

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.586

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ЦЕНОТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЕРИФИТОНА
ОЗЕР ЛЕСОТУНДРЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. Т. А. Шарапова^{a, *}, А. А. Герасимова^a, В. И. Гонтарь^b, Е. С. Бабушкин^{a, c},
В. А. Глазунов^a, С. А. Николаенко^{a, d}, А. Г. Герасимов^e

^aИнститут проблем освоения Севера, Тюменский научный центр Сибирского отделения
Российской академии наук, Тюмень, Россия

^bЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^cСургутский государственный университет, Сургут, Россия

^dИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-он, Ярославская обл., Россия

^eТюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Тюмень, Россия

*e-mail: tshartum@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 11.02.2021 г.

Принята к публикации 24.02.2021 г.

Приведены данные по таксономическому и ценотическому составу зооперифитона озер лесотундры. Таксономический состав включал 120 низших определяемых таксонов, наибольшего богатства достигала группа насекомых. Выделены сообщества восьми типов, из них в пойменных озерах найдено семь, в непойменных — пять. Наиболее часто встречались сообщества с доминированием личинок хирономид. Максимальная биомасса отмечена в сообществах с доминированием колониальных беспозвоночных — мшанок и губок (ядрами консорциев).

Ключевые слова: зооперифитон, таксономический состав, сообщества, озера, лесотундра, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S032096522105020X

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на длительный, почти двухсотлетний период изучения пресноводных организмов Субарктики и Арктики в Западной Сибири (Middendorff, 1851; Westerlund, 1877, 1887, 1897; Annandale, 1915; Lindholm, 1919; Бурмакин, 1941; Иоффе, 1947; Лещинская, 1962; Полимский, 1971; Кузикова, 1989; Степанов, 2008, 2016, 2018; Степанова и др., 2010; Палатов, Чертопруд, 2012; Андреева и др., 2020; Бабушкин, 2020 и др.), состав и структура сообществ гидробионтов изучены недостаточно, сведения о биоте многих водоемов, водотоков, речных бассейнов и даже крупных районов неполны. Исследования зооперифитона Западной Сибири ведутся в течение последних трех десятилетий (Шарапова, 2007, 2012 и др.). Наиболее хорошо изучен зооперифитон водотоков от тундровой до лесостепной зон (Шарапова, 2012; Шарарова, Babushkin, 2013 и др.). Водоемы в этом отношении менее исследованы (Шарапова, Абдуллина, 2004; Шарапова, Бабушкин, 2019), в их

числе преимущественно озера южной части региона. Зооперифитон озер Субарктики и Арктики Западной Сибири мало изучен, некоторые сведения о составе и структуре зооперифитона в водоемах отдельных районов этих природных зон опубликованы ранее (Шарапова, Абдуллина, 2004; Шарапова, Абдуллина, 2004).

Цель работы — пополнение сведений о таксономическом и ценотическом составе зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири на основании новых полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Западно-сибирская лесотундра, по сравнению с европейской и восточно-сибирской, отличается большей заболоченностью и более южным географическим положением. Рассматриваемый район характеризуется холодной продолжительной зимой и коротким летом (60–65 сут) с поздними весенними заморозками (Рихтер, 1963; Ильина и др., 1985; Швер, 1991).

Сокращения: НОТ — низшие определяемые таксоны.

При проведении исследования использована классификация водных объектов, разработанная и применяемая в Западной Сибири (Иоганзен и др., 1981; Павлов, Мочек, 2006). В соответствии с ней, пойменными озерами считаются различные по происхождению и строению водоемы, расположенные в пределах речных пойм. Непойменные озера — это водоемы за пределами речных пойм, на водоразделах, так же различные по строению и происхождению. Первую группу озер объединяет связь с реками, они с различной периодичностью бывают заливаемы речными водами во время паводков и половодий. Вторая группа характеризуется постоянством состава и факторов среды, она почти не испытывают влияние рек. Более подробная характеристика озер дана в специальной литературе (Рихтер, 1963; Водогрещкий и др., 1973).

Экспедиционные исследования зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири проводили в 2013–2016 гг. Пробы отбирали в 18 непоименных и 8 пойменных озерах Приуральского р-на (Западный участок — территория Полуйского заказника), Пуровского р-на (Центральный участок — окрестности пос. Самбург) и Тазовского р-на (Восточный участок — окрестности пос. Тазовский и пос. Газ-Сале) Ямало-Ненецкого автономного округа, между 66°01' и 68°28' с.ш., 67°31' и 78°50' в.д.

Пойменные озера относятся к бассейнам рек Полуй, Пур и Таз. Сборы проводили в конце июля — начале августа при температуре воды в озерах от +13 до +25°C. Обследовали типичные для зоны озера — небольшие (площадь ≤ 10 км², мелкие (глубина ≤ 3 м), безымянные. На территории Субарктики и Арктики в Западной Сибири преобладают небольшие озера (площадь ≤ 50 км²), на них приходится 94% всех озер (Румянцев и др., 2005). Вода озер ультрапресная, слабоминерализованная, мягкая, относится преимущественно к гидрокарбонатному классу (Кремлева и др., 2013; Кононова и др., 2016). Основным субстратом для сбора зооперифитона была затопленная древесина ив, берез и ольховника, реже — макрофиты, преимущественно осоки. Пробы зооперифитона отбирали с субстратов, учитывая их площадь (Шарапова, 2007), с глубины 0.3–0.5 м. Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Не определяли до вида олигохет, нематод, турбеллярий, остракод, водных клещей, тардиград и личинок мокрецов.

