

Н. Н. П а н ь к о в

**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ
ЗООБЕНТОЦЕНОЗОВ р.СЫЛВЫ
(БАССЕЙН КАМЫ)**

Пермь 2004

ББК 28.082

П 16

УДК 574.587

Рецензенты: доктор биол. наук Ю.В.Лешко; лаборатория экологии рыб ИЭРиЖ УрО РАН, сектор гидробиологических исследований ОВРВ ФГУП РосНИИВХ

Паньков Н.Н.

П 16 Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р.Сылвы (бассейн Камы). – Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2004. – 162 с.

ISBN 5 – 8241 – 0339 – 9

В книге освещены результаты многолетних исследований зообентоса р.Сылвы – эталонного водотока Пермского Прикамья. Приведены сведения по таксономическому составу донной фауны и ее распределению в речном континууме. Наибольшее внимание уделено описанию структуры зообентоценозов. Изучена сезонная и многолетняя динамика сообществ донных беспозвоночных, выявлена их зависимость от ряда факторов гидрологического режима. Установлен состав пищи основных групп бентосных животных. Рассмотрены особенности протекания трофодинамических процессов в отдельных частях речной экосистемы.

Книга рассчитана на гидробиологов, гидроэкологов, работников природоохранных организаций, студентов биологических и экологических специальностей.

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Пермского государственного университета

ISBN 5 – 8241 – 0339 – 9

© Н.Н. Паньков, 2004

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ЕГО ОБРАБОТКИ.....	6
Глава 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ	15
2.1 Гидрография и гидрология	15
2.2. Продольное районирование р. Сылвы по гидрологическим и морфологическим показателям	16
Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗООБЕНТОСА	20
Глава 4. ЗООБЕНТОЦЕНОЗЫ р. СЫЛВЫ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РЕЧНОМ КОНТИНУУМЕ.	27
4.1. К проблемам гидробиологической типизации и районирования водотоков	27
4.2. Гидробиологические районы и зообентоценозы р. Сылвы.....	33
4.3 Основные закономерности распределения зообентоса в русле р. Сылвы	57
Глава 5. ДИНАМИКА ЗООБЕНТОЦЕНОЗОВ р. СЫЛВЫ.....	63
5.1. Сезонная динамика зообентоса	63
5.2. Межгодовая динамика зообентоценозов	72
Глава 6. ДИНАМИКА ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ЗООБЕНТОЦЕНОЗАХ.....	90
6.1. Общая характеристика питания животных бентоса	90
6.2. Особенности функциональной организации зообентоценозов в зависимости от их расположения в речном континууме.....	100
6.3. О функциональном значении хищных животных	112
6.4. Потоки энергии в зообентоценозах и их продукционные характеристики.....	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	118
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	126
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	148

ВВЕДЕНИЕ

Одной из приоритетных задач современной экологии является построение теории функционирования экосистем континентальных водоемов. До недавнего времени разрабатывались ее частные аспекты, связанные преимущественно с функционированием экосистем озер и водохранилищ, в чем достигнуты определенные успехи. Реки в указанном отношении изучены значительно хуже, и это является основной трудностью при создании общей концепции. Как было отмечено на совещании специалистов во время "Нарочанских гидробиологических встреч", пробелы в познании биологии водотоков уже в ближайшем будущем могут привести к торможению развития водной экологии в целом (Сущеня, Алимов, 1990).

Современное состояние речной экологии может быть охарактеризовано как период первичного накопления и систематизации знаний без их глубокого теоретического осмысления. Имеющиеся на сегодняшний день концепции "Дискретной зональности водотоков" (Illies, 1961), "Речного континуума" (Vannote et al., 1980) и "Динамики пятен" (Townsend, 1989) представляют собой, по существу, эмпирические обобщения, дополненные рядом постулатов. Дискуссионный характер многих принципиальных вопросов, касающихся законов строения и функциональной организации речных экосистем, попытки их решения чисто умозрительным путем красноречиво свидетельствуют, что для надежного обоснования важных положений теории и проверки бытующих мнений не хватает фактов. Следует признать, таким образом, что изучение биологии водотоков представляет естественный интерес с точки зрения фундаментальной науки, поскольку оно обогащает далеко не полный фонд конкретных знаний.

Изучение речной биологии преследует и сугубо утилитарные цели. В настоящее время водотоки привлекают внимание ученых, главным образом, в связи с возросшей актуальностью природоохранных задач. Представляя собой один из важнейших и в то же время весьма уязвимых природных ресурсов, реки требуют к себе постоянного внимания. Для регулярного наблюдения за ними необходима, прежде всего, организация системы регионального гидроэкомониторинга, в основу которой должны быть положены результаты исследований разнотипных водотоков как эталонов определенного экологического состояния.

В Прикамье насчитывается свыше 29 тыс. рек, из них две крупных, сорок средних, около 29 тыс. малых; общая протяженность водотоков превышает 90 тыс. км (Комлев, Черных, 1984). Естественно, их тотальное изучение выходит за рамки существующих возможностей, да и не представляется необходимым. Изучение регионального своеобразия текучих вод Прикамья должно опираться на репрезентативную совокупность водотоков,

типичных для отдельных областей региона, т.е. группу *модельных (эталонных)* рек. Метод модельных рек широко используется в практике гидробиологических исследований и получил всеобщее признание (King, 1981; Леванидова и др., 1989).

В соответствии с этим методом разработана исследовательская программа, начало реализации которой было положено в 1992 г., когда мною при участии студентов кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного университета были организованы многолетние гидробиологические исследования р. Сылвы как эталонного водотока Предуралья. На выбор эталона повлияли следующие соображения: Сылва не испытывает существенного антропоического воздействия и ее состояние на значительном протяжении близко к естественному; она достаточно велика и приближается к зонально полной; она доступна для регулярного посещения на всем протяжении; на участке среднего течения Сылвы находится лаборатория.

Материалы первых пяти лет исследований зообентоса р. Сылвы представлены в моей кандидатской диссертации (Паньков, 1997 а), но до сих пор они в полном виде не опубликованы. Минувшие с тех пор годы принесли новые результаты, позволяющие уточнить положения, сформулированные ранее. К настоящему времени назрела необходимость осмысления новых данных и подведения промежуточного итога многолетних работ.

Я сердечно благодарю моих друзей и коллег, Н.Ю.Шадрина и К.В.Арнаута, оказавших неоценимую помощь в подготовке и проведении полевых исследований и камеральной обработке материала.

Я искренне признателен моим официальным оппонентам д.б.н. С.М. Голубкову (Зоологический институт РАН, СПб) и д.б.н. Т.Д. Слепухиной (институт Озероведения РАН, СПб), к.б.н. Н.И. Силиной (Государственный Гидрологический институт, СПб), представлявшей ведущее учреждение, чл.-корр. РАН, проф. А.Ф. Алимову, д.б.н. М.Б. Ивановой (Зоологический институт РАН, СПб), д.б.н. Г.М. Лаврентьевой, д.б.н. О.И. Мицкевич (Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства, СПб) и Н.М. Гореликовой (Пермский университет) за ценные замечания по моей кандидатской диссертации и советы, которые я постарался учесть в настоящей книге.

Я чрезвычайно признателен Ю.В. Лешко, Н.М. Гореликовой и Н.М. Пахорукову за моральную поддержку в трудные для меня годы, без которой настоящая книга едва ли могла быть опубликована.

Хочу особо поблагодарить моих родителей, Николая Васильевича и Нину Андреевну Паньковых, а также жену Наталью Вячеславовну Панькову за их бесконечное терпение и неизменно благожелательное отношение к моей работе.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ЕГО ОБРАБОТКИ

Объем материала и методика полевых исследований

Сбор материала по зообентосу р. Сылвы осуществлялся в ходе маршрутных и стационарных работ в 1992 – 2003 гг.

Маршрутные исследования проводились в 1993 – 1996 гг. и охватывали р. Сылву на всем ее протяжении. В работах кроме автора приняли участие студенты кафедры Н.Шадрин, К.Арнаут, А.Хозяйкин, А.Буйдов, Е.Иванова. Одновременно с изучением главной реки производился отбор проб во всех наиболее крупных притоках на удалении до пяти километров от устья, во многих мелких притоках – малых реках, родниках и ручьях в приустьевых участках, в водоемах поймы.

Стационарные исследования проводились на участке среднего течения р. Сылвы в 15 км выше г. Кунгура (заказник "Предуралье"). Сбор материала на стационаре производился в течение вегетационных сезонов 1992, 1993, 1997-2003 гг. и круглогодично в 1994-1996 гг. В период с мая по август пробы отбирались один раз в 7-10 дней, в сентябре и октябре – два раза в месяц, с ноября по апрель – один раз в месяц. Одновременно с отбором проб измерялись уровень воды в реке и ее температура, велись фенологические наблюдения.

В работах на стационаре принимали активное участие студенты кафедры Н.Панькова (1992 г.), Н.Шадрин и К.Арнаут (с 1993 по 1996 г.), И.Кузнецова (1994 г.), Т.Катаева (1995 г.), А.Борискина и А.Оралова (1997 г.), А.Комов (с 1998 по 2000 г.).

Пробы отбирались на сериях гидробиологических разрезов, расположенных в пределах типичных для реки участков и отстоящих друг от друга на 20-40 км; при уточнении границ между типологическими зонами эта дистанция сокращалась до 3,0 км. Каждая серия, как правило, включала один разрез на перекате и два-три разреза, секущих близлежащий плес с шагом 100-300 м. На одном разрезе отбиралось по три-пять проб (в зависимости от биотопической разнородности реки на ее поперечном профиле). При взятии каждой пробы облавливалась площадь речного дна, равная приблизительно 0,1 м².

При изучении сезонной динамики зообентоценозов с целью повышения точности получаемых результатов на каждой станции одновременно отбиралось по три-восемь проб.

