

УДК 574.5:591.524.11(285.2)(1-924.81)

## Structure and Distribution of Zoobenthos of the Kharbey Lake System

**Maria A. Baturina\***,  
**Olga A. Loskutova and Vladimir M. Shchanov**  
*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, UB RAS*  
*28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar, 167982, Russia*

Received 22.07.2014, received in revised form 15.08.2014, accepted 03.09.2014

*Zoobenthos communities of Bolshoy Kharbey lake system were studied in 2009-2012. Species composition and trophic structure, fauna of dominant groups (Oligochaeta, Crustacea, Chironomidae), quantitative development and distribution of bottom invertebrates community depending on a depth and sediment characteristics were described. Dominant species were determined and the trophic structure of zoobenthos was analyzed. Gatherer-swallowers prevailed among the trophic groups, which is typical for lakes with intermediate level of trophic. Maps of the spatial distribution of the abundance and biomass of zoobenthos were created. The spatial distribution of invertebrates on an aquatorium of the lake system was patchy. It was determined by diversity of natural conditions and by domination of different groups and species. Crustaceans, worms, larvae of Chironomidae, and in some cases mollusks and amphipods presented the main part in the quantitative structure of zoobenthos.*

*Keywords: zoobenthos, structure, distribution, biodiversity, tundra lakes.*

## Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы

**М.А. Батурина,**  
**О.А. Лоскутова, В.М. Щанов**  
*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*  
*Россия, 167982, ГСП-2, Сыктывкар, Коммунистическая, 28*

*По результатам исследования зообентоса оз. Большой Харбей и придаточных водоемов в 2009-2012 гг. установлена фауна доминирующих групп (Oligochaeta, Crustacea, Chironomidae),*

приведены численность, биомасса и закономерности распределения сообществ донных беспозвоночных на различных глубинах и типах грунта. Выявлен доминирующий комплекс видов. Проанализирована трофическая структура зообентоса, в которой по численности преобладают собиратели-глотатели. Эта особенность характерна для водоемов со средним уровнем трофии. На основе средних показателей численности и биомассы зообентоса построены карты, которые демонстрируют неравномерное пространственное распределение беспозвоночных по акватории как основного озера, так и придаточных водоемов. Установлено, что ведущую роль в количественной структуре зообентоса играют низшие ракообразные (*Copepoda*, *Cladocera*), черви (*Nematoda*, *Oligochaeta*) и личинки *Chironomidae*, реже *Mollusca* и *Amphipoda*. По-видимому, неоднородность распространения определяется разнообразием естественных условий обитания и доминированием различных групп и видов беспозвоночных.

*Ключевые слова:* зообентос, структура, распределение, разнообразие, тундровые озера.

---

## Введение

Несмотря на имеющуюся в литературе обширную информацию о структуре и функционировании лентических систем, эти вопросы до сих пор вызывают у гидробиологов большой интерес. Чаще исследователи обращают внимание на водоемы, подвергающиеся антропогенному прессу (Экосистема..., 1968; Моисеенко, Яковлев, 1990; Ильяшук, 2002 и др.), для оценки качества воды. Активно обсуждается влияние внешних условий, меняющихся в пространстве и времени, на организмы природных вод (Austin, 1987; Динамика..., 2012). Структурно-функциональная организация и характер ответа экосистем разного типа на внешнее воздействие заметно различаются. Озера очень чувствительны к изменениям факторов внешней среды (Голубков, 2004). Арктические озера являются привлекательными объектами для исследований вследствие их региональной значимости.

Бентосные беспозвоночные – важный компонент вторичной продукции в экосистеме озер, они включены в передачу энергии к верхним трофическим уровням (Одум, 1975; Голубков, 1997; Sierszen et al., 2003; Stoffels et al., 2005) и даже нередко занимают высший трофический уровень в пищевых цепях в во-

доемах, где нет рыбы. В некоторых мелких озерах умеренной зоны продукция бентосных беспозвоночных оценивается в 2-5 раз выше, чем продукция зоопланктона (Wetzel, 2001; Sierszen et al., 2003). Кроме того, донные беспозвоночные, являясь основой кормового ресурса, считаются одним из факторов, влияющим на продукцию и распределение рыб в водоемах (Rasmussen, 1988; Diehl, Kornijow, 1998; Kalf, 2001).

Живые организмы в экосистеме находятся также под влиянием большого числа абиотических, биотических и антропогенных факторов. В этой связи возникает проблема эколого-факторного анализа, направленного на выделение из большого числа экологических факторов наиболее существенных и оценку их влияния на водные организмы, в том числе на структурную организацию сообществ (Яковлев, 2005). К естественным абиотическим факторам, оказывающим влияние на разнообразие и распределение беспозвоночных в бентали, относят в том числе и морфометрические характеристики водоема, например, его размер, глубину и тип грунта (Olenin et al., 1997; Laine, 2003; Coleman et al., 2007; Алимов, 2008, 2012). Для организмов бентали эти параметры имеют первостепен-

ное значение. Распределение и рост донных организмов в немалой степени зависят от наличия органического вещества, составляющего для них доступный кормовой ресурс (Beatu et al., 2006). Органическое вещество озер, накапливающееся на дне водоемов, складывается из продукции макрофитов, фитопланктона, зоопланктона, перифитона, микрофлоры и поступающей в озеро органики (Адаменко, 1985). Значительное влияние на развитие донных беспозвоночных оказывают также погруженные макрофиты, которые увеличивают разнообразие условий среды обитания и количество ниш, пригодных также для роста водорослей перифитона (Diehl, Kornijów, 1998; Tolonen et al., 2001).

Накопленные на текущий момент данные (Лоскутова, 2002; Fefilova et al., 2008; Батурина и др., 2012 и др.) о зообентосе водоемов Большеземельской тундры дают возможность оценить уровень колебаний количественных показателей развития донной фауны в разных водоемах, выявить характерные и преобладающие по численности и биомассе таксономические группы гидробионтов.

Цель настоящей работы – получить данные о видовой, трофической структуре сообществ зообентоса тундрового водоема; дать оценку уровня разнообразия и определить доминирующие виды на разных биотопах и зонах бентали; выявить закономерности количественного развития и распределения беспозвоночных в ненарушенных водоемах восточно-европейской тундры.

### Материалы и методы

В 2009, 2010 и 2012 гг. были исследованы оз. Большой Харбей, оз. Головка и небольшие по площади безымянные озера, соединенные протоками с оз. Большой Харбей, условно обозначенные как К1, Л, Д1, Д2 и К2. Всего была проанализирована 101

проба зообентоса (30 – в 2009-м, 29 – в 2010-м и 42 – в 2012 гг.). Характеристики озер Харбейской системы, пункты отбора гидробиологических проб, материалы и методы исследования подробно изложены в работе Е.Б. Фефиловой и др. (2014).

В 2009 г. получены наиболее полные сведения о фауне донных беспозвоночных, которые используются нами ниже при анализе видовой и трофической структуры бентоса. Определен видовой состав следующих групп беспозвоночных: Crustacea (Е.Б. Фефилова, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН), Chironomidae (Т.А. Кондратьева, ФГБУ «Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Татарстан»), Coleoptera (Е.К. Роговцова, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН), Oligochaeta, Amphipoda, Plecoptera (авторы).

Для оценки видового разнообразия сообществ в отдельных биотопах использовали индекс Шеннона-Уивера (H), рассчитанный с учетом численности видов; для оценки значимости отдельных видов беспозвоночных в донных сообществах и выделения доминирующих комплексов в них – индекс доминирования (D), индекс Симпсона (C) и индекс выравненности сообществ Пиелу (H'). Используя коэффициент Сьеренсена ( $K_s$ ), проанализировали сходство фаун (Шитиков и др., 2005).

Аналогично исследованиям 1968-1969 гг. (Продуктивность..., 1976) в озере были выделены следующие зоны: литораль (0-1-3 м), сублитораль (3-6-9 м), профундаль (более 9 м). В наших исследованиях максимальная глубина зарегистрирована в 2010 г. и составляла 13,8 м. Для анализа распределения беспозвоночных в бентали озер все обследованные грунты разделили на следующие группы: твердые – валунный, гравийно-галечный; мягкие – песок, глина, глинистый ил, ил.

Для характеристики структурных показателей развития зообентоса в исследованных водоемах рассчитывали численность (среднюю и абсолютную), биомассу (среднюю и абсолютную), частоту встречаемости таксономической группы или вида (в 2009 г.) для озера, отдельных зон, различных типов грунта.

Отношение видов донных макробеспозвоночных к определенной трофической группе определялись по А.В. Монакову (1998), В.В. Яковлеву (2005), низших ракообразных – по Е.Б. Фефиловой (Fefilova et al., 2008).

Анализ пространственного распределения количественных показателей бентоса озер проводили на основе трехлетних регулярных наблюдений по трансектам точек, выполненных в одно и то же время года. Координаты точек отбора проб зообентоса фиксировались по GPS. По ряду причин не удалось заложить трансекты по северной и южной окраинам озера. По каждому году наблюдений (2009, 2010 и 2012 гг.) были построены тематические карты, которые отражают количественное распределение организмов зообентоса на площади между четырьмя трансектами. Для работы с пространственными данными был использован программный пакет Arcview 3.2.

В качестве векторной основы акватории системы Харбейских озер использованы контуры водоемов, оцифрованные по снимку ETM+ спутника Landsat7. Пространственный анализ распределения бентосных организмов выполнен интерполяцией с применением программного пакета ERDAS Imagine методом нелинейного резинового листа.

