

УДК 574.9:595.142.3:574.524(285.2)(476.1)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОЛИГОХЕТ (ANNELIDA: CLITELLATA: OLIGOCHAETA) В ОЗЕРАХ НАРОЧАНСКОЙ СИСТЕМЫ (БЕЛАРУСЬ) С РАЗНЫМ ТРОФИЧЕСКИМ СТАТУСОМ

© 2020 г. М. А. Батурина^{а, *}, О. А. Макаревич^б, Т. В. Жукова^б, Б. В. Адамович^б

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

^бБелорусский государственный университет, Беларусь 220030 Минск, просп. Независимости, 4

*e-mail: baturina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 01.10.2019 г.

После доработки 06.12.2019 г.

Принята к публикации 11.12.2019 г.

Приведены сведения о видовом разнообразии олигохет в трех озерах Нарочанской системы (Беларусь), имеющих разный трофический статус. Дана характеристика пространственного распределения червей. Показано, что независимо от трофического статуса озера численность и биомасса олигохет уменьшаются к зоне профундали, снижается их видовое разнообразие. Наиболее разнообразный состав видов установлен в литорали олиго-мезотрофного озера. Выявлена приуроченность доминирующих видов подсем. Tubificinae к определенным типам биотопов в озерах.

Ключевые слова: Oligochaeta, пространственное распределение, приуроченность к биотопу, трофический статус озер, Нарочанские озера

DOI: 10.31857/S0367059720040034

Особенности пространственного распределения видов зависят от географических и экологических факторов среды, биологических характеристик видов и их возможностей [1]. К естественным абиотическим факторам, оказывающим влияние на разнообразие и распределение беспозвоночных в бентали, относят морфометрические характеристики водоема: размер, глубину и тип грунта [2–5], а также распределение органического вещества, составляющего доступный кормовой ресурс [6].

Олигохеты являются одной из самых обильных и разнообразных групп в донных сообществах различных типов водоемов [7–9]. Биомасса этих организмов – важное звено в трофической сети, так как они представляют собой пищу для рыб и беспозвоночных [10]. Их низкая мобильность, длительный жизненный цикл и зависимость от субстрата определяют влияние на них условий окружающей среды, в основном донных отложений [11]. В связи с этим олигохет считают наиболее информативной группой при исследовании загрязнения водоемов [12]. Изменения в структуре их сообществ дают информацию о трофической изменчивости среды в течение длительного времени [13].

Массив данных [14, 15 и др.] по гидрологии, морфологии, биологии озер Нарочанской группы (Нарочь, Мясстро и Баторино) делает их подходящими для сравнительного изучения распределе-

ния видов олигохет в контрастных трофических условиях. На этих озерах ведется многолетний гидробиологический мониторинг, в задачи которого входит также оценка динамики количественных показателей развития макрозообентоса [15]. Первый обзор фауны олигохет озер Беларуси был проведен Н.Л. Сокольской [16] в 1947–1948 гг. Для восьми озер было указано 38 видов олигохет, из них 24 вида непосредственно в оз. Нарочь. Позднее Н.П. Финогеновой в 1972 г. и С.И. Гавриловым в 1978 г. были расширены видовые списки олигохет для озер Нарочь, Мясстро и Баторино. Для ряда озер авторами отмечались особенности вертикального распределения олигохет: проникновение в глубоководные зоны большого числа видов, а по сравнению с рядом озер Среднерусской равнины – более низкие показатели биомассы червей [14].

Цель нашей работы – оценить состав, богатство и обилие олигохет как одной из доминирующих групп зообентоса в водоемах разного трофического статуса и по многолетним данным выявить закономерности пространственного распределения червей в этих водоемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение бентосных сообществ Нарочанских озер началось в 1947 г., но только с 1997 г. по настоящее время наблюдение за макрозообентосом

озер Нарочь ($54^{\circ}51'18.24''$ с.ш.; $26^{\circ}46'1.03''$ в.д.), Мястро ($54^{\circ}52'0.91''$ с.ш.; $26^{\circ}52'49.86''$ в.д.) и Баторино ($54^{\circ}50'47.94''$ с.ш.; $26^{\circ}58'3.36''$ в.д.) проводится регулярно (2–4 раза в год) по единой схеме [15, 17]. В отдельные годы программа расширяется за счет отбора дополнительных проб в различных биотопах прибрежной и глубинной частей озер. Олигохет выбирали непосредственно из проб макрозообентоса. Собранный материал фиксировали 4%-ным формальдегидом. Анализ образцов проводили в лабораторных условиях с использованием стереомикроскопа Микромед МС-4 ZOOM LED и микроскопа МИКМЕД-6 в глицериновых препаратах. Видовую принадлежность олигохет определяли в соответствии с работами [18, 19]. Часть материала осталась неопределенной до видового статуса, включая таксоны сем. Enchytraeidae и ювенильные особи Tubificinae. Эти особи были учтены при расчете средней численности и биомассы олигохет, но исключались из расчета индексов разнообразия, основанных на видовом составе группы. Также различными методами (гидробиологический скребок, смывы с плотных грунтов и растений) были проведены специальные фаунистические сборы в литоральной зоне озера Нарочь в 2018 г. При этом выявленные мейобентические виды олигохет не были включены в количественный анализ.

