

СТРУКТУРА ЗООБЕНТОСА НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ СУКЦЕССИИ ЭКОСИСТЕМ В ТЕРМОКАРСТОВЫХ ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО ЯМАЛА

© 2022 г. М. И. Ковешников^а, *, **, Е. Н. Крылова^а

^аИнститут водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, Барнаул, Россия

*e-mail: koveshnikov@iwep.ru

**e-mail: koveshnikovs@gmail.com

Поступила в редакцию 11.11.2021 г.

После доработки 29.11.2021 г.

Принята к публикации 08.04.2022 г.

Изучены таксономический состав, структура и пространственное распределение зообентоса в 25 водоемах арктической тундры. Для средней части полуострова Ямал выделено восемь типов термокарстовых водоемов, представляющих собой стадии сукцессионного цикла. Водоемы начальных стадий цикла расположены на возвышенностях, средних стадий — у края долин, наиболее поздних — в долинах. Обнаружен 161 вид зообентоса, разнообразие и количество которого изменялось соответственно типу водоема, в широких пределах: число видов в пробе — 1–33; численность — 0.02–23.40 тыс. экз./м², биомасса — 0.05–73.09 г/м². Установлено, что трофический статус водоемов меняется от гипертрофного в начале цикла (стадии болота) до ультраолиготрофного (стадии озер) и снова гипертрофного в конце цикла (стадии хасыреев). Понижение численности зообентоса в ходе сукцессии связано с замещением мелких форм более крупными: доминирующий по биомассе комплекс изменяется от хирономидного в начале цикла, через двустворчатых моллюсков и олигохет на озерных стадиях, к брюхоногим моллюскам и гаммаридам в конце цикла. Преобладающий тип питания зообентоса при этом изменяется от альгофагии, через широкий спектр (включая фильтрацию), к альго-детритофагии.

Ключевые слова: зообентос, арктические озера, сукцессия, термокарст, Ямал

DOI: 10.31857/S0320965222050187

ВВЕДЕНИЕ

Полуостров Ямал, расположенный в зоне многолетней мерзлоты, характеризуется высокой плотностью термокарстовых водоемов, находящихся на разных стадиях сукцессии, и является удобным объектом для сравнительного лимнологического анализа. Цикл развития этих водоемов включает в себя основные стадии: плоскобугристое болото, мочага (эмбрионическое озеро), термокарстовое озеро, хасырей (остаток термокарстового озера после слива его воды в смежный водоем или реку) (Манасыпов и др., 2012). Выяснение закономерностей термокарстовых процессов, включая типизацию водоемов, имеет практическое значение для оценки экологической ситуации и для прогнозирования возможных экономических ущербов нефтегазовым промыслам.

В 2015–2019 гг. проводили исследования по Программе дистанционного зондирования водоемов Ямала в районе БНГКМ с использованием многоспектральных спутниковых изображений.

Сокращения: БНГКМ — Бованенковское нефтегазоконденсатное месторождение.

Одновременно контактными методами обследовано 52 водоема и получены данные, необходимые для интерпретации и детализации результатов анализа космических снимков. На 25 водоемах разного размера проведены наиболее подробные гидробиологические съемки (Ермолаева, 2016; Зарубина, 2016а, 2016б; Ковешников, 2018), в том числе сбор проб зообентоса — одного из ключевых объектов экологического мониторинга, включенного в нормативы проведения комплексной оценки экологической ситуации. На следующем этапе работы планируется сопоставить результаты исследования зообентоса с данными анализа параллельных проб и дистанционного зондирования. Целью комплексной типизации термокарстовых озер полуострова должно стать определение закономерностей естественной и антропогенной сукцессии. Это необходимо для прогноза направления и скорости изменения гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров водоемов, для прогноза изменения качества воды. В перспективе планируется разработать методику дистанционной типизации водоемов и оценки гидробиологических и гидрохимических пара-

Таблица 1. Код водного объекта место и время отбора проб в 2015–2019 гг.

| Код | Координаты (с.ш., в.д.) | Дата | Код | Координаты (с.ш., в.д.) | Дата |
|------------------------|-------------------------------|------------|--------------------|-------------------------------|------------|
| 3.2.1* | 70°21'23.40", 68°27'26.20" | 23.08.2015 | Нерсто | 70°12'58.86", 68°58'34.66" | 15.09.2018 |
| Нгарка- Нерадсалято | 70°20'12.10", 68°21'04.30" | 24.08.2015 | add1 | 70°20'04.01", 68°38'26.40" | 18.08.2019 |
| 2.2.1 | 70°21'52.70", 68°21'13.80" | 24.08.2015 | Б14 | 70°23'55.61", 68°12'29.74" | 20.08.2019 |
| Недормато | 70°19'59.46", 68°34'27.60" | 25.08.2015 | RS16 | 70°19'45.39", 68°24'36.91" | 20.08.2019 |
| Пелхато | 70°25'32.90", 68°17'47.30" | 27.08.2015 | TF0 | 70°29'08.42", 68°40'37.70" | 22.08.2019 |
| Б1 | 70°28'04.42", 68°22'07.07" | 08.09.2018 | Нябылавато | 70°29'59.20", 68°32'49.56" | 22.08.2019 |
| RS04 | 70°23'59.61", 68°12'19.85" | 09.09.2018 | Большое Тибейто | 70°24'25.02", 68°00'15.24" | 24.08.2019 |
| Add2 | 70°20'16.65", 68°37'38.54" | 10.09.2018 | 275 | 70°28'57.88", 67°59'17.10" | 24.08.2019 |
| Add3 | 70°21'10.88", 68°35'46.80" | 10.09.2018 | Н18 | 70°17'02.12", 68°57'53.12" | 26.08.2019 |
| Б7 | 70°19'02.97", 68°30'13.56" | 10.09.2018 | RS17 | 70°28'21.33", 68°32'06.53" | 28.08.2019 |
| Хаето | 70°28'30.50", 68°41'11.74" | 11.09.2018 | Б15 | 70°23'56.40", 68°12'13.74" | 28.08.2019 |
| Б00 | 70°28'42.92", 68°40'32.57" | 11.09.2018 | Н21 | 70°16'54.99", 68°44'03.49" | 31.08.2019 |
| Б13 | 70°20'53.55", 68°18'46.09" | 13.09.2018 | — | — | — |

Примечание. 3.2.1* – старица р. Сеяха (Мутная).