В качестве дополнительной информации при анализе распределения бентосных организмов была построена батиметрическая карта глубин (рис. 1) по данным точек отбора проб.

## Результаты

### *Биологическое разнообразие и структура бентосного сообщества оз. Большой Харбей*

По результатам фаунистического исследования в 2009 г. в оз. Большой Харбей было установлено высокое видовое и таксономическое разнообразие донных беспозвоночных. Всего обнаружено 20 таксономических групп. Только в составе доминирующих по численности Oligochaeta, Cladocera, Harpacticoida, Cyclopoida, Chironomidae, а также Amphipoda и Coleoptera было зарегистрировано 126 видов и форм, не определенных до видового статуса. В комплексе гидробионтов, населяющих исследованное нами озеро, наибольшим числом

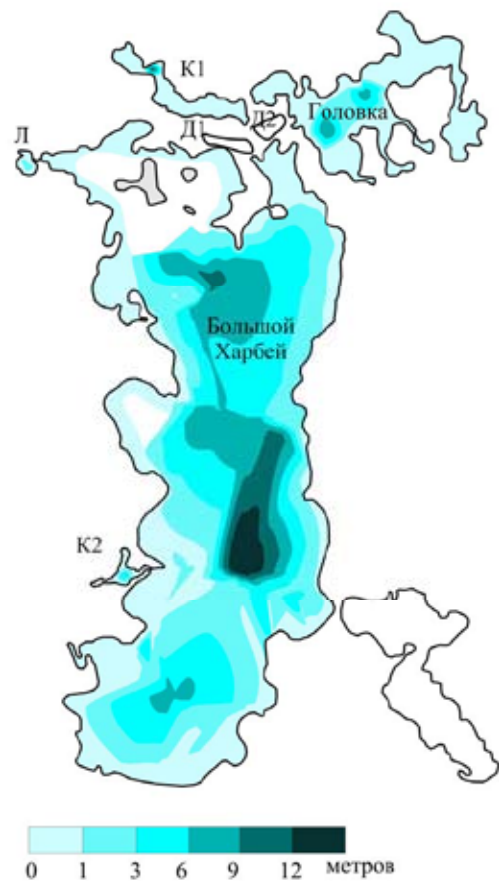


Рис. 1. Карта-схема глубин оз. Большой Харбей и придаточных водоемов. Незакрашенные участки – данные отсутствуют

видов (49) характеризовался класс *Oligochaeta* (42,3 % от общего числа видов), представленный пятью семействами, наиболее разнообразными из которых были *Naididae* и *Tubificidae*. В составе другой доминирующей в бентосе группы – *Chironomidae* – установлено 46 видов и личиночных форм из пяти подсемейств с доминированием по числу видов подсем. *Orthoclaadiinae* (20 видов). Группа бентосных ракообразных включала в себя 29 видов и форм: *Naupacticoidea* (6 видов и форм), *Cyclopoida* (12), *Cladocera* (10), *Amphipoda* (1).

В видовом отношении наиболее разнообразной была фауна литоральной зоны озера. Здесь было отмечено 100 видов и форм водных беспозвоночных, что составило 79,3 % всего видового состава в 2009 г. Наиболее многочисленными по числу видов были олигохеты (40 видов и форм из 5 семейств), на втором месте – хирономиды (39). При этом зоны верхней (0-1 м) и нижней (1-3 м) литорали отличались по количеству видов в семействах. Так, из 35 видов олигохет в верхнем участке 11 относились к сем. *Naididae*, а из 25 видов в нижнем участке к этому семейству принадлежали лишь 9. Снизилось также число видов хирономид с 30 до 24, число видов ракообразных, напротив, увеличилось за счет циклопов с 16 до 18. Несмотря на то что сходство фаун в этих двух зонах было высокое, 67 % (табл. 1), составы доминирующих ( $K_s = 0,3$ ) и субдоминирующих видов ( $K_s = 0,3$ ) были различны.

В сублиторальной зоне уменьшилось число видов олигохет (до 19), хирономид (до 20) и ракообразных (до 18). Изменения также наблюдались и между верхней и нижней сублиторалью. С увеличением глубины при доминировании видов сем. *Tubificidae* число видов олигохет снизилось с 15 до 8, хирономид – с 16 до трех, среди ракообразных в каждой группе число видов сократилось на 1-3. Несмотря на эти изменения, между фау-

ной беспозвоночных в литоральной и сублиторальной зонах сходство равнялось 57 %, при этом состав доминирующих и субдоминирующих видов отличался как от литорали, так и между верхним и нижним участками ( $K_s = 0,4$ ).

Только глубоководная зона (более 9 м) характеризовалась фаунистической индивидуальностью. В ее составе зарегистрировано всего 11 % видов литоральной зоны и 15 % – сублиторальной ( $K_s = 0,11$ ;  $K_s = 0,15$ ). В доминирующей комплекс здесь вошли виды, не преобладавшие на вышерасположенных участках (табл. 1).

В результате анализа распространения видов донных беспозвоночных в оз. Большой Харбей весь состав фауны разделился на условные группы. Виды, встреченные во всех зонах: *Alona affinis*, *Tubifex tubifex*, *Tanytarsus medius*; виды, встреченные только в литоральной зоне (55); виды, встреченные только в сублиторальной зоне (12); виды, встреченные только в глубоководной зоне (3).

Средние значения индекса разнообразия для оз. Большой Харбей были высокими и составляли ( $3,2 \pm 0,13$ ) бит/экз. (колебания от 1,9 до 4,3). Расчеты подтвердили (табл. 2), что особенностью литорального зообентоса был наибольший уровень видового разнообразия и высокая выравненность относительного обилия видов. С увеличением глубины уменьшилось число видов в сообществе и снизилось значение индекса разнообразия. Минимальными значениями индекса видового разнообразия, низким числом видов, наибольшими значениями индекса Симпсона (С) отличалась зона профундали.

**Oligochaeta.** Малощетинковые черви занимали одну из доминирующих позиций в общей численности и биомассе зообентоса во всех зонах на всех исследованных типах грунта, составляя от 13,7 до 35,8 % от общей

Таблица 1. Состав доминирующих и субдоминирующих видов беспозвоночных в оз. Большой Харбей (2009 г.) на разных биотопах

Виды	Тип грунта					Глубина, м					Общий
	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1	вг	гл	ил	п	0-1	1-3	3-6	6-9	>9		
Доминанты (D>10)											
Tubificidae gen. sp. juv.	*				*		*		*		
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars	*				*						
<i>Alona affinis</i> (Leydig)						*					
<i>Bryocamptus zchokkei komi</i> Borutzky							*				
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrázek)	*	*	*	*	*	*		*		*	
Cyclopoidea juv.											
<i>Diaicyclops</i> juv.											
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer)					*						
<i>Stictochironomus rosenschoeldi</i> (Zetterstedt)					*			*			
Субдоминанты (1<D<10)											
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen	*	*	*	*	*	*	*			*	
<i>Tubifex tubifex</i> Müller							*		*		
Tubificidae gen. sp. juv.	*		*		*			*		*	
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovský)									*		
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars										*	
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F.Müller)		*	*	*	*	*			*	*	
<i>A. affinis</i> (Leydig)										*	
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.Müller)	*				*	*	*			*	
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F.Müller)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars										*	
<i>Bryocamptus zchokkei komi</i> Borutzky	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Morarria duthiei</i> (Scott)	*				*					*	
<i>Morarria schmeili</i> van Douwe					*	*				*	
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrázek)	*	*	*	*	*	*				*	

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	10
<i>Cyclopoida</i> juv.										
<i>Diaicyclops abyssicola</i> (Lilljeborg)		*	*				*	*		
<i>Diaicyclops nanus</i> (Sars)			*				*	*		
<i>Diaicyclops</i> juv.			*	*			*			
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus)			*					*		
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)		*	*				*	*		
<i>Megacyclops</i> juv.			*				*			
<i>Cladopelma lateralis</i> (Goetghebuert)			*				*			
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holmgren)			*				*		*	
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer)	*		*	*			*	*		*
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schränk)			*				*	*		
<i>Procladius choreus</i> Meigen							*	*		
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer							*			
<i>Hydrobaenus</i> sp.										
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> (Walker)									*	*
<i>Camptochironomus tentans</i> (Fabricius)									*	*
<i>Chironomus nudiventris</i> (Ryser, Scholl & Wulker)								*		
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius)										
<i>Stictochironomus rosenschoeldi</i> (Zetterstedt)			*							
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss et Fittkau			*				*	*		*

Примечание: грунт: вг – валуно-галечные, гл – глинистые, ил – илистые; п – песчаные; глубины: 0-1, 1-3 м – литораль, 3-6, 6-9 м – сублитораль, >9 м – профундаль; \* – вид преобладал на данном биотопе.

Таблица 2. Значения показателей разнообразия (H, бит/экз) и выравненности (H', C) зообентоса оз. Большой Харбей в 2009 г.