Все озера (рис. 1) различаются по морфологическим (глубине, площади акватории), физическим и химическим параметрам [14]. Для характеристики трофического статуса водоемов был использован индекс Карлсона (TSI) [20]. В период с 1997 г. по 2018 г. трофический статус озер не изменялся и был определен следующим образом: Нарочь – олиго-мезотрофное, Мястро – мезотрофное, Баторино – эвтрофное [20–22]. Наибольшие глубины отмечались в профундальных зонах озер (5.5–20.0 м) в отличие от литоральных, более мелководных (0.1–2.0 м) зон. Максимальные глубины (около 25.0 м) зафиксированы в оз. Нарочь. В каждом озере биотопы выделяли на основании анализа глубины и типа грунта (табл. 1).

Для количественной характеристики сообщества Oligochaeta в исследованных озерах и разных биотопах рассчитывали частоту встречаемости, общую и среднюю численность в целом для группы и для каждого вида, общую и среднюю биомассу [23]; индекс доминантности по биотопам (D , %) для оценки значимости отдельных видов олигохет в биоценозе и выделения олигохетных комплексов [24, 25]; индекс приуроченности видов F_{ij} для оценки избирательности вида при выборе им местообитаний [26, 27]. В качестве меры биологического разнообразия сообществ (альфа-разнообразия) использовали общепринятые показатели: видовую плотность, индекс разнообразия Шеннона (H_N), рассчитанный на основании численности видов, индекс Симпсона (D_S), индекс видового богатства Маргалефа (d), индекс

общности фаун Жаккара (I_j) и Чекановского-Сьеренсена (только для количественных проб) [26]. Статистическая обработка и визуализация данных проведены с использованием программной среды R (<https://www.R-project.org/>) и Statistica 6.0 для Windows (StatSoft). Для выполнения кластерного анализа применяли метод Варда, в качестве меры различия между кластерами использовали Евклидово расстояние. Дендрограммы построены на первичных показателях обилия и видового состава.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные показатели развития олигохет

В составе донных сообществ Нарочанских озер малощетинковые черви играют заметную роль. С момента начала регулярных мониторинговых наблюдений в 1997 г. [17, 28] олигохеты встречены более чем в 50% гидробиологических проб. В общей численности бентоса их доля составляла до 35.9%, в биомассе – до 15.8%. Наибольшие средние значения численности и биомассы олигохет (рис. 2) отмечали в мезотрофном оз. Мястро и олиго-мезотрофном оз. Нарочь, наименьшие показатели количественного развития малощетинковых червей характерны для эвтрофного оз. Баторино.

Статистически значимое увеличение показателей количественного развития олигохет на фоне снижения значений индекса TSI, концентрации биогенных элементов и изменения ряда гидроэкологических показателей озер (прозрачность воды, концентрация азота, фосфора и углерода, содержание взвешенного вещества, концентрация хлорофилла, БПК₅, электропроводность) было установлено [28] в ряду Баторино (эвтрофное, TSI 56.89 ± 2.71) – Мястро (мезотрофное, TSI 40.74 ± 1.24) – Нарочь (олиго-мезотрофное, TSI 32.36 ± 1.35). Выявленная нами зависимость между трофическим статусом водоема, разнообразием и биомассой олигохет подтверждается литературными данными [9], согласно которым мезотрофные водоемы указываются как наиболее благоприятные для развития червей в сравнении с эвтрофными за счет лучшего кислородного режима.

Анализ распределения количественных показателей развития червей по акватории озер показал, что наибольшие численность и биомасса олигохет отмечены в оз. Баторино на глубине до 1 м, в оз. Мястро – до 2 м и оз. Нарочь – до 4 м (рис. 3). С увеличением глубины количество и биомасса олигохет статистически значимо снижались. Отмечено [17], что в оз. Баторино до глубины 1.5 м высшая водная растительность покрывает 19.6% общей площади дна, в оз. Нарочь нижняя граница распространения макрофитов – 7 м (около 42.0% общей площади дна), а в оз. Мястро из-за более низкой прозрачности воды растительность распространена до глубины 4–5 м, покрывая более



Рис. 1. Карта-схема озер Нарочанской системы.

30.0% дна. Условия, складывающиеся в зоне развития водной растительности, наиболее благоприятны для большинства таксонов водных беспозвоночных, включая олигохет, среди которых отмечаются виды с разнообразными экологическими предпочтениями [11, 29]. Глубина водоема также оказывает значительное влияние на биомассу беспозвоночных, в том числе олигохет [30, 31]. Относительно высокие показатели биомассы червей в профундальной зоне при относительно низкой их численности часто связывают с преобладанием на заиленных грунтах глубоководных биотопов крупных особей тубифицид [9]. Однако в наших исследованиях в составе макрозообентоса на долю подсем. Tubificinae во всех зонах приходилось от 75 до 100% численности всех олигохет, поэтому снижение общей численности червей от литоральной к профундальной зоне (см. рис. 3), вероятно, объясняет в целом снижение биомассы олигохет в зоне профундали всех озер независимо от их трофического статуса.

