

The communities of macrozoobenthos in tundra water bodies in low reaches of the Indigirka River (Northern Yakutia)

A.P. Burnasheva, N.K. Potapova

*Institute for Biological Problems of Cryolithozone of Siberian Branch of Russian Academy of Science
Lenin Av. 41, Yakutsk 677980, Russia*

E-mail: a_burnacheva@mail.ru, n.k.potapova@ibpc.ysn.ru

Taxonomic composition of zoobenthos, density, biomass, species diversity, and composition of the dominant complex of southern tundra water bodies in the lower reaches of the Indigirka River are discussed in the article. In this research, we considered 51 reservoirs: 8 lakes, 2 grass-Hypnum bogs, and 41 small tundra reservoirs. The composition of zoobenthos includes 17 invertebrate taxa of 3 types and 7 classes. The types of *Mollusca* and *Arthropoda* represent the majority regards zoobenthos diversity. Communities of *Amphipoda*, *Mollusca*, *Arachnida*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Diptera* are dominated by density and biomass. The community of Lake Dukarskoe had the highest value of Shannon index. Macrozoobenthos of the studied reservoirs has high faunistic similarity due to the periodic exchange of species. This mechanism contributes to the mutual enrichment of benthic waters in reservoirs and the maintenance of their diversity in the subarctic tundra.

Key words: zoobenthos; water bodies; south tundra; Indigirka River; Yakutia

Сообщества макрозообентоса тундровых водоемов в низовьях р. Индигирка (Северная Якутия)

А.П. Бурнашева, Н.К. Потапова

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
пр. Ленина, 41, Якутск, 677980, Россия.*

E-mail: a_burnacheva@mail.ru, n.k.potapova@ibpc.ysn.ru

В статье обсуждается таксономический состав зообентоса, плотность, биомасса, индекс видового разнообразия и состав доминирующего комплекса водоемов южной тундры в низовьях р. Индигирка. Исследованиями охвачен 51 водоем: 8 озер, 2 травяно-гипновых болота, 41 мелкий тундровый водоем. Установлено, что состав зообентоса включает 17 таксонов беспозвоночных из 3 типов и 7 классов. Основу его разнообразия представляют типы *Mollusca* и *Arthropoda*. По плотности и биомассе в сообществах доминируют *Amphipoda*, *Mollusca*, *Arachnida*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Diptera*. Наибольшее значение индекса Шеннона отмечено для сообщества оз. Дьюкарское. Выявлено, что макрозообентос исследованных водоемов обладает высоким фаунистическим сходством в связи с периодическим обменом видами. Этот механизм способствует взаимообогащению бентофауны водоемов и поддержанию их разнообразия в условиях субарктических тундр.

Ключевые слова: зообентос; водоемы; южная тундра; р. Индигирка; Якутия

Введение

В Якутии насчитывается свыше 700 тысяч озёр, большинство из которых характеризуется небольшой площадью и малой глубиной (Arzhakova et al., 2007). Наибольшее число озёр наблюдается на северо-востоке республики в пределах Яно-Индибирской, Абыйской и Колымской низменностей. Начало изучению фауны водоемов Якутии было положено в XIX в. участниками многих академических экспедиций, работавшими в этом обширном регионе Восточной Сибири (Starobogatov, Streletskaya, 1967). Эти исследования продолжались в XX в., но в связи с труднодоступностью тундровые озера и болота, как правило, оставались слабо охваченными. В литературе имеются сведения о фауне водоемов бассейнов рек Анабар, Лена и Колыма. Так, из бассейна р. Анабар известен состав брюхоногих моллюсков (Gastropoda), а также виды из 5 отрядов насекомых – Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera (Ushnitskaya, 2007). Бентофауна низовья р. Лены на участке Жиганск–Джарджан представлена 20 группами гидробионтов, среди которых известно 54 вида хирономид (Diptera, Chironomidae) (Ogai, 1987). В устье р. Лены выявлено 112 видов брюхоногих моллюсков и насекомых (Gukov, 2001). Также в арктической зоне Якутии исследован зообентос озёр на о. Тит-Ары в дельте Лены (Larionova, 1968, 1969) и Колымо-Индибирской низменности (Streletskaya, 1972).

Вместе с тем, сообщества зообентоса большинства тундровых озёр Якутии остаются недостаточно изученными, мало данных об их современном состоянии и реакции на климатические и антропогенные изменения среды. Цель нашей работы – изучить состав зообентоса и его основные характеристики в разных типах водоемов в подзоне южных субарктических тундр Яно-Индибирской низменности.

Исследованные водоемы расположены на территории ресурсного резервата «Кыталык» Аллаиховского улуса, площадь которого ограничена побережьем Восточно-Сибирского моря, Яно-Индибирском междуречьем и бассейном р. Хрома и занимает 2598595 га (SPNT of Russia). Резерват создан для сохранения гнездовых угодий редких птиц, в основном водоплавающих, для которых компоненты зообентоса – основной объект питания.

Климат района исследований резко континентальный, средняя годовая температура воздуха колеблется от $-13,2$ до $-14,3^{\circ}\text{C}$. Самый теплый период – вторая половина июля и первая половина августа, средняя температура июля равна $9,7^{\circ}\text{C}$. Средняя продолжительность безморозного периода в южной тундре – 45 дней. Годовая сумма осадков – до 170 мм, но слабое испарение приводит к тому, что вся тундровая зона избыточно увлажнена. Почвы глеевые и скрытноглеевые, примитивные, маломощные. Торфянистость верхнего горизонта – обязательное свойство тундровых почв, в известной мере сближающее их с болотными (Atlas..., 1989; Egorova, 2016).