метров окружающей среды из космоса в районах разработки арктических материковых месторождений.

Цель работы – оценить динамику развития сообществ донных макробеспозвоночных при смене стадий естественной сукцессии термокарстовых водоемов Среднего Ямала и провести типизацию водоемов по зообентосу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Согласно физико-географическому районированию материковых тундр, район исследования находится в мохово-лишайниковой подзоне зоны типичной тундры Ямало-Тазовского района Западно-Сибирской провинции Кольско-Гыданской обл. (Горбацкий, 1967). Комплексные работы проводили в 2015, 2018 и 2019 гг. вблизи БНГКМ, расположенного в средней части п-ва Ямал (бассейн Байдарацкой губы Карского моря). Исследовали водные объекты в междуречье главных рек этого участка – Сеяха (Мутная) и

Мордыха, включая расположенные в долинах пойменные водоемы, надпойменные водоемы водораздельных возвышенностей, и надпойменные водоемы на границе этих участков. На 25 водных объектах собирали гидробиологические пробы, включая зообентос, для типизации термокарстовых водоемов по комплексу гидрофизических и гидробиологических показателей, за основу принимали характеристику донного сообщества беспозвоночных (табл. 1).

Таблицу 1 можно использовать в программе GoogleEarth как интерактивную иллюстрацию к обсуждению результатов исследования. Зообентос собирали в конце августа–начале сентября на глубину до 1 м, скребком (ячейка сита 350 мкм), по две–три объединенные выемки, в зависимости от грунта. Сбор и камеральную обработку проводили общепринятыми методами (Руководство..., 1992). Беспозвоночных идентифицировали преимущественно по (Определитель..., 1997–2006). Классификация и валидные названия даны в со-

Таблица 2. Характеристика водоемов верхней части бассейнов

| Объект | Трофический статус по биообентосу | <i>N</i> | <i>B</i> | <i>F</i> | <i>S</i> | <i>B</i> -доминанты (max.%) и субдоминанты (≥10%) |
|-------------|-----------------------------------|----------|----------|----------|----------|--|
| RS04 | β-мезотрофный | 2.86 | 5.57 | 7 | 27 | <i>Henslowiana (Arcteuglesa)</i> sp. (52), <i>Lumbriculus variegatus</i> , <i>Gammarus lacustris</i> , <i>Grensia praeterita</i> |
| Add2 | Ультраолиготрофный | 0.47 | 0.66 | 4 | 7 | <i>Gammarus lacustris</i> (48), <i>Grensia praeterita</i> , <i>Glyptotendipes paripes</i> |
| Б00 | β-евтрофный | 11.13 | 25.16 | 2 | 15 | <i>Chironomus nigrifrons</i> (42), <i>Chironomus (Camptochironomus) macani</i> , <i>Procladius (Holotanypus) ferrugineus</i> |
| Нерсто | Ультраолиготрофный | 2.8 | 0.69 | 5 | 10 | <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (46), <i>Chaetopteryx villosa</i> |
| add1 | α-мезотрофный | 2.3 | 4.62 | 6 | 22 | <i>Micruropus</i> sp. (57), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Limnephilus</i> sp. |
| Б14 | β-евтрофный | 12.6 | 39.8 | 7 | 13 | <i>Chironomus (Camptochironomus) tentans</i> (84) |
| TF0 | β-мезотрофный | 1.93 | 10.07 | 5 | 10 | <i>Lumbriculus variegatus</i> (32), <i>Chironomus nigrifrons</i> , <i>Gammarus lacustris</i> |
| Нябыла-вато | Ультраолиготрофный | 0.4 | 0.39 | 4 | 9 | <i>Henslowiana (Arcteuglesa)</i> sp. (39), <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Phaenopsectra flavipes</i> |
| Н18 | α-евтрофный | 10.83 | 19.79 | 12 | 24 | <i>Euglesa (Casertiana)</i> sp. (28), <i>Pisidium amnicum</i> , <i>Micruropus</i> sp., <i>Sphaerium (Asyociclas) asiaticum</i> |
| Б15 | Гипертрофный | 23.4 | 73.09 | 7 | 17 | <i>Chironomus (Camptochironomus) macani</i> (86) |

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4 *N* – численность зообентоса (тыс. экз./м²); *B* – биомасса (г/м²); *F* – число семейств; *S* – число видов и доминирующий по биомассе комплекс.

ответствии с международной зоологической номенклатурой¹.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В районе БНГКМ обнаружено пять типов (Cnidaria, Nematelminthes, Annelida, Mollusca, Arthropoda), 12 классов, 20 отрядов, 36 семейств, 100 родов зообентоса и 161 таксон видового ранга. Основу списка видов составили насекомые (112) с преобладанием хирономид (88). Численность зообентоса изменялась в широких пределах 0.02–23.4 тыс. экз./м², биомасса – от 0.05 до 73.10 г/м², количество видов в пробе – от 1 до 33. Минимальные количественные показатели наблюдали на торфяных пляжах, максимальные – на детрите среди прибрежно-водных зарослей осоки. По значению биомассы зообентоса трофический статус водоемов (Китаев, 2007) варьировал в самых широких пределах – от ультраолиготрофного до гипертрофного.

