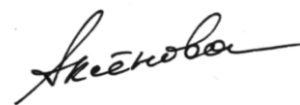


На правах рукописи



АКСЁНОВА Ольга Владимировна

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ И ЭЛЕМЕНТЫ
ПИЩЕВОЙ СЕТИ В УСЛОВИЯХ СУБАРКТИЧЕСКОЙ
ГИДРОТЕРМАЛЬНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ (НА ПРИМЕРЕ УРОЧИЩА
ПЫМВАШОР В ПОЛЯРНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ)**

03.02.08 – экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Сыктывкар – 2013

Работа выполнена в лаборатории комплексного анализа наземной и космической информации для экологических целей Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (ИЭПС УрО РАН)

Научный руководитель: **Болотов Иван Николаевич**, доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе Института экологических проблем Севера УрО РАН

Официальные оппоненты: **Лукин Анатолий Александрович**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН

Захаров Александр Борисович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией ихтиологии и гидробиологии Института биологии Коми научного центра УрО РАН

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»

Защита состоится «25» декабря 2013 г. в 12-30 часов на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28.
Факс: (8212) 240163.

E-mail: dissovet@ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК РФ и ИБ Коми УрО РАН по адресу: <http://www.ib.komisc.ru>.

Автореферат разослан: «_____» ноября 2013 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

 Кудяшева Алевтина Григорьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Гидротермальные экосистемы широко распространены по всему земному шару, как на суше, так и в океане. Значительное число публикаций, посвящено биоте океанических гидротерм (Биология гидротермальных систем, 2003; Гебрук, 2003; Экосистемы атлантических гидротерм, 2006; Галкин, 2010 и др.), в то время как степень изученности специфики пресноводных гидротермальных экосистем остается на незаслуженно низком уровне. Большинство из них на сегодняшний день значительно антропогенно преобразованы в бальнеологические курорты, водолечебницы, санатории и т.п., и утратили свой естественный облик. Тем не менее, гидротермальные экосистемы являются уникальными «лабораториями», в которых обеспечивается постоянство условий обитания, как для флоры, так и для фауны (Функционирование ... , 2011). Целый ряд работ описывает флору континентальных гидротерм (Gates, 1914; Kagawa, 1940; Smith, 1981; Липшиц, 1936; Тихомиров, 1957; Трасс, 1963; Чернядьева и др., 2005 и др.). Имеются публикации, посвященные отдельным таксономическим группам водной фауны, населяющей источники (Жадин, 1937; Экосистемы ... , 1981; Лаенко, 1981; Хмелева, 1985; Круглов, Старобогатов, 1989; Уникальные объекты, 1990; Лобкова, 2001; Ситникова, 2006; Галимзянова и др., 2007; Жарков, Побережная, 2008; Тахтеев и др., 2009; Есин, 2012 и др.). За рубежом интерес к этой проблеме существенно возрос в последние десятилетия (Stockner, 1971; Zilch, 1972; Collins et al., 1976; Kamler, Mandrecki, 1978; Reischutz, 1980; Biodiversity of..., 1995; Pmonen, Paasivirta, 2005; Garbuz et al., 2008; Friberg et al., 2009; Woodward et al., 2010; Demars et al., 2011 и др.).

Однако эти сведения в большинстве случаев имеют региональный характер и разбросаны в большом числе различных литературных, фондовых и архивных источников. Так, в настоящее время недостаточно сведений по оценке уровня потребления биологических ресурсов термальных источников рыбным населением рек, в которые эти источники разгружаются, хотя это важнейший показатель, отражающий взаимосвязь азональных элементов с экосистемами зонального типа. Практически не разработан вопрос о трансформации жизненных циклов гидробионтов в условиях термальных источников по сравнению с зональными водными системами, хотя такие данные опубликованы для отдельных источников (Голубев, Лаенко, 1982; Гигиняк, Байчоров, 1987; Тахтеев, 2009 и др.). Нельзя не учитывать и тот факт, что сохранившие свой естественный облик гидротермальные экосистемы являются природными моделями термических загрязнений, которые вызывают изменение температуры среды в связи с выбросами нагретых или охлажденных вод в окружающую среду (тепловые станции, котельные, предприятия ЦБП и др.) в водные объекты. Несомненный интерес вызывают вопросы изучения фауны, структуры и экологии популяций гидробионтов, населяющих гидротермы высоких широт, установления трофических связей между ними и выявления типов адаптаций к обитанию в экстремальных условиях среды, которые на сегодняшний день остаются открытыми.

Целью настоящей работы явилось изучение структуры сообщества гидробионтов, населяющих термальные источники урочища Пымвашор и прилегающие к ним водотоки, особенностей их экологии, трофической структуры и пространственного распределения.

Для достижения указанной цели в процессе исследования решали следующие **задачи**:

1) определить таксономическую структуру населения гидробионтов, обитающих в пределах гидротермальной экосистемы Пымвашор и выявить ее сезонные изменения;

2) рассмотреть популяционные характеристики и адаптивные приспособления массовых видов гидробионтов, населяющих термальные источники;

3) оценить влияние экологических факторов на таксономическую структуру и плотность населения макрозообентоса в водотоках урочища;

4) изучить кормовую базу и изменение характера питания наиболее массового вида рыб, обитающего в пределах урочища, и дать его морфобиологическую характеристику.

Положения, выносимые на защиту.

