ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2014. № 4. С. 618 – 627

УДК 574.589

КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ПРЕСНОВОДНЫМИ ГУБКАМИ (DEMOSPONGIAE: SPONGILLIDAE) НЕКОТОРЫХ ВОДОЁМОВ ПАЛЕАРКТИКИ

А. М. Соколова [1], Д. М. Палатов [2]

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: enfado@ya.ru
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Комплексы макробеспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongillidae) некоторых водоёмов Палеарктики. – Соколова А. М., Палатов Д. М. – Установлен видовой состав крупных беспозвоночных, ассоциированных с пресноводными губками (113 видов). На основе показателя интенсивности метаболизма популяций выявлено несколько вариантов комплексов макробеспозвоночных, ассоциированных с пресноводными губками; обсуждаются факторы, влияющие на их облик и структуру. Доминирующие виды ассоциаций имеют трофическую связь с губкой различной степени выраженности.

Ключевые слова: бентосные сообщества, пресноводные губки, ассоциированная фауна.

Macroinvertebrate assocations of sponges (Demospongiae: Spongillidae) from some fresh waters in the Palaearctic. – Sokolova A. M. and Palatov D. M. – The specific composition of macroscopic invertebrates associated with freshwater sponges was identified (113 species). Several types of species complexes associated with freshwater sponges were revealed on the basis of the population metabolic intensity. Factors influencing their appearance and structure are discussed. The predominant assemblage species have a trophic relation to the sponge of a varying degree of expression.

Keywords: benthic assemblages, freshwater sponges, associated fauna.

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая роль губок (Spongia, Porifera) велика вне зависимости от типа водоёма, в котором они обитают. Будучи активными перифитонными фильтраторами, губки связывают пищевые сети пелагиали и бентали (Skelton, Strand, 2013), а их сложная трёхмерная организация создаёт условия для существования комплексов множества различных организмов. Такие сообщества особенно богаты в морях, и многие из них, в отличие от пресноводных, исследованы достаточно подробно (Pansini, 1970; Çinar et al., 2002; Palpandi et al., 2007; Padua et al., 2013 и др.). Губки семейства Spongillidae распространены в реках и озёрах всесветно (Manconi, Pronzato, 2002), однако их роль в качестве центральных членов консорций на сегодняшний день изучена слабо – сведения в основном ограничены немногими списками видового состава ассоциированных сообществ (Харченко и др., 1989; Kono-

© Соколова А. М., Палатов Д. М., 2014

packa, Sicinski, 1985; Gugel, 2001; Gaino et al., 2004; Bołtruszko, Ejsmont-Karabin, 2013), а также описанием экологии отдельных видов (Дурнова и др., 2011; Steffan, 1967; Corallini, Gaino, 2001 и др.).

В данной работе представлены новые данные о комплексах (устойчивых ассоциациях видов) макробеспозвоночных, развивающихся на наиболее массовых пресноводных губках Палеарктики; предварительно выявлено влияние скорости течения на таксономический состав и структуру симбиотического населения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основной материал собран в верхнем и среднем течении р. Оки на территории Калужской, Тульской и Московской областей (Центр Европейской России, Каспийский бассейн), а также в р. Великой и её озёрных системах в пределах Псковской области (Балтийский бассейн). Несколько проб отобраны в небольших реках и озёрах островов Сахалин (оз. Крестоножка и вытекающий из него ручей) и Кунашир (озёра Глухое, Песчаное, Лагунное, а также р. Песчаная).

Для изучения ассоциированной фауны губок отделяли от субстрата, помещали в пластиковые пакеты и затем с помощью пинцета собирали животных с поверхности и из ткани. Таким образом собрано 69 проб, содержащих колонии губок и ассоциированное с ними симбиотическое население. Отобранные губки относятся к четырем, наиболее массовым палеарктическим видам: *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759), *Eunapius fragilis* (Leidy, 1851), *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759), *Ephydatia muelleri* (Lieberkuhn, 1855).