Для отбора количественных проб зообентоса использовался скребок усовершенствованной конструкции (Паньков и др., 1998; Паньков, 2000 г.). На грунтах с крупными фракциями пробы отбирались способом Шредера в модификации В.И. Жадина (Жадин, 1960); для улавливания смываемых потоком гидробионтов к поднимаемым камням подводился сачок. Со зна-

чительных глубин (от 3,0 до 7,0 м) пробы отбирались в процессе ныряния; грунт, отобраный способом Шредера-Жадина или скребком, закрепленным на короткой рукояти (в последнем случае – вместе со скребком), помещался в брезентовый мешок и доставлялся на поверхность.

Организмы бентоса отделялись от грунта путем многократного отмучивания в кювете и процеживания слива через мельничный газ № 49. Промытый таким образом грунт распределялся тонким слоем на светлой подложке из подручного материала и тщательно просматривался с целью обнаружения животных, не поддающихся вымыванию (прикрепленных форм, животных, скрывающихся в трещинах и скважинах камней, ручейников с тяжелыми минеральными домиками и моллюсков). Эти организмы извлекались пинцетом и препаровальными иглами.

После отделения животных от грунта пробы помещались в специально изготовленные полиэтиленовые пакеты, этикетировались, фиксировались 4% -ным формалином и, во избежание повреждений, упаковывались для транспортировки в жесткую герметичную тару (ведро или пластиковый ящик). На этикетке проставлялся только номер пробы, подробная информация о ней (место и дата взятия, глубина, характер грунта, скорость течения и температура воды в пункте отбора, и т.д.) заносилась в полевой дневник. Все дневники хранятся на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ПермГУ.

Всего за период исследований отобрано 1363 количественные пробы зообентоса; из них 551 – в ходе маршрутных работ, 812 – на стационаре. Наряду с количественными отобрано 366 качественных проб.

С целью уточнения таксономического состава ряда групп амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, стрекоз, вислокрылок, сетчатокрылых и ручейников) отлавливались крылатые особи: вручную, при помощи энтомологического сачка путем облова роев и кошением по прибрежной растительности, а также на свет прожектора (на стационаре) и электрического фонаря (при маршрутных исследованиях). Насекомых фиксировали 70% -ным этанолом. Всего обработано 158 сборов, просмотрено и идентифицировано до вида свыше 2500 экземпляров.

Для того чтобы иметь возможность объяснить дифференцированное воздействие паводков на популяции животных бентоса, мы изучили склонность последних к миграциям в толще речной струи. С этой целью отбирались пробы дрейфта. Указанная работа проводилась на участке среднего течения р.Сылвы в районе заказника "Предуралье" летом 1997-2001 гг. Для улавливания дрейфующих беспозвоночных применялась коническая горизонтальная сетка из мельничного газа № 29 с площадью входного отверстия 660 см² и длиной 0,75 м. На каждой станции поочередно облавливались придонный и приповерхностный горизонты воды. Время непрерыв-

ной экспозиции ловушки составляло 5 минут. На каждом горизонте отбиралось по две пробы, которые объединялись в одну интегральную. Всего собрано и обработано 184 интегральных пробы дрейфа. Результаты проведенных исследований опубликованы (Паньков, 2002 а).

При изучении крупных моллюсков [семейства *Bulinidae*, *Unionidae*, *Viviparidae*, из *Lymnaeidae* – *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Lymnaea fragilis* (Linnaeus, 1758)] применялись металлические рамки площадью 0,5 м². Рамку накладывали на поверхность грунта, после чего всех крупных моллюсков, оказавшихся внутри ее, тщательно выбирали руками, при этом грунт перекапывался на глубину не менее 10 см.

После доставки животных на берег их взвешивали на аптечных весах с точностью до 0,1 г. Раковина предварительно отмывалась от налипших частиц грунта и вытиралась досуха, вода из мантийной полости перловиц и беззубок сливалась при помощи ножа с очень тонким лезвием. После взвешивания унионид их раковины освобождались от мягких тканей, пронумеровывались водостойким маркером и, с целью предохранения от растрескивания при высыхании, смазывались глицерином. Результаты взвешивания заносились в полевой дневник. Пронумерованные раковины идентифицировались в лаборатории.

В целях изучения популяционных характеристик крупных моллюсков и их биотопической приуроченности обследовано 2260 м² дна реки и водоемов ее поймы.

Камеральная обработка материала

Из остатков грунта животных извлекали в лаборатории, контролируя этот процесс под бинокулярным микроскопом МБС-9 или МБС-1. Затем их идентифицировали, подсчитывали и взвешивали на торсионных весах с точностью до 1,0 мг (после подсушивания на фильтровальной бумаге до исчезновения влажных пятен). Результаты заносились в специально разработанные унифицированные карточки. Картотека хранится на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ПермГУ.

Существенная часть рутинной работы, связанной с выборкой животных из грунта, выполнена студентами кафедры под контролем преподавателей, ими разобрано около 50% количественных проб.

Животных идентифицировали по определительным таблицам и описаниям, приводимым в ряде литературных источников.

Личинки *ручейников* определены по работе В.Д. Иванова, В.Н. Григоренко и Т.И. Арефиной (2001). В качестве вспомогательных источников использовались определители С.Г. Лепневой (1964, 1966) и О.А. Качаловой (1977). *Поденки* (как нимфы, так и крылатые особи) идентифицированы по работам О.А. Черновой (1964), Н.Ю. Клюге и

Е.А. Новиковой (Клюге, 1987, 1988, 1992, 1997; Клюге, Новикова, 1992; Новикова, Клюге, 1987, 1994). Нимфы *веснянок* определены по Л.А. Жильцовой и В.А. Тесленко (1997); личинки *стрекоз* – по А.Ю. Харитонову (1997); *клопы* – по Е.В. Канюковой (1997); *жесткокрылые* – по О.Л. Крыжановскому (1977); *двукрылые* (до семейств) – по А.С. Мончадскому и В.М. Глухой (1977); *прочие насекомые* (до отрядов) – по С.Г. Лепневой (1977). *Пиявки* определены по Е.И. Лукину (1977); *амфиподы* – по Я.И. Старобогатову (1995).

Часть материала определена другими специалистами. *Хирономиды* идентифицированы студентами Г. Андреевских, А. Буйдовым, Е. Князевой, Н. Ногиной и Н. Поваренкиной, работавшими под руководством М.С. Алексевниной¹; *моллюски* – студентом, а с 1997 г. – аспирантом Н.Ю. Шадриним (определения проверены Я.И. Старобогатовым); *олигохеты* – Н.М. Гореликовой и работавшими под ее руководством студентами – Н. Ораловой и Д. Мальковым. *Имаго ручейников, веснянок, стрекоз, вислокрылок и сетчатокрылых* определены В.Г. Новокшеновым.

Таксономической и номенклатурной основой фаунистических списков послужили следующие литературные источники. Списки малощетинковых червей составлены по Н.П. Финогеновой (1994); моллюсков – по Я.И. Старобогатову (2000); вислокрылок – по Т.С. Вшивковой (1985); сетчатокрылых – по А.В. Захаренко (1988); хирономид – по Е.А. Макаренку (1999), В.Я. Панкратовой (1970; 1977; 1983), А.И. Шиловой (1976) и М. Хирвеноя (Hirvenoja, 1973); атерицид – по Э.П. Нарчук (1999); прочих животных – согласно тем определителям, по которым они идентифицированы.

Я глубоко благодарен всем принявшим участие в сборе и обработке материалов. Я искренне признателен В.Д. Иванову, Н.Ю. Клюге и Я.И. Старобогатову за консультации по определению ручейников, поденок и моллюсков и предоставление труднодоступной литературы.

Методы анализа результатов

При камеральной обработке полевых материалов образуется значительный объем сведений, большая часть которых избыточна; их полное освещение чрезвычайно громоздко и неэффективно. Для освобождения полученных результатов от излишних подробностей необходимы их первичная систематизация и обобщение. С этой целью практикуется выявление

¹ Личинки хирономид определены из 15% гидробиологических проб. Их таксономический список приведен в соответствие с современным состоянием систематики при участии И.В. Поздеева.

ние устойчивых сочетаний организмов, приуроченных к определенным условиям косной среды, т.е. *зообентоценозов определенного типа*.

Ранее предпочтение отдавалось методу Е.С. Неизвестной-Жадиной (1937) и В.И. Жадина (1940), основанному на выделении однородных условий обитания, служивших индикаторами зообентоценозов того или иного экологического класса. Позднее было показано, что такие зообентоценозы носят сборный характер и не могут удовлетворять требованиям элементарной единицы классификации сообществ (Герд, 1951; Мордухай-Болтовской, 1960; Иоганзен, 1966).

Хотя указанный способ до сих пор широко применяется, предпочтение отдается методу выделения зообентоценозов на основании общности видов доминантного комплекса (Методика..., 1975). Элементарность и фундаментальность вида в биологической систематике служит гарантией элементарности и фундаментальности таких зообентоценозов в гидроэкологической типологии.

Таким образом, для классификации зообентоценозов необходимо предварительное установление их структурной иерархии, т.е. ранжирование видов по степени их значимости. В современной экологии значимость видов в сообществе оценивается по ряду показателей, из них широкое распространение получили различные индексы доминирования (I_d), к очевидным преимуществам которых относится их интегральный характер. Однако существующие I_d имеют и серьезные недостатки, что побуждает уделить специальное внимание данному вопросу. В практике наших исследований (Паньков, 1997а) используется индекс, рассчитываемый по формуле

$$I_d = V \cdot \sqrt{B},$$

где V – встречаемость вида (отношение числа проб с данным видом к общему числу проб); B – доля биомассы данного вида (в процентах) в общей биомассе зообентоценоза.