Видовой состав олигохет

Общий состав фауны Oligochaeta озер Нарочанской системы, включая литературные [14, 16]

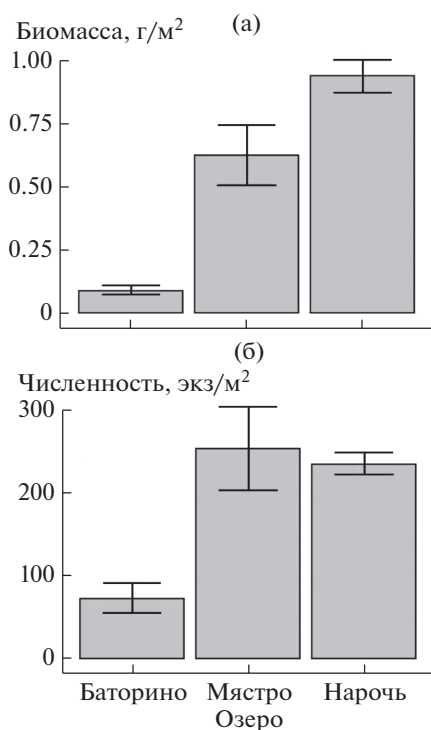
и наши данные, представлен 48 видами и формами выше видового ранга, 33 из них отмечены в современных сборах (1997–2018 гг.). Более 30% всей современной фауны приходится на долю подсем. Tubificinae. С 1997 г. только 5 видов (15.6% всей фауны червей) с разной частотой встречаемости в пробах отмечены во всех трех озерах: *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862, *L. udekemianus* Claparède, 1862, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson, 1901), *Psammoryctides barbatus* (Grube, 1861), *Lumbriculus variegatus* (Müller, 1774). Ранее [14, 16] доля общих видов, включая мейобентосные, между озерами составляла 47%.

В период 1997–2018 гг. в олиго-мезотрофном оз. Нарочь по результатам количественных и качественных сборов установлено 27 видов и форм олигохет. Только здесь нами встречены *Lophochaeta ignota* (Štolc, 1886), *Spirosperma ferox* Eisen, 1879, *Rhynchelmis limosella* Hoffmeister, 1843, *Uncinaiis uncinata* (Ørsted, 1842). В ранних исследованиях [14, 16] для озера указывали 39 видов (сходство фаун между периодами составило около 70%).

В мезотрофном оз. Мястро в современных гидробиологических сборах бентоса отмечено 11 видов. Только здесь единично встречены *Potamothrix*

Таблица 1. Характеристика биотопов в озерах Нарочанской группы

Характеристики	Литораль	Сублитораль		Профундаль
Оз. Нарочь	l_N	sbl_N_1	sbl_N_2	pr_N
Глубина, м	0.1–2.0	2.1–8.0	2.1–8.0	8.1–25.0 и более
Грунт	Песок (светлый) заилен (слабо)	Ил (светлый)	Песок (светлый) заилен (слабо), глина (редко)	Ил (темно-оливковый)
С дна, %	13.6	31.6		54.81
Макрофиты	Харовые водоросли (редко)	Харовые водоросли (плотно), элодея, роголистник (редко)	Харовые водоросли (редко)	Нет
Оз. Мястро	l_M	sbl_M		pr_M
Глубина, м	0.1–2.0	2.1–4.0		4.1–11.0 и более
Грунт	Песок (светлый) заилен (средне)	Ил (темный), ракушечник		Ил (темно-оливковый)
С дна, %	15.02	15.79		69.18
Макрофиты	Рдесты, элодея, нитчатка, лютик, харовые водоросли (редко)	Элодея, роголистник (редко)		Нет
Оз. Баторино	l_B	sbl_B		pr_B
Глубина, м	0.1–1.0	1.1–2.0		2.1–5.0 и более
Грунт	Песок (серый) заилен (сильно), детрит	Ил (темный), детрит, торф		Ил (темно-оливковый), торф
С дна, %	14.44	16.41		69.15
Макрофиты	Харовые водоросли (редко)	Рдесты (редко)		Нет

**Рис. 2.** Количественные показатели развития олигохет в трех озерах Нарочанской системы.

bedoti (Piguet, 1913), *Dero digitata* (Müller, 1774), *Tubifex newaensis* (Michaelsen, 1903). Ранее [14] для озера указывали 32 вида за счет высокого разнообразия мейобентосных форм олигохет, не учитывающихся при количественных методах мониторинговых наблюдений в современных исследованиях.

В эвтрофном оз. Баторино в состав современной фауны входит 10 видов, из них *L. claparedeanus* Ratzel, 1868, *L. profundicola* (Verrill, 1871), *Isochaetides michaelseni* (Lastočkin, 1936) обнаружены нами только здесь. Ранее [14] для озера указывали 25 видов, более 60% из которых приходилось на долю мейобентосных видов.

Сходство современного видового состава олигохет, встреченных в пробах макрозообентоса, составило 60% между всеми тремя озерами.