1) В гидротермальной экосистеме формируются специфические монодоминантные бентосные сообщества с упрощенной структурой, низким видовым разнообразием и высокой плотностью особей.

2) Гидротермальная экосистема является значимым источником кормовых ресурсов для бентосоядных рыб, заселяющих водоток в зоне разгрузки гидротерм.

Научная новизна. На основе комплексного анализа данных литературы и выполненных исследований проведено обобщение имеющихся сведений о фауне континентальных гидротермальных сообществ. Впервые получены сведения о структуре населения гидробионтов и о видовом составе и обилии моллюсков уникальной субарктической гидротермальной экосистемы урочища Пымвашор. Для исследуемого района автором выявлено шесть видов рыб и 18 таксономических групп донных беспозвоночных. Рассмотрено пространственное распределение бентосного населения в водотоках урочища в различные сезоны года. Впервые получены данные о видовом составе и обилии моллюсков термальных источников и руч. Пымвашор. Зарегистрировано 15 видов моллюсков, три из которых населяют термальные источники. Установлено, что в термальных источниках урочища Пымвашор, формируются специфические бентосные сообщества гастроподного типа, которые отличаются упрощенной структурой и низким видовым разнообразием на фоне высокой численности особей. Для таких сообществ характерно сохранение активности моллюсков на протяжении всего года, даже при экстремально низких температурах воздуха в зимний период. Представлены количественные данные по видовому составу, численности и биологическим параметрам рыб, обитающих в условиях гидротермы, а также показана связь между обилием и составом зообентоса и особенностями питания рыб вдоль продольного профиля ручья Пымвашор в пределах термального урочища. На примере европейского

хариуса показано, что в условиях зимней стагнации гидротермальная экосистема служит своеобразным и достаточно значимым источником кормовых ресурсов для бентосоядных рыб, заселяющих водоток в зоне разгрузки гидротерм.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследований могут быть использованы для инвентаризации региональных фаун с целью оценки видового разнообразия и разработки научно обоснованных стратегий его сохранения, а также могут применяться для гидробиологической и рыбохозяйственной характеристики водных объектов Европейского Севера. Информация о биологии и экологии отдельных видов гидробионтов может быть использована для оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) при разработке нефтегазовых месторождений, при прогнозировании возможного влияния сброса подогретых вод на биологическое разнообразие в водоемах-охладителях ГРЭС, АЭС, ТЭС и других промышленных объектов. Сведения о видовом составе и количественном распределении малакофауны будут полезными для систематиков и зоогеографов. Материалы работ также могут быть применены в лекционных курсах по естественным наукам в высших учебных заведениях.

Личный вклад автора состоит в непосредственном участии в постановке цели и решении задач диссертационного исследования, сборе, камеральной обработке и определении собранного материала, статистической обработке данных, обобщении и анализе собственных, фондовых и литературных материалов и подготовке публикаций по теме исследования. Собственные сборы автора насчитывают 200 экземпляров рыб и 10459 экземпляров донных беспозвоночных, из них 8608 экземпляров моллюсков. На основании собранного материала оформлена систематическая коллекция в научно-образовательном музее ИЭПС УрО РАН «Биоразнообразие Севера». Исследованы коллекционные материалы из Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Исследования выполнены в рамках ФНИР Института экологических проблем Севера УрО РАН № 01200952766 «Пространственно-временные закономерности формирования компонентов ландшафтов на Европейском Севере России в условиях меняющегося климата» (2009–2011 гг.), № 01201256212 «Экологическое состояние компонентов ландшафтов на Европейском Севере России в условиях меняющегося климата» (2012–2014 гг.), междисциплинарного проекта УрО РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», проектов УрО РАН № 12-П-5-1014, № 12-М-45-2062, № 13-5-НП-11, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы», а также при поддержке грантов РФФИ № 09-04-02100-э_к, № 10-04-00897-а, № 10-04-02104-э_к, № 10-04-10125-к, № 10-04-16057-моб_з_рос, № 11-04-02103-э_к, № 11-04-10129-к, № 12-04-10022-к, № 12-04-16065-моб_з_рос, № 12-04-31488-

мол_a, гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых ученых МД-4164.2011.5.

Степень достоверности результатов исследований. Представленные в диссертации результаты получены с использованием современных гидробиологических и экологических методик. Анализ содержания элементов в воде проводили в аккредитованной лаборатории центра коллективного пользования научным оборудованием «Арктика» на базе Северного Арктического федерального университета. Данные воспроизводимы и обработаны статистически с использованием пакетов прикладных программ Microsoft Excel, Biodiversity Pro ver. 2, Past ver. 2.13. Выводы логически вытекают из результатов, не противоречат основным биологическим постулатам и находят подтверждение в работах других авторов.