При анализе характеристик зообентоса учитывали разницу условий его формирования в водоемах, занимающих различное положение в бассейне: верхнее – на водораздельных возвышенностях; среднее – у края долин; нижнее – в пойменной части долин. В табл. 2–4 приведены виды доминирующего комплекса, вносящие вклад ≥10% в био-

массу отдельных проб указанного водоема; из их числа в качестве *B*-доминантов для каждого водоема указаны виды, давшие максимальный вклад на одном из его участков (табл. 2–4).

На водоразделах встречаются заболоченные участки с мочагами – самыми мелкими (эмбрионическими) термокарстовыми водоемами. Более крупные озера, занимающие верхнее положение в бассейнах, относительно изолированы друг от друга и имеют округлую форму. Для наиболее крупных по площади надпойменных озер характерны высокие осыпные берега из переотложенного торфа и сухого ила, которые размываются за счет ветро-волновых процессов. Для них характерно песчано-илистое дно, встречаются песчаные и илистые пляжи. Окружающая надпойменные водоемы тундра бугристая, легче проходимая и преимущественно бурого цвета из-за выхода породы и менее яркой и низкой, чем в пойменных долинах, растительности. Фоновая береговая растительность: лишайник, мох, морощка, карликовая ива, карликовая береза. Террас больше, чем у пойменных водоемов за счет более крутых склонов и наличия верхнего (ягельно-березового) участка над ивняком.

Озера, занимающие верхнее и среднее положение в бассейне, образуют серии и сами увеличиваются по площади в направлении лежащих ниже пойменных долин. Средние (табл. 3) и особенно нижние водоемы характеризуются более пологими берегами, они расположены в широких

¹ ITIS. Integrated Taxonomic Information System [электронный ресурс] – Режим доступа: <https://www.itis.gov/> – дата обращения 12.03.2020.

Таблица 3. Характеристика водоемов средней части бассейнов

| Объект | Трофический статус по зообентосу | N , тыс. экз./м ² | B , г/м ² | F | S | B -доминанты (max. %) и субдоминанты ($\geq 10\%$) |
|------------|----------------------------------|--------------------------------|------------------------|-----|-----|---|
| Недормато | Олиготрофный | 4.93 | 1.94 | 12 | 28 | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (61), <i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp., <i>Psectrocladius zetterstedti</i> |
| Add3 | α -евтрофный | 2.68 | 17.75 | 5 | 13 | <i>Sphaerium</i> (<i>Asyociclas</i>) <i>asiaticum</i> (65), <i>Spiroperma ferox</i> |
| Хаето | α -мезотрофный | 3.03 | 4.05 | 12 | 23 | <i>Cinclinna</i> (<i>Sibirovalvata</i>) <i>confusa</i> (19), <i>Spiroperma ferox</i> |
| Б. Тибейто | Ультраолиготрофный | 0.59 | 1.04 | 10 | 15 | <i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudo-gyraulus</i>) sp. (40), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Lumbriculus variegates</i> |
| H21 | Ультраолиготрофный | 1.28 | 0.6 | 7 | 16 | <i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp. (34), <i>Procladius</i> (<i>Holotanipus</i>) <i>choreus</i> |

Таблица 4. Характеристика водоемов нижней части бассейнов

| Объект | Трофический статус по зообентосу | N , тыс. экз./м ² | B , г/м ² | F | S | B -доминанты (max.%) и субдоминанты ($\geq 10\%$) |
|--------------------|----------------------------------|--------------------------------|------------------------|-----|-----|--|
| 3.2.1* | α -евтрофный | 6.62 | 18.16 | 9 | 32 | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (71), <i>Cinclinna</i> (<i>Sibirovalvata</i>) <i>confusa</i> , <i>Glyptotendipes paripes</i> |
| Нгарка-Нерад-саято | Ультраолиготрофный | 0.02 | 0.05 | 1 | 1 | <i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp. (100) |
| 2.2.1 | β -евтрофный | 4.9 | 29.04 | 6 | 12 | <i>Gammarus lacustris</i> (75), <i>Glyptotendipes paripes</i> , <i>Anisus laevis</i> |
| Пелхато | Ультраолиготрофный | 0.96 | 0.52 | 6 | 33 | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (84), <i>Cricotopus</i> (<i>Cricotopus</i>) gr. <i>fuscus</i> , <i>Orthocladius</i> (<i>Mesorthocladius</i>) gr. <i>frigidus</i> |
| Б1 | α -евтрофный | 4.23 | 18.42 | 9 | 22 | <i>Chironomus</i> (<i>Camptochironomus</i>) <i>tentatus</i> (19), <i>Gammarus lacustris</i> (19), <i>Agrypnia pagetana</i> , <i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp. |
| Б7 | α -евтрофный | 3.25 | 10.95 | 14 | 33 | <i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp. (30), <i>Colymbetes dolabratus</i> |
| Б13 | α -евтрофный | 1.87 | 10.29 | 7 | 18 | <i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp. (29), <i>Lymnaea zazurnensis</i> , <i>Agrypnia pagetana</i> , <i>Anisus</i> (<i>Torquis</i>) <i>laevis</i> |
| RS16 | Гипертрофный | 7.53 | 49.31 | 14 | 23 | <i>Sphaerium</i> (<i>Sibirisphaerium</i>) <i>levinodis</i> (39), <i>Pisidium amnicum</i> , <i>Gammarus lacustris</i> |
| 275 | α -евтрофный | 8.6 | 16.13 | 5 | 17 | <i>Micruropus</i> sp. (39), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Gammarus lacustris</i> |
| RS17 | Гипертрофный | 5.3 | 66.5 | 11 | 16 | <i>Gammarus lacustris</i> (59), <i>Sphaerium</i> (<i>Sibirisphaerium</i>) <i>levinodis</i> |

Примечание. 3.2.1* – старица р. Сеяха (Мутная).