Указанный индекс отличается от индекса Броек-Зенкевича в модификации Ф.Д. Мордухай-Болтовского (см.: Методика..., 1975) тем, что в расчетах используются относительные, а не абсолютные показатели биомассы; в силу этого индекс не чувствителен к степени развития зообентоценозов, что позволяет получать сопоставимые оценки роли каждого вида в разных сообществах. От индекса доминирования Б.Г. Иоганзена и Л.В. Файзовой (1978) он отличается тем, что при его расчете вместо относительной численности используется биомасса. Биомасса корректнее характеризует значение вида в структуре зообентоценоза и может быть учтена с большей точностью, чем численность (Леванидов, 1977).

Следующая стадия работы – описание выделенных зообентоценозов, которое также не должно быть громоздким. В практике гидробиологических исследований широкое распространение получили два подхода.

Первый основан на описании структуры зообентоценозов в понятиях таксономических групп животных, под которыми понимаются таксоны различного ранга (от семейства до типа). Действительно, этот подход позволяет избежать накопления неинформативных излишеств; однако из-за малосодержательности общих категорий его применение неизбежно сопровождается существенными утратами. Дело в том, что в понятии группы животных исчезают и растворяются все особенности ее конкретных представителей, и оно оказывается не в состоянии корректно отобразить специфику каждого зообентоценоза.

Более перспективным представляется второй подход, основанный на выделении небольшого числа репрезентативных элементов. Так как качественное своеобразие любого зообентоценоза создается немногими массовыми формами, при его характеристике целесообразно ограничиться описанием видов доминантного комплекса (Зимбалева, 1981).

Поскольку распределение организмов по степени их значимости, как правило, носит непрерывный характер, возникает сугубо прагматический вопрос о проведении формальной границы между наиболее значимыми и малозначимыми видами, от положения которой будет зависеть большая или меньшая оптимальность описания.

В современной экологии существуют различные подходы к выделению комплексов руководящих видов в сообществах различного типа; все они основаны на различных числовых порогах для доминантов, которые полагаются оптимальными (Ulfstrand, 1968; Иогансен, Файзова, 1978; Леванидов и др., 1978 а; Леванидова и др., 1989).

При описании зообентоценозов *r*. Сылвы в качестве формального рубежа, отделяющего виды доминантного комплекса от второстепенных, принята величина Id , равная единице. Как было показано ранее (Паньков, 1997 а), указанную величину Id или превышающую ее имеют 1-12 видов, за счет которых складывается более половины (в среднем 77%) биомассы зообентоценозов. Дальнейшее снижение числового порога неэффективно, поскольку список руководящих форм растет быстрее, чем их значимость. Например, при Id , равном $1/2$, количество видов доминантного комплекса увеличивается в 2-4 раза, в то время как их доля в биомассе возрастает всего на 10-20%.

Доминантный комплекс, в свою очередь, требует расчленения на доминантов и субдоминантов; это диктуется, прежде всего, номенклатурными целями. Доминантами считались первые один-три вида в ранжированном по убыванию Id списке форм (независимо от абсолютных значений индекса); остальных относили к субдоминантам.

Для выявления и количественного выражения связи между биологическими показателями и параметрами среды применялись методы стати-

стического анализа; при этом использовалась оригинальная программа К.В. Арнаута "Tastat", при написании и отладке которой применялся учебник по биометрии Г.Ф. Лакина (1973). Достоверность полученных результатов определена с 95% -ным уровнем значимости.

Методика продукционных исследований

Продукционные характеристики зообентоценозов рассчитывались физиологическим способом отдельно для разных групп организмов. Величина K_2 и коэффициенты уравнения связи индивидуального веса животных со скоростью потребления кислорода заимствованы из литературных источников (Алимов, 1979, 1981, 1989; Балушкина, 1987; Голубков, 2000). Все расчеты приведены к средней за изучаемый период температуре воды. Величина Q_{10} для внесения температурных поправок принималась равной 2,25 (Алимов, 1989).

При переводе весовых единиц массы в энергетические калорийность животных принималась равной: для олигохет и пиявок – 1,0; личинок поденок – 0,92; ручейников – 0,99; стрекоз – 0,81; хирономид – 0,63; брюхоногих моллюсков – 0,4; двустворчатых моллюсков – 0,31 ккал/г живой массы (Алимов и др., 1977).

При расчете рационов животных принималось, что коэффициенты усвоения пищи у хищных и нехищных животных составляют 0,8 и 0,6 соответственно (Ивлев, 1955).

С целью уточнения трофических связей в зообентоценозах были изучены спектры питания массовых видов донных беспозвоночных (пиявок и личинок насекомых). Животные отбирались на тех же станциях, что и гидробиологические пробы; после извлечения из воды, чтобы прекратить действие пищеварительных соков, немедленно фиксировались 40% -ным формалином. Кишечники извлекались специально заточенными препаровальными иглами, содержимое пищеварительного тракта переносилось в заполненную водой камеру Нажотта, распределялось равномерно по ее объему и просматривалось под микроскопом.

Спектры питания характеризовались по объемному соотношению различных категорий пищи. Объем пищевых объектов устанавливался геометрическим способом при помощи окуляр-микрометра. Всего вскрыт и обработан 1131 кишечник 58 видов животных¹.

Данные по спектрам питания изученных видов животных экстраполировались на виды со сходными способами добычи пищи, по тем или иным причинам избежавшие нашего внимания. Правомочность такой про-

¹ В изучении спектров питания личинок хирономид и гидрпсихид приняли участие студенты Л. Халимова и Т. Катаева.

цедуры обоснована тем, что совместно обитающие беспозвоночные с одинаковым пищевым поведением по структуре рационов практически не различаются (Паньков, 1997 а).

При решении вопросов трофологии калорийность детрита (без песка) принималась равной 14,0 кДж/г сухого вещества (Павлютин, 1979), водорослей – 19,2 кДж/г, животных тканей – 23,0 кДж/г (Алимов, 1989). Допуская, что содержание влаги в них примерно одинаково (80-85%), получаем соотношение энергетической ценности равных объемов детрита, растительной и животной пищи в пропорции 1 : 1,37 : 1,64. Эта пропорция использовалась при расчетах участия различных категорий пищи в энергетике рационов.

С целью определения относительной роли донной фауны в биотическом балансе водотока и ее места в системе трофоэнергетических связей была предпринята попытка оценки функциональных характеристик ряда других компонентов гидробиоценоза: микробентоценозов, планктоценозов, макрофитоценозов.

В наши задачи не входило изучение роли отдельных составляющих микробентоса и планктона: бактерий, грибов, водорослей и животных, поскольку оно лежит за пределами технических возможностей коллектива, да и не представляется необходимым в контексте настоящей работы. И микробентос, и планктон рассматривались как некие функциональные единицы, выполняющие определенную работу по созиданию или разрушению органического вещества в рамках гидробиоценоза.

Функциональные характеристики микробентоценозов и планктоценозов изучались скляночным методом в кислородной модификации (Винберг, 1934), определения проводились с периодичностью в две-три недели¹. При изучении микробентоценозов склянки экспонировались в рипали и медиали реки (там же, где отбирали пробы зообентоса), при этом в склянки помещалось ненарушенное сообщество вместе с субстратом. При изучении планктоценозов склянки заполнялись водой, взятой со средней для эталонного участка глубины (1,5 м) на медиали реки и экспонировались на той же глубине прямо на грунте. Время экспозиции во всех случаях составляло одни сутки. Содержание кислорода в склянках определялось методом Винклера (Алекин, 1954). Всего проведено 80 определений².

¹ В работах по определению продукционных характеристик микробентоса и планктона приняли участие студенты Н.Ногина и Л.Лулева.

² Пользуясь случаем, сердечно благодарю к.б.н. Л.Е.Анохину (Зоологический институт РАН, СПб), у которой я в свое время брал уроки по методике определения первичной продукции фитоперифитона.

Продукция макрофитов (Р) определялась по максимальной за вегетационный сезон биомассе (V_{\max}) с использованием формулы (Распов, 1985)

$$P = 1,2 * V_{\max}.$$

За максимальную принималась биомасса высшей водной растительности в период плодоношения. Она определялась следующим образом.

Металлическую рамку площадью $0,5 \text{ м}^2$ накладывали на заросли рдестов и прижимали их плети к грунту. После этого все растения, попавшие внутрь рамки, вырезались ножом и складывались в ведро. Затем их отбрасывали на почвенное сито и, дав воде полностью стечь, взвешивали на торговых весах с точностью до 10 г.

При переводе весовых единиц фитомассы в энергетические принималось, что калорийность тканей высшей водной растительности составляет $19,2 \text{ кДж/г}$ сухого вещества, а содержание сухого вещества в живых тканях не превышает 15% (Алимов, 1989).

При определении продукции макрофитов за краткие промежутки времени принималось, что их рост с начала вегетации и до периода плодоношения носит линейный характер.

Всего выполнено 62 измерения продукции макрофитов, каждое – на площади $1,0 \text{ м}^2$.

Глава 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

2.1 Гидрография и гидрология

Гидрографически бассейн Сылвы принадлежит системе Средней Камы. Восточная окраина бассейна Сылвы лежит в пределах пояса Западных предгорий Урала, западная часть простирается на территорию Русской равнины (Сылвенский кряж и восточный склон Тулвинской возвышенности), средняя – находится на территории Приуральской равнины.

Сылва в прошлом являлась самым крупным притоком р. Чусовой; ныне, после завершения гидростроительства, она впадает в Сылвенский залив Камского водохранилища. Длина реки, достигшая ранее 587 км (Справочник..., 1936), с заполнением водохранилища значительно сократилась и составляет ныне 493 км, площадь водосбора соответственно уменьшилась с 22140 км² до 19700 км² (Ресурсы поверхностных..., 1967).

