

Роль факторов среды в формировании населения почвенных клещей (*Acari*) на береговых маршах о. Шокальского, Карское море

М. С. БИЗИН^{1*}, Г. В. БОРИСЕНКО², О. Л. МАКАРОВА¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

²Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
117218, Москва, Нахимовский просп., 36
*E-mail: microtus@list.ru

Статья поступила 08.06.2020

После доработки 05.07.2020

Принята к печати 07.07.2020

АННОТАЦИЯ

Береговые биотопы высокоарктического о. Шокальского (73° с. ш.) населяет не менее 35 видов почвенных клещей. На модельном профиле морского марша вблизи р. Переправы отмечены 26 видов (7 видов имеют статус доминантов) и проанализировано их распределение по почвенным пробам на трех высотных уровнях. При этом в пробах определяли: соленость, гранулометрический состав, содержание азота и углерода и степень развития растительности. Показатели видового разнообразия и общей численности клещей в целом увеличиваются от низких уровней марша к более высоким. Ординация показала явную зависимость характерного литорального мицетофага *Ameronothrus nigrofemoratus* от содержания хлоридов в пробе. Распределение *Svalbardia paludicola*, *Scutacarus offaliensis*, *Steneotarsonemus arcticus* и двух видов *Arctoseius* преимущественно определяется дренажностью субстрата (предпочитают песчаный грунт). Виды клещей, многочисленные на верхнем уровне литорали, оказались зависимыми, в первую очередь, от содержания растительной массы в образце (большинство видов) или содержания основных биогенов (*Nanorchestes* cf. *gilli*, *Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis*, *Cheilostigmaeus longisetosus*). Полученная ординация объясняет 80,5 % дисперсии значений. Сравнительный анализ видовой структуры акароценозов маршей показал, что наиболее разнообразно и обособлено сообщество клещей верхнего уровня, где развит моховой ярус. Наиболее похожими оказались акароценозы, сформированные под растительными ассоциациями разных уровней (асс. *Ruccinellietum phryganodis* и асс. *Caricetum subspathaceae*), но на сходных глинистых грунтах, что, возможно, обусловлено близкой длительностью воздействия морских вод, определяемой условиями дренажа.

Ключевые слова: Арктика, приморские марши, почвенные клещи, пространственное распределение, ординация.

Хорошо известно, что почвы выполняют ряд важнейших экосистемных функций, в том числе участвуют в поддержании климатических условий, регуляции биогеохимических

циклов и обеспечении пищевыми ресурсами [Wall et al., 2013]. Существенную роль в этих процессах выполняют животные – один из основных макроструктурных блоков почвенной

биоты [Nielsen et al., 2012; Briones, 2018]. Среди всего многообразия почвообитающих беспозвоночных наиболее многочисленным и многовидовым является комплекс микроартропод, основу которого составляют свободноживущие клещи и коллемболы. Они сохраняют высокие уровни численности и таксономического разнообразия даже в условиях высоких широт, на пределе теплообеспеченности [Криволицкий, 1976; Behan-Pelletier, 1999; Макарова, 2002; 2014; Babenko, Fjellberg, 2006; Coulson et al., 2014; Бабенко, 2018]. Микроартроподы заселяют широкий спектр местообитаний в самых разных ландшафтах и поэтому часто используются в качестве модельной группы при изучении влияния отдельных факторов среды на структуру зооценозов [Ponge, 1993; Vreeken-Brujls et al., 1998; Osler et al., 2006; Nielsen et al., 2008; Макарова, 2011; Erdmann et al., 2012; Meehan et al., 2018]. Наша работа посвящена изучению связи структуры сообщества клещей с факторами среды на приморском марше в условиях высоких широт Арктики.

Почвенные клещи – самая многочисленная и разнообразная группа наземных членистоногих на морских берегах. Структура их прибрежных сообществ подробно описана для многих районов Западной Европы [Halbert, 1920; Luxton, 1967a, b; Weigmann, 1973, 2008; Pugh, King, 1985; Salmane, 2000; Haunert et al., 2017], однако сведения об акароценозах литоралей в арктическом регионе Земли практически отсутствуют [Procheş, Marshall, 2001]. В то же время именно в тундре по сравнению с более южными природными зонами приморские местообитания занимают значительное место в структуре ландшафтного покрова [Чернов, 1980].

Приморские марши (лайды или ватты – в северных районах) развиваются на заболоченных берегах аккумулятивного типа и, как правило, заняты специфической галофитной растительностью [Вальтер, 1975; Adam, 1990; Martini, Wanless, 2014]. Важнейшими чертами экосистем маршей считаются: сравнительно небольшое биологическое разнообразие, высокая продуктивность и ярко выраженный градиент условий среды, который наглядно проявляется в жестком зонировании растительного покрова [Bertness et al., 2001; Сергиенко, 2013; Garbutt et al., 2017]. В высоких широтах марши становятся единствен-

ным вариантом приморской растительности [Charman, 1960; Матвеева, Лавриненко, 2011].

Связь структуры приморских сообществ с условиями среды подробно описана в геоботанической литературе [Charman, 1960; Вальтер, 1975; Adam, 1990; Сергиенко, 2013]. Для почвенных клещей такие данные практически отсутствуют, хотя общий характер смены акароценозов на профиле морского побережья известен [Luxton, 1967a; Weigmann, 1973, 2008; Pugh, King, 1985].

Даже на берегах Западной Европы, где сделано большинство акарологических работ, изученность отдельных подотрядов почвенных клещей очень неравномерна. Достаточно подробно анализировалось население панцирных клещей [Schuster, 1966; Luxton, 1967a, b; Weigmann, 1973, 2008; Polderman, 1974]. Гамазовые клещи изучены также неплохо [Salmane, 2000, 2001], хотя обычно акцент делался на обитателях штормовых выбросов [Гурвич, Матвеева, 1937; Strenzke, 1963; Moeller, 1965; Макарова, Петрова-Никитина, 2008], где эта группа доминирует. Простигматические клещи рассмотрены только в единичных работах (напр., в [Halbert, 1920; Schuster, 1965; Luxton, 1967a; Pugh, King, 1988]). Списки видов при этом, как правило, заведомо неполны в связи с трудностями определения. Обычно упоминаются некоторые массовые виды или идентификация доводится до уровня семейства.

Цель нашей работы – охарактеризовать полную видовую структуру акароценозов на гипсометрическом профиле приморских маршей высокоарктического о. Шокальского и оценить связь отдельных видов с основными средовыми факторами. Проверялись следующие рабочие гипотезы: 1) население почвенных клещей приливно-отливной полосы зонировано соответственно поясам растительности; 2) структура акароценозов на гипсометрическом профиле последовательно усложняется с высотой; 3) распределение массовых видов зависит от изученных параметров среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район проведения исследования. Остров Шокальского расположен на востоке устьевой зоны Обской губы, в пределах подзоны арктических тундр (рис. 1). Он простирает-

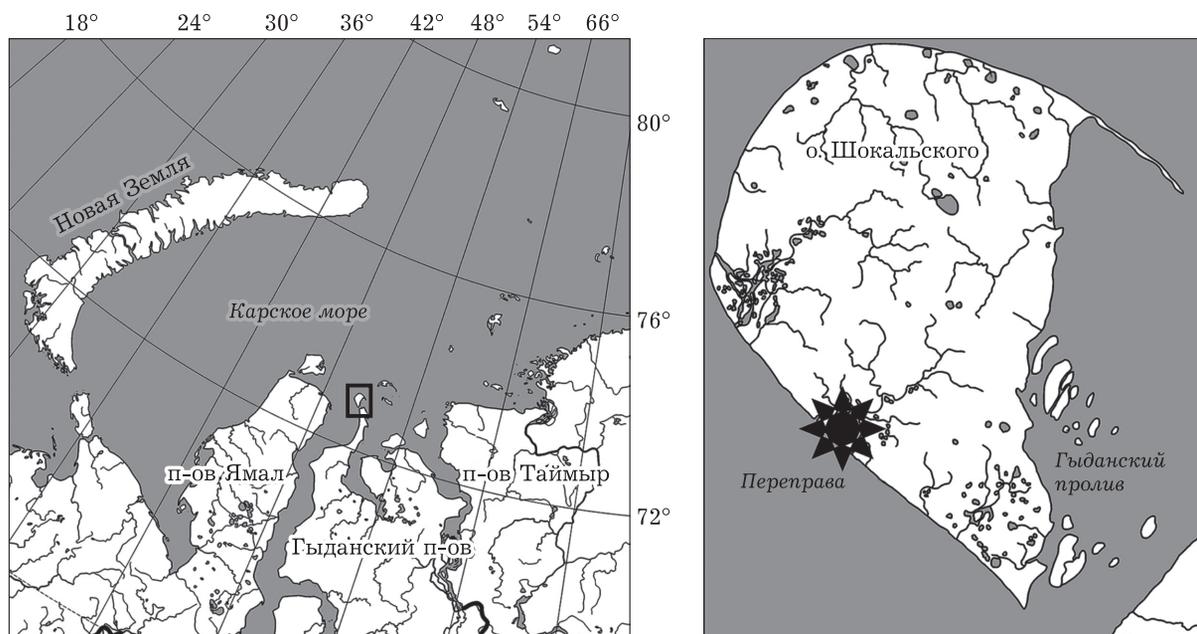


Рис. 1. Район проведения исследования

ся на 30 км с севера на юг и на 20 км с запада на восток [Горчаковский, 2015]. Климат находится под большим влиянием моря. Средняя температура наиболее теплого месяца (август) около $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, а самого холодного (январь) $-24 \dots -28\text{ }^{\circ}\text{C}$. В течение года выпадает порядка 300 мм осадков [Калякин и др., 2000; Ребристая, 2002].

Побережье о. Шокальского представляет собой песчаные пляжи, ширина которых существенно увеличивается во время отлива. В местах впадения в море рек и ручьев они прерываются различными по размерам эстуариями, где развиты соленые луга (марши). Коренной берег обрывается на побережье в виде террасы высотой 2–4 м [Горчаковский, 2015].

Отбор проб и их обработка. Пробы отобраны на приморском марше в дельте р. Переправы ($72^{\circ}55'16''$ с. ш., $74^{\circ}20'23''$ в. д.) в период с 5 по 17 августа 2016 г. В этом месте марш простирается в глубь острова на несколько километров. Сеть протоков развита слабо. Обводнение происходит главным образом во время прилива воздействием нагонных волн, а также за счет гидравлической связи грунтовых вод с морскими водами. Почвенный покров представлен маршевыми дерновыми почвами (tidal marsh soils halic).