Описание симбиотических комплексов проведено на основании совместной встречаемости наиболее массовых видов. В качестве основного показателя обилия видов использована интенсивность метаболизма, описываемая формулой $D = k \times N^{0.25} \times B^{0.75}$ (где N – численность вида, B – биомасса, г; k – специфический для каждой группы коэффициент) и выражаемая в мл $O_2/м^2$ ч. Для выяснения роли организмов в сообществе этот показатель представляется более адекватным, чем численность и биомасса, поскольку прямо связан с энергетическими потребностями животных (Виленкина, Виленкин, 1969; Кучерук, Савилова, 1985). Значения k для пресноводных беспозвоночных взяты из работы А. Ф. Алимова (Алимов, 1979).

Статистическая обработка данных произведена в программе Past путём построения кластерных диаграмм. При объединении кластеров использован метод Варда (Ward, 1963), сходство между пробами определено косинусным коэффициентом (Ochiai, 1957).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среди макробеспозвоночных, обнаруженных на изученных губках, идентифицировано 113 видов. За невозможностью публикации полного видового списка приводим таблицу, содержащую информацию о наиболее часто (более 7 раз) встречающихся животных. Высокое таксономическое разнообразие выявлено среди личинок амфибиотических насекомых (81 вид), преимущественно двукрылых (44 вида) и ручейников (21 вид). Кроме того, обнаружено 8 видов олигохет, 2 вида пиявок, 8 видов моллюсков, 5 видов ракообразных, 7 мшанок, 1 вид клещей. По-

мимо обсуждаемых в данной работе видов, на губках также встречены многочисленные представители мейобентосных групп Nematoda, Rotifera, Harpacticoida (Crustacea: Copepoda), Ostracoda (Crustacea) (данные о них будут опубликованы отдельно).

Массовые виды пресноводных макробеспозвоночных,
формирующие состав комплексов симбионтов, ассоциированных с пресноводными губками

Виды	Субстрат (вид губки)	Распространение
1	2	3
NEMATODES	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus , 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Oligochaeta Enchytraeidae *Marionina riparia* Bretscher, 1899*	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великая
Naididae *Chaetogaster diaphanus* (Gruithuisen, 1828)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Nais barbata Muller, 1774	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Кунашир и Сахалин
Nais behningi Michaelsen, 1923	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Nais elinguis Muller, 1774	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Stylaria lacustris (Linnaeus, 1767)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
MOLLUSCA Bivalvia Dreissenidae *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Ока и Великая
Crustacea Corophiidae *Corophium curvispinum* Sars, 1895	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Corophium sowinskyi Martynov, 1924	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Ephemeroptera Caenidae *Caenis macrura* Stephens 1835	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Ока и Великая
Neuroptera Sisyridae *Sisyra fuscata (*Fabricius, 1793)**	*Ephydatia muelleri* (Lieberkuhn, 1855); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая и озёра европейской части России
Sisyra nikkoana (Navás, [1910])**	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851)	Водоёмы острова Кунашир

Продолжение таблицы

1	2	3
Sisyra terminalis Curtis, 1854**	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Polycentropodidae *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758)	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Cyrnus flavidus McLachlan, 1864	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
Cyrnus trimaculatus (Curtis, 1834)	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
Hydropsychidae *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Brachycentridae *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Leptoceridae *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836)	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Ceraclea alboguttata (Hagen, 1860)*	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Водоёмы острова Кунашир
Ceraclea dissimilis (Stephens, 1836)*	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Ceraclea fulva (Rambur, 1842)**	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озера бассейна р. Великой
Ceraclea nigronervosa (Retzius, 1783)*	*Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Ceraclea senilis (Burmeister, 1839)**	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Hydroptilidae *Hydroptila* spp.	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока, озёра бассейна р. Великой
Diptera Chironomidae *Chironomini* *Demeijerea rufipes* (Linnaeus, 1761)**	*Ephydatia muelleri* (Lieberkuhn, 1855); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой и сама река
Dicrotendipes nervosus (Staeger, 1839)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Glyptotendipes glaucus (Meigen, 1818)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Glyptotendipes gripekoveni (Kieffer, 1913)	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
Glyptotendipes paripes (Edwards, 1929)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Parachironomus gr. *arcuatus*	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Parachironomus gr. *gracilior*	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой и сама река
Parachironomus vitiosus (Goetghebuer, 1921)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851)	Река Ока
Polypedilum cf. *scalaenum* (Schrank, 1803)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир

Окончание таблицы

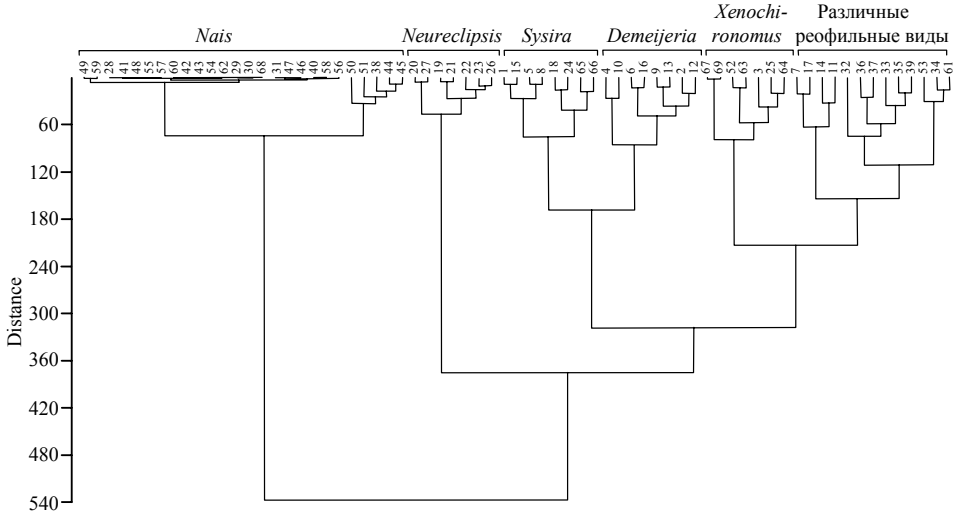
1	2	3
Rheotanytarsus sp.	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Stenochironomus sp.	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки и озёра водоёмов Европы
Xenochironomus xenolabis (Kieffer, 1916)**	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Orthocladiinae *Cricotopus* spp.	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Nanocladius (*Nanocladius*) sp.	*Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водотоки острова Сахалин
Rheocricotopus (*Psilocricotopus*) gr. *robacki*	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Tanypodinae *Zavrelimyia* sp.	*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Thienemannimyia sp.	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Athericidae *Atherix ibis* (Fabricus, 1798)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Arachnida Unionicolidae *Unionicola* (*Unionicola*) *crassipes* (O. F. Muller, 1776)**	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Bryozoa Fredericellidae *Fredericella sultana* (Blumenbach, 1779)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Plumatellidae *Plumatella repens* (Linnaeus, 1758)	*Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Paludicellidae *Paludicella articulata* (Ehrenberg, 1831)	*Eunapius fragilis* (Leidy, 1851); *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759); *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир

Примечание. * – факультативные спонгиобионты, ** – облигатные.

Четыре рассмотренных вида пресноводных губок расходятся по экологическим предпочтениям. Так, *Ephydaia fluviatilis* и *Eunapius fragilis* были встречены при умеренном (0.1 – 0.3 м/с) и быстром (0.3 – 0.6 м/с) течении, *Ephydatia muelleri* – в стоячей воде или на очень слабом течении (0.01 м/с), *Spongilla lacustris* обитала как в стоячих водоёмах, так и в водотоках. При этом *S. lacustris* в проточной воде имела форму корок, изредка развивающих короткие толстые выросты, а в

слабо движущейся – обладала сильно разветвленной структурой. Всего выделено 5 вариантов комплексов макробеспозвоночных, ассоциированных с колониями пресноводных губок, 3 из них развиваются в водотоках, два – в стоячих водоёмах. Поскольку облик ассоциированных комплесов беспозвоночных определяется набором доминирующих видов, названия даны в соответствии с наиболее значимыми (массовыми) из них.

I. В изученных местообитаниях при сравнительно высокой скорости течения (0.1 – 0.4 м/с) на губках *Ephydatia fluviatilis*, *Eunapius fragilis* и *Spongilla lacustris* обнаружены три варианта ассоциированных комплексов макробеспозвоночных (рисунок). При этом видовая принадлежность губок не играла существенной роли в их формировании.



