

На правах рукописи

Бизин Михаил Сергеевич

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

Специальность 1.5.12 – «зоология»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Работа выполнена в Лаборатории синэкологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Научный руководитель: **Макарова Ольга Львовна**
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая Лабораторией синэкологии ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты: **Шатров Андрей Борисович**
доктор биологических наук, главный научный сотрудник Лаборатории по изучению паразитических членистоногих ФГБУН Зоологического института РАН

Толстиков Андрей Викторович
кандидат биологических наук, доцент, первый проректор ФГАОУ ВО Тюменского государственного университета

Ведущая организация: **ФГБУН Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск**

Защита состоится « ____ » _____ 2025 года в __:__ на заседании Диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495) 952-35-84, e-mail: admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу vak.minobrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2025 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета

к.б.н. Е.А. Кацман

Актуальность исследований. Вот уже более века морские литорали используются как полигон для тестирования различных экологических гипотез (Верещака, 2010; Garbutt et al., 2017). Подавляющее большинство таких работ посвящено водным обитателям приливо-отливной зоны или же позвоночным животным, а комплекс наземных членистоногих до сих пор остается мало изученным, и существует априорное представление о его бедности (Adam, 1990; Атлас биологического разнообразия ..., 2011). Его основу составляют почвенные микроартроподы, в том числе клещи, которые могут быть весьма многочисленны (Бызова и др., 1986; Forgie et al., 2013).

Несмотря на огромное разнообразие мировой акарофауны, на морскую литораль проникает ограниченное число филогенетических линий, не связанных между собой близким родством (Behan-Pelletier, Eamer, 2007; Krause et al., 2016; Pfingstl et al., 2023). Входящие в них роды и виды в разной степени ассоциированы с местообитаниями литоралей (Schulte, Weigmann, 1977) и демонстрируют большое число специфических адаптаций. 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 характеризуется неполнотой сведений как в таксономическом, так и в региональном аспектах (Procheş, 2001; Procheş, Marshall, 2001). Подавляющее большинство работ посвящено панцирным клещам, в меньшей степени – мезостигматам, в основном обитателям штормовых выбросов и некоторым специализированным литоральным родам, а также галобионтному семейству астигматических клещей Hyadesiidae. С другой стороны, данных о разнообразии и вкладе в парциальную фауну представителей Prostigmata, самой разнообразной группы клещей в целом (Zhang, 2013), очень немного.

Большинство исследований по разнообразию литоральных клещей выполнены на берегах морей Европы, а также Южной Африки, Новой Зеландии, Субантарктики и Антарктики, ряда тропических районов. В Арктике подобных работ практически не проводили, а специальных исследований, выполненных в ее российском секторе неизвестно.

В последние десятилетия к классическим таксономическим и фаунистическим работам добавились филогеографические исследования. В арктическом регионе, такие работы, выполненные на морских литоральных беспозвоночных, позволили значительно уточнить роль гляциальных рефугиумов и амфи-палеарктических дизъюнкций в формировании фаун (Laakkonen, 2015; Laakkonen et al., 2021). На примере литоральных клещей было интересно проверить: характерны для сухопутного компонента циркумполярной фауны 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 (Luxton, 1967a,b) сукцессионной динамики сообществ клещей штормовых выбросов (Strenzke, 1962; Макарова, Петрова-Никитина, 2008), а также специфических морфофизиологических и поведенческих адаптаций (Pfungstl, 2017). Не так много работ, где изучается вклад средовых факторов в пространственную неоднородность населения клещей литорали, степень соответствия растительных ассоциаций и таксоценов клещей, а также их географическая изменчивость. Арктические экосистемы в общем, и литоральные акароценозы, в частности, удобны для рассмотрения этих вопросов в силу своей относительной простоты организации (Чернов, 1975, 2012).

Цель работы: оценить таксономическое разнообразие клещей арктических литоралей в пределах российского сектора и выявить факторы, определяющие пространственную организацию их сообществ на локальном и глобальном уровнях.

Задачи:

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 этих изменений общим зоогеографическим трендам, характерным для фаун клещей Арктики в целом. В работе предложена экологическая классификация клещей, населяющих северные литорали, основанная на устойчивости видов к различному режиму затопления. Она 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. Это обстоятельство 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 растительными ассоциациями 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. На морских литоралиях происходит взаимодействие исходно морской и сухопутной фаун, представители которых демонстрируют набор своеобразных адаптивных стратегий и совместно формируют серии специфических сообществ. В силу своих малых размеров клещи осваивают широкий спектр литоральных местообитаний, и их группировки служат удобным объектом для исследования принципов сегрегации экологических ниш видов и механизмов экологического видообразования. Даже в условиях Крайнего Севера группа

демонстрирует относительно высокие уровни разнообразия и численности.