Растительный покров достаточно бедный (рис. 2). В соответствии с принятой классификацией [Charman, 1960; Сергиенко, 2008]

марши о. Шокальского относятся к арктическому типу. Внешняя полоса, обращенная к морю, занята двумя монодоминантными ассоциациями союза *Puccinellion phryganodis*: асс. *Puccinellietum phryganodis* Hadač 1946 с преобладанием бескильницы *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. & Merr. и асс. *Caricetum subspathaceae* Hadač 1946 с доминированием осоки *Carex subspathacea* Wormsk ex Hornem. Внутренние части маршевого комплекса заняты сообществом с преобладанием мятлики (*Poa* sp.) и щучки (*Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev.). Подробная характеристика каждой зоны марша представлена в табл. 1. Растительные ассоциации низких маршей сформированы на грунтах различного гранулометрического состава [Юртаев, 2016]. Песчаные варианты обеих ассоциаций занимают небольшие повышения и мелкие косы (шириной 2–5 м и длиной 5–10 м), глинистые – большую часть маршей.

Пробы на микроартропод размером $5 \times 5 \times 5$ см отобраны с помощью почвенного ножа и рамки. Помимо серийных проб (см. табл. 1), взято 5 дополнительных образцов на гусином линнике (участок с *Carex subspathacea*). Экстракцию животных проводили в лабораторных условиях в Москве, используя эклекторы Тульгрена из плотной бумаги, без дополнительного освещения и подогрева. Длительность экстракции 10 дней. Кроме того, 107 экз.



Рис. 2. Общий вид маршей о. Шокальского (август, 2016 г.). MI, MII, MIII – высотные уровни марша

клещей отловлены почвенными ловушками на верхнем уровне марша. Животных собирали в стеклянные флаконы с 96%-м раствором

этилового спирта, а затем монтировали в препараты, используя жидкость Фора – Берлезе. Определены все стадии развития.

Т а б л и ц а 1

Характеристика обследованных биотопов приморских маршей (о. Шокальского, Карское море, август 2016 г.)

Биотоп марша	MI-S	MI-C	MII-S	MII-C	MIII	
Доминирующие виды растений	<i>Puccinellia phryganodes</i> , <i>Phippisia concinna</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Carex subspatataeae</i> , <i>Phippisia concinna</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Carex subspatataeae</i> , <i>Stellaria humifusa</i>	<i>Poa</i> sp., <i>Deshampsia borealis</i> , <i>Dicranum</i> sp.	
Частота обводнения морем	1–2 раза в сутки				Во время больших приливов, нагонного волнения, штормов	
Расстояние до воды в отлив, м	0,5–3	0,5–3	4–15	4–15	20–50	
Фракции грунта, % от веса	более 2 мм	0,1	1,2	0,1	0,7	–
	2–1 мм	0,6	2,6	0,3	1,5	–
	1–0,5 мм	21,4	10,9	2,8	16,7	2,0
	0,5–0,25 мм	53,2	28,9	73,3	29,2	61,5
	0,25–0,1 мм	16,8	30,7	19,7	24,8	20,2
	менее 0,1 мм	7,9	25,6	3,9	27,1	16,2
Число проб почвы	5	5	5	5	8	

П р и м е ч а н и е. MI-S – марш низкого уровня с преобладанием бескильницы на песчаном грунте; MI-C – марш низкого уровня с преобладанием бескильницы на глинистом грунте; MII-S – марш низкого уровня с преобладанием осоки на песчаном грунте; MII-C – марш низкого уровня с преобладанием осоки на глинистом грунте; MIII – марш высокого уровня с преобладанием мятлика и щучки.

Информацию об основных почвенных характеристиках (табл. 2) получали для каждой пробы почвы после экстракции микроартропод. Анализировали следующие показатели: содержание хлорид-ионов (Cl^-) в образце (фактор “Chloride” на рис. 10); доля частиц размером 0,5–0,25 мм, которую мы условно будем называть песчаной фракцией (“Sand”); доля частиц размером < 0,25 мм, которую мы условно будем называть глинистой фракцией (“Clay”); содержание общих азота (“N”) и углерода (“C”) в образце; доля растительных остатков в общей массе сухого почвенного образца (“Plant cover”; косвенно этот показатель характеризует степень развития растительного покрова), а также уровень марша (1–3 по возрастанию, “Elevation”).

Содержание хлорид-ионов в образцах оценивали в предварительно полученных водных вытяжках аргентометрическим методом по Мору [Воробьева, 1998]. Фракционный состав образцов определяли просеиванием через почвенные сита с размером ячеек 2, 1, 0,5, 0,25 и 0,1 мм. Для удаления почвенных микроагрегатов навеску массой 100–250 г предварительно растирали в фарфоровой ступке. Применение почвенных сит считается оптимальным при определении фракционного состава песчаных грунтов [Трофимов, Королев, 1993], которые преобладают на острове.

Для определения общих азота и углерода отдельные образцы предварительно измельчали в мельнице Retsch MM200 (Германия), а затем на весах Mettler Toledo MX5 (США) отбирали из них небольшие навески массой 2800–3500 мкг. Навеску помещали в от-

дельные гильзы из тонкой оловянной фольги и анализировали в ЦКП “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Thermo Flash Ea 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan delta v Plus (Германия).

Для определения массовой доли растительных остатков их вручную отбирали в почвенных пробах и взвешивали на весах Scout Pro (США). Деления на подземную и наземную части растений не проводили.

Статистическая обработка данных. Исходные данные представляют значения численности отдельных видов в образце почвы объемом 125 см³. Для дальнейшей статистической обработки, чтобы уменьшить разброс значений и привести распределение данных к нормальному виду, показатели численности трансформировали путем извлечения квадратного корня.

Для описания структуры сообществ клещей и выяснения роли отдельных факторов среды в формировании акароценозов использовали методы прямой и непрямой ординации. Степень сходства образцов оценивали с помощью индекса Брея – Кертиса. Визуализацию анализа выполнили с помощью ординационной диаграммы, построенной методом неметрического многомерного шкалирования (nonmetric multidimensional scaling, nMDS), и дендрограммы сходства. Вклад отдельных видов в различия между пробами из отдельных биотопов оценивали с помощью процедуры SIMPER. Влияние отдельных факторов среды на распределение видов клещей тестировали методом канонического анализа соответствий

Т а б л и ц а 2

Характеристики среды, используемые для анализа распределения клещей на профиле берега (о. Шокальского, август 2016 г.)

Фактор	MI-S	MI-C	MI-S	MI-C	MI-S	M ± m*	Min**	Max**
Содержание ионов Cl^- , мкг/г почвы	0,30 ± 0,04	1,5 ± 0,2	0,3 ± 0,1	1,5 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,9 ± 0,1	0,2	1,8
Доля песчаной фракции, %	53,6 ± 7,5	28,9 ± 3,3	73,3 ± 3,0	29,2 ± 1,8	61,5 ± 14,7	50,6 ± 3,8	19,8	83,0
Доля глинистой фракции, %	24,7 ± 11,1	56,4 ± 6,5	23,5 ± 4,1	51,9 ± 6,3	36,4 ± 16,9	36,3 ± 3,4	7,0	69,5
Общий углерод, %	0,20 ± 0,02	2,0 ± 0,2	0,5 ± 0,1	3,5 ± 0,9	3,2 ± 0,5	2,0 ± 0,3	0	5,0
Общий азот, %	–	0,10 ± 0,02	0,02 ± 0,02	0,20 ± 0,05	0,20 ± 0,03	0,10 ± 0,02	0	0,3
Растительные остатки, %	2,3 ± 0,9	10,0 ± 2,7	6,9 ± 1,1	13,0 ± 0,5	26,2 ± 3,0	13,2 ± 1,9	0,7	39,9

П р и м е ч а н и е. Приведены средние и их ошибки. * – средняя для всего профиля и ее ошибка, ** – абсолютные значения по отдельным пробам. Обозн. биотопов см. табл. 1.

(canonical correspondence analysis, CCA), при этом виды, отмеченные единично, из расчетов исключались. Все операции выполнены в программе PAST 3.26 [Hammer et al., 2001].

С помощью дисперсионного анализа оценивали различия в уровнях численности по биотопам массовых групп клещей – Oribatida, Gamasina, Eupodoidea, Heterostigmata (данные предварительно проверили на нормальность распределения). Для оценки значимости различий отдельных показателей использовали тест Краскелла – Уоллиса. Степень связи

численности массовых видов с отдельными характеристиками среды оценивали с помощью корреляционного теста Спирмена. Процедуры выполняли в программе STATISTICA 8 [StatSoft, 2007].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовое богатство и численность. Общий объем материала – 4265 экз. клещей, принадлежащих к 35 видам разных отрядов и подотрядов (табл. 3). В серийных почвенных про-

Т а б л и ц а 3

Численность клещей (экз./дм²) в отдельных биотопах на маршах о. Шокальского (Карское море, август 2016 г.)