	H	H'	C	S <sub>min</sub> -S <sub>max</sub>
Литораль 0-1 м				
<b>Среднее</b>	<b>3,01</b>	<b>0,14</b>	<b>0,23</b>	<b>12 – 48</b>
Галечно-валунный	3,3	0,13	0,19	28,9
Песчаный	2,8	0,15	0,27	19
Литораль 1-3 м				
<b>Среднее</b>	<b>3,2</b>	<b>0,17</b>	<b>0,18</b>	<b>6 – 38</b>
Галечно-валунный	2,8	0,24	0,25	14
Глина	3,3	0,20	0,16	23,5
Песчаный	3,5	0,16	0,15	22,7
Сублитораль 3-6 м				
<b>Среднее</b>	<b>3,5</b>	<b>0,18</b>	<b>0,17</b>	<b>18 – 26</b>
Глина	3,6	0,17	0,16	21,3
Ил	3,6	0,18	0,11	21
Сублитораль 6-9 м				
<b>Среднее</b>	<b>3,35</b>	<b>0,20</b>	<b>0,18</b>	<b>12</b>
Ил	2,6	0,21	0,29	12
Профундаль более 9 м				
<b>Ил</b>	<b>1,9</b>	<b>0,19</b>	<b>0,56</b>	<b>10</b>

Примечание: S<sub>min</sub>-S<sub>max</sub> – минимальное и максимальное число видов в сообществе, для отдельных типов грунта приводится среднее значение.

численности и от 5,7 до 38,4 % общей биомассы бентоса (табл. 3, 4). Наибольшие значения средней численности олигохет отмечались на разнообразных грунтах в литоральной зоне; на илистых грунтах профундали средняя численность группы снижалась более чем в 2 раза. Непосредственно из оз. Большой Харбей в разные годы (1998–1999, 2009–2010) определено 52 вида малощетинковых червей. Основу фауны составляли виды-космополиты или виды, распространенные в нескольких зоогеографических областях: палеаркты и голаркты. В общей структуре бентосного сообщества в 2009 г. из числа олигохет только *Spirosperma ferox*, *T. tubifex*, Tubificidae gen. sp. juv. на некоторых биотопах входили в состав преобладающих комплексов как субдоминанты (табл. 1). Согласно анализу видовой

структуры только олигохетного сообщества эти же виды относились к ядру доминантов практически на всех биотопах. При этом субдоминирующие виды были очень разнообразны. На гравийно-галечных грунтах литорали в число субдоминантов входили *Chernosvitoviella* sp., Enchytraeidae gen. sp. juv., *Nais barbata* Müller, *Uncinaxis uncinata* (Oersted), Tubificidae gen. sp. juv., на песчаных грунтах – те же виды совместно с *Cognettia glandulosa* (Michaelson), *Lumbriculus variegatus* (Müller), *Piguetiella blanci* (Piguet). На илистых грунтах литоральной и сублиторальной зон четко выраженного доминанта не было выявлено, однако были отмечены виды, преобладающие по численности и составляющие группу второстепенных (D – от 1,2 до 9,3): *Chernosvitoviella* sp, *Chaetogaster diaphanus*



Таблица 3. Средняя численность (экз/м<sup>2</sup>)/доля (%) основных групп зообентоса по глубинам и грунтам в оз. Большой Харбей за период 2009-2010, 2012 гг.

<b>0–1 м</b>				
	Валунно-галечный (n=22)	Глина (n=1)	Песок (n=9)	Ил
Nematoda	-	1360,0/20,6	1705,9/18,1	-
Oligochaeta	2267,4/13,7	2320,0/35,2	1303,3/13,8	-
Mollusca	-	920,0/13,9	-	-
Cladocera	5195,3/31,4	-	1502,9/15,9	-
Haracticoida	1989,5/12,0	-	898,2/9,5	-
Cyclopoida	1517,7/9,2	-	-	-
Chironomidae	3668,9/22,2	1320,0/20,0	2351,5/24,9	-
<b>1–3 м</b>				
	валунно-галечный (n=4)	глина (n=4)	песок (n=6)	ил
Nematoda	-	1528,1/12,6	1838,4/17,1	-
Oligochaeta	-	1995,3/16,5	2549,5/23,7	-
Cladocera	5037,4/32,6	1412,3/11,7	-	-
Haracticoida	2720,4/17,6	2343,5/19,4	2359,8/22,0	-
Cyclopoida	2253,6/14,6	2195,8/18,1	1135,0/10,6	-
Chironomidae	3074,5/19,9	-	1409,1/13,1	-
<b>3–6 м</b>				
	валунно-галечный	глина (n=6)	песок (n=1)	ил (n=3)
Nematoda	-	1506,7/12,9	400,0/19,6	-
Oligochaeta	-	2100,0/18,0	480,0/23,5	1280,0/17,9
Mollusca	-	-	400,0/19,6	-
Cyclopoida	-	2346,7/20,2	273,6/13,4	1493,3/20,9
Chironomidae	-	3540,0/30,4	320,0/15,7	3413,3/47,8
<b>6–9 м</b>				
	валунно-галечный	глина (n=3)	песок	ил (n=3)
Nematoda	-	-	-	1613,3/20,4
Oligochaeta	-	586,7/16,1	-	1706,7/21,6
Cyclopoida	-	1426,7/39,2	-	1906,9/24,1
Chironomidae	-	1066,7/29,3	-	1666,7/21,1
<b>более 9 м</b>				
	валунно-галечный	глина	песок	ил (n=3)
Nematoda	-	-	-	1146,7/19,3
Oligochaeta	-	-	-	933,3/15,7
Mollusca	-	-	-	2166,7/36,5
Chironomidae	-	-	-	586,7/9,9

Примечание: «-» данные отсутствуют.

Таблица 4. Средняя биомасса (мг/м<sup>2</sup>)/доля (%) основных групп зообентоса по глубинам и грунтам в оз. Большой Харбей за период 2009–2010, 2012 гг.

	Валунно-галечный	Глина	Песок	Ил
<b>0–1 м</b>				
Oligochaeta	1567,4/38,4	2000,0/19,0	315,4/14,9	-
Mollusca	453,9/11,1	7800,0/74,2	1138,4/53,8	-
Cladocera	279,5/6,8	-	-	-
Amphipoda	144,6/3,5	-	27,2/1,3	-
Chironomidae	869,2/21,3	-	393,0/18,6	-
Другие Diptera	484,3/11,9	-	-	-
<b>1–3 м</b>				
Oligochaeta	-	1536,2/20,2	758,1/32,5	-
Mollusca	461,7/16,4	2978,7/39,1	718,2/30,8	-
Cladocera	263,4/9,4	-	-	-
Cyclopoida	213,3/7,6	-	-	-
Amphipoda	590,0/21,0	-	186,7/8,0	-
Chironomidae	1097,3/39,1	1517,8/19,9	412,7/17,7	-
<b>3–6 м</b>				
Oligochaeta	-	453,3/10,0	144,0/17,2	-
Mollusca	-	-	480,0/57,3	305,3/6,4
Cyclopoida	-	-	-	290,0/6,1
Chironomidae	-	3536,7/78,4	160,0/19,1	3909,3/82,3
<b>6–9 м</b>				
Oligochaeta	-	-	-	96,0/6,3
Cyclopoida	-	-	-	254,6/16,6
Chironomidae	-	6800,0/94,4	-	1100,0/71,8
<b>более 9 м</b>				
Oligochaeta	-	-	-	136,0/5,7
Cyclopoida	-	-	-	263,1/11,0
Chironomidae	-	-	-	1853,3/77,7

(Gruithuisen), *N. alpina* Sperber, *N. bretscheri* Michaelsen, *N. pseudobtusa* Piguët, *U. uncinata*, *Limnodrilus* gen. sp., *S. ferox*, *T. ignotus* (Štolc). На илах нижней сублиторали и профундали – *N. pseudobtusa* и *Vejdovskyella comata*.

**Crustacea.** Бентосные ракообразные в оз. Большой Харбей также входили в число доминирующих по численности групп на всех биотопах. В структуре общей биомассы бентоса более заметную роль на плотных грунтах литоральной зоны играли крупные

Amphipoda (*Pallasea quadrispinosa* Sars), биомасса которых составляла от 1,3 до 21,0 % общей массы бентоса (табл. 4). Рачки встречались преимущественно на плотных грунтах с обрастаниями водяного мха и хары, как и в 1968–69 гг. (Попова, 1976). В 1998–99 гг. палласов рачок в отдельных биотопах также занимал лидирующее положение по биомассе, составляя 32,3–46,9 % от общей массы зообентоса (Батурина и др., 2012). Максимальная масса рачков 4,7 г/м<sup>2</sup> была зарегистрирована

в 1998 г. на глубине 12 м, здесь же отмечалась максимальная масса одной особи (0,6 г). Однако наибольшее распространение во все годы исследований амфиподы имели на грунтах с моховыми и ностоковыми обрастаниями на глубинах 1,5-3 м.

Как видно из табл. 1, доминирующий комплекс рачкового бентоса отличался на разных глубинах: на плотных грунтах литоральной зоны доминировали кладоцеры *Alonopsis elongatus*, *A. affinis*, гарпактициды *Bryocamptus zchokkei komi*, а на мягких грунтах глубоководных участков *Diacyclops* sp. и *Paracamptus schmeili*. На всех участках по численности преобладали неполовозрелые копеподы. Комплекс субдоминантов тоже заметно различался по зонам бентали: если в литоральной зоне к числу субдоминантов относились преимущественно кладоцеры, то в зоне сублиторали и профундали их сменяли копеподы.