Материалы и методы исследований

Гидробиологические исследования проводились согласно общепринятым методам (Guidelines..., 1983; Manual, 1983, 1992, Chertoprud, Chertoprud, 2011) в междуречье рр. Бёрёлёх–Гусиная (с 21 июня по 12 июля 2017 г.) и в пойме р. Елонь (с 26 июня по 6 июля 2018 г.). Средняя максимальная суточная температура периода исследований 2017 г. равнялась $7,4^{\circ}\text{C}$, средняя скорость ветра – $5,9$ м/с при минимальном значении 1 м/с и максимальном – 12 м/с. В 2018 г. средняя температура в период работ составляла $13,6^{\circ}\text{C}$, средняя скорость ветра – $5,5$ м/с при min 3 м/с и max – 10 м/с.

Всего исследован 51 водоём разного типа: 8 озёр, 2 травяно-гипновых болота в понижениях тундры, 41 мелкий водоём в бугристо-мочажинном комплексе. Водоёмы бугристо-мочажинного комплекса для удобства обсуждения объединены нами в 5 групп по месту их расположения (табл. 1). Число учетов водных беспозвоночных по годам составило: 2017 г. – 94, 2018 г. – 55. Таким образом, было учтено 973 и 807 особей, соответственно.

Систематика беспозвоночных принята по И.Х. Шаровой (Sharova, 2004), система брюхоногих моллюсков рассмотрена по А.Н. Голикову, Я.И. Старобогатову (Golikov, Starobogatov, 1988). При анализе данных использованы расчеты индексов видового разнообразия Шеннона (Megarran, 1992). Значение отдельных видов в формировании сообщества рассмотрено по частоте встречаемости (pA), градации приняты по Н.А. Ташлыковой (Tashlykova, 2019): при $pA > 50\%$ – константные виды, 20–50% – второстепенные, 20 % – случайные. Анализ фаунистического сходства населения беспозвоночных исследованных водоёмов проведён путём кластерного анализа с использованием расчётов евклидовых расстояний (метод Уарда по количественным данным). Дендрограммы сходства построены с помощью пакета программ PAST, версия 1.57 (Hammer et al., 2006).

Краткая характеристика исследованных водоёмов. Все исследованные нами озёра имеют термокарстовое происхождение, их площадь от 0,5 до $99,7$ км², глубина – около 4, редко 12–15 м. Берега низкие, пологие, заболоченные, с редкой растительностью (Cyperaceae, Poaceae, Ranunculaceae). Дно плоское, грунты представлены илами и торфом (табл. 1). Большинство озёр являются проточными, из них вытекают по 1–2 ручья или речки (рис. 1, 2, а–б). Вскрываются озера во второй половине мая, но в период наших исследований только оз. Хосукун было полностью очищено ото льда. В июне 2017 г. площадь водной поверхности, очищенной ото льда, была самая маленькая на оз. Бакул и Круглое и визуально составляла 30–40%.

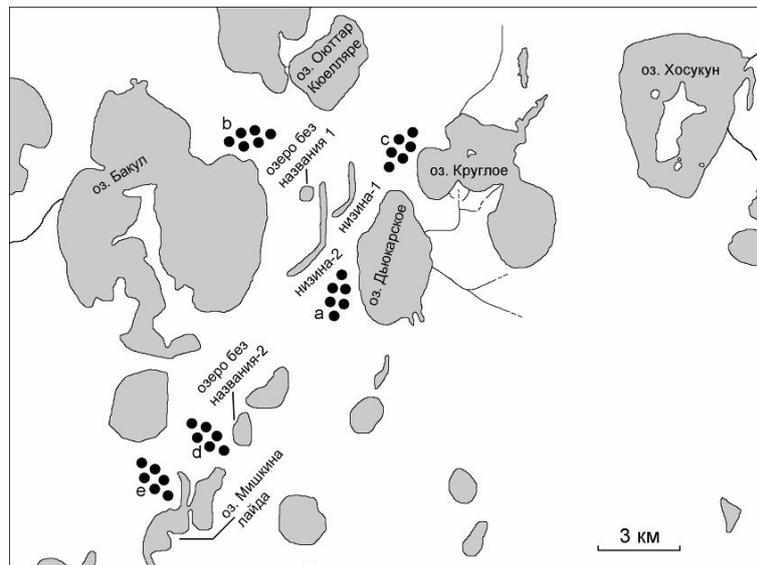


Рис. 1. Карта-схема отбора проб в ресурсном резервате «Кыталык» (черные кружки – мелкие тундровые водоемы бугристо-мочажинного микрокомплекса)

Fig. 1. Map of sampling in the «Kytalyk» resource reserve (black circles – small tundra reservoirs of a hilly-hollow microcomplex).

Таблица 1. Характеристика исследованных водоемов
Table 1. Characteristics of the studied reservoirs

