (Coleoptera) of the High Arctic Shokalsky Island (northern Gydan, Kara Sea), 73°N / K. V. Makarov, V. I. Gusarov, O. L. Makarova, M. S. Bizin, A. A. Nekhaeva // Russian Entomological Journal. – 2018. – Vol. 27. – № 1. – P. 387-398.
257. Makarova, O. L. Mesostigmatic mites (Parasitiformes, Mesostigmata) of polar deserts in the Severnaya Zemlya Archipelago / O. L. Makarova // Entomological Review. – 1999. – Vol. 79. – № 8. – C. 982-990.
258. Makarova, O. L. North Pacific versus North Atlantic: a case with species of the amphiboreal littoral mite genus *Thalassogamasus* gen. nov. (Parasitiformes, Mesostigmata, Parasitidae) / O. L. Makarova // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4647. – № 1. – P. 457-485.
259. Makarova, O. L., Bizin, M. S. Littoral mesostigmatic mites (Acari, Parasitiformes) from the Kola Peninsula / O. L. Makarova, M. S. Bizin // Polar Biology. – 2020. – Vol. 43. – № 10. – P. 1503-1518.
260. Makarova, O. L., Böcher, J. Diversity and geographical ranges of Greenland mites (Acari: Oribatida and Mesostigmata) / O. L. Makarova, J. Böcher // Species and Communities in Extreme Environments / Eds. S. I. Golovatch, O. L. Makarova, A. B. Babenko, L. D. Penev. – Sofia–Moscow: Pensoft–KMK Scientific Press, 2009. – P. 165-186.
261. Makarova, O. L., Huhta, V. A new species of *Arctoseius* Thor, 1930 (Acari: Ascidae) from taiga regions of the Palaearctic, with a key to *Arctoseius* species of Fennoscandia, NW Europe / O. L. Makarova, V. Huhta // Zootaxa. – 2017. – Vol. 4268. – № 4. – P. 554-562.
262. Makarova, O. L.; Ermilov, S. G. First data on the mites (Mesostigmata, Oribatida) from sea debris of the Caspian Sea (Dagestan coast, Russia) / O. L. Makarova, S. G. Ermilov // Persian Journal of Acarology – 2022. – Vol. 11. – № 4. – P. 633-642.
263. Makarova, O.L. Free-living mites (Acari) of the Franz Josef Land Archipelago, the coldest Old World territory: diversity, geographic distributions, assemblages / O.L. Makarova // Acarologia – 2023. – Vol. 64. – №8 – P. 1163–1186.

264. Makarova, O.L. Mesostigmata (Gamasida, Gamasid mites) / O.L. Makarova // The Greenland Entomofauna. An identification manual of Insects, Spiders and their Allies / Böcher J., Kristensen N.P., Pape T., Vilhelmsen L (Eds). – Leiden – Boston: Brill, 2015a. – C. 714-748.
265. Makarova, O.L. Oribatida (=Cryptostigmata, Beetle mites) / O.L. Makarova, V.M. Behan-Pelletier // The Greenland Entomofauna. An identification manual of Insects, Spiders and their Allies / Böcher J., Kristensen N.P., Pape T., Vilhelmsen L (Eds). – Leiden – Boston: Brill, 2015b. – C. 802-845.
266. Makarova, O.L. Prostigmata (Actinendida) / O.L. Makarova // The Greenland Entomofauna. An identification manual of Insects, Spiders and their Allies / Böcher J., Kristensen N.P., Pape T., Vilhelmsen L (Eds). – Leiden – Boston: Brill, 2015b. – C. 754-789.
267. Marshall, D. J. Comparative water relations of sub-Antarctic and continental Antarctic oribatid mites //Polar Biology. – 1996. – T. 16. – C. 287-292.
268. Marshall, D. J., Nunkumar, S. First records and descriptions of the marine littoral mite genus *Amhyadesia* Fain and Ganning 1979 (Acari: Astigmata: Hyadesiidae) from southern Africa //South African Journal of Zoology. – 1999. – T. 34. – №. 4. – C. 173-179.
269. Marshall, D. J., Ugrasen K. Three new species of the marine littoral mite *Hyadesia* (*Parahyadesia*) (Astigmata: Hyadesiidae) from southern Africa //African Zoology. – 2000. – T. 35. – №. 1. – C. 85-92.
270. Marshall, D. J., Convey, P. Latitudinal variation in habitat specificity of ameronothrid mites (Oribatida) / D. J. Marshall, P. Convey // Experimental and Applied Acarology. — 2004. — Vol. 34. — P. 21-35.
271. Marshall, D.J. & Chown, S.L. 2003. Marine hyadesiid mites from Gough Island. *Hydrobiologia* 495, 119–126.
272. Martinez de Murguia, A., Seed, R. Some observations on the occurrence and vertical distribution of mites (Arachnida: Acari) and other epifaunal associates of intertidal barnacles on two contrasted rocky shores in North Wales / A. Martinez de Murguia, R. Seed // Cahiers de Biologie Marine. — 1987. — Vol. 28. — № 3. — P. 381-388.
273. McGaughan, A., Stevens, M. I., Hogg, I. D., Carapelli, A. Extreme glacial legacies: a synthesis of the Antarctic springtail phylogeographic record / A. McGaughan, M. I. Stevens, I. D. Hogg, A. Carapelli // Insects. – 2011. – Vol. 2. – № 2. – P. 62-82.
274. Meehan, M. L., Song, Z., Proctor, H. Roles of environmental and spatial factors in structuring assemblages of forest-floor Mesostigmata in the boreal region of Northern Alberta, Canada / M. L. Meehan, Z. Song, H. Proctor // International Journal of Acarology. – 2018. – Vol. 44. – № 7. – P. 300-309.

275. Melekhina, E. N. Analysis of oribatid fauna of the East European tundra with first reported data of Subpolar Urals / E. N. Melekhina // Diversity. – 2020. – Vol. 12. – № 6. – 235 p.
276. Mercer, R. D. Patterns in the Abundance and Distribution of Littoral and Supralittoral Arthropods on Marion Island. – University of Pretoria (South Africa), 2000.
277. Mercer, R. D.; Chown, S. L.; Marshall, D. J. Mite and insect zonation on a Marion Island rocky shore: a quantitative approach / R. D. Mercer, S. L. Chown, D. J. Marshall // Polar Biology – 2000. – Vol. 23. – № 11. – P. 775-784.
278. Minor, M. A., Ermilov, S. G., Philippov, D. A., Prokin, A. A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Sphagnum peat bogs // Experimental and Applied Acarology. – 2016. – T. 70. – C. 275-286.
279. Minor, M. A., Ermilov, S. G., Philippov, D. A. Hydrology-driven environmental variability determines abiotic characteristics and Oribatida diversity patterns in a *Sphagnum* peatland system / M. A. Minor, S. G. Ermilov, D. A. Philippov // Experimental and Applied Acarology. – 2019. – Vol. 77. – P. 43-58.
280. Minor, M. A., Sheykin, S. D., Stolbov, V. A., Ermilov, S. G., Joharchi, O., Afonin, A. S., Shvartseva, O. S., Tolstikov, A. V. Landscape gradients in *Sphagnum* peatlands: Nutrients, trace elements and diversity of free-living mites (Arthropoda: Acari) along a 1600 km transect on the West Siberian Plain / M. A. Minor, S. D. Sheykin, V. A. Stolbov [et al.] // Applied Soil Ecology. – 2024. – Vol. 203. – P. 105641.
281. Mitchell, R. J., Urpeth, H. M., Britton, A. J., Taylor, A. R. Soil microarthropod-plant community relationships in alpine moss-sedge heath / R. J. Mitchell, H. M. Urpeth, A. J. Britton, A. R. Taylor // Applied Soil Ecology. – 2017. – Vol. 111. – P. 1-8.
282. Moeller, J. Ökologische untersuchungen über die terrestrische arthropodenfauna im anwurf mariner algen / J. Moeller // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. – 1965. – Vol. 55. – P. 530-586.
283. Möller, I. Studien zur Vegetation Nordwestspitzbergens: Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften im Fachbereich Geowissenschaften der Universität Hamburg / Ingo Möller. – Hamburg, 1999. 202 S.
284. Moraza, M. L., Kotschan, J., Sahoo, G., Ansari, Z. A. A new species of *Eutrachytes* (Acari: Uropodina: Eutrachytidae) associated with the Indian mangrove (*Avicennia officinalis*) // Acarologia. – 2016. – T. 56. – №. 1. – C. 73-89.

285. Mortimer, E., Jansen van Vuuren, B., Lee, J. E., Marshall, D. J., Convey, P., Chown, S. L. Mite dispersal among the Southern Ocean Islands and Antarctica before the last glacial maximum / E. Mortimer, B. Jansen van Vuuren, J. E. Lee, D. J. Marshall, P. Convey, S. L. Chown // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2011. – Vol. 278. – № 1709. – P. 1247-1255.
286. Neiva, J., Paulino, C., Nielsen, M. M., Krause-Jensen, D., Saunders, G. W., Assis, J., Bárbara, I., Tamigneaux, É., Gouveia, L., Aires, T., Marbà, N., Bruhn, A., Pearson, G. A., Serrão, E. A. Glacial vicariance drives phylogeographic diversification in the amphiboreal kelp *Saccharina latissima* / J. Neiva, J. Assis, F. Fernandes [et al.] // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – № 1. – P. 1112.
287. Nekhaeva, A. A. Spiders (Arachnida, Aranei) of the High Arctic Shokalsky Island (73°N), the Kara Sea, Russia / A. A. Nekhaeva // *Arthropoda Selecta*. – 2018. – Vol. 27. – № 4. – P. 367-372.
288. Nekhaeva, A. A., Babenko, A. B., Bizin, M. S., & Sozontov, A. N. Diurnal activity of terrestrial arthropods in the High Arctic // *Polar Biology*. – 2024. – T. 47. – № 10. – C. 1077-1092.
289. Neumann, K. W. Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kempersi* Oudms.(Parasitidae). – Springer Berlin Heidelberg, 1941. – C. 613-682.
290. Newell, I. M. *Charadracarus* new genus, Charadracarinae new subfamily (Acari, Johnstonianidae), and the status of *Typhlotbrombium* Berlese 1910 / I. M. Newell // *Pacific Science* – 1960. – Vol. 14 – № 2. – P. 156–172.
291. Nguyen, L.-T. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies / L.-T. Nguyen, H.A. Schmidt, A. von Haeseler, B.Q. Minh // *Molecular Biology and Evolution*. – 2015. – Vol. 32. – №1. – P. 268-274.
292. Nielsen, U. N., Osler, G. H., Campbell, C. D., Burslem, D. F., Van Der Wal, R. The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale / U. N. Nielsen, G. H. Osler, C. D. Campbell, D. F. Burslem, R. Van Der Wal // *Journal of Biogeography*. – 2010. – Vol. 37. – № 7. – P. 1317-1328.
293. Nielsen, U. N., Osler, G. H., Campbell, C. D., Burslem, D. F., van der Wal, R. Predictors of fine-scale spatial variation in soil mite and microbe community composition differ between biotic groups and habitats / U. N. Nielsen, G. H. Osler, C. D. Campbell, D. F. Burslem, R. van der Wal // *Pedobiologia*. – 2012. – Vol. 55. – № 2. – P. 83-91.