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. Исползованные генетические методы исследования стандартны для систематических и филогеографических работ такого рода. Сбор проб, их обработка и экстракция животных выполнены по протоколу, общепринятому при исследовании почвенных микроартропод. При анализе разнообразия клещей и структуры фауны также использованы традиционные подходы, включающие таксономический, ареалогический и экологический анализы. Анализ структуры населения клещей, выделения отдельных сообществ и факторный анализ проведены общепринятыми в современной экологической литературе методами (построение ординационных диаграмм и кластерный анализ). Для изучения влияния средовых факторов на распределение численности видов в пробах применяли анализ соответствий. Генетический анализ включал изучение изменчивости фрагмента гена *COI* и фрагмента D3 гена 28S рРНК. Автором с помощью коммерческих наборов были проведены выделение ДНК, амплификация, а также подготовка к секвенированию. Биоинформатическая обработка данных включала 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.

Личный вклад соискателя. Автор собирал или принимал участие в большей части полевых работ и обработки проб. Самостоятельно определял виды Mesostigmata и, частично, Oribatida. Фаунистический анализ и статистическая обработка экологических данных выполнена автором самостоятельно. Молекулярно-генетический анализ проведен автором при консультациях и помощи коллег.

Степень достоверности и апробация работы. Результаты работы представлены на международных и всероссийских конференциях:

- XV международной научной конференции студентов и аспирантов «Проблемы арктического региона», Мурманск, 2015 г.
- Конференции «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем», Архангельск, 2017 г.
- Конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана», Сыктывкар, 2017 г.
- XVIII Всероссийском совещании по почвенной зоологии, Москва, 2018 г.
- XV Международном акарологическом конгрессе, Анталья, 2018 г.
- XVI Съезде Русского энтомологического общества, Москва, 2022 г.
- Конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана», Сыктывкар, 2023 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 7 статей, из которых 7 опубликованы в изданиях, входящих в Перечень ВАК, а также 9 материалов конференций.

Благодарности. Я благодарен своему научному руководителю О.Л. Макаровой, а также А.Б. Бабенко и В.Д. Леонову, которые много сделали для улучшения этого исследования и рукописи диссертации. Я также признателен всем своим коллегам по Лаборатории синэкологии, а также руководителям своих студенческих работ – А.А. Рахлеевой и Ю.В. Лопатиной. За таксономические консультации, идентификацию растений и ассоциаций растительности, помощь при организации экспедиций и полевой работе, сбор материала, проведение генетического и элементного анализа, и подготовку иллюстраций я благодарю М.Д. Антипову, В.С. Артамонову, В.В. Берлинского, Д.И. Бермана, Г.В. Борисенко, А.Г. Буша, А.А. Горчаковского, О. Джохарчи, С.Г. Ермилова, К.А. Ермохину, Б.Д. Ефейкина, П.Б. Климова, Н.Е. Королеву, О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко, К.В. Макарова, Дж. Маколь, Ю.М. Марусика, А.А. Махрова, Н.В. Матвееву, А.А. Неплюхину, А.А. Неретину, А.А. Нехаеву, Д.С. Низовцева, И.Н. Пospelова, Г.С. Потапова, О.Л. Розанову, С.Б. Розенфельд, С.Э. Спиридонова, А.А. Хаустова, С.М. Цурикова, Ф.Е. Четверикова, С.В. Чиненко.

Основное содержание работы

Во **Введении** обоснована актуальность темы, сформулированы цель и задачи, описана научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

Глава 1. Обзор литературы

Обзор разделен на тематические блоки, соответствующие основным направлениям исследований литоральных видов клещей. Обсуждается выживаемость разных групп в морской воде, адаптационные механизмы, обеспечивающие газообмен в условиях затопления, а также ряд других морфологических, физиологических и поведенческих особенностей и информация о холодостойкости литоральных клещей Антарктики. Отдельный раздел посвящен способам расселения. Отмечено, что современное распространение

литоральных видов зачастую определяется климатическими колебаниями в четвертичное время.

Сделан акцент на том, что имеющиеся данные о составе литоральной акарофауны неоднородны как в региональном, так и в таксономическом отношении. Региональная изменчивость фауны, по-видимому, соответствует выделам, которые различают при зоогеографическом районировании литоралей по морским таксонам.

В обзоре также приведены опубликованные на сегодняшний день экологические классификации литоральных видов, кратко обсуждаются принципы отнесения к той или иной группе. Указано, что большинство экологических работ (кроме ранних) оперируют отдельными отрядами и подотрядами, или массовыми видами. В Арктике подобные исследования единичны.