№	Дата	Название водоема	Координаты	Площадь зеркала воды (км ²)	Глубина отбора проб (м)	Тип грунта	Кол-во проб
1	08.07.17	оз. Бакул	70°57'24"N 147°51'47"E	99,7	0,5	ил	5
2	09.07.17	оз. Хосукун	70°58'50"N 148°15'38"E	19,7	0,4	вязкий ил	6
3	08.07.17	оз. Круглое	70°56'57"N 148°02'40"E	14,7	0,6	рыхлый ил	10
4	28.06.17, 05.07.17	оз. Дьюкарское	70°56'35"N 148°00'24"E	10,5	0,55	ил	8
5	08.07.17	оз. Оюттар-Кюелляре	70°58'29"N 147°56'16"E	< 7	0,5	вязкий ил	10
6	03.07.18	оз. Мишкина лайда	70°49'06"N 147°50'07" E	< 2,5	0,5	рыхлый ил	15
7	03.07.17	озеро без названия 1 (озеро б/н-1)	70°56'36"N 147°57'11"E	< 1	0,45	ил, дерновина	5
8	03.07.18	озеро без названия 2 (озеро б/н-2)	70°50'02"N 147°50'05"E	< 1	0,4	ил	10
9	03.07.17	осоково-гипновое болото 1 (низина-1)	70°56'30"N 147°58'27"E	<75x10 ⁻⁵	0,2	дерновина	5
10	03.07.17	осоково-гипновое болото 2 (низина-2)	70°56'34"N 147°57'36"E	<75x10 ⁻⁵	0,22	дерновина	5
11	28.06.18	группа мелких водоемов на берегу оз. Дьюкарское (а)	70°56'27"N 147°59'50"E	57x10 ⁻⁵	0,3 в среднем	дерновина	20
12	03.07.17, 04.07.17	то же, по дороге к оз. Бакул (b)	70°56'49"N 147°57'54"E	26x10 ⁻⁵	0,21 в среднем	дерновина	16
13	27.06.17, 04.07.17	то же, по дороге к оз. Круглое (c)	70°57'10"N 148°01'29"E	12x10 ⁻⁵	0,24 в среднем	дерновина	7
14	02.07.18	то же, на берегу озера без названия 2 (d)	70°49'51"N 147°50'05"E	<45x10 ⁻⁵	0,25 в среднем	дерновина	15
15	03.07.18	то же, на берегу оз. Мишкина лайда (e)	70°49'13"N 147°49'53"E	<35x10 ⁻⁵	0,33 в среднем	дерновина	15

Травяно-гипновые болота занимают относительно ровные отрицательные элементы рельефа тундры, могут образовываться на месте усыхающих озер (рис. 2, в–г). Они, как правило, мелководны, имеют продолговатую форму, площадь не превышает 0,5 км², глубина – 0,2 м. Растительные сообщества по берегам болот представлены осоками (*Carex*), подбелом (*Andromeda*), мхами и карликовой березой (*Betula nana* subsp. *exilis*).

Болота на территории резервата также встречаются в бугристо-мочажинных микрокомплексах (рис. 2, д-е). Они представляют собой мелкие водоемы, располагающиеся в понижениях между буграми кустарничково-травяной зеленомошной или редкокустарничковой влагилицнопушицевой тундры. Имеют различные контуры в зависимости от форм трещин и бугров, площадь одного водоема в среднем $2,2 \times 10^{-5}$ км², глубина – 0,27 м. Исследованные нами группы включают от 7 до 20 водоемов, средняя площадь группы около 35×10^{-5} км². На буграх толстый мохово-лишайниковый покров из видов *Cetraria*, *Aulacomnium*, *Sphagnum*, среди которых произрастают осоки, подбел, береза, ивы (*Salix*), багульник стелющийся (*Ledum decumbens*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*).



Рис. 2. Исследованные водоёмы: озера (а-б), осоково-гипновые болота в понижениях (в-г), мелкие тундровые водоемы (д-е)

Fig. 2. Investigated reservoirs: lakes (a-b), sedge-hypnovae bogs in depressions (в-г), small tundra reservoirs (д-е)

Результаты и их обсуждение

Раннелетняя бентофауна водоемов РР «Кыталык» сложена в основном широко распространенными пресноводными формами беспозвоночных. Всего, в 149 количественных учетах было обнаружено 17 таксонов беспозвоночных различного ранга, относящихся к 3 типам и 7 классам (табл. 2).

Круглые черви (Annelida) в водоемах РР «Кыталык» представлены малоцетинковыми червями (Oligochaeta) и пиявками (Hirudinea). Их распределение в исследуемых водоемах неоднородно. Так, олигохеты реже встречаются в озерах и болотах, чаще – в небольших тундровых водоемах, пиявки отмечены только в озерах в 2017 г. Частота встречаемости (р_н) аннелид в 2017 г. невелика, в 2018 г. они могут быть отнесены к второстепенным таксонам (табл. 2). Показатели их плотности и биомассы незначительны (табл. 3).

Таблица 2. Состав фауны зообентоса водоемов РР «Кыталык»

Table 2. The composition of the zoobenthos fauna of the water bodies «Kytalyk» resource reserve

Тип	Класс	Отряд	Семейство	Частота встречаемости (%)	
				2017	2018
Annelida	Oligochaeta	?	?	18	25
	Huridinea	?	?	3	—
Mollusca	Gastropoda	Lymnaeiformes	Lymnaeidae	—	8
	— « — « —	— « — « —	Physidae	38	83
	— « — « —	— « — « —	Planorbidae	18	67
	Bivalvia	?	?	—	17
Arthropoda	Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	75	92
	Arachnida	Aranei	?	8	17
	— « — « —	Acariformes	?	25	25
	Insecta-Ectognatha	Plecoptera	Perlodidae	—	8
	— « — « —		Nemouridae	13	—
	— « — « —	Coleoptera	?	10	42
			Dytiscidae	—	8
	— « — « —	Trichoptera	?	25	100
	— « — « —	Diptera	Chaoboridae	—	17
	— « — « —		Chironomidae	23	58
	— « — « —		Culicidae	25	33

Моллюски (Mollusca) представлены двумя классами: двустворчатые (Bivalvia) и брюхоногие (Gastropoda), среди последних известны виды из трех семейств: Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae. Моллюски активно заселяют все типы водоемов, образуя группировки, различные как по составу, так и по частоте распределения. Наиболее часто в пробах регистрировались представители семейства Physidae (рF: 2017 – 38%, 2018 – 83%), катушки (Planorbidae) попадались с меньшей частотой (18 и 67%), а двустворчатые (рF 2018 – 17%) и прудовики (Lymnaeidae) встречались единично (рF 2018 – 8%). По этому показателю суммарно моллюсков можно отнести к константным сообществам (табл. 2). Если рассматривать отдельно семейства, то сообщества физид и катушек в 2017 г. являются второстепенными, в 2018 г. – константными. Наиболее разнообразны моллюски в озерах, в этом типе водоемов обнаружены все 4 таксономические группы. Максимальные значения их плотности и биомассы отмечены в оз. Хосукун – 116,9 экз./м² и 4,97 г/м², соответственно (табл. 3).