По особенностям водного режима Сылга относится к рекам предгорного типа. Уровневый режим р.Сылвы отличается мощным весенним половодьем, начинающимся резким подъемом воды и заканчивающимся быстрым ее спадом. Пик половодья приходится на конец апреля – начало мая, уровень подъема воды в нижнем течении достигает отметки 9,5 м. Максимальные расходы воды весенних половодий составляют 1360 м³/с. В летне-осенний период характерны дождевые паводки, максимальные расходы воды которых достигают 290 м³/с. Минимальные расходы воды приурочены к летне-осенней и зимней межени и составляют в среднем 67 м³/с и 46,9 м³/с соответственно. При среднегодовых расходах воды, достигающих 144 м³/с, годовой сток р.Сылвы в Камское водохранилище составляет 4,55 км³.

Согласно литературным сведениям (Ресурсы поверхностных..., 1967; 1972) общая минерализация и химический состав сылвенских вод на всем протяжении реки не остаются постоянными. Сумма минерального остатка во время летней межени закономерно увеличивается вниз по течению от 267 до 692 мг/л, одновременно в несколько раз возрастает процентное содержание сульфат-иона и уменьшается концентрация гидрокарбонатов.

Содержание органических веществ незначительно – окисляемость воды в межень не превышает 3-6 мгО/л, в половодье повышается до 11-13 мгО/л. Концентрация кислорода составляет 95-130% от нормального насыщения.

Содержание биогенов в водах реки невелико: концентрация нитратного азота составляет десятые, нитритного – сотые доли миллиграммов на литр; фосфор регистрируется только во время половодья, его концентрация не превышает тысячных долей миллиграммов на литр. Содержание ионов

натрия и калия составляет 9,0-65,0 мг/л, концентрация железа – десятые доли миллиграммов на литр, кремния – 1,0-1,2 мг/л.

Прозрачность воды в Сылве, по нашим наблюдениям, колеблется в широких пределах, в зависимости от времени года, уровня воды и влияния притоков. Минимум прозрачности наблюдается во время весеннего половодья (0,15 м). Вода в межень прозрачна до самого дна (не менее 4 м). Мутность сылвенских вод в среднем составляет 150 г/м³, причем основное количество транспортируемых наносов (свыше 80%) приходится на весенний период (Комлев, Черных, 1984).

Средняя температура сылвенских вод по результатам наблюдений на стационаре в период открытой воды в разные годы составляет 13,4-16,1⁰С, в летнюю межень – 17,6-20,3⁰С. В летние месяцы сылвенские воды могут прогреваться до 26⁰С. Вегетационный сезон (температура воды выше 5⁰С) длится 150-170 дней. Сумма эффективных температур в разные годы составляет 2290-2730 градусо-дней.

2.2. Продольное районирование р. Сылвы по гидрологическим и морфологическим показателям

Приведенное выше физико-географическое описание р.Сылвы и ее бассейна является слишком общим и требует детализации. В зависимости от морфометрических и гидрологических показателей Сылва может быть подразделена на четыре разновеликих участка: верховья (истоки и первые 3-4 км речного русла), верхнее течение (от верховий до пос. Сылва, протяженность 25-30 км), среднее течение (от пос. Сылва до г. Кунгура, протяженность около 380 км) и нижнее течение (от г. Кунгура до Сылвенского залива Камского водохранилища, протяженность около 70 км).

Верховья

Истоком р.Сылвы служит типичный лентикрен, расположенный в понижении рельефа между двумя горными грядами недалеко от пос. Пермьяки Свердловской области. Сылвенский лентикрен представляет собой очень сложную и разветвленную систему лимно- и реокренов, сливающихся вместе и постепенно формирующих речное русло.

Большая часть элементов лентикрена приурочена ко дну долины. Это низменная заболоченная местность, сплошь заросшая елово-пихтовым лесом. Среди деревьев в беспорядке разбросаны моховые топи и родниковые озера с площадью водного зеркала до 5 м², соединенные сетью вяло-текущих ручейков шириною 20-40 см. Преобладающими типами грунтов являются заиленный песок (лимнокрены) и глина (реокрены), встречаются

также щебень и скопления грубого древесного детрита (хвоя, мелкие веточки, кусочки коры и т.д.).

Часть источников приурочена к склонам долины. Это небольшие ручьи, берущие начало в чашевидных родниках (лимнокренах) либо выбивающиеся прямо из-под земли. Для них характерны делювиальные грунты, представленные щебнем, неокатанным плитняком и валунами; как правило, они покрыты мхами и водорослевым налетом. Вода, стекая по склону, образует мини-каскады и мини-плесы с глубиной 5-15 см. Скорость течения незначительна.

Отдельные ручейки, сливаясь вместе, дают начало руслу р.Сылвы. На протяжении первых 3-4 км оно также входит в состав лентикрена. Его особенностями на этом участке являются выходы грунтовых вод, расположенные очагами по всей его длине, обилие ручьев-притоков и небольшое падение. Ширина реки здесь составляет 0,5-1,5 м, скорость течения изменяется в пределах 0,15-0,3 м/с. Преобладающие грунты – песок, гравий и мелкая галька с различной степенью заиления и примесью глинистых частиц и древесного детрита.

Температура воды в отдельных элементах лентикрена неодинакова. В местах разгрузки грунтовых вод она составляет 6⁰С. По мере движения вниз по течению вода прогревается и на удалении 3-4 км от истока ее температура достигает 10-11⁰С при 19⁰С в Пермьяковском пруду.

Верхнее течение

Верхнее течение, по классификации Иллиеса (Illies, 1971), представляет собой типичную метаритраль. Река в начале этого участка имеет ширину 1,5-2,0 м, которая постепенно увеличивается и достигает 5,0 м в месте впадения в Сылвенский пруд. По термическому режиму, согласно классификации В.Я. Леванидова (1981), Верхняя Сылва принадлежит к группе умеренно холодноводных водотоков: температура воды летом, как правило, не превышает 11 – 13⁰С, исключение составляет небольшой участок реки после пруда в пос. Пермьяки (7 км от истока), испытывающий его постепенно ослабевающее влияние на расстоянии 2 – 3 км.

Для верхнего течения характерны значительные уклоны (в среднем 3,4 м/км), большое количество плесов и перекатов, его продольный профиль имеет вид ступенчатой кривой. Грунты перекатов представлены скальными выходами, грубоокатанным плитняком и валунами, реже гравийно-галечные. Течение бурное, стремительное, 1,0-2,0 м/с. Грунты плесов гравийно-галечные, на гравийной подложке обычны валуны. Скорость течения составляет 0,4-0,6 м/с, глубины, как правило, не превышают 0,7 м. Реже встречаются участки с большими, до 1,5 м, глубинами, заиленными песчаными грунтами и с замедленным, 0,05-0,10 м/с, течением.

Характерными особенностями Верхней Сылвы являются значительная захламленность русла затопленной древесиной, обилие аллохтонной органики (листового опада) и сильная затененность этого участка реки на большом протяжении береговыми кустарниками и деревьями.

Среднее течение

Среднее течение выделяется на основании общих для него признаков: сходных на всем его протяжении термического режима, характера грунтов, морфологии русла (наличие плесов с выраженной рипалью и перекатов). Для среднего течения характерно обильное развитие высшей водной растительности (преимущественно рдестов).

По особенностям термического режима Средняя Сылва, согласно классификации В.Я.Леванидова (1981), принадлежит к группе умеренно теплопроводных водотоков. Преобладающие грунты на перекатах и медиали плесов – валунные и галечные, в рипали – заиленные, со значительной примесью песка. На основании этих признаков среднее течение может быть отнесено к одной зоне – гипоритрали с признаками метапотамали. Вместе с тем на столь значительном протяжении среднее течение реки не остается единообразным: в его пределах выделяется четыре участка.

Первый участок, Коптельский (от пос. Сылва до пос. Роцца), имеет протяженность около 90 км. Ширина реки составляет 20 – 50 м, средние уклоны 0,9 м/км. Сылва течет среди низких, залесенных (ель, пихта) малообжитых берегов. Река прорезает плащ четвертичных отложений, слабо внедряясь в коренные породы. По причине неустойчивости берегов к размыву Сылва на этом участке сильно меандрирует, что обуславливает значительное развитие водоемов придаточной системы – стариц и пойменных озер. Чрезвычайно характерен контраст между быстрыми (1,0 – 1,5 м/с) перекатами с грунтами из слабоокатанного плитняка, валунов и крупной гальки и спокойными глубокими плесами (скорость течения 10 – 40 см/с; глубины до 4,0 м).

Второй участок, Шамаро – Березовский (от пос. Роцца до пос. Тис), имеет протяженность около 200 км. Река, глубоко врезаюсь в коренные породы, течет в юго-западном направлении среди высоких обрывистых берегов, для которых характерны многочисленные скальные выходы. Расстояние между склонами долины достаточно велико, что способствует интенсивному меандрированию. В силу этого Шамаро – Березовский участок изобилует старицами, особенно в верхней части. Специфическими чертами участка являются большое количество перекатов и их значительная протяженность; обычны острова, которым сопутствуют обширные галечные отмели. Скорости течения существенно выше, чем на предыдущем участке:

на плесах 0,6 – 1,0 м/с, на перекатах до 1,5 м/с. Ширина реки местами достигает 140 м, средние уклоны составляют 0,6 м/км.

Третий участок, *Суксуно – Кишертский* (пос. Тис – пос. Кишертъ), имеет протяженность около 75 км. Река течет в северо-западном направлении вдоль восточного борта Уфимского вала, принимая слева притоки с сульфатными водами повышенной минерализации. Средние уклоны русла уменьшаются и не превышают 0,3 м/км, Сылва приобретает более спокойный характер. Количество и общая протяженность перекатов заметно сокращаются. Глубины на плесах достигают 4 м.

Четвертый участок, *Кишертско – Кунгурский* (пос. Кишертъ – г. Кунгур), имеет длину около 20 км. На этом участке Сылва пересекает Сылвенский кряж (Уфимский вал), что сказывается на ее характере. Река течет в узкой долине среди высоких крутых берегов, изобилующих обнажениями коренных пород. Интенсивность руслового процесса понижена; в силу этого система пойменных водоемов практически отсутствует. Ширина реки местами уменьшается до 70 м; глубины снижаются до 2,0 – 2,5 м; скорость течения возрастает. Сылва на этом участке имеет облик полугорного водотока.