понижениях рельефа и имеют тенденцию к объединению при высоком уровне воды.

Для пойменных озер средней величины характерны прибрежные сфагновые сплавины, для крупных бесформенных озер – торфяные пляжи. Окружающая нижние водоемы тундра имеет насыщенный зеленый цвет из-за густой растительности и труднопроходима из-за большой влажности, высокой травы и кустарника. Фоновая береговая растительность: мох, осока, сабельник, пушица, ива. Озерных террас меньше, чем у над-

пойменных озер за счет более пологого рельефа, крайняя верхняя терраса занята карликовой ивой. На таких участках кроме круглых и наиболее крупных бесформенных озер встречаются дуговидные водоемы – обмелевшие термокарстовые озера. Долины подобных высыхающих озер в Якутии носят название “алас”. На Ямале и долина, и дуговидный водоем называются “хасырей”. Понижения рельефа, содержащие пойменные затоны и речные старицы, внешне похожие на хасырей за счет такой же формы и сходным образом

зарастающих берегов, на местном наречии носят то же название — “хасырей” или “хасре” (Вальманова и др., 2012), однако представляют собой придаточные водоемы иного генезиса. По нашим данным, они обладают биологическими чертами старого озера или молодого хасырея, с условиями формирования в них зообентоса такого же хирономидно-моллюскового типа, но при еще большей доле брюхоногих моллюсков в структуре донного сообщества (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В литературе описаны гидрологический и гляциологический аспекты цикла развития термокарстовых озер северной тундры, который включает в себя стадии плоскобугристого болота, мочаги, термокарстового озера и хасырей (Манасыпов и др., 2012). Однако на практике, в ходе маршрутных съемок, различить многочисленные водоемы тундры по стадии их развития бывает сложно. Попытка типизации на основе визуально различимых параметров ранее была предпринята с использованием околоводной растительности (Лойко и др., 2018). Наше исследование продолжает эту новую тему, но основано на изучении динамики зообентоса и условий его формирования в ходе природной сукцессии термокарстовых водоемов. Для типизации водоемов Среднего Ямала на примере района БНГКМ мы используем принятые в литературе термины, но выделяем большее число градаций. По результатам собственных исследований зообентоса, растительности и гидрологических параметров водоемов в 2015–2019 гг. (Зарубина, 2016а, 2016б; Ковешников, 2018) и данных (Манасыпов и др., 2012; Лойко и др., 2018), обследованные водные объекты ранжированы по восьми типам, представляющим собой все логические стадии сукцессионного цикла. Стадию сукцессии можно определить по комплексу признаков, наиболее показательными из которых были длина водоема по средней линии, его форма, положение в водосборном бассейне, характер донных отложений, структура животных и растительных сообществ. Схема ориентировочной типизации водоемов приведена в итоговой таблице (табл. 5).

Наблюдается связь между стадией сукцессии водоема и его положением в бассейне. Так, стадия развития от верхового болота и мочаги до озера средней стадии происходит только на возвышенностях, характерная черта таких водоемов — изоляция друг от друга. В процессе формирования группы близко расположенных озер данный участок рельефа понижается и формируется общая для этих озер долина. В результате самые зрелые озера располагаются в нижней части долины, их характерная черта — отсутствие изоляции вследствие общей гидрографической сети и затопляемой в половодье поймы. По краю образованной долины

располагаются водоемы более ранних стадий. Все хасыреи — это нижние пойменные водоемы с прозрачной бурой водой и большим количеством детрита, где формируется донное сообщество гаммарусового типа.

Часть озер поздней стадии остаются изолированными от долины из-за отсутствия прорыва в высоких берегах и не превращаются в дуговидные хасыреи. Характерные черты таких озер — крутые размываемые берега и песчано-илистые мелководья, мутная вода, малое количество и низкое разнообразие зообентоса, доминирование мелких двустворчатых моллюсков. Связь между стадией сукцессии и положением водоема в бассейне наглядно проявляется при выстраивании водоемов по градиенту их длины по средней линии внутри каждого выделенного типа (рис. 1).

По ряду приведенных в табл. 5 параметров некоторые водоемы заняли промежуточное положение между выделенными типами. При расчетах усредненных значений для каждого типа такие водоемы объединяли с более ранним по стадии типом (VI+ и VII+) на основании размера и формы водоема.

В начале цикла (болото и мочага) при отсутствии ила, но обилии фитоперифитона, наблюдается наибольшее значение численности и биомассы зообентоса в сообществе хирономидного типа с доминированием альгофагов. По мере роста озера и накопления мягких грунтов количество зообентоса снижается (рис. 2), но его таксономическое разнообразие увеличивается (рис. 3) в соответствии с ростом разнообразия микробиотопов вдоль береговой линии.

На озерных стадиях развивается наиболее сложное сообщество с доминированием по биомассе двустворчатых моллюсков, олигохет и хирономид. При этом большие торфяные пляжи поздних озер почти лишены зообентоса, могут встречаться лишь единичные моллюски. Но на илистом грунте и в зарослях поздних озер разнообразие зообентоса значительно выше (рис. 3).