Членистоногие (Arthropoda) представляют основу разнообразия макрозообентоса водоемов района исследований и включают представителей 3 классов: Crustacea, Arachnida и Insecta.

Ракообразные (Crustacea) в водоемах резервата представлены бокоплавами (Amphipoda). Они населяют все типы водоемов, но на данный момент не выявлены в оз. Бакул, Хосукун и Оюттар Кюелляре. Амфиподы по показателю рF (табл. 2) являются постоянным компонентом большинства водоемов (2017 – 75%, 2018 – 92%). Показатели их плотности и биомассы в целом выше в небольших водоемах бугристо-мочажинного комплекса, чем в озерах и болотах (табл. 3).

Паукообразные (Arachnida) представлены 2 отрядами: пауки (Aranei) и клещи (Acariformes). Распределение пауков по типам водоемов показывает, что они чаще встречаются в небольших водоемах бугристо-мочажинного комплекса, чем в озерах и болотах. Показатель рF пауков невелик (2017 – 8%, 2018 – 17%), т.е. их сообщества можно отнести к случайным в водоемах. **Клещи (Acariformes)** отмечаются в мелких тундровых водоемах, болотах и мелководных озерах, где есть произрастающие из воды осоки или злаки. По годам частота их встречаемости остается неизменной (рF=25%), они составляют второстепенный компонент сообществ. В общем, плотность и биомасса паукообразных в изученных озерах и низинах незначительна, а в мелких тундровых водоемах достигают 14 экз./м² и 0,03 г/м².

Насекомые (Insecta) составляют, как правило, большое разнообразие в водоемах Якутии и здесь включают виды следующих отрядов – Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera.

Веснянки (Plecoptera) представлены видами из семейств Perlodidae и Nemouridae. Веснянки избирательны, населяют озера и лишь, изредка, встречаются в других типах водоемов. В 2017 г. в четырех озерах и в мелких водоемах на берегу оз. Оюттар Кюелляре были отмечены веснянки семейства Nemouridae (рF= 13%), в 2018 г. в более южной части резервата, в одном озере – семейства Perlodidae (рF= 8%). В пользу того, что Nemouridae более приспособлены к жизнедеятельности в северных водоемах говорят цифры: значения их плотности и биомассы достигают до 18,2 экз./м² и 0,21 г/м², в то время как Perlodidae – до 1,4 экз./м² и 0,01 г/м², соответственно.

Жесткокрылые (Coleoptera) представлены личинками из различных семейств и имаго сем. Dytiscidae. Их распределение в раннелетний период связано в большей степени с неглубокими и прогреваемыми водоемами бугристо-мочажинного комплекса, чем с озерами и болотами. По частоте встречаемости рF жесткокрылые являются

скорее второстепенным элементом зообентоса (2017 – 10, 2018 – 50%), причем личинки отмечались нами чаще, чем имаго плавунцов. Значения плотности и биомассы отряда в общем невелики и составляют 8 экз./м² и 0,07 г/м².

Ручейники (Trichoptera) отмечены в озерах и мелких водоемах бугристо-мочажинного комплекса. Выявлены во всех исследованных озерах, значения их рF (2017 – 25%, 2018 – 100%) свидетельствуют о том, что они образуют устойчивое сообщество.

В некоторых водоемах бугристо-мочажинного комплекса плотность ручейников значительна (до 67,6 экз./м², в озерах до 26,6), тогда как показатели биомассы больше в озерах (до 3,64 г/м², в тундровых водоемах до 0,64).

В пробах, отобранных в последние дни наших исследований (04-09.07.2017 и 03.07.2018), увеличилась доля пустых домиков, что связано с началом массового вылета имаго ручейников. Виды Trichoptera, собранные в водоемах РР «Кыталык», используют для постройки домиков в основном травинки и мох, реже их комбинацию.

Двукрылые (Diptera) в их составе выявлены виды из семейств Chaoboridae, Chironomidae, Culicidae. Для каждого семейства характерны свои особенности распределения. Например, представители семейства Chaoboridae отмечались редко и только в тундровых водоемах у озера в 2018 г. (рF=17%). Хирономиды зарегистрированы в мелких водоемах и озерах, несмотря на вылет имаго некоторых видов, в пробах зообентоса рF выше (2017 – 23%, 2018 – 58%). В раннелетних пробах 2017 г. кровососущие комары встречаются во всех мелких водоемах (рF=33%).

В 2018 г. комары также тяготеют к водоемам бугристо-мочажинного комплекса (рF=27%), но в пробах количество экзвивев в разы больше, чем личинок и куколок комаров.

Несколько теплых дней подряд в начале июля 2018 г. привели к массовому выводу имаго, в связи с чем плотность Culicidae в водоемах начала снижаться. В районе исследования основным нападающим видом комаров является *Ochlerothatus impiger* (Walker, 1841), наравне с ним по нашим данным комплекс кровососущих видов составляют *Oc. nigripes* (Zetterstedt, 1838) и *Oc. hexodontus* Dyar, 1916 (Potarova, 2015).

Хотя по показателям рF сообщество двукрылых можно отнести к константным сообществам, их плотность и биомасса не велики (до 16,8 экз./м² и до 0,14 г/м²).