Нижнее течение

Нижнее течение р.Сылвы по типу преобладающих грунтов и гидравлическим характеристикам потока может быть отнесено к метапотамали. Течение становится спокойным, близким к ламинарному. Средние уклоны русла на участке составляют 0,25 – 0,10 (в среднем 0,15 м/км), что близко к таковым равнинных рек: Амура (0,11 м/км) и Волги (0,07 м/км; см.: Грезе, 1954). Глубины возрастают до 5-7 м. Преобладающие грунты – песчано-гравийно-галечные, с различной степенью заиления, у подмывных берегов валунные или глинистые. На медиали встречаются перемыаемые песчаные наносы, в прибрежной полосе распространены заиленные пески.

Характерной особенностью морфологии русла Нижней Сылвы является отсутствие перекатов и слабое развитие рипали. Его поперечный профиль имеет корытообразную форму – с примыкающим к берегу свалом глубин, поэтому развитие высшей водной растительности угнетено.

Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗООБЕНТОСА

В составе зообентоса р. Сылвы, ее притоков и водоемов поймы к настоящему времени выявлено 428 видов и форм. Основу таксономического разнообразия донной фауны составляют членистоногие, главным образом, амфибиотические насекомые. Наиболее разнообразно представлены двукрылые (не менее 174 видов), богаты видами ручейники (61), поденки (37), веснянки (18) и стрекозы (15). Из прочих беспозвоночных разнообразны моллюски (67) и малощетинковые черви (27).

Двукрылые (отряд Diptera) представлены таксонами, относящимися к семействам Athericidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Limoniidae, Simuliidae, Tabanidae и Tipulidae, из которых специальному изучению подвергались только хирономиды.

В составе семейства Chironomidae к настоящему времени зарегистрировано 157 видов и форм надвидового ранга (прилож. 1), относящихся к подсемействам Chironominae (75 видов и форм), Orthoclaadiinae (53), Tanypodinae (18), Diamesinae (7) и Prodiamesinae (4).

Анализ распределения хирономид в русле р.Сылвы позволил установить, что на отдельных участках реки складываются хирономидоценозы, существенно различающиеся по таксономическому составу и соотношению массовых видов.

В ключах и родниках верховий р.Сылвы массовое развитие получают личинки комаров-звонцов, относящиеся к подсемействам Diamesinae и Prodiamesinae. Наиболее характерными их представителями являются такие виды, как *Pseudodiamesa branickii* (Nowicki, 1873), *Pseudodiamesa nivosa* (Goetghebuer, 1928), *Diamesa carpatica* Botnariuc et Cindea-Cure, 1954, *Diamesa insignipes* Kieffer, 1908 и *Prodiamesa olivacea* Meigen, 1818.

Прочие хирономидоценозы составлены видами с более или менее широкой экологической валентностью; в качественном отношении они сравнительно малоспецифичны. Тем не менее, среди них можно выделить два эколого-фаунистических аспекта (полюса), переходящих друг в друга через серию промежуточных вариантов.

В верхнем течении р.Сылвы акцентируется группа реобионтных лито- и альгофильных хирономид подсемейства Orthoclaadiinae, в составе которой преобладают виды родов *Cricotopus*, *Eukiefferiella*, *Tvetenia*, *Orthocladus*, *Synorthocladus*, *Thienemanniella*, *Trissocladus* и *Parakiefferiella*. К числу наиболее обычных и массовых представителей этой группы относятся *Cricotopus gr. algarum* Kieffer, 1911, *Cricotopus bicinctus* (Meigen, 1818) и *Tvetenia discoloripes* (Goetghebuer, 1936).

В нижнем течении, пойменных озерах и старицах на первый план выходят факультативно-речные пело- и фитофильные виды трибы Chironomini, среди которых наиболее обычны представители родов *Chironomus*, *Polypedilum*, *Harnischia*. Из ортокладин здесь обычны *Cricotopus gr. sylvestris* (Fabricius, 1794) и *Eukiefferiella gr. claripennis*, из таниподин – *Procladius ferrugineus* Kieffer, 1919.

Помимо рассмотренных аспектов хирономидофауны, на всем протяжении р.Сылвы (исключая верховья) получают развитие политопные виды и виды, тяготеющие к средним значениям экологических спектров (переходные аспекты фауны). К первым относятся, прежде всего, *Thienemannimyia gr. lentiginosa* (Fries, 1823) из таниподин и *Microtendipes pedellus* (De Geer, 1776) из трибы Chironomini. Вторая группа составлена, главным образом, танитарзинами (триба Tanytarsini), из которых наиболее обычны *Cladotanytarsus gr. mancus* (Walker, 1856), *Rheotanytarsus pentapoda* (Kieffer, 1909), *Tanytarsus gr. gregarius* Kieffer, 1909 и *Virgatanytarsus arduennensis* Goetghebuer, 1922.

Личинки мошек (Simuliidae) – постоянный компонент донной фауны р.Сылвы в ее верхнем и среднем течении. Таксономическая обработка симулиид из наших сборов не осуществлялась. К.Н.Бельтюковой (1955) в р.Сылве и ее притоке – р.Кишертке (окрестности заказника "Предуралье") зарегистрировано 11 видов, из которых два вида – *Simulium galeratum* Edwards, 1915 и *Simulium morsitans* Edwards, 1915 – были массовыми.

Среди других таксонов отряда Diptera наиболее обычны личинки бекасниц *Atherix ibis* (Fabricius, 1798) и комаров-болотниц Limoniidae. Из последних на всем протяжении Средней и Нижней Сылвы часто встречаются представители подсемейства Nematinae, в верхнем течении и мелких притоках тривиальны личинки *Dicranota sp.* Представители прочих семейств двукрылых редки.

Ручейники (отряд Trichoptera). К настоящему времени в составе фауны ручейников Прикамья зарегистрировано 82 вида, относящихся к 17 семействам (Паньков, 2000 г; Pan'kov, Novokshonov, 2003), из них в р.Сылве, ее притоках и водоемах поймы отмечен 61 вид из 14 семейств (прилож. 2). Наиболее богаты видами семейства Limnephilidae (14), Leptoceridae (13) и Hydroptilidae (10), остальные семейства насчитывают 1-5 видов каждое.

На всем протяжении реки (исключая истоки) встречается только *Polycentropus flavomaculatus* Pictet, 1834, другие виды обнаруживают четкую приуроченность к тому или иному участку водотока. Основной фон трихоптерофауны Верхней Сылвы составляют *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834), *Ryacophila nubila* Zetterstedt, 1840, *Silo pallipes* (Fabricius, 1775), *Halesus radiatus* (Curtis, 1834), *Potamophylax latipennis*

(Curtis, 1834); в зообентосе среднего течения часто встречаются *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865, *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834), *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834), *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834, *Goera pilosa* (Fabricius, 1775), *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781); трихоптерофауна Нижней Сылвы качественно бедна, в ее составе обычны *H. contubernalis* и *B. subnubilus*. Только в родниках и ключах обитает *Apatania crymophila* McLachlan, 1880.

Негативными чертами трихоптерофауны бассейна р.Сылвы является отсутствие семейств Arctopsychidae и Glossosomatidae, гидросихид *Hydropsyche nevae* (Kolenati, 1858) и брахицентрид *Micrasema gelidum* McLachlan, 1876, широко представленных в водотоках Уральской горной страны (Паньков, 2000 г.).

Аннотированный список ручейников р.Сылвы, содержащий подробные сведения о местонахождении и фенологии 60 видов (состояние изученности на 1995 г.), опубликован в одной из наших работ (Pan'kov et al., 1996).

Поденки (отряд Ephemeroptera). В составе фауны поденок Прикамья идентифицировано 46 видов, относящихся к 13 семействам (Паньков, 1997 в; 2000 г,д), из них в бассейне р.Сылвы обитает 37 видов из 9 семейств (прилож. 3). Наибольшим разнообразием характеризуются семейства Baetidae (12), Heptageniidae (7) и Caenidae (6), менее богаты семейства Siphonuridae и Leptophlebiidae, насчитывающие по 3 вида; семейства Ephemeridae и Ephemerellidae представлены двумя видами каждое, семейства Polymitarcyidae и Potamanthidae насчитывают по 1 виду. Список поденок р. Сылвы частично опубликован (Паньков, 1997 б).

В зообентосе Верхней Сылвы и в малых притоках наиболее обычны *Baetis rhodani* (Pictet, 1845), *Heptagenia sulphurea* (Mueller, 1776), *Ephemera vulgata* Linnaeus, 1758, *Baetis muticus* (Linnaeus, 1758), *Baetis vernus* Curtis, 1830, *Ephemerella ignita* (Poda, 1761), *Leptophlebia submarginata* (Stephens, 1835) и *Habrophlebia lauta* McLachlan, 1884. В Средней и Нижней Сылве часто встречаются *B. vernus*, *Baetis scambus* Eaton, 1870, *H. sulphurea*, *Ephemera lineata* Eaton, 1870, *Caenis macrura* Stephens, 1835, *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767), *E. ignita*. В водоемах поймы велика роль *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1783), *Parametetus chelififer* Bengtsson, 1909, *E. vulgata*, различных видов рода *Cloeon*.

Веснянки (отряд Plecoptera) бассейна Сылвы представлены 18 видами, относящимися к 6 семействам (Паньков, Новокшенов, 1996, 1997 а, б). Наибольшим видовым богатством характеризуются семейства Nemouridae (6 видов) и Perlodidae (5); Capniidae, Leuctridae, Taeniopterygidae насчитывают по 2 вида каждое, семейство Chloroperlidae представлено единственным видом (прилож. 4).