Апробация результатов работы. Основные результаты работы были доложены и обсуждены на девяти научных конференциях, из них шесть международных: на XVII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2010 г.); на Международном симпозиуме «Экология арктических и приарктических территорий» (Архангельск, 2010 г.); на IV Международной научной конференции, посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 2010 г.); на VIII Международной научной конференции «Инновации в науке и образовании – 2010» (Калининград, 2010 г.); на Международной конференции «Экология водных беспозвоночных», посвященной 100-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского (Борок, 2010 г.); на IV Международной молодежной научной конференции «Экология-2011» в ИЭПС УрО РАН (Архангельск, 2011 г.); на Всероссийской (с международным участием) молодежной научной конференции «Конкурентный потенциал северных регионов России и эффективность его использования» (Архангельск, 2012 г.); на Всероссийской конференции с международным участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов» (п. Борок, 2012 г.); на XVIII конгрессе малакологического общества «World congress of malacology» (Ponta Delgada, San Miguel, Azores, Portugal, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них — четыре статьи в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ и два раздела коллективной монографии.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка цитируемой литературы, содержащего 229 работ, в том числе 42 публикации зарубежных авторов. Работа изложена на 130 страницах машинописного текста и содержит 22 таблицы и 35 рисунков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе представлена краткая характеристика изученности фауны и экологии пресноводных гидробионтов в гидротермальных экосистемах Чукотки и Камчатки (Жадин, 1937, 1950; Галимзянова и др., 2007; Круглов,

Старобогатов, 1989; Лаенко, 1981; Хмелева, 1988; Лобкова, 2001 и др.), Байкальского региона (Круглов, Старобогатов, 1989; Тахтеев, Ситникова, 2009 и др.), Исландии (Friberg et al., 2009; Woodward et al., 2010; Demars et al., 2011 и др.) и других районов, а также приведены немногочисленные упоминания о биоте термальных источников урочища Пымвашор (Журавский, 1906; Кулик, 1909; Виноградова, 1962). Отмечено, что фауна и экология гидробионтов, населяющих гидротермальные экосистемы, в настоящее время остается недостаточно изученной.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ (ВОСТОК БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ, НАО)

В главе дано описание географического положения района исследований (Рисунок 1), приведена характеристика его геологического строения, рельефа и ландшафтной структуры, климатических условий, почвенно-растительного покрова, палеогеографии, указаны особенности гидрологического и гидрохимического режимов.



Рисунок 1 – Обзорная карта района исследований с обозначением мест отбора гидробиологических проб (по: Функционирование ..., 2011 с изменениями)

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследований послужили собственные сборы автора за 2009–2011 гг. Кроме того в работе использованы ихтиологические сборы Н.Г. Скютте за 2012 г. и малакологические сборы ряда других коллекторов, хранящиеся в фондах ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург).

Всего для сбора материала было выбрано 28 станций в бассейне ручья Пымвашор и 9 станций на р. Адзьва – на участках от Вашуткиных озер до ручья Пымвашор (выше и ниже устья ручья Пымвашор) (см. Рисунок 1). Комплекс работ на станциях включал гидробиологические и ихтиологические исследования. О сезонной изменчивости судили по исследованиям, проведенным в июле 2009 г. и 2012 г, августе – сентябре 2010 г., в третьей декаде ноября 2009 г. и первой декаде декабря 2011 г.

Сбор и обработка гидробиологического материала (зообентос). Отбор бентосных проб осуществляли по стандартным методикам (Жадин, 1938, 1956, 1960; Методика изучения..., 1975; Определитель пресноводных..., 2004) на мелководье с грунта, растений и подводных предметов вручную и гидробиологическим скребком ($S=0,14 \text{ м}^2$). Также при отборе применяли количественные рамки $5 \times 5 \text{ см}^2$ или $10 \times 10 \text{ см}^2$. Промывку проб бентоса производили с помощью гидробиологического сита с размером ячеек 0,56 мм. В каждом пункте отбиралось не менее трех проб бентоса. За период исследований было отобрано 362 количественных бентосных пробы, из них 71 – на р. Адзъва. В общей сложности на 37 станциях было собрано 10459 экземпляров водных беспозвоночных. В совокупности с бентосными пробами проводили гидрохимические, гидрологические и гидротермические измерения, определяли характер грунта и отмечали наличие водной растительности. Пробы бентоса фиксировали 70 % спиртом (Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975; Определитель пресноводных ..., 2004). Брюхоногих моллюсков фиксировали в 96 % спирте с целью дальнейшего изучения анатомического строения и молекулярно-генетического анализа.

Разбор проб по общепринятым систематическим группам (Определитель пресноводных ..., 1977; Чертопруд, 2010) проводили в лаборатории с применением стереоскопического микроскопа. Моллюсков определяли до вида (Определитель пресноводных ..., 2004; Корнюшин, 1996; Круглов, 2005, Хохуткин и др., 2010; Андреева и др., 2010). При популяционно-экологических исследованиях проводили измерения параметров раковины прудовиков (Круглов, 2005) в случайной выборке. В общей сложности было промерено 4063 экземпляра моллюсков. Стадии половой зрелости прудовиков изучали по результатам анатомирования гениталий животных, собранных в течение нескольких сезонов. Продолжительность жизни, скорость роста и характер жизненного цикла моллюсков определяли на основе созданной в лабораторных условиях аквакультуры (Березкина, Старобогатов, 1988; Зотин, 2009).

Сбор и обработка ихтиологического материала. Сбор ихтиофауны производили крючковой снастью, ставными сетями с размером ячеек 24–40 мм и сачком для отлова мальков по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Зиновьев, Мандрица, 2003). В руч. Пымвашор рыб отлавливали на участках, расположенных в 300–1000 м ниже впадения термальных источников, и на участке, расположенном на 100–500 м выше места впадения термальных ручьев.