После слива озера и образования богатого детритом хасырея таксономическое разнообразие зообентоса постепенно понижается до уровня придаточных водоемов. Сначала значительно возрастает доля гаммарид, а затем и брюхоногих моллюсков, вместе они составляют основу зообентоса вплоть до исчезновения водоема и возвращения ситуации к первому этапу цикла. Таким образом, преимущественный тип питания зообентоса проходит путь от альгофагии через широкий спектр питания (включая фильтрацию) до альго-детритофагии. В ходе сукцессии мелкие формы уступают место все более крупным и численность зообентоса постепенно уменьшается. На озерных стадиях увеличивается общее таксономическое разнообразие, но биомасса уменьшается. На стадиях хасыреев,

Таблица 5. Типизация термокарстовых водоемов Среднего Ямала

| Стадия сукцессии | Тип | Описание; генезис | Положение в бассейне, форма | Длина, м | Грунт и растительность в литорали | Число, состав и порядок удаления от уреза воды растительных ассоциаций (1, 2, 3) | Трофический статус объектов; <i>V</i> -доминанты зообентоса по убыванию значимости (1, 2, 3) |
|------------------|----------------------|---|--|-----------|---|---|--|
| I | Болото | Мелкие водоемы между осоковых кочек; переувлажнение | Верхние, по рельефу местности | <5 | Детрит; фоновая тундровая растительность, обильный фитоперифитон | 1. Мох, осока, сабельник, пушица, ива | Гипертрофный; 1. Хирономиды |
| II | Мочага | Неглубокие постоянные водоемы; просадка грунта | Верхние, овальные | 5–50 | Преобладает детрит, есть ил; фитоперифитон, прибрежно-водная растительность | 1. Мох, осока, сабельник, пушица, ива; 2. Мох, лишайник, береза | β -евтрофный; 1. Хирономиды |
| III | Озеро ранней стадии | Глубокие постоянные водоемы; просадка грунта и рост мочаги | Верхние, округлые | 50–1000 | Преобладает ил, есть детрит; прибрежно-водная и погруженная растительность | 1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза | Ультраолиготрофный– β -мезотрофный; 1. Гаммариды 2. Олигохеты (моллюски) 3. Ручейники (хирономиды) |
| IV | Озеро средней стадии | Глубокие, бурого цвета, деформированы сплавинами или заливами; просадка грунта и рост озера | Верхние и средние, округлые или с изрезанной береговой линией | 1000–1500 | Преобладает ил, есть песок, детрит, торф; прибрежно-водная и погруженная растительность | 1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза | α -мезотрофный– α -евтрофный; 1. Моллюски 2. Олигохеты (гаммариды) 3. Хирономиды |
| V | Озеро поздней стадии | Крупные, глубокие, штормовые, с пляжами, бурого цвета; просадка грунта и рост озера | Любые, с наиболее изрезанной береговой линией, обычно объединенные в форме “8” | >1500 | Ил, песок, торф или детрит; прибрежно-водная и погруженная растительность | 1. Арктофила, лютик, пельпень; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза | Ультраолиготрофный – α -евтрофный; 1. Моллюски 2. Олигохеты (хирономиды) 3. Хирономиды (олигохеты) |

Таблица 5. Окончание

| Стадия сукцессии | Тип | Описание; генезис | Положение в бассейне, форма | Длина, м | Грунт и растительность в литорали | Число, состав и порядок удаления от уреза воды растительных ассоциаций (1, 2, 3) | Трофический статус объектов; <i>B</i> -доминанты зообентоса по убыванию значимости (1, 2, 3) |
|------------------|------------------------|---|---------------------------------|------------|--|--|--|
| VI | Хасырей ранней стадии | Глубокие, бурого цвета; обмеление позднего озера | Нижние, неправильно-серповидные | >1500 | Ил, торф, детрит; прибрежно-водная растительность | 1. Арктофила; 2. Осока, лютик; 3. Вейник | α -евтрофный – гипертрофный; 1. Моллюски 2. Гаммариды 3. Хирономиды (жуки); |
| VII | Хасырей средней стадии | Неглубокие, остаточные; обмеление раннего хасырея | Нижние, правильно-серповидные | 1500 – 500 | Ил, торф, детрит; прибрежно-водная растительность | 1. Арктофила; 2. Хвоц, лютик, осока, пушица; 3. Вейник, сабельник, ива | α - β -евтрофный; 1. Гаммариды 2. Хирономиды 3. Моллюски (ручейники) |
| VIII | Хасырей поздней стадии | Неглубокие, зарастающие; обмеление хасырея | Нижние, разорвано-серповидные | <500 | Детрит, горф, дерн; прибрежно-водная растительность, обильный фитопери-фитон | 1. Сабельник, осока, лютик, мох, пушица; 2. Мох, багульник, пушица, ива | α -евтрофный – гипертрофный; 1. Гаммариды (моллюски) 2. Хирономиды (ручейники) |
| | Придаточный водоем* | Остаточные; отделение старого русла | Нижние, серповидные | Любая | Ил, детрит; прибрежно-водная растительность | 1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица; 3. Ива | α -евтрофный; 1. Моллюски (хирономиды) 2. Хирономиды (моллюски) |

Примечание. Характеристика придаточных водоемов (*) приведена для сравнения.

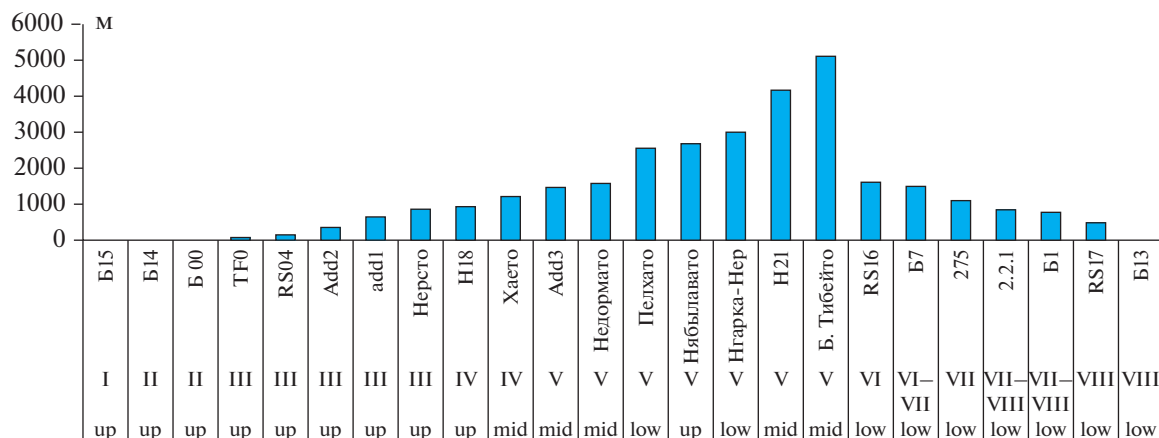


Рис. 1. Связь размера (длина по средней линии) термокарстовых водоемов, стадии сукцессионного цикла (I–VIII) и положения водоема в бассейне (up – верхнее, mid – среднее, low – нижнее).