Пространственное распределение видов олигохет

В олиго-мезотрофном оз. Нарочь ранее [14, 16] было описано неравномерное распределение видов по акватории озера: преобладание наидид в литоральной зоне и смена их тубифицидами с глубиной. Как преобладающие виды указывались *L. udekemianus*, *Psammoryctides albicola* (Mi-

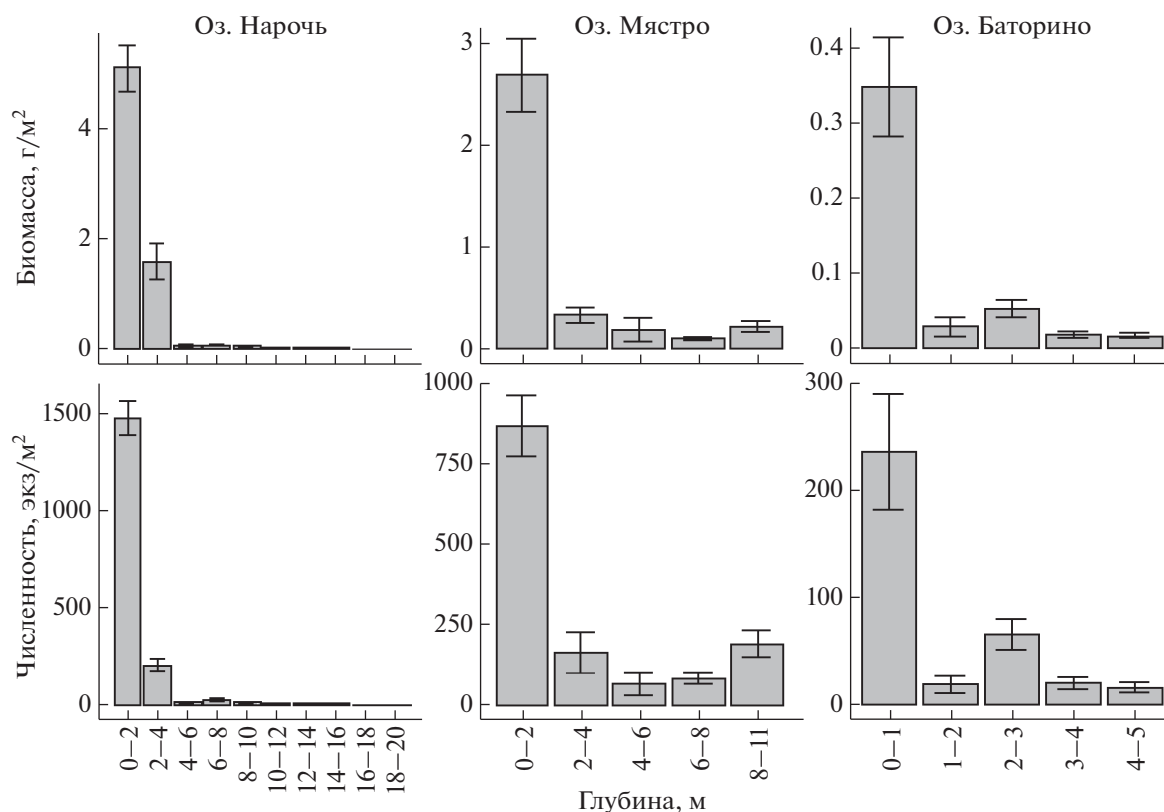


Рис. 3. Распределение количественных показателей развития олигохет по акватории озер.

chaelsen, 1901), *L. variegatus*. В период современных исследований доминирующий комплекс видов (табл. 2) составляли *P. albicola* (35% общей численности олигохет), *L. variegatus* (19%) и *P. barbatus* (17%). В целом по озеру состав доминирующих видов был сходен в зонах литорали (l_N) и сублиторали (sbl_N_1, sbl_N_2) и резко отличался от илистых грунтов профундальной зоны (pr_N). Из всех исследованных озер Нарочь характеризовалось наибольшим значением индекса видового разнообразия олигохет ($H_N = 0.98 \pm 0.1$), который уменьшался от литоральной к профундальной зоне одновременно со снижением числа видов (см. табл. 2) и видовой плотности (от 4.5 ± 0.4 в литорали до 1.3 ± 0.3 в профундали).

Оценка степени приуроченности доминирующих видов олигохет к биотопам (табл. 3), основанная на доле вида в структуре сообществ, показала высокую положительную приуроченность к биотопам литоральной зоны *P. barbatus*. Также только здесь был встречен *S. ferox*. Виды *L. udekemianus* и *P. albicola* показали связь с сублиторальной зоной озера, однако предпочитали разные типы грунта: если *L. udekemianus* отдавал предпочтение песчаным грунтам (sbl_N_2), то *P. albicola* выбирал тонкодетритные илы (sbl_N_1). Для *P. hammoniensis* наибольшее значение индекса приуроченности отмечено в профундали озера.

К видам, преобладающим в современный период в мезотрофном оз. Мястро (см. табл. 2), относятся *L. hoffmeisteri* (22% от общей численности олигохет), *P. barbatus* (19%) и *P. hammoniensis* (15%). Озеро стоит на втором месте по видовому разнообразию группы ($H_N = 0.77 \pm 0.12$), однако, несмотря на снижение индекса Шеннона к зоне профундали, число видов с глубиной изменялось здесь незначительно в отличие от видовой плотности, которая снижалась от 3.1 ± 0.3 в литорали озера до 1.5 ± 0.2 в профундали. В оз. Мястро к зарослевой зоне песчано-илистой литорали (l_M) высокую приуроченность (см. табл. 3) проявляли *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus*. На илистых грунтах сублиторальной зоны (sbl_M) предпочитали селиться *L. variegatus* и *Tubifex tubifex* (Müller, 1774). В профундали озера (pr_M) отмечен единственный доминант, вид с высоким индексом предпочтения – *P. hammoniensis*.