Глава 2. Природа береговой зоны морей российской Арктики

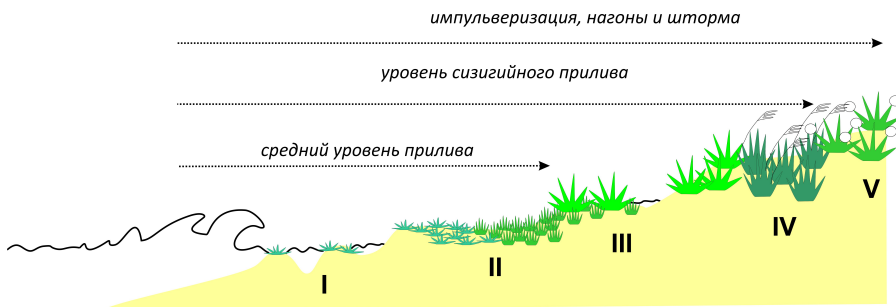


Рисунок 1. Обобщенная схема структуры растительного покрова морских берегов в Низкой Арктике на примере маршей Большеземельской тундры (по: Лавриненко, Лавриненко, 2018; 2021). Обозначения: I – пионерная фрагментарная растительность на границе ваттов и приморских лугов, II–IV – приморские луга низкого, среднего и высокого уровней, V – «заболоченные ивняки» – переходная зона между береговыми и тундровыми биотопами.

Глава включает разделы, посвященные природным условиям побережья Северного Ледовитого океана, в целом, характеристике литоральной галофитной растительности в Арктике и частные очерки особенностей основных районов работ. Среди важнейших природных условий береговой зоны арктических морей называются: (1) общая

суровость климатических условий, связанная с высокоширотным положением региона; (2) большое влияние штормовых и сгонно-нагонных волн на берег; (3) механическое воздействие льда на литораль; (4) высокая интенсивность как современной, так и исторической трансформации береговой линии.

В Арктике наиболее благоприятными для растительности и почвенных животных оказываются относительно защищенные участки берега в заливах и устьях рек, где развита приморская луговая растительность (Рисунок 1). Две ассоциации (*Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*) дальше других вариантов галофитной растительности проникают на север.

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Отбор и обработка проб, подготовка препаратов

Отбор проб выполнен по растительным поясам, соответствующим разным уровням приливного воздействия (Рисунок 1). Клещей экстрагировали в лаборатории с помощью эклекторов Тульгрена в течение 10–15 дней. Общий объем материала составляет 58 071 экземпляр клещей и 322 почвенных пробы, которые собраны во всех основных секторах, природных зонах и подзонах в пределах российского сектора Арктики.

3.2. Идентификация клещей

В разделе перечислены основные определители, каталоги, а также статейная литература, которую применяли для идентификации клещей.

3.3. Методы анализа региональных фаун, структуры и разнообразия таксоценов

В видовых списках, полученных для каждого района, анализировали соотношение таксономических групп, а также ареалогическую и экологическую структуру. Для ареалогического анализа (выполнен для Mesostigmata и Oribatida) применяли номенклатуру ареалов К.Б. Городкова (1984), включающую долготные и широтные характеристики. Сведения о распространении видов получены, главным образом, из работ, перечисленных в Разделе 3.2, а также из 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). Для количественной оценки вклада специализированных литоральных видов в структуру региональных акарофаун использовали оригинальную классификацию.

Для выделения отдельных сообществ был принят следующий алгоритм: (1) анализ структуры всего массива данных методами ординации (NMDS) и кластерного анализа; (2) проверка результатов группирования данных с помощью анализа сходства (ANOSIM); (3) определение для каждого сообщества списка индикаторных видов с помощью индекса Ю.А. Песенко (1982) и попарного сравнения состава сообществ с помощью процедуры SIMPER.

Связь почвенно-химических показателей и численности клещей в отдельных местообитаниях о. Шокальского описывали с помощью канонического анализа соответствий (ССА).

3.4 Методы почвенно-химических исследований

Исследование выполнено на пробах, собранных на маршах о. Шокальского (Карское море). Анализировали следующие характеристики: содержание хлорид-ионов (аргентометрия), содержание песчаной (0,25–0,5 мм) и глинистой (<0,25 мм) фракций (ситовой анализ), содержание общего азота и углерода (элементный анализатор Thermo Flash EA 1112), сухую массу растительных остатков, а также гипсометрический уровень (I–III), как отдельный фактор.

3.5. Молекулярно-генетические методы

Филогеографическую структуру литоральных клещей в Арктике изучили на примере массового циркумполярного арктобореального вида *Ameronothrus nigrofemoratus* (Ameronothridae, Oribatida).

Сбор животных выполнен по стандартному протоколу (описан в Разделе 3.1) в разных арктических и бореальных районах России в течение 2013–2023 гг. Тотальная геномная ДНК выделена протеиназным методом (Holterman et al., 2006). Были получены частичные последовательности фрагмента гена *COI* мтДНК и фрагмента D3 гена *28S* рРНК. Амплификация указанных фрагментов выполнена с помощью коммерческих наборов EncycloPlus PCR Kit (Евроген) с использованием пар праймеров LepF1/LepR1 (*COI*) и D3A/D3B (D3 фрагмент *28S*). Продукты реакции очищали

коммерческими наборами PCR CleanUp System kit (Евроген). Секвенирование выполнено в ЦКП «Геном» Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН.