**Chironomidae.** Личинки этих амфибиотических насекомых – одна из наиболее распространенных, многочисленных и разнообразных групп водоемов европейского Северо-Востока России (Зверева, 1966; Попова, 1976; Беляков, Скворцов, 1994; Лоскутова, Фефилова, 1996; Садырин, 1998; Лоскутова, 2002 и др.). В оз. Большой Харбей личинки хирономид присутствовали практически во всех биотопах, на всех глубинах, встречаемость их в пробах зообентоса составляла 100 %. Наибольшие значения средней численности личинок хирономид отмечались на разнообразных грунтах литоральной зоны, где их численность колебалась от 13,1 до 24,9 % от общей. Постепенно уменьшаясь с глубиной, численность этой группы достигала самого низкого значения (более чем в 4 раза по сравнению с литоралью) на глубине более 9 м, где на долю хирономид приходилось 9,9 % от общей численности бентоса (табл. 3). Напротив,

наименьшая биомасса личинок хирономид (табл. 4) была зарегистрирована в литоральной зоне. В сублиторальной зоне биомасса этой группы выросла в пять раз, хирономиды составляли здесь нередко до 90 % общей биомассы бентоса. Высокие значения биомассы и ведущая роль в формировании общей биомассы бентоса (до 78 %) были характерны для этой группы и в профундальной зоне озера. В литорали в состав общего доминирующего комплекса беспозвоночных входил только один вид – *Paratanytarsus austriacus*, в состав субдоминантного комплекса – 10 видов хирономид, при этом большинство из них преобладали в зонах сублиторали и профундали (табл. 1). Более подробно данные об этой группе приведены в статье Т.А. Кондратьевой и др. (2014).

#### Трофическая структура

С учетом типа питания и состава пищи в оз. Большой Харбей выделено пять основных трофических групп гидробионтов: 1) грунтозаглатыватели – Oligochaeta (Tubificidae, Lumbriculidae); 2) собиратели-глотатели – Oligochaeta (Naididae, Enchytraeidae), Amphipoda (Pallasea), Harpacticoida, Cyclopoida, Cladocera, Chironomidae; 3) собиратели-фильтраторы – Chironomidae; 4) хищники – Hydrozoa, Oligochaeta (*Ch. diaphanus*), Cyclopoida, Hydracarina, Coleoptera (Dytiscidae), Chironomidae (*Procladius*, *Tanytopodinae*, *Diamesinae*, *Prodiamesinae*, *Cryptochironomus*); Plecoptera (*Perlodidae*); 5) размельчители – Chironomidae (*Cricotopus*, *Endochironomus*).

В работе приводится трофическая структура только для комплекса доминирующих и прочих определенных до видового статуса групп донных беспозвоночных. Однако, учитывая, что их численность в 2009 г. на всех исследованных биотопах

составляла более 80 % от общей, можно предположить, что полученное распределение трофических групп будет близко к реальному. Не вошли в анализ виды из групп: Nematoda (хищники или собиратели-глотатели, до 24 % от общей численности), Bivalvia (собиратели-фильтраторы, до 2,9 %), Ostracoda (собиратели-фильтраторы, до 4,0 %), Trichoptera, Ceratopogonidae и другие Diptera, определенные только до отряда (размельчители или соскребатели, в сумме до 0,6 %).

В оз. Большой Харбей в 2009 г. по численности доминировали (табл. 5) собиратели-глотатели (или вторичные фильтраторы). Наибольшая численность этой группы отмечалась в литоральной зоне, на глубинах до 3 м, при этом 77,7 % всей численности приходилось на долю ветвистоусых рачков (*A. elongatus*, *A. affinis*) и гарпактицид (*B. zchokkei komi*). С увеличением глубины (в зоне сублиторали) значение этой группы в общей численности бентоса снижалось, но при этом возрастала доля грунтозаглатывателей, среди которых ведущую роль в формировании общей численности играла молодежь Tubificidae. В профундали вновь выросла доля вторичных фильтраторов от общей численности бентоса на фоне уменьшения роли остальных групп. На глубоководном участке среди собирателей-глотателей наиболее значимую роль в общей

численности бентоса играли циклопы рода *Diacyclops* и хирономиды *Camptochironomus tentans* и *T. medius*. Хищники имели наибольшее значение в общей численности донного сообщества в зоне сублиторали (табл. 5). В профундали с увеличением глубины их роль снизилась, к этой трофической группе относился только *Orthocladius consobrinus*.

#### *Распределение средней численности и биомассы зообентоса оз. Большой Харбей*

Дно оз. Большой Харбей сформировано твердыми (валуны, гравий, галька) и мягкими (глина, ил, песок) грунтами. В литоральной зоне (от 0 до 3 м) преобладают валунно-галечные, галечно-гравийные и песчаные грунты, часто с наилком или покрытые водорослевыми или моховыми обрастаниями. На глубинах от 3 до 9 м их сменяют мягкие илистые или глинистые грунты, часто с примесью песка, остатками мхов или водорослей. На глубине более 9 м донные отложения представлены исключительно илами и глинами. Распределение глубин согласно построенной схеме (рис. 1) соответствовало таковому в 1968–69 гг. (архивные данные): глубоководные участки расположены в центральной части озера, но большая их площадь смещена к юго-восточному берегу.

Средняя численность бентоса в озере снижалась с увеличением глубины (рис. 2),

Таблица 5. Доля (%) донных организмов различных трофических групп в общей численности бентоса на различных глубинах в оз. Большой Харбей в 2009 г.

Группа	Литораль	Сублитораль	Профундаль
Грунтозаглатыватели	11,9	21,4	19,6
Собиратели-глотатели	79,8	55,7	73,9
Собиратели-фильтраторы	8,1	13,2	5,4
Хищники	5,4	9,6	1,1
Размельчители	0,2	0,2	0

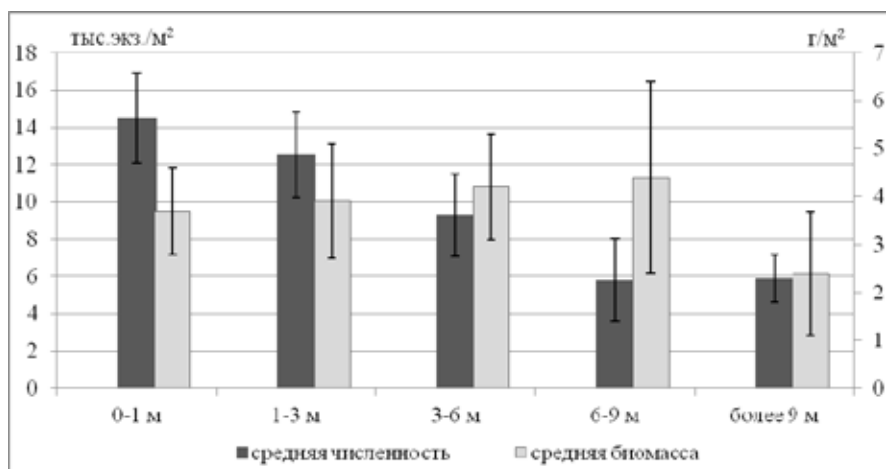


Рис. 2. Средняя численность и биомасса зообентоса в оз. Большой Харбей на разных глубинах (июль–август 2009-2012 гг.)

при этом биомасса оставалась неизменной. В разные годы численность и биомасса зообентоса в верхней литорали (0-1 м) колебались от 7,8 до 63,4 тыс. экз/м<sup>2</sup> и от 0,2 до 18,6 г/м<sup>2</sup>, в нижней – от 1,8 до 31,9 тыс. экз/м<sup>2</sup> и от 0,3 до 17,4 г/м<sup>2</sup>. В сублиторали (3 – 9 м) эти показатели варьировали от 2,0 до 26,0 тыс. экз/м<sup>2</sup> и от 0,07 до 11,7 г/м<sup>2</sup>, а в профундали (более 9 м) – от 4,6 до 8,5 тыс. экз/м<sup>2</sup> и от 0,5 до 4,9 г/м<sup>2</sup>.

На основе полученных материалов были построены тематические карты распределения количественных показателей зообентоса за один и тот же период – конец июля – начало августа в 2009, 2010 и 2012 гг. (рис. 3А, Б). На рисунках видно, что численность и биомасса бентоса распределялись по исследованной части акватории озера неравномерно. В частности, в 2009 г. наибольшая численность гидробионтов была сконцентрирована вдоль восточного берега с максимумом в южной части озера (рис. 3Б). Наибольшие значения средней численности зообентоса ( $22,2 \pm 8,0$  тыс. экз/м<sup>2</sup>) в 2009 г. отмечались в зоне литорали на преобладающих здесь твердых грунтах (галечно-гравийные с примесью песка и глины). Высокие показатели численности

на 84,6 % формировались за счет низших ракообразных (Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida). В 2010 г. (рис. 3А) самые высокие показатели средней численности зообентоса ( $12,5 \pm 4,1$  тыс. экз/м<sup>2</sup>) также были установлены в юго-восточной части озера (на глубинах до 6 м). Наибольшая численность (26,0 тыс. экз/м<sup>2</sup>) была зарегистрирована в зоне верхней сублиторали на глинистых илах на глубине 3,8 м. Доминировали на этом участке по численности Oligochaeta, Cyclopoida, Chironomidae, Harpacticoida, Nematoda. В 2012 г. (рис. 3А) участки, характеризовавшиеся наибольшей численностью бентоса, располагались вдоль западного и северо-восточного берегов озера (на глубинах до 6 м), а максимальная численность бентоса ( $18,1 \pm 2,9$ ) тыс. экз/м<sup>2</sup> была установлена на галечно-гравийных грунтах прибойного прибрежья. По численности в этой зоне преобладали Crustacea, Nematoda, Chironomidae.