В работе для указания на какую-либо конкретную общность организмов зооперифитона использован термин “сообщество”, вместе с ним и в том же значении прилагательное “ценотический”, поскольку ценоз — это любое сообщество организмов (Гиляров, 1986). Термин “ценотический состав” использовался для обозначения со-

вокупности различных типов сообществ зооперифитона.

По отношению к выделению сообществ водных беспозвоночных наиболее распространены два подхода: биотопический — по приуроченности к определенному биотопу и биономический — по тем или иным биономическим показателям, связанным со структурой доминирования видов (Баканов, 2005; Палатов, Чертопруд, 2012; Плигин, 2012). На протяжении ряда последних лет российскими учеными развивается направление, комбинирующее эти подходы (Chertoprud, 2011; Палатов, Чертопруд, 2012; Chertoprud, Palatov, 2013; Палатов и др., 2016; Chertoprud et al., 2018; 2020 и др.). При анализе результатов настоящего исследования авторы выделяли сообщества зооперифитона с учетом доминирующей по биомассе таксономической группы водных беспозвоночных. Таксономическую группу, с биомассой >22% общей биомассы сообщества, считали доминирующей, к субдоминантам относили таксоны с долей по биомассе 6–22% (Баканов, 2005). Основные таксоны доминирующей группы определяли по наибольшей встречаемости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таксономический состав. В составе зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири выявлено 120 НОТ (Баканов, 1997) водных беспозвоночных, в их числе: пресноводные губки (3 вида), гидры, мшанки (7), плоские, круглые и кольчатые черви, пиявки (4), моллюски (6), низшие ракообразные, водные клещи, ногохвостки (2) и насекомые. В группе насекомых найдены представители отрядов сетчатокрылых (2), большескрылых, ручейников (10 видов), водных жуков (3), поденок (4) и двукрылых, включающих семейство земноводных комаров, мокрецов и хиромид (60 видов) (табл. 1). Существенных различий в количестве НОТ пойменных и непоименных озер не выявлено.

Колониальные беспозвоночные представлены пресноводными мшанками и губками. Большой интерес представляет определение их встречаемости и распределения в озерах лесотундры. На Западном участке изученной территории найдено два вида губок: *Spongilla lacustris* L. и *Ephydatia muelleri* (Lieb.). Наиболее часто встречалась *S. lacustris* (28%), о присутствии в водоемах *Ephydatia muelleri* свидетельствуют найденные геммулы. Максимальная биомасса *Spongilla lacustris* на субстратах (0.88 г/м²) отмечена в непоименном озере, средняя биомасса невелика. В озерах Центрального участка выявлено максимальное богатство губок — все три вида (табл. 1). Наибольшая встречаемость отмечена в непоименных озерах у *S. lacustris* (28%) и *Ephydatia muelleri* (20% встречаемости). *Ephydatia fluviatilis* (L.) (3%) обнаружена

Таблица 1. Таксономический состав зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Таксон	Участок						Всего по участкам	
	Западный		Центральный		Восточный			
	ПО (n = 3)	НПО (n = 3)	ПО (n = 2)	НПО (n = 5)	ПО (n = 3)	НПО (n = 10)	ПО (n = 8)	НПО (n = 18)
Porifera	2	2	2	3	—	2	2	3
Hydroidea	1	1	1	1	1	1	1	1
Naididae	1	1	1	1	1	1	1	1
Tubificidae	—	1	—	1	1	1	1	1
Turbellaria	1	1	1	1	1	1	1	1
Nematoda	1	1	1	1	1	1	1	1
Hirudinea	4	2	—	1	—	1	4	2
Mollusca	2	1	2	1	3	—	5	2
Bryozoa	3	2	1	4	3	6	5	7
Gammaridae	—	—	—	—	—	1	—	1
Cladocera	1	1	1	2	1	2	1	2
Harpacticidae	1	—	—	—	—	1	1	1
Ostracoda	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydracarina	1	1	1	1	1	1	1	1
Collembola	—	2	—	1	—	1	—	2
Neuroptera	—	—	—	1	—	1	—	2
Megaloptera	—	—	1	—	—	1	1	1
Trichoptera	3	1	1	2	2	5	5	7
Coleoptera	1	1	—	1	2	1	3	3
Ephemeroptera	1	2	—	2	—	—	1	4
Chironomidae	20	16	11	26	42	23	36	52
Прочие Diptera	2	1	1	2	1	1	2	2
Итого НОТ	46	38	26	53	61	53	73	98

Примечание. ПО – пойменные озера; НПО – непойменные озера; n – число обследованных озер; “—” – таксон не встречен.

в непоименном озере, биомасса колонии достигала 21.36 г/м². На Восточном участке лесотундры в пойменных озерах колонии губки не найдены, геммулы губки *Spongilla lacustris* обнаружены в пробах только из одного озера. В непоименных озерах зарегистрированы два вида – наиболее часто *Ephydatia muelleri* (32% встречаемости) и реже *Spongilla lacustris* (24%). Максимальная биомасса колонии *Spongilla muelleri* отмечена в непоименных озерах Тазовского р-на (757.61 г/м²).

