

Комплексное экологическое исследование пояса гольцовых пустынь Хибинских гор

Н. Е. КОРОЛЕВА^{1*}, М. Н. МАСЛОВ¹, А. Д. ДАНИЛОВА¹, Д. А. ДАВЫДОВ¹, А. Б. НОВАКОВСКИЙ², И. В. ЗЕНКОВА³, В. В. РЕДЬКИНА³, И. М. ШТАБРОВСКАЯ³, Р. Р. ШАЛЫГИНА

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аверорина КНЦ РАН
184209, Анадырь, мкр. Академгородок, 18
*E-mail: flora012011@yandex.ru

²Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

³Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209, Анадырь, мкр. Академгородок, 14а

Статья поступила 22.12.2023

После доработки 01.01.2024

Принята к печати 13.02.2024

АННОТАЦИЯ

Предложена типизация местообитаний, а также изучены биоразнообразие и структура сообществ в поясе гольцовых пустынь, занимающем наибольшие высоты (850–1200 м над уровнем моря) на физико-географическом профиле Хибинских гор. Самыми распространенными подтипами местообитаний по классификации EUNIS в этом поясе являются: эпилитные группировки лишайников и мохообразных на элювии основных, щелочных и кремнийсодержащих горных пород (подтип U5111); кустарничково-лишайниково-ракомитриевые сообщества на каменистых плато (U5112); осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковые сообщества на каменистых склонах (U5113); мелкотравно-лишайниково-моховые и печеночниковые сообщества на мелкоземистых окраинах полигонов (U5114); моховые сообщества у долго не тающих снежников (U5115). Экосистемы пояса гольцовых пустынь сформировались на примитивных маломощных почвах – петроземах, с высоким содержанием (26–32 %) общего органического углерода. Установлено, что общая флора насчитывает 176 видов растений и лишайников. В составе почвенной альгофлоры выявлено 43 вида с преобладанием зеленых водорослей. Среди почвенных микроарктропод доминируют представители Collembola, Oribatida и Mesostigmata. Разнообразие и численность почвенных водорослей и беспозвоночных животных зависят от подтипа местообитания, влажности почвы и содержания в ней органического вещества. Относительно высокое видовое богатство экосистем пояса гольцовых пустынь обусловлено дифференцированностью местообитаний.

Ключевые слова: пояс гольцовых пустынь, типизация местообитаний, растительность, почвы, почвенные водоросли, беспозвоночные, Арктика.

ВВЕДЕНИЕ

Горы и горные системы обладают более высоким уровнем видового богатства благодаря наличию широкого спектра экосистем на относительно небольшой площади и являются значимым источником ресурсов для человека. Несмотря на то что горные экосистемы северо-западной части России в целом хорошо изучены [Раменская, 1983; Куваев, 1985, 2006; Королева, 2001; Данилова и др., 2023], до сих пор недостаточно данных о горных поясах выше границы распространения леса, к которым относится и пояс гольцовых пустынь. Только в последние годы были получены первые данные о флоре и растительности, почвах и почвенной микро- и мезобиоте этого пояса Хибинских гор [Пожарская, 2012; Зенкова, Таскаева, 2013; Зенкова, Мелехина, 2014; Штабровская, Зенкова, 2019, 2021; Маслов и др., 2021; Зенкова, Колесникова, 2022; Данилова и др., 2023]. Актуальность изучения пояса гольцовых пустынь состоит в том, что в настоящее время состав и структура арктических экосистем стремительно изменяются в результате глобального потепления. Изучение экосистем пояса гольцовых пустынь поможет понять, как формировалась зональность в прошлом, и оценить ее текущее состояние. Полученные результаты могут послужить основой построения климатических моделей и изучения последствий изменения климата в Арктике.

Цель исследования – комплексная оценка современного видового богатства экосистем пояса гольцовых пустынь Хибинских гор. Для этого был выявлен видовой состав сосудистых растений и лишайников, почвенных водорослей и беспозвоночных животных и на базе ценоотического разнообразия и классификации растительности в соответствии с методологией Браун-Бланке проведена диагностика подтипов местообитаний, согласно типологии EUNIS.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пояс гольцовых пустынь занимает выровненные плато, вершины и гребни Хибинских гор (850–1200 м над уровнем моря (н. ур. м.)). Климат здесь характеризуется суровыми условиями: по данным метеостанции “ФосАгр”¹ на вершине горы Айкуайвенчорр (1075 м н. ур. м)

среднегодовая температура воздуха составляет $-3,3^{\circ}\text{C}$, средняя температура вегетационного периода $+4,8^{\circ}\text{C}$, годовая сумма осадков 1500 мм, средняя скорость ветра 6–7 м/с, что приводит к перераспределению снежного покрова.

Комплексный анализ экосистем пояса гольцовых пустынь был выполнен для подтипов местообитаний растительных сообществ, разработанных на основе общеевропейской классификации EUNIS Habitat Classification [2013]. Для разработки подтипов местообитаний составлен продромус, основанный на 77 полных геоботанических описаниях, выполненных в период с 2014 по 2022 г. на плато и вершинах Хибинских гор (высота 850–1200 м) на участках с относительно гомогенной растительностью в однородных условиях экотопа. Размер пробной площади составлял 100 м² в обширных гомогенных растительных выделах и 1–4 м² на участках малого размера. Для всех описаний отмечали высоту над уровнем моря, экспозицию, угол наклона поверхности, GPS-координаты (Garmin, WGS-84), степень увлажнения субстрата. Для оценки проективного покрытия видов использовали процентную шкалу, где сплошное покрытие принимали за 100 %, а покрытие <1 % обозначали знаком “+”. Гербарные образцы собранных цветковых растений, мохообразных и лишайников инсерированы в Гербарии Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН (INEP) и Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН (КРАБГ). При выполнении и обработке описаний использовали метод эколого-флористической классификации растительности Браун-Бланке. Выделение подтипов сообществ и соотнесение с синтаксонами проводили в программе ExStatR [Новаковский, 2016], использовали метод неметрического многомерного шкалирования (NMS) с количественным коэффициентом Съеренсена в качестве меры сходства/расстояния.

На постоянной пробной площади на горе Айкуайвенчорр (1068 м, 67.6085 с. ш., 33.7838 в. д.) в выделенных подтипах местообитаний были заложены и описаны почвенные разрезы. Общее содержание углерода и азота определяли в воздушно-сухих образцах почвы на анализаторе элементного состава Elementar Vario ELIII, величину

¹ Публичное акционерное общество “ФосАгр”.

pH – в водных и солевых (1 н. KCl) вытяжках. Температуру измеряли программируемыми термохронами DS1921G-F5 с автономным режимом работы (до 8192 показаний) и диапазоном измерений от –25 до +80 °C, сертифицированными в государственном реестре средств измерений РФ [Штабровская, Зенкова, 2019, 2021].