294. Norton, R. A. Evolutionary aspects of oribatid mite life histories and consequences for the origin of the Astigmata //Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns. – Boston, MA : Springer US, 1994. – C. 99-135.
295. Norton, R. A., Franklin E. Paraquanothrus n. gen. from freshwater rock pools in the USA, with new diagnoses of *Aquanothrus*, Aquanothrinae, and Ameronothridae (Acari, Oribatida) //Acarologia. – 2018. – T. 58. – №. 3. – C. 557-627.
296. Norton, R. A. Evolutionary Aspects of Oribatid Mite Life Histories and Consequences for the Origin of the Astigmata / R. A. Norton // Mites. — Boston: Springer, 1994. — P. 99-135.
297. Norton, R. A., Williams, D. D., Hogg, I. D., Palmer, S. C. Biology of the oribatid mite *Mucronothrus nasalis* (Acari: Oribatida: Trhypochthoniidae) from a small coldwater springbrook in eastern Canada //Canadian Journal of Zoology. – 1988. – T. 66. – №. 3. – C. 622-629.
298. Novichkova, A. A., Chertoprud, E. S. Cladocera and Copepoda of Shokalsky Island: new data from northwest Siberia / A. A. Novichkova, E. S. Chertoprud // Journal of Natural History. – 2017. – Vol. 51. – № 29-30. – P. 1781-1793.
299. Öztoprak, H., Lienhard, A., Pfungstl, T., Schaefer, I., Laumann, M., Maraun, M. Chromosome-scale genome dynamics reveal signatures of independent haplotype evolution in the ancient asexual mite *Platynothrus peltifer* / H. Öztoprak, A. Lienhard, T. Pfungstl, I. Schaefer, M. Laumann, M. Maraun // Science Advances. – 2025. – Vol. 11. – № 4: eadn0817.
300. Paradis, E. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R / Paradis E., Schliep K. // Bioinformatics. – 2019 – Vol. 35 – №3 – P. 526-528.
301. Peck, S. B. Sea-surface (Pleuston) transport of insects between islands in the Galápagos archipelago, Ecuador //Annals of the Entomological Society of America. – 1994. – T. 87. – №. 5. – C. 576-582.
302. Pennings, S. C., Grant, M. B., Bertness, M. D. Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition / S. C. Pennings, M. B. Grant, M. D. Bertness // Journal of Ecology. – 2005. – Vol. 93. – P. 159-167.
303. Pentinsaari, M.A. DNA Barcoding Survey of an Arctic Arthropod Community: Implications for Future Monitoring / M. Pentinsaari, G.A. Blagoev, I.D. Hogg, V. Levesque-Beaudin, K.Perez, C.N. Sobel,; B. Vandenbrink,; A. Borisenko // Insects. – 2020. – Vol. 11. – № 1. – P. 1-18.
304. Pfungstl, T. First comprehensive insights into the biogeography of the Caribbean intertidal oribatid mite fauna (Ameronothroidea)/ T. Pfungstl // Neotropical Biodiversity. – 2021. – T. 7. – №. 1. – C. 102-110.

305. Pfungstl, T. Marine associated mites (Acari: Oribatida: Ameronothroidea) of the African continent: biogeography, new species and distribution records //Systematic and Applied Acarology. – 2016. – T. 21. – №. 3. – C. 320-334.
306. Pfungstl, T., Hiruta, S. F., Shimano, S. Mitochondrial metagenomics reveal the independent colonization of the world's coasts by intertidal oribatid mites (Acari, Oribatida, Ameronothroidea) //Scientific Reports. – 2024. – T. 14. – №. 1. – C. 11634.
307. Pfungstl, T., Jagersbacher-Baumann J. Indications of parthenogenesis and morphological differentiation in Hawaiian intertidal Fortuynia (Acari, Oribatida) populations // Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology. – 2016. – T. 260. – C. 11-24.
308. Pfungstl, T., Krisper, G. Plastron respiration in marine intertidal oribatid mites (Acari, Fortuyniidae and Selenoribatidae) //Zoomorphology. – 2014. – T. 133. – C. 359-378.
309. Pfungstl, T., Lienhard, A., Jagersbacher-Baumann J. Hidden in the mangrove forest: the cryptic intertidal mite *Carinozetes mangrovi* sp. nov.(Acari, Oribatida, Selenoribatidae) //Experimental and Applied Acarology. – 2014. – T. 63. – C. 481-495.
310. Pfungstl, T., Schuster R. Global distribution of the thalassobiontic Fortuyniidae and Selenoribatidae (Acari, Oribatida) //Soil organisms. – 2014. – T. 86. – №. 2. – C. 125-130.
311. Pfungstl, T. Another mite species discovered via social media – *Ameronothrus retweet* sp. nov. (Acari, Oribatida) from Japanese coasts, exhibiting an interesting sexual dimorphism / T. Pfungstl, S.F. Hiruta, I. Bardel-Kahr, Y. Obae, S. Shimano // International Journal of Acarology. – 2022. – Vol. 48. – № 4-5. – P. 348-358.
312. Pfungstl, T. Biogeography and climate related distribution of intertidal oribatid mites (Acari, Ameronothroidea) from the Japanese islands—a short review / T. Pfungstl, S. F. Hiruta, W. Hagino, S. Shimano // Edaphologia – 2022. – Vol. 110. – P. 27–37.
313. Pfungstl, T. Distribution and Phylogeographic Patterns of Intertidal Oribatid Mites along South African Shores / T. Pfungstl, J. Baumann, I. Bardel-Kahr, J.-A. Neethling, E. A. Hugo-Coetzee // Zoosymposia - 2022. - Vol. 22 - P. 188.
314. Pfungstl, T. Distribution Patterns of Intertidal Oribatid Mites (Acari, Oribatida) from South African Shores and Their Relationship to Temperature / T. Pfungstl, J. Baumann, J.-A. Neethling, I. Bardel-Kahr, E. Hugo-Coetzee // African Journal of Marine Science. – 2021. – Vol. 43 – № 2 – P. 215–225.
315. Pfungstl, T. First record of the family Ameronothridae (Acari: Oribatida) from Japan – new species, juvenile morphology, ecology and biogeographic remarks / T. Pfungstl, S.F. Hiruta, M. Wagner, W. Hagino, S. Shimano, S. // International Journal of Acarology. – 2019. – Vol. 45. – № 5. – P. 315-327.

316. Pfungstl, T. Habitat use, feeding and reproductive traits of rocky-shore intertidal mites from Bermuda (Oribatida: Fortuyniidae and Selenoribatidae) / T. Pfungstl // *Acarologia*. – 2013. – Vol. 53. – № 4. – P. 369-382.
317. Pfungstl, T. One step closer but still far from solving the puzzle – The phylogeny of marine associated mites (Acari, Oribatida, Ameronothroidea) inferred from morphological and molecular genetic data / T. Pfungstl, I. Bardel-Kahr, K. Schliep // *Contributions to Zoology*. – 2023. – Vol. 92. – №4. – P. 283-315.
318. Pfungstl, T. Phylogeographic patterns of intertidal arthropods (Acari, Oribatida) from southern Japanese islands reflect paleoclimatic events / T. Pfungstl, M. Wagner, S.F. Hiruta, St. Koblmüller, W. Hagino, S. Shimano // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 9. – №19042.
319. Pfungstl, T. Resistance to fresh and salt water in intertidal mites (Acari: Oribatida): implications for ecology and hydrochorous dispersal / T. Pfungstl // *Experimental and Applied Acarology*. — 2013. — Vol. 61. — № 1. — P. 87-96.
320. Pfungstl, T. The Intertidal Fortuyniidae (Acari: Oribatida): New Species, Morphological Diversity, Ecology and Biogeography / T. Pfungstl // *Zootaxa* - 2015. - Vol. 3957 - № 4 - P. 351-382.
321. Pfungstl, T. The Marine-Associated Lifestyle of Ameronothroid Mites (Acari, Oribatida) and Its Evolutionary Origin: A Review. / T. Pfungstl // *Acarologia* – 2017. – Vol. 57 – №3. – P. 693-721.
322. Pfungstl, T., Bardel-Kahr, I., Schäffer, S. The Caribbean intertidal mite *Alismobates inexpectatus* (Acari, Oribatida), an unexpected case of cryptic diversity? / T. Pfungstl, I. Bardel-Kahr, S. Schäffer // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2023. – Vol. 23. – № 4. – P. 811-832.
323. Pfungstl, T., Baumann, J., Lienhard, A. The Caribbean enigma: the presence of unusual cryptic diversity in intertidal mites (Arachnida, Acari, Oribatida) / T. Pfungstl, J. Baumann, A. Lienhard // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2019. — Vol. 19. — P. 609-623.
324. Pfungstl, T., Hiruta, S. F., Nemoto, T., Hagino, W., Shimano, S. *Ameronothrus twitter* sp. nov. (Acari, Oribatida) a new coastal species of oribatid mite from Japan / T. Pfungstl, S. F. Hiruta, T. Nemoto, W. Hagino, S. Shimano // *Species Diversity*. – 2021. – Vol. 26. – P. 93-99.
325. Pfungstl, T., Hiruta, S. F., Wagner, M., Hagino, W., Shimano, S. First record of the family Ameronothridae (Acari, Oribatida) from Japan – new species, juvenile morphology,

- ecology and biogeographic remarks / T. Pfingstl, S. F. Hiruta, M. Wagner, W. Hagino, S. Shimano // *International Journal of Acarology*. – 2019. – Vol. 45. – № 5. – P. 315-327.
326. Pfingstl, T., Kerschbaumer, M., Lienhard, A., Baumann, J. Contrasting phylogeographic patterns of intertidal mites (Acari, Oribatida) along the South African shoreline / T. Pfingstl, M. Kerschbaumer, A. Lienhard, J. Baumann // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2022. – Vol. 22. – № 3. – P. 789-801.
327. Pfingstl, T., Lienhard, A., Baumann, J., Koblmüller, S. A taxonomist's nightmare - Cryptic diversity in Caribbean intertidal arthropods (Arachnida, Acari, Oribatida) / T. Pfingstl, A. Lienhard, J. Baumann, S. Koblmüller // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2021. – Vol. 163: 107240.
328. Pfingstl, T., Lienhard, A., Shimano, S., Yasin, Z. B., Shau-Hwai, A. T., Jantarit, S., Petcharad, B. Systematics, genetics, and biogeography of intertidal mites (Acari, Oribatida) from the Andaman Sea and Strait of Malacca / T. Pfingstl, A. Lienhard, S. Shimano, Z. B. Yasin, A. T. Shau-Hwai, S. Jantarit, B. Petcharad // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2019. – Vol. 57. – № 1. – P. 91-112.
329. Pfingstl, T., Minor, M., Schäffer, S., Shimano, S. Coastal oribatid mites (Acari) from New Zealand: new morphological, ecological, and developmental data // *International Journal of Acarology*. – 2023. – T. 49. – № 7-8. – C. 422-439.
330. Pfingstl, T., Schäffer, S., Bardel-Kahr, I., Baumann, J. A closer look reveals hidden diversity in the intertidal Caribbean Fortuyniidae (Acari, Oribatida) / T. Pfingstl, S. Schäffer, I. Bardel-Kahr, J. Baumann // *PLoS One*. – 2022. – Vol. 17. – № 6: e0268964.
331. Pfingstl, T., Wagner, M., Hiruta, S. F., Koblmüller, S., Hagino, W., Shimano, S. Phylogeographic patterns of intertidal arthropods (Acari, Oribatida) from southern Japanese islands reflect paleoclimatic events // *Scientific Reports*. – 2019. – T. 9. – № 1. – C. 19042.
332. Pilskog, H. E., Solhøy, T., Gwiazdowicz, D. J., Grytnes, J. A., Coulson, S. J. Invertebrate communities inhabiting nests of migrating passerine, wild fowl and sea birds breeding in the High Arctic, Svalbard / H. E. Pilskog, T. Solhøy, D. J. Gwiazdowicz [et al.] // *Polar Biology*. – 2014. – Vol. 37. – P. 981–998.
333. Polderman, P. J. G. Some notes on the oribatid fauna of salt-marshes in Denmark / P. J. G. Polderman // *Acarologia*. – 1974. – Vol. 16. – № 2. – P. 358-366.
334. Polunin, N. Botany of the Canadian Eastern Arctic. III. Vegetation and Ecology / N. Polunin // *Bulletin of the National Museum of Canada. 104. Biological Series*. – Vol. 32. – P. 1-304.