Реконструкция гаплотипической сети проведена с помощью алгоритма “Median Joining” в программе PopART v.1.7. Построение филогенетического дерева – с помощью программы IQ-TREE, использовали модель замен K2P+I. Визуализация данных выполнена в программе MEGA 10.2.0. Использовали тест Мантеля для оценки изоляции региональных популяций (пакет are в R).

Глава 4. Фауна клещей морских литоралей российского сектора Арктики

4.1. Характеристика видового богатства клещей морских литоралей российского сектора Арктики

На широтном профиле от зоны полярных пустынь (остров Большевик) до Кольской Субарктики видовое богатство фаун отличается больше чем на порядок: от 6 до почти сотни видов. При этом субарктические районы и районы Низкой Арктики характеризуются приблизительно одинаковым уровнем разнообразия.

Таблица 1. Таксономическая структура литоральных фаун клещей западно-палеарктического сектора Арктики. 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 (в скобках – число видов)
	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, Histiotomatidae (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

Более того, разнообразие литоральных клещей практически не увеличивается и на более широком тепловом градиенте, вплоть до берегов морей Южной Европы.

Наши данные при анализе литературы позволяют считать клещей наиболее разнообразной группой в составе комплекса наземных беспозвоночных на литоралиях северных морей. Было показано, что даже без учета крупнейшего подотряда Prostigmata списки видов клещей суммарно превосходят списки любых других функционально значимых таксонов почвенных беспозвоночных (Бызова и др., 1986).

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

В Разделе даются краткие комментарии по фактам обнаружения новых или редких видов в материалах данной работы, ранее опубликованных работах по береговым клещам, а также в других исследованиях, выполненных в российской Арктике.

4.3. Таксономическая структура фауны

В Арктике, в составе литоральной акарофауны представлены пять основных отрядов и подотрядов – Mesostigmata, Prostigmata, Endeostigmata, Oribatida и Astigmata (Таблица 1). От трети до половины всех видов приходится на подотряд Prostigmata. На морских берегах Арктики именно виды этого отряда из семейств Eupodidae, Neourugmerphoridae и Scutacaridae составляют основу фауны (15–20 %; Таблица 1). Вклад отдельных семейств в разных районах соответствует общим широтно-зональным паттернам изменений в составе региональных акарофаун, установленных ранее.

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

В составе фауны преобладают западно-палеарктические виды, тогда как сибирские элементы редки. Виды с широкими ареалами составляют значительную долю, особенно среди Oribatida (70 видов). В арктической части западной Палеарктики наблюдается рост фракции криобионтов к северу и востоку: на Кольском полуострове их почти нет, а на о. Шокальского они преобладают. Циркумпольярных видов немного (10 Mesostigmata, 2 Oribatida). Выявлены разномасштабные амфи-палеарктические дизъюнкции у литоральных клещей, возникновение которых связывается с климатическими колебаниями четвертичного периода.

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

По сравнению с умеренным поясом, в Арктике наблюдается значительная редукция двух наиболее специализированных групп строго литоральных обитателей (см. Раздел 6.1). Их доля, в целом нигде не превышает 18%, и только в субарктических районах (Белое море, Кольский залив) они представлены относительно многочисленным набором видов. В Высокую Арктику проникают единичные виды-галобионты (*A. nigrofemoratus*, *A. lineatus*, *Halolaelaps* sp. cf. *gerlachi*). Повсеместно в Арктике основное видовое разнообразие береговых клещей представлено неспециализированным компонентом, доля которого возрастает к северу.

импульверизация, нагоны и штурма

приливы выше средней величины

приливы средней величины

Высокая Арктика

о. Шокальского

Ampelisca
nigrofenestrata

Liochthonius
sehnicki – Svalbardia lucens – Stenobothrium arcticus

Cheilosella
Chrysostrigatus cf.
salinus

Scutiscapus montanus
Scutiscapus obivus –
Svalbardia lucens

Platynothrus punctatus –
Lernaeja sp. –
Nanorchestus sp.

Паханчешская губа

Низкая Арктика

Хайпудырская губа

Ampelisca
nigrofenestrata
Saproletaps
punctatus

Scutiscapus sp. –
Svalbardia lucens –
Zetocarpopsis mustajirii

Platynothrus
similis –
Morizopala cf.
Gamasobaeops
a. sp.

Platynothrus
punctatus –
Lernaeja
neerlandica –
Zetocarpoidithae

Cheilosella
necromiger

Zachvatkiniabates
svamovi

Cheilosella
salicorniae –
Hyalina fusca –
nigrofenestrata

Liebstadia similis –
Tectoserpheus sp. –
Scutiscapus sp.

Platynothrus
punctatus –
Scutiscapus sp.

Шойна

Ameronothrus
hyalinus
Hyalina fusca –
Rhomboognathides sp.

Saproletaps
punctatus –
Lernaeja cf.
salinus
Ameronothrus
nigrofenestrata

Phryganeoparis
Phaenodius
repertus

Liebstadia similis –
Morizopala
Nanorchestus sp.

Кольский залив

Рисунок 2. Разнообразие литоральных сообществ клещей на береговом профиле в разных районах западно-палеарктического сектора российской Арктики.