Из мшанок на Восточном участке обнаружено семь видов мшанок – *Paludicella articulata* (Ehrenb.), *Fredericella sultana* (Blumenbach), *Cristatella mucedo* Cuvier, *Hyalinella punctata* (Hancock), *Plumatella fruticosa* Allman, *Pl. emarginata* Allman и новый для науки вид *Pl. sp. n.* (в настоящее время готовится описание) (рис. 1). Чаще всего *Hyalinella punctata* (58%) и *Paludicella articulata* (25%) встречались в непоименных озерах, *Plumatella emarginata* (25%) – в пойменных озерах. *Fredericel-*

la sultana (25%) и статобласты *Cristatella mucedo* (8%) найдены только в непоименных озерах. Максимальные биомассы колоний (1316.58–3223.11 г/м²) отмечены и в пойменных, и в непоименных озерах у мшанки *Plumatella sp. n.*

На Западном участке обнаружено четыре вида мшанок (табл. 1), средние показатели их биомассы невелики, встречаемость невысока (11–14%). В озерах Центрального участка так же найдено четыре вида мшанок. Наиболее часто наблюдали *Hyalinella punctata* (33%), только в непоименных озерах присутствовали небольшие колонии *Paludicella articulata* (13%) и *Cristatella mucedo* (20%), наиболее высокая встречаемость отмечена у *Plumatella fruticosa* (40%). Колонии всех видов имели небольшие размеры. В непоименных озерах биомасса самой крупной мшанки *Hyalinella punctata* изменялась от 0.06 до 0.18 г/м².



Рис. 1. Мшанка *Plumetella* sp. n. из пойменного (а, б) и непоimenного (в) озера.

Пиявки обнаружены в 33% обследованных озер и представлены широко распространенными видами – *Erpobdella octoculata* (L.), *Helobdella stagnalis* (L.), *Glossiphonia complanata* (L.) и *Alboglossiphonia hyalina* (Müll.). Наибольшее видовое богатство пиявок отмечено в озерах Западного участка лесотундры. В группе моллюсков зарегистрированы невысокие видовое богатство (6 видов) и встречаемость (найлены в 29% исследованных озер) – это лишь 16% числа видов, выявленных в перифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007). Моллюсков представляли широко распространенные виды гастропод, относящиеся к родам *Radix*, *Ampullaceana*, *Gyraulus* и *Lamorbis*. Из ракообразных постоянно присутствовали в зооперифитоне рачки *Sida crystallina* (Müll.) и *Eurycerus lamellatus* Mull., Harpacticidae и Ostracoda, а также представители рода *Gammarus*, молодые особи которого встречены в одном из озер Тазов-

ского р-на, в зооперифитоне озер Приуральского и Тазовского р-нов найдены в небольшом количестве коллемболы *Sminthurides aquaticus* Bourlet и *Isotoma viridis* Bourlet.

Наибольшее таксономическое богатство выявлено среди насекомых (33% всего числа видов насекомых зооперифитона Западной Сибири), представленных отрядами Neuroptera, Megaloptera, Trichoptera, Coleoptera, Ephemeroptera и Diptera (с семействами Dixidae, Ceratopogonidae и Chironomidae). В отряд Neuroptera входили два вида рода *Sisyra*, обитающие на пресноводных губках – известными ранее *S. fuscata* (Fabr.) и впервые встреченными в зооперифитоне Западной Сибири личинками *S. terminalis* Curt. Представители отряда Megaloptera в перифитоне встречались редко, их личинки обычны для бентоса. Найден обычный для севера Западной Сибири вид *Sialis sordida* Klingstedt. Отмечены еди-

ничные находки водных жуков, которые были представлены личиночной и имагинальной стадиями родов *Haliplus*, *Gyrinus* и сем. Dityscidae. Немногочисленные личинки поденок *Baetis vernis* Curtis, *Cloen (Procloen) pennulatum* (Eaton), *Caenis horaria* L. и *Paraleptophlebia submarginata* Steph. чаще присутствовали в озерах Западного и Центрального участков района исследований. В зооперифитоне озер найдены личинки ручейников из семейств Polycentropodidae (*Cyrnus flavidus* McL. и *Plectrocnemia conspersa* (Curtis)), Hydroptilidae (*Oxyethira costalis* Eaton и *Agraylea multipunctata* Curt.), Brachycentridae (впервые в зооперифитоне найден *Micrasema* gr. *gelidum*), Limnephilidae (*Limnephilus borealis* (Zett.) и *L. bipunctatus* Curtis), Leptoceridae (*Athripsodes annulicornis* (Steph.), *Athripsodes* sp. и *Ceraclea senilis* (Burmeister).

Из отряда двукрылых отмечены мелкие личинки сем. Segatorogonidae, редко встречающиеся личинки сем. Dixidae (*Dixella luctuosa* (Peus) и личинки хирономид – постоянный компонент зооперифитона с наибольшим видовым богатством. Семейство Chironomidae представляли три подсемейства: Tanypodinae (2 вида), Chironominae (31) и Orthoclaadiinae (25). В состав личинок хирономид входили широко распространенные виды. Высокое видовое богатство отмечено в родах *Glyptotendipes* (7 видов) и *Polypedilum* (6), обнаружены редкие для территории виды *Zavreliella marmorata* (Van der Wulp) и *Xenochironomus xenolabis* (Kieff.).

Ценогический состав. В зооперифитоне обследованных озер доминировали по биомассе представители восьми таксонов: олигохеты, губки, мшанки, пиявки, гидры, брюхоногие моллюски, личинки ручейников и хирономид. Наиболее часто встречались сообщества с доминированием личинок хирономид (53% проб), реже – с доминированием губок (14%), мшанок (13%) и олигохет (9%), наиболее редко – с доминированием гидр (3%), брюхоногих моллюсков (3%), личинок ручейников (3%) и пиявок (2%).