335. Potapov, G. S., Kondakov, A. V., Filippov, B. Y., Gofarov, M. Y., Kolosova, Y. S., Spitsyn, V. M., Tomilova, A. A., Zubrii, N. A., Bolotov, I. N. Pollinators on the polar edge of the Ecumene: taxonomy, phylogeography, and ecology of bumble bees from Novaya Zemlya / G. S. Potapov, A. V. Kondakov, B. Y. Filippov, M. Y. Gofarov, Y. S. Kolosova, V. M. Spitsyn, A. A. Tomilova, N. A. Zubrii, I. N. Bolotov // *ZooKeys*. – 2019. – Vol. 866. – P. 85-115.
336. Procheş, Ş. Back to the sea: secondary marine organisms from a biogeographical perspective / Ş. Procheş // *Biological Journal of the Linnean Society* – 2001. – Vol. 74 – P. 197-203.
337. Procheş, Ş. Diversity and Biogeography of Southern African Intertidal Acari / Ş. Procheş, D.J. Marshall // *Journal of Biogeography*. – 2002. – Vol. 29 – №9. – P. 1201-1215.
338. Procheş, Ş. Global distribution patterns of non-halacarid marine intertidal mites: implications for their origins in marine habitats / Ş. Procheş, D.J. Marshall // *Journal of Biogeography*. – 2001. – Vol. 28 – №1. – P. 47-58.
339. Procheş, Ş. The biogeography and ecology of the secondary marine arthropods of southern Africa: PhD Thesis / Mihai Şerban Procheş. – Westville, 2001 – 176 pp.
340. Proctor, H. C. The evolution of copulation in water mites: a comparative test for nonreversing characters // *Evolution*. – 1991. – T. 45. – №. 3. – C. 558-567.
341. Prokin, A. A., Makarova, O. L., Petrov, P. N. Water beetles (Coleoptera) of coastal areas of the Bolshezemelskaya Tundra, extreme northeastern Europe / A. A. Prokin, O. L. Makarova, P. N. Petrov // *Aquatic Insects*. – 2017. – Vol. 37. – № 4. – P. 197-218.
342. Pugh, P. J. A. A synonymic catalogue of the Acari from Antarctica, the sub-Antarctic Islands and the Southern Ocean // *Journal of Natural History*. – 1993. – T. 27. – №. 2. – C. 323-421.
343. Pugh, P. J. A. Air-breathing littoral mites of sub-Antarctic South Georgia // *Journal of Zoology*. – 1995. – T. 236. – №. 4. – C. 649-666.
344. Pugh, P. J. A., King, P. E. Activity rhythms in littoral Acari under laboratory conditions // *Journal of experimental marine biology and ecology*. – 1986. – T. 100. – №. 1-3. – C. 37-45.
345. Pugh, P. J. A., King, P. E. Seasonality in some British intertidal Acari // *Journal of natural history*. – 1986. – T. 20. – №. 3. – C. 653-666.
346. Pugh, P. J. A., King, P. E., Fordy, M. R. A comparison of the structure and function of the cerotegument in two species of Cryptostigmata (Acarina) // *Journal of natural history*. – 1987. – T. 21. – №. 3. – C. 603-616.

347. Pugh, P. J. A., King, P. E., Fordy, M. R. The structure and probable function of the peritreme in intertidal Gamasina (Acarina: Mesostigmata) // Zoological journal of the Linnean Society. – 1987. – T. 89. – №. 4. – C. 393-407.
348. Pugh, P. J. A., Mercer, R. D. Littoral Acari of Marion Island: ecology and extreme wave action // Polar Biology. – 2001. – T. 24. – C. 239-243.
349. Pugh, P. J. A. Acari of the British Supralittoral / P. J. A. Pugh, P. E. King // Journal of Natural History – 1988. – Vol. 22 – № 1 – P. 107-122.
350. Pugh, P. J. A. The Shore-Dwelling Acari of the Isles of Scilly and the South-West Peninsula / P. J. A. Pugh // Journal of Natural History – 1988. – Vol. 22. – № 4. – P. 931-948.
351. Pugh, P. J. A. The Vertical Distribution of the British Intertidal Acari—the Non Halacarid Fauna (Arachnida: Acari) / P. J. A. Pugh, P. E. King // Journal of Zoology – 1985. – Vol. 207 – № 1 – P. 21–33.
352. Pugh, P. J. A., King, P. E., Fordy, M. R. Ambulacral structure in the terrestrial moiety of the intertidal Acari, and its relationship with the life style of the Acari / P. J. A. Pugh, P. E. King, M. R. Fordy // Acarologia. — 1987. — Vol. 28. — № 1. — P. 3-13.
353. Pugh, P. J. A., Llewellyn, P. J., Robinson, K., Shackley, S. E. The associations of phoretic mites (Acarina: Chelicerata) with sand-hoppers (Amphipoda: Crustacea) on the South Wales coast // Journal of Zoology. – 1997. – T. 243. – №. 2. – C. 305-318.
354. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2021. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.R-project.org/>.
355. Reimnitz, E. Influence of grounding ice on the Arctic shelf of Alaska / E. Reimnitz, P.W. Barnes, T. Forgatsch, C. Roderick // Marine Geology. – 1972. – Vol. 13 - № 5. – P. 323-334.
356. Remmert, H. Der Strandanwurf als Lebensraum // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. – 1960. – T. 48. – C. 461-516.
357. Rigby, M. C. Association of a juvenile phoretic uropodid mite with the beach hopper *Traskorchestia traskiana* (Stimpson, 1857) (Crustacea: Talitridae) // Journal of Natural History. – 1996. – T. 30. – №. 11. – C. 1617-1624.
358. Rosenberger, M. J., Maraun, M., Scheu, S., Schaefer, I. Pre- and post-glacial diversifications shape genetic complexity of soil-living microarthropod species / M. J. Rosenberger, M. Maraun, S. Scheu, I. Schaefer // Pedobiologia. – 2013. – Vol. 56. – P. 79-87.
359. Rounsevell, D. E., Greenslade, P. Cuticle structure and habitat in the Nanorchestidae (Acari: Prostigmata) // Biology of the Vestfold Hills, Antarctica: Proceedings of the symposium, Hobart, August 1984. – Springer Netherlands, 1988. – C. 209-212.

360. Ruess, R.W. The role of lesser snow geese as nitrogen processors in a sub-arctic salt marsh / R.W. Ruess, D.S. Hik, R.L. Jefferies // *Oecologia*. – 1989. – Vol. 77. – № 1. – 382-386.
361. Salmane, I. Fauna of soil Gamasina mites (Acari, Mesostigmata) along the Latvian seacost and the relation to respective habitats / I. Salmane // *Norwegian Journal of Entomology*. – 2001. – Vol. 48. – C. 223-230.
362. Salmane, I. Gamasin mites (Acari, Gamasina) of the Kurzeme coast of the Baltic Sea / I. Salmane // *Latvijas Entomologs* – 1996. – Vol. 35 – P. 28-34.
363. Salmane, I. Spungis, V. Mites in Baltic Sea coastal habitats (Akmensrags, Latvia) with special reference to Mesostigmata / I. Salmane, V. Spungis // *Acarologia* – 2009. – Vol. 48 – № 3-4 – P. 163-170.
364. Schäffer, S., Kerschbaumer, M., Koblmüller, S. Multiple new species: Cryptic diversity in the widespread mite species *Cymbaeremaeus cymba* (Oribatida, Cymbaeremaeidae) / S. Schäffer, M. Kerschbaumer, S. Koblmüller // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – Vol. 135. – P. 185-192.
365. Schäffer, S., Pfingstl, T., Koblmüller, S., Winkler, K. A., Sturmbauer, C., Krisper, G. Phylogenetic analysis of European *Scutovertex* mites (Acari, Oribatida, Scutoverticidae) reveals paraphyly and cryptic diversity: A molecular genetic and morphological approach / S. Schäffer, T. Pfingstl, S. Koblmüller, K. A. Winkler, C. Sturmbauer, G. Krisper // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – Vol. 55. – № 2. – P. 677-688.
366. Schatz, H. Review Oribatid mites of the Galápagos Islands—faunistics, ecology and speciation // *Experimental & Applied Acarology*. – 1998. – T. 22. – C. 373-409.
367. Schatz, H., Behan-Pelletier V. Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida) // *Hydrobiologia*. – 2008. – T. 595. – C. 323-328.
368. Schatz, H. Arrival and establishment of Acari on oceanic islands / H. Schatz // *Modern Acarology*. – 1991. – Vol. 2. – P. 613-618.
369. Schubart, H. Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei) / H. Schubart // *Zoologica*. – 1975. – Vol. 42. – № 123. – S. 24-91.
370. Schulte, G. Vertikalwanderungen küstenbewohnender milben (acari, oribatei) // *Netherlands Journal of Sea Research*. – 1973. – T. 7. – C. 68-80.
371. Schulte, G. Gezeitenrhythmische Nahrungsaufnahme und Kotballenablage einer terrestrischen Milbe (Oribatei: Ameronothridae) im marinen Felslitoral / G. Schulte // *Marine Biology*. – 1976. – Vol. 37. – P. 265-277.

372. Schulte, G. Holarktische Artareale der Ameronothridae (Acari, Oribatei) / G. Schulte // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. – 1975. – Vol. 15. – P. 339-357.
373. Schulte, G., Schuster, R., Schubart, H. Zur Verbreitung und Ökologie der Ameronothriden (Acari, Oribatei) in terrestrischen, limnischen und marinen Lebensräumen / G. Schulte, R. Schuster, H. Schubart // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. — 1975. — Vol. 15. — P. 359-385.
374. Schulte, G.; Weigmann, G. The Evolution of the Family Ameronothridae (Acari: Oribatei). 2. Ecological Aspects / G. Schulte, G. Weigmann // *Acarologia* - 1977. - Vol. 19 - № 1 - P. 167-173. Schuster, R. Transoceanic distribution of air-breathing littoral mites / R. Schuster // *Progress in acarology*. – 1989. – Vol. 7. – №2. – P. 355-362.
375. Schuppenhauer, M. M., Lehmitz, R., Xylander, W. E. Slow-moving soil organisms on a water highway: aquatic dispersal and survival potential of Oribatida and Collembola in running water / M. M. Schuppenhauer, R. Lehmitz, W. E. Xylander // *Movement Ecology*. – 2019. – Vol. 7. – P. 1-14.
376. Schuster, R. Das Kalkalgen-Trottoir an der Côte des Albères als Lebensraum terricoler Kleintiere // *Vie et Milieu*. – 1956. – T. 7. – №. 2. – C. 242-257.
377. Schuster, R. Das marine litoral als lebensraum terrestrischer kleinarthropoden // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1962. – T. 47. – №. 3. – C. 359-412.
378. Schuster, R. Die terrestrische Kleinarthropodenfauna in den Tenarea-Trottoirs des westmediterranen Litorals // *Kieler Meeresforschungen*. – 1957. – T. 13. – C. 244-262.
379. Schuster, R. The Selenoribatidae, a thalassobionte family oribatid (Oribatei) // *Acarologia*. – 1977. – T. 19. – №. 1. – C. 155-160.
380. Schuster, R. Hornmilben (Oribatei) als Bewohner des marinen Litorals / R. Schuster // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*. — 1966. — Vol. Sonderband II. — P. 319 - 327.
381. Schuster, R. Soil mites in marine environment / R. Schuster // *Recent advances in acarology*. — New York: Academic Press, 1979. — Vol. 1. — P. 593-602.
382. Schuster, R. Transoceanic distribution of air-breathing littoral mites / R. Schuster // *Progress in acarology*. 1988. — Vol. 7 (1). — P. 355.
383. Sela, I. GUIDANCE2: accurate detection of unreliable alignment regions accounting for the uncertainty of multiple parameters / I. Sela, H. Ashkenazy, K. Katoh, T. Pupko // *Nucleic Acids Research*. – 2015 Vol. 43 (Web Server issue): W7-W14.