Таким образом, в 2017 г. в исследованных пробах чаще всего встречались Gammaridae (75%), Physidae (38%), Acariformes, Trichoptera и Culicidae (по 25%). В 2018 г. преобладали Trichoptera (100%), Gammaridae (92%), Physidae (83%), Planorbidae (67%), Chironomidae (58%). В целом, значения частоты встречаемости таксонов (рF) в 2018 г. выше, что можно объяснить более ранней весной и высокими температурами воздуха.

Таблица 3. Показатели плотности (D, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) макрозообентоса, значения индекса видового разнообразия Шеннона (H') в водоемах РР «Кыталык» в раннелетний период 2017-2018 гг.

Table 3. Density (D, ind/m²) and biomass (B, g/m²) of macrozoobenthos, values of Shannon species diversity index (H') in the waters resource reserve "Kytalyk" in the early summer period of 2017-2018

Водоем	Бентос		Oligochaeta		Hirudinea		Mollusca		Amphipoda		Arachnida		Plecoptera		Coleoptera		Trichoptera		Diptera		H'		
	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B	D	B			
Озера																							
Бакул	1,4	0,07	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,4	0,07	—	—	0	
Хосукун	165,2	5,27	—	—	—	—	116,9	4,97	—	—	3,5	<0,01	2,1	0,02	—	—	—	26,6	0,14	16,1	0,14	0,90	
Круглое	4,9	0,41	—	—	—	—	—	—	4,9	0,41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	
Дьюкарское	64,4	1,88	—	—	4,9	0,56	4,9	0,28	16,8	0,67	—	—	18,2	0,21	1,4	0,01	—	2,8	0,01	15,4	0,14	1,66	
Оюттар Кюелляре	19,6	0,38	0,7	0,01	—	—	12,6	0,28	—	—	—	—	3,5	0,07	—	—	—	2,1	0,01	0,7	0,01	1,11	
Мишкина лайда	20,0	2,99	—	—	—	—	0,7	1,89	25,2	0,12	0,7	<0,01	—	—	0,7	0,07	—	18,9	0,91	—	—	0,89	
озеро б/н-2	25,9	2,64	—	—	—	—	4,9	0,85	8,4	0,17	—	—	1,4	0,01	—	—	—	10,5	1,54	0,7	0,07	1,30	
озеро б/н-1	71,4	4,72	—	—	—	—	30,8	0,98	8,4	0,04	1,4	<0,01	11,2	0,14	—	—	—	18,2	3,64	1,4	<0,01	1,41	
Осоково-глинистые болота в понижениях тундры																							
низина-1	35,0	0,2	1,4	0,07	—	—	1,4	0,01	26,6	0,1	1,4	<0,01	—	—	2,8	0,01	—	—	—	—	1,4	0,01	0,93
низина-2	59,8	0,64	—	—	—	—	22,0	0,49	19,6	0,08	1,4	<0,01	—	—	—	—	—	—	—	—	16,8	0,07	1,18
Тундровые водоемы в бугристо-мочажинном комплексе																							
у оз. Дьюкарское (а)	73,3	2,58	4,9	0,04	—	—	16,2	2,4	39,9	0,08	5,6	0,03	—	—	0,7	0,01	—	1,8	0,02	4,2	<0,01	1,34	
у оз. Бакул (b)	97,1	0,5	—	—	—	—	1,3	0,13	80,9	0,33	4,4	<0,01	0,4	<0,01	—	—	—	1,8	0,02	8,3	0,02	0,65	
у оз. Круглое (с)	155,1	0,38	2,0	0,01	—	—	1,0	0,02	128,1	0,27	14,0	<0,01	—	—	2,0	0,01	—	—	—	—	8,0	0,07	0,67
у озера б/н-2 (d)	154,5	1,16	0,4	<0,01	—	—	25,3	0,55	39,2	0,04	4,4	<0,01	—	—	8,0	0,02	—	61,2	0,49	16,0	0,06	1,51	
у оз. Мишкина лайда (e)	152,2	2,84	0,8	<0,01	—	—	36,8	2,13	42,4	0,04	1,4	<0,01	—	—	0,4	<0,01	—	67,6	0,64	2,8	0,03	1,22	

В исследованных нами озерах индекс видового разнообразия Шеннона (H') принимает значения от 0 до 1,66 (табл. 3). Нулевое значение H' отмечено в озерах с наименьшей плотностью водных беспозвоночных Бакул (1,4 экз./м²) и Круглое (4,9). Озеро Бакул – самое крупное из всех исследованных, на дату отбора проб (08.07.17) масса нарастающего льда, занимавшая 40% зеркала воды, была сдвинута сильным ветром к северо-западному берегу. В этом водоеме были отмечены только насекомые отряда Trichoptera. На оз. Круглое лед покрывал около 30% площади, берега были сильно обрушены, поэтому пробы были отобраны среди полузатонувших растений и содержали только Gammaridae.

Максимальное значение H' отмечено для сообщества зообентоса оз. Дьюкарское (1,66), которое характеризуется наибольшим числом таксонов (7). Здесь обитают представители Mollusca, Gammaridae, Plecoptera, Trichoptera,

Diptera – постоянные компоненты бентофауны озер резервата, а также редко встречающиеся в озерах Coleoptera и зарегистрированные только в этом сообществе Hirudinea.

Второе место по разнообразию бентофауны занимает озеро без названия-1 ($H'=1,41$), где помимо вышеназванных основных таксонов, отмечены Arachnida.

Наибольшая плотность бентофауны ($165,2$ экз./м²) и биомасса зообентоса ($5,27$ г/м²) отмечаются в оз. Хосукун, которое занимает пятое место по значению индекса видового разнообразия ($H'=0,90$). В сообществе этого озера доминируют Mollusca, также довольно высока плотность Trichoptera и Diptera. В связи с этим на берегах и острове этого неглубокого озера в период линьки кормятся тысячи водоплавающих птиц.