Основными объектами ихтиологических исследований явились европейский хариус (*Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758)) (109 экз.), обыкновенный голянь (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)) (68 экз.) и усатый голец (*Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758)) (16 экз.). Также исследованы особи ерша (*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)) (6 экз.) и подкаменщика (*Cottus gobio* Linnaeus, 1758) (1 экз.). У отловленных особей определяли возраст, размерно-весовые показатели, пол и стадия зрелости гонад. Систематический статус рыб представлен в соответствии с «Атлас пресноводных рыб ...» (2003). Биологический анализ проводили как на свежем, так и на фиксированном

материале. В качестве регистрирующей структуры для определения возраста у хариусов использовали чешую, у усатых голец и голянов – отоциты, у подкаменщика – позвонки (Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Зиновьев, Мандрица, 2003). Темп линейного и весового роста рыб анализировали по традиционным методикам (Чугунова, 1959; Мина, 1973).

Для изучения спектра питания было просмотрено 198 проб желудочно-кишечных трактов рыб. За одну пищевую пробу принималось содержимое пищеварительного тракта одной рыбы. Пробы содержимого пищеварительных трактов рыб отбирали и обрабатывали по общепринятым методикам (Методическое пособие... , 1974). Для выявления значимости различных категорий в пищевых комках определяли: общие индексы наполнения желудочно-кишечных трактов рыб; частоту встречаемости отдельных пищевых компонентов; средний балл наполнения желудков, коэффициент упитанности (Правдин, 1966).

Статистическая обработка материала. Для статистической обработки и анализа полученных данных в работе использовали методы вариационно-статистической оценки собранного материала (Плохинский, 1970; Лакин, 1990; Пузаченко, 2004). Для рассматриваемых показателей и признаков рассчитывали средние значения, пределы колебания (минимальные и максимальные значения), стандартное отклонение и величину ошибки среднего значения, коэффициент вариации. Для оценки связей между переменными проводили регрессионный анализ с расчетом уравнений и коэффициентов детерминации (R^2). Перед проведением анализа оценивали характер распределения переменных в имеющихся выборках, а также исключали переменные с аномальными значениями (резко отличающиеся по величине). Сходство между разными участками гидротермальной системы по различным вариантам населения водных беспозвоночных определяли с помощью иерархического кластерного анализа. Для анализа структуры населения моллюсков проводили расчет и усреднение данных по обилию видов, определение числа видов, видового богатства и доминирования (Smith, van Belle, 1984; Мэггаран, 1992). По количественным пробам определяли плотность особей (N , экз./м²). Обработку статистической информации проводили на персональном компьютере с применением стандартных пакетов программ Microsoft Excel, Biodiversity Pro и Past.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

4.1. Характеристика гидротермальной экосистемы

Описано расположение источников в урочище Пымвашор. Проведено ландшафтно-гидрологическое зонирование исследуемой территории, в результате которого было выделено три термальных зоны (см. Рисунок 1), приуроченных к местам выходов термальных вод. Приведена гидрологическая и гидрохимическая характеристика гидротермальной экосистемы Пымвашор. Дано описание водной растительности.

4.2. Структура бентосного населения и влияющие на него факторы

Таксономическая структура и количественные характеристики макрозообентоса в водотоках урочища Пымвашор. Зообентос водотоков урочища Пымвашор представлен 18 таксономическими группами (Рисунок 2), относящимися к четырем типам и семи классам: насекомые (Insecta), двустворчатые (Bivalvia) и брюхоногие моллюски (Gastropoda), поясковые черви (Clitellata), паукообразные (Arachnida), ракушковые (Ostracoda) и челюстеногие (Maxillopoda) и является сравнительно бедным по своему составу.

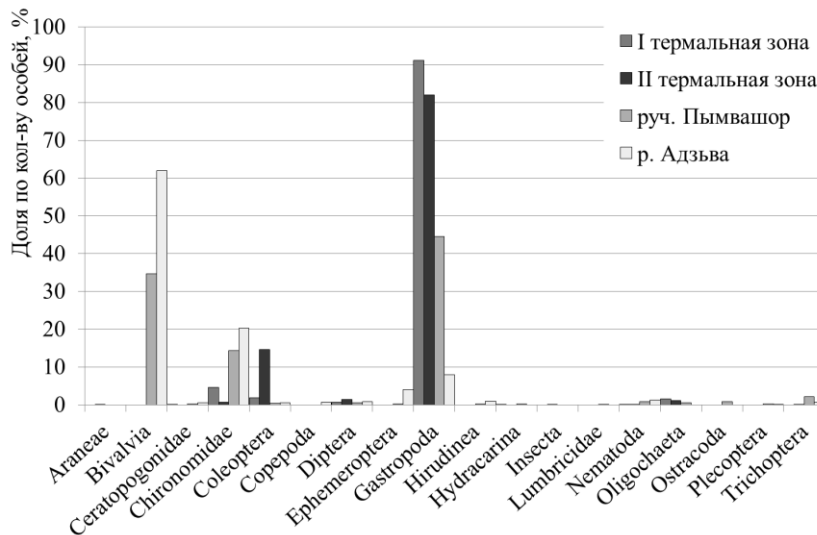


Рисунок 2 – Пространственное распределение бентоса в водотоках урочища Пымвашор и р. Адзва

Наибольшее таксономическое разнообразие донных беспозвоночных отмечено в источниках второй термальной зоны и ручье Пымвашор. Доминируют в пробах моллюски. Доля их особей в суммарной выборке бентоса составила 84,6 %. Плотность особей брюхоногих моллюсков в источниках разных термальных зон изменялась от 3,6 до 39,4 тыс. экз./м².