За три года исследований основу численности зообентоса в литоральной зоне на всех типах грунта составляли олигохеты, ракообразные и личинки хирономид. На песчаных и илистых грунтах совместно с этими

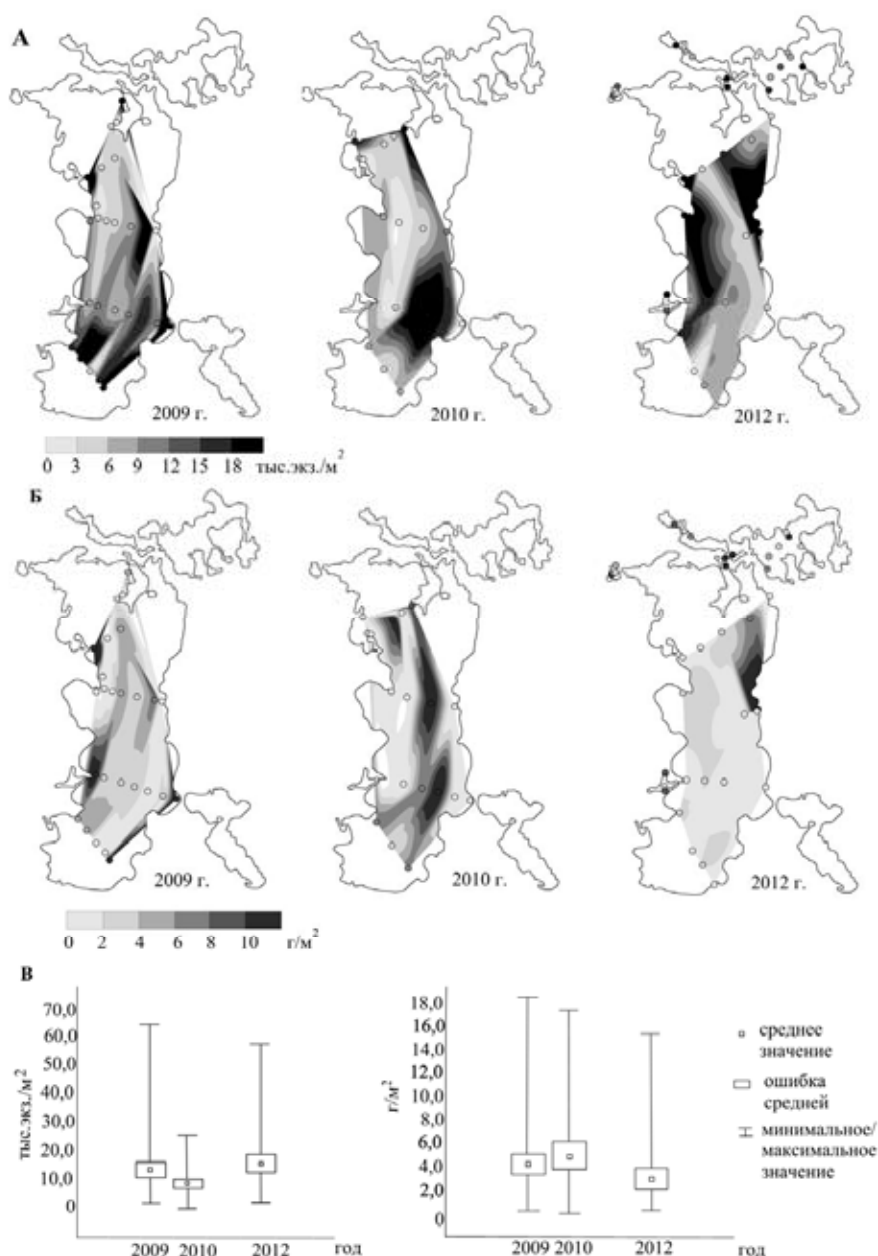


Рис. 3. Пространственное распределение численности (А), биомассы (Б) бентоса и средние количественные показатели развития зообентоса (В) в озере Большой Харбей и придаточных водоемах по годам. На рис. 3А и 3Б указаны точки отбора проб. Незакрашенные участки – данные отсутствуют

группами доминировали нематоды, что обуславливало преобладание (71,1 % от общей численности) в общем бентосе мейобентических групп. Наиболее многочисленны ракообразные были на галечно-гравийных грунтах в зоне нижней литорали, здесь средние

значения их численности достигали  $(4,7 \pm 1,5)$  тыс. экз/м<sup>2</sup> и определяли точки наибольшей концентрации зообентоса. В сублиторали к числу доминантов по численности также относились нематоды, олигохеты, личинки хирономид, из ракообразных только копепо-

ды. На долю червей (нематоды и олигохеты) приходилось максимально до 43 % общей численности зообентоса на илистых грунтах, личинок хирономид до 45 % на глинистых грунтах сублиторальной зоны. В профундали ведущая роль в общей численности зообентоса вернулась к мейобентическим формам: более 50 % общей численности приходилось на долю круглых червей и циклопов.

Биомасса бентоса в 2009 г. увеличивалась по направлению от середины озера к западному побережью (рис. 3Б). Высокие ее значения были установлены в литорали и восточного берега. Средние показатели биомассы бентоса в этих точках составляли  $(11,6 \pm 1,9)$  г/м<sup>2</sup>, наибольшая биомасса ( $18,6$  г/м<sup>2</sup>) была зарегистрирована у западного берега, на глубине 1,5 м на галечно-гравийном грунте. Более 80 % всей биомассы формировалось за счет *Oligochaeta*, *Mollusca* и *Chironomidae*. В 2010 г. точки с наибольшей биомассой концентрировались ближе к центру озера (рис. 3Б). Максимальные значения биомассы донных беспозвоночных в этом году отмечались на разных глубинах как в зоне литорали, так и сублиторали, средняя биомасса в этих участках составляла до  $(7,5 \pm 1,0)$  г/м<sup>2</sup>. Самые большие значения биомассы ( $11,7$  г/м<sup>2</sup>) были установлены на глубине 4,5 м на галечном грунте с примесью глины в юго-восточной части озера. Преобладали по биомассе в этом году *Mollusca*, *Chironomidae* и в меньшей степени *Oligochaeta* и *Cyclopoida*. По данным за 2012 г. (рис. 3Б), средняя масса организмов в целом по озеру была самой низкой. Участки, на которых были зафиксированы наибольшие ее значения (в среднем  $4,2 \pm 2,1$  г/м<sup>2</sup>), располагались в северо-восточной части озера. Самые высокие показатели биомассы ( $6,4$  г/м<sup>2</sup>) были отмечены на галечном грунте с наилком на глубине 4,2 м. Основу биомассы (70 % от общей) формировали личинки *Chironomidae*.

Таким образом, за период исследований было установлено, что в литорали по биомассе в общем бентосе доминировали олигохеты совместно с личинками хирономид, моллюсками и (на галечно-валунном грунте) амфиподами. Следует отметить, что амфиподы были отмечены в составе бентоса оз. Большой Харбей только на участке бентали между изобатами 1-3 м в составе галечно-гравийного биоценоза. Превалирование мейобентических форм в общей численности бентоса определяло низкие показатели биомассы донных организмов в пределах изобат 0-3 м, что и наблюдалось в 2012 г., когда на долю нематод и ракообразных приходилось до 38 % от общей численности бентоса в этой зоне. Широко распространенные в бентали олигохеты и хирономиды совместно с моллюсками доминировали в литорали и по биомассе. Доля хирономид в этой зоне составляла от 19 до 94,4 % общей массы бентоса. В профундали низкие значения биомассы бентоса в целом (рис. 3Б) определялись массовым развитием мейобентических групп.

Средняя численность всего зообентоса в оз. Большой Харбей в 2009-2012 гг. была  $(12,0 \pm 1,8)$  тыс. экз/м<sup>2</sup> при биомассе  $(4,0 \pm 0,6)$  г/м<sup>2</sup>. Согласно полученным материалам, многолетняя динамика количественных показателей развития зообентоса в озере в период полевых наблюдений не имела большой амплитуды (рис. 3В). Средняя численность бентоса в 2012 г. относительно 2010 г. повысилась, а биомасса снизилась, хотя эти изменения были недостоверны. Межгодовые различия количественных показателей развития донных организмов определялись динамикой численности и биомассы доминирующих групп. Снижение численности олигохет (с 2,4 до 1,5 тыс. экз/м<sup>2</sup>), ветвистоусых рачков (с 2,9 до 1,0 тыс. экз/м<sup>2</sup>), гарпактицид (с 1,5 до 0,8 тыс. экз/м<sup>2</sup>) приводит к уменьшению общей численности в бен-

тоса в 2010 г., а рост количества кладоцер (с 1,0 до 3,2 тыс. экз/м<sup>2</sup>) и хирономид (с 2,7 до 3,9 тыс. экз/м<sup>2</sup>) обусловил высокие показатели численности бентоса в 2012 г. Основу биомассы бентоса все годы наблюдений формировали олигохеты, моллюски и личинки хирономид (в сумме до 85,7 %). Уменьшение общей биомассы этих групп с 3,7 г/м<sup>2</sup> в 2010 г. до 1,8 г/м<sup>2</sup> в 2012 г. определило в целом низкую массу бентоса в последний год исследований.

#### *Распределение численности и биомассы бентоса в придаточных водоемах*

В 2012 г. были проведены исследования зообентоса пяти придаточных водоемов, соединенных с оз. Большой Харбей протоками. В исследованных озерах согласно тематическим картам (рис. 3) наибольшая численность бентоса отмечалась в прибрежных зонах, биомасса в среднем соответствовала таковым показателям в оз. Большой Харбей, а наибольшее ее значение было зафиксировано в оз. Д2.