Вопреки нашим ожиданиям, значения плотности, биомассы и индекса видового разнообразия озер РР «Кыталык» оказались разбросаны в достаточно широких пределах (табл. 3). Эти показатели строго зависимы от температуры воды, на которую влияет ряд факторов: глубина снежного покрова на поверхности озера, сроки освобождения ото льда, сила и направление ветра, глубина и характер дна, температура воздуха.

Травяно-гипновые болота обладают более схожими, по сравнению с изученными озерами, условиями и характеристиками. Показатели H' в болотах составляют $0,93$ и $1,18$, плотности – $35,0$ и $59,8$ экз./м², биомассы – $0,2$ и $0,64$ г/м² (табл. 3). Обязательными компонентами зообентоса, присутствующими в сообществах обеих низин, являются Mollusca, Amphipoda, Arachnida, Diptera, только в первой низине встречаются Oligochaeta и Coleoptera. Большее значение индекса разнообразия Шеннона во второй низине, отмеченное при меньшем количестве обнаруженных в ней таксонов, обусловлено их сравнительно высокой выравненностью. Если в низине-2 доли таксонов Mollusca, Amphipoda и Diptera примерно равны между собой, то в низине-1 доля Amphipoda выше таковой остальных 5 таксонов в 9,5–19 раз.

Показатели индекса Шеннона **мелких водоемов бугристо-мочажинного комплекса** варьируют от $0,65$ до $1,51$, что укладывается в границы значений H' озер и болот. Наибольшие значения H' отмечены для группы водоемов у озера без названия-2 ($H'_d=1,34$) и оз. Дьюкарское ($H'_a=1,34$).

Мелкие водоемы в основном населены представителями 7 таксонов: Oligochaeta, Mollusca, Amphipoda, Arachnida, Coleoptera, Trichoptera, Diptera. Из них в качестве доминантов по плотности можно указать Amphipoda, которые преобладают во всех группах тундровых водоемов, а также Mollusca и Trichoptera, чей вклад в сообщество наиболее значим в южных группах (d, e).

Наименьшее значение индекса Шеннона зарегистрировано для группы водоемов у оз. Бакул ($H'_b=0,65$), структура бентофауны которой имеет свои особенности. Здесь из вышеуказанного списка выпадают 2 таксона: Oligochaeta, Coleoptera – и присутствуют Plecoptera, отмеченные нами только в сообществах озер.

По плотности зообентоса на первом месте идут мелкие тундровые водоемы у оз. Круглое ($D_c=155,1$ экз./м²), затем у озера без названия-2 ($D_d=154,5$) и оз. Мишкина лайда ($D_e=152,2$). На порядок ниже плотность беспозвоночных в остальных двух группах мелких водоемов ($D_a=73,3$, $D_b=97,1$).

Но, в целом, значения плотностей бентофауны тундровых водоемов выше, чем во всех остальных изученных низинах и озерах, за исключением оз. Хосукун. Повышенная плотность сообществ зообентоса мелких водоемов объясняется относительно комфортной температурой воды, достигаемой за счет быстрого прогрева в первые теплые дни сезона.

Значения биомассы относительно высоки и сопоставимы с таковой озер, только в тех группах тундровых водоемов, средняя глубина которых превышает $0,3$ м ($B_a=2,58$ г/м², $B_e=2,84$ г/м²). Скорее всего, это связано с тем, что неглубокие водоемы непостоянные, в течение летнего периода могут сильно сокращаться в размерах и в основном населяются молодью.

Таким образом, выявлено, что в раннелетний период в подзоне южных субарктических тундр основные параметры изученных водоемов практически не дифференцируются по типам водоемов и варьируют довольно широко. Основным лимитирующим фактором, ограничивающим повышение биологического разнообразия, плотности и биомассы бентофауны, является температура воды.

С целью выявления наиболее однородных по макрозообентосу групп водоемов нами был проведен кластерный анализ, результаты которого представлены на рисунке 3.

На дендрограмме раннелетние сообщества водоёмов РР «Кыталык» подразделяются на 2 группы, достоверность кластеризации которых подтверждается бутстреп-анализом. Первая группа включает 4 сообщества, характеризующиеся незначительным разнообразием ($H'=0-0,93$) и доминированием Amphipoda (их доля в структуре фауны от $0,76$ до 1).

Остальные таксоны по отдельности достигают доли $0,09$. Ветвь, обозначающая оз. Круглое, разделяется от других первой, так как зообентос этого озера в момент отбора проб был представлен исключительно Amphipoda.

Вторая группа объединяет остальные 11 ветвей, связанных между собой преобладанием других таксонов или превалированием амфипод, но с долей $\leq 0,54$. Внутри она дробится на 3 подгруппы и одну отдельную ветвь – оз. Бакул, в сообществе которого в период наших исследований были зафиксированы только ручейники (Trichoptera). Первая подгруппа представлена сообществами трёх озёр: Хосукун, Оюттар Кюелляре и озера без названия-2. Здесь индекс Шеннона сравнительно выше и варьирует от $0,90$ до $1,30$, доминантами являются Mollusca ($0,43-0,71$), субдоминантами – Trichoptera ($0,14-0,25$), во всех трех озерах присутствуют Plecoptera ($0,01-0,17$).