Для изучения численности и состава альгоценоза отбирали почвенные образцы с последующим посевом почвенной суспензии на агаризованные питательные среды Z8, BVM. Видовой состав водорослей определяли по морфологическим признакам прямым микроскопированием без предварительного высушивания.

Для определения численности и разнообразия почвенных беспозвоночных животных образцы почвы с растительностью отбирали металлическим цилиндром диаметром 10 см в 5–7-кратной повторности в зависимости от размера и гомогенности растительных выделов. После ручного разбора в лабораторных условиях образцы высушивали электропрогревом на воронках Тулльгрена для полной выгонки животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фиторазнообразие пояса гольцовских пустынь Хибин насчитывало 176 видов: сосудистых растений – 54, мохообразных – 43 (23 вида мхов и 20 – печеночников), лишайников – 80. Преобладание лишайников и мохообразных при несомкнутом характере растительного покрова – характерная черта пояса гольцовских пустынь. Среди зональных (широтных) фитогеографических элементов пре-

обладают виды арктической фракции (65 %), на втором месте – гипоарктические (21 %), остальные 14 % приходятся на арктобореальные (4 %) и полизональные (10 %) виды. Такое соотношение характерно для флоры арктического типа [Королева и др., 2014].

В последнем варианте классификации местообитаний EUNIS сообщества пояса гольцовских пустынь относятся к группе U51 – каменистые местообитания с разреженной растительностью, которые встречаются на бесснежных вершинах, хребтах и склонах гор в бореальной и арктической зонах. Для таких местообитаний характерны суровые погодные условия, маломощный снежный покров, каменистые бедные почвы, укороченный вегетационный период и низкая продуктивность растительных сообществ. Для пояса гольцовских пустынь Хибинских гор мы предложили выделить новую группу U511 (гольцовские пустыни на щелочных и основных субстратах Фенноскандии), включающую в себя пять подтипов местообитаний:

U5111. Эпилитные группировки лишайников и мохообразных на элювии основных, щелочных и кремнийсодержащих горных пород (подтип сообществ *Rhizocarpon geographicum*). Такие сообщества, как правило, не включаются в геоботанические описания, так как формируются на элювии горных пород, и должны описываться и рассматриваться как синузии накипных лишайников.

Далее комплексная оценка современного биоразнообразия экосистем пояса гольцовских пустынь Хибинских гор приводится для четырех подтипов сообществ, исключая подтип U5111 (табл. 1).

Таблица 1
Видовое разнообразие подтипов растительных сообществ пояса гольцовских пустынь Хибинских гор

Подтип сообществ	U5112	U5113	U5114	U5115
Число описаний	21	21	17	6
Среднее число видов в сообществе	17	23	23	10
Число видов:				
общее	114	109	122	44
сосудистых	34	37	32	13
мохообразных	22	31	40	13
лишайников	58	41	50	18
Число видов водорослей	11	15	19	24

U5112. Кустарничково-лишайниково-ракомитриевые сообщества на щебнистых и каменистых плato и вершинах (ассоциации *Saxifrago oppositifoliae* – *Flavocetrarietum nivalis* (Danilova et Koroleva 2023), *Cetrariello delisei* – *Racomitrietum lanuginosae* (Danilova et Koroleva 2023)). В сообществах преобладают лишайники (*Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt & A. Thell., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal. и *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt & A. Thell.), травы (*Carex bigelowii* (Torr.) ex Schwein., *Festuca ovina* (L.), *Juncus trifidus* (L.)), кустарнички (*Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Salix polaris* (Wahlenb.), *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus minus* (Lodd.) и мхи (*Andreaea rupestris* (Hedw.), *Bucklandiella microcarpa* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.).

U5113. Осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковые сообщества на щебнистых и каменистых склонах (ассоциации *Flavocetrario nivalis* – *Caricetum bigelowii* (Danilova et Koroleva 2023), *Racomitrio lanuginosi* – *Dryadetum octopetalae* (Telyatnikov 2010)). Покров сложен подушками мохообразных и лишайников (*Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal., *A. nigricans* (Ach.) Halonen, Myllys, Velmala et Hyvarinen, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell, *F. nivalis* (L.) Kärnefelt et A. Thell, *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.), образующих скопления, окруженные дерновинами *Carex bigelowii* (Torr.) ex Schwein. и *Juncus trifidus* L. с примесью кустарничков *Silene acaulis* (L.) Jacq., *Salix polaris* Wahlenb., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Dryas octopetala* L.

U5114. Мелкотравно-лишайниково-моховые и печеночниковые сообщества на мелкоземистых и щебнистых окраинах полигонов (почвенные корочки) (ассоциации *Anthelio – Luzuletum arcuatae* Nordh. 1928, *Cetrariello delisei* – *Harrimanellum hypnoidis* Danilova et Koroleva 2023). Особенность этих многовидовых сообществ – высокие константность и покрытие печеночников (в основном *Gymnomitrion concinnum* (Lightf.) Corda) и большее число мохообразных (*Andreaea rupestris* (Hedw.), *Bucklandiella microcarpa* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.) и лишайников (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *Flavocetraria nivalis*

(L.) Kärnefelt & A. Thell, *Stereocaulon alpinum* (Laurer)), которых в 3 раза больше, чем судистых растений (*Cardamine bellidifolia* (L.), *Carex bigelowii* (Torr.) ex Schwein., *Juncus trifidus* (L.), *Harrimanella hypnoides* (L.) Coville, *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab.).

U5115. Моховые сообщества у долго не тающих снежников (acc. *Andreaeo rupestri* – *Racomitrietum microcarpi* Danilova et Koroleva 2023). Растительный покров этого подтипа сообществ не сомкнут, сложен подушками мохообразных (*Andreaea rupestris* (Hedw.), *Bucklandiella microcarpa* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra и *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.) и обрастающих их кустистых лишайников (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et A. Thell, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyng, *Stereocaulon alpinum* (Laurer)).

Ординация геоботанических описаний подтипов местообитаний показала отсутствие отчетливых границ между ними из-за относительной флористической бедности пояса гольцовьых пустынь, сходства видового состава фитоценозов и наличия между последними промежуточных вариантов сообществ (рис. 1).