Кластерная диаграмма, иллюстрирующая набор сообществ, развивающихся на пресноводных губках

Комплекс *Nais* spp. Описан по 25 пробам. Развивается на колониях *S. lacustris*, *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*. Составлен скоплениями близкородственных видов олигохет сем. Naididae: *Nais barbata* (Müller, 1773), *Nais behningi* Michaelsen, 1923, *Nais elinguis* Müller, 1774, *Nais simplex* Piguet, 1906, *Chaetogaster diaphanus* (Gruithuisen, 1828), *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) и другими. Их совместная доля в сообществе превышает 70%, на колониях небольшого размера достигая 100%. В качестве сопутствующих видов, не играющих заметной роли в сообществе, чаще всего выступают разнообразные хирономиды, такие как *Parachironomus* spp., *Glyptotendipes* spp., а также нимфы клещей *Unionicola crassipes* (O. F. Müller, 1776).

Известно, что олигохеты *Nais* могут питаться губками (Трылис, 1997), по-видимому, совмещая спонгиофагию с фильтрацией (Тимм, 1987).

Данный комплекс известен из крупных водотоков (в данном случае – р. Ока) со значительной насыщенностью воды растворенной органикой. Сходные сообщества были описаны ранее из канала Днепр – Донбасс (Харченко и др., 1989). При увеличении выборки по крупным рекам за пределами Европейской России, вероятно, стоит ожидать широкую распространенность данного комплекса.

Комплекс *Xenochironomus xenolabis*. Описан по 17 пробам. Развивается на *S. lacustris*, *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*. Характерны спонгиобионтные личинки хирономид *Xenochironomus xenolabis* (Kieffer, 1916), их массовая доля в сообществе колеблется от 25 до 80%. В качестве субдоминантов чаще всего выступают личинки ручейников *Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839), сетчатокрылых *Sisyra terminalis* Curtis, 1854, а также комплекс речных хирономид-эврифагов и минёров (*Glyptotendipes* spp., *Rheotanytarsus* sp., на древесных объектах – *Stenochironomus* sp.).

Интересно, что данный комплекс сохраняет свою структуру на уровне родов как в Европейской России, так и в водотоках Курильских островов, где видовой состав пресноводных беспозвоночных преимущественно иной.

Комплекс *Neureclipsis bimaculata.* Описан по 7 пробам. Развивается на колониях *S. lacustris*. Характерны массивные личинки ручейников *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758) (48 – 92% от общего обилия комплекса), для которых отмечена факультативная спонгиофагия (Arndt, 1928). Им сопутствуют спонгиофаги *Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839), достигающие 11% от суммарного обилия. Роль других видов здесь исчезающее мала (до 1%), их состав изменчив.

Важно отметить, что данный комплекс описан только из р. Великой, характеризующейся обилием проточных озёр на всем протяжении. После каждого озера вытекающая река свободна от крупнодисперсных песчано-илистых взвесей (оседающих на дно стоячего водоёма), но имеет каменистое дно и обогащенную растворенной органикой и отмершим планктоном воду, что значительно увеличивает долю фильтраторов (и губок, и ручейников *Neureclipsis*) в донных сообществах (Барышев, Кухарев, 2011; Чертопруд, 2014). Локализация и скоплений губок и богатых комплексов на них приурочена к первым километрам реки после выхода из озера. Далее, по мере того, как возрастает глубина и возрастает доля мягких грунтов, этот комплекс постепенно исчезает.

II. В местообитаниях с низкой скоростью течения (около 0,01 м/с) и в стоячих водоёмах (оз. Глухое на острове Кунашир и озёра системы р. Великой) отмечены следующие варианты сообществ.

Комплекс *Sisyra* spp. Описан по 9 пробам. Формируется в озёрах различных размерных классов на колониях *S. lacustris*. Характерны различные виды специфических спонгиобионтных личинок сетчатокрылых – в Европе *Sisyra nigra* (Retzius, 1783), в озёрах о-ва Кунашир – *Sisyra nikkoana* (Navás, 1910), обитающая также на Японских островах (Makarkin, 1990). Доля этих видов в общем обилии сообщества колеблется от 26 до 91%. Комплекс сопутствующих видов составляют разнообразные минирующие хирономиды, такие как *Glyptotendipes* spp., виды которых специфичны в каждом регионе или широко распространенная *Demeijerea rufipes*, реже – личинки лимнофильных ручейников *Cyrnus trimaculatus* (Curtis 1834), для которых ранее отмечена факультативная спонгиофагия (Arndt, 1928).