Вид	Код на рис. 10	Биотоп				
		MI-S	MI-C	MI-S	MI-C	MI-S
Mesostigmata						
<i>Halolaelaps cf. gerlachi</i> Hirschmann, 1966	–	0,8	–	–	–	–
<i>Arctoseius ornatus</i> Evans, 1955	Arc_orn	–	1,6	24,0	0,8	0,5
<i>Arctoseius multidentatus</i> Evans, 1955	Arc_mul	–	–	0,8 ^a	–	32,5 ^b
<i>Arctoseius idiodactylus</i> Lindquist, 1961	Arc_idi	–	–	2,4	–	–
Prostigmata						
<i>Steneotarsonemus arcticus</i> Lindquist, 1986	Ste_arc	2,4 ^a	5,6 ^a	72,8 ^b	1,6 ^a	225,5 ^b
<i>Eupodes cf. boernerii</i> (Thor, 1934)	Eup_boe	2,4 ^a	–	0,8 ^a	–	48,0 ^a
<i>Eupodes</i> sp.	–	–	–	0,8	–	–
<i>Cheilostigmaeus longisetosus</i> Willmann, 1951	Che_lon	–	0,8 ^a	16,8 ^b	15,2 ^b	47,0 ^b
<i>Scutacarus offaliensis</i> Momen et Curry, 1987	Scu_off	–	–	50,4	–	–
<i>Scutacarus montanus</i> (Paoli, 1911)	–	–	–	0,8	–	–
<i>Aculodes</i> sp.	Acu_sp.	–	–	21,6	–	8,5
<i>Aceria</i> sp.	–	–	–	–	–	0,5
<i>Eustigmaeus cf. tjumeniensis</i> Khaustov et Tolstikov, 2014	Eus_tju	–	–	–	15,2 ^a	32,0 ^a
<i>Bdella muscorum</i> Ewing, 1909	–	–	–	–	0,8	–
<i>Centrotrombidium</i> sp.	Cen_sp.	–	–	–	–	73,5
<i>Cocceupodes breweri</i> Strandtmann, 1971	Coc_bre	–	–	–	–	33,0
<i>Cocceupodes mollicellus</i> (C. L. Koch, 1838)	Coc_mol	–	–	–	–	4,0
<i>Stigmaeus parmatius</i> Summers, 1962	Sti_par	–	–	–	–	16,0
<i>Evadorhagidia cf. quinqueseta</i> Zacharda, 1980	–	–	–	–	–	1,0
Endeostigmata						
<i>Nanorchestes cf. gilli</i> Strandtmann, 1982	Nan_gil	–	–	–	–	5,5
Oribatida						
<i>Svalbardia paludicola</i> Thor, 1930	Sva_pal	1,6 ^a	3,2 ^a	73,6 ^b	4,0 ^a	280,5 ^b
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i> (L. Koch, 1879)	Ame_nig	–	207,2 ^a	150,4 ^a	20,8 ^a	1,5 ^b
<i>Cosmochthonius lanatus</i> Michael, 1887	–	–	0,8	–	–	–
<i>Liochthonius sellnicki</i> (Thor, 1930)	Lio_sel	–	–	0,8 ^a	–	617,5 ^b
Astigmata						
<i>Histiostoma</i> sp.	–	–	–	0,8	–	–
<i>Schwiebea</i> sp.	–	–	–	–	–	0,5

П р и м е ч а н и е. Латинскими буквами (a и b) отмечены достоверно различающиеся значения плотности отдельных массовых видов по биотопам.

При отлове почвенными ловушками на маршах найдены также: *Hermannia scabra* L. Koch, 1879; *Suctobelbella* sp.; *Camisia dictyna* Colloff, 1993; *Paratriophtydeus* sp. (зона *Carex subspatacea*); *Neomolgus* sp.; *Penthaleus cf. major* (Dugès, 1834); *Penthaleus* sp., *Penthalodes ovalis* (Dugès, 1834), *Bryobia praetiosa* C. L. Koch, 1836 (высокий марш).

Обозн. биотопов см. табл. 1.

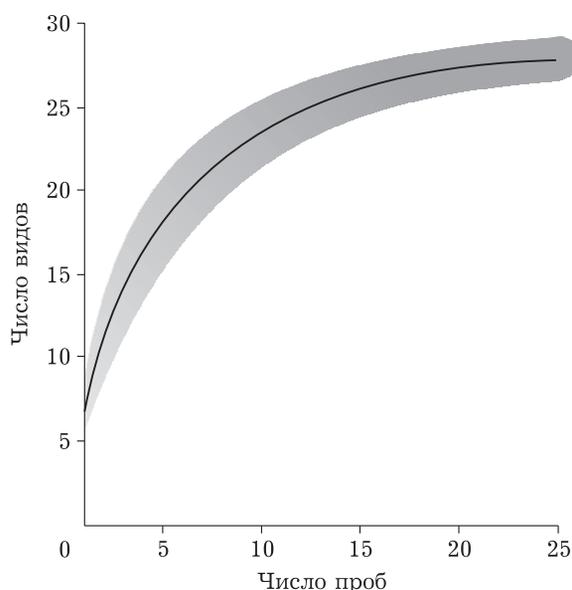


Рис. 3. Связь видового богатства почвенных клещей с числом изученных проб (о. Шокальского, август, 2016 г.). Кривая разрежения (функция “Sample rarefaction” в PAST) числа видов клещей (линия) с 95%-м доверительным интервалом (внешний контур)

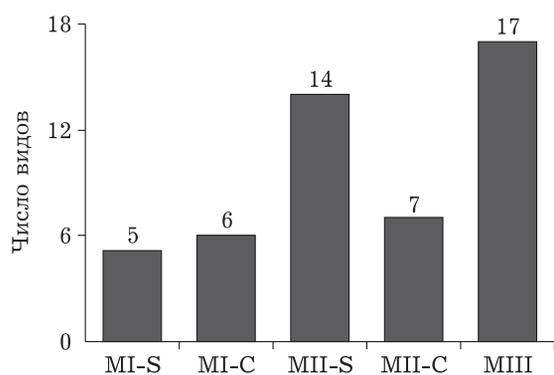


Рис. 4. Число видов клещей в почвах изученных биотопов на профиле марша о. Шокальского (август, 2016 г.). Обозн. биотопов см. табл. 1

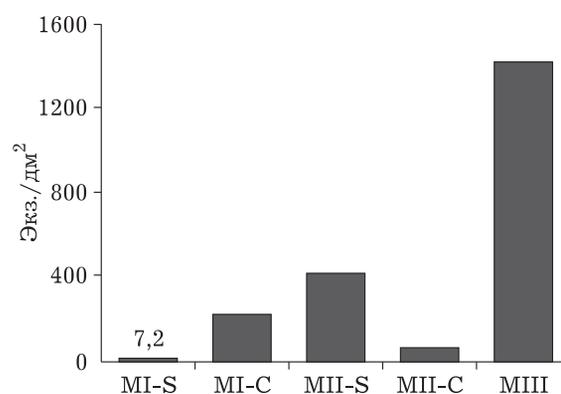


Рис. 5. Общая численность клещей в изученных биотопах на профиле марша о. Шокальского (август, 2016 г.). Обозн. биотопов см. табл. 1

бах отмечены 26 видов, в сборах почвенными ловушками – еще 9 видов. Наиболее разнообразно представлены простигматические клещи (Prostigmata), найден 21 вид. Гамазовые (Mesostigmata) и панцирные (Oribatida) клещи насчитывают 4 и 7 видов соответственно, эндеостигматические (Endeostigmata) и акаридиевые (Astigmata) – 1 и 2 вида. Кривая накопления видов по мере последовательной обработки проб с профиля марша выполаживается (рис. 3), что подтверждается значением индекса Chao2 ($27,1 \pm 3,1$) – теоретически рассчитанным объемом фауны.

Разнообразие и численность клещей в отдельных биотопах тем больше, чем выше гипсометрический уровень (табл. 4; рис. 4, 5). В пределах пояса, занятого *Puccinellia phryganeodes*, отмечено 9 видов (5 видов на песчаном грунте, 6 – на глинистом), в поясе с *Carex subspathacea* – 15 видов (14 на песчаном грунте и 7 – на глинистом). Верхний уровень марша населяют 17 видов, причем 7 видов найдены только на этом уровне. Среднее число видов в пробе также максимально на верхнем уровне

Т а б л и ц а 4

Общие характеристики акароценозов приморского марша (о. Шокальского, Карское море, август 2016 г.)

Показатель	MI-S	MI-C	МII-S	МII-C	МIII
Число видов в пробе	$1,8 \pm 0,3$	$2,6 \pm 0,4$	$6,4 \pm 0,5$	$3,4 \pm 0,5$	$11,3 \pm 3,9$
Плотность населения, экз./дм ²	$8,0 \pm 1,3$	$219,2 \pm 42,2$	$416,8 \pm 108,1$	$58,4 \pm 14,3$	$1426,5 \pm 219,3$
Индекс Шеннона	$0,5 \pm 0,5$	$0,3 \pm 0,2$	$1,3 \pm 0,2$	$1,0 \pm 0,3$	$1,6 \pm 0,1$
Численность, экз./дм ²					
Oribatida	$2,4 \pm 1,6$	$211,2 \pm 43,1$	$224,8 \pm 43,9$	$24,8 \pm 3,8$	$899,5 \pm 157,9$
Mesostigmata	$0,8 \pm 0,8$	$1,6 \pm 1,6$	$27,2 \pm 5,9$	$0,8 \pm 0,8$	$33,0 \pm 5,5$
Prostigmata	$4,8 \pm 0,8$	$6,4 \pm 3,7$	$164,0 \pm 84,5$	$32,8 \pm 13,8$	$486,0 \pm 93,0$

П р и м е ч а н и е. Обозн. биотопов см. табл. 1.

(11,3) и минимально – на нижнем, на участке с песчаным грунтом (MI-S) – 1,8. Индекс разнообразия сообщества Шеннона увеличивается с ростом гипсометрического уровня от 0,3–0,5 (MI) до 1,6 (MIII) (см. табл. 4).

Численность трех наиболее разнообразных и многочисленных групп клещей на разных уровнях марша приведена в табл. 3, а их соотношение показано на рис. 6. Основу акароценоза во всех местообитаниях профиля составляют панцирные и простигматические клещи. Обе группы так же, как и гамазовые клещи, имеют минимальную численность на первом уровне (MI-S), а максимальную – на третьем. На рис. 7 показано изменение численности панцирных, гамазовых и основных групп простигматических клещей на профиле марша. Значимые отличия численности между биотопами обнаружены для панцирных ($F_{4; 23} = 3,2; p = 0,03$), эуподоидных ($F_{4; 23} = 10,2; p = 0,00007$) и гетеростигматических ($F_{4; 23} = 3,5; p = 0,02$) клещей.

Распределение массовых видов. С помощью процедуры SIMPER в PAST выделено 7 видов клещей, которые вместе определяют около 75 % различий между пробами из разных местообитаний: *Ameronothrus nigrofemoratus* (20,5 %), *Liochthonius sellnicki* (13,5 %), *Steneotarsonemus arcticus* (12,3 %), *Svalbardia*

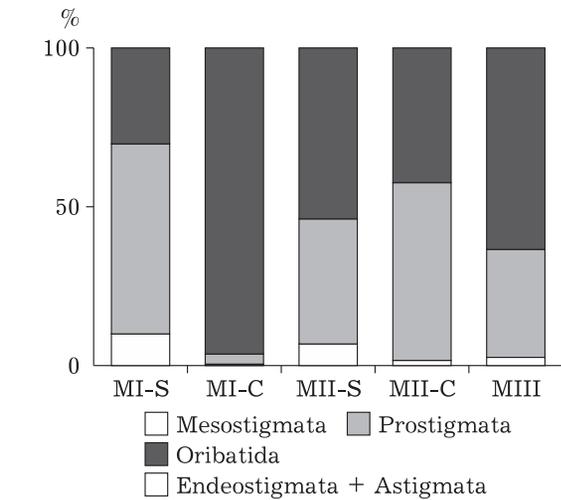


Рис. 6. Вклад отдельных таксономических групп в население почвенных клещей на профиле морского марша о. Шокальского (август, 2016 г.). Обозн. биотопов см. табл. 1

paludicola (12,0 %), *Cheilostigmaeus longisetosus* (7,8 %), *Eupodes cf. boernerii* (4,4 %) и *Eustigmaeus cf. tjumeniensis* (4 %). Различные комбинации этих видов составляют не менее двух третей от общей численности в каждом из пяти биотопов (см. табл. 3).