384. Seniczak, A., Seniczak, S., Schwarzfeld, M. D., Coulson, S. J., Gwiazdowicz, D. J. Diversity and Distribution of Mites (Acari: Ixodida, Mesostigmata, Trombidiformes, Sarcoptiformes) in the Svalbard Archipelago / A. Seniczak, S. Seniczak, M. D. Schwarzfeld, S. J. Coulson, D. J. Gwiazdowicz // *Diversity*. – 2020. – Vol. 12. – № 9. – P. 323.
385. Seniczak, A., Seniczak, S., Schwarzfeld, M. D., Coulson, S. J., Gwiazdowicz, D. J. Diverse *Sphagnum* mosses support rich moss mite communities (Acari, Oribatida) in mires of western Norway / A. Seniczak, S. Seniczak, M. D. Schwarzfeld [et al.] // *Wetlands*. – 2020. – Vol. 40. – P. 1339-1351.
386. Shimano, S. Coastal mites (Oribatida, Ameronothridae) found far from the coast in moss growing on the Cathédrale Notre-Dame de Paris, France, fifty years after their first discovery in this historic site / S. Shimano, S. F. Hiruta, D. I. Sánchez-Chávez, T. Pfingstl // *Zootaxa* – 2024 – Vol. 5556 – №1 – P. 062-071.
387. Silvestri, S., Defina, A., Marani, M. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation / S. Silvestri, A. Defina, M. Marani // *Estuarine, coastal and shelf science*. – 2005. – Vol. 62. – № 1-2. – P. 119-130.
388. Skoracka, A., Magalhães, S., Rector, B. G., Kuczyński, L. Cryptic speciation in the Acari: a function of species lifestyles or our ability to separate species? / A. Skoracka, S. Magalhães, B. G. Rector, L. Kuczyński // *Experimental and Applied Acarology*. – 2015. – Vol. 67. – № 2. – P. 165–182.
389. Slatkin, M., Hudson, R. R. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations / M. Slatkin, R.R. Hudson // *Genetics*. – 1991. – T. 129. – №. 2. – C. 555-562.
390. Sømme, L., Block, W. Ecophysiology of two intertidal mites at South Georgia // *Oikos*. – 1984. – C. 276-282.
391. Søvik, G. The biology and life history of arctic populations of the littoral mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida) / G. Søvik // *Experimental & Applied Acarology*. – 2004. – Vol. 34. – № 1-2. –P. 3-20.
392. Søvik, G., Leinaas, H. P., Ims, R. A., Solhøy, T. Population dynamics and life history of the oribatid mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida) on the high arctic archipelago of Svalbard / G. Søvik, H. P. Leinaas, R. A. Ims, T. Solhøy // *Pedobiologia*. — 2003. — Vol. 47. — № 3. — P. 257— 271.

393. Starý, J., Block W. Distribution and biogeography of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Antarctica, the sub-Antarctic islands and nearby land areas // *Journal of Natural History*. – 1998. – T. 32. – №. 6. – C. 861-894.
394. Strenzke, V. K. Die Arthropodensukzession im Strand anwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen // *Pedobiologia*. – 1962. – T. 3. – C. 95-141.
395. Subías, L. S. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo / L. S. Subías // *Graellsia*. – 2004. – Vol. 60. – P. 3-305.
396. Svendsen, J. I., Gataullin, V., Mangerud, J., Polyak, L. The glacial history of the Barents and Kara Sea region / J. I. Svendsen, V. Gataullin, J. Mangerud, L. Polyak // *Quaternary Glaciations - Extent and Chronology*. – 2004. – P. 369-378.
397. Takaku, G. Two new mite species of the genus *Thinoseius* (Acari: Gamasida: Eviphididae) from Japan // *Species Diversity*. – 2000. – T. 5. – №. 4. – C. 361-374.
398. Tamm, J. C., Mittmann H. W., Woas S. Zur Landmilbenfauna eines jahresperiodisch trockenfallenden Stauseebodens (Edertalsperre BRD) // *Pedobiologia (Jena)*. – 1984. – T. 27. – №. 6. – C. 395-404.
399. Tamm, J. C. Surviving long submergence in the egg stage — a successful strategy of terrestrial arthropods living on flood plains (Collembola, Acari, Diptera) / J. C. Tamm // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 61. – № 3. – P. 417-419.
400. Thannheiser, D. Beobachtungen zur Küstenvegetation auf dem westlichen kanadischen Arktis-Archipel / D. Thannheiser // *Polarforschung*. – 1975. – Vol. 45. – № 1. – P. 1-16.
401. Thannheiser, D. Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone / D. Thannheiser // *Berichte der Reinhold Tüxen Gesellschaft*. – 1991. – Hf. 3. – S. 21-42.
402. Thorell, T. (1871). Om Arachnider från Spitsbergen och Beeren-Eiland. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 28: 683-702.
403. Thorne, R. F. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants // *The Quarterly Review of Biology*. – 1972. – T. 47. – №. 4. – C. 365-411.
404. Travé, J. Sur les Podacaridae (Acariens: Oribates) des Terres australes / J. Travé // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*. – 2021. – Vol. 157. – P. 61-78.
405. van Der Hammen, L. Description of *Fortuynia yunkerii* nov. spec. and notes on the *Fortuyniidae* nov. fam. (Acarida, Oribatei) // *Acarologia*. – 1963. – T. 5. – C. 152-167.

406. Vorren, T. O., Landvik, J. Y., Andreassen, K., Laberg, J. S. Glacial history of the Barents Sea region / T. O. Vorren, J. Y. Landvik, K. Andreassen, J. S. Laberg // *Developments in Quaternary Science*. – 2011. – Vol. 2. – P. 361-372.
407. Wallwork, J. A. Zoogeography of some terrestrial micro-arthropoda in Antarctica // *Biological Reviews*. – 1973. – T. 48. – №. 2. – C. 233-259.
408. Walter, D.E., Proctor, H.C.: *Mites: ecology, evolution and behavior—life at a microscale*: Springer, Netherlands, 2013, 494 pp,
409. Weigmann, G. Vorkommen von Ameronothrus (Acari, Oribatei) im Litoral Südafrikas // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*. — 1975. — Vol. 15. — S. 65-67.
410. Weigmann, G. Collembolen und Oribatiden in Salzwiesen der Ostseeküste und des Binnenlandes von Norddeutschland (Insecta: Collembola - Acari: Oribatei) / G. Weigmann // *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* – 1971. – Vol. 4. – P. 11-20.
411. Weigmann, G. Hornmilben (Oribatida). Die Tierwelt Deutschlands. Teil 76 / G. Weigmann. – Keltern: Goecke & Evers, 2006. – 520 ss.
412. Weigmann, G. Oribatid mite communities in Atlantic salt marshes: an ecological and biogeographical comparison between German and Portuguese sea shores / G. Weigmann // *Integrative Acarology. Proceedings of the 6th European Congress* / M. Bertrand, S. Kreiter, K.D. McCoy, A. Migeon, M. Navajas, M.-S. Tixier, L. Vial (Eds.). – Montpellier: European Association of Acarologist, 2008. – P. 275-283.
413. Weigmann, G. Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land- Meer (Collembola, Insecta - Oribatei, Acari) / G. Weigmann // *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*. – 1973. – Vol. 186. – № 3/4. – P. 295-391.
414. Weigmann, G., Horak, F., Franke, K., Christian, A. *Acarofauna Germanica — Oribatida. Verbreitung und Ökologie der Hornmilben (Oribatida) in Deutschland. Distribution and Ecology of Oribatid Mites (Oribatida) in Germany* / G. Weigmann, F. Horak, K. Franke, A. Christian. — Görlitz: Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz, Peckiana 10, 2016. — 171 c.
415. Willmann, C. Beitrag zur Kenntnis der Acarofauna der ostfriesischen Inseln // *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen*. – 1937. – T. 30. – C. 152-169.
416. Willmann, C. *Die Milbenfauna der Nordseeinsel Wangerooge* / C. Willmann // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven* – 1952. – Bd. 1. – S. 139–186.
417. Winter, M., Haynert, K., Scheu, S., Maraun, M. Seasonal dynamics and changing sea level as determinants of the community and trophic structure of oribatid mites in a salt marsh

- of the Wadden Sea / M. Winter, K. Haynert, S. Scheu, M. Maraun // PLoS One. – 2018. – Vol. 13. – № 11: e0207141.
418. Woodring, J. P. Comparative morphology, functions, and homologies of the coxal glands in oribatid mites (Arachnida: Acari) / J. P. Woodring // Journal of morphology. — 1973. — Vol. 139. — № 4. — P. 407-429.
419. Worland, M. R., Lukešová A. The effect of feeding on specific soil algae on the cold-hardiness of two Antarctic micro-arthropods (*Alaskozetes antarcticus* and *Cryptopygus antarcticus*) // Polar Biology. – 2000. – T. 23. – C. 766-774.
420. Young, M. R., Hebert, P. D. N. Patterns of Protein Evolution in Cytochrome c Oxidase 1 (COI) from the Class Arachnida / M. R. Young, P. D. N. Hebert // PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10. – № 8: e0135053.
421. Young, M.R. DNA barcodes expose unexpected diversity in Canadian mites / M.R. Young, H.C. Proctor, J.R. de Waard, P.D.N. Hebert // Molecular Ecology. – 2019. – Vol. 28. – №24. – P. 5347-5359.
422. Young, M.R. Revealing the Hyperdiverse Mite Fauna of Subarctic Canada through DNA Barcoding / M.R. Young, V.M. Behan-Pelletier, P.D.N. Hebert // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – №11: e48755.
423. Zacharda, M. Soil mites of the family Rhagidiidae (Actinedidae: Eupodidae). Morphology, systematics, ecology / M. Zacharda // Acta Universitatis Carolinae - Biologica – 1980. – Vol. 5-6. – P. 489–785.
424. Zaitsev, A. S. Pystina, N. B. Remarks on fauna and population of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Priazovsky National Wildlife Sanctuary (Southern Russia) / A. S. Zaitsev, N. B. Pystina // Soil Organisms – 2014. – Vol. 86. – № 1. – P. 59-66.
425. Zhang, Z. Q. Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013) // Zootaxa. – 2013. – T. 3703. – №. 1. – C. 17–26.
426. Zhang, D. X., Hewitt, G. M. Nuclear integrations: challenges for mitochondrial DNA markers / D. X. Zhang, G. M. Hewitt // Trends in Ecology & Evolution. – 1996. – Vol. 11. – № 6. – P. 247-251.

Приложение 1

Таблица П1. Список видов мезостигматических (Mesostigmata) и панцирных (Oribatida) клещей, населяющих литоральные местообитания в пределах западно-палеарктического сектора Арктики.

В и д	С у б а р к т и к а			Н и з к а я А р к т и к а						В ы с о к а я А р к т и к а			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
M E S O S T I G M A T A															
Polyaspididae															
<i>Iphidinychus gaieri</i> (Schweizer, 1961)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	П; АМ	IV (?)	
<i>Trachytes aegrota</i> (C.L. Koch, 1841)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	IV (?)	
<i>Trachytes pauperior</i> Berlese, 1914	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	IV	
Dinychydae															
<i>Dinychus micropunctatus</i> Evans, 1955	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	Г; А	IV	
<i>Dinychus perforatus</i> Kramer, 1882	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-П; Пз	IV	
<i>Dinychus undulatus</i> Sellnick, 1945	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Е; Т	IV	
Uropodidae															
<i>Phaulodinychus cf. littoralis</i> (Trouessart, 1902)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-		II	
<i>Phaulodinychus repletus</i> Berlese, 1904	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Пз	II	
<i>Phaulodinychus cf. vitzthumi</i> (Hirschmann et Z.-Nicol, 1996)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		III (?)	
<i>Uropoda misella</i> (Berlese, 1916)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Пз	IV (?)	
<i>Uropoda orbicularis</i> (Müller, 1776)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ЗП; Пз	IV (?)	
Zerconidae															
<i>Zercon joduthae</i> Sellnick, 1944	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	ЗП; АТ	IV	