Личинки сетчатокрылых рода *Sisyra*, отличающиеся весьма строгой спонгиофагией (хотя, помимо губок, могут обитать и на колониях мшанок (Arndt, 1928)), обнаруживаются на губках и в проточных водоёмах (например, *Sisyra terminalis* Curtis, 1854 в р. Оке на *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*), но регулярная массовая встречаемость, дополненная характерным сопутствующим комплексом, наблюдалась только в озёрах на *S. lacustris*. Возможно, это связано с увеличением поверхности этих губок (за счет разветвлённости колоний) при переходе к обитанию на слабом течении.

Комплекс *Demeijeria rufipes*. Описан по 8 пробам из озёр бассейна р. Великая. Развивается в стоячих водоёмах на колониях *S. lacustris* и *E. muelleri*. Доминируют массивные личинки хирономид *Demeijerea rufipes* (Linnaeus, 1761) – облигатные спонгобионты. Их можно обнаружить как снаружи колонии, так и в прогрызенных ходах внутри. Массовая доля данного вида в сообществе колеблется от 25 до 100% (на *E. muelleri*). В качестве субдоминантов выступают неспецифичные минеры *Glyptotendipes* spp., а также личинки сетчатокрылых *Sisyra fuscata* (Fabricius, 1793).

Стоит отметить, что на губке *Ephydatia muelleri* встречено очень небольшое количество животных, что, по всей видимости, связано с её высокой биохимической активностью. Однако эти данные за недостаточностью выборки нуждаются в уточнении.

Ещё 13 проб не вошли ни в один из перечисленных комплексов и, по-видимому, иллюстрируют редкие варианты ассоциированных с губками комплексов макробеспозвоночных. Их подробное описание требует привлечения дополнительного материала.

Использованный метод кластеризации позволил выявить несколько четко очерченных комплексов видов, ассоциированных с губками. В них вошла небольшая часть всех обнаруженных животных, по-видимому, все они поглощают ткани колоний в той или иной степени. При этом гидродинамические условия являются одной из наиболее важных характеристик биотопа, действующих при формировании этих комплексов: фактор течения делит всю совокупность проб на 2 крупных, слабо пересекающихся по массовым видам группы.

Согласно полученным данным, население губки в среднем составлено 9 видами беспозвоночных. В реках с явным течением это значение увеличивается до 12, в озёрах снижается до 5. Сходство между лимнофильными и реофильными комплексами спонгиобионтов на уровне видов также относительно невелико.

ВЫВОДЫ

На изученных пресноводных губках возможно формирование различных по качественному составу комплексов видов макробеспозвоночных. Определяющими факторами, влияющими на организацию сообществ, ассоциированных с губками, оказываются разнообразные абиотические факторы, важнейшим из которых, возможно, следует признать гидродинамические условия.

Природа самой губки играет существенную роль, по-видимому, только в случае *Ephydatia muelleri*, обладающей существенной биохимической активностью,

подавляющей развитие ассоциированных комплексов беспозвоночных. Однако эти данные нуждаются в уточнении.

Доминантами ассоциированных сообществ являются виды, имеющие с губками прямую трофическую связь. По предварительным сведениям, некоторые сообщества консервативны настолько, что сохраняют свою структуру на уровне родов при смене видового состава в географически удалённых водоёмах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 5 – 20.

Барышев И. А., *Кухарев В. И.* Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2011. № 6. С. 16 – 19.

Виленкина М. Н., *Виленкин Б. Я.* О возможности функционального подхода к количественной оценке степени дифференциации и интеграции организма // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 2. С. 132 – 139.

Дурнова Н. А., *Воронин М. Ю.*, *Сухова Е. И.* Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоемах Саратовкой области // Поволж. экол. журн. 2011. № 3. С. 304 – 313.

Кучерук Н. В., *Савилова Т. А.* Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района североперуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1985. Т. 89, вып. 4. С. 59 – 70.