Сходная встречаемость отмечена в пойменных и непопойменных озерах у сообществ хирономид (46–54%), мшанок (12–13%) и ручейников (3–6%). Сообщества с доминированием губок встречались в непопойменных озерах в 3 раза чаще, чем в пойменных. Только в непопойменных озерах найдены сообщества с доминированием олигохет. В противоположность им, только в пойменных озерах роль доминанта играли гидры, пиявки и брюхоногие моллюски. Показатели развития зооперифитона в сообществах разного типа приведены в табл. 2.

В сообществах с доминированием личинок хирономид в непопойменных озерах наибольшую роль играли *Endochironomus impar*, *E. albipennis*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Dicrotendipes nevrosus*,

Stenochironomus gibbus, *Glyptotendipes gripekoveni*. В сообществах хирономид в пойменных озерах доминировали личинки рода *Glyptotendipes* (*G. viridis* Macquart, *G. glaucus* (Meigen) и *G. mancurianus* Edw.), а также *Endochironomus impar*, *Dicrotendipes nevrosus*, *Cricotopus* gr. *silvestris*. Сходство между составом доминирующих форм хирономид пойменных и непопойменных озер по индексу Серенсена достигает 61%.

Численность, биомасса и число НОТ этих сообществ в пойменных и непопойменных озерах изменялись в широких пределах (табл. 2), средние значения этих показателей близки, за исключением биомассы, которая в непопойменных озерах была ниже в 2 раза. Роль субдоминантов по биомассе играли мелкие колонии губок и мшанок, гидры, пиявки, но преимущественно олигохеты сем. Naididae.

В зооперифитоне всех обследованных озер лесотундры в сообществах губок в качестве доминанта наиболее часто встречалась *Spongilla lacustris* (50% всех сообществ с доминированием губок), реже – *Ephydatia muelleri* (38%). Для этого типа сообществ характерны абсолютное доминирование губок, высокие значения биомассы, численности и числа НОТ (табл. 2). На губках, кроме видов, с ними ассоциированных (*Sisyra terminalis* и *Sisyra fuscata*, *Ceraclea senilis*, *Xenochironomus xenolabis*) обитали гидры, мшанки, наидиды, пиявки, турбеллярии, нематоды, моллюски, низшие раки, водные клещи, коллемболы, личинки насекомых – всего найдено 54 таксона.

В сообществах с доминированием мшанок наиболее часто преобладала мшанка *Hyalinella punctata*. Максимальные биомассы зооперифитона озер лесотундры отмечены в сообществах с доминированием крупных колоний *Plumatella* sp. n., где эта мшанка была абсолютным доминантом. В сообществах с другими видами мшанок биомассы их были невелики (1.25–27.18 г/м²) из-за небольших размеров колоний. Для всех сообществ с доминированием мшанок были характерны высокая численность и таксономическое богатство других беспозвоночных (табл. 2). Вместе с мшанками обитали разнообразная фауна, представленная 70 таксонами беспозвоночных, в их числе: губки, гидры, мшанки других видов, наидиды, пиявки, турбеллярии, нематоды, моллюски, высшие и низшие раки, водные клещи, коллемболы, личинки насекомых. В качестве субдоминантов чаще всего выступали губки, наидиды и личинки хирономид.

Сообщества с доминированием олигохет найдены только в непопойменных озерах, в большинстве случаев доминировали Naididae, лишь в одном из них преобладали мелкие неполовозрелые Tubificidae. Для сообществ олигохет характерны невысокая степень доминирования червей и не-

Таблица 2. Показатели развития сообществ зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Доминирующая по биомассе группа, основные таксоны	Доля доминанта по биомассе, %	Общая численность, экз./м ²	Общая биомасса, г/м ²	Число НОТ
Пойменные озера				
Губки <i>Spongilla lacustris</i>	96	34580	97.10	17
Мшанки <i>Plumatella</i> sp. n., <i>Plumatella</i> и <i>Paludicella articulata</i>	47–96 71	17360–275724 146542	2.46–3352.00 1677.23	15–19 17
Гидры	63–88 75	45430–63120 54275	11.63–41.73 26.68	15–18 16
Пиявки <i>Alboglossiphonia hyaline</i>	63	31494	8.42	20
Брюхоногие моллюски <i>Radix auricularia</i> (L.), <i>Ampullaceana lagotis</i> (Schrank)	36–78 57	20664–167772 94218	43.94–173.55 108.75	17–23 20
Ручейники <i>Limnephilus borealis</i> (Zett.)	87	3654	7.80	8
Хирономиды <i>Glyptotendipes</i> , <i>Endochironomus impar</i> (Walk.), <i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeg.), <i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i>	46–92 71	3380–108481 27036	0.35–56.50 9.91	11–25 16
Непойменные озера				
Губки <i>Spongilla lacustris</i> , <i>Ephydatia muelleri</i> , <i>Ephydatia fluviatilis</i>	85–98 92	30686–173264 74586	24.34–770.06 270.97	18–27 22
Мшанки <i>Hyalinella punctata</i> , <i>Cristatella mucedo</i> + <i>Plumatella fruticosa</i> , <i>Plumatella</i> sp. n.	45–94 64	8645–843502 209569	1.25–1404.71 289.15	13–32 19
Олигохеты Naididae, Tubificidae juv.	40–66 52	11931–873578 218693	2.31–66.27 16.73	11–22 16
Ручейники <i>Limnephilus</i> sp.	50	14656	6.29	17
Хирономиды <i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> , <i>Endochironomus impar</i> , <i>E. albipenis</i> (Meig.), <i>Dicrotendipes nervosus</i> , <i>Stenochironomus gibbus</i> (Fabr.), <i>Glyptotendipes</i>	37–100 72	85–148120 31828	0.03–15.59 4.60	1–23 16

Примечание. Здесь и в табл. 3 над чертой – пределы варьирования, под чертой – средние значения.