после смены доминирующего комплекса, разнообразие и биомасса зообентоса возвращаются к до-озерному уровню.

Приведенное описание носит предварительный, феноменологический характер и основано на поиске внутренне не противоречивых тенденций. Данных для глубокого статистического анализа пока недостаточно, поэтому применен метод первичного рекогносцировочного анализа:

построена дендрограмма Евклидова расстояния методом одиночных связей для обобщенных видовых списков разных стадий цикла. Анализ показал, что несмотря на смену доминирующего комплекса, донная фауна крайних мелководных стадий (болота, мочаги, хасыреи) объединяется вместе со старицей в общий кластер, который последовательно вкладывается в кластеры озер ран-

ней, средней и поздней стадий развития. Это указывает на близость условий существования донных сообществ в неглубоких водоемах тундры, где отмечается небольшое таксономическое разнообразие при высоком уровне биомассы зообентоса, и, с другой стороны, на отличие всех мелководных объектов от собственно озер с их большим таксономическим разнообразием, но низкой численностью и низкой биомассой. Расчет индекса видового сходства Жаккара для обобщенных видовых списков беспозвоночных в водоемах разных стадий сукцессии ожидаемо показывает наибольшее изменение состава зообентоса при переходе от старого хасырея к болоту (VIII–I). Наибольшее сходство (почти одного уровня) отмечается внутри разных озер (III–IV–V) и внутри разных хасыреев (VI–VII–VIII). Это свидетельствует об однородности условий существования внутри данных

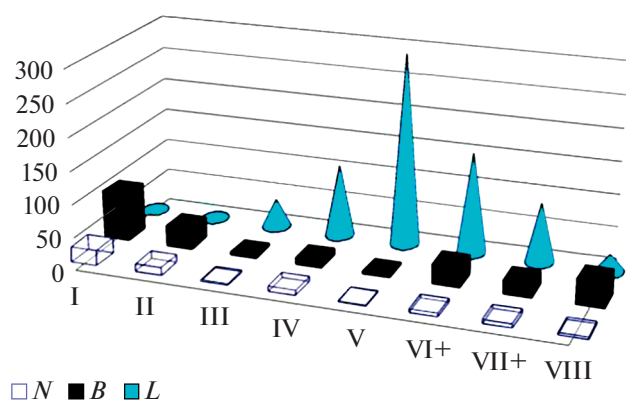


Рис. 2. Средние значения численности (N , тыс. экз./м²) и биомассы (B , г/м²) зообентоса на разных этапах сукцессии термокарстовых водоемов Среднего Ямала (I–VIII) и средняя длина водоемов данного типа (L , 10 м).

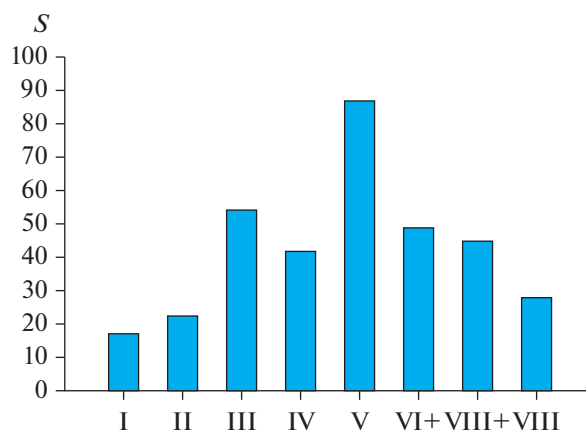


Рис. 3. Общее число видов зообентоса (S) в термокарстовых водоемах Среднего Ямала на разных этапах сукцессии (I–VIII).

категорий, а также о существенном изменении условий жизни и видового состава при превращении озера в хасырей (V–VI), что может объясняться резким изменением глубины водоема. Число уникальных видов в таксономических списках водоемах разных стадий начинается с максимума 41.2% в заболоченной тундре (I) и снижается до нуля в хасыреях поздней стадии (VIII).

Таким образом, на примере междуречья Сеяха (Мутная) – Мордыяха проведена предварительная типизация термокарстовых водных объектов для типичной мохово-лишайниковой тундры Среднего Ямала. Выделено восемь типов водоемов, представляющих собой стадии сукцессионного цикла. Сукцессия нескольких близкорасположенных термокарстовых водоемов протекает взаимосвязано и приводит к формированию общей долины и гидрографической сети. Водоемы начальных стадий цикла расположены на возвышенностях, озера средней и поздней стадии могут располагаться у края долин, наиболее зрелые озера и все хасыреи – в нижней части долин. Некоторые отдельно расположенные старые озера остаются изолированными на водоразделах, и представляют собой характерные мутные водоемы с крутыми размываемыми берегами.

Цикл начинается с плоскобугристого болота (стадия I). Это временные водоемы и протоки среди осоковых кочек и кустарника. Такие водоемы гипертрофны и богаты фитоперифитоном. Зообентос был представлен 17 видами и достигал численности 23.4 тыс. экз./м², биомассы 73.1 г/м². Это водоемы “хириноmidного” типа, в которых преобладает трофическая группа соскребателей (scraпер), поедающих фитоперифитон. Основу биомассы (до 86%) составляют личинки комара *Chironomus (Camptochironomus) macani*.