Градиент изменения сообществ разных подтипов пояса гольцовьых пустынь прослеживается по оси 1. В левой части градиента отчетливо отделен подтип U5115, сообщества которого просты по структуре: преобладают мхи *Andreaea rupestris* (Hedw.) и *Bucklandiella microcarpa* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra. Низкое видовое разнообразие объясняется коротким вегетационным сезоном и низкими температурами сырьих субстратов. Вблизи на диаграмме находятся разнообразные, но простые по структуре сообщества, где доминируют в основном печеночники, корковые лишайники и водоросли – подтип U5114 – мелкотравно-лишайниково-моховые и печеночниковые сообщества. Они занимают в поясе гольцовьых пустынь значительную площадь на криогенном полигональном микрорельефе. Рядом на диаграмме подтип U5112 – кустарничково-лишайниково-ракомитриевые сообщества, которые занимают в поясе гольцовьых пустынь наибольшую площадь. В правой части градиента – самые сложные по структуре осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковые сообщества подтипа U5113, на щебнистых и каменистых склонах, в кото-

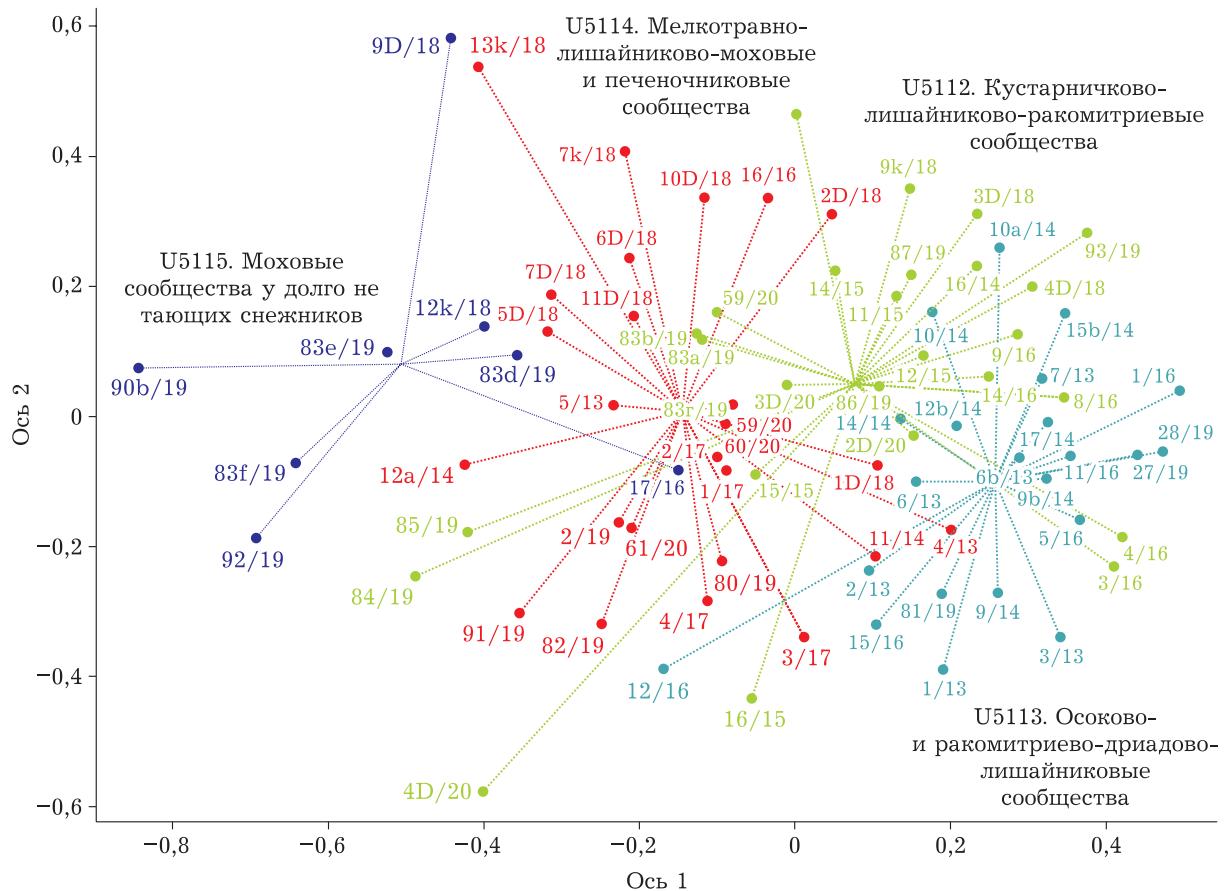


Рис. 1. Схема распределения в ординационном пространстве подтипов растительных сообществ пояса гольцовых пустынь Хибинских гор

ных основу растительного покрова составляет злаковая и осоковая дернина и которые являются переходными к горно-тундровым сообществам. Таким образом, на оси 1 прослеживается изменение в структуре и разнообразии видового состава растительных сообществ пояса гольцовых пустынь, что, вероятнее всего, связано с изменением экстремальности условий местообитания, в первую очередь с высотой над уровнем моря, длительностью залегания снежного покрова и связанной с этим продолжительностью вегетационного сезона.

Ось 2 интерпретировать сложнее, так как она показывает распределение описаний по подтипам местообитаний. Возможно, градиент по оси 2 связан с уровнем криогенной нестабильности местообитаний и степени воздействия на щебень физического выветривания, так как вверху в центре на оси 2 расположены описания *acc. Anthelio – Luzuleum arcuatae*. Сообщества этой ассоциации произрастают на субстрате, который имеет полигональное

строение из-за воздействия криогенной сортировки, отсутствия крупноглыбистого материала, а в сухой летний сезон – ветровой эрозии. Внизу и справа по оси 2 располагаются сообщества ассоциаций *Flavocetrario nivalis* – *Caricetum bigelowii* и *Racomitrio lanuginosi* – *Dryadetum octopetalae*, сложные по структуре, богатые по составу, произрастающие в основном на щебнистом субстрате, чередующемся с крупными каменистыми глыбами, которые экранируют сообщества от ветрового воздействия и способствуют задержанию снега ранней зимой и быстрому его накоплению.

Синтаксономическая континуальность как
свойство растительного покрова Арктики –
следствие неоднородной природной среды
и малых размеров организмов, особенно мо-
хообразных (включая печеночники) и лишай-
ников (особенно напочвенных корковых), ко-
торые занимают сходные экологические ниши
в разных подтипах сообществ, такие как, на-
пример, трещины в лишайниковой подушке

и в почвенной корочке, нижняя сторона таллома листоватых лишайников, элементы на-норельефа и др. [Матвеева, 1998]. Неоднородность среды обеспечивается и более высокое разнообразие в подтипах сообществ U5112 и U5114 за счет криптогамных организмов. Богатство криптогамных видов почти втрое превышает разнообразие сосудистых растений и снижается в осоково-ракомитриево-дриадово-лишайниковых сообществах (U5113), так как при формировании сомкнутой злаковой и осоковой дернины меняется состав и количество доступных для мохообразных экологических ниш.