В и д	С у б а р к т и к а			Н и з к а я А р к т и к а						В ы с о к а я А р к т и к а			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
<i>Zercon forsslundi</i> Sellnick, 1958	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	ЗП; АБ	IV	
<i>Zercon</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	П; АМ	IV	
<i>Syskenozercon kosiri</i> Athias-Henriot, 1977	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	П; АМ	IV	
Parasitidae															
<i>Amblygamasus mirabilis</i> (Willmann, 1951)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	супралитораль	
<i>Cornigamasus lunaris</i> (Berlese, 1882)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз		
<i>Gamasodes fimbriatus</i> (Karg, 1971)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т		
<i>Gamasodes spiniger</i> (Trägårdh, 1910)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз		
<i>Lysigamasus</i> cf. <i>schweizeri</i> Bhattacharyya, 1963	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; АТ		IV
<i>Paragamasus integer</i> (Bhattacharyya, 1963)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-сЕ; АБ		IV
<i>Paragamasus robustus</i> (Oudemans, 1902)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-зЕ; Т		
<i>Pergamasus brevicornis</i> Berlese, 1903	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	Е; АТ		
<i>Pergamasus crassipes</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз		
<i>Phorytocarpais fimetorum</i> (Berlese, 1903)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз		
<i>Phorytocarpais kempersi</i> (Oudemans, 1902)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	II	
<i>Rhabdocarpais consanguineus</i> (Oudemans et Voigts, 1904)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Saprogamasus gracilis</i> (Karg, 1965)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Т		
<i>Vulgarogamasus halophilus</i> (Sellnick, 1957)	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-Е; АБ	II	
<i>Vulgarogamasus immanis</i> Berlese, 1903	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-сЕ; АБ	II	
<i>Vulgarogamasus kraepelini</i> (Berlese, 1905)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Т		
<i>Vulgarogamasus remberti</i> (Oudemans, 1912)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз	III	
<i>Vulgarogamasus trouessarti</i> (Berlese, 1889)	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Е; АТ	III	
<i>Vulgarogamasus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-			
Veigaiidae															

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик		
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	П; Пз	IV
<i>Veigaia kochi</i> (Trägårdh, 1901)	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV
<i>Veigaia sibirica</i> Bregetova, 1961	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	BE-C; Пз	IV
Rhodacaridae														
<i>Rhodacarus mandibularis</i> Berlese, 1921	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	IV
Digamasellidae														
<i>Dendrolaelaps trapezoids</i> Hirschmann, 1960	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	П; АТ	III
Ameroseiidae														
<i>Ameroseius corbiculus</i> (Sowerby, 1806)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз	
<i>Epicriopsis horridus</i> (Kramer, 1876)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ЗП; Пз	
Ascidae														
<i>Antennoseius oudemansi</i> (Thor, 1930)	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	Г; АМ	III
<i>Arctoseius breviceles</i> (Karg, 1969)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	
<i>Arctoseius cetratus</i> (Sellnick, 1940)	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	IV
<i>Arctoseius haarlovi</i> Lindquist et Makarova, 2011	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Г; А	IV
<i>Arctoseius idiodactylus</i> Lindquist, 1961	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Г; АМ	IV (?)
<i>Arctoseius insularis</i> (Willmann, 1952)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	III
<i>Arctoseius koltschaki</i> Makarova et Lindquist, 2013	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	П; АМ	IV
<i>Arctoseius minutus</i> (Halbert, 1915)	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	Гр-ЗП; Пз	
<i>Arctoseius multidentatus</i> Evans, 1955	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	Г; А	III (?)
<i>Arctoseius nikolskyi</i> Makarova et Petrova, 1992	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	Г; АБМ	
<i>Arctoseius ornatus</i> Lindquist, 1961	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	Г; АБМ	III
<i>Arctoseius semiscissus</i> (Berlese, 1892)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
<i>Iphidozercon colliculatus</i> Gwiazdowicz et Marchenko 2012	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	С; АБ		
<i>Iphidozercon gibbus</i> (Berlese, 1903)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Пз ВЕ-С-ДВ;		
<i>Iphidozercon poststigmatus</i> Gwiazdowicz, 2003	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Б ЗП; Пз	IV	
<i>Neojordensia levis</i> (Oudemans et Voigts, 1904)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Т	IV	
<i>Neojordensia meritricha</i> Athias-Henriot, 1973	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз	III	
<i>Neojordensia sinuata</i> Athias-Henriot, 1973	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АМ	III	
<i>Zerconopsis labradorensis</i> Evans & Hyatt, 1960	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	П; АТ	III	
<i>Zerconopsis moestairi</i> (Schweizer, 1949)	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-			
Blattisociidae															
<i>Cheiroseius bryophilus</i> (Karg, 1969)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Е; А-Т	IV	
<i>Cheiroseius cassiteridium</i> (Evans et Hyatt, 1960)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз		
<i>Cheiroseius curtipes</i> (Halbert, 1923)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	III	
<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	сК; Пз	III	
<i>Cheiroseius salicorniae</i> (Willmann, 1949)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; АБ	II	
Ologamasidae															
<i>Acugamasus montanus</i> (Willmann, 1936)	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	П; Пз	IV	
Melicharidae															
<i>Proctolaelaps parvanalis</i> (Thor, 1930)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	Г; АМ	IV	
<i>Proctolaelaps pygmaeus</i> (Müller, 1859)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	К; Пз	III	
Halolaelapidae															

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) aff. evansi</i> Blaszak et Ehrnsberger, 1995	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Б	II	
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) gerlachi</i> Hirschmann, 1966	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-СЕ; АБ	II	
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) cf. gerlachi</i> Hirschmann, 1966	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	Г; А	II	
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) janinae</i> Blaszak et Ehrnsberger, 1995	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	сЕ; АБ	II	
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) marinus</i> (Brady, 1875)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	II	
<i>Halolaelaps (Halolaelaps) celticus</i> Halbert, 1915	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Пз	II	
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) balticus</i> (Sellnick, 1957)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	II	
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) coxalis</i> Willmann, 1957	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-Е; АБ	II	
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) incisus</i> Hyatt, 1956	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	СЕ; АБ	II	
<i>Halolaelaps (Saprogamasellus) sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Б	II	
<i>Saprolaelaps punctulatus</i> Leitner, 1946	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	ЗП; Пз	III	
<i>Saprosecans baloghi</i> Karg, 1964	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
Pachylaelapidae															
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	ВЕ-С; Пз	IV	
Macrochelidae															
<i>Dissoloncha superba</i> (Hull, 1918)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	II	
<i>Marocheles glaber</i> (Müller, 1860)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	III	
<i>Macrocheles scutatus</i> (Berlese, 1904)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	IV (?)	
Eviphididae															

В и д	С у б а р к т и к а			Н и з к а я А р к т и к а						В ы с о к а я А р к т и к а			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
<i>Alliphis halleri</i> (G. et R. Canestrini, 1881)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	II	
<i>Thinoseius spinosus</i> (Willmann, 1939)	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	Г; Пз		
Phytoseiidae															
<i>Amblyseius neobernhardi</i> Athias-Henriot, 1966	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т	III	
<i>Amblyseius similifloridanus</i> (Hirschmann, 1962)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; Т		
<i>Neoseiulus cf. ellesmerei</i> (Chant et Hansell 1971)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Г; А	IV	
Laelapidae															
<i>Gaeolaelaps nolli</i> (Karg, 1962)	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Gaeolaelaps aculeifer</i> (Canestrini, 1883)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	IV	
<i>Haemogamasus pontiger</i> (Berlese, 1904)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	IV	
<i>Ololaelaps placentula</i> (Berlese, 1887)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз	IV	
<i>Ololaelaps sellnicki</i> Bregetova et Koroleva, 1964	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	Г; АТ	IV	
O R I B A T I D A															
Brachychthoniidae															
<i>Brachychthonius berlesei</i> Willmann, 1928	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Brachychthonius impressus</i> Moritz, 1976	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	Г; Пз		
<i>Brachychthonius pius</i> Moritz, 1976	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Eobrachychthonius latior</i> (Berlese, 1910)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Eobrachychthonius oudemansi</i> van der Hammen, 1952	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	К; Пз	IV	
<i>Liochthonius brevis</i> (Michael, 1888)	-	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	сК; Пз	IV	
<i>Liochthonius ohnishii</i> Chinone, 1978	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик		
<i>Sellnickochthonius immaculatus</i> (Forsslund, 1942)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV
<i>Sellnickochthonius suecicus</i> (Forsslund, 1942)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV
<i>Sellnickochthonius zelawaiensis</i> (Sellnick, 1928)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	сК; Пз	IV
Hypochthoniidae														
<i>Hypochthonius rufulus</i> C.L. Koch, 1835	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
Cosmochthoniidae														
<i>Cosmochthonius lanatus</i> (Michael, 1885)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	К; Пз	IV
Oribotritiidae														
<i>Oribotritia berlesei</i> (Michael, 1898)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ЗП; Т	
Phthiracaridae														
<i>Phthiracarus borealis</i> (Trägårdh, 1910)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	
<i>Phthiracarus globosus</i> (C.L. Koch, 1841)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
Crotoniidae														
<i>Camisia dictyna</i> Colloff, 1993	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Г; АМ	IV
<i>Camisia biurus</i> (C.L. Koch, 1839)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сЛ; Пз	
<i>Camisia spinifer</i> (C.L. Koch, 1835)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
<i>Platynothrus thori</i> (Berlese, 1904)	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	Г, О; Пз	IV
<i>Platynothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	+	-	-	-	+		-	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	Г; АБ	IV
Hermanniidae														
<i>Hermannia nodosa</i> Michael, 1888	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-Е; АБ	III
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	Г; АБ	IV

В и д	С у б а р к т и к а			Н и з к а я А р к т и к а						В ы с о к а я А р к т и к а			Ареал	Экологическая группа
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик		
<i>Hermannia scabra</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	Г; АТ	IV
<i>Hermannia subglabra</i> Berlese, 1910	+	+	-	(cf.)	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	III
Malaconothridae														
<i>Tyrphonothrus maior</i> (Berlese, 1910)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	К; Пз	IV
<i>Tyrphonothrus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Nanhermanniidae														
<i>Nanhermannia coronata</i> Berlese, 1913	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	
Trhypochthoniellidae														
<i>Trhypochthoniellus longisetus</i> (Berlese, 1904)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз	IV
Damaeidae														
<i>Epidamaeus affinis</i> Bulanova-Zachvatkina, 1957	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Б	
<i>Epidamaeus karelicus</i> Bulanova-Zachvatkina, 1957	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Б	
<i>Epidamaeus</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-		
Eremaeidae														
<i>Eueremaes oblongus</i> (C.L. Koch, 1836)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АТ	
Astegistidae														
<i>Furcoribula furcillata</i> (Nordenskiöld, 1901)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Т	
Liacaridae														
<i>Adoristes poppei</i> (Oudemans, 1906)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	
<i>Liacarus subterraneus</i> (C.L. Koch, 1844)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Т	

В и д	С у б а р к т и к а			Н и з к а я А р к т и к а						В ы с о к а я А р к т и к а			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
Carabodidae															
<i>Carabodes areolatus</i> Berlese 1916	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Пз		
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael, 1884)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз		
<i>Carabodes rugosior</i> Berlese, 1916	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз		
Autognetidae															
<i>Conchogneta willmanni</i> (Dyrdowska, 1929)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; Т		
Peloppiidae															
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann, 1804)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Ceratoppia sphaerica</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	сК; АБ	IV	
Oppiidae															
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	К; Пз	IV	
<i>Opiella (Moritzoppia) clavigera</i> (Hammer, 1952)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ		
<i>Opiella (Moritzoppia) neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	Г; Пз	IV	
<i>Opiella (Moritzoppia) cf. similis</i> (Gordeeva et Grishina, 1991)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Г; АБ	IV	
<i>Oppiella (Moritzoppia) translamellata</i> (Willmann, 1923)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	III	
<i>Oppiella (Oppiella) nova</i> (Oudemans, 1902)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз		
Quadropiidae															
<i>Quadropia quadricarinata</i> (Michael, 1885)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	К; Пз		
Thyrisomidae															
<i>Banksinoma lanceolata</i> (Michael, 1885)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ск; Пз	III	
<i>Banksinoma setosa</i> Rjabinin, 1974	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	Г; АБ	IV	