В составе зообентоса исследованных водоемов было обнаружено от 10 до 18 таксономических групп донных беспозвоночных (рис. 4А). Из них *Copepoda*, *Cladocera*, *Oligochaeta*, *Chironomidae* присутствовали во всех озерах. Личинки *Trichoptera* отмечались исключительно в прибрежье всех придаточных водоемов. Некоторые группы гидробионтов зарегистрированы в прибрежье только отдельных водоемов. Так, например, личинки *Ephemeroptera* – в озерах К2 и Д2, *Coleoptera* – в озерах К1 и К2 и лишь в озерах Д1 и К1 были найдены амфиподы *Gammarus lacustris* Sars. В середине озер разнообразие таксонов всегда было ниже (6-7 групп), чем в прибрежной зоне (до 16 групп).

Количественные характеристики развития зообентоса в придаточных водоемах ко-

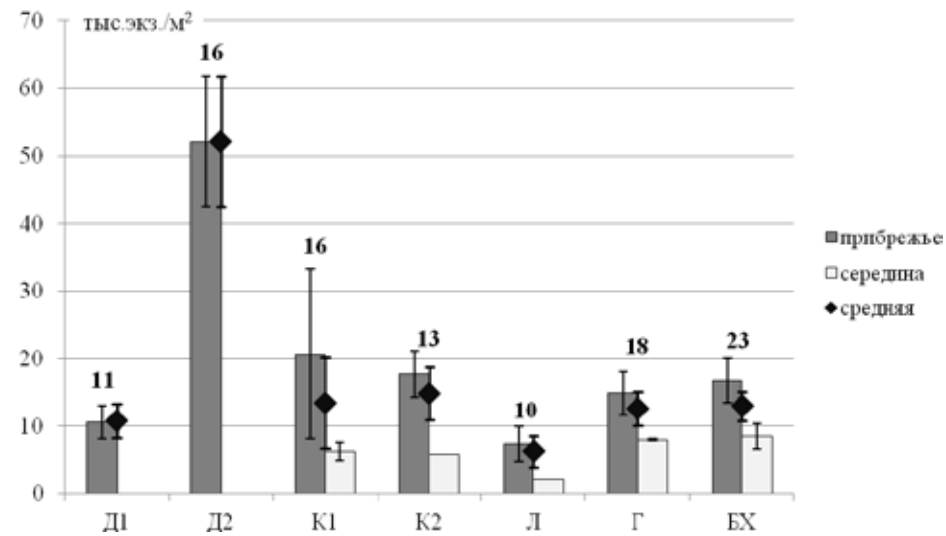
лебались в широких пределах: от (6,3 ± 2,3) до (52,1 ± 9,6) тыс. экз/м<sup>2</sup> и от (4,8 ± 2,2) до (17,7 ± 0,3) г/м<sup>2</sup> (рис. 4). Наибольшая численность и биомасса бентоса была отмечена в прибрежье оз. Д2. Во всех озерах количественные показатели развития бентоса в прибрежье были выше, чем на глубоководных участках в середине.

Численность *Oligochaeta* (до 31,8 % от общей), *Copepoda* (до 66,0 %), *Chironomidae* (до 87,1 %) определяла высокие показатели средней численности бентоса в этих водоемах. Только в озерах К1 и Головка преобладающим по численности группам относились *Nematoda* (до 24,1 %) и *Cladocera* (до 21,0 %). Средняя биомасса донной фауны в исследованных озерах формировалась за счет *Oligochaeta* (до 35,8 % от общей), *Copepoda* (до 39,4 %), *Cladocera* (до 14,4 %). Только в прибрежной зоне оз. Д1 в число доминантов по биомассе входили *Amphipoda* (до 8,9 %) и в оз. К2, Л, Головка – *Mollusca* (до 33,4 %).

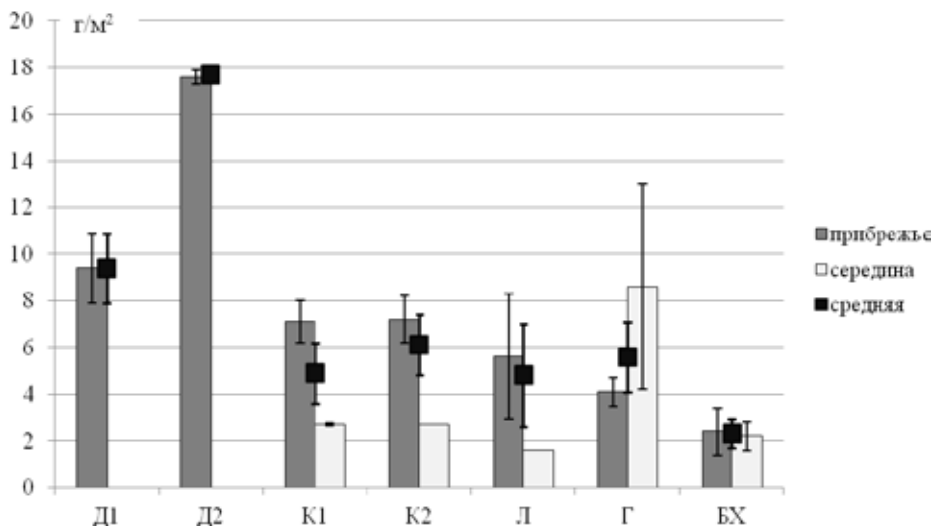
#### **Обсуждение**

В результате первых гидробиологических исследований системы Харбейских озер в 1968-1969 гг. были получены сведения о количественных показателях развития бентоса и видовом составе 10 из 24 таксономических групп донных беспозвоночных (Попова, 1976; Флора и фауна..., 1978 и др.). На следующем этапе (1998-1999 гг.) данные для ряда групп были расширены (Лоскутова, 2002; Fefilova et al., 2008 и др.). Очевидно, что специально проведенные фаунистические работы позволили бы выявить более полный состав фауны крупного тундрового водоема. В силу различных причин таких работ не проводилось и на текущий момент мы имеем фрагментарные сведения о видовом составе бентосного сообщества оз. Большой Харбей. По данным за 2009-2010 и 2012 гг., все донные беспозвоноч-





А



Б

Рис. 4. Средняя численность, количество таксономических групп (А) и биомасса (Б) бентоса в придаточных водоемах (Д1, Д2, К1, К2, Л, Головка (Г)) и оз. Большой Харбей (БХ), июль–август 2012 г.

ные относятся к 23 систематическим группам. Из сборов зообентоса 2009 г. было определено 126 видов из семи групп. Остальные гидробионты – как ранее (Лоскутова, 2002), так и на данном этапе – относятся к числу редко или относительно редко встречающихся в бенто-

се беспозвоночных. В целом состав фауны и встречаемость организмов в пробах были схожи с данными, полученными для других тундровых водоемов. Редко отмечались в озерах личинки насекомых (кроме хирономид) и пиявки, что характерно для арктических во-

доемов (Зверева, 1966, 1970; Флора и фауна, 1978; Беляков, Скворцов, 1994). Основу фауны составляли лимнофильные виды, образующие фито-, лито-, пело- и псаммофильные биоценозы. В исследованном водоеме были установлены высокие значения индекса разнообразия и степени выравненности сообщества, особенно в зонах литорали и сублиторали, что свидетельствует о его стабильности (Алимов, 2010). Значительное сходство фауны между отдельными зонами в период исследований указывает на то, что большинство развивающихся в бентосе озера видов относились преимущественно к эвритопным, характеризующимся достаточной экологической пластичностью видам (Specziar, Birg, 1998; Гусаков, 2007 и др.). При таком образии фауны по глубинам доминирующий комплекс видов в озере отличался своеобразием для каждой зоны и закономерно изменялся по биотопам, что обусловлено экологическими и физиологическими особенностями формирующих его видов.

Разнообразие условий обитания в озере, структура доминирующих групп зообентоса (Chironomidae, Oligochaeta, Crustacea, Mollusca), которая определяется в том числе и особенностями жизненных циклов видов, дают нам достаточно разнородные сведения о распределении зообентоса в целом. Фаунистическое и экологическое разнообразие хирономид, различия жизненных циклов у разных видов могут определять сложную межгодовую динамику развития этой группы гидробионтов (Зверева, 1966б; Яковлев, 2005; O'Toole et al., 2008 и др.). Некоторые авторы (Kangur, 1989; Алимов, 1991; Tolonen et al., 2001; White, Irvine, 2003 и др.) указывают на значительные межгодовые колебания плотности хирономид в озерах, зависящие от биотических (кормовая база, конкуренция, хищничество и др.) и абиотических (характер грунта,

глубина, кислородные условия, волновое воздействие) факторов. Несмотря на то что эта группа беспозвоночных была распространена и часто доминировала по всей бентали, количественные показатели ее развития очень варьировали в разных зонах и биотопах. Ранее была установлена отрицательная зависимость численности личинок хирономид от глубины и отрицательная зависимость биомассы личинок от размера частиц грунта (Батурина и др., 2012). В 2009 г. только четыре вида хирономид входили в состав доминирующего комплекса: *P. austriacus*; *T. medius*, *Stictochironomus rosenschoeldi* и *Polipedium scalaenum*, при этом виды-доминанты не повторялись в разных участках. Те же факторы, от которых зависит распределение хирономид, влияют и на большинство групп донных организмов (Merilainen et al., 2000; Timm, Mols, 2005). Так, например, амфиподы *P. quadrispinosa*, по данным наших наблюдений, предпочитают плотные грунты с обрастаниями, что вообще характерно для этого вида и по данным других исследователей (Hill, 1988). Распределение отдельных видов олигохет в озерах определяется субстратом и кислородным режимом (Тимм, 1987; O'Toole et al., 2008 и др.). Разнообразие и преобладание наидид при этом связывают с многообразием грунтов и хорошей аэрацией в зоне литорали, в профундали озер происходит смена доминантов на тубифицид. Характерный для профундали озер комплекс видов *S. ferox* – *T. tubifex* в исследуемом озере изменяется: *S. ferox* остается преобладающим видом в литорали и сублиторали, а *T. tubifex* спускается до зоны менее аэрируемой профундали, что уже отмечалось ранее для небольших олиготрофных озер (Тимм, 1987). Роль в структуре общего бентоса тундровых озер мейобентосных ракообразных обсуждают многие авторы (Беляков, Скворцов, 1994; Лоскутова, Фефилова, 1996;