Почвы пояса гольцовых пустынь представлены петроземами типичными согласно классификации 2004 г. [Шишов и др., 2004]. Общее содержание углерода и азота в почвах достаточно высоко (17–23 и 1,1–1,5 % соответственно), однако обогащенность органического вещества азотом низкая (соотношение C : N варьирует в пределах 13,3–24,0). Такие показатели могут объясняться консервацией слаборазложившегося органического вещества в почвах в условиях низких температур и высокой влажности. Почвы характеризуются слабокислой реакцией среды ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ 5,6–6,0;

pH_{KCl} 4,6–4,7), что объясняется их формированием на нефелиновых сиенитах с интрузиями щелочной магмы. По многим химическим и физико-химическим свойствам почвы гольцовых пустынь сходны с горно-тундровыми сухоторфяно-подбарами, которые формируются под сомкнутой кустарничковой горно-тундровой растительностью Хибин [Маслов и др., 2018, 2021; Бузин и др., 2019].

В поясе гольцовых пустынь Хибин преобладают отрицательные температуры субстрата (более 200 дней в году) при годовой сумме положительных температур, не превышающей 800 °С. Основные температурные показатели варьируют в значительной степени по годам, на разных горах массива, в зависимости от высотной отметки и подтипа местообитания в пределах пояса (табл. 2). Степень промерзания почв в зимний период определяется мощностью снегового покрова, ветровое перераспределение которого, приводящее к формированию нивальных и бесснежных местообитаний, – главная особенность климата пояса гольцовых пустынь [Куваев, 1985].

На меньших высотах на плато г. Вудъярчорр (1020 м), удаленного от плато Айкуайвичорр (1065 м) на расстояние 7 км, расти-

Таблица 2
Температурные показатели почвенного покрова в поясе гольцовых пустынь Хибин

Показатель	Вудъярчорр		Айкуайвичорр		Среднее по местообитаниям, $n = 4$
	U5112*	U5113	U5112	U5113	
Среднегодовая температура, °С	1,88 ± 0,27	1,98 ± 0,26	-0,70 ± 0,27	0,55 ± 0,24	0,92 ± 0,63
Максимальная годовая температура, °С	21,51	18,46	12,35	13,74	16,5 ± 2,1
Минимальная годовая температура, °С	-1,18	-0,78	-9,21	-4,90	-4,0 ± 1,9
Годовая амплитуда, °С	22,6	19,2	21,5	18,6	20,5 ± 0,9
Годовая вариабельность, C_V , %	84	91	13	12	25,0 ± 7,7
Сумма температур $T < 0$ °С	-122	-74	-1015	-588	-449 ± 221
Сумма температур $T \geq 0$ °С	770	753	753	794	768,0 ± 9,7
Сумма температур $0 \leq T < +5$ °С	88	84	119	92	95,8 ± 7,9
Сумма эффективных температур $+5 \leq T < +10$ °С	170	150	502	427	312,0 ± 89,3
Сумма активных температур $T \geq +10$ °С	512	519	132	275	359,0 ± 94,7
Число суток с температурой $T < 0$ °С	208	215	233	240	224,0 ± 7,5
Число суток с температурой $+5 \leq T < +10$ °С	24	20	71	60	43,0 ± 12,0
Число суток с температурой $T \geq +10$ °С	33	35	12	24	26,0 ± 5,0

* Обозначение растительных сообществ, как и в табл. 1.

тельные сообщества имеют более сомкнутый характер, что влияет на температурные показатели почвы. При сходной годовой сумме положительных температур ($768 \pm 9,7$ °C) в кустарничково-лишайниково-ракомитриевом сообществе U5112 на г. Вудъярчорр годовая сумма отрицательных температур не превысила -130 °C, а на г. Айкуайвенчорр в сообществах этого же подтипа достигала -1000 °C. На плато Вудъярчорр почва под растительными подушками зимой остывала до слабо отрицательных температур ($-0,8 \dots -1,2$ °C), а на плато Айкуайвенчорр с сильным ветровым перераспределением снега промерзала до $-9,2$ °C в ноябре при температуре атмосферного воздуха -13 °C и до $-7,4$ °C в феврале при снижении температуры воздуха до -30 °C. В итоге, среднегодовая температура в растительном покрове на плато Вудъярчорр была положительной, а в разных местообитаниях плато Айкуайвенчорр варьировала от $-0,7$ до $+2,0$ °C при среднегодовой температуре воздуха $-3,8$ °C.

Пояс гольцовых пустынь считается ландшафтным аналогом зоны полярных пустынь, охватывающей арктические острова: Шпицберген, Землю Франца-Иосифа, Новую Землю и др. [Шумилова, 1962]. На примере гор Вудъярчорр и Айкуайвенчорр очевидны более мягкие температурные условия в поясе гольцовых пустынь на предельных высотных отметках Хибин по сравнению с арктическим архипелагом Шпицберген на 78° с. ш. [Шмакин и др., 2013; Кашулина и др., 2019; Литвинова, Кашулина, 2021]. При сходной продолжительности периода с положительными среднемесячными температурами почвы (по четыре месяца в году – с июня по сентябрь), петrozемы под исследованными растительными сообществами на плато обеих гор Хибинского массива накапливают больше тепла по сравнению с арктическими серогумусовыми почвами под кустарничково-моховой растительностью на островах архипелага ($+750 \dots +800$ °C против $+470 \dots +520$ °C), прогреваясь до абсолютных среднесуточных максимумов $+13 \dots +22$ °C против $+8$ °C. В зимний период петrozемы пояса гольцовых пустынь Хибинского массива промерзают в меньшей степени (абсолютные среднесуточные минимумы $-1 \dots -5$ °C против -19 °C в почвах Шпицбергена) и характеризуются меньшими годовыми

суммами отрицательных температур (в среднем -449 ± 221 °C против -1512 °C).

Альгофлора пояса гольцовых пустынь Хибин насчитывает 43 вида при преобладании зеленых водорослей класса *Chlorophyceae*, типичных для олиготрофных и кислых тундровых почв (рис. 2). Наибольшее видовое разнообразие, а также относительно высокая численность клеток обнаружены в моховых сообществах у долго не тающих снежников (подтип U5115: 24 вида, от $5,34 \times 10^5$ до $7,8 \times 10^5$ клеток в 1 г абсолютно сухого субстрата) и в мелкотравно-лишайниково-моховых и печеночниковых сообществах почвенных корочек (U5114: 19 видов, от $2,4 \times 10^5$ до $7,9 \times 10^5$ кл/г). В этих местообитаниях наиболее благоприятный для водорослей режим освещения и увлажнения. В более сухом осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковом подтипе U5113 обнаружено 15 видов водорослей при численности $1,2 \times 10^5$ кл/г. Водорослями были заселены даже лишенные растительности щебнистые и мелкокаменистые участки с криогенной сортировкой, хотя здесь обнаружено минимальное количество видов (всего 5) при численности 29 тыс. кл/1 г.