Во всех биотопах обследованного профиля отмечены два вида – *Svalbardia paludicola* и *Steneotarsonemus arcticus*; их численность

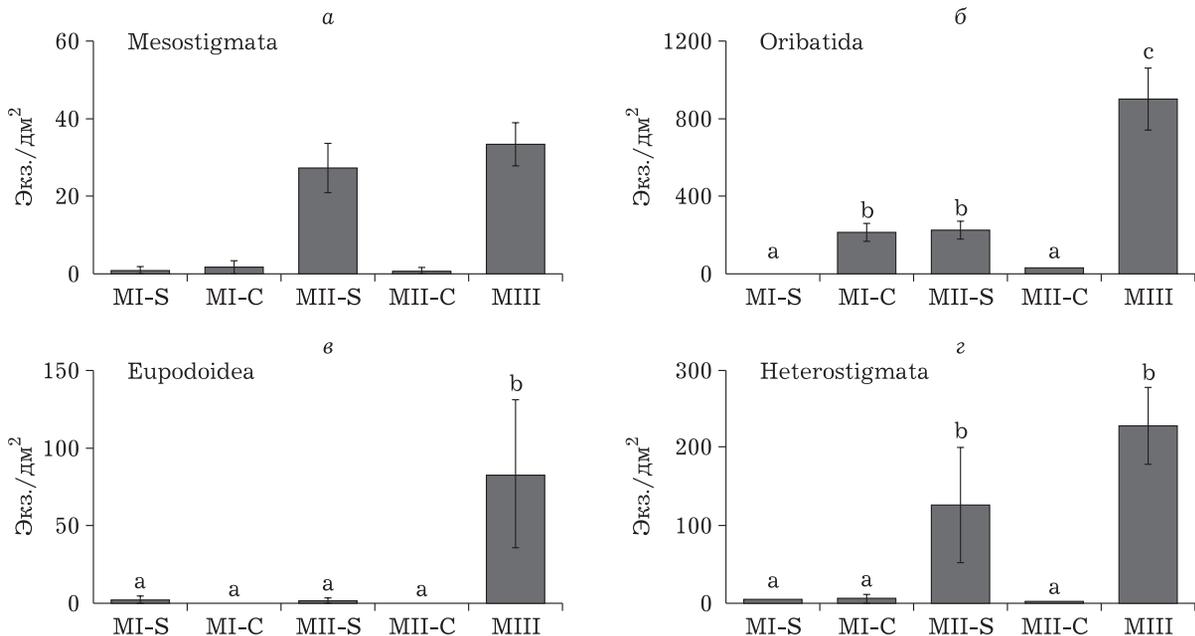


Рис. 7. Плотность массовых групп почвенных клещей на профиле морского марша о. Шокальского (август, 2016 г.). а, б, с – достоверно различающиеся значения плотности отдельных массовых групп по биотопам. Обозн. биотопов см. табл. 1

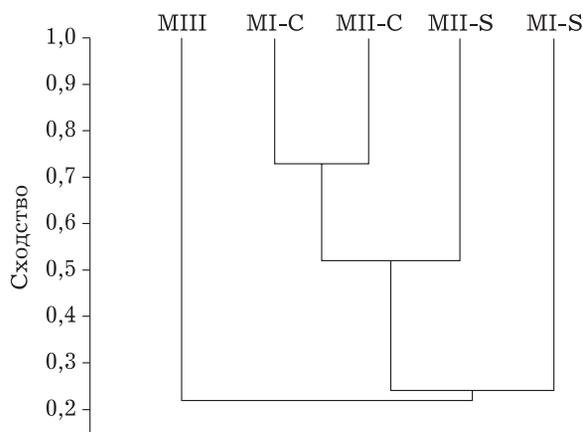


Рис. 8. Дендрограмма сходства (индекс Брея – Кертиса) структуры населения почвенных клещей в разных биотопах морского марша о. Шокальского (август, 2016 г.). Обозн. биотопов см. табл. 1

максимальна на верхнем (MIII) уровне, а минимальна в биотопах MI-S и MII-C. Эти различия в численности обоих видов между биотопами значимы ($p < 0,05$).

Клещи *Cheilostigmaeus longisetosus* и *Ameronothrus nigrofemoratus* также встречаются практически во всех местообитаниях, кроме MI-S. Численность первого достигает максимальных значений на уровне III, а минимальных – на уровне I. *Ameronothrus nigrofemoratus*, напротив, имеет наибольшую численность на низких маршах (в биотопах MI-C

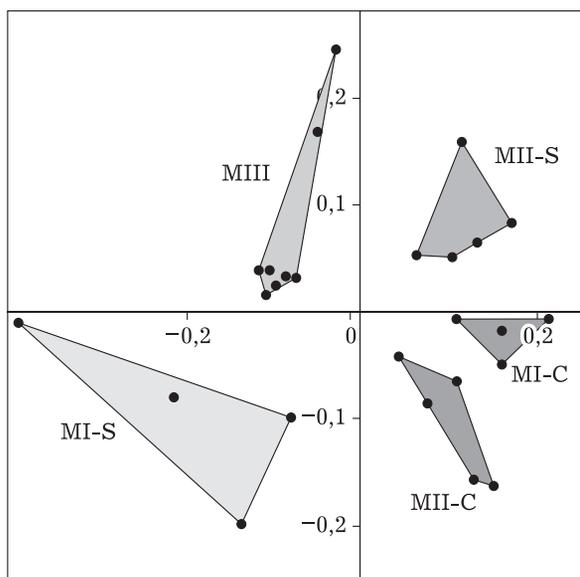


Рис. 9. Ординация сообществ клещей на морских маршах о. Шокальского (август, 2016 г.) методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS, индекс Брея – Кертиса). Обозн. биотопов см. табл. 1

и MII-S), а на верхнем уровне его численность минимальна.

Практически только на верхнем уровне обитает *Liochthonius sellnicki*, где достигает высокой плотности – 625 экз./дм². К этому же местообитанию тяготеет *Eustigmaeus cf. tjumentiensis* (см. табл. 3).

Сходство таксоценов клещей отдельных биотопов. Таксоцены клещей в различных биотопах маршей различаются не только количественным соотношением видов, но и составом (см. табл. 3). Так, число видов, отмеченных только на I, II или III гипсометрическом уровне соответственно 2, 5, 8 (из 26 найденных в почвенных пробах). Как правило, на низких маршах это редкие виды. Однако доля *Scutacarus offaliensis* в MII-S составляет 12 % общей численности, а общий вклад специфических видов на верхнем уровне (MIII) превышает 9 %.

Сравнение сообществ клещей по их видовой структуре отражено на диаграмме многомерного шкалирования и дендрограмме сходства (рис. 8 и 9). Население всех биотопов своеобразно. Наибольшее сходство обнаружено между акароценозами, сформированными на глинистом грунте (MI-C и MII-C) под разными растительными ассоциациями (*Puccinellietum phryganodis* и *Caricetum subspathaceae*). Обособленность комплекса проб MI-S определяется единичными находками нескольких видов, с чем связан и большой разброс точек-проб при шкалировании (см. рис. 9).

Влияние факторов среды. Прямая ординация обилия отдельных видов в пробах относительно градиентов изученных факторов показана на рис. 10. Наиболее сильное влияние на распределение видов оказывают три фактора (три наиболее длинных вектора на диаграмме) – содержание в почве хлоридов, доля растительной массы в сухом образце (характеризует степень развития растительного покрова), а также высотный уровень марша. Полученная ординация объясняет 80,5 % распределения значений, причем 59,3 % приходится на первую ось ($p = 0,001$), а 21,2 % – на вторую ($p = 0,22$). Перестановочный тест свидетельствует о достоверности полученной ординации (999 повторностей, $p = 0,002$).

Анализ соответствий показал явную зависимость плотности *Ameronothrus nigrofemora-*

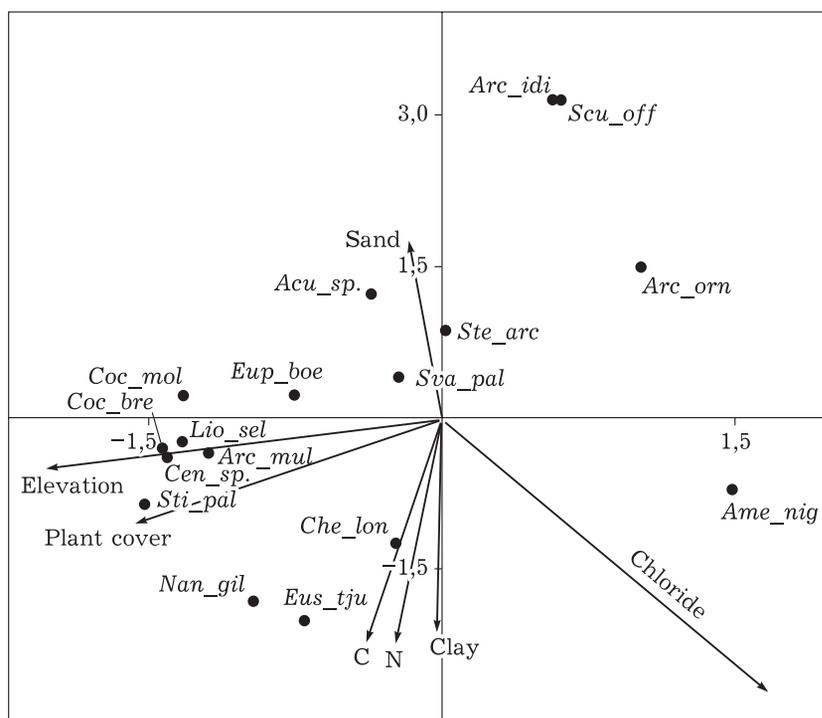


Рис. 10. Связь обилия отдельных видов клещей с изученными факторами внешней среды (CCA) на морском марше о. Шокальского (август, 2016 г.)