В составе зообентоса Верхней Сылвы и малых водотоков бассейна обычны *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783), *Amphinemura borealis* (Morton, 1894), *Nemurella pictetii* Klapalek, 1900; в плекоптерофауне среднего и нижнего течения преобладают *Isogenus nubecula* Newman, 1833, *Isoperla difformis* Klapalek, 1909, *Perlodes dispar* Rambur, 1842, *Taeniopteryx nebulosa* (Linne, 1758), часто встречаются *Capnia atra* Morton, 1896 и *Leuctra fusca* (Linne, 1758).

Стрекозы (отряд Odonata). К настоящему времени в составе одонатофауны Прикамья зарегистрировано 33 вида стрекоз, относящихся к 8 семействам (Паньков, Мичков, 1997; Паньков, Новокшенов, 1999, 2000 а,б), из них в р.Сылве, ее притоках и водоемах поймы установлено 17 видов (прилож. 5).

На галечных и галечно-валунных грунтах перекаатов среднего течения обитает *Onychogomphus forcipatus* (Linne, 1758), на заиленных песчаных, глинистых, валунных и песчано-гравийно-галечных грунтах рипали этого же участка реки встречаются *Gomphus vulgatissimus* (Linne, 1758) и *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), среди прибрежных растений обычны *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) и *Calopteryx virgo* (Linne, 1758).

Довольно богатая и разнообразная фауна стрекоз формируется в водоемах поймы. Здесь отмечены *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758), *Erythromma najas* (Hansemann, 1823), *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823), *Aeschna juncea* (Linne, 1758), *Anax imperator* Leach, 1815, *Sympetrum flaveolum* (Linne, 1775), *Sympetrum vulgatum* (Linne, 1758).

В родниках, ручьях, малых реках типа эпи- и метаритрали стрекозы не обнаружены.

Негативной чертой одонатофауны р.Сылвы является отсутствие *Stylurus flavipes* (Charpentier, 1825), обычного представителя зообентоса равнинных рек Прикамья (Паньков, Новокшенов, 1999).

Жесткокрылые (отряд Coleoptera). Фауна жуков р.Сылвы специальному изучению не подвергалась. В составе зообентоса реки широко представлены имаго и личинки жуков семейства Elmiidae, реже встречаются представители семейства Gyriinidae. В водоемах поймы обычны личинки и имаго жесткокрылых, относящихся к семействам Chrysomelidae, Dytiscidae, Haliplidae.

Полужесткокрылые (отряд Hemiptera = Heteroptera) р.Сылвы представлены 5 формами, детальная таксономическая обработка которых не проводилась. Обычным элементом гемиптерофауны является речной клоп *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794), входящий в число доминантов

литореофильных зообентоценозов Средней Сылвы. В водоемах поймы и в рипали водотоков обитают *Micronecta sp.*, *Nepa cinerea* Linne, 1758, *Notonecta glauca* Linne, 1758 и *Sigara sp.*

Большекрылые (отряд Megaloptera) р.Сылвы представлены двумя видами вислокрылок (семейство Sialidae), из которых один – *Sialis sordida* Klingstedt, 1932, – обычен в рипали среднего течения и водоемах поймы; второй – *Sialis fuliginosa* Pictet, 1836 – тяготеет к заиленным грунтам холодноводных ручьев и малых рек (Паньков, Новокшонов, 1995).

Сетчатокрылые (отряд Neuroptera) – чрезвычайно редкие представители энтомофауны р. Сылвы. Личинки этих насекомых были обнаружены в губках, на которых они паразитируют, в районе заказника "Предуралье". Определение имаго, собранных на всем протяжении реки, позволило установить два вида: *Sisyra fuscata* (Fabricius, 1793) и *Sisyra terminalis* Curtis, 1854 (Паньков, Новокшонов, 1995).

Перепончатокрылые (отряд Hymenoptera) представлены единственным видом наездников *Agriotypus armatus* Curtis, 1832 (определение В.А. Лыкова). Эти насекомые изредка встречаются в пустых домиках ручейников *S.pallipes* (Goeridae) в стадии личинки или куколки.

Чешуекрылые (отряд Lepidoptera). Гусеницы бабочек *Paraponyx stratiotata* (Linne, 1758) и неопределенные представители рода *Nymphula* встречаются в водоемах поймы среди зарослей высшей водной растительности.

Ракообразные (класс Crustacea) макрозообентоса р. Сылвы представлены тремя видами, относящимися к отрядам Decapoda (1 вид) и Amphipoda (2). Широкое распространение в водотоках бассейна Сылвы имеет узкопалый речной рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholz, 1823); два других вида – *Corophium curvispinum* Sars, 1895 и *Dikerogammarus hemobaphes* (Eichwald, 1841) – приурочены преимущественно к нижнему течению р. Сылвы.

Среди труднообъяснимых особенностей фауны ракообразных р. Сылвы следует отметить отсутствие изопод *Asellus aquaticus* Linne, 1758, часто встречающихся в Чусовой, известных из Камы и ее водохранилищ (наши данные). По-видимому, причинами зоогеографического порядка объясняется полное выпадение из ее состава ряда характерных элементов европейского ритрона – некоторых видов бокоплавов семейства Gammaridae (см.: Illies, Botosaneanu, 1963).

Моллюски (тип Mollusca) р. Сылвы представлены 67 видами, относящимися к 5 семействам класса Bivalvia и 7 семействам класса Gastropoda

(прилож. 6). Наиболее разнообразны в видовом отношении семейства Planorbidae (12), Lymnaeidae (14) и Unionidae (13). Видовые списки моллюсков р.Сылвы опубликованы в ряде работ (Шадрин, Паньков, 1994, 1996, 2000; Паньков, Шадрин, 1996, 1997; Шадрин, 2000).

На всем протяжении реки (исключая верховья) распространены многие виды; к их числу относятся речная чашечка *Ancylus fluviatilis* Mueller, 1774; прудовик *Lymnaea auricularia* (Linnaeus, 1758), затворка *Cincinna depressa* (C. Pfeiffer, 1828), катушка *Anisus draparnaldi* (Sheppard, 1823), речная горошина *Pisidium amnicum* (Mueller, 1774) и *Henslowiana suecica* (Clessin in Westerlund, 1873).

Ряд видов обнаруживает в той или иной степени выраженную приуроченность к отдельным участкам водотока или водоемам поймы.

Исключительно в верхнем течении водятся беззубки *Colletopterum ponderosum* (C. Pfeiffer, 1825).

В зообентоценозах Средней Сылвы обычны *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822), *Crassiana musiva* (Spengler, 1793), *Pseudanodonta kletti* (Rossmassler, 1835), *Tumidiana conus* (Spengler, 1793), *Cyrenastrum scaldianum* (Normand, 1844), *Nucleocyclus radiatum* (Clessin in Westerlund, 1877), *Neopisidium torquatum* (Stelfox, 1918), *Cincinna piscinalis* (Mueller, 1774), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), *Lymnaea tumida* (Heeld, 1836).

В нижнем течении часто встречаются *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), *Unio rostratus* Lamarck, 1799, *Cyrenastrum solidum* (Normand, 1844), *Rivicoliana rivicola* (Lamarck, 1818), *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758).

Преимущественно в поемных водоемах обитают *Musculium ryckholti* Normand, 1844, *Acroloxus oblongus* (Lightfoot, 1786), *Lymnaea fragilis* (Linnaeus, 1758), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), *Planorbarius purpura* (Mueller, 1774), *Planorbarius banaticus* (Lang, 1856), *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758).

Малощетинковые черви (класс Oligochaeta) бассейна Сылвы представлены 27 видами, относящимися к 5 семействам (прилож. 7). Таксономическое разнообразие олигохетофауны в наибольшей степени определяется двумя семействами: Naididae (13 видов) и Tubificidae (10). Семейства Lumbriculidae, Propappidae и Branchiobdellidae насчитывают по 1-2 вида каждое.

На заиленных грунтах прибрежных участков реки и в водоемах поймы наиболее обычны тубифициды *Tubifex newaensis* (Michaelsen, 1902), *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, 1868, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Limnodrilus udekemianus* Claparede, 1862, и пропапиды

Propappus volki Michaelsen, 1915. В составе литореофильных зообентоценозов часто встречаются различные виды семейства Naididae. Списки олигохет р.Сылвы не опубликованы.

Пиявки (класс Hirudinea) являются постоянным компонентом сылвенской фауны. Список пиявок насчитывает 7 видов, относящихся к 4 семействам. На всем протяжении р. Сылвы, за исключением самого верхнего ее участка, обычны *Erpobdella octoculata* (Linne, 1758), *Glossiphonia complanata* (Linne, 1758) и *Helobdella stagnalis* (Linne, 1758), принадлежащие к самым массовым представителям хирудофауны Европы и Сибири (Лукин, 1976). Реже встречаются *Piscicola geometra* (Linne, 1761) и *Glossiphonia heteroclita* (Linne, 1761), эти виды зарегистрированы только в пределах Средней Сылвы. Такие виды, как *Erpobdella nigricollis* (Brandes, 1900) и *Haemopsis sanguisuga* (Linne, 1758), обнаружены только в водоемах поймы.

В заключение главы отмечу, что приведенные в настоящей работе видовые списки могут претендовать на известную полноту только для таксономических групп, фауна которых составила предмет специальных исследований; к ним относятся моллюски, поденки, веснянки, ручейники, вислокрылки, сетчатокрылые и, в меньшей степени, хирономиды¹.

Материалы по стрекозам имеют фрагментарный характер, что связано с особенностями экологии их личинок: большинство видов стрекоз развивается в водоемах поймы, которые обследованы недостаточно, а имаго проворны и их нелегко поймать. Я полагаю, что при надлежащей организации работ в этом направлении списки стрекоз бассейна Сылвы могут существенно расширяться.

Прочие группы детальной таксономической обработке не подвергались, значительная часть материалов по ним осталась вообще не разобранной, поэтому их видовые списки следует считать предварительными.