В эвтрофном оз. Баторино по численности в наших сборах преобладали (см. табл. 2) *L. hoffmeisteri* (34% от общей численности олигохет), *P. hammoniensis* (17%) и молодёжь подсем. Tubificinae (24%), предположительно *P. hammoniensis*. Для него отмечено наименьшее из трех озер значение индекса видового разнообразия ($H_N = 0.55 \pm 0.13$). Показатель видовой плотности также снижался от зоны литорали (2.1 ± 0.3) к профундали (1.2 ± 0.2). К литорали, слабо заросшей харовыми водоросля-

Таблица 2. Число видов (n) в количественных пробах, доминирующие виды (D) и показатели разнообразия: индекс Шеннона (H_N), индекс видового богатства Маргалефа (d), индекс доминирования Симпсона (D_S) для сообщества олигохет в озерах Нарочанской группы

Оз. Нарочь	l_N	sbl_N_1	sbl_N_2	pr_N
n	14	3	7	2
D	<i>L. variegatus</i> <i>P. albicola</i> <i>L. hoffmeisteri</i> <i>P. barbatus</i> <i>S. ferox</i>	<i>P. albicola</i> <i>L. variegatus</i> <i>L. hoffmeisteri</i>	<i>L. variegatus</i> <i>L. udekemianus</i> <i>L. hoffmeisteri</i> <i>P. albicola</i>	<i>L. hoffmeisteri</i> <i>P. hammoniensis</i>
H_N , бит/экз.	1.29 ± 0.1	0.35 ± 0.1	0.51 ± 0.2	0.25 ± 0.25
d	0.9 ± 0.1	0.31 ± 0.1	0.39 ± 0.04	0.36 ± 0.36
D_S	0.5 ± 0.03	0.83 ± 0.06	1.0 ± 0.1	0.88 ± 0.1
Оз. Мястро	l_M	sbl_M		pr_M
n	8	6		6
D	<i>L. hoffmeisteri</i> <i>P. barbatus</i> <i>P. hammoniensis</i> <i>L. udekemianus</i>	<i>L. hoffmeisteri</i> <i>T. tubifex</i>		<i>P. hammoniensis</i>
H_N , бит/экз.	1.09 ± 0.2	—		0.50 ± 0.2
d	0.69 ± 0.1	—		0.41 ± 0.2
D_S	0.69 ± 0.1	1		0.78 ± 0.07
Оз. Баторино	l_B	sbl_B		pr_B
n	10	1		2
D	<i>L. hoffmeisteri</i>	<i>P. hammoniensis</i>		<i>P. hammoniensis</i>
H_N , бит/экз.	0.72 ± 0.2	—		0.16 ± 0.1
d	0.59 ± 0.15	—		0.07 ± 0.07
D_S	0.64 ± 0.08	1		0.92 ± 0.08

Примечание: *Жирным курсивом* выделены виды-доминанты ($100 > D > 10$); *светлый курсив* – виды-субдоминанты ($10 > D > 1$).

ми (l_B), наибольшую приуроченность (см. табл. 3) демонстрировали виды *P. albicola*, *L. variegatus* и *L. udekemianus*. Темные илы в зоне сублиторали (sbl_B) предпочитал *L. hoffmeisteri*. Вид *P. hammoniensis* и в этом озере проявлял высокую приуроченность к глубоководным биотопам в зоне заиленной профундали (pr_B).

На дендрограммах сходства фауны олигохет (рис. 4а) все биотопы разделились на два кластера: литоральную и сублиторальную зоны (кластер 1) и профундаль (кластер 2), подтверждая наши предположения о том, что зона профундали всех водоемов отличается от более мелководных участков озер фаунистической индивидуальностью. При этом внутри кластера 1 близкими оказались видовые составы литорали более мелководных озер Мястро и Баторино, вторую пару образовывали виды в биотопах зарослевой зоны более глубокого оз. Нарочь. На дендрограмме сходства, построенной на численности видов (рис. 4б), исследованные биотопы также поделились на два кластера. Сообщества олигохет заросшей литорали озер Мястро и Нарочь (кластер 4) объединились, вероятно, за счет относительно большого числа доминирующих видов в обоих сравниваемых биотопах

(см. табл. 2). Модель доминирования в прибрежных зонах имела некоторое сходство: *L. variegatus*, *P. albicola*, *L. hoffmeisteri*, *P. barbatus* относятся здесь к наиболее многочисленным видам. В кластере 3 объединились сообщества биотопов с небольшим числом видов и относительно низкой их численностью: малозаросшая литораль оз. Баторино и сублитораль оз. Мястро, заиленная профундаль озер Баторино и Мястро. Количественный состав видов сублиторали оз. Баторино был близок к профундальной зоне оз. Нарочь.

Таким образом, литоральные зоны всех озер характеризуются относительно высоким альфа-разнообразием, выраженным видовой плотностью, наибольшими значениями индекса разнообразия и наименьшим уровнем доминирования (минимальный $D_S = 0.5$). Профундальные зоны, отличающиеся во всех озерах большой однородностью условий, независимо от трофического статуса населяет монодоминантное сообщество олигохет (наибольшее значение D_S), состоящее из *P. hammoniensis*. Для этого биотопа выявлены наименьшие значения индекса разнообразия. Очевидно, что специфическое разделение зон прояв-

Таблица 3. Степень приуроченности (F_{ij}) доминирующих видов Oligochaeta к различным биотопам