большая биомасса зооперифитона. В качестве субдоминантов чаще всего выступали личинки хирономид, реже – мелкие гастроподы.

Невысокие показатели качественного и количественного развития зооперифитона отмечены в сообществах, преобладающие биомассы в которых создавали личинки ручейников, пиявок и гидр. Нескольким более высокие показатели отмечены в сообществах с доминированием гастропод (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таксономическое богатство зооперифитона в озерах лесотундры весьма высоко, здесь найдено более трети всех НОТ, выявленных в зооперифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007), в том числе два вида обнаружены в составе этой экологической группировки впервые и один *Plumatella* sp. n. – новый для науки. Следует отметить, что гастроподы в перифитоне озер лесотундры, по-видимому, находятся в угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют их низкая встречаемость и невысокое видовое богатство. Наибольшее видовое богатство пресноводных колониальных беспозвоночных в континентальных водоемах отмечено в тропиках и субтропиках, в умеренных широтах их фауна сильно обеднена, лишь очень немногие представители проникают за Полярный круг (Резвой, 1936; Pronzato, Manconi, 2001). Наши исследования показали, что в озерах лесотундры сохраняется весьма высокое видовое богатство пресноводных губок – 75% всего количества видов губок, найденных в водоемах Западной Сибири, а также мшанок – 70% всех выявленных в регионе видов. При высоком видовом богатстве губок и мшанок наблюдается некоторая угнетенность их развития в подзоне лесотундры, о чем свидетельствуют невысокие показатели встречаемости видов, – два вида (губка *Ephydatia fluviatilis* и мшанка *Plumatella emarginata*) представлены лишь одной колонией каждый и, вероятно, находятся на северной границе своих ареалов. Неблагоприятные условия отразились и на небольших размерах колоний и мшанок (Шарапова и др., 2019). Только у губки *Spongilla lacustris* в озерах Центрального и Восточного участков района исследований обнаружены крупные, хорошо развитые колонии. Самые крупные колонии мшанок отмечены у *Plumatella* sp. n. Если в озерах лесотундры Субарктики выявлено >70% всех видов губок и мшанок Западной Сибири, то при продвижении на север видовое богатство колониальных беспозвоночных значительно снижается, в водоемах южной тундры найдено лишь 25% всех видов губок и 30% мшанок, известных для Западной Сибири (Шарапова, Абдуллина, 2004).

Число типов сообществ так же весьма велико. Найдены сообщества восьми типов – 67% всех

выявленных на территории Западной Сибири (Шарапова, 2007). Сообщества с доминированием гидр и олигохет в обследованных озерах характерны для северных водоемов, в которых снижен пресс конкурентов. Сообщества с доминированием личинок хирономид, как и на всей территории региона, встречались наиболее часто. По сравнению с полученными ранее данными о зооперифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007), отмечена необычно высокая частота встречаемости сообществ с доминированием губок и мшанок. В консорциях колониальных беспозвоночных были выявлены высокое видовое богатство и численность гидробионтов.

Предложенная Протасовым (Протасов, 1989, 1994, 2002, 2006; Протасов и др., 2010) концепция биоценологического градиента заключается в том, что все сообщества по силе и характеру взаимодействий можно расположить в непрерывном градиенте между двумя полюсами. К одному из них относятся сообщества с ярко выраженной доминирующей ролью центрального вида, существенно модифицирующего среду и определяющего преобладание биотических связей, к другому – сообщества с формальным доминантом, не оказывающим влияние на формирование биотических взаимосвязей. Из исследованных нами сообществ к первому полюсу можно отнести сообщества с доминированием губок и мшанок, ко второму – сообщества с доминированием личинок хирономид. Беспозвоночным, ассоциированным с губками и мшанками посвящена обширная литература, известны как специфические обитатели колоний (Резвой, 1936; Arndt, Viets, 1938; Corallini., Gaino, 2003; Rintelen et al., 2007), так и неспецифические, использующие их в качестве дополнительного субстрата (Steffan, 1967; Roback, 1968; Matteson, Jacobi, 1980; Харченко и др., 1989; Ricciardi, Reisswig, 1994; Трылис, 1997; Gaino et al., 2004; Laufer, Spacie, 2004; Соколова, Палатов, 2014; Klass et al., 2018).

В консорции вид-эдификатор, как правило, имеет многочисленные разнообразные связи с остальными видами. Организмы, составляющие консорции с губками, используют их колонии как убежище и/или для питания (облигатные спонгиофаги, факультативные спонгиофаги, детритофаги, фитофаги и хищники) (Трылис, 1997). Личинки ручейников *Hydropsyche ornatula* McLach. и *Ceraclea fulva* (Rambur) встраивают спиккулы губок в домики (Steffan, 1967; Харченко и др., 1989). Так же отмечено использование спиккул при постройке домика личинкой ручейника *Ceraclea senilis* (рис. 2). Несколько видов беспозвоночных живут только совместно с губками, к ним относятся питающиеся тканями губки личинки сетчатокрылых рода *Sisyra*, личинки нескольких видов ручейников и хирономид (Resh, 1976, Ricciardi, Reisswig, 1994), так же на губках паразитируют ли-