¹ Поскольку преимагинальные фазы известны едва ли для трети описанных видов этого семейства (Макарченко, 1999), полнота выявления таксономического состава и точность определений личинок хирономид оставляет желать лучшего.

Глава 4. ЗООБЕНТОЦЕНОЗЫ р. СЫЛВЫ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РЕЧНОМ КОНТИНУУМЕ

4.1. К проблемам гидробиологической типизации и районирования водотоков

Известно, что в реках по мере удаления от истока происходят закономерные изменения среды обитания гидробионтов. Их характер имеет две формы – постепенную и скачкообразную; последняя связана, как правило, с локальным влиянием внешних обстоятельств – впадением крупного притока, пересечением границ физико-географических областей и т.д. (Statzner, 1981, 1987; Statzner, Higler, 1985, 1986). Следствием указанных изменений выступает модификация структуры зообентоценозов, тем более глубокая, чем дальше от истока они расположены. Это делает обобщенное описание речной экосистемы недостаточным и требует различения в пределах одного водотока более или менее однородных зон.

В отечественной гидробиологической литературе широкое распространение получила схема трехчленного зонирования рек, когда в пределах одного водотока выделяются верхнее, среднее и нижнее течения. Проведение границ между районами зависит от индивидуальных особенностей каждого водотока и не базируется на стандартных критериях, так что одноименные подразделения разнотипных рек могут сильно отличаться друг от друга. Это является крупным недостатком традиционной схемы, на который указывала еще О.С. Зверева (1959).

Более перспективны схемы *типологического районирования*, представляющие собой классификацию речных биоценозов по наиболее существенным признакам с учетом их распределения в речном континууме. К их несомненным достоинствам относится не только возможность последовательного гидробиологического описания отдельных водотоков, но и возможность обобщения информации по многим рекам разных географических регионов, приведения данных в компактную и легко обозримую систему, в которой принадлежность водотока или его участка к той или иной типологической категории достаточно полно характеризует его основные свойства.

В основу большинства схем типологического районирования водотоков положены закономерности продольного распределения организмов. Первые его попытки опирались на различия отдельных речных участков в составе ихтиофауны (Borne, 1905; Shelford, 1911; Thienemann, 1912). Было установлено, что доминирующие в ихтиоценозах виды последовательно сменяются в направлении от истоков к устью, что позволило выделить несколько типологических районов, каждому из которых соответствовал тот или иной вид рыб. Верхний горный или предгорный участок представлял

собой зону *форели*, далее шли переходные зоны *хариуса*, *усача*, а там, где река приобретала отчетливо равнинный характер, располагалась зона *леща*.

Близкую схему зонального расчленения водотоков предложили В.С. Ивлев и В.М. Ивасик (1961). Они выделяли на типичной реке 4 района: лососевых (с двумя подрайонами – форелевых и хариуса), усача, леща и карася. Авторы дали гидрологическое описание типологических участков и привели списки характерных для них видов рыб.

Следует подчеркнуть, что понятием, например, *форелевая река* обозначался не столько водоток, в котором действительно обитает форель, сколько водоток, обладающий комплексом специфических признаков, т.е. *водоток определенного типа*, в котором *может* обитать форель. Другими словами, понятие *форелевая река* применимо не в буквальном лексическом значении, но в качестве термина, точно так же, как научное название *Netiptera* (полужесткокрылые), подразумевает любого клопа, невзирая на то, окрылен он или бескрыл. Тем не менее, некоторые специалисты сочли изложенную номенклатуру водотоков непригодной для широкого использования, поскольку виды рыб, названия которых положены в ее основу, за пределами Европы утрачивают свое индикаторное значение (см.: Hynes, 1970).

В связи с этим была предложена единая для рек земного шара классификация, основанная на универсальных и географически нейтральных критериях: физических параметрах (температура, скорость течения, расход воды, тип субстрата, содержание кислорода) и эколого-таксономических особенностях донной фауны.

На материалах изучения р.Фульда в Северной Германии И. Иллиесом (Illies, 1961) было показано, что границы распространения характерных ихтиоценозов связаны с резкими изменениями таксономического состава донной фауны. Наиболее четкие видовые замещения наблюдались на нижней границе распространения хариуса, что дало основание разделить фауну на две полярные группы – *ритрон*, обитающий выше установленной границы, и распространенный ниже ее *потамон*.

Эти подразделения, которые Иллиес именовал "*большими биоценозами*" (*Grossbiozonosen*), были охарактеризованы условиями только косной среды, что вызвало различное толкование терминов: одни авторы понимали под "ритроном" и "потамоном" население соответствующих биотопов, другие – сами биотопы. В современной литературе эти названия закреплены только за живым компонентом типологических зон, а области его обитания обозначаются как "*ритраль*" и "*потамаль*". Более подробное обсуждение указанной проблемы содержится в работах ряда авторов (Illies, 1971; Schwoerbel, 1971; Botosaneanu, 1979 и др.), и сейчас эти понятия можно считать уже устоявшимися.

Ритраль (с подзонами эпи-, мета-, и гипоритрали), по Иллиесу, характеризуется годовой амплитудой среднемесячных температур не более 20⁰С, высоким содержанием кислорода в воде, быстрым турбулентным течением, малым расходом воды и скальным или галечно-каменистым ложем. Классическое определение ритрали, данное Иллиесом на основе анализа населения европейских и южноамериканских рек, позднее было уточнено и модифицировано применительно к типологически близким водотокам других географических регионов. Так, В.Я. Леванидовым (1981) было показано, что при характерных для ритрали чертах гидрологического режима и населения амплитуда среднемесячных температур может превышать установленные 20⁰, далеко не обязателен и малый расход воды.

Фауна ритрона очень богата и своеобразна, она отличается от фауны равнинных рек (потамона) в большей степени, чем последняя от эвтрофных озер (Леванидов, 1981). В экологическом и таксономическом отношении ритрон представлен холодолюбивыми реобионтными организмами, среди которых качественно и количественно преобладают личинки амфибиотических насекомых (Illies, Botosaneanu, 1963). Наибольшее значение имеют их древние отряды: веснянки, поденки и ручейники, из эволюционно молодых – двукрылые. Эти четыре отряда обладают наибольшим видовым разнообразием и образуют основную массу ритрона. Во многих водотоках типа ритрали, помимо амфибиотических насекомых, в число руководящих групп зообентоса входят ресничные черви (планарии) и амфиподы (Hynes, 1970). Большинство видов, составляющих ритрон, стенобионтны и обнаруживают жесткую приуроченность к ритрали. Как правило, им сопутствует то или иное количество эврибионтных форм.

Согласно классическим представлениям понятие "ритрон" охватывает только донных беспозвоночных. Такое понимание было существенно расширено В.Я. Леванидовым (1977; 1981), включившим в эту категорию также ихтиофауну, альгофлору и высшие водные растения. Ихтиофауна ритрона, по В.Я. Леванидову, характеризуется обилием лососевидных рыб. Альгофлора представлена эпилитическими водорослями, главным образом, диатомовыми, а высшая водная растительность – мхами. Негативные черты ритрона – отсутствие истинного фито- и зоопланктона и слабое развитие макрофитов.

Важной особенностью ритрона является его консервативность, обуславливающая сходство фауны водотоков горных и предгорных областей всего мира. По Дж. Хайнсу (Hynes, 1970), набор семейств, входящих в состав ритрона, остается инвариантным во всех регионах земного шара; исключения составляют только фаунистически изолированные области. Указанная черта ритрона позволила составить список типичных семейств, служащих индикаторами при его выделении. Так, И. Иллиес и

Л. Ботошеняну (Illies, Botosaneanu, 1963) привели 19 характерных для ритрона Европы семейств амфибиотических насекомых. Позднее, в связи с увеличением объема понятия "ритрон" и его применением к водотокам других регионов мира, этот список был существенно расширен (Hynes, 1970; Леванидов, 1981).

Это привело к тому, что обсуждаемая категория объединила весьма разнородные в экологическом отношении группы организмов, в связи с чем было предпринято ее более дробное подразделение. В.Я. Леванидовым (1981) предложены три категории животных ритрона, соответствующие определенным зонам ритрала: 1) ультра-психрофилы, обитающие в *эпиритралах* при температуре воды не выше 10°C ; 2) типичные – населяющие *метаритраль* с температурой не выше 20°C ; 3) умеренные – обитающие в *гипоритралах*, где температура достигает 25°C .

Потамаль (с подзонами эпи-, мета- и гипопотамали) характеризуется высокой прогреваемостью воды, медленным ламинарным течением, дефицитом растворенного кислорода, преобладанием илистых и песчаных грунтов. Фауна потамали состоит из тепловодных и эвритермных организмов, среди которых количественно доминируют первичноводные, главным образом, моллюски и олигохеты (Descamps, 1971). Из представителей ихтиофауны для потамали характерны карповые (Леванидов, 1977). Специализированных речных форм в потамали мало; большинство видов являются факультативно-речными, они обычны и в стоячих водах (Hynes, 1970). В составе потамона большое развитие получает инфауна и зооценозы, ассоциированные с высшей водной растительностью.

Потамон различных регионов мира отличается биогеографическим своеобразием, что объясняется спецификой косной среды: относительно мягкие гидрологические условия потамали позволяют малоспециализированным элементам региональной фауны получить в крупных реках значительное развитие и придать потамону местный колорит (Hynes, 1970).

Тем не менее, несмотря на невысокую степень сходства фауны равнинных рек мира между собой, можно выделить ряд типичных потамобионтных таксонов. По Хайнсу (Hynes, 1970), для потамона характерны малощетинковые черви сем. Tubificidae, легочные и переднежаберные брюхоногие моллюски, двустворчатые моллюски, среди амфибиотических насекомых – стрекозы, клопы, жуки, а также двукрылые, ручейники и поденки, которые отличаются от таковых ритрона на уровне семейств, реже – родов и видов.