Глава 5. Население клещей литоралей арктических морей в западной Палеарктике

В изученном широтном диапазоне локальная структура литоральных акароценозов включает от 2 (3) до 5 различных сообществ (таксоценозов), которые закономерно сменяют друг друга на профиле берега (Рисунок 2). Число выделяемых сообществ зависит не от протяженности профиля литорали, а скорее – от широтного положения района.

Одна из вероятных причин описанного явления – сокращение доступных для клещей местообитаний нижней части литорали в результате формирования зоны интенсивного воздействия морского льда на берег. На север и восток от п-ва Канин (Шойна) акароценозы, занимающие ежедневно затапливаемые участки, представлены, вероятно, единственным вариантом (Рисунок 2), в составе которого доминирует характерный обитатель соленых лугов – панцирный клещ *Ameronothrus nigrofemoratus*.

Положение отдельных акароценозов на профиле, в общем, соответствует поясам растительности. Тем не менее в целом ряде случаев обнаружено несовпадение границ фито- и акароценозов. В локальном масштабе дифференциация растительного покрова оказывается больше, чем населения почвенных клещей, разделенного на отдельные сообщества принятым в настоящей работе протоколом. Вероятно, что положение выделенных таким образом таксоценозов приблизительно соответствует режиму приливного воздействия.

Глава 6. Структура литоральных акароценозов в Арктике

6.1. Вертикальное распределение и биотопические предпочтения видов клещей на арктических литоралях

Спектр локальных биотопических предпочтений видов клещей по своей дробности на севере не уступает опубликованным примерам как в умеренном поясе, так и в тропиках. Подробно этот тезис проиллюстрирован на примере данных по экологии трех видов рода *Ameronothrus* в Арктике. В Кольской Субарктике встречаются *A. marinus*, *A. lineatus*, *A. nigrofemoratus* (Рисунок 3). Первый вид приурочен к зоне между уровнями квадратурных прилива и отлива, где

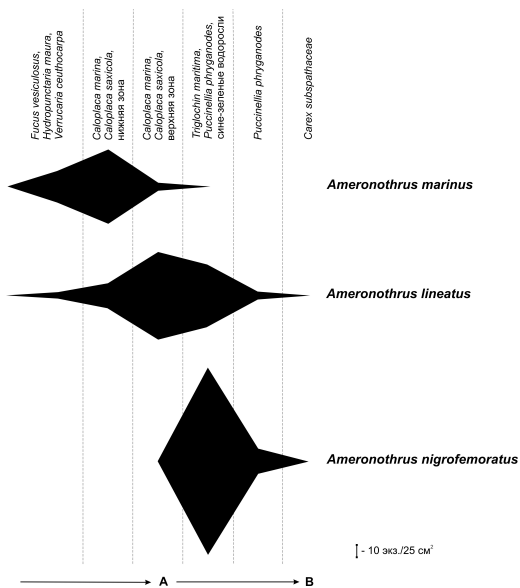


Рисунок 3. Распределение по профилю берега трех видов рода *Ameronothrus* на литорали губы Зеленецкая у пос. Дальние Зеленцы, август 2023; Стрелками на рисунке обозначены уровень прилива средней величины (А) и уровень сизигийного прилива (В).

он образует скопления вместе с *Hyadesia fusca* и видами сем. Halacaridae. *A. marinus*, вероятно, не встречается в высоких широтах. Напротив, *A. lineatus* и *A. nigrofemoratus* распространены в Арктике

вплоть до полярных пустынь, где их отсутствие, связывается с экстремально коротким летним периодом, недостаточным для завершения жизненного цикла. *A. lineatus* демонстрирует высокую экологическую пластичность, населяя разнообразные береговые биотопы от скал до соленых лугов, предпочитая, зону, соответствующую уровню среднего прилива. *A. nigrofemoratus* строго приурочен к заболоченным маршам с галофитной растительностью. Этот вид встречается в наиболее холодной, сибирской, части Арктики. Высказывается гипотеза, согласно которой распространение галобионтовой фауны на север ограничено такими факторами как ледовая экзарация берега, сокращение доступных местообитаний и опреснение циркулярного бассейна.

На этом и других примерах показана ведущая роль приливно-отливного режима в вертикальной (по профилю) и биотопической сегрегации клещей. Критерий устойчивости к частоте затопления положен в основу классификации видов по характеру распределения по профилю берега. Выделены 4 группы (Таблица 2): (1) строгие галобионты каменистых и песчаных грунтов, (2) строгие галобионты илистых грунтов, (3) умеренные галобионты и галотолеранты, а также (4) группа мезофилов и галоксенов.