Skvortsov, 1997; Fefilova et al., 2008). В распределении низших раков в оз. Большой Харбей отмечается некоторая закономерность, на которую ранее (Изьорова, 1966; Fefilova et al., 2008) указывали другие авторы: зоны литорали и сублиторали характеризовались видовым и количественным разнообразием ветвистоусых раков, а в глубоководной профундали развивались преимущественно веслоногие. В целом количественное развитие и состав мейобентоса зависят в первую очередь от условий в конкретных биотопах озер, главным образом грунта (Беляков, Скворцов, 1994; Гусаков, 2007 и др.). Так, ветвистоусые рачки, особенно рода *Chydorus* и *Alona*, обнаруживают связь с фракциями крупного песка, что, вероятно, связано с минимальным воздействием на них частиц грунта на биотопах повышенной динамичности (Курашов, 1994). В наших исследованиях эти рода входили в число доминантов в прибрежной зоне озера на галечно-гравийных и илистых грунтах. Общая биомасса ракообразных, биомасса гарпактицид и нехищных форм циклопов в водоемах Финляндии была наибольшей на глубине 1-2 м (Sarvala, 1986). Показано (Fefilova et al., 2008), что биомасса ракообразных распределяется в бентали в зависимости от качества субстрата (размер частиц, плотность), глубины и местообитания, распределения хищников и их жертв. Для развития *Nematoda* благоприятными условиями считают содержание в грунте фракций мелкого песка (Курашов, 1994); именно на этих биотопах в литоральной и сублиторальной зонах данная группа входила в доминирующий комплекс. Численное преобладание в озере молоди олигохет и ракообразных связано, вероятно, с появлением новых генераций, которое приходится как раз на сезон исследований.

С размером озер видовое богатство сообщества возрастает, прежде всего, благодаря

особенностям морфометрии и разнообразию условий обитания в крупных водоемах (Tonn, Magnuson, 1982; Eadie, Keast, 1984; Яковлев, 2005; Алимов, 2010). Если это утверждение перенести на разнообразие таксономических групп, то можно объяснить, почему в оз. Большой Харбей число таксонов было выше (23 группы), чем в меньших по площади приточных водоемах (от 10 до 18).

В наших исследованиях зоны озера значительно отличались между собой по трофической структуре. Во всех зонах по численности доминировали собиратели-глотатели. Преобладание этого компонента трофической цепочки над хищниками и грунтозаглатывателями как в макро-, так и мейобентосной составляющей донного сообщества на глубоководных участках озер описывается в литературе (Курашов, 1994; Яковлев, 2000, 2005; Timm, Mols, 2005). Наблюдаемое по направлению от литорали к центру озера снижение числа видов и их численности во всех трофических группах в оз. Большой Харбей, упрощение цепей питания формирующихся по бентосному типу, возможно, происходит в связи с процессами оседания взвесей из толщи воды, ростом дефицита кислорода и сокращением источников пищи (Moore, 1981; Голубков, 1997; Лазарева и др., 2003; и др.). Одним из биотических факторов, влияющих на структуру, индивидуальный рост и продуктивность зообентоса, считают трофические взаимоотношения рыб-бентофагов и донных животных (Beaty et al., 2006), что доказывают и экспериментальные данные (Голубков, 1997). Отсутствие прессы рыб на сообщество донных организмов приводит к развитию крупных видов донных беспозвоночных (Goyke, Hershey, 1992; Schilling et al., 2009). Ранее в большинстве озер Большеземельской тундры активно велся рыбный промысел (Сидоров, 1974), который прекратился

в начале 90-х гг. прошлого столетия. Из всего состава рыб, встречающихся в оз. Большой Харбей, хариус, сиг, пелядь, чир относятся к бентосоядным видам. Как и в других тундровых озерах (Соловкина, 1966), в исследуемом озере их основным кормовым объектом являются моллюски, донные ракообразные и хирономиды (Сидоров, 1974). Летом, когда биомасса хирономид снижается, основу питания рыб-бентофагов составляют моллюски. Вероятно, отсутствие пресса рыб и объясняет высокие показатели численности и биомассы моллюсков, наблюдаемые в 1968-1969 гг. (Зверева, 1966), когда велся рыбный промысел. Наряду с другими, не выясненными нами причинами увеличение численности рыб в озере также может косвенно влиять на уменьшение численности моллюсков и других групп беспозвоночных, являющихся основой их кормового ресурса.

В течение трех лет исследований нами не наблюдалось значительных межгодовых колебаний количественных показателей развития зообентоса в оз. Большой Харбей, однако отмечался большой размах этих показателей по биотопам. Варьирование численности и биомассы донных беспозвоночных, неравномерное их распределение по акватории озера, как показывает структура тематических карт, определяются развитием доминирующих групп и видов и укладываются в межгодовые пределы колебаний количественных характеристик бентосного сообщества. По количественному развитию выделялись зоны литорали и сублиторали, особенно в юго-восточной части озера, которая характеризуется каменистым побережьем, разнообразными грунтами, часто с обрастаниями. Наименьшие количественные показатели наблюдались на илистых глинах в профундальной зоне и на песчаных биотопах литорали. Ранее (Батурина и др., 2012) для оз. Большой

Харбей была выявлена отрицательная зависимость общей биомассы бентоса, количественных показателей развития большинства групп донных беспозвоночных от градиента глубины и положительная – от размера частиц грунта. На мелководных участках водоемов формируются наиболее разнообразные и сложноорганизованные сообщества зообентоса (Яковлев, 2005), и, вероятно, что многообразие грунтов в литоральной зоне оз. Большой Харбей и определяет большой разброс между наименьшими и наибольшими показателями количественного развития беспозвоночных, чего, например, не наблюдалось в глубоководной зоне, где грунты были однотипны. В исследованных придаточных водоемах донные организмы, так же как и в озере Большой Харбей, успешнее заселяют зону побережья. Здесь иногда отмечалась более высокая численность зообентоса, чем в литоральном сообществе основного озера, а биомасса в побережье всех придаточных водоемов всегда была больше. Ранее (Зверева, 1966) подобные данные были получены для системы Вашуткиных озер. Это объясняется лучшим прогревом мелководья в небольших по площади озерах, преобладанием мягких илистых и глинистых грунтов, в которых развиваются макробентические формы зообентоса – олигохеты, ребе – амфиподы или моллюски, причем амфиподы *G. lacustris* встречены только в придаточных озерах. В побережье всех малых озер были обнаружены ручейники, в то время как в основном озере они встречались очень редко, что отмечалось и в более ранних исследованиях (Шубина, 2002). Особенно высокими показателями развития зообентоса отличалось побережье озера Д2, где на плотном песчаном грунте, покрытом наилком и детритом, в зарослях макрофитов более 60 % всей численности бентоса составляли веслоногие ракообразные, а более 50 % всей биомассы –

крупные личинки хирономид. Профундаль всех придаточных озер характеризовалась низкими показателями численности и биомассы бентоса, за исключением оз. Головка, где более высокие значения биомассы были обусловлены массовым развитием личинок хирономид (83 % общей биомассы бентоса).

В целом общий уровень количественного развития донной фауны, структура бентосного сообщества, неравномерное распределение численности и биомассы бентоса с более высокими количественными характеристикам в зоне мелководья в озерах Харбейской системы схожи с другими озерами восточно-европейской тундры (Зверева, 1966а; Попова, 1976; Флора и фауна ..., 1978; Лоскутова, Фефилова, 1996; Садырин, 1998; Лоскутова, 2002; Батурина и др., 2012 и др.).

### Заключение

Современная фауна зообентоса оз. Большой Харбей и придаточных водоемов включает 23 систематические группы донных беспозвоночных. Для семи из них определен полный состав видов (126 видов и форм). Ядро доминирующих видов в озере образуют *Alonopsis elongatus*, *Alona affinis*, *Bryocamptus zchokkei komi*, *Paracamptus schmeili*, *Spirosperma ferox*, *Paratanytarsus austriacus* и молодь Tubificidae и Cyclopoida. Отмечены высокие показатели видового разнообразия сообщества в зонах литорали и сублиторали, между этими же зонами установлена высокая степень сходства фаун. Фаунистическую индивидуальность сохраняет только сообщество профундали.

В трофической структуре по численности преобладают собиратели-глотатели, что характерно для водоемов со средним уровнем трофии.

Несмотря на то что в озере Большой Харбей динамика численности и биомассы бентоса и его видовой структуры имели сложный характер, были выявлены некоторые общие закономерности распределения донных организмов. Наблюдалось уменьшение видового разнообразия и смена доминирующих видов донных беспозвоночных от зоны мелководья с разнообразными условиями к профундали. Наибольшие показатели количественного развития и видового разнообразия отмечались в пределах изобат 1-3 м на плотных грунтах. Численность общего бентоса также снижалась с увеличением глубины, что обусловлено уменьшением этого показателя для доминирующих групп (Crustacea, Oligochaeta, Mollusca, Chironomidae), при этом снижения биомассы не происходило. Твердые (валунные, галечные, гравийные) и мягкие (песчаные) грунты были заселены преимущественно олигохетами, личинками хирономид и мейобентосными ракообразными. Доминирование мейобентосного компонента в общей численности бентоса определяло зачастую низкую биомассу донных организмов в прибрежной зоне. Преобладание в озере глубин от 1 до 6 м, характеризующихся многообразием биотопов, в целом объясняет высокое видовое и количественное богатство донной фауны в исследованной озерной системе.