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа	
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик			
Suctobelbidae															
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>subtrigona</i> (Oudemans, 1900)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV	
<i>Suctobelbella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-			
Tectocephidae															
<i>Tectocephus knuellei</i> Vanek, 1960	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	ЗП; АТ		
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	К; Пз	IV	
<i>Tectocephus</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
Ameronothridae															
<i>Ameronothrus lineatus</i> (Thorell, 1871)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	II	
<i>Ameronothrus marinus</i> (Banks, 1896)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Б	I	
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	Г; АБ	II	
Phenopelopidae															
<i>Eupelops</i> cf. <i>claviger</i> (Berlese, 1916)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	П; АТ	IV	
<i>Eupelops plicatus</i> (C.L. Koch, 1835)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АТ	IV	
<i>Eupelops planicornis</i> (Schrank, 1803)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П; АБ		
<i>Eupelops septentrionalis</i> (Trägårdh, 1910)	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	Г; АБ	IV	
<i>Eupelops strenzkei</i> (Knülle, 1954)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Е; АТ	IV	
Achipteriidae															
<i>Achipteria nitens</i> (Nicolet, 1855)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз		
Tegoribatidae															
<i>Tegoribates latirostris</i> (C.L. Koch, 1844)	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	П; АТ	IV	

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик		
Oribatulidae														
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV
Parakalummidae														
<i>Neoribates (Neoribates) roubali</i> (Berlese, 1910)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Scheloribatidae														
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese, 1908) (= <i>Scheloribates initialis</i> Berlese, 1908)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	К; Пз	IV
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C.L. Koch, 1836)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	IV
<i>Scheloribates latipes</i> (C.L. Koch, 1844)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	
<i>Scheloribates pallidulus</i> (C.L. Koch, 1841)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
Ceratozetidae														
<i>Ceratozetes gracilis</i> (Michael, 1884)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	сК; Пз	
<i>Ceratozetes thienemanni</i> Willmann, 1943	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	Г; АБ	IV
<i>Ghilarovizetes longisetosus</i> (Hammer, 1952)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Г; АБ	III (?)
<i>Melanozetes mollicomus</i> (C.L. Koch, 1839)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; АБ	
<i>Fuscozetes fuscipes</i> (C.L. Koch, 1844)	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV
<i>Fuscozetes tatricus</i> Seniczak, 1993	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	П; АМ	IV
<i>Sphaerozetes cf. orbicularis</i> (C.L. Koch, 1835)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	П; Пз	
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	Г; АМ	III
<i>Trichoribates incisellus</i> (Kramer, 1897)	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	Г; Пз	IV
<i>Trichoribates trimaculatus</i> (C.L. Koch, 1836)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Пз	

В и д	Субарктика			Низкая Арктика						Высокая Арктика			Ареал	Экологическая группа
	Белое море	Кольский залив	Губа Зеленецкая	Шойна	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма	о. Шокальского	Диксон	о. Большевик		
Chamobatidae														
<i>Chamobates birulai</i> (Kulczynski, 1902)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Гр-П; АТ Г; Пз П; Пз	IV
<i>Chamobates borealis</i> (Trägårdh, 1902)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Chamobates voigtsi</i> (Oudemans, 1902)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Punctoribatidae														
<i>Mycobates</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	П; Т Г; АБ	III I
<i>Punctoribates sellnicki</i> Willmann, 1928	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Zachvatkinibates quadrivertex</i> (Halbert, 1920)	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-		
Galumnidae														
<i>Pergalumna nervosa</i> (Berlese, 1914)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г; Б	

Приложение 2

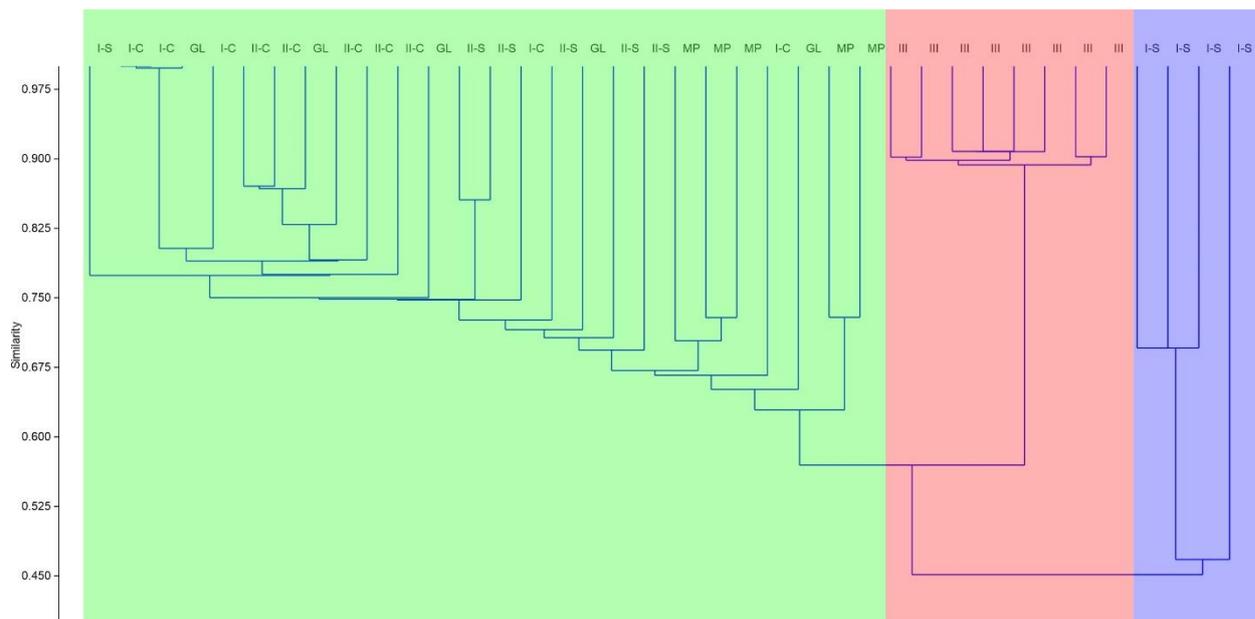


Рисунок П1. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях о. Шокальского, Карского море (Таблица 5.1). Обозначения проб: I-S – зона *Puccinellia phryganodes*, пробы песчаного грунта; I-C – зона *P. phryganodes*, пробы глинистого грунта; II-S – зона *Carex subspathacea*, пробы песчаного грунта; II-C – зона *C. subspathacea*, пробы глинистого грунта; MP – линник казарок; GL – помет казарок на линнике; III – верхняя зона приморского марша (марш высокого уровня; *Poa* sp., *Deschampsia borealis*, *Dicranum* sp.).

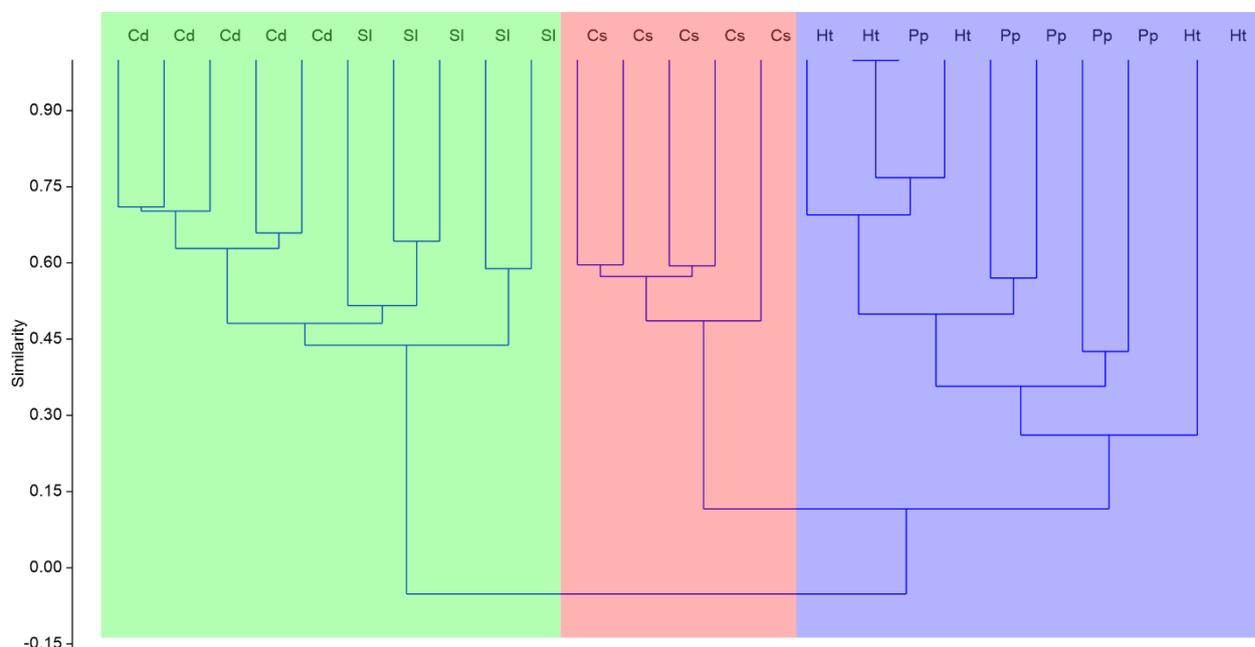


Рисунок П2. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях Паханческой губы, Печорское море (Таблица 5.3). Обозначения проб: Ht – заросли *Hippuris tetrphylla*; Pp – приморский луг низкого уровня с доминированием *Puccinellia phryganodes*; Cs – приморский луг среднего уровня с доминированием *Carex subspathacea*; Cd – приморский луг высокого уровня с доминированием *Calamagrostis deschampsoides* и *Carex*

rariflora; SI – переходная зона (на границе с тундрой) с преобладанием ив (*Salix lanata*, *S. glauca*).

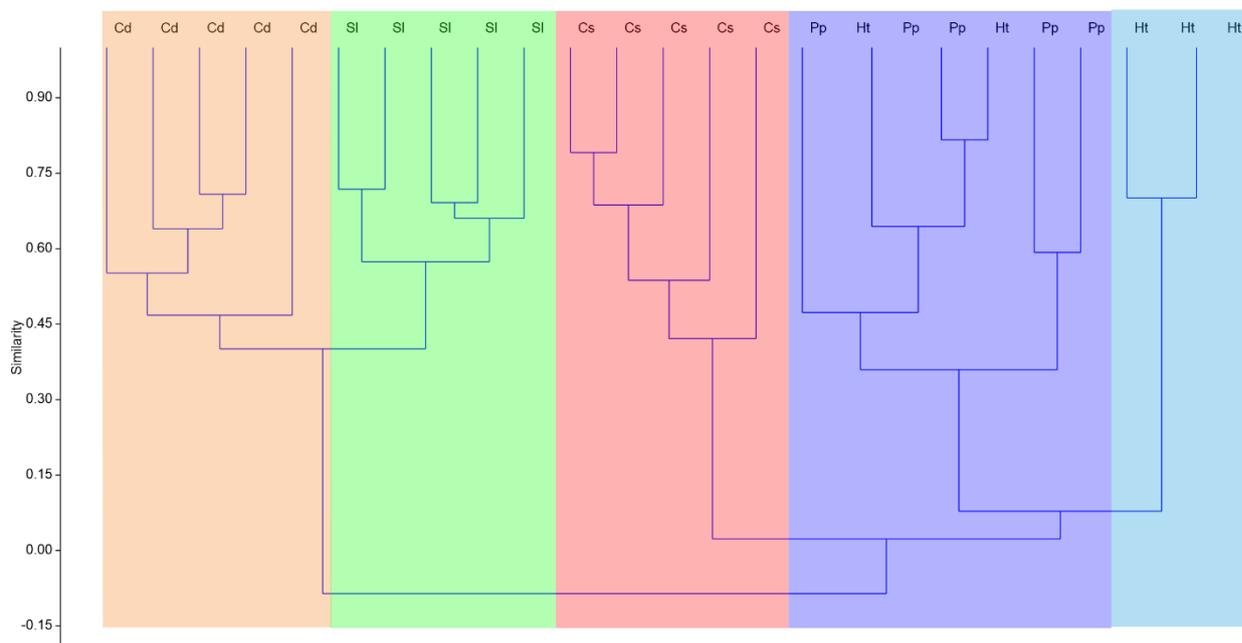


Рисунок ПЗ. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях Хайпудырской губы, Печорское море (Таблица 5.5). Обозначения проб: Ht – заросли *Hippuris tetrphylla*; Pp – приморский луг низкого уровня с доминированием *Puccinellia phryganodes*; Cs – приморский луг среднего уровня с доминированием *Carex subspathacea*; Cd – приморский луг высокого уровня с доминированием *Calamagrostis deschampsoides* и *Carex rariflora*; SI – переходная зона (на границе с тундрой) с преобладанием ив (*Salix lanata*, *S. glauca*).