Таблица 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 галобионты	Галотолеранты	Мезофилы	Галоксены
	Строгие галобионты					
	Каменистых и песчаных грунтов	Илистых грунтов				
Зона берега	Нижняя эулитораль		Верхняя эулитораль		Супралитораль	
Типичные местообитания	Фукоиды, лишайники, 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	
Досыгаемость прилива	Ниже квадратурного прилива	Ниже уровня среднего прилива	Выше уровня среднего прилива		Во время сильных нагонов и штормов	

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

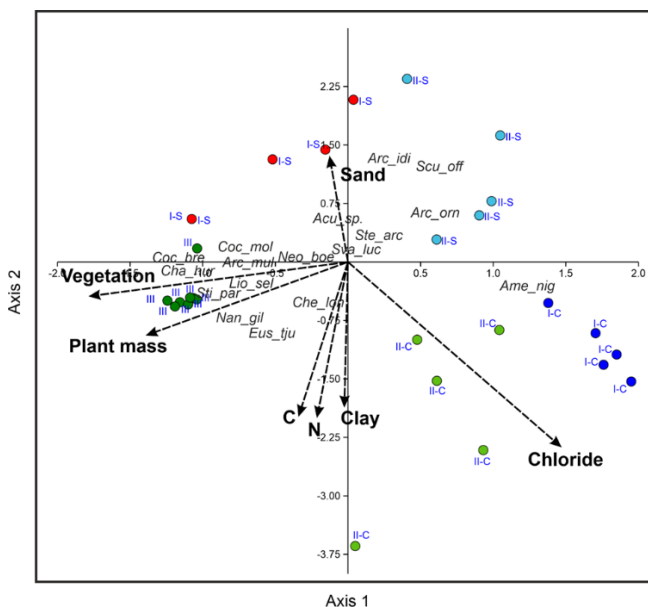


Рисунок 4. Ординационная диаграмма анализа соответствий (CCA) обилия отдельных видов клещей в пробах береговых местообитаний с факторами внешней среды на о. Шокальского (август, 2016 г.). Обозначения видов: **Acu_sp.**, *Aculodes* sp.; **Ame_nig**, *Ameronothrus nigrofemoratus*; **Arc_idi**, *Arctoseius idiodactylus*; **Arc_mul**, *Arctoseius multidentatus*; **Arc_orn**, *Arctoseius ornatus*; **Cha_hur**, *Charadracarus hurdi*; **Che_lon**, *Cheylostigmaeus longisetosus*; **Coc_bre**, *Cocceupodes breweri*; **Coc_mol**, *Cocceupodes* cf. *mollicellus*; **Eus_tju**, *Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis*; **Lio_sel**, *Liochthonius sellnicki*; **Nan_gil**, *Nanorchestes* cf. *gilli*; **Neo_boe**, *Neoprotoreunetes* cf. *boernerii*; **Scu_off**, *Scutacarus offaliensis*; **Ste_arc**, *Steneotarsonemus arcticus*; **Sti_par**, *Stigmaeus parmatus*; **Sva_luc**, *Svalbardia lucens*.

Распределение почвенных клещей на литорали острова зависит от градиента факторов среды (Рисунок 4). Наиболее специализированный вид, *Ameronothrus nigrofemoratus*, был связан с участками высокой солёности, в то время как большинство других клещей предпочитали менее засоленные местообитания с развитым

растительным покровом. Песчаные грунты привлекали виды, чувствительные к дренажу (*A. idiodactylus*, *S. offaliensis*), а глинистые — виды, зависящие от содержания органических веществ (*Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis* и *Cheilostigmaeus longisetosus*). Ключевым фактором, определяющим структуру сообществ, оказалось содержание хлоридов (Рисунок 4), что косвенно подтверждает важность гидрологического (приливногo) режима для формирования акароценозов в арктических литоральных экосистемах.