Факторы, влияющие на структуру бентосного населения.

Рассмотрено влияние экологических факторов на распределение бентоса в водотоках урочища. Установлено, что независимо от времени года таксономическая структура бентосного населения термальных источников остается практически неизменной, в отличие от донного населения руч. Пымвашор, где четко прослеживается сезонная изменчивость. Наибольшее влияние на плотность населения бентоса оказывают температура и минерализация воды.

4.3. Структура населения, популяционные характеристики моллюсков в водотоках урочища Пымвашор и их сезонная изменчивость

Фауна пресноводных моллюсков урочища Пымвашор включает 15 видов (Таблица 1). Установлено, что самое низкое число видов характерно для населения моллюсков термальных ручьев, а высокое – для ручья Пымвашор и р. Адзва. В то же время особи моллюсков, обитающие на водорослевых матах и мхе термальных источников, характеризуются высоким относительным обилием.

Морфометрический анализ раковины и половой системы термальных гастропод. Приведены данные по морфологии и анатомии раковин и половой

Таблица 1 – Видовой состав и относительное обилие моллюсков водотоков урочища Пымвашор и р. Адзьва

Вид	Первая термальная зона (источники)		Вторая термальная зона				руч. Пымвашор		р. Адзьва	
	N, экз.	N, %	источники		руч. Горячий		N, экз.	N, %	N, экз.	N, %
			N, экз.	N, %	N, экз.	N, %				
Bivalvia										
<i>Amesoda scaldiana</i> (Normand, 1844)	–	–	–	–	–	–	–	–	4	0,9
<i>Cingulipisidium nitidum</i> (Jenyns, 1832)	–	–	–	–	–	–	171	13,7	190	40,6
<i>Cyclocalyx obtusalis</i> (Lamarck, 1818)	–	–	–	–	–	–	1	0,1	1	0,2
<i>Henslowiana lilljeborgi</i> (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886)	–	–	–	–	–	–	–	–	85	18,2
<i>Hiberneuglesa normalis</i> (Stelfox, 1929)	–	–	–	–	–	–	1	0,1	–	–
<i>Lacustrina dilatata</i> (Westerlund, 1897)	–	–	–	–	–	–	35	2,8	–	–
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	61	4,9	51	10,9
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm, 1855)	–	–	–	–	–	–	179	14,4	64	13,7
<i>Roseana borealis</i> (Clessin in Westerlund, 1876)	–	–	–	–	–	–	97	7,8	13	2,8
<i>Sphaerium westerlundi</i> Clessin in Westerlund, 1873	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,2
Gastropoda										
<i>Anisus acronicus</i> (Ferussac, 1807)	–	–	–	–	6	0,3	185	14,8	2	0,4
<i>A. laevis</i> (Alder, 1838)	–	–	–	–	49	2,2	143	11,5	5	1,1
<i>Cincinna depressa</i> (C. Pfeiffer, 1821)	–	–	–	–	–	–	183	14,7	35	7,5
<i>C. frigida</i> (Westerlund, 1873)	–	–	–	–	–	–	5	0,4	10	2,1
<i>Lymnaea corvus</i> (Gmelin in Linnaeus, 1791) F	–	–	–	–	–	–	1	0,1	–	–
<i>L. palustris palustris</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	2	0,2	–	–
<i>L. zazurnensis</i> Mozley, 1934	2107	100	2597	99,96	2134	97,5	182	14,6	6	1,3
<i>L. truncatula</i> (Müller, 1774)	–	–	1	0,04	–	–	–	–	1	0,2
Число особей в выборке (N), экз.	2107		2598		2189		1246		468	
Индекс Бергера-Паркера, %	100		99,96		97,48		14,84		40,59	
Индекс Шеннона (H'), нит	–		–		–		0,81		0,67	

* – N – число и доля особей в выборке; «–» – вид отсутствует

системы моллюсков из термальных источников. Дана размерная характеристика популяции в зависимости от стадии полового созревания и сезона года. Выявлено, что широко распространен в термальных источниках и в ручье Пымвашор прудовик *Lymnaea zazurnensis*. В гидротермах этот вид является монодоминантом (см. Таблица 1). Морфометрический анализ показал, что популяция термальных моллюсков имеет меньшие размеры раковины по сравнению с популяциями моллюсков из зональных водоемов (Таблица 2).

Таблица 2 – Размерные параметры раковин моллюсков из термальных источников и зональных водоемов Большеземельской тундры и Исландии

Измеряемые параметры, (мм)	<i>Lymnaea peregra</i> (Исландия)		<i>L. zazurnensis</i> (Россия)	
	Термальные источники	Зональные водоемы	Термальные источники	Зональные водоемы
	Исландия, Hveravellir (по: Starmühlner, 1957) (n=20)	оз. Myvatn (по: Starmühlner, 1957) (n= 40)	Россия, Пымвашор (n=356)	Россия, тундровые озера (n=4)
Ширина раковины	4	7,2	$4,1 \pm 0,05^*$ 1,1–10	$11,1 \pm 2,4$ 4,3–14,8
Ширина устья	2,8	5,4	$2,4 \pm 0,03$ 0,6–6	$6,5 \pm 1,4$ 2,5–8,8
Высота раковины	6,1	10,6	$5,9 \pm 0,1$ 1,6–15,2	$16,1 \pm 3,8$ 6,2–23,2
Высота устья	4,4	8,1	$4,3 \pm 0,06$ 1,2–10,1	$11,8 \pm 2,6$ 4,7–16,5