tus от содержания хлоридов в пробе, а обилия – *Scutacarus offaliensis* и двух видов *Arctoseius* – от порозности субстрата (предпочитается песчаный грунт). Почти все виды, специфичные для верхнего уровня марша или

наиболее многочисленными там, оказались зависимыми, в первую очередь, от содержания растительной массы в образцах или количества основных биогенов (*Nanorchestes cf. gilli*, *Cheilostigmaeus longisetosus*). Однако распреде-

Т а б л и ц а 5

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

Вид		Содержание, %					
		песка	глины	растительных остатков	хлоридов	C	N
<i>Svalbardia paludicola</i>	<i>Rs</i>	–	–	0,58	–	–	–
	<i>p</i>			0,001			
<i>Ameronothrus nigrofemoratus</i>		–	–	–	–	–	–
<i>Liochthonius sellnicki</i>	<i>Rs</i>	–	–	0,78	–	–	–
	<i>p</i>			0,00001			
<i>Steneotarsonemus arcticus</i>	<i>Rs</i>	0,56	–	0,56	–	–	–
	<i>p</i>	0,001		0,001			
<i>Eupodes cf. boernerii</i>		–	–	–	–	–	–
<i>Eustigmaeus cf. tjumeniensis</i>	<i>Rs</i>	–	0,41	0,58	–	0,5	0,5
	<i>p</i>		0,02	0,001		0,005	0,005
<i>Cheilostigmaeus longisetosus</i>	<i>Rs</i>	–	0,42	0,76	–	0,42	0,45
	<i>p</i>		0,02	0,00002		0,02	0,01

П р и м е ч а н и е. *Rs* – коэффициент корреляции Спирмена; *p* – уровень статистической значимости; “–” – результаты расчетов не показаны, если *p* > 0,05.

ление доминирующих на верхнем уровне *Steneotarsonemus arcticus* и *Svalbardia paludicola* при ординации оказалось зависимым преимущественно от механического состава почвы, а не от содержания растительных остатков.

Для массовых видов изучили корреляцию их численности с отдельными характеристиками среды (табл. 5). Численность *Liochthonius sellnicki* и *Svalbardia paludicola* связана с массовой долей растительных остатков (коэффициент Спирмена $R_s = 0,78$, $p = 0,00001$ и $R_s = 0,58$, $p = 0,001$ соответственно). Численность *Steneotarsonemus arcticus* коррелирует с содержанием в пробах песка ($R_s = 0,56$, $p = 0,001$) и массовой долей растительных остатков ($R_s = 0,56$, $p = 0,001$). Обилие *Eustigmaeus* cf. *tjumentensis* и *Cheilostigmaeus longisetosus* скоррелировано с целым рядом факторов (см. табл. 5). Для *Ameronothrus nigrofemoratus* и *Eupodes* cf. *boernerii* не обнаружено значимой связи ни с одним из рассмотренных факторов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие и численность. Большинство работ, посвященных литоральным акароценозам, выполнено в значительно более южных районах, поэтому полученные нами данные о таксономическом составе и уровнях численности практически не с чем сравнивать. Группировки клещей на побережье Британских островов насчитывали по 30–70 видов [Halbert, 1920; Luxton, 1967a; Pugh, King, 1985, 1988], а их численность колебалась в диапазоне 400–700 экз./дм². На берегах субарктического Белого моря, где обследовали грунты полосы галофитов, штормовые выбросы, плавник и пр., отмечено порядка 50–60 видов клещей [Бызова и др., 1986; Макарова, Петрова-Никитина, 2008; Петрова-Никитина, Макарова, 2008; Makarova, Bizin, 2020]. При этом собственно почву песчано-каменистой литорали и соленых приморских лугов населяют около 40 видов панцирных и гамазовых клещей [Бызова и др., 1986], их численность невысока (400–600 экз./дм²).

В Арктике до настоящего времени отдельные отметки литоральных видов приводились лишь в единичных работах по Гренландии и Шпицбергену [Jørgensen, 1934; Madsen, 1936; Hirschmann, 1966; Gwiazdowicz et al.,

2012], хотя в свое время при изучении гренландской фауны микроартропод был даже выделен особый литоральный тип сообщества “*Ameronothrus lineatus* – *Archisotoma*” [Hammer, 1944]. При анализе небольшой коллекции почвенных клещей с соседнего о. Белый, Северный Ямал [Макарова и др., 2015], для приморских лугов указано всего 5 видов, все они найдены и на маршах о. Шокальского. В гипоарктических районах Восточной Европы – на берегах Кольского залива и Печорского моря (Большеземельская тундра) – видовое разнообразие клещей приморских маршей значительно (в 2–3 раза) выше, чем на о. Шокальского, а сходство между маршевой фауной этих районов и о. Шокальского всего около 20 % (наши неопубликованные данные). Прибрежные биотопы районов Большеземельской тундры сосредоточивают около половины видов соответствующих локальных фаун [Рожнов и др., 2019], что подтверждается и данными с о. Шокальского. Так, из 73 найденных нами на острове видов (данные готовятся к публикации) 35 отмечены на морских маршах. Как и в нашем материале, разнообразие и общая численность клещей на берегах Печорского моря возрастали при движении вверх по профилю марша, а специфические галофильные виды были сосредоточены на нижних уровнях [Рожнов и др., 2019].

Находки редких видов. Весьма неожиданной оказалась находка на низком марше панцирного клеща *Cosmochthonius lanatus* Michael, 1887, не встреченного в других биотопах острова. Этот космополитный вид-партеногенетик относительно недавно обнаружен в Арктике [Гришина, Мордкович, 1996; Паньков, 2002]. Нельзя исключить, что развитию локальных группировок этого мелкого клеща (длина тела 180 мкм) способствует большая площадь голого грунта в пионерных местобитаниях низких маршей и пятнистых тундр.

Род и вид клещей-рагидиид *Edavorhagidia* cf. *quinquesetosa* впервые указываются в России. До сих пор этот вид был известен по единичной находке под плавником на канадском берегу моря Бофорта [Zacharda, 1980].

Таксономическая, географическая и экологическая структура фауны. По данным учетов эклекторами и почвенными ловушками разнообразие клещей подотряда Prostigmata (21 вид) на маршах о. Шокальского значитель-

но превышает таковое панцирных (7 видов) и гамазовых (4) клещей (см. табл. 3). Среди 29 отмеченных родов 24 (83 %) представлены только одним видом. Наибольшее число видов содержит род гамазовых клещей *Arctoseius* Thor, 1930 (3 вида). Эти три особенности таксономического состава неоднократно отмечались как наиболее характерные черты акарофауны полярных пустынь [Макарова, 2002; Макарова, 2018] и связаны с высокоширотным положением острова.

Это же обстоятельство определило значительное присутствие в фауне циркумполярных арктических и арктомонтантных форм (44 % среди идентифицированных видов). Они обнаружены в составе всех подотрядов – *Halolaelaps* cf. *gerlachi*, *Arctoseius multidentatus*, *A. ornatus*, *A. idiodactylus*, *Camisia dictyna*, *Hermannia scabra*, *Svalbardia paludicola*, *Steneotarsonemus arcticus*, *Stigmaeus parmatius*, *Edavorhagidia* cf. *quinqusetosa*, *Nanorchestes* cf. *gilli*. Циркумполярный *Ameronothrus nigrofemoratus* имеет арктобореальный ареал. Большинство остальных видов широко распространено в лесном поясе Палеарктики или еще шире (*Cosmochthonius lanatus* и *Liochthonius sellnicki* – космополиты).

Для приморских маршей в целом характерно присутствие специфической группы галофильных видов [Luxton, 1967a; Pugh, King, 1985; Weigmann, 2008]. Однако среди 35 обнаруженных видов клещей лишь два – панцирный (*Ameronothrus nigrofemoratus*) и гамазовый (*Halolaelaps* cf. *gerlachi*) – могут считаться специализированными обитателями морских литоралей северной Голарктики [Schulte et al., 1975; Макарова, 2014]. Помимо них, выделяется группа видов-гигрофилов, характерных для широкого спектра переувлажненных биотопов, в том числе болот. Среди них, например, *Svalbardia paludicola*, *Arctoseius ornatus*, *Cheilostigmaeus lingisetosus* и др.

Сходство сообществ. Результаты ординации сообществ клещей, выполненные на основе трансформированных данных (см. рис. 9), демонстрируют высокую степень отличий между отдельными биотопами марша. При этом на соответствующей дендрограмме (см. рис. 8) видно, что уровень сходства между отдельными акароценозами очень варьирует. Наиболее похожими оказались акароценозы, сформированные под растительными ас-

социациями разных высотных уровней (асс. *Puccinellietum phryganodis* и асс. *Caricetum subspathaceae* соответственно) на глинистом грунте (местообитания МI-C и МII-C). Известно, что гранулометрический состав, влияющий на дренажность субстрата, в значительной степени определяет длительность воздействия морских вод и, следовательно, соленость грунта [Adam, 1990; Byrd, Kelly, 2006; Сергиенко, 2008]. Таким образом, характер растительности, вероятно, менее значим для большинства почвенных клещей, чем физико-химические свойства почвы.

Весьма обособлено население клещей верхнего уровня марша (МIII), для которого характерна сложная видовая структура и высокая численность. Этот биотоп отличает и более сложный растительный покров с обилием злаков и выраженным моховым ярусом. Для клещей моховая дернина может представлять самостоятельную стацию с особым гидрорежимом, а для видов-бриофагов – еще и пищевой ресурс [Gerson, 1969, 1972]. Кроме того, особенности структуры мохового покрова способствуют наличию обильных и доступных пищевых ресурсов для самых разных групп клещей [Salmane, Brumelis, 2008; Meehan et al., 2018]. На верхнем марше наибольшую численность демонстрируют как специализированные бриофаги (*Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis*) и вероятные потребители злаков (*Steneotarsonemus arcticus*) и водорослей (*Liochthonius sellnicki*), так и мицетофаги (Eupodidae), микробы-детритофаги (*Svalbardia paludicola*) и различные хищники (*Arctoseius multidentatus*, *Centrotrombidium* sp., *Cheilostigmaeus longisetosus*, *Stigmaeus parmatius*).