Креналь (с подзонами эпи- и гипокренали). В системах водотоков есть компоненты, гидрологический режим которых не соответствует условиям ни ритрала, ни потамали. К их числу относятся, в частности, ключи и

родники. По классификации И.Иллиеса и Л.Ботошеняну, они относятся к особой зоне – *кренали*.

Авторы классификации выделили несколько разновидностей кренали: *лимнокрен* (родник с выраженной чашей, иногда определяемый также как родниковое озеро), *реокрен* (родниковый ручей) и *геокрен* (место диффузной разгрузки подземных вод, без образования родниковой чаши или постоянного русла). Креналь содержит две подзоны: *эукреналь* (собственно источник) и *гипокреналь* (ручей, связывающий источник с приемным водоемом).

Позднее В.Я.Леванидовым (1981) было введено понятие *лентикрена*, или сложной кренали. Лентикрен – это система лимнокренов, соединенных короткими реокренами. В.Я.Леванидов описал водоемы этого типа применительно к условиям Дальнего Востока, где они известны под названием нерестовых, или лососевых ключей, однако лентикрены являются вполне обычными гидрологическими объектами и в других географических регионах. Они образуются в долинах и даже высокой пойме многих более или менее крупных рек и дают начало некоторым водотокам.

К числу характерных особенностей кренали относятся постоянно низкая температура воды, более или менее выраженный дефицит кислорода и повышенное содержание углекислоты, обусловленные питанием грунтовыми водами, медленное течение, скопление ила на дне. Водоемы типа кренали отличаются высокой естественной зарегулированностью, благодаря которой условия существования гидробионтов стабильны на протяжении большей части года.

Население кренали получило название *кренона*. Его растительный компонент представлен скоплениями водорослей и мхов, часто весьма значительными. Донная фауна состоит из психрофильных форм, индифферентных к течению. Она малоспецифична – в ее составе, как правило, присутствуют виды, обычные и в эфиритрали. Значительную роль в бентосе играют организмы инфауны – личинки хирономид и олигохеты. Особенно сью кренона является богатое развитие мейобентоса и зоопланктона.

Фауна кренона небогата таксономически и в этом отношении значительно уступает как ритрону, так и потамону, что объясняется суровой простотой его абиотического окружения, позволяющей проникать в ключи и родники небольшому числу ритробионтных видов. В то же время, благодаря стабильности гидрологических характеристик, показатели биомассы кренона могут достигать колоссальной величины – порядка сотен граммов на 1 м². Например, в лимнокрене Теплое озеро (Приамурье) среднегодовая биомасса зообентоса составила 115,4 г/м²; в реке, из него вытекающей, – 252,5 г/м² (Леванидова, 1968).

Необходимо заметить, что новаторство И.Иллиеса, ставшее доступным широкому кругу специалистов после публикации его идей на английском языке (Illies, 1961), привлекло внимание речных экологов не только к проблеме типизации водотоков и их участков, но и к вопросу о характере соответствия структуры речных экосистем свойствам их продольного профиля. Хотя этот вопрос И.Иллиесом специально не ставился, предложенная им классификация неявно опиралась на вполне определенное его решение. Поэтому в современной гидробиологии нередко высказываются совершенно справедливые замечания по поводу европейских истоков концепции речного континуума, предложенной группой американских авторов девятнадцать лет спустя (Vannote et al., 1980).

Особый интерес специалистов вызвало защищаемое Иллиесом представление о речной экосистеме как серии сменяющих друг друга дискретных подсистем, разделенных ясно выраженными биоценоотическими рубежами, связанными с критическими значениями факторов среды. Это представление вызвало интуитивный протест ряда ученых, полагавших, что распределение фауны по продольному профилю водотоков в отсутствие влияния внешних обстоятельств должно быть строго континуальным (чисто умозрительное допущение, которое, насколько мне известно, ни разу не подтверждалось на практике). В частности, было высказано предположение, что эмпирически наблюдавшиеся в р.Фульда биоценоотические границы обусловлены не свойствами продольного профиля этой реки, как считал Иллиес, а местным поступлением загрязнений, но никаких аргументов на этот счет оппоненты Иллиеса не предъявили (см.: Hynes, 1970).

Поскольку вопрос о границах между частными подразделениями речных экосистем обсуждался в рамках проблемы типизации водотоков, выступая в качестве разновидности вопроса о реальности или фиктивности выделенных Иллиесом типологических категорий (наличие границы рассматривалось как критерий реальности и наоборот), положительное решение последнего поставило точку в развернувшейся было дискуссии. Так, ученые в конце концов признали, что новая идея зонирования водотоков удобна как способ их генерализованного описания, предложенные термины вполне приемлемы для краткой характеристики текучих вод, как приемлемы, например, термины "олиготрофный" или "эвтрофный" при характеристике водоемов, и постановка вопроса о границе между зонами в этом контексте не представляет интереса (Hynes, 1970).

В результате, научное сообщество приняло типологическую классификацию И.Иллиеса, но оставило на длительный срок обсуждение проблемы пространственной организации речных экосистем, возобновившееся только в 80-90 -х гг. XX в. (см.: Vannote et al., 1980; Statzner, 1987; Townsend, 1989; Богатов, 1994; и др.)

Разработанная И. Иллиесом и его идейными последователями типологическая классификация водотоков и их участков стала крупным событием в науке. Эта классификация не только удачно отражала объективно существующую неоднородность речных экосистем, но и создавала твердую идейную и терминологическую основу для будущих гидробиологических исследований. Бесспорно, введение в научный обиход новых категорий явилось важным организующим фактором в развитии речной экологии, содействовало дальнейшему становлению ее понятийных и методических аспектов.

4.2. Гидробиологические районы и зообентоценозы р. Сылвы

Зообентоценозы верховий

В составе зообентоса верховий (сылвенского лентикрена) установлено 30 видов и форм надвидового ранга. Наиболее разнообразны хирономиды (11 видов и личиночных форм). Ручейники и олигохеты насчитывают по 5 видов. Среди поденок и веснянок зарегистрировано по 3 вида. Прочие беспозвоночные представлены личинками двукрылых – лимонидами (*Dicranota sp.*) и типулидами, а также личинками и взрослыми жуками семейства Elmiidae.

Специфику зообентоса верховий определяют личинки хирономид *P. branickii*¹ и ручейники *A. crymophila*. Эти животные обнаруживают строгую приуроченность к кренали и не встречаются ниже по течению. К числу характерных для сылвенского крена видов относятся хирономиды *Diamesa insignipes* Kieffer, 1908 и *Prodiamesa olivacea* Meigen, 1818. Первый из них приурочен к ключам и родникам с каменистыми грунтами, заросшими мхом и водорослями, второй тяготеет к скоплениям грубого детрита.

Видовой состав зообентоса сылвенского лентикрена типичен для водоемов с родниковым питанием. Так, *S. gr. nivosa* относится к числу доминирующих форм донной фауны камчатского ключа Карымайский (Чебанова, Николаева, 1981), указан В.В.Громовым (1960) для одного из холодноводных (6⁰С) родников в верховьях Ирени, Т.И.Синицей (см.: Громов, 1960) для холодных (ниже 10⁰С) рек Кавказа (басс. Теберды); *P. olivacea* отмечена Тинеманном для холодноводных ручьев Рюгена (см.: Громов, 1960), В.В.Громовым (1960) для верховьев Ирени; личинки двукрылых *Dicranota*, хирономиды *D. insignipes* и виды рода *Apatania* относятся к числу обычных представителей зообентоса ключа Карымайский (Чебанова, Николаева, 1981). По-видимому, ключи и родники населяет

¹ Прежде этот вид рассматривался в составе группы *Syndiamesa gr. nivosa* Goetghebuer, 1928 (см.: Черновский, 1949).

весьма консервативная фауна, массовые представители которой являются общими для кренона Западной Европы и Камчатки, Урала и Кавказа.

Негативной чертой донной фауны сылвенского лентикрена является полное отсутствие моллюсков, ручейников сем. *Hydropsychidae*, *Rhyacophilidae*, *Polycentropodidae* и *Hydroptilidae*, поденок *Heptageniidae*; перечисленные таксоны весьма обычны в составе зообентоса верхнего течения р.Сылвы.

В верховьях р.Сылвы формируются две группы зообентоценозов. Первая группа приурочена к разным типам лимнокренов – родниковым чашам с щелнисто-каменистым грунтом, расположенным на склонах долины и у их подножия, и ключам с илесто-песчаным грунтом и скоплениями грубого детрита, находящимися в понижении между увалами. Вторая группа зообентоценозов формируется в реокренах – ручьях, стекающих по склонам долины и меандрирующих на ее дне.

Для зообентоса лимнокренов характерны видовая бедность (6-7 видов), очень высокая доля хирономид в общей биомассе донной фауны (84,8-93,6%), значительный уровень развития (27,5-28,0 г/м²). Структура зообентоценозов, формирующихся в лимнокренах того и другого типов, несмотря на существенные различия в характеристиках грунта, демонстрирует глубокое сходство. В состав донной фауны неизменно входят личинки хирономид *D. insignipes* и *P. branickii*, поденок *B. rhodani*, веснянок *N. cinerea*. В источниках, что на склонах долины, к ним добавляются хирономиды *D. carpatica* и ручейники *A. crymophila*, а в родниках ее пониженной части до трети биомассы донных животных составляет *P. olivacea*. Наряду с указанными видами обычны олигохеты сем. *Tubificidae*.

При переходе эукренали в гипокреналь зообентоценозы испытывают существенные изменения. Прежде всего резко (почти на порядок) снижается биомасса донных животных; на расстоянии 50-300 м от лимнокренов она составляет всего 3,2-4,2 г/м² и постепенно увеличивается по мере удаления от источника (табл.1). Одновременно происходят быстрые структурные перестройки (значительно уменьшается роль хирономид); зообентос обогащается за счет появления целого ряда видов и форм. На первых десятках метров ручьев появляются