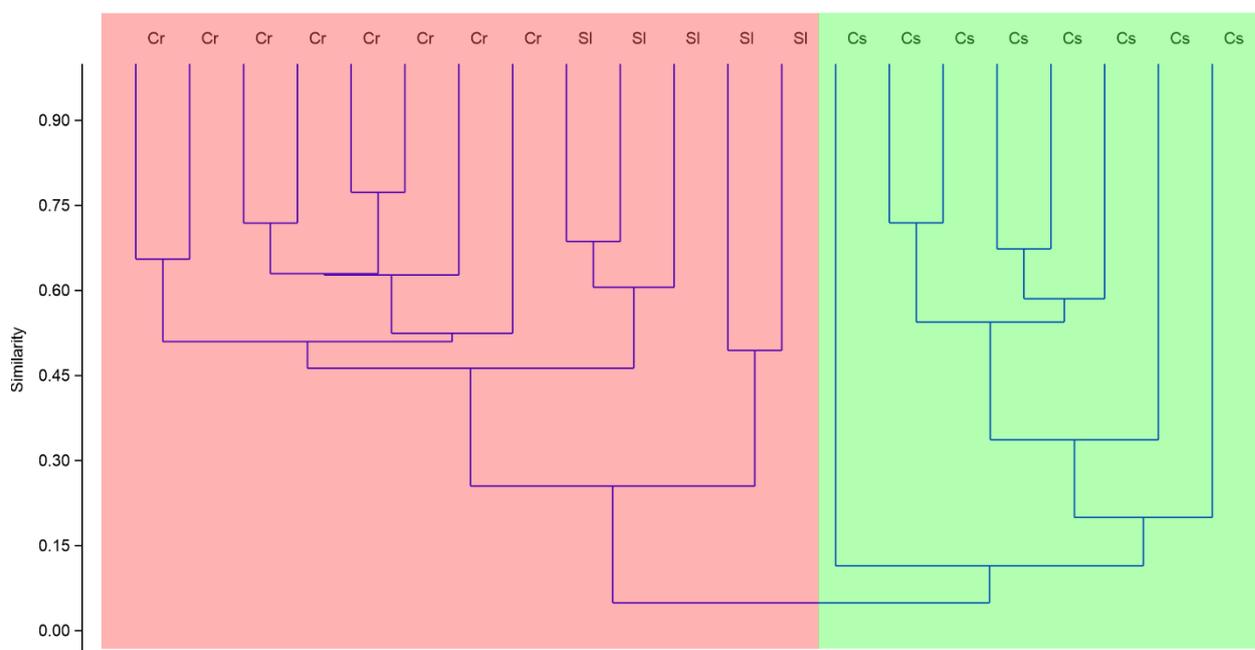


Рисунок П4. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях Болванской губы, Печорское море (Таблица 5.7). Обозначения проб: Cs –

солончатый марш низкого уровня (осоковое болото) с *Carex salina*; Cr – солончатый марш верхнего уровня (осоковое болото) с *Carex rariflora* и *Calamagrostis deschampsoides*; заболоченные ивняки с *Salix lanata* и *S. glauca*.

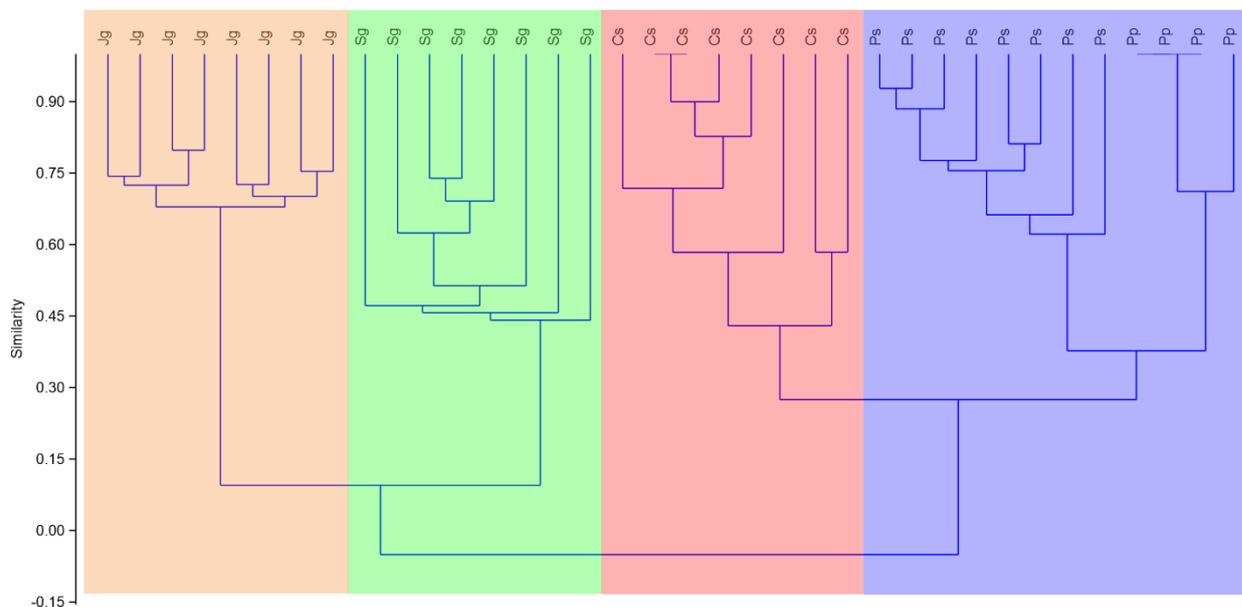


Рисунок П5. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях устья р. Шойна, п-ов Канин, Белое море (Таблица 5.9). Обозначения проб: Pr – осушка с *Puccinellia phryganodes*; Ps – луг низкого уровня с *Plantago schrenki*; Cs – луг среднего уровня с *Carex subspathacea* и *Triglochin maritimum*; Jg – луг высокого уровня с *Juncus gerardi*; Sg – переходная зона (на границе с тундрой), с *Salix glauca* и *Salix reptans*.

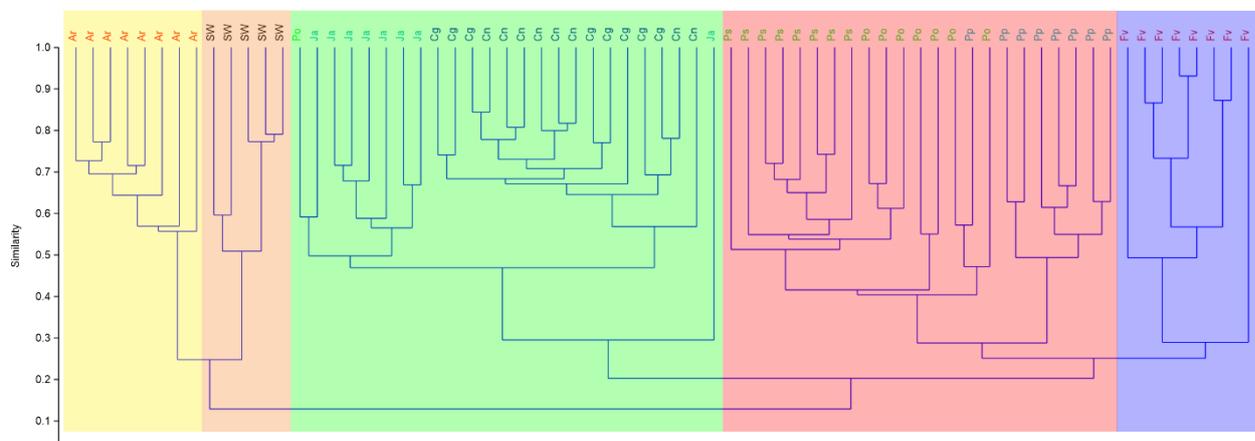


Рисунок П6. Кластеризация группировок клещей (UPGMA, Rho) в береговых местообитаниях Кольского залива, Баренцево море (Таблица 5.11). Обозначения проб: Fv – нижняя литораль, зона *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*; литораль, Ps – нижняя литораль, парцелла *Plantago schrenki*, Po – нижняя литораль, парцелла *Poa* sp., Pr – средняя литораль, парцелла *Puccinellia phryganodes*; Ja – средняя литораль, парцелла *Juncus atrofuscus*; Cg – верхняя литораль, парцелла *Carex glareosa*, Cn – верхняя литораль, парцелла *Calamagrostis neglecta*; Ar – луг на супаралитерали (*Agropyron repens*, *Carex* sp., *Agrostis stolonifera*, *Leymus arenarius*, *Ligusticum scoticum*); SW – выбросы водорослей.

Приложение 3

Таблица П2. Видовой состав клещей, обитающих в грунте под ассоциацией *Puccinellietum phryganodis* в российской Арктике.

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
MESOSTIGMATA														
Uropodidae														
<i>Phaulodinychus japonorepleta</i> Hiramatsu, 1980	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Phaulodinychus cf. littoralis</i> (Trouessart, 1902)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phaulodinychus repletus</i> Berlese, 1904	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parasitidae														
<i>Phoritocarpais kempersi</i> (Oudemans, 1902)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassogamasus sidortschukae</i> Makarova, 2019	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Vulgarogamasus trouessarti</i> (Berlese, 1889)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Digamasellidae														
<i>Dendrolaelaps aff. halophilus</i> (Willman, 1951)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Dendrolaelaps trapezoides</i> Hirschmann, 1960	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ascidae														
<i>Antennoseius oudemansi</i> (Thor, 1930)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Arctoseius nikolskyi</i> Makarova & Petrova, 1992	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Arctoseius ornatus</i> Lindquist, 1961	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Zerconopsis moestairi</i> (Schweizer, 1949)	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
Blattisociidae														
<i>Cheiroseius curtipes</i> (Halbert, 1923)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cheiroseius salicorniae</i> (Willmann, 1949)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melicharidae														
<i>Proctolaelaps pygmaeus</i> (Müller, 1859)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proctolaelaps parvanalis</i> (Thor, 1930)														
Halolaelapidae														
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) aff. <i>evansi</i> Blaszak & Ehrensberger, 1995	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) cf. <i>gerlachi</i> Hirschmann, 1966	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) sp. aff. <i>gerlachi</i> 2 Hirschmann, 1966	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) cf. <i>marinus</i> (Brady, 1875)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halolaelaps</i>) <i>celticus</i> Halbert, 1915	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halolaelaps</i>) sp. gr. <i>orientalis</i> Ishikawa, 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Halogamasellus</i>) sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Saprogamasellus</i>) <i>coxalis</i> Willmann, 1957	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps</i> (<i>Saprogamasellus</i>) sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Saprolaelaps punctulatus</i> Leitner, 1946	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Macrochelidae														
<i>Dissolonychcha superba</i> (Hull, 1918)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eviphididae														
<i>Thinoseius oxidentalipacificus</i> Klimov, 1998	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Thinoseius spinosus</i> (Willmann, 1939)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Phytoseiidae														
<i>Neoseiulus cf. ellesmeri</i> (Chant et Hansell 1971)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Laelapidae														
<i>Gaeolaelaps nollii</i> (Karg, 1962)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PROSTIGMATA														
Bdellidae														
<i>Bdella muscorum</i> Ewing, 1909	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cunaxoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neomolgus littoralis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Octobdellodes</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupodidae														
<i>Benoinyssus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Claveupodes</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupodes voxencollinus</i> Thor, 1934	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Fileupodes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Neoprotereunetes boernerii</i> (Thor, 1934)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Neoprotereunetes</i> aff. <i>boernerii</i> (Thor, 1934)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Neoprotereunetes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Halacaridae														
<i>Rhomognathides</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
Tydeidae														
<i>Lorryia</i> sp. 1	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lorryia</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tydeus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+
Iolinidae														
<i>Coccalicus clavatus</i> Willmann, 1952	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Eriophyidae														
Eriophyidae gen. sp. 1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Eriophyidae gen. sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Erythraeidae														
<i>Abrolophus</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Hauptmania</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Microtrombidiidae														
<i>Willmaniella</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stigmaeidae														
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>salinus</i> sensu Evans, 1954	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>longisetosus</i> sensu Wood, 1974	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cheyllostigmaeus</i> sp. <i>Eustigmaeus rhodomela</i> (C.L. Koch, 1841)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Stigmaeus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Tetranychidae														
<i>Bryobia praetiosa</i> C.L. Koch, 1836	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
Pygmephoridae														
<i>Siteroptes</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Neopygmephoridae														
<i>Bakerdania</i> sp.	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Scutacaridae														
<i>Scutacarus liber</i> Khaustov, 2008	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тайск, устье р. Яна
<i>Scutacarus montanus</i> (Paoli, 1911)	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Tarsonemidae														
<i>Steneotarsonemus arcticus</i> Lindquist, 1986	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Tarsonemus talpae</i> Schaarschmidt, 1959	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ENDEOSTIGMATA														
Nanorchestidae														
<i>Nanorchestes gilli</i> Strandtmann, 1982	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Nanorchestes jodiae</i> Strandtmann, 1982	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Terpnacaridae														
<i>Terpnacarus bouvieri</i> Grandjean, 1939	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Alicorhagiidae														
<i>Alicorhagia fragilis</i> Grandjean, 1939	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ORIBATIDA														
Brachychthoniidae														
<i>Brachychthonius impressus</i> Moritz, 1976	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sellnickochthonius zelawaiensis</i> (Sellnick, 1928)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Cosmochthoniidae														
<i>Cosmochthonius lanatus</i> (Michael, 1885)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Hermanniiidae														
<i>Hermannia clara</i> Sitnikova, 1975	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hermannia nodosa</i> Michael, 1888	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Hermannia subglabra</i> Berlese, 1910	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oppiidae														