Тимм Т. Э. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин : Валгус, 1987. 300 с.

Трылис В. В. Сообщества, ассоциированные с пресноводной губкой, как фактор повышения биоразнообразия перифитона // Збереження біорізноманітності в Україні : матеріали конф. Київ, 1997. С. 53.

Чертопруд М. В. Сообщества макробентоса верхнего течения реки Великой (Псковская область): концепция речного континуума и озерные эффекты // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : материалы докл. II Всерос. шк.-конф. : в 2 т. Ярославль : Филигрань, 2014. Т. 2. С. 401 – 404.

Харченко Т. А., *Ляшенко А. В.*, *Давыдов О. А.* Консорция пресноводной губки в канале Днепр – Донбасс // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 31 – 35.

Arndt W. Lebensdauer, Altern und Tod der Schwamme // Sitzungsber Ges Naturforsch Freunde. 1928. S. 23 – 44.

Bołtruszko J. S., *Ejsmont-Karabin J.* Epizoic communities of Rotifera inhabiting sponges in freshwaters of North-Eastern Poland // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2013. Vol. 42, № 1. P. 46 – 50.

Çinar M. E., *Katagan T.*, *Ergen Z.*, *Sergin M.* Zoobenthos-inhabiting *Sarcotragus muscarum* (Porifera : Demospongiae) from the Aegean Sea // Hydrobiologia. 2002. Vol. 482. P. 107 – 117.

Corallini C., *Gaino E.* Peculiar digestion patterns of sponge-associated zoochlorellae in the caddisfly *Ceraclea fulva //* Tissue and Cell. 2001. Vol. 33, №. 4. P. 402 – 407.

Gaino E., *Lancioni T.*, *La Porta G.*, *Todini B.* The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Piediluco (central Italy) // Hydrobiologia. 2004. Vol. 520. P. 165 – 178.

Gugel J. Life cycles and ecological interactions of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae) in the River Rhine in Germany // Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters. 2001. Vol. 31, № 3. P. 185 – 198.

Konopacka A., *Sicinski J.* Macrofauna inhabiting the colonies of the sponge Spongilla lacustris (L.) in the River Gac // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 1985. Vol. 22. P. 2968 – 2973.

Makarkin V. N. A check-list of the Neuroptera-Planipennia of the USSR Far East, with some taxonomic remarks // Acta Zoologica Hungarica. 1990. Vol. 36. P. 37 – 46.

Manconi R., *Pronzato R.* Suborder Spongillina subord. nov.: freshwater sponges // Systema Porifera / eds. J. N. A. Hooper, R. W. M. Van Soest. New York ; Boston ; Dordrecht ; London : Kluwer Academic ; Plenum Publishers, 2002. P. 921 – 1019.

Ochiai A. Zoogeographical studies on the soleoid fishes found Japan and its neighboring regions. II // Bull. of the Japanese Society of Fish Sciences. 1957. Vol. 22, № 9. P. 526 – 530.

Padua A., *Lanna E*., *Klautau M.* Macrofauna inhabiting the sponge *Paraleucilla magna* (Porifera : Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil // J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2013. Vol. 93. № 4. P. 889 – 898.

Palpandi C., *Ananthan G*., *Shanmugam A*. Cryptofaunal associates of *Spirastrella inconstans* (Dendy) and *S. inconstans* var. *digitata* (Dendy), the coral reef sponges of Palk Bay // J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2007. Vol. 2, № 1. P. 71 – 76.

Pansini M. Inquilinismo in *Spongia officinalis, Ircinia fasciculata*, e *Petrosia ficiformis* della Riviera Ligure di Levante // Bolletino Musei dell'Istituto di Biologia dell'Universita` de Genova. 1970. Vol. 38. P. 5 – 17.

Skelton J., Strand M. Trophic ecology of a freshwater sponge (*Spongilla lacustris*) revealed by stable isotope analysis // Hydrobiologia. 2013. Vol. 709, № 1. P. 227 – 235.

Steffan A. W. Ectosymbiosis in aquatic insects // Symbiosis. 1967. Vol. 2. P. 245 – 289.

Ward J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. of the American Statistical Association. 1963. Vol. 58, № 301. P. 236 – 244.