Факторы среды и распределение видов. Мы попытались вскрыть причины выявленных различий в населении отдельных местообитаний марша, изучив характер биотопического распределения отдельных видов в зависимости от ряда средовых факторов (см. рис. 10). Наиболее значимыми оказались три связанных между собой фактора – содержание хлоридов и растительных остатков в образце почвы, а также гипсометрический уровень.

Степень воздействия морских вод всегда считалась одним из ключевых факторов распределения на профиле побережья отдельных видов как почвенных клещей [Luxton, 1967a, b; Pugh, King, 1985, 1986; Ernst et

al., 1993], так, например, и растений [Silvestri et al., 2005; Матвеева, Лавриненко, 2011; Лавриненко и др., 2012; Сергиенко, 2013]. Сравнительно высокие концентрации солей выдерживают, как правило, немногие виды, способные сохранять жизнеспособность в морской воде в течение нескольких недель и даже месяцев [Weigmann, 1973; Schuster, 1979; Coulson et al., 2002; Pfungstl, 2013]. В нашем материале ни один вид не обнаружил прямой корреляции численности с соленостью субстрата (см. табл. 5), однако проведенная ординация по комплексу факторов показала относительно высокую значимость содержания хлоридов для распределения по пробам специализированного литорального мицетофага – панцирного клеща *Ameronothrus nigrofemoratus* (см. рис. 10). Важно отметить, что до сих пор специфических адаптаций, обеспечивающих эффективную осморегуляцию в засоленной среде, для клещей неизвестно [Pfungstl, 2013].

Специфика условий обитания на маршах определяется не только засоленностью субстрата, но и, во многих случаях, избыточным увлажнением. Этот показатель в значительной степени связан с дренированностью субстрата: в глинистом грунте приливные воды часто задерживаются, в то время как в песчаном – быстро уходят с наступлением отлива. Поэтому кажется неслучайным, что среди изученных клещей выделяется группа видов, распределение которых в наибольшей степени зависит от содержания песчаной фракции в почве (например, *Scutacarus offaliensis*, *Steneotarsonemus arcticus*, *Arctoseius* spp.) (см. рис. 10). Численность мелкого (210–280 мкм) обитателя ризосферы злаков *S. arcticus* при этом прямо коррелирует ($R_s = 0,56$) с содержанием песка (см. табл. 5).

Другой важный фактор, который оказывает сильное влияние на распределение видов по местообитаниям, – это массовая доля растительных остатков в образце. Фитоценозы маршей, как правило, имеют довольно упрощенную олиго- или монодоминантную структуру, где большую роль играют специализированные виды-галофиты. В литературе [Лесков, 1936; Матвеева, Лавриненко, 2011] растительный покров маршей северных морей принято делить на низкие (соответствуют I и II уровням в нашей работе) и высокие (III уровень) марши. Обычно степень покрытия

субстрата и число образующих сообщество видов растений увеличиваются по мере удаления от береговой линии [Сергиенко, 2008].

Связь состава и структуры сообществ почвенных клещей с особенностями фитоценозов подробно обсуждалась на примере разных растительных формаций, в различных регионах и в разных пространственных масштабах [Erdmann et al., 2012; Nielsen et al., 2012; Mitchell et al., 2017; Meehan et al., 2018]. В отличие от многих других компонентов биоты, почвообитающие клещи в целом более чувствительны к характеру растительного покрова, чем к основным физико-химическим свойствам почвы [Nielsen et al., 2010, 2012; Meehan et al., 2018]. Из полученных нами результатов (см. табл. 4; рис. 4 и 5) хорошо видно, что видовое богатство, разнообразие и численность клещей увеличиваются с ростом гипсометрического уровня вместе с развитием растительного покрова. Практически все виды, специфичные или преобладающие на верхнем марше (МIII), оказались зависимыми в первую очередь от содержания растительной массы в образце (большинство видов) или количества основных биогенов (*Nanorchestes* cf. *gilli*, *Eustigmaeus* cf. *tjuminensis*, *Cheilostigmaeus longisetosus*). Численность целого ряда видов прямо коррелирует ($R_s = 0,56–0,78$) с массовой долей растительных остатков (см. табл. 5).

Таким образом, уровень марша представляет собой базовый показатель, с которым коррелируют многие характеристики среды, как изученные в рамках этой работы (в том числе соленость и степень развития растительного покрова), так и прочие [Adam, 1990]. Ключевое явление, с которым связан этот параметр, – частота и интенсивность воздействия морских вод в рамках приливно-отливного цикла. Периодическое затопление играет важную роль в процессе формирования сообществ почвенных клещей и в других гидроморфных местообитаниях [Lambeets, 2008; Faleńczyk-Kozirog et al., 2019]. Так, например, весеннее половодье может приводить к сильному нарушению структуры сообщества почвенных клещей в поймах за счет поверхностного смыва [Криволицкий, 1977]. Клещи, населяющие морские литорали, выработали целый ряд специфических адаптаций для переживания приливов и штормов. Мор-

фологические приспособления связаны преимущественно с закреплением на субстрате и формированием физической жабры, или пластрона [Hinton, 1971; Krantz, 1974; Pugh et al., 1987a, b; Pfingstl, 2017]. Поведенческие адаптации включают агрегацию клещей в трещинах и понижениях на поверхности грунта [Pfingstl, 2017], сезонные и суточные миграции, скоррелированные с приливной динамикой [Remmert, 1961; Schulte, 1973; Нейман, 1984]. Развитие форетических отношений с другими, более мобильными прибрежными членистоногими также гарантирует обитание клещей в подходящих субстратах [Remmert, 1961; Lindroth et al., 1973; Rigby, 1995; Makarova, Böcher, 2009].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морские марши о. Шокальского дают пример наиболее северного варианта подобного типа экосистем [Charman, 1960], что выражается в крайнем упрощении структуры растительного покрова и ограниченном наборе видов животного населения [Makarova et al., 2018; Nekhaeva, 2018]. Однако почвенные клещи сохраняют сравнительно высокие показатели видового разнообразия и численности, которые последовательно возрастают на высотном профиле. При этом на каждом уровне формируются специфические акароценозы.

Ни один из видов клещей не обнаружил прямой корреляционной зависимости от солености почвы. Но ординация по комплексу факторов показала их разную значимость для отдельных видов. Наибольшее значение имеют факторы, характеризующие интенсивность воздействия морских вод, а именно: степень засоленности субстрата, развитие растительного покрова и, собственно, высотный уровень марша. Таким образом, получили подтверждение все рабочие гипотезы (см. введение), но первая – с существенной оговоркой. На низких маршах механический состав грунта может в большей степени определять структуру сообществ клещей, чем тип растительности.

Однако не стоит преувеличивать универсальность выявленных закономерностей. Хорошо известно, что в зависимости от локальных условий степень воздействия разных физико-химических и биотических факторов

сильно варьирует [Вальтер, 1975; Adam, 1990; Erdmann et al., 2012]. Важно отметить также, что набор изученных факторов был выбран нами, исходя из литературных данных и собственных априорных представлений. Нельзя исключить, что имеются и другие, более важные для клещей, параметры среды, например, частота воздействия какого-либо фактора. Однако анализ динамических показателей потребует от исследователей совершенствования методик инструментальных измерений (см. [Meehan et al., 2018]).

Материал для настоящей работы собран в рамках комплексной экспедиции Гыданского заповедника. Огромную помощь в проведении полевых работ нам оказали его сотрудники – В. В. Берлинский, А. А. Горчаковский и В. Л. Лапсуй, а также участники экспедиции – Н. Б. Коростелев, А. Д. Никитина, М. А. Сухова и Д. М. Ширяев. При выполнении почвенно-химических анализов мы пользовались советами М. С. Розановой (МГУ), при определении клещей – консультациями А. А. Хаустова и Ф. Е. Четверикова, за что выражаем им глубокую признательность. Мы благодарны нашим коллегам по институту – А. Б. Бабенко, С. И. Гололвачу и А. А. Нехаевой за ценные замечания к рукописи, а также Д. И. Коробушкину, О. Л. Розановой и С. М. Цурикову – за помощь в работе с элементным анализатором.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-04-01603) и государственного задания ИО РАН (тема 0149-2019-0008).

ЛИТЕРАТУРА

- Бабенко А. Б. Ногохвостки (Collembola) приполярных ландшафтов Северного полушария // Зоол. журн. 2018. № 3. С. 261–285. [Babenko A. B. Springtails (Collembola) in the Subpolar Landscapes of the Northern Hemisphere // Entomol. Rev. 2018. Vol. 98, N 4. P. 383–406]. doi: 10.1134/S0013873818040012
- Бызова Ю. Б., Уваров А. В., Губина В. Г., Залеская Н. Т., Захаров А. А., Петрова А. Д., Суворов А. А., Воробьева Е. Г. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. 312 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. III. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. М.: Прогресс, 1975. 429 с.
- Воробьева Л. А. Химический анализ почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 272 с.
- Горчаковский А. А. Птицы острова Шокальского и полуострова Явай (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 2. С. 48–60.
- Гришина Л. Г., Мордкович В. Г. К фауне панцирных клещей Таймырского заповедника // Проблемы почвен-