Вид	Оз. Нарочь				Оз. Мястро			Оз. Баторино		
	l_N	sbl_N_1	sbl_N_2	pr_N	l_M	sbl_M	pr_M	l_B	sbl_B	pr_B
<i>L. hoffmeisteri</i>	0.2	-0.2	0.1	0.4	0.6	0.03	-1.0	-0.2	0.7	-1.0
<i>L. udekemianus</i>	0.5	-1.0	0.8	-1.0	1.0	-1.0	-1.0	1.0	-1.0	-1.0
<i>L. variegatus</i>	0.01	0.0	0.3	-1.0	-0.6	0.9	-1.0	1.0	-1.0	-1.0
<i>P. hammoniensis</i>	-1.0	-1.0	0.3	0.9	-0.5	-0.7	0.7	-0.8	-1.0	0.9
<i>P. albicola</i>	0.1	0.5	-0.5	-1.0	-	-	-	1.0	-1.0	-1.0
<i>P. barbatus</i>	1.0	-1.0	-1.0	-1.0	1.0	-1.0	-1.0	1.0	-1.0	-1.0
<i>S. ferox</i>	1.0	-1.0	-1.0	-1.0	-	-	-	-	-	-
<i>T. tubifex</i>	-0.3	-1.0	-1.0	0.9	-0.3	0.7	-0.7	-	-	-

Примечание: Жирным шрифтом выделен высокий индекс приуроченности F_{ij} , величина которого может изменяться от -1 (когда вид отсутствует в данном местообитании) до +1 (вид встречается только в данном местообитании); $F_{ij} = 0$ – безразличие вида к данному биотопу (вид не предпочитает, но и не избегает его); $F_{ij} < 0$ – вид избегает данный биотоп; $F_{ij} > 0$ – вид отдает предпочтение биотопу [26, 27].

ляется не только в большей численности и разнообразии олигохет в прибрежных биотопах, но и в отличиях моделей доминирования. Избиратель-

ность видами биотопов (табл. 4) подтверждается также и значениями индекса верности биотопу (w) [32], оценивающего биотопическую специфику на

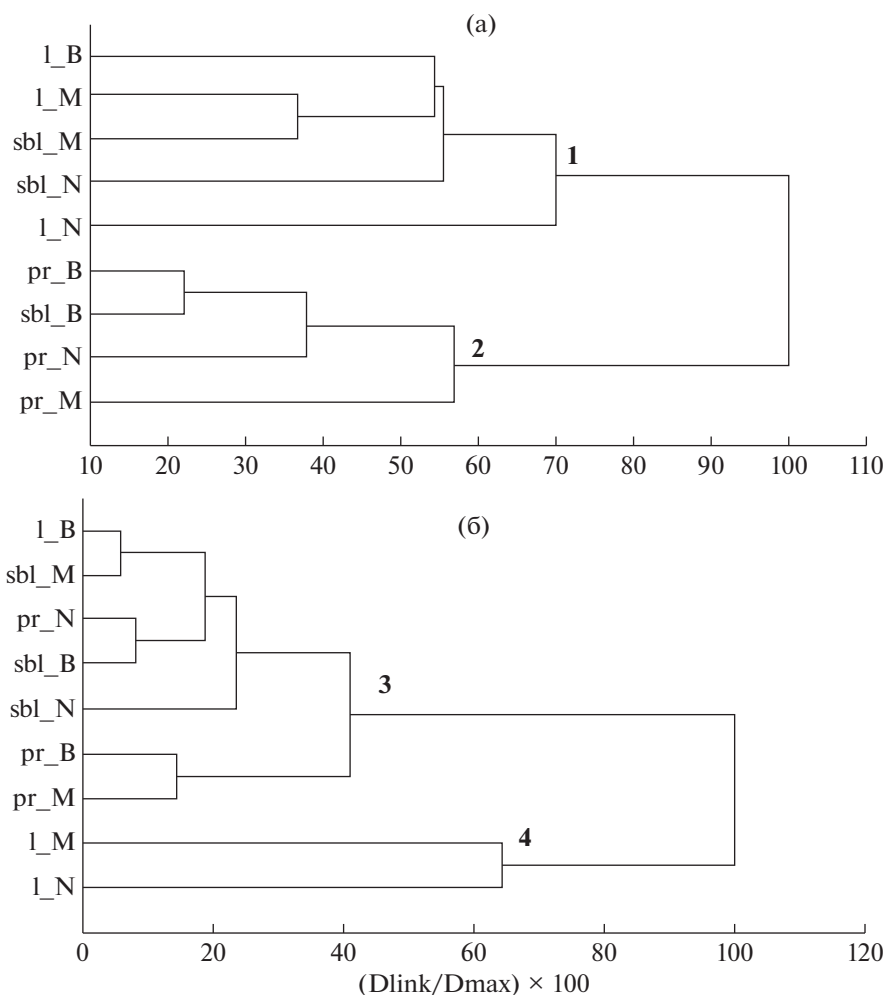


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава олигохет по качественному составу (а) и численности видов (б) в разных зонах озер Нарочанской группы (характеристика и расшифровка зон даны в табл. 1).