* – в числителе – среднее значение \pm ошибка среднего значения, в знаменателе – пределы колебаний

В условиях постоянной температуры размножение у моллюсков происходит круглогодично (Хмелева и др., 1985). Пики его приходятся на весну и конец лета – осень (Рисунок 3), что обусловлено продолжительностью светового дня (чередование полярного дня и ночи). Снижение числа половозрелых особей зимой можно объяснить таким явлением, как фотопериодизм (Березкина, Старобогатов, 1988). Также отмечены изменения в продолжительности жизненного цикла моллюсков. На примере аквакультуры установлено, что продолжительность жизни моллюсков составляет четыре–шесть месяцев по сравнению с особями зональных популяций, жизненный цикл которых длится 1–2 года.

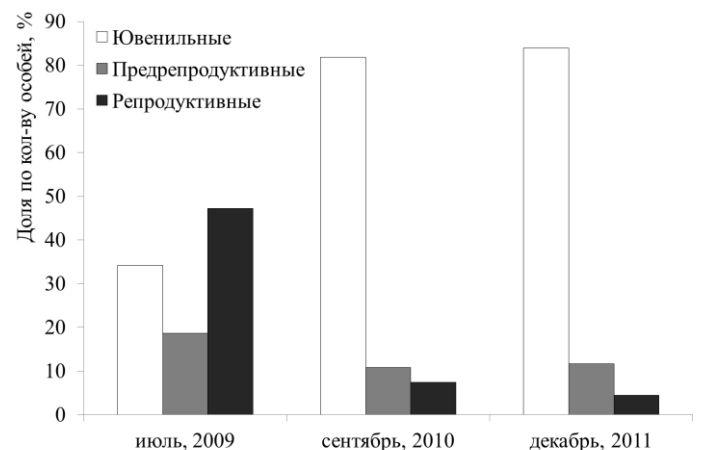


Рисунок 3 – Распределение особей в популяциях термальных моллюсков по стадиям полового созревания в зависимости от сезона

4.4. Видовой состав и питание рыб в водотоках урочища Пымвашор

Видовой состав и распределение рыб в гидротермальной экосистеме.

В ходе исследований было установлено, что рыбное население руч. Пымвашор представлено шестью видами рыб из шести семейств (Таблица 3).

Таблица 3 – Пространственное распределение рыб исследуемого района

Виды рыб	руч. Горячий	руч. Пымвашор		р. Адзъва
		Выше места впадения термальных источников в руч. Пымвашор	Ниже места впадения термальных источников в руч. Пымвашор	
<i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	+*	+	+	+
<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	–**	+	+	–
<i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	–	–	+	–
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	–	–	+	+

* – «+» – присутствие рыб; ** – «–» – отсутствие рыб

Отмечено присутствие мальков хариуса, голяна обыкновенного и усатого гольца в русле термального источника Горячий (см. Рисунок 1), где температура воды составляет 23-25 °С.

Эколого-популяционная характеристика рыб в водотоках урочища Пымвашор. Дана краткая экологическая характеристика рассматриваемых видов рыб, приведены их размерно-весовые данные и морфометрические признаки. Наиболее подробно рассмотрены показатели европейского хариуса, как массового вида, обитающего в руч. Пымвашор. Проведено сравнение его размерно-весовых параметров с хариусами из других водотоков региона, рассмотрена возрастная и половая структура.

Биологическая характеристика европейского хариуса.

Размерно-весовые характеристики. Анализ размерного и весового состава популяции хариуса ручья Пымвашор показал, что в совокупной выборке средняя длина рыб составила 229,5 мм, средний вес – 136,4 г. Максимальная длина тела по Смитту 338 мм и масса 399,0 г. Минимальные размеры зафиксированы у хариуса из термального источника (длина тела – 50 мм и вес – 3 г.).

Возрастная структура. По результатам исследований обнаружено шесть возрастных групп – в возрасте от 0+ до 6+ лет. Преобладающую часть уловов составили рыбы в возрасте 3+ (35,4 %). Пяти- и шестилетки были представлены практически равным количеством особей (24,0 и 28,1 %) (Таблица 4). Трехлетние и семилетние особи в уловах встречались единично и составили соответственно 4,2 % и 5,2 %. Двухлетние рыбы (1+) в возрастном ряду хариуса были представлены незначительно (2,1 %). Средний возраст всей выборки составил 3,9 лет.