Понижение участков болота ведет к образованию эмбрионических озер – мочаг (II). Это мелкие, овальные, евтрофные водоемы диаметром до 50 м. Их дно занято затопленной растительностью окружающей тундры, на которой много фитоперифитона и детрита. Зообентос представлен 22 видами, его количество варьирует в пределах 11.1–12.6 тыс. экз./м² и 25.2–39.8 г/м². Это по-прежнему водоемы “хириноmidного” типа, где преобладают соскребатели (scraпер). В-доминанты – *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (≤84%) и *Chironomus nigrifrons* (≤42%).

Дальнейшее увеличение мочаги за счет таяния мерзлоты под ней приводит к образованию озера ранней стадии (III). Возникают глубокие круглые водоемы диаметром до 1000 м, с заиленным дном на котором встречаются гидрофиты (в основном Potamogeton). По-видимому, наличие рдестов можно считать отличительным признаком собственно “озер”, но такое утверждение требует дополнительных исследований. По сравнению с

предыдущими стадиями, трофический статус водоема значительно понижается (от β-мезотрофного до ультраолиготрофного), количество зообентоса падает, но его видовое разнообразие растет вместе с увеличением разнообразия микробиотопов. Значительно увеличивается вариативность трофического поведения зообентоса, в доминирующий комплекс попадают грунтоядные (pelophil), собиратели (collector) и фильтраторы (filtrator). Зообентос представлен 54 видами, его количество варьирует в пределах 0.5–2.9 тыс. экз./м² и 0.7–10.1 г/м². В-доминанты – *Micruropus* sp. (≤57%), *Henslowiana* sp. (≤52%), *Gammarus lacustris* (≤48%), *Limnodrilus hoffmeisteri* (≤46%), *Lumbriculus variegatus* (≤32%).

Берега молодых озер зарастают гелофитами, иногда формируются покрытые береговой растительностью сплавины: возникают деформированные озера средней стадии (IV) диаметром до 1500 м, с изогнутой береговой линией и водой гуминового оттенка. По нашим наблюдениям, сфагновые сплавины тундровых озер Среднего Ямала значительно уступают по размеру сплавинам лесотундровых (г. Надым) и тем более лесных (г. Нижневартовск) озер зоны многолетней мерзлоты. Вероятно, мощные отложения торфа формировались на Ямале в более теплую эпоху, а в современных озерах происходит его размыв и переотложение. Трофический статус озер средней стадии – от α-мезотрофного до α-евтрофного. Зообентос представлен 42 видами, его количество варьирует в пределах 3.0–10.8 тыс. экз./м² и 4.1–19.8 г/м². Это уже определенно водоемы “моллюскового” типа, где преобладают мелкие двустворчатые моллюски-фильтраторы (filtrator). В-доминант на дне – *Euglesa (Casertiana) sp.* (≤28%), а в зарослях гелофитов – *Cincinna (Sibirovalvata) confusa* (≤19%).

Дальнейший рост озер часто приводит к объединению соседних водоемов, что придает им 8-образную форму. Формируются самые крупные озера поздней стадии развития (V), длиной несколько километров. Из-за большой площади здесь наиболее выражены ветро-волновые процессы, по урезу воды возникают песчаные пляжи и отложения старого торфа. Трофический статус ультраолиготрофный, только в одном случае был α-евтрофный. Зообентос представлен 87 видами, его количественные показатели: 0.02–4.9 тыс. экз./м² и 0.05–17.8 г/м². Это по-прежнему водоемы “моллюскового” типа. В-доминанты – *Henslowiana (Arcteuglesa) sp.* (≤100%), *Chironomus f. l. plumosus* (≤84%), *Sphaerium (Asyociclas) asiaticum* (≤65%), *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* (≤40%).

Растущее озеро соприкасается с рекой или другим ниже расположенным водоемом, сбрасывает в него воду и мелеет, разделяясь на торфяные отложения и дуговидный водоем – хасырей ран-

ней стадии развития (VI). Эти остаточные водоемы длиной до нескольких километров, с илисто-детритным дном, начинают зарастать полупогуженной растительностью. С уменьшением глубины трофический статус водоемов снова начинает расти (от α -евтрофного до гипертрофного), а разнообразие зообентоса сокращается. Зообентос представлен 49 видами, его количество — в пределах 3.3–7.5 тыс. экз./м² и 10.9–49.3 г/м². В-доминанты на дне — *Sphaerium (Sibirisphaerium) levinodis* ($\leq 39\%$) и *Pisidium amnicum* ($\leq 38\%$), а в прибрежных зарослях гелофитов — *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* ($\leq 30\%$). По-прежнему преобладают моллюски, но увеличивается доля собирателей (collector), поедающих детрит.

В результате вторичного замерзания талика и мерзлотного пучения хасырей продолжает мелесть, его берега зарастают тундровой растительностью. Остаются водоемы отчетливо серповидной формы — хасырей средней стадии (VII) с длиной менее 1500 м. Трофический статус снова высокий — от α -евтрофного до β -евтрофного. Главную роль в пищевых цепях играют “собиратели” (collector). Теперь это водоемы определенно “гаммарусового” типа. Зообентос представлен 45 видами, его количество в пределах 3.3–7.5 тыс. экз./м² и 10.1–49.3 г/м². В-доминанты — *Micruropus sp.* ($\leq 39\%$), *Gammarus lacustris* ($\leq 37\%$).

В конце цикла хасырей средней стадии распадаются на серповидный ряд отдельных небольших водоемов длиной менее 500 м — хасырей поздней стадии (VIII), которые затем полностью зарастают тундровой растительностью. Трофический статус таких водоемов возвращается к максимуму (от α -евтрофного до гипертрофного), но это уже водоемы гаммарусового, а не хирономидного типа, как это было в начале цикла. Зообентос представлен 28 видами, его количество варьирует в пределах 1.9–5.3 тыс. экз./м² и 10.3–66.5 г/м². В-доминанты — *Gammarus lacustris* ($\leq 59\%$), *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* ($\leq 29\%$).