Выявленное в поясе гольцовых пустынь Хибин число видов водорослей сравнимо с таковым в горно-тундровых почвах заказника Сейдъяр (Ловозерские тундры, Кольский полуостров), где было обнаружено 18 видов из

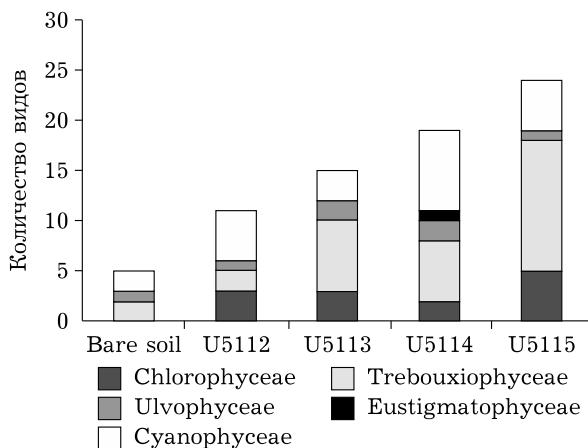


Рис. 2. Видовое разнообразие и соотношение почвенных водорослей разных классов в подтипах растительных сообществ пояса гольцовых пустынь Хибин. Подтипы сообществ: U5112 – кустарничково-лишайниково-ракомитриевые, U5113 – осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковые, U5114 – мелкотравно-лишайниково-моховые и печеночниковые, U5115 – моховые

9 семейств, 7 порядков, 5 классов, 2 отделов. Преобладали водоросли из отдела Chlorophyta классов Chlorophyceae и Trebouxiophyceae [Редькина, 2018]. В зональной тундре на п-ове Рыбачий в криогенной каменистой почве найдено 6 видов водорослей, в Al-Fe-гумусовом подзоле – 13, в подбуре – 18, в сухо-торфяной почве – 39 видов. Так же как и в горно-тундровых почвах заказника Сейдъярв, отмечено преобладание зеленых водорослей. Наиболее разнообразным (53 вида) оказался альгоценоз торфяно-болотной почвы [Корнейкова и др., 2019]. В то же время видовое богатство водорослей гольцовых пустынь, выявленное на плато г. Айкуайвенчорр, значительно уступает хорошо изученным районам Полярного Урала [Davydov, 2021; Patova et al., 2023].

Водорослевые сообщества с преобладанием цианобактерий (*Microcoleus vaginatus* Gom., *Schizothrix arenaria* Gom., *Tolypothrix tenuis* Kütz. ex Born. et Flah., *Gloeocapsopsis magta* (Bréb.) Komárek et Anagn.), которые образуют основу мелкотравно-лишайниково-моховых и печеночниковых сообществ (U5114), развиваются на обнаженных участках субстрата. Для этих видов характерно наличие слизистого чехла из экзополисахаридов, что делает их более устойчивыми к перепадам влажности и способствует скреплению криптогамного сообщества почвенных корочек. В местообитаниях с сомкнутым растительным покровом цианобактерий и диатомей значительно меньше, преобладают зеленые и желтозеленые водоросли. Этот факт также свидетельствует об общности сообществ пояса гольцовых пустынь и горно-тундрового пояса, так как в поясе гольцовых пустынь есть переходные к горно-тундровым сообщества (подтип U5113). Сомкнутый растительный покров способствует подкислению почв. Преобладание зеленых водорослей характерно для лесных и тундровых почв и свидетельствует о подзолообразовательном процессе [Редькина, 2018]. В целом, общая численность водорослей и цианобактерий в поясе гольцовых пустынь Хибин значительно меньше, чем в органогенном горизонте большинства изученных зональных типов тундровых почв на п-ове Рыбачий (от $3,5 \times 10^9$ до $4,8 \times 10^9$ кл/г).

В зооценозах почв пояса гольцовых пустынь, как и в почвах горно-тундрового пояса Хибин, преобладают микроартроподы: микро-

бофаги ногохвостки (Collembola) составляют 40–70 % от общего числа беспозвоночных, сапротрофные панцирные клещи (Oribatida) – 20–36 %, хищные мезостигматические клещи (Mesostigmata) – 6–20 %. Большинство выявленных видов ногохвосток [Зенкова, Таскаева, 2013] имеют обширные космополитные или голарктические ареалы и обитают в зональной тундре, лесотундре и северной тайге Мурманской области [Бабенко, 2012]. Единично присутствуют виды, известные из арктических тундр Шпицбергена, Гренландии, Канады, Аляски, Чукотки и Таймыра. Из восьми выявленных видов орбатид четыре вида впервые указаны для Хибин и один (*Camisia invenusta* (Michael, 1888)) – впервые для Мурманской области [Зенкова, Мелехина, 2014]. Этот вид, населяющий преимущественно скальные мхи и лишайники, обитает в высокогорных и высокогорных районах: в Норвегии, Швеции, Финляндии, на архипелаге Шпицберген и Полярном Урале.

Общей особенностью таксоценов ногохвосток и панцирных клещей в поясе гольцовых пустынь Хибин является олигодоминантная структура, при которой 80–90 % численности приходится на 2–3 вида. Так, монодоминантом среди панцирных клещей (с долей 80 % и численностью около 57 тыс. экз./м²) был *Mycobates tridactylus* Willmann, 1929, известный из маловидовых пионерных группировок микроартропод крупнейшего в Европе высокогорного ледника Юостедальсбреен [Skubała, Gulvik, 2005; Heggen, 2010] и из фаунистически бедных мохово-лишайниковых сообществ альпийского пояса гор Чехии [Materna, 2000].

Наряду с микроартроподами в почвах гольцовых пустынь Хибин обитают представители не менее 14 таксонов беспозвоночных, из них более 70 % численности приходится на насекомых, 17 % – на многоножек-костяночек, 9 % – на червей и около 1 % – на пауков [Пожарская, 2012]. Их общая численность в маломощной подстилке достигает 220 экз./м², биомасса (сырая) – до 0,5 г/м². Наименьшие показатели разнообразия и численности беспозвоночных выявлены в приснеговом моховом сообществе U5115 с плотной дерниной и отсутствием почвенного слоя на подкисленной мелкозернистой коренной почве, наибольшие – в осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковых (U5113).