Таблица 4 – Возрастная структура и значения линейно-весовых параметров в разных возрастных группах у хариуса руч. Пымвашор

Признак	Возрастные группы						
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Длина тела по Смитту, мм	50	$\frac{72-114^*}{93 \pm 4,7}$	$\frac{150-162}{157 \pm 4,3}$	$\frac{155-241}{200 \pm 4,1}$	$\frac{144-273}{228 \pm 4,1}$	$\frac{196-320}{266 \pm 4,5}$	$\frac{297-338}{308 \pm 4,7}$
Вес рыбы, г	3	$\frac{5,5-15}{10 \pm 73,7}$	$\frac{30-50}{37 \pm 77,1}$	$\frac{40-130}{81 \pm 74,7}$	$\frac{36-170}{117 \pm 76,4}$	$\frac{50-340}{206 \pm 86,5}$	$\frac{270-399}{330 \pm 89,7}$
Кол-во экз., n	1	2	4	34	23	27	5
Доля по числу особей, %	1	2,1	4,2	35,4	24	28,1	5,2
Средний возраст	3,9						

* – в числителе – пределы колебаний, в знаменателе – среднее значение \pm стандартное отклонение

Питание и пищевые отношения рыб руч. Пымвашор. Рассмотрен пищевой спектр хариуса и его изменчивость. Установлено, что он характеризуется сравнительно узким диапазоном и включает в основном брюхоногих моллюсков (порядка 43 %) и личинок хирономид (более 33%). В меньшем количестве хариус потребляет личинок ручейников, веснянок и двукрылых, которые составляют от 4,5 % до 7,4 % от общего потребления, а также водных жуков и их личинок (Рисунок 4).

Существенные различия в питании хариуса наблюдаются в зависимости от удаленности от места впадения термальных источников в ручей Пымвашор. Анализ собранных нами проб показал, что у особей хариуса, пойманных на участках руч. Пымвашор выше и намного ниже (более 1 км) впадения термальных источников (см. Рисунок 1), моллюски в желудках встречались лишь у трети обследованных рыб (33,3 %) или полностью отсутствовали. На этих

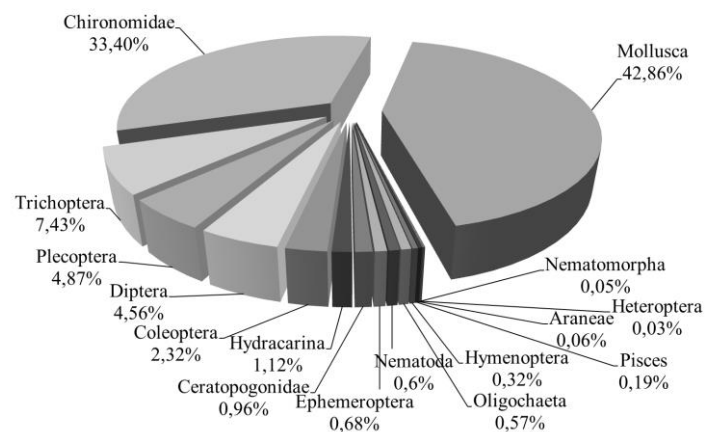


Рисунок 4 – Состав пищи хариуса руч. Пымвашор

участках доминирующими кормовыми объектами хариуса являлись водные личинки ручейников (83,3 %) или двукрылых (100 %). На участке ручья, расположенном в 300 м ниже термальных зон, основную роль в питании играли моллюски (75,8 %), а доля личинок хирономид снизилась до 18,9 %. Средний индекс наполнения желудка хариусов, обитающих на нижнем участке руч. Пымвашор, составил $236,7^{0/000}$, у хариусов с верхнего участка – $173,9^{0/000}$.

Сходные наблюдения были сделаны нашими коллегами в Исландии в ручьях геотермального поля Хенгилл (Woodward et al., 2010, 2012), где биомасса и обилие ручьевого форели оказались достоверно связаны с численностью прудовика *Lymnaea peregra*. Более того, в питании форели, заселяющей низкотемпературные хенгиллские водотоки (температура воды до 10 °С), преобладали хирономиды, а в термальных ручьях – прудовики и личинки мошек *Simulium sp.*

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

5.1. Влияние экологических факторов на структуру и разнообразие макрозообентоса в термальных источниках

Показано, что постоянство температурного и гидрохимического режимов в гидротермальных экосистемах обуславливает развитие в них специфических сообществ, в видовом и количественном составе которых по сравнению с зональными экосистемами происходят существенные изменения. Так, в условиях гидротермальной экосистемы Пымвашор формируются сообщества, для которых характерна упрощенная таксономическая структура, высокая плотность одного доминирующего вида. Роль доминантов здесь играют моллюски из семейства Lymnaeidae. Причем прослеживаются четкие отличия в видовом составе и структуре населения моллюсков гидротермальных источников и руч. Пымвашор, что обусловлено неодинаковыми экологическими условиями местообитаний. Проведено сравнение с гидротермами других регионов.

5.2. Адаптации массовых видов гидробионтов к обитанию в термальных источниках и их жизненные циклы

На основании анализа данных литературы и проведенных исследований выявлено, что бентосные организмы, заселяющие термальные источники, могут независимо друг от друга приобретать сходные морфологические и физиолого-биохимические признаки (Болотов и др., 2012). Рассмотрены примеры адаптаций гидробионтов к обитанию в термальных источниках. Отмечено, что для термальных популяций в целом характерна десинхронизация жизненного цикла в силу отсутствия выраженной сезонности в таких местообитаниях и константности температуры воды в течение года. Показано, что в экстремальных условиях среды у моллюсков и других групп беспозвоночных выработались и закрепились такие особенности как увеличение скорости развития и скорости воспроизводства, круглогодичное размножение популяций, уменьшение размеров тела, сокращение жизненного цикла, специфические комплексы некоторых ферментативных систем и др.