6.3. Население клещей циркумполярных ассоциаций нижней литорали

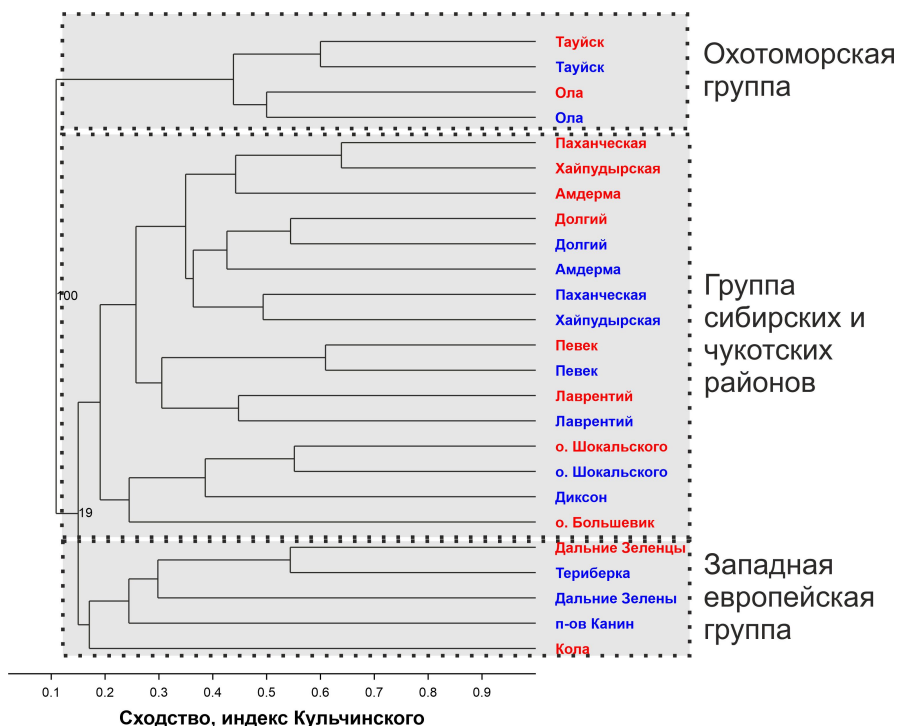


Рисунок 5. Сходство видового состава клещей в ассоциациях нижней литорали в российской Арктике (*Puccinellietum phryganodis* – красный цвет и *Caricetum subspathaceae* – синий цвет).

При анализе сходства видовых списков выборки не группируются по принадлежности к той или иной ассоциации. Вместо этого выделяются 3 региональные группы (Рисунок 5): охотоморская, наиболее обособленная, западная европейская и группа сибирских и северочукотских районов. Первые две группы включают выборки с субарктических литоралей, которые обогащены большим числом специализированных галобионтных форм. Многие из них представлены на западе и востоке соответствующими амфи-палеарктическими популяциями (4 вида) или парами викарирующих видов (9 случаев). На примере тундровых коллембол и клопов ранее уже было показано (Макарова, Макаров, 2006; Бабенко, 2009), что приуроченность видов членистоногих к определенному растительному сообществу в Арктике имеет региональное ограничение.

Исследование изменчивости населения клещей двух ассоциаций показало отсутствие существенных различий в их структуре (ANOSIM: $R = 0.08$; $p = 0.001$). В качестве факторов, нивелирующих различия видового состава, предложены (1) широкая экологическая валентность эдификаторных видов растений в пределах распространения ассоциаций, и (2) несоответствие характера распределения массовых видов растений и клещей на профиле нижней литорали, что приводит к несовпадению границ фитоценозов и акароценозов. Для почвенных клещей ведущее значение, вероятно, имеет частота затопления участка берега (важно, происходит ли это два раза в сутки или раз в полгода).

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

Анализ изменчивости фрагмента гена *COI* в региональных популяциях *A. nigrofemoratus* выявил наряду с «циркумполярной» линией ряд уклоняющихся гаплотипов, происходящих из районов северо-востока Европы (Рисунок 6). Само по себе наличие обособленных региональных генетических линий в Европейской Арктике хорошо известно для многих морских и сухопутных видов животных (Laakonnen et al., 2021). Как правило, их возникновение связывают с наличием гляциальных рефугиумов – изолированных

участков свободной ото льда акватории в области современного Печорского моря. Однако уровень отличия между «европейскими» и «циркумполярными» гаплотипами весьма высок (4 аминокислотные замены).

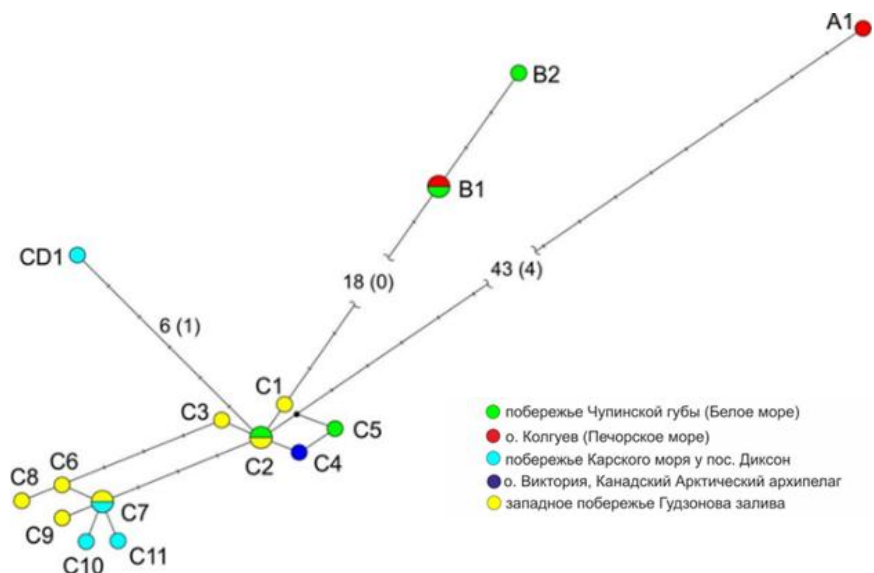


Рисунок 6. Медианная сеть гаплотипов для частичной последовательности мтДНК COI клещей *A. nigrofemoratus*.