Уровень численности беспозвоночных в разных подтипах растительных сообществ был скоррелирован с физико-химическими показателями подстилки и содержанием в ней биогенных элементов (рис. 3). Тесными положительными ($r \geq 0,97$) оказались корреляции общей численности беспозвоночных с зольностью, величиной pH и уровнем общего азота в подстилке, тесными отрицательными – связи с содержанием органического вещества (в виде потерь при прокаливании), общего углерода, магния и фосфора ($-0,96 \leq r \leq -1,00$).

Трофическая структура зооценозов в поясе гольцовых пустынь отличается резко обедненным таксономическим составом и сезонным варьированием численности и биомассы сapro- и фитофагов при более стабильной структуре комплекса зоофагов (рис. 4). Сапрофильный блок представлен личинками двукрылых и мелкими червями – нематодами и энхитридами. Среди фитофагов разнообразны грызущие жестокрылые (листоеды, долгоносики, бриофаги-пильнольщики), тогда как сосущие фитофаги (тли, трипы, щитовки) единичны. К беспозвоночным с хищным типом питания относятся пауки, многоножки-костянки,

имаго и личинки жуков мягкотелок, жужелиц и стафилинид [Пожарская, 2012; Zenkova, 2016; Zenkova, Filippov, 2019; Зенкова, Колесникова, 2022]. Постоянное присутствие типичных обитателей лесной подстилки – стафилинид и костянок – во фрагментарном растительном покрове гольцовых пустынь объясняется повышенной атмосферной влажностью и является особенностью зооценозов этого пояса Хибин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на суровые условия (холодный влажный климат, преобладание отрицательных температур почвы в годовом цикле, короткий вегетационный период), общее биоразнообразие пояса гольцовых пустынь Хибинских гор довольно высоко из-за многообразия подтипов местообитаний и широкого спектра микроместообитаний. При имеющемся синтаксономическом континууме и флористическом сходстве наиболее распространенных в поясе гольцовых пустынь типов сообществ обнаруживаются существенные различия соответствующих подтипов местообитаний. При

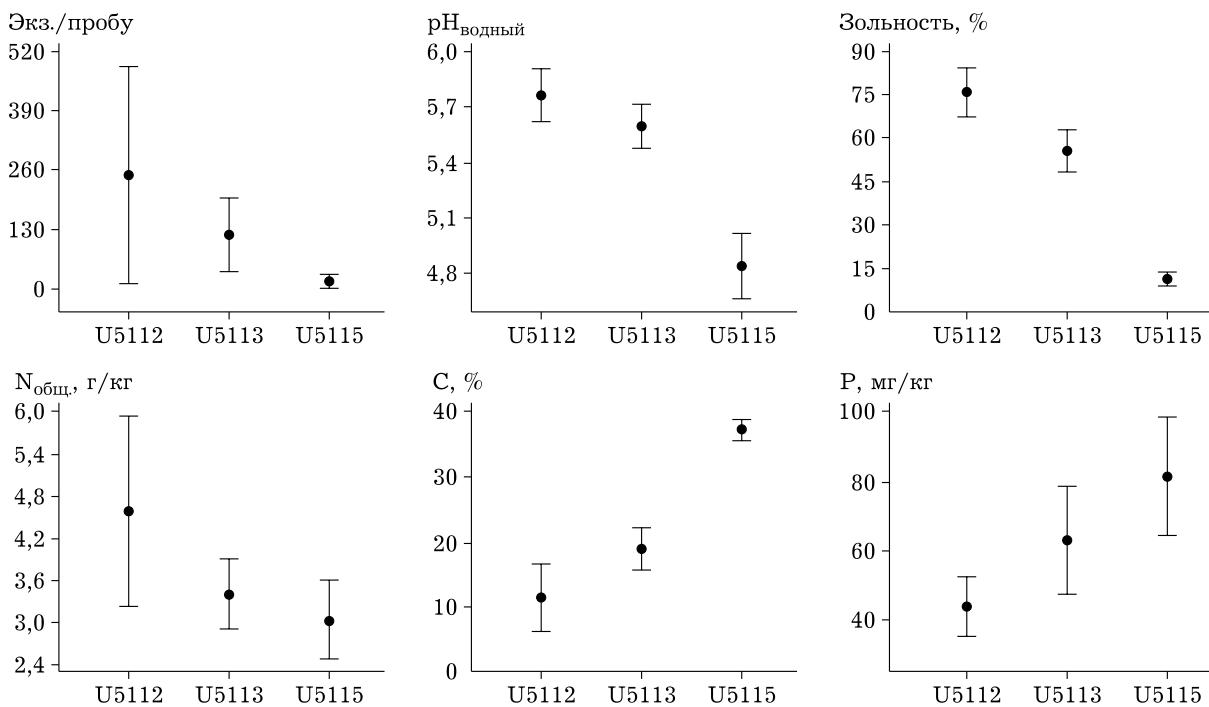


Рис. 3. Численность беспозвоночных и показатели подстилки под основными подтипами растительных сообществ в поясе гольцовых пустынь Хибин.

Сообщества: U5112 – кустарничково-лишайниково-ракомитриевые, U5113 – осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковые, U5115 – моховые

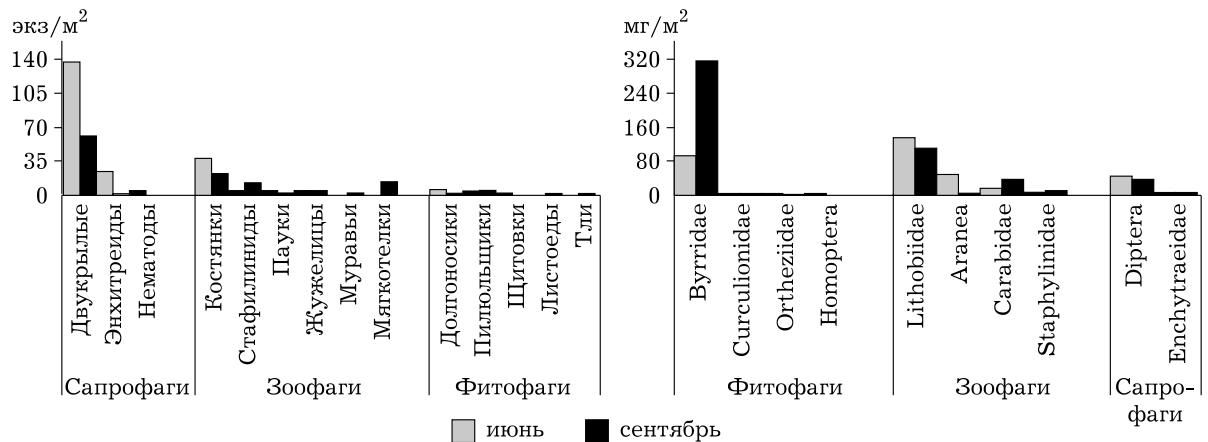


Рис. 4. Численность (слева) и биомасса (справа) беспозвоночных основных трофических групп в почвенном покрове пояса гольцовых пустынь Хибин

общем высоком уровне богатства криптогамной биоты, которое почти втрое превышает таковое для сосудистых растений, наиболее разнообразен состав мохообразных и лишайников в кустарничково-лишайниково-ракомитриевых (U5112) и мелкотравно-лишайниково-моховых и печеночниковых (U5114) сообществах, занимающих наибольшую площадь в поясе гольцовых пустынь и содержащих в условиях несомненного покрова наибольшее число потенциальных микроместообитаний. Состав и видовое разнообразие криптогамной биоты меняются с формированием сомненной злаковой и осоковой дернины.