**Исследования Харбейских озер проводились в рамках проектов, выполняемых совместно Уральским и Сибирским отделениями РАН (№ 12С4-1011) и 12-4-7-004-АРКТИКА.**

### Список литературы

1. Адаменко В.Н. (1985) Климат и озера (К оценке настоящего, прошлого и будущего). Л.: Гидрометиздат, 264 с.

2. Алимов А.Ф. (1991) Сезонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов. Гидробиол. журн. 27(2): 3-9.
3. Алимов А.Ф. (2008) Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод. Биология внутренних вод 1: 3-8.
4. Алимов А.Ф. (2010) Биологическое разнообразие и структура сообществ организмов. Биология внутренних вод 3: 3-10.
5. Алимов А. Ф. (2012) Морфометрия водоемов и биологическое разнообразие. В: Алимов А.Ф., Голубков С.М. (ред.) Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука, с. 16-22.
6. Батурина М.А., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г. (2012) Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных. Известия Коми НЦ УрО РАН 4(12): 21-29.
7. Беляков В.П., Скворцов В.В. (1994) Макро- и мейобентос, их продукция. В: Дракцова В.Г., Трифонова И.С. (ред.) Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 183-203.
8. Голубков С.М. (1997) Динамика пищевых цепей и сукцессия сообществ донных животных в пресных водах. Биология внутренних вод 1: 41-51.
9. Голубков С.М. (2004) Пространственная зональность, структурно-функциональная организация экологических систем водоемов разного типа и влияние на нее факторов внешней среды. В: Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, с. 249-259.
10. Гусаков В.А. (2007) Мейобентос Рыбинского водохранилища. М.: КМК, 155 с.
11. Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов (2012) Алимов А.Ф., Голубков С.М. (ред.). СПб.: Наука, 369 с.
12. Зверева О.С. (1966а) Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер. В: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, с. 112-137.
13. Зверева О.С. (1966б) Личинки Chironomidae периферийных водоемов бассейна р. Усы. В: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, с. 89-103.
14. Изъюрова В.К. (1966) Зоопланктон и бентические ракообразные озерно-речной системы бассейна р. Верхней Адзвы. В: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, с. 37-51.
15. Ильяшук Б.П. (2002) Зообентос. В: Моисеенко Т.И. (ред.) Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука, с. 200-226.
16. Кондратьева Т.А., Назарова Л.Б., Лоскутова О. А., Батурина М.А. (2014) Предварительные данные по фауне хирономид (Chironomidae, Diptera, Insecta) Харбейских озер. Журнал Сибирского федерального университета. Биология 7 (4): 357-356.
17. Курашов Е.А. (1994) Мейобентос как компонент озерной системы. СПб.: Алга-фонд, 224 с.
18. Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. (2003) Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы. Биология внутренних вод 4: 73-84.

19. Лоскутова О.А. (2002) Бентос озерно-речных систем восточноевропейской тундры. В: Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Тр. Коми НЦ УрО РАН 169: 44-57.
20. Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б. (1996) Гидробиологическая характеристика озер Северной части Большеземельской тундры. В: Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в условиях Севера. Тр. Коми НЦ УрО РАН 147: 125-138.
21. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов (1975) М.: Наука, 240 с.
22. Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. (1990) Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 220 с.
23. Монаков А.В. (1998) Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 319 с.
24. Одум Ю. (1975) Основы экологии. М.: Мир, 740 с.
25. Попова Э.И. (1976) Бентос оз. Б. Харбей и его продукция. В: Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, с. 101-103.
26. Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры (1976) Л.: Наука, 147 с.
27. Садырин В.М. (1998) Гидробиологическая характеристика некоторых ледниковых озер республики Коми и их продукция. Гидробиол. журн. 34 (2): 19-29.
28. Сидоров Г.П. (1974) Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
29. Соловкина Л.Н. (1966) Рост и питание рыб Вашуткиных озер. В: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, с. 137-164.
30. Тимм Т.Э. (1987) Малощетинковые черви (*Oligochaeta*) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: Валгус, 299 с.
31. Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кононова О.Н., Лоскутова О.А., Хохлова Л.Г., Дубовская О.П. (2014) Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах. Журнал Сибирского федерального университета. Биология 7 (3): 240-266.
32. Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры) (1978). Л.: Наука, 192 с.
33. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. (2005) Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. М.: Наука, 281 с.
34. Шубина В.Н. (2002) Ручейники водоемов Большеземельской тундры. В: Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Тр. Коми НЦ УрО РАН 169: 72-78.
35. Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения (1990) Л.: Наука, 264 с.
36. Яковлев В.А. (2005) Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч.1. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 161 с.
37. Яковлев В.А. (2000) Трофическая структура зообентоса как показатель состояния водных экосистем и качества воды. Водные ресурсы 27 (2): 237-244.
38. Austin M.P. (1987) Model sfor the analysis of species' response to environmental gradients. Vegetatio 69: 35-45.
39. Beaty S.R., Fortino K., Hershey A.E. (2006) Distribution and growth of benthic macroinvertebrates among different patch types of the littoral zones of two arctic lakes. Freshwater Biology 51: 2347-2361.
40. Coleman N., Cuff W., Moverley J., Gason A.S.H., Heislars S. (2007) Depth, sediment type, biogeography and high species richness in shallow water benthos. Marine and Freshwater Research 58: 293-305.

41. Diehl S., Kornijow R. (1998) Influence of submerged macrophytes in trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In: Jeppesen E., Sondergaard M., Christoffersen M. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies 131. Springer. p. 24-46.
42. Eadie J.A., Keast A. (1984) Resource heterogeneity and fish species diversity in lakes. Canadian Journal of Zoology 62: 1689-1695.
43. Goyke A.P., Hershey A.E. (1992) Effects of fish predation on larval chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in an arctic ecosystem. Hydrobiologia. 240: 203-212.
44. Hill C. (1988) Life cycle and spatial distribution of the amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a lake in northern Sweden. Ecography 11 (4): 298-304.
45. Kalff J. (2001) Limnology: inland water ecosystems. Prentice-Hall, 592 p.
46. Kangur K. (1989) Ecology and population dynamics of *Chironomus plumosus* L. in Lake Vortsjarv, Estonian SSR. In: Gy. Devai (ed.) Advances in Chironomidology. Proceedings of the X<sup>th</sup> International Symposium on Chironomidae. Actabiol Debr Oecol 3: 231-240.
47. Laine A.O. (2003) Distribution of soft-bottom macrofauna in the deep open Baltic Sea in relation to environmental variability. Estuarine, Coastal and Shelf Science 57: 87-97.
48. Merilainen J., Veijola H., Hynynen J. (2000) Zoobenthic communities in relation to the depth zones in a large boreal lake in Finland. Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 27: 985-988.
49. Moore James W. (1981) Factors influencing the species composition, distribution and abundance of benthic invertebrates in the profundal zone of a eutrophic northern lake. Hydrobiologia 83: 505-510.
50. Olenin S. (1997) Benthic zonation of the Eastern Gotland Basin. Netherlands. Journal of Aquatic Ecology 30 (4): 265-282.
51. O'Toole C., Donohue I., Moe S.J., Irvine K. (2008) 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 42: 277-291.
52. Rasmussen, J.B. (1988) Littoral zoobenthic biomass in lakes, and its relationship to physical, chemical and trophic factors. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 1436-1447.
53. Sarvala J. (1998) Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. J. Mar. Syst. 15: 75-86.
54. Skvortsov V. (1997) Meiobenthos communities of some subarctic lakes. Hydrobiologia 342/343: 117-124.
55. Sierszen, M.E., McDonald, M.E., Jensen, D.A. (2003) Benthos as the basis for arctic lake food webs. Aquatic Ecology 37: 437-445.
56. Specziar A., Biro P. (1998) Spatial distribution and short-term changes of benthic macrofauna in Lake Balaton (Hungary). Hydrobiologia 389: 203-216.
57. Schilling E.G., Loftin C.S., Huryn A.D. (2009) Macroinvertebrates as indicators of fish absence in naturally fishless lakes. Freshwater Biology 54: 181-202.
58. Stoffels, R.J., Clarke, K.R., Closs, G.P. (2005). Spatial scale and benthic community organization in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross- scale interactions. Freshwater Biology 50: 1131-1145.
59. Timm H., Mols T. (2005) Macrozoobenthos of Lake Verevi. Hydrobiologia 547: 185-195.



60. Tolonen K.T., Hämäläinen H., Holopainen I.J. & Karjalainen J. (2001) Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. *Arch Hydrobiol* 152: 39-67.
61. Tonn W. M., Magnuson J.J. (1982) Patterns in species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology* 54: 427-445.
62. Fefilova E.B., Loskutova O.A., Pestov S.V. (2008) Micro-benthic crustacean communities in tundra lakes of North-East European Russia. *Aquatic Ecology* 42: 449-461.
63. Wetzel R.G. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*. 3 ed. Elsevier Science (US), 1006 p.
64. White J., Irvine K. (2003) The use of littoral mesohabitats and their macroinvertebrate assemblages in the ecological assessment of lakes. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 13: 331-351.