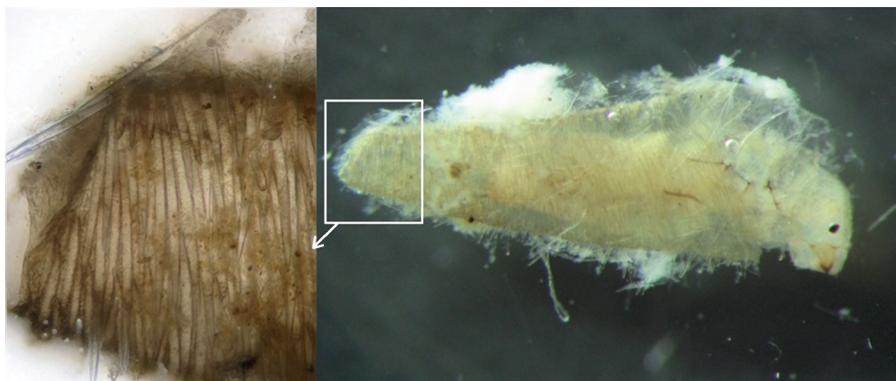


Рис. 2. Личинка ручейника *Ceraclea senilis* Burm. (непойменное озеро, Тазовский р-н).

чинки водных клещей рода *Unionicola* (Резвой, 1936; Arndt, Viets, 1938; Соколов, 1940; Edwards, Vidrine, 2006).

Значительное количество видов гидробионтов питается детритом, скапливающимся на поверхности губок. Большинство организмов, обитающих совместно с губками, эвритопны и используют губки в качестве субстрата. Следовательно, беспозвоночные, обитающие совместно с губками, связаны с ними биотопическими, трофическими и фабрическими отношениями. Связь мшанок с численностью беспозвоночных так же хорошо выражена (Shagapova, 2010). Нами проведено сравнение численности нематод, олигохет из сем. Naididae, водных клещей и личинок хирономид в сообществах с доминированием губок, мшанок и личинок хирономид в зооперифитоне озер лесотундры (табл. 3). Средние показатели численности наидид, нематод, водных клещей и личинок хирономид значительно выше (в 3–36 раз) в сообществах с доминированием губок и мшанок.

Так, численность наидид в сообществах колониальных беспозвоночных выше, по сравнению с хирономидоценозами, в 3–5 раз, нематод – соответственно, в 4–13 раз, водных клещей – в 3–36 раз, личинок хирономид – в 1.5–8 раз. Полученные результаты свидетельствуют о сильной эдификаторной роли колониальных беспозвоночных в сообществах зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири.

Выводы. Зооперифитон озер лесотундры Западной Сибири отличается высоким таксономическим и ценотическим богатством. Из 12 известных ранее групп доминантов, выявленных в различных водоемах и водотоках на территории Западной Сибири, в озерах лесотундры найдено 8. На изученной территории наибольшие биомассы отмечены в сообществах колониальных беспозвоночных, наиболее часто встречались сообщества с доминированием хирономид. В сообществах с доминированием колониальных беспозвоночных губки и мшанки являются детерминантами-

Таблица 3. Численность (экз./м²) нематод, наидид, водных клещей и личинок хирономид в различных типах сообществ зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Таксон	Сообщества с доминированием по биомассе		
	губки	мшанки	хирономиды
Nematoda	89–3927	65–15290	0–1375
	1354	4299	328
Naididae	5460–145180	1785–268686	84–30464
	37766	67251	12019
Hydracarina	0–22540	0–560	0–513
	2887	237	79
Chironomidae	3560–45430	1560–551540	588–36180
	20974	115317	14052

эдификаторами, влияющими на обитающих вместе с ними беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны анонимным рецензентам, ценные замечания которых позволили улучшить статью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 19-04-00270, Российского фонда фундаментальных исследований и Тюменской области, проект № 20-44-720008, а также Департамента образования и молодежной политики Ханты-Мансийского автономного округа – Югры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева С.И., Андреев Н.И., Бабушкин Е.С.* 2020. Материалы к фауне пресноводных двустворчатых моллюсков водоемов и водотоков восточного склона Полярного и Приполярного Урала // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. V. 30. № 3. P. 135.
- Бабушкин Е.С.* 2020. Материалы к фауне двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. V. 30. № 1. P. 13.
- Баканов А.И.* 1997. Использование характеристик разнообразия зообентоса в мониторинге состояния пресноводных экосистем // *Мониторинг биоразнообразия*. Москва: Институт проблем экологии и эволюции РАН. С. 278.
- Баканов А.И.* 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // *Количественные методы экологии и гидробиологии*. Тольятти: Самарский науч. центр РАН. С. 37.
- Бурмакин Е.В.* 1941. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов // *Рыбы и рыболовство в бассейне Гыданского залива: Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства*. Серия "Промысловое хозяйство". Вып. 15. Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 159.
- Водогрецкий В.Е.* 1973. Ресурсы поверхностных вод СССР. Алтай и Западная Сибирь. Нижний Иртыш и Нижняя Обь. Ленинград: Гидрометеиздат. Т. 15. Вып. 3. С. 209.
- Гиляров М.С.* 1986. Биологический энциклопедический словарь. Москва: Советская энциклопедия. С. 700.
- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. и др.* 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сибирское отд.
- Йогансен Б.Г., Глазырина Е.И., Залозный Н.А. и др.* 1981. Сукцессия водных экосистем в бассейне Средней Оби. Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. Сибирское отд. С. 78.
- Иоффе Ц.И.* 1947. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение // *Известия Всерос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Т. 25. Вып. 1. С. 113.
- Кононова А.С., Кремлева Т.А., Тимшанов Р.И.* 2016. Характеристика природных вод Тазовского района и оценка их устойчивости к процессам закисления // *Академический журнал Западной Сибири. Сер. Естественные науки*. Т. 12. № 3(64). С. 65.
- Кремлева Т.А., Паничева Л.П., Третьякова М.Н., Морозова Н.В.* 2013. Оценка устойчивости малых озер севера Западной Сибири в отношении процессов закисления // *Вестник Тюменского гос. ун-та*. № 5. С. 22.
- Кузиков В.Б.* 1989. Донные зооценозы Обской губы // *Сборник научных трудов ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Вып. 305. С. 66.
- Лещинская А.С.* 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база рыб // *Тр. Салехардского стационара УФ АН СССР*. Вып. 2. С. 27.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д.* 2006. Экологический очерк Обь-Иртышского бассейна. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. С. 6.
- Палатов Д.М., Чертопруд М.В.* 2012. Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала // *Биология внутр. вод*. № 1. С. 23.
- Палатов Д.М., Чертопруд М.В., Фролов А.А.* 2016. Фауна и типы сообществ макрозообентоса мягких грунтов водотоков горных районов Восточного Причерноморья // *Биология внутр. вод*. № 2. С. 45. <https://doi.org/10.7868/S0320965216020145>
- Плигин Ю.В.* 2012. Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища // *Гидробиол. журн.* Т. 48. № 3. С. 3.
- Польмский В.М.* 1971. К лимнологии озер Гыданского полуострова // *Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Т. 75. С. 32.
- Протасов А.А.* 1989. Классификация сообществ пресноводного перифитона // *Гидробиол. журн.* Т. 25. № 6. С. 3.
- Протасов А.А.* 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка.
- Протасов А.А.* 2002. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины.
- Протасов А.А.* 2006. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // *Сиб. экол. журн.* Т. 13. № 1. С. 97.
- Протасов А.А., Юришинец В.И., Морозовская И.А.* 2010. Консорция и консортивные отношения в гидробиоценозах // *Гидробиол. журн.* Т. 46. № 3. С. 3.
- Резвой П.Д.* 1936. Губки // *Фауна СССР*. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. Т. 2. Вып. 2.
- Рихтер Г.Д.* 1963. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. Москва: Изд-во АН СССР.
- Румянцев В.А., Кудерский Л.А., Алхименко А.П., Измайлова А.В.* 2005. Континентальные водоемы северного сегмента территории России: ресурсы, геоэкология // *Экологическое состояние континен-*