Разнообразие и численность почвенных водорослей и беспозвоночных зависят от подтипа местообитания, влажности и кислотности субстрата, а также от содержания в нем органического вещества. Биоразнообразие почвенных водорослей повышается в моховых сообществах у долго не тающих снежников (U5115) и в осоково- и ракомитриево-дриадово-лишайниковых сообществах на щебнистых и каменистых склонах со сложной структурой (U5113), что связано с оптимальным режимом влажности. Зооценозы наиболее разнообразны и многочисленны в двух последних подтипах сообществ в условиях повышенной влажности и сглаживания температурных колебаний.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам Лаборатории флоры и растительности Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН: Л. А. Коноревой, Е. А. Боровичеву, Т. П. Друговой, Н. А. Константи-

новой, Е. И. Копейной за помощь в сборе материалов и определении образцов сосудистых, мохобразных и лишайников.

Вклад авторов

Королева Н. Е. – формулировка идеи исследования, организация экспедиции, выполнение геоботанических описаний, сбор гербарных образцов для последующего определения в лаборатории, составление сводной таблицы описаний, составление продромуса, выделение синтаксонов; Маслов М. Н. – заложение и описание почвенных разрезов, анализ элементного состава почв, величины pH; Данилова А. Д. – выполнение геоботанических описаний, сбор гербарных образцов для последующего определения в лаборатории, составление сводной таблицы описаний, составление продромуса; Новаковский А. Б. – выделение подтипов сообществ и соотнесение с синтаксонами пояса гольцовых пустынь Хибин; Зенкова И. В. – отбор почвенных беспозвоночных, разбор и высушивание образцов, определение и анализ их видового состава; Редькина В. В. – посев почвенной суспензии на агаризованные питательные среды, определение видового состава водорослей; Давыдов Д. А. – определение видового состава водорослей; Штабровская И. М. – учет температуры, расчет и статистическая обработка, анализ, обобщение и интерпретация результатов полученных температурных рядов; Шалыгина Р. Р. – отбор почвенных образцов, посев почвенной суспензии на агаризованные питательные среды, определение видового состава водорослей.

Финансирование

Исследование выполнено при поддержке гранта Российской научного фонда (проект № 22-14-20002).

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабенко А. Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова // *Зоол. журн.* 2012. Т. 92 (4). С. 411–427.
- Бузин И. С., Макаров М. И., Малышева Т. И., Кадулин М. С., Королева Н. Е., Маслов М. Н. Трансформация соединений азота в почвах горно-тундровых экосистем Хибин // *Почвоведение*. 2019. № 5. С. 570–577. [Buzin I. S., Makarov M. I., Malysheva T. I., Kadulin M. S., Koroleva N. E., Maslov M. N. Transformation of nitrogen compounds in soils of mountain tundra ecosystems in the Khibiny // *Eur. Soil Sci.* 2019. Vol. 52, N 5. P. 518–525]. <https://doi.org/10.1134/S0032180X1903002X>
- Данилова А. Д., Королева Н. Е., Новаковский А. Б. Синтаксис пояса гольцовых пустынь Хибинских и Ловозерских гор (Мурманская область) // *Растительность России*. 2023. № 46. С. 63–92. <https://doi.org/10.31111/vergus/2023.46.63>
- Зенкова И. В., Колесникова А. А. Страфилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) гольцовых пустынь Хибин // Биота, генезис и продуктивность почв. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2022. С. 84–86.
- Зенкова И. В., Мелехина Е. Н. Панцирные клещи (Acaria: Oribatida) Хибинского горного массива // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. В 3 ч. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2014. Ч. 1. С. 135–140.
- Зенкова И. В., Таскаева А. А. Первичные материалы о коллембалах (Insecta: Collembola) пояса полярной пустыни Хибин // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Сыктывкар, 2013. С. 85–86.
- Кашулина Г. М., Литвинова Т. И., Коробейникова Н. М. Влияние ландшафтного положения на температурный режим верхнего органогенного горизонта грунтовогумусных и серогумусовых почв Шпицбергена // Фундаментальные концепции физики почв: развитие, современные приложения и перспективы. М.: “КДУ”; “Добросвет”, 2019. С. 735–738.
- Корнейкова М. В., Редькина В. В., Мязин В. А., Фокина Н. В., Шалыгина Р. Р. Микроорганизмы почв полуострова Рыбачий // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2019. № 4 (7). С. 108–122. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2019.4.108-122>
- Королева Н. Е. Синтаксономический обзор горно-тундровой растительности Хибин // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 4. С. 50–57.
- Королева Т. М., Зверев А. А., Петровский В. В., Попспелов И. Н., Попспелова Е. Б., Ребристая О. В., Хитун О. В., Чиненко С. В. Анализ спектров широтной географической структуры локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Раст. мир Азиат. России. 2014. № 4 (16). С. 36–54.
- Куваев В. Б. Гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария / отв. ред. В. Н. Павлов. М.: Наука, 1985. 80 с.
- Куваев В. Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 568 с.
- Литвинова Т. И., Кашулина Г. М. Распределение температурных показателей по профилю серогумусовой почвы, остров Западный Шпицберген // Тр. Кольского науч. центра РАН. Прикладная экология Севера. 2021. Вып. 9, т. 12, № 6. С. 281–286. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.042>
- Маслов М. Н., Данилова А. Д., Королева Н. Е. Почвы пояса гольцовых пустынь Хибинских гор // *Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение*. 2021. № 1. С. 26–32.
- Маслов М. Н., Маслова О. А., Поздняков Л. А., Копеина Е. И. Биологическая активность почв горно-тундровых экосистем при постпирогенном восстановлении // *Почвоведение*. 2018. № 6. С. 728–737. [Maslov M. N., Maslova O. A., Pozdnyakov L. A., Kopeina E. I. Biological activity of soils in mountain tundra ecosystems under postpyrogenic restoration // *Eur. Soil Sci.* 2018. Vol. 51, N 6. P. 692–700]. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18060096>
- Маслов М. Н., Токарева О. А., Караванова Е. И., Маслова О. А., Копеина Е. И. Динамика биологической активности и водорастворимого органического вещества в почвах горной тундры Хибин на склонах разной экспозиции // *Почвоведение*. 2021. № 4. С. 436–450. [Maslov M. N., Tokareva O. A., Karavanova E. I., Maslova O. A., Kopeina E. I. Dynamics of biological activity and water-soluble organic matter in tundra soils on slopes of different aspects in the Khibiny Mountains // *Eur. Soil Sci.* 2021. Vol. 54, N 4. P. 514–527]. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21040110>
- Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Изд-во “Санкт-Петербург”, 1998. 220 с.
- Новаковский А. Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // *Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2016. № 3. С. 26–33. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3\(197\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4)
- Пожарская В. В. Почвообитающие беспозвоночные в экосистемах Хибинского горного массива: дис. канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 167 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 215 с.
- Редькина В. В. Микроводоросли и цианобактерии в почвах заказника Сейдъярв (Ловозерские тундры, Мурманская область) // Материалы докл. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 24–28 сент. 2018 г.). СПб., 2018. С. 357–359. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2019.4.108-122>
- Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Изд-во “Ойкумена”, 2004. 341 с.
- Шмакин А. Б., Осокин Н. И., Сосновский А. В., Зазовская Э. П., Борзенкова А. В. Влияние снежного покрова на промерзание и протаивание грунта на Западном Шпицбергене // Лед и Снег. 2013. № 4 (124). С. 52–59. <https://doi.org/10.15356/2076-6734-2013-4-52-59>
- Штабровская И. М., Зенкова И. В. К исследованию годичной динамики температуры почв Хибинского горного массива // Тр. Ферсмановской науч. сессии ГИ КНЦ РАН. 2019. Т. 16. С. 620–623. <https://doi.org/10.31241/FNS.2019.16.127>
- Штабровская И. М., Зенкова И. В. Годовая динамика температуры в почвенном покрове гольцовых пустынь Хибин (Мурманская область) // Тр. Кольского науч. центра РАН. 2021. Т. 12, № 6 (9). С. 264–270. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.039>

- Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 437 с.
- Davydov D. Cyanobacterial Diversity of the Northern Polar Ural Mountains // Diversity. 2021. Vol. 13. P. 607. <https://doi.org/10.3390/d13110607>
- EUNIS habitat type hierarchical view: [Электронный ресурс]. URL: <http://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser.jsp#%0Aeunis-habitat-type-hierarchical-view%0A>. (дата обращения: 01.05.2022).
- Heggen M. P. Oribatid mites of Alpine Fennoscandia // Norwegian J. Entomol. 2010. Vol. 57. P. 38–70.
- Materna J. Oribatid communities (Acari: Oribatida) inhabiting saxicolous mosses and lichens in the Krkonoše Mts. (Czech Republic) // Pedobiologia. 2000. Vol. 44. P. 40–62. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70027-X](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70027-X)
- Patova E., Novakovskaya I., Gusev E., Martynenko N. Diversity of Cyanobacteria and Algae in Biological Soil Crusts of the Northern Ural Mountain Region Assessed through Morphological and Metabarcoding Approaches // Diversity. 2023. Vol. 15. P. 1080 <https://doi.org/10.3390/d15101080>
- Skubała P., Gulvik M. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // Polish J. Ecol. 2005. Vol. 53. P. 395–407.
- Zenkova I. V. Myriapods (Myriapoda) Occurring on plains and in mountain ecosystems on the Kola Peninsula (Russia) // Acta Societatis Zool. Bohemicae. 2016. Vol. 80, N 1. P. 87–99. (Special Iss: Proceed. of 16th Int. Congr. of Myriapodology, 16 ICM).
- Zenkova I. V., Filippov B. Yu. The ground beetles fauna (Coleoptera, Carabidae) of natural and anthropogenic habitats in Khibiny polar mountain massif // 8th Int. Symp. Ecologists – ISEM8 (Budva, Montenegro, 2–5 October 2019): The Proceeding (Ed. V. Pešić). Podgorica, Institute for Biodiversity and Ecology, 2019. P. 121–129.

Complex ecological study of the fjell field in the Khibiny Mountains

N. E. KOROLEVA^{1*}, M. N. MASLOV¹, A. D. DANILOVA¹, D. A. DAVYDOV¹
A. B. NOVAKOVSKIY², I. V. ZENKOVA³, V. V. REDKINA³, I. M. SHTABROVSKAYA³, R. R. SHALYGINA

¹Polar-alpine Botanical Garden-Institute of N. A. Avrorin Kola Science Centre of RAS
18, md. Akademgorodok, Murmansk region, Apatity, 184209, Russia
*E-mail: flora012011@yandex.ru

²Institute of Biology of Komi Science Centre of UB RAS
28, Kommunisticheskaya st., Komi Republic, Syktyvkar, 167982, Russia

³Institute of North Industrial Ecology Problems (INEP KSC RAS)
14A, md. Akademgorodok, Murmansk region, Apatity, 184209, Russia

Ecosystems of the fjell fields in the Khibiny Mountains (Kola Peninsula), were investigated, including vegetation, soils, soil algae and invertebrate fauna. We used EUNIS habitat typification (2013) to differentiation of habitats. The most common habitat types were: (1) Crustose-lichens (*Rhizocarpon geographicum*) rocks habitat type on eluvia of base-rich, alkaline and siliceous rocks (U5111); (2) The lichens-, sedges-and dwarf-shrubs-dominated turfs and cushions on gravelly and rocky slopes (U5112); (3) Sedge-, moss- and lichens-dominated habitat type on rubble and stony mountain plateaus and peaks (U5113); (4) Biological soil crusts (BSCs) habitat type on fine-earth and gravelly polygons edges (U5114); (5) Late snow bed moss vegetation (U5115). Soils of the fjell fields were Leptosols. Content of soil organic C was very high (26–32 %) despite the thin soil profile, which had no illuvial–eluvial differentiation by the content of SiO₂ и R2O3. The total flora includes 176 species of plants and lichens. Soil algae flora comprised 43 species, where green algae of Chlorophyceae prevailed. Among soil microarthropods prevailed Collembola, Oribatida and Mesostigmata, which were also typical for mountain tundra. The soil microbial activity, diversity and abundance of soil algae and invertebrates depend on habitat type, soil moisture, as well as soil organic matter contents and gets higher on wet substrata or in more complex vegetation.

Key words: fjell fields, EUNIS habitat typification, vegetation, soils, soil algae, invertebrates, Arctic.