- ной зоологии: материалы докл. I Всерос. совещ. Ростов н/Д, 1996. С. 33–34.
- Гурвич Г. С., Матвеева Т. А. Материалы к изучению супралиторали Белого моря // Тр. ГГИ. 1937. Вып. 8. С. 65–74.
- Калякин В. Н., Романенко Ф. Н., Молочаев А. В., Рогачева Э. В., Сыроечковский Е. Е. Гыданский заповедник // Заповедники Сибири. Т. 2 / под ред. В. Е. Соколова, Д. С. Павлова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Логос, 2000. С. 47–55.
- Кривошук Д. А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // Зоол. журн. 1976. № 2. С. 68–78.
- Кривошук Д. А. Пути приспособительной эволюции панцирных клещей в почве // Адаптация почвенных животных к условиям среды / под ред. М. С. Гилярова. М.: Наука, 1977. С. 102–128.
- Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Добрынин Д. В. Многолетняя динамика и гибель растительности маршей Колоколкиной губы Баренцева моря // Растительность России. 2012. № 21. С. 66–77. doi: 10.31111/vegus/2012.21.66
- Лесков А. И. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря // Ботан. журн. 1936. № 1. С. 96–116.
- Макарова О. Л. Акароценозы (Acariformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 1. Сообщества клещей Северной Земли. Структура фауны и численность // Зоол. журн. 2002. № 2. С. 165–181. [Makarova O. L. Acaroceneses (Acariformes, Parasitiformes) in polar deserts. 1. Mite assemblages in the Severnaya Zemlya Archipelago. Structure of fauna and abundance // Entomol. Rev. 2002. Vol. 82, N 7. P. 839–856].
- Макарова О. Л. Обзор гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) тайги Печоро-Ильчского заповедника (Северное Предуралье) с анализом населения ельников // Зоол. журн. 2011. № 6. С. 649–664. [Makarova O. L. A review of gamasid mites (Parasitiformes, Mesostigmata) dwelling in the taiga of the Pechoro-Ilychskii Nature Reserve (northern Cis-Ural Region) with analysis of their assemblages in spruce forests // Entomol. Rev. 2011. Vol. 91, N 7. P. 915–931]. doi: 10.1134/S0013873811070128
- Макарова О. Л. Фауна свободноживущих клещей (Acari) Гренландии // Зоол. журн. 2014. № 12. С. 1404–1419. [Makarova O. L. The Fauna of Free-Living Mites (Acari) of Greenland // Entomol. Rev. 2015. Vol. 95, N 1. P. 108–125]. doi: 10.7868/S0044513414120113
- 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) // Зоол. журн. 2015. № 8. С. 899–904. [Makarova O. L., Ermilov S. G., Yurtaev A. A., Mansurov R. I. The First Data on the Soil Mites (Acari) of the Arctic Belyi Island (Northern Yamal, the Kara Sea) // Entomol. Rev. 2015. Vol. 95, N 6. P. 805–810]. doi: 10.7868/S0044513415080127
- Макарова О. Л., Петрова-Никитина А. Д. Сукцессии гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata) в штормовых выбросах на литорали Белого моря (пролив Великая Салма) // Материалы науч. конф., посвящ. 70-летию Беломорской биол. станции им. Н. А. Перцова. 9–10 августа 2008 г. М.: Грифи К, 2008. С. 75–79.
- Матвеева Н. В., Лавриненко О. В. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры // Растительность России. 2011. № 17–18. С. 45–69. doi: 10.31111/vegus/2011.17-18.45
- Нейман Д. Приливные и лунные ритмы // Биологические ритмы. Т. 2 / под ред. Ю. Ашоффа. М.: Мир, 1984. С. 5–43.
- Паньков А. Н. Новые виды панцирных клещей (Oribatei) с Дальнего Востока // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 2. С. 242–245.
- Петрова-Никитина А. Д., Макарова О. Л. Отряд Parasitiformes Zachvatkin, 1952 // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / под ред. А. В. Чесунова, Н. М. Калякиной, Е. Н. Бубновой. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 324–327.
- Рибристая О. В. Сосудистые растения острова Шокальского (Карское море) // Ботан. журн. 2002. № 6. С. 29–40.
- Рожнов В. В., Лавриненко И. А., Разживин В. Ю., Макарова О. Л., Лавриненко О. В., Ануфриев В. В., Бабенко А. Б., Бизин М. С., Глазов П. М., Горячкин С. В., Колесникова А. А., Матвеева Н. В., Пестов С. В., Петровский В. В., Покровская О. Б., Танасевич А. В., Татаринов А. Г. Ревизия биоразнообразия крупного арктического региона как основа его мониторинга и охраны в условиях активного хозяйственного освоения (Ненецкий автономный округ, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. № 4 (2). С. 1–28. doi: 10.24189/ncr.2019.015
- Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
- Сергиенко Л. А. Состав и динамика растительности побережий российской Арктики. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 125 с.
- Трофимов В. Т., Королев В. А. Практикум по грунтоведению. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. 390 с.
- Чернов Ю. И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 239 с.
- Юртаев А. А. Комплексные исследования почвенного покрова острова Белый: первые итоги // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2016. № 4. С. 8–11.
- Adam P. Saltmarsh Ecology. New York: Cambridge University Press, 1990. 444 p.
- Babenko A., Fjellberg A. Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2006. 190 p.
- Behan-Pelletier V. M. Oribatid mite fauna of northern ecosystems: a product of evolutionary adaptations or physiological constraints? // Acarology IX. Proceedings of IX International Congress of Acarology. Vol. 2 / Eds. R. Mitchell, D. J. Horn, G. R. Needham, W. C. Welbourn, Ohio: Ohio Biological Survey, Columbus, 1999. P. 87–105.
- Bertness M. D., Gaines S. D., Hay M. E. (eds.) Marine Community Ecology. Sunderland: Sinauer Associates Inc., 2001. 550 p.
- Briones M. J. I. The serendipitous value of soil fauna in ecosystem functioning: the unexplained explained // Front. Environ. Sci. 2018. Vol. 6, N 149. P. 1–11. doi: 10.3389/fenvs.2018.00149
- Byrd K. B., Kelly M. Salt marsh vegetation response to edaphic and topographic changes from upland sedimentation in a Pacific estuary // Wetlands. 2006. Vol. 26. P. 813–829. doi: 10.1672/0277-5112(2006)26[813:SMVRTE]2.0.CO;2
- Chapman V. J. Salt marshes and salt deserts of the world. London: Leonard Hill books limited, 1960. 392 p.
- 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 L., Koliczka 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., Söli G., Stur E., Tanasevitch A., Taskaeva A., Vellea 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 // *Soil Biol. Biochem.* 2014. Vol. 68. P. 440–470. doi: 10.1046/j.soilbio.2013.10.006
- 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 // *Funct. Ecol.* 2002. Vol. 16. P. 353–356. doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00636.x
- Erdmann G., Scheu S., Maraun M. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida) // *Exp. Appl. Acarol.* 2012. Vol. 57. P. 157–169. doi: 10.1007/S10493-012-9546-9
- Ernst H., Siemer F., Bücking J., Witte H. Die litorale Milbenzönose auf Uferbefeistigungen des Waserästuars in Abhängigkeit von Substrat und Salzgehaltgradient // *Inf. Natursch. Landschaftspfl.* 1993. Bd. 6. S. 401–416.
- Faleńczyk-Kozirog K., Skubala P., Habel M., Waldom-Rudzionek B., Szatten D. River islands as habitats for soil mites (Acari) // *River Res. Applic.* 2019. Vol. 35. P. 736–748. doi: 10.1002/rra.3446
- Garbutt A., de Groot A., Smit Ch., Pétilion J. European salt marshes: ecology and conservation in a changing world // *J. Coast. Conserv.* 2017. Vol. 21. P. 405–408. doi: 10.1007/s11852-017-0524-6
- Gerson U. Moss-arthropod associations // *The Bryologist.* 1969. Vol. 72, N 4. P. 495–500.
- Gerson U. Mites of the genus *Ledermuelleria* (Prostigmata: Stigmaeidae) associated with mosses in Canada // *Acarologia.* 1972. Vol. 13, N 2. P. 319–343.
- Gwiazdowicz D. J., Solhøy T., Coulson S. J., Lebedeva N., Melekhina E. First record of *Vulgarogamasus immanis* (Acari, Mesostigmata) in Svalbard // *Polish Polar Res.* 2012. Vol. 33. P. 35–39. doi: 10.2478/v10183-012-0001-8
- Halbert J. N. The Acarina of the Seashore // *Proc. R. Ir. Acad.* 1920. Vol. 35B. P. 106–152.
- Hammer M. Studies on the oribatids and collembolids of Greenland // *Meddelelser om Grønland.* 1944. Vol. 141, N 3. P. 1–210.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica.* 2001. Vol. 4, N 1. P. 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Haynert K., Kiggen M., Klarner B., Maraun M., Scheu S. The structure of salt marsh soil mesofauna food webs – The prevalence of disturbance // *PLoS One.* 2017. Vol. 12, N 12. e0189645. P. 1–20. doi: 10.1371/journal.pone.0189645
- Hinton H. E. Plastron respiration in the mite, *Platyseius italicus* // *J. Insect Physiol.* 1971. Vol. 1. P. 1185–1199. doi: 10.1016/0022-1910(71)90184-3
- Hirschmann W. Gangsystematik der Parasitiformes. Teil 15. Gänge von Litoralmilben und neue Litoralmilbenarten // *Acarologie. Schriftenreihe für Vergleichende Milbenkunde.* 1966. Bd. 9. S. 25–44.
- Jørgensen M. Ein revidiertes Verzeichnis über grönländische Milben // *Zool. Anz.* 1934. Bd. 107, Hf. 1–2. S. 40–47.
- Krantz G. *Phaulodinyehus mitis* (Leonardi, 1899) (Acari: Uropodidae) an intertidal mite exhibiting plastron respiration // *Acarologia.* 1974. Vol. XVI, fasc. I. P. 11–20.
- Lambeets K., Vandegheuchte 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 // *J. Anim. Ecol.* 2008. Vol. 77. P. 1162–1174. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01443.x
- Lindroth C., Andersson H., Bodvarsson H., Richter S. H. Surtsey, Iceland. The development of a new fauna 1963–70. Terrestrial invertebrates // *Ent. Scand. Suppl.* 1973. Vol. 5. P. 7–280.
- Luxton M. The zonation of saltmarsh Acarina // *Pedobiologia.* 1967a. Vol. 7. P. 1–14.
- Luxton M. The ecology of saltmarsh Acarina // *J. Anim. Ecol.* 1967b. Vol. 36. P. 257–277. doi: 10.2307/2911
- Madsen H. Investigations on the shore fauna of East Greenland, with a survey of the shores of other arctic regions // *Meddelelser om Grønland.* 1936. Vol. 100, N 8. P. 1–79.
- Makarov K. V., Gusarov V. I. Makarova O. L., Bizin M. S., Nekhaeva A. A. The first data on beetles (Coleoptera) of the High Arctic Shokalsky Island (Kara Sea) // *Rus. Entomol. J.* 2018. Vol. 27, N 4. P. 387–398. doi: 10.15298/rusentj.27.4.06
- Makarova O. Free-living mites (Acari) of the Franz Josef Land Archipelago, the coldest territory in the Old World: diversity, distributions, assemblages // IX Int. Congr. of Acarology. Abstract Book / Eds.: G. T. Sullivan, S. K. Ozman-Sullivan, Ankara: Bilkon Turizm Organizasyon Yayıncılık Ltd. Şti, 2018. P. 127.
- Makarova O. L., Bizin M. S. Littoral mesostigmatic mites (Acari, Parasitiformes) from the Kola Peninsula, Barents Sea, 69° N // *Polar Biol.* 2020. Vol. 43. P. 1503–1518.
- Makarova O. L., Böcher J. Diversity and geographical range of Greenland mites (Acari: Oribatida and Mesostigmata) // *Species and Communities in Extreme Environments* / Eds.: S. I. Golovatch, O. I. Makarova, A. B. Babenko, L. D. Penev. Sofia – Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, 2009. P. 165–186.
- Martini I. O., Wanless H. R. (eds.) *Sedimentary Coastal Zones from High to Low Latitudes: Similarities and Differences.* London: Geological Society of London, 2014. 600 p.
- Meehan M. L., Song Zh., Proctor H. Roles of environmental and spatial factors in structuring assemblages of forest-floor Mesostigmata in the boreal region of Northern Alberta, Canada // *Int. J. Acarol.* 2018. Vol. 44. P. 300–309. doi: 10.1080/01647954.2018.1520297
- Mitchell R. J., Urpeth H. M., Britton A. J., Taylor A. R. Soil microarthropod-plant community relationships in alpine moss-sedge heath // *Appl. Soil. Ecol.* 2017. Vol. 111. P. 1–8.
- Moeller J. Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Arthropodenfauna im Anwurf mariner Algen // *Z. Morph. Ökol. Tiere.* 1965. Bd. 55. S. 530–586.
- Nekhaeva A. A. Spiders (Arachnida, Aranei) of the High Arctic Shokalsky Island (73° N), the Kara Sea, Russia // *Arthropoda Sel.* 2018. Vol. 27, N 4. P. 367–372.
- Nielsen U. N., Osler G. H. R., Campbell C. D., Burslem D. F. R. P., 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 // *J. Biogeogr.* 2010. Vol. 37. P. 1317–1328. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02281.x
- Nielsen U. N., Osler G. H. R., Campbell C. D., Burslem D. F. R. P., van der Wal R. Predictors of fine-scale spatial variation in soil mite and microbe community composition differ between biotic groups and habitats // *Pedobiologia.* 2012. Vol. 55. P. 83–91. doi: 10.1016/j.pedobi.2011.11.002
- Nielsen U. N., Osler G. H. R., van der Wal R., Campbell C. D., Burslem D. F. R. P. Soil pore volume and the abundance of soil mites in two contrasting habitats // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40. P. 1538–1541.
- Osler G. H. R., Cole L., Keith A. M. Changes in oribatid mite community structure associated with the succession from heather (*Calluna vulgaris*) moorland to birch (*Betula pubescens*) woodland // *Pedobiologia.* 2006. Vol. 50. P. 323–330. doi: 10.1016/j.pedobi.2006.05.001
- Pfingstl T. Resistance to fresh and salt water in intertidal mites (Acari: Oribatida): implications for ecology and hydrochorous dispersal // *Exp. Appl. Acarol.* 2013. Vol. 61, N 1. P. 87–96. doi: 10.1007/S10493-013-9681-y
- Pfingstl T. The marine-associated lifestyle of ameronothroid mites (Acari, Oribatida) and its evolutionary origin: a review // *Acarologia.* 2017. Vol. 57, N 3. P. 693–721. doi: 10.24349/acarologia/20174197
- Polderman P. J. G. The oribatida (Acari) of saline areas in the western part of the Dutch Wadden Sea // *Neth. J. Sea Res.* 1974. Vol. 8, N 1. P. 49–72.
- Ponge J.-F. Biocenoses of Collembola in atlantic temperate grass-woodland ecosystems // *Pedobiologia.* 1993. Vol. 37, N 4. P. 223–244.
- Procheş Ş., Marshall D. J. Global distribution patterns of non-halacarid marine intertidal mites: Implications for their origins in marine habitats // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 1. P. 47–58. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00513.x
- Pugh P. J. A., King P. E. The vertical Distribution of British Intertidal Acari: the Nonhalacarid Fauna (Arachnida: Acari) // *J. Zool. (A).* 1985. Vol. 207. P. 21–37.
- Pugh P. J. A., King P. E. Seasonality in British intertidal Acari // *J. Nat. Hist.* 1986. Vol. 20. P. 653–666. doi: 10.1080/00222938600770451
- Pugh P. J. A., King P. E. Acari of the British supralittoral // *J. Nat. Hist.* 1988. Vol. 22. P. 107–122. doi: 10.1080/00222938800770081
- Pugh P. J. A., King P. E., Fordy M. R. Structural features associated with respiration in some intertidal Uropodina (Acarina: Mesostigmata) // *J. Zool., Lond.* 1987a. Vol. 211. P. 107–120.
- Pugh P. J. A., King P. E., Fordy M. R. The structure and probable function of the peritreme in intertidal Gamasina (Acari: Mesostigmata) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1987b. Vol. 89. P. 393–407.
- Remmert H. Der Tagesgang im Strandanwurf und seine ökologische Bedeutung // *Verh. dt. Zool. Ges. Saarbrücken.* 1961. Bd. 25. S. 438–445.
- Rigby M. C. Association of a juvenile phoretic uropodid mite with the beach hopper *Traskorchestia traskiana* (Stimpson, 1857) (Crustacea: Talitridae) // *J. Nat. Hist.* 1995. Vol. 30. P. 1617–1624. doi: 10.1080/00222939600770941
- Salmane I. Fauna of soil-dwelling predatory Gamasina mites (Acari: Mesostigmata) in seashore habitats of the Kurzeme coast, Latvia // *Ecologia (Bratislava).* 2000. Vol. 19, Suppl. 4. P. 87–96.
- Salmane I. Fauna of soil Gamasina mites (Acari, Mesostigmata) along the Latvian seacoast and the relation to respective habitats // *Norw. J. Entomol.* 2001. Vol. 48. P. 223–230.
- Salmane I., Brumelis G. The importance of the moss layer in sustaining biological diversity of Gamasina mites in coniferous forest soil // *Pedobiologia.* 2008. Vol. 52. P. 69–76. doi: 10.1016/j.pedobi.2008.03.002
- Schulte G. Vertikalwanderungen küstenbewohnender Milben (Acari, Oribatei) // *Neth. J. Sea Res.* 1973. Vol. 7. P. 68–80.
- Schulte G., Schuster R., Schubart H. Zur Verbreitung und Ökologie der Ameronothriden (Acari, Oribatei) in terrestrischen, limnischen und marinen Lebensräumen // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven.* 1975. Bd. 15. S. 359–385.
- Schuster R. Die Ökologie der terrestrischen Kleinfafauna des Meerestrandes // *Zool. Anz. Suppl.* 1965. Bd. 28. S. 492–521.
- Schuster R. Hornmilben (Oribatei) als Bewohner des marinen Litorals // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Sonderband II.* 1966. S. 319–327.
- Schuster R. Soil mites in the marine environment // *Recent Advances Acarol.* 1979. Vol. 1. P. 593–602.
- Silvestri S., Defina A., Marani M. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation // *Estuar. Coast. Shelf S.* 2005. Vol. 62. P. 119–130. doi: 10.1016/j.eccs.2004.08.010
- StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. 2007. www.statsoft.com
- Strenzke K. Die Arthropodensukzession im Strandanwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen // *Pedobiologia.* Vol. 3. 1963. P. 95–141.
- Vreeken-Bruijns M. J., Hassink J., Brussaard L. Relations of soil microarthropod biomass with organic matter and pore size distribution in soils under different land use // *Soil Biol. Biochem.* 1998. Vol. 30. P. 97–106. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00064-3
- Wall D. H., Bardgett R. D., Behan-Pelletier V., Herrick J. E., Jones T. H., Ritz K., Six J., Strong D. R., van der Putten W. H. Soil Ecology and Ecosystem Services. Oxford: Oxford University Press, 2013. 406 p.
- Weigmann G. Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land – Meer (Collembola, Insecta – Oribatei, Acari) // *Z. Wiss. Zool.* 1973. Bd. 186. S. 295–391.
- Weigmann G. Oribatid mites communities in Atlantic salt marshes: an ecological and biogeographical comparison between German and Portuguese seashores // *Integrative Acarology. Proceedings of the 6th European Congress. Montpellier: European Association of Acarologists,* 2008. P. 275–283.
- Zacharda M. Soil mites of the family Rhagidiidae (Actiniedidae: Eupodidae). Morphology, systematics, ecology // *Acta Univ. Carol. Biol. (Praha).* 1980. Vol. 5-6. P. 489–785.