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Opiella (Moritzoppia) neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opiella (Moritzoppia) translamellata</i> (Willmann, 1923)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opiella (Moritzoppia) sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Tectocepheidae														
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Ameronothridae														
<i>Ameronothrus lineatus</i> (Thorell, 1871)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ameronothrus marinus</i> (Banks, 1896)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+
Achipteriidae														
<i>Achipteria sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Oribatellidae														
<i>Oribatella arctica</i> Thor, 1930	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Oribatulidae														
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Scheloribatidae														
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratozetidae														
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
Punctoribatidae														
<i>Zachvatkinibates maritimus</i> Shaldybina, 1973	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+

Таксон	Кольский залив	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	о. Большевик	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Zachvatkinibates quadrivertex</i> (Halbert, 1920)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ASTIGMATA														
Acaridae														
<i>Acarus siro</i> Linnaeus, 1758	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acarus cf. farris</i> (Oudemans, 1905)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Schwiebea</i> sp. 2	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tyrophagus similis</i> Volgin, 1949	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hyadesidae														
<i>Hyadesia fusca</i> (Lohm, 1893)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Histiostomatidae														
<i>Histiostoma</i> sp. 1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Histiostoma</i> sp. 2	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица ПЗ. Видовой состав клещей, обитающих в грунте под ассоциацией *Caricetum subspathaceae* в российской Арктике.

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
MESOSTIGMATA															
Polyaspididae															
<i>Iphidinychus gaieri</i> (Schweizer, 1961)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dinychidae															
<i>Dinychus micropunctatus</i> Evans, 1955	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Uropodidae															
<i>Phaulodinychus japonorepleta</i> Hiramatsu, 1980	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Phaulodinychus repletus</i> Berlese, 1904	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zerconidae															
<i>Zercon joduthae</i> (Sellnick, 1944)	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Parasitidae															
<i>Pergamasus brevicornis</i> Berlese, 1903	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phoritocarpais kempersi</i> (Oudemans, 1902)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rhabdocarpais</i> sp. gr. <i>consanguineus</i> (Oudemans & Voigts, 1904)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Vulgarogamasus trouessarti</i> (Berlese, 1889)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vulgarogamasus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Veigaiidae															
<i>Gamasolaelaps excisus</i> (C.L. Koch, 1879)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Veigaia sibirica</i> Bregetova, 1961	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Digamasellidae															

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Dendrolaelaps</i> aff. <i>halophilus</i> (Willman, 1951)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Dendrolaelaps trapezoides</i> Hirschmann, 1960	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Pachylaelapidae															
<i>Pachylaelaps kievati</i> (Davydova, 1971)	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ascidae															
<i>Antennoseius oudemansi</i> (Thor, 1930)	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Arctoseius cetratus</i> (Sellnick, 1940)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arctoseius idiodactylus</i> Lindquist, 1961	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Arctoseius multidentatus</i> Evans, 1955	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Arctoseius nikolskyi</i> Makarova & Petrova, 1992	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-
<i>Arctoseius ornatus</i> Lindquist, 1961	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Iphidozercon colliculatus</i> Gwiazdowicz & Marchenko 2012	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neojordensia levis</i> (Oudemans & Voigts, 1904)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neojordensia sinuata</i> Athias-Henriot, 1973	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zerconopsis labradorensis</i> Evans & Hyatt, 1960	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Zerconopsis moestairi</i> (Schweizer, 1949)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Blattisociidae															
<i>Cheiroseius necorniger</i> (Oudemans, 1903)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cheiroseius salicorniae</i> (Willmann, 1949)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cheiroseius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
Halolaelapidae															
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) janinae</i> Blaszak & Ehrnsberger, 1995	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps (Halolaelaps) celticus</i> Halbert, 1915	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) sp. aff. gerlachi</i> 2 Hirschmann, 1966	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) cf. marinus</i> (Brady, 1875)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Halolaelaps (Halogamasellus) sp. 3</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Saprolaelaps punctulatus</i> Leitner, 1946	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ologamasidae															
<i>Acugamasus montanus</i> (Willmann, 1936)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Melicharidae															
<i>Proctolaelaps pygmaeus</i> (Müller, 1859)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proctolaelaps parvanalis</i> (Thor, 1930)	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
Eviphididae															
<i>Thinoseius oxidentalipacificus</i> Klimov, 1998	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Thinoseius spinosus</i> (Willmann, 1939)	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Phytoseiidae															
<i>Amblyseius neobernhardi</i> Athias-Henriot, 1966	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neoseiulus cf. ellesmeri</i> (Chant et Hansell 1971)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-
Laelapidae															

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Gaeolaelaps nollii</i> (Karg, 1962)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gaeolaelaps euparadactylifer</i> Joharchi, 2021	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ololaelaps sellnicki</i> (Bregetova & Koroleva, 1964)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PROSTIGMATA															
Bdellidae															
<i>Bdella muscorum</i> Ewing, 1909	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Neomolgus littoralis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Cunaxidae															
<i>Cunaxoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupodidae															
<i>Benoinyssus</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Benoinyssus</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Claveupodes</i> sp.	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocceupodes mollicellus</i> (C.L. Koch, 1838)	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cocceupodes</i> cf. <i>stellatus</i> Strandtmann et Prasse, 1977	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Eupodes</i> cf. <i>voxencollinus</i> Thor, 1934	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupodes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filieupodes paradoxus</i> (Weis-Fogh, 1948)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fileupodes</i> sp.	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-
<i>Neoprotereunetes boernerii</i> (Thor, 1934)	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Neoprotereunetes</i> aff. <i>boernerii</i> (Thor, 1934)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Neoprotereunetes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Rhagidiidae															
<i>Rhagidia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
Tydeidae															
<i>Lorryia</i> sp. 1	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lorryia</i> sp. 2	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lorryia</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tydeus</i> sp.	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-
Tydeidae gen. sp. 1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tydeidae gen. sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Ereynetidae															
<i>Ereynetes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Iolinidae															
<i>Coccalicus clavatus</i> Willmann, 1952	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratriophtydeus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tydeolus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Penthalodidae															
<i>Penthalodes ovalis</i> (Dugès, 1834)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Eriophyidae															
<i>Aculodes</i> sp.	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Eriophyidae gen. sp. 1	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Erythraeidae															
<i>Abrolophus</i> sp. 1	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Abrolophus</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Hauptmannia</i> sp. 2	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hauptmannia</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Podothrombiidae															
<i>Podothrombium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Microtrombidiidae															
<i>Microtrombidium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Stigmaeidae															
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>salinus</i> sensu Evans, 1954	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-
<i>Cheyllostigmaeus</i> cf. <i>longisetosus</i> sensu Wood, 1974	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Cheyllostigmaeus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Eustigmaeus rhodomela</i> (Koch, 1841)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Eustigmaeus</i> cf. <i>tjumeniensis</i> Khaustov et Tolstikov, 2014	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Stigmaeus</i> cf. <i>parmatius</i> Summers, 1962	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Stigmaeus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Tetranychidae															
<i>Bryobia praetiosa</i> C.L. Koch, 1836	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
Pygmephoridae															
<i>Siteroptes</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Neopygmephoridae															
<i>Bakerdania palustris</i> Khaustov, 2008	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 1	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Bakerdania</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bakerdania</i> sp. 6	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Microdispidae															
Microdispidae gen. sp.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Scutacaridae															
<i>Scutacarus liber</i> Khaustov, 2008	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus iugosus</i> Khaustov, 2008	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus montanus</i> (Paoli, 1911)	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus offaliensis</i> Momen et Curry, 1987	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Scutacarus obvius</i> Khaustov, 2008	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus</i> sp. 2	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutacarus</i> sp. 3	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tarsonemidae															
<i>Steneotarsonemus arcticus</i> Lindquist, 1986	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>Tarsonemus talpae</i> Schaarschmidt, 1959	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
ENDEOSTIGMATA															
Nanorchestidae															

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Nanorchestes gilli</i> Strandtmann, 1982	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Nanorchestes cf. jodiae</i> Strandtmann, 1982	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Terpnacaridae															
<i>Alycosmesis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
ORIBATIDA															
Brachychthoniidae															
<i>Liochthonius cf. brevis</i> (Michael, 1888)	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
Crotoniidae															
<i>Heminothrus thori</i> (Berlese, 1904)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Platynothrus punctatus</i> (L. Koch, 1879)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Hermanniidae															
<i>Hermannia clara</i> Sitnikova, 1975	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hermannia nodosa</i> Michael, 1888	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
Opiiidae															
<i>Dissorhina ornata</i> (Oudemans, 1900)	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opiella (Moritzoppia)</i> <i>neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Opiella (Moritzoppia)</i> <i>similis</i> (Gordeeva & Grishina, 1991)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Thyrisomidae															
<i>Banksinoma setosa</i> Rjabinin, 1974	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Tectocephidae															
<i>Tectocephus cf.</i> <i>knuellei</i> Vanek, 1960	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-
Ameronothridae															

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+
Achipteriidae															
<i>Achipteria</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Tegoribatidae															
<i>Tegoribates latirostris</i> (C.L. Koch, 1844)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Oribatellidae															
<i>Oribatella arctica</i> Thor, 1930	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Oribatulidae															
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Schelorbitidae															
<i>Liebstadia similis</i> (Michael, 1888)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratozetidae															
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ghilarovizetes longisetosus</i> (Hammer, 1952)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Svalbardia lucens</i> (L. Koch, 1879)	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Punctoribatidae															
<i>Zachvatkinibates maritimus</i> Shaldybina, 1973	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Zachvatkinibates quadrivertex</i> (Halbert, 1920)	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ASTIGMATA															
Acaridae															
<i>Schwiebea</i> cf. <i>danielopoli</i> Fain, 1982	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Schwiebea</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Schwiebea</i> sp. 2	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Histiostomatidae															
<i>Histiostoma</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Histiostoma</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-

Таксон	Териберка	Дальние Зеленцы	Шойна, п-ов Канин	Болванская губа	Паханческая губа	Хайпудырская губа	о. Долгий	Амдерма, Югорский п-ов	о. Шокальского, песчаный грунт	о. Шокальского, глинистый грунт	Диксон	Певек	Залив Лаврентия	Ольская лагуна	Тауйск, устье р. Яна
<i>Histiostoma</i> sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-