Для уточнения таксономического статуса особей, принадлежащих к «европейской» линии, провели сравнительный анализ их морфологии по комплексу из более чем 60 признаков, который показал идентичность клещей с о. Колгуев, принадлежащих к сильно уклоняющейся линии, и особей «циркумполярной» линии. Также для представителей обеих линий были получены последовательности фрагмента ядерного гена большой субъединицы рибосомы (28S). Их идентичность подтверждает морфологические данные о единстве вида *Ameronothrus nigrofemoratus*.

Выводы

1. На литоральных арктических морей 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 Eupodidae, Neorygmephoridae 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.

Публикации по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК

Ermilov, S.G. Morphological development, distribution and ecology of the arctic oribatid mite *Hermannia scabra* (Acari: Oribatida: Hermannidae) and synonymy of *Hermannia gigantea* / S.G. Ermilov, O.L. Makarova, **M.S. Bizin** // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4717. – N 1. P. 104–136.

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, О.Л. Макарова, И.А. Лавриненко, В.Ю. Разживин, О.В. Лавриненко, В.В. Ануфриев, А.Б. Бабенко, **М.С. Бизин** [и др.] // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2019. – Т. 4. – № 2. – С. 1–28.

Makarova, O.L. Littoral mesostigmatic mites (Acari, Parasitiformes) from the Kola Peninsula / O.L. Makarova, **M.S. Bizin** // Polar Biology. – 2020. – Vol. 43. – N 10. – P. 1503–1518.

Бизин, М.С. 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.

Бизин, М.С. Первые сведения о населении мезостигматических клещей на берегах Восточного Причерноморья (полуостров Абрау, Краснодарский край) / М.С. Бизин, О.Л. Макарова // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 3. – С. 262–274.

Артамонова, В.С. 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. – № 1. – С. 511–516.

Bizin, M.S. Free-living mites (Acari) of the Shokalsky Island, off the northern Gyda Peninsula, Kara Sea, High Arctic / M.S. Bizin, O.L. Makarova // Acarologia. – 2024. – Vol. 64. – N 1. – P. 172–191.

Тезисы конференций

Бизин, М.С. Гамазовые клещи (Acari, Mesostigmata) литорали Кольского залива / М.С. Бизин, О.Л. Макарова // Проблемы арктического региона: Тезисы докладов XV международной научной конференции студентов и аспирантов (г. Мурманск, май 2015 г.). – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2015. – С. 68–69.

Рожнов, В.В. Оценка биоразнообразия арктических территорий - опыт работы в Ненецком автономном округе (трудности и подходы) / В.В. Рожнов, О.Л. Макарова, И.А. Лавриненко, В.Ю. Разживин, О.В. Лавриненко, В.В. Ануфриев, А.Б. Бабенко, **М.С. Бизин** [и др.] // Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем: Сборник тезисов

докладов международной конференции (Архангельск, 30 октября – 03 ноября 2017 года). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. – С. 232–234.

Макарова, О.Л. Опыт оценки биоразнообразия крупного арктического региона как основа его охраны в условиях интенсивного освоения (Ненецкий автономный округ) / О.Л. Макарова, В.В. Рожнов, И.А. Лавриненко, В.Ю. Разживин, О.В. Лавриненко, В.В. Ануфриев, А.Б. Бабенко, **М.С. Бизин** [и др.] // Биоразнообразии экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Материалы конференции (Сыктывкар, 20–24 ноября 2017 года). – Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2017. – С. 231–235.

Ефейкин, Б.Д. Генетическая изменчивость массовых видов литоральных клещей в Арктике / Б.Д. Ефейкин, **М.С. Бизин**, О.Л. Макарова // Проблемы почвенной зоологии: Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. – С. 82–83.

Бизин, М.С. Пространственная организация акароценозов приморских маршей в российской Арктике / М.С. Бизин, О.Л. Макарова // Проблемы почвенной зоологии: Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. – С. 34–35.

Макарова, О.Л. Вклад «сибирских» видов в фауну почвенных микроартропод Северной Европы / О.Л. Макарова, А.Б. Бабенко, **М.С. Бизин** // Проблемы почвенной зоологии: Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. – С. 82–83.

Bizin, M. Mite communities (Acari) of salt marshes in the Russian Arctic: taxonomic structure and spatial organization / M. Bizin, O. Makarova // XV International Congress of Acarology (2–8 September 2018, Antalya, Turkey). – Ankara: Bilkon Turizm Organizasyon Yayıncılık Ltd. Şti, 2018. – P. 218.

Бизин, М.С. Структура ареала и генетическое разнообразие литорального панцирного клеща *Ameronothrus nigrofemoratus* (L. Koch, 1879) (Acari: Oribatida) / М.С. Бизин, Б.Д. Ефейкин, О.Л. Макарова // XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 22–26 августа 2022 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2022. – С. 147.

Бизин, М.С. Почвенные клещи (Acari) высокоарктического острова Шокальского (Карское море) / М.С. Бизин, О.Л. Макарова // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана (Сыктывкар, 05–09 июня 2023 года). – Сыктывкар, 2023. – С. 179–184.