- тальных водоемов северных территорий. Санкт-Петербург: Наука. ВВМ. С. 11.
- Соколов И.И. 1940. Hydracarina – водяные клещи. Ч. 1. Hydrachnellae // Фауна СССР. Паукообразные. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. Т. 5. Вып. 2.
- Соколова А.М., Палатов Д.М. 2014. Комплексы макро-беспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongilidae) некоторых водоемов Палеарктики // Поволжский экол. журн. № 4. С. 618.
- Степанов Л.Н. 2008. Зообентос водоемов и водотоков Среднего Ямала (бассейн Байдарацкой губы) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 8(60). С. 60.
- Степанов Л.Н. 2016. Разнообразие зообентоса водоемов и водотоков бассейнов рек Сетная и Нгояха (полуостров Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 90.
- Степанов Л.Н. 2018. Зообентос озер мыса Каменный (полуостров Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 126. <https://doi.org/10.24411/2411-0051-2018-10110>
- Степанова В.Б., Степанов С.И., Вылежинский А.В. 2010. Многолетние исследования макрозообентоса Обской губы // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтологии. Вып. 11. С. 110.
- Трылис В.В. 1997. Сообщества, ассоциированные с пресноводной губкой, как фактор повышения биоразнообразия перифитона // Збереження біорізноманітності в Україні. Київ. С. 53.
- Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Давыдов О.А. 1989. Консорция пресноводной губки в канале Днепр – Донбасс // Гидробиол. журн. Т. 25. № 1. С. 31.
- Шарапова Т.А. 2007. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука.
- Шарапова Т.А. 2012. Основные характеристики зооперифитона крупных рек Западной Сибири (Тюменская область) // Биология внутр. вод. № 4. С. 61.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х. 2004. К изучению водных беспозвоночных южных тундр Западной Сибири // Вест. экологии, лесоведения и ландшафтологии. № 5. С. 97.
- Шарапова Т.А., Бабушкин Е.С. 2019. Пространственная неоднородность зообентоса и зооперифитона в озерах-старицах (Западная Сибирь) // Биология внутр. вод. № 4–1. С. 68. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040326>
- Шарапова Т.А., Гонтарь В.И., Герасимов А.Г. 2019. Местонахождение, морфология и экология *Hyalinella punctata* (Hancock, 1950) (Bryozoa: Phylactolaemata) в континентальных водоемах Западной Сибири // Региональная экология. № 1(55). С. 77. <https://doi.org/10.30694/1026-5600-2019-1-77-89>
- Швер Ц.А. 1991. Климат территории нефтегазовых месторождений на полуостровах Тазовский и Ямал: специализированный справочник. Ленинград: Гидрометеоздат.
- Annandale N. 1915. Description of a freshwater sponge from the North-West of Siberia // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg. V. 28. № 9. P. 1.
- Arndt W., Viets K. 1938. Die biologischen (parasitologischen) Beziehungen zwischen Arachnoideen und Spongien // Zeitschrift für Parasitenkunde. Bd 10. S. 67. <https://doi.org/10.1007/BF02122224>
- Chertoprud M.V. 2011. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 3. P. 165. <https://doi.org/10.1134/S2079086411030017>
- Chertoprud M.V., Palatov D.M. 2013. Macroscale ecotone effects for the stream macrobenthic fauna and communities of the Eastern Novosibirsk region // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. V. 68. № 4. P. 200. <https://doi.org/10.3103/S0096392513040020>
- Chertoprud M.V., Palatov D.M., Chertoprud E.S. 2018. Rheophilic macrozoobenthos communities of the Southern Himalayas // Inland Water Biology. V. 11. № 4. P. 435. <https://doi.org/10.1134/S1995082918040041>
- Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. 2020. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur region // Inl. Wat. Biol. V. 13. № 1. P. 51. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010046>
- Corallini C., Gaino E. 2003. The caddisfly *Ceraclea fulva* and the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis*: a successful relationship // Tissue and Cell. V. 35. № 1. P. 1. [https://doi.org/10.1016/S0040-8166\(02\)00086-1](https://doi.org/10.1016/S0040-8166(02)00086-1)
- Edwards D.D., Vidrine M.F. 2006. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels // J. Parasitol. V. 92. P. 977. <https://doi.org/10.1645/GE-3565.1>
- Gaino E., Lancioni T., La Porta G. et al. 2004. The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Piediluco (central Italy) // Hydrobiologia. V. 520. P. 165. <https://doi.org/10.1023/B:HY-DR.0000027735.11246.41>
- Klass A.L., Sokolova S.E., Kondakov A.V. et al. 2018. An example of a possible leech-bryozoan association in freshwater // ZooKeys. 794. P. 23. <https://doi.org/10.3897/zookeys.794.28088>
- Lauer T.E., Spacie A. 2004. Space as a limiting resource in freshwater systems: competition between zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and freshwater sponges (Porifera) // Hydrobiologia. V. 517. P. 137. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027342.31716.9a>
- Lindholm W.A. 1919. Über Binnenmollusken aus dem äussersten Nordwesten Sibiriens // Записки Российской Академии Наук. Серия VIII, по Отд. физико-математических наук. Т. 28. № 10. С. 1.
- Matteson J.D., Jacobi G.Z. 1980. Benthic macroinvertebrates found on the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // Great Lakes Entomologist. V. 13. № 3. P. 169.
- Middendorff A.Th. 1851. Mollusken // Reise in der Äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd II. Th. 1. S. 163.
- Pronzato R., Manconi R. 2001. Atlas of European freshwater sponges // Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara. V. 4. P. 3.
- Resh V.H. 1976. Life cycles of invertebrate predators of freshwater sponge // Aspects of Sponge Biology. London: Academic Press. P. 299. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-327950-7.50025-7>