Вторая подгруппа – это три ветви, обозначающие оз. Дьюкарское, тундровые водоемы на берегу этого озера (a) и осоково-гипновое болото неподалеку от них (низина-2). В этих сообществах индекс разнообразия (H') изменяется в

небольших пределах (от 1,11 до 1,34), доминируют Gammaridae (0,26–0,54), субдоминантами являются Mollusca (0,08–0,37) и Diptera (0,06–0,28). Хотя 3 сообщества принадлежат разным типам водоемов и имеют свои отличия в структуре фаун, их объединение в один довольно плотный кластер позволяет нам предположить слияние этих водоемов в наиболее обводненные годы и последующий обмен фаунами.

Третья подгруппа образована сообществами четырех водоёмов: оз. Мишкина лайда, озера без названия-1, а также группы мелких водоемов e и d. В этом кластере макрозообентос оз. Мишкина лайда играет особую роль, так как оно занимает промежуточное положение между предыдущим и обсуждаемым кластером. Сообщество этого озера обладает признаками обеих подгрупп: доминированием Gammaridae (0,54) и в то же время высокой долей Trichoptera (0,4). Также Мишкина лайда выделяется в подгруппе более низким значением индекса Шеннона ($H'=0,89$), тогда как остальные 3 водоема характеризуются максимальными значениями разнообразия среди всех исследованных в резервате ($H'=1,22-1,51$). Таким образом, в последнем кластере, за исключением сообщества оз. Мишкина лайда, доминируют Trichoptera (0,39–0,44), вторым по доле таксоном являются Amphipoda (0,25–0,32), третьим – Mollusca (0,15–0,24).

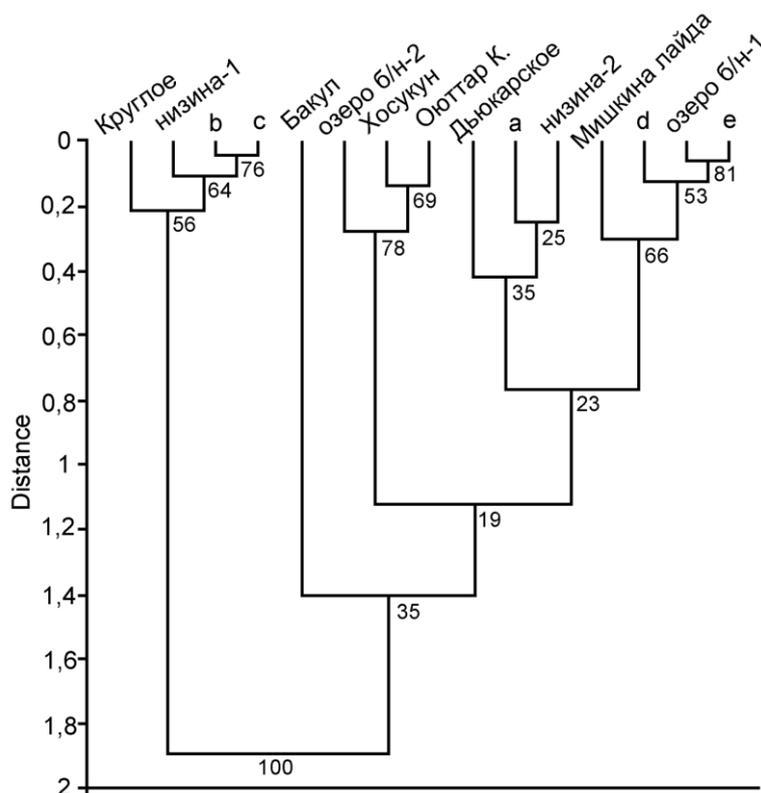


Рис. 3. Сходство раннелетних сообществ зообентоса исследованных водоемов. Обозначения см. в табл. 1. Бутстрап значения (в %) даны у основания кластеров

Fig. 3. The similarity of the early summer communities of zoobenthos of the studied reservoirs. Bootstrap values (%) are given at the bottom of the clusters (see Table 1 for designations).

Результаты, полученные путем кластерного анализа, свидетельствуют, во-первых, о том, что в раннелетний период в сообществах макрозообентоса большинства исследованных водоёмов преобладают ракообразные из семейства гаммарусовых, являющиеся наиболее полноценным кормовым объектом по минеральному и аминокислотному составу (Маликова, 1956). Сообщества трех водоёмов, где доминируют моллюски, довольно богаты другими беспозвоночными, такими как веснянки, ручейники, хирономиды и др., которые также играют большую роль в питании рыб и водоплавающих птиц. Во-вторых, высокое фаунистическое сходство макрозообентоса исследованных водоемов различного типа позволяет предположить их слияние и обмен организмами в наиболее увлажненные годы, что очень важно с точки зрения поддержания их существования и взаимообогащения в суровых для живых организмов климатических условиях субарктических тундр.

Заключение

Таким образом, в исследованных тундровых водоемах в низовье р. Индигирка выявлено 17 таксонов беспозвоночных, относящихся к 3 типам и 7 классам. В раннелетний период в бентофауне большинства исследованных водоёмов доминирующими таксонами являются Amphipoda и Mollusca. Кроме того, в озерах довольно высока плотность и биомасса Trichoptera, Plecoptera, Diptera, в водоемах бугристо-мочажинного

комплекса – Trichoptera, Diptera, Arachnida. В 2017 г. в исследованных пробах чаще всего встречались Gammaridae (75%), Physidae (38%), Acariformes, Trichoptera, Culicidae (по 25%), в 2018 г. – Trichoptera (100%), Gammaridae (92%), Physidae (83%), Planorbidae (67%) и Chironomidae (58%). В 2018 г. для всех таксонов значения частоты встречаемости (pF) выше, что объясняется сравнительно ранней весной, сравнительно высокими температурами воздуха и, возможно, более южным расположением точек отбора проб.