Таблица 4. Экологические характеристики доминирующих видов олигохет в озерах Нарочанской системы

Вид	Коэффициент верности биотопу (w) в озерах			Предпочитаемый биотоп			
	Нарочь	Мястро	Баторино	биотоп	глубина, м	грунт	растения
<i>L. hoffmeisteri</i>	–0.41	–0.24	–0.67	l_M, sbl_B	0.0–2.0	п, ни, д, т	Рдесты
<i>L. udekemianus</i>	0.07	–0.40	–1.94	sbl_N_2	2.1–8.0	п, ни	Харовые водоросли
<i>L. variegatus</i>	1.41	–0.88	–0.80	l_N	0.1–2.0	п, ни	Харовые водоросли
<i>P. hammoniensis</i>	0.01	0.53	–0.26	pr_N, pr_M	4.0–20.0	ил	Нет
<i>P. albicola</i>	2.29	–1.54	–1.03	l_N	0.1–2.0	п, ни	Харовые водоросли
<i>P. barbatus</i>	0.41	–1.04	–2.23	l_N	0.1–2.0	п, ни	Харовые водоросли
<i>S. ferox</i>	0.18	–0.12	–0.08	l_N	0.1–2.0	п, ни	Харовые водоросли
<i>T. tubifex</i>	–0.05	0.18	–0.08	sbl_M	2.1–4.0	ил	Элодея (редко)

Примечание. Жирным шрифтом выделены высокие положительные значения коэффициента w: биотопическую привязанность отражают высокие положительные значения коэффициента, а избегание биотопов — отрицательные [32]; п — песок, ни — наилкок, д — детрит, т — торф.

фоне общего уровня численности вида и межгодовой ее изменчивости. Биологический смысл определения верности биотопу — в постоянстве присутствия вида в конкретном местообитании, которое можно установить по многолетним данным о его встречаемости. На основании имеющихся многолетних данных для доминирующих видов олигохет были выявлены предпочитаемые условия (см. табл. 4): на песчаных биотопах литоральной зоны формируется комплекс *L. variegatus*–*P. albicola*–*P. barbatus*–*S. ferox*, при этом для них отмечен наибольший положительный индекс верности биотопу в олиго-мезотрофном озере; песчано-илистые грунты на глубинах не более 2 м, с зарослями рдестов выбирал для расселения *L. hoffmeisteri*; вид *T. tubifex* выказывал высокую избирательность к темным илам на глубинах от 2 до 4 м; на глубинах от 4 до 20 м на илах из всех отмеченных видов предпочитает селиться *P. hammoniensis*, при этом из трех озер вид проявлял большую избирательность к озеру с мезотрофным статусом.

В литературе [33, 34] оптимумы большинства доминирующих в исследованных озерах видов связывают с эвтрофными условиями. Такая несогласованность данных может определяться отсутствием многолетних рядов данных в некоторых исследованиях. Также не до конца ясно, насколько термины олиготрофное, мезотрофное и эвтрофное озера, употребляемые часто авторами, соответствуют трофическому статусу озер, установленному на основании индекса Карлсона (TSI). Такой вопрос обсуждается в работах, посвященных определению экологического оптимума видов [34].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показали, что трофический статус озер влияет на количественные показатели развития олигохет, которые снижаются

в ряду олиго-мезотрофное–мезотрофное–эвтрофное и состав фауны олигохет в озерах, который наименее разнообразен в эвтрофном водоеме. Однако независимо от трофического статуса озера отмечалась сходная модель распределения количественных показателей развития олигохет: численность и биомасса червей уменьшались во всех озерах от зоны литорали к зоне профундали; в литорали разных по трофности озер состав видов был наиболее разнообразен и отличался наибольшей видовой плотностью. Проведенный анализ выявил биотопическую приуроченность и высокую избирательность ряда видов олигохет, доминирующих в озерах Нарочанской группы, к определенным биотопами в озерах различного трофического статуса.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-54-00009 Бел_а и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант № Б18Р-056) и частично поддержано в рамках бюджетной темы № АААА-А17-117112850235-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
2. *Olenin S.* Benthic zonation of the Eastern Gotland Basin, Baltic Sea // *Aquatic Ecology*. 1997. V. 30(4). P. 265–282. <https://doi.org/10.1007/BF02085871>
3. *Laine A.O.* Distribution of soft-bottom macrofauna in the deep open Baltic Sea in relation to environmental variability // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2003. V. 57. P. 87–97. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00333-5](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00333-5)
4. *Coleman N., Cuff W., Moverley J.* et al. Depth, sediment type, biogeography and high species richness in shallow-water benthos // *Marine and Freshwater Research*. 2007. V. 58. P. 293–305. <https://doi.org/10.1.1.959.5603>