- Ricciardi A., Reiswig H.M. 1994. Taxonomy, distribution, and ecology of the freshwater bryozoans (Ectoprocta) of eastern Canada // *Can. J. Zool.* V. 72. P. 339. <https://doi.org/10.1139/z94-048>
- Rintelen Kv., Rintelen Tv., Meixner M. et al. 2007. Freshwater shrimp–sponge association from an ancient lake // *Biology Letters.* V. 3. P. 262. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0613>
- Roback S.S. 1968. Insects associated with the sponge *Spongilla fragilis* in the Savannah River // *Notulae Naturae.* V. 412. P. 1.
- Sharapova T.A. 2008. On the study of zooperiphyton of the cooling pond of the Tyumen Thermal Power Station-1 // *Hydrobiol. J.* V. 44. № 6. P. 42–53. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v44.i6.50>
- Sharapova T.A. 2010. Abiotic and biotic factors affecting zooperiphyton development in a waterflow of a cooling water pool // *Contemporary Problems of Ecology.* V. 3. № 4. P. 495. <https://doi.org/10.1134/S1995425510040144>
- Sharapova T.A., Babushkin E.S. 2013. Comparison of zoobenthos and zooperiphyton of large and medium rivers // *Contemporary Problems of Ecology.* V. 6. № 6. P. 622. <https://doi.org/10.1134/S1995425513060097>
- Steffan A.W. 1967. Ectosymbiosis in aquatic insects // *Simbiosis.* V. II. Ch. 4. New York: Academic Press. P. 207.
- Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land-och Sötvatten-Mollusker // *Konglige Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* Bd 14. № 12. S. 1.
- Westerlund C.A. 1887. Land-och Sötvatten-Mollusker insamlade under Vega Expeditionen // *Vega-Expeditionen vetenskapliga iakttagelser.* Bd 4. S. 143.
- Westerlund C.A. 1897. Beitrage zur Molluskenfauna Russlands // *Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии Наукъ.* Т. 2. С. 117.

Taxonomic and Community Composition of the Zooperiphyton in Forest-Tundra Lakes (Western Siberia)

T. A. Sharapova^{1,*}, A. A. Gerasimova¹, V. I. Gontar², E. S. Babushkin^{1,3}, V. A. Glazunov¹, S. A. Nikolaenko^{1,4}, and A. G. Gerasimov⁵

¹*Institute of the Problems of Northern Development, Tyumen Scientific Centre, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia*

³*Surgut State University, Surgut, Russia*

⁴*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblact, Russia*

⁵*Tyumen branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Tyumen, Russia*

*e-mail: tshartum@mail.ru

The data on the taxonomic and community composition of the forest-tundra lakes are presented. The taxonomic composition included 120 LIT (the Lowest Identified Taxa), the group of insects reached the greatest diversity. Eight types of communities were identified, seven of them were found in floodplain lakes, and five types in non-floodplain lakes. The most common communities were dominated by chironomid larvae. The maximum biomass was recorded in a community dominated by colonial invertebrates, bryozoans and sponges, which serve as determinant of the consortia.

Keywords: zooperiphyton, taxonomic composition, communities, lakes, forest-tundra zone, Western Siberia