Основные характеристики сообщества макрозообентоса тундровых водоемов РР «Кыталык» соответствуют сезону исследования и географическому положению водоемов. Так, средние значения изученных параметров составляют: индекс Шеннона – 0,98 (max=1,66, min=0), плотность – 73,3 экз./м² (max=165,2, min=1,4), биомасса – 1,8 г/м² (max=5,27, min=0,07). Наибольшее значение индекса видового разнообразия отмечено для сообщества оз. Дьюкарское, наибольшие показатели плотности и биомассы – для сообщества оз. Хосукун, также довольно высокой плотностью характеризуются сообщества зообентоса мелких тундровых водоемов. Полученные результаты показывают, что параметры варьируют в широких пределах и практически не дифференцируются по типам водоемов. Выявлено, что в условиях южной субарктической тундры основным лимитирующим фактором является температура среды, т.е. воды.

При помощи кластерного анализа установлено, что макрозообентос исследованных водоемов различного типа обладает высоким фаунистическим сходством, что позволяет предположить возможность обмена видами в наиболее увлажненные годы. В связи с этим происходит не только взаимообогащение водоемов, но и поддерживается устойчивое разнообразие гидробионтов, создаются рефугиумы для выживания и восстановления видов в суровых климатических условиях субарктических тундр. Таким образом, не только крупные озера, распространенные в большом количестве на территории РР «Кыталык», но и мелкие эфемерные водоемы, образующиеся в мочажинно-бугорковом микрокомплексе тундр, вносят значительный вклад в биоразнообразие северных экосистем.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность с.н.с. ИБПК СО РАН, к.б.н. А.А. Егоровой за геоботанические консультации, г.н.с., д.б.н. Н.Н. Винокурову за ценные советы при написании статьи. Работа поддержана базовым проектом АААА-А17-117020110058-4 «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение».

References

- Arzhakova, S.K., Zhirkov, I.I., Kusatov, K.I., Androsov, I.M. (2007). Rivers and Lakes of Yakutia: a quick reference. Yakutsk: Bichik (In Russian).
- Atlas of Agriculture of the Yakut Autonomous Soviet Socialist Republic (1989). Moscow: Main Department of Geodesy and Cartography (In Russian).
- Chertoprud, M.V., Chertoprud, E.S. (2011). A brief determinant of freshwater invertebrates in the center of European Russia. Moscow (In Russian).
- Egorova, A.A. (2016). Conspectus florae of the Arctic Yakutia: plantae vascular. Novosibirsk: Nauka (In Russian).
- Golikov, A.N., Starobogatov, Ya.I. (1988). Questions phylogeny and gastropod mollusks. Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 187, 4–77. (In Russian).
- Guidelines for the collection and processing of materials in hydrobiological studies on freshwater bodies. (1983). Zoobenthos and its products. Leningrad: GosNIORH (In Russian).
- Gukov, A.Yu. (2001). Hydrobiologie of the Lena mouth area. Moscow: Scientific World (In Russian).
- Hammer, H., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2006). PAST – Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. Paleontologica electronica, 4, 1–9.
- Larionova, A.M. (1968). Chironomid larvae of the lakes of the Tit-Arin group and the lake. Dolgan. Hydrobiological Journal, 4(3), 59–63. (In Russian).
- Larionova, A.M. (1969). The role of mollusks in the benthos biomass and fish nutrition in tundra lakes and Central Yakutia. Questions of Malacology in Siberia. Proceed. Interuniversity scientific-methodical conference on the study of freshwater mollusks of Siberia. Tomsk: Tomsk University Press, 127–128. (In Russian).
- Malikova, E.M. (1956). The nutritional value of some invertebrates as fish food. Biochemistry, 21(2), 173–181. (In Russian).
- Magurran, A.E. (1992). Ecological diversity and its measurement. Moscow: Mir (In Russian).
- Ogai, R.I. (1987). Zoobenthos and its faunistic composition. Ecological Features of the Hydrobionts of Lower Lena. Yakutsk: Publishing House of the Yakutsk Branch of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences (In Russian).
- Potapova, N.K. (2015). Distribution and composition of mosquito species (Diptera, Culicidae) in Yakutia. Euroasian entomological journal, 14(2), 162–170. (In Russian).

- Sharova, I.Kh. (2003). Invertebrate zoology. Moscow: Vlado (In Russian).
Specially Protected Natural Territories of Russia. IAS "Protected Areas of the Russian Federation". Available from: <http://oopt.aari.ru/> (accessed 15.03.2019-19.04.2017) (In Russian).
- Starobogatov, Ya.I., Streletskaya, E.A. (1967). Composition and zoogeographical characteristics of freshwater malacofauna of Eastern Siberia and the north of the Far East. Mollusks and their role in biocenoses and the formation of fauna. Leningrad (In Russian).
- Streletskaya, E.A. (1972). Zoobenthos of the lakes of the Kolymo-Indigirskaya lowland and its role in feeding fish. Fisheries development of the lakes of the Middle Kolyma basin. Yakutsk: Yakut Book Publishing House (In Russian).
- Tashlykova, N.A. (2019). The composition of algae in the Lake Arachley during spring- summer period (Transbaikal region). *Acta biologica Sibirica*, 5(1), 47-52, doi: <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i1.5190> (in Russian).
- Ushnitskaya, L.A. (2007). Zoobenthos of the Anabar basin. *Biology of Anabar River*. Yakutsk (In Russian).

Citation:

Burnasheva, A.P., Potapova, N.K. (2019). The communities of macrozoobenthos in tundra water bodies in low reaches of the Indigirka River (North-East Yakutia). *Acta Biologica Sibirica*, 5(2), 40-49.

Submitted: 14.04.2019. **Accepted:** 09.06.2019

crossref <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v5.i2.5931>



© 2019 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).