Отдельный тип часто встречающихся водоемов представляют собой речные старицы, похожие на серповидные хасырей средней стадии. Но в отличие от хасыреев, роль бокоплавов здесь невелика, а преобладают брюхоногие моллюски и хирономиды. Трофический статус обследованной старицы был α -евтрофным. Зообентос представлен 32 видами, его количество достигало 6.6 тыс. экз./м² и 18.2 г/м². В-доминанты — *Chironomus f. l. plumosus* ($\leq 71\%$), *Cincinna (Sibirovalvata) confusa* ($\leq 37\%$).

Выводы. По результатам исследований 2015, 2018 и 2019 гг. в 25 водоемах в районе Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения обнаружен 161 вид зообентоса. Его разнообразие и количество изменялось в широких пределах: число видов в пробе — 1–33; численность — 0.02–

23.40 тыс. экз./м², биомасса — 0.05–73.09 г/м². Для типичной мохово-лишайниковой тундры Среднего Ямала выделено восемь типов термокарстовых водоемов, соответствующих разным стадиям сукцессионного цикла: временный водоем плоскособугристого болота (I); мочага (эмбрионическое озеро) (II); озеро ранней стадии развития (III); озеро средней стадии (IV); озеро поздней стадии (V); хасырей ранней стадии (VI); хасырей средней стадии (VII); хасырей поздней стадии (VIII). Водоемы начальных стадий сукцессии (I–IV) расположены на возвышенностях, озера следующих стадий (IV–V) — у края долин, большинство озер поздней стадии развития и все хасыреи (V–VIII) — в нижней части долин. Трофический статус водоемов меняется от гипертрофного в начале цикла до ультраолиготрофного на промежуточных стадиях озер и вновь гипертрофного в конце цикла. Преобладающий тип питания зообентоса при этом изменяется от альгофагии, через широкий спектр (включая фильтрацию), до альго-детритофагии. Доминирующий по биомассе комплекс при этом изменяется от хирономидного в начале цикла, через преобладание двустворчатых моллюсков и олигохет на стадиях озер, к преобладанию брюхоногих моллюсков и гаммарид в конце цикла. Понижение численности зообентоса в течение сукцессии связано с замещением мелких форм более крупными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за сотрудничество Н.М. Ковалевской и Д.Н. Балькину.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН (регистрационный номер АААА-А17-117041210244-5) при финансовой поддержке Российского Центра освоения Арктики (г. Салехард, Россия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вальгманова С.И., Вануйто Г.И., Ириков С.И. и др. 2012. Словарь гидронимов Ямало-Ненецкого автономного округа. Государственное казенное учреждение Ямало-Ненецкого автономного округа “Научный центр изучения Арктики”. Екатеринбург, 2012. С. 10.
- Ермолаева Н.И. 2016. Зоопланктон разнотипных водоемов полуострова Ямал в 2015 г. // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. № 2(91). С. 56.
- Горбачкий Г.В. 1967. Физико-географическое районирование Арктики. Ч. 1: Полоса материковых тундр. Ленинград: Ленинградский ун-т.

- Зарубина Е.Ю.* 2016а. Видовое разнообразие и структура растительного покрова разнотипных водоемов и водотоков территории Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 2(91). С. 50.
- Зарубина Е.Ю.* 2016б. Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам XV междунар. научно-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). Барнаул: Концепт. С. 78.
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Ковешников М.И.* 2018. Зообентос разнотипных водных экосистем в районе Бованенковского газоконденсатного месторождения (Ямал) // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 3(100). С. 4.
- Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Климова Н.В.* 2018. Ландшафтная характеристика котловин осушенных термокарстовых озер южной тундры Западной Сибири // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 4(101). С. 13.
- Манасыпов Р.М., Кирпотин С.Н., Покровский О.С., Широкова Л.С.* 2012. Особенности элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых экосистем Западной Сибири // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. № 3(19). С. 186.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1997–2006. Т. II–VI. Санкт-Петербург: Наука.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Zoobenthos Structure at Different Stages of Ecosystem Succession in Thermokarst Water Bodies of Middle Yamal

M. I. Koveshnikov^{1, *, **} and E. N. Krylova¹

¹*Institute for Water and Environmental Problems of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia*

**e-mail: koveshnikov@iwep.ru*

***e-mail: koveshnikovs@gmail.com*

The taxonomic composition, structure and spatial distribution of zoobenthos in 25 reservoirs of the Arctic tundra were studied. For the middle part of the Yamal Peninsula 8 types of thermokarst reservoirs (stages of a succession cycle) were identified. The reservoirs of initial stages of the cycle are located on the hills, middle – at the edge of the valleys and the latest ones – in the valleys. A total of 161 species of zoobenthos were found, the diversity and quantity of which varied greatly with the reservoir type: the number of species in the sample was 1–33; abundance – 0.02–23.40 ind. × 10³/m² and biomass – 0.05–73.09 g/m². The trophic status of water bodies varied from hypertrophic at the beginning of the cycle (stage of swamps) to ultra-oligotrophic (stage of lakes) and back to hypertrophic at the end of the cycle (stage of khasyrei development). The decrease in zoobenthos number during succession was associated with the replacement of small forms with larger ones, i.e. the biomass-dominant complex changed from the chironomid at the beginning of the cycle (through the predominance of bivalves and oligochaetes at lake stages) to the prevalence of gastropod mollusks and gammarids at the end of the cycle. The predominant nutrition type of zoobenthos varied from algophagous (through a wide spectrum, including filtration) to algo-detritophagous.

Keywords: zoobenthos, Arctic lakes, succession, thermokarst, Yamal