5.3. Элементы пищевой сети в гидротермальной системе

Рассмотрена трофическая структура сообщества гидробионтов урочища Пымвашор. Бактериально-водорослевые маты и моховые дерновины, обильно разрастающиеся в термальных источниках и отдельных участках ручья Пымвашор, создают трофическую базу для брюхоногих моллюсков и других

гетеротрофных организмов. За счет чего в ручье Пымвашор и термальных источниках образуются продуктивные зоны с высокими показателями биомассы бентоса и растительности, которые являются постоянным кормовым ресурсом для некоторых видов рыб. При этом наблюдается достаточно выраженная разнородность в характере их питания в зависимости от места поимки особей.

ВЫВОДЫ

1. Структура населения гидробионтов, обитающих в пределах гидротермальной экосистемы Пымвашор, представлена 18 таксономическими группами беспозвоночных, относящимися к семи классам. Моллюски представлены 15 видами, три из которых обитают в термальных источниках. Ихтиофауна включает шесть видов рыб, принадлежащих к шести семействам.

2. Основными факторами, оказывающими влияние на таксономическую структуру гидробионтов урочища Пымвашор, являются температура воды, её минерализация, продолжительность светового дня и сезонность.

3. В условиях гидротермальной экосистемы Пымвашор формируются специфические монодоминантные бентосные сообщества гастроподного типа с упрощенной структурой и низким видовым разнообразием на фоне высокой численности моллюска *Lymnaea zazurnensis* Mozley, 1934.

4. Для моллюсков, населяющих термальные источники Пымвашор, характерно резкое уменьшение размеров раковины (в среднем в два раза по сравнению с особями зональных популяций), круглогодичное размножение с пиками наибольшей активности, приходящимися на весну и летне-осенний период, и продолжительностью жизненного цикла в среднем четыре–шесть месяцев.

5. Популяционные характеристики рыб в ручья Пымвашор находятся в пределах их видовых параметров и характерны для водоемов северного бассейна. В то же время, сравнительный анализ показал, что хариус, обитающий в районе термальных источников, характеризуется более замедленным весовым ростом по сравнению с особями этого вида из других водоемов региона. Скорость его линейного роста можно оценить как среднюю – к концу первого года длина его сеголетков не превышает 60–70 мм.

6. Установлено, что пищевой спектр наиболее массового вида рыб, обитающего в зоне воздействия термальных источников – европейского хариуса, достаточно узок и представлен в основном моллюсками, личинками амфиботических насекомых и остатками водной растительности. Характер питания хариуса в зависимости от участка гидротермальной системы неоднороден и определяется уровнем влияния гидротерм. Доказано, что гидротермальная экосистема служит значимым источником кормовых ресурсов для рыб, заселяющих водоток в зоне разгрузки гидротерм.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Беспалая, Ю.В. Население моллюсков субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период [Текст] / Ю.В. Беспалая, И.Н. Болотов, **О.В. Усачёва (Аксёнова)** // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 11. – С. 1304 – 1322.
2. Болотов, И.Н. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы [Текст] / И.Н. Болотов, Ю.В. Беспалая, **О.В. Усачёва (Аксёнова)** // Успехи современной биологии. – 2012. – Т. 132. – № 1. – С. 77 – 86.
3. Болотов, И.Н. Питание европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) (Salmoniformes: Thymallidae) в раннезимний период в ручье Пымвашор (Субарктическая гидротермальная система) [Текст] / И.Н. Болотов, А.П. Новосёлов, Ю.В. Беспалая, **О.В. Усачёва (Аксёнова)** // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 2. – С. 256 – 260.
4. Любас, А.А. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) в древних и современных термальных источниках Пымвашор (Большеземельская тундра) [Текст] / А.А. Любас, **О.В. Аксёнова**, Ю.В. Беспалая, И.С. Пальцер, М.Ю. Гофаров, В.В. Крячюнас, И.Н. Болотов // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. – 2013. – № 2. – С. 75 – 83.

главы в коллективной монографии:

1. Болотов, И.Н. Зообентос и поселения водных моллюсков в зимний период [Текст] / И.Н. Болотов, Ю.В. Беспалая, **О.В. Усачёва (Аксёнова)** // Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период / Под ред. К.Г. Боголицына, И.Н. Болотова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – С. 193 – 217.
2. Болотов, И.Н. Видовой состав рыб и их питание зимой [Текст] / И.Н. Болотов, Ю.В. Беспалая, **О.В. Усачёва (Аксёнова)**, А.П. Новосёлов // Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период / Под ред. К.Г. Боголицына, И.Н. Болотова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – С. 217 – 231.

в других изданиях:

1. **Усачёва (Аксёнова) О.В.** Особенности питания европейского хариуса в условиях гидротермальной экосистемы в зимний период // Современные проблемы гидроэкологии: тез. докл. 4-й междунар. научн. конф., посвящ. памяти профессора Г.Г. Винберга. – Санкт-Петербург, 2010. – С. 189.
2. **Aksenova O.**, Bespalaya Yu., Bolotov I. Adaptation of freshwater gastropods associated with geothermal habitats // World congress of malacology: Book of abstracts 18th Congress of Unitas Malacologica. Sociedade Afonso Chaves. – Ponta Delgada, 2013. – P. 136.

Подписано в печать 21.11.2013.
Формат 60x84 1/16. Бумага офисная.
Печ. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ № 234.

Отпечатано с готового оригинал-макета
Типография «КИРА»
163061, г. Архангельск, ул. Поморская, 34, тел. 65-47-11.
e-mail: oookira@atnet.ru