The impact of environmental factors in the organization of soil mite assemblages (Acari) on coastal marshes of the Shokalsky Island, Kara Sea

M. S. BIZIN^{1*}, G. V. BORISENKO², O. L. MAKAROVA¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninsky prosp., 33*

²*Shirshov Institute of Oceanology of RAS
117218, Moscow, Nakhimovskiy prosp., 36*

Seashore habitats of the Shokalsky Island (73° N) in the Kara Sea, Arctic Ocean, is shown to support at least 33 soil mite species, 7 of which predominate. We analyzed the species distributions in soil samples taken at three levels of marine marsh. Upon mite extraction, the following parameters were determined in soil cores: salinity, granulometric composition, carbon and nitrogen contents, and the condition of the plant cover. Both mite species diversity and total abundance increase from lower to higher marsh levels. CCA ordination revealed that the distribution of the mycetophagous littoral-dweller, *Ameronothrus nigrofemoratus*, depends on soil salinity. The distribution patterns of *Svalbardia paludicola*, *Scutacarus offaliensis*, *Steneotarsonemus arcticus* and two *Arctoseius* species seem to primarily be determined by drainage intensity through choosing sandy grounds. The distributions of the mite species that prefer the highest level of salt marsh depend first of all on either phytomass content (most species) or the concentration of major biogenic elements (*Nanorchestes* cf. *gilli*, *Eustigmaeus* cf. *tjumeniensis*, *Cheilostigmaeus longisetosus*) in soil samples. The CCA model accounts for 80.5 % dispersion of the data. A comparative analysis of the species structure of mite communities indicated the assemblage of the highest marsh level (with a considerable moss storey) as being the most diverse and special. The acarocenoses formed under different plant associations of distinct marsh levels (ass. *Puccinellietum phryganodis* and ass. *Caricetum subspathaceae*), but on similar clay grounds appeared to be the most similar, this probably being due to close inundation times caused by drainage conditions.

Key words: Arctic, sea salt marshes, soil mites, spatial distribution, ordination.