5. *Алимов А.Ф.* Морфометрия водоемов и биологическое разнообразие / Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. Алимов А.Ф., Голубков С.М. (ред.). СПб.: Наука, 2012. С. 16–22.
6. *Beaty S.R., Fortino K., Hershey A.E.* Distribution and growth of benthic macroinvertebrates among different patch types of the littoral zones of two arctic lakes // *Freshwater Biology*. 2006. V. 51. P. 2347–2361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01664.x>
7. *Тимм Т.* Малоштитинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: Валгус, 1987. 299 с.
8. *Попченко В.И.* Водные малоштитинковые черви (Oligochaeta limnicola) Севера Европы. Л.: Наука, 1988. 287 с.
9. *Moretto Y., Benedito E., Higiuti J.* Effect of trophic status and sediment particle size on diversity and abundance of aquatic Oligochaeta (Annelida) in neotropical reservoirs // *Ann. Limnol.-Int. J. Lim.* 2013. V. 49(1). P. 65–78. <https://doi.org/10.1051/limn/2013040>
10. *Lafont M.* Production of Tubificidae in the littoral zone of Lake Léman near Thonon-les-Bains: A methodological approach // *Aquatic Oligochaeta*. Brinkhurst R.O., Diaz R.J. (eds.) / *Developments in Hydrobiology*. 1987. V. 40. P. 179–187. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3091-9_22
11. *Collado R., Schmelz R.M.* Oligochaete distribution patterns in two German hardwater lakes of different trophic state // *Limnologica*, 2001. V. 1. P. 317–328. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(01\)80036-0](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(01)80036-0)
12. *Verdonschot P.F.M.* The role of oligochaetes in the management of waters // *Aquatic Oligochaete Biology*. Kaster J.L. (eds.) / *Developments in Hydrobiology*. 1989. V. 180(1). P. 213–227. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2393-5_23
13. *Lang C., Reymond O.* Empirical relationships between oligochaetes, phosphorus and organic deposition during the recovery of Lake Geneva from eutrophication // *Archiv für Hydrobiologie (Arch. Hydrobiol.)*. 1996. V. 136. P. 237–245. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/141/1998/447>
14. Экологическая система Нарочанских озер / Ред. Винберг Г.Г. Минск: Изд-во “Университетское”, 1985. 302 с.
15. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2017 год) / Т.В. Жукова [и др.] / Под общ. ред. Михеевой Т.М. Минск БГУ, 2018. 119 с.
16. *Сокольская Н.Л.* Малоштитинковые черви озер Белорусской ССР // *Ученые зап. Белорусской ГУ. Сер. Биол.* 1953. Вып. 17. С. 88–95.
17. *Makarevich O.A.* Basic results of long-term makrozoobenthos studies in lakes Naroch, Myastro, and Batorino (Belarus) // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* 2019. V. 12(2). P. 180–195. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0038>
18. *Чекановская О.В.* Водные малоштитинковые черви фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1962. 412 с.
19. *Timm T.* A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. 2009. V. 66. P. 1–235.
20. *Adamovich B.V., Zhukova T.V., Mikheeva T.M.* et al. Long-term variations of the trophic state index in the Narochansk lakes and its relation with the major hydroecological parameters // *Water Resources*. 2016. V. 43. №. 5. P. 809–817. <https://doi.org/10.1134/S009780781605002X>
21. *Zhukova T.V., Radchikova N.P., Mikheyeva T.M.* et al. Long-term dynamics of suspended matter in Naroch lakes: trend or intervention // *Inland Water Biology*. 2017. № 3. P. 250–257. <https://doi.org/10.7868/S0320965217030020>
22. *Adamovich B.V., Medvinsky A.B., Nikitina L.V.* et al. Relations between variations in the lake bacterioplankton abundance and the lake trophic state: Evidence from the 20-year monitoring // *Ecological Indicators*. 2019. V. 97. P. 120–129. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.049>
23. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
24. *Kownacka M.* Fauna donna potoku. Sucha Woda (Tatry Wysokie) w cykluroznum // *Acta Hydrobiologia*. 1971. V. 13. № 4. P. 415–438.
25. *Тодераш И.К.* Функциональное значение хирономид в системе водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1984. 172 с.
26. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
27. *Наглов В., Загороднюк И.* Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ // *Proceedings of Theriological School*. 2006. Вып. 7. С. 291–300.
28. *Baturina M.A., Makarevich O.A., Kaygorodova I.A.* et al. The role of annelid worms (ANNELIDA) in the Naroch Lakes system (Belarus) // *International J. of Applied and Fundamental Research*. 2018. № 12. P. 56–59. <https://doi.org/10.17513/mjpf.12521>
29. *Krodkiewska M., Michalik-Kucharz A.* The bottom Oligochaeta communities in sand pits of different trophic status in Upper Silesia (Southern Poland) // *Aquatic Ecology*. 2009. V. 43. P. 437–444. <https://doi.org/10.1007/s10452-008-9199-2>
30. *Martines-Anselmi E., Prat N.* Oligochaeta from profundal zones of Spanish reservoirs // *Hydrobiologia*. 1984. V. 115(1). P. 223–230. <https://doi.org/10.1007/BF00027921>
31. *Särkkä, J.* Lacustrine, profundal meiobenthic oligochaetes as indicators of trophy and organic loading // *Hydrobiologia*. 1994. V. 278. P. 231–241. <https://doi.org/10.1007/BF00142331>
32. *Ananina T.L.* Biotopic preferences of carabid beetles from Barguzinsky range (Baikal Region, Russia) by the example of *Carabus odoratus barguzinicus* Shil // *Euroasian Entomological J.* 2015. V. 14(6). P. 511–517.
33. *Timm T.* *Tubifex tubifex* (Muller, 1774) (Oligochaeta, Tubificidae) in profundal of Estonian lakes // *Revue ges. Hydrobiol.* 1996. V. 81(4). P. 589–596. <https://doi.org/10.1002/iroh.19960810412>
34. *O'Toole C., Donohue L., Moe S.J., Irvine K.* Nutrient optima and tolerances of benthic invertebrates, the effects of taxonomic resolution and testing of selected metrics in lakes using an extensive European data base // *Aquatic Ecology*. 2008. V. 42. P. 277–291. <https://doi.org/10.1007/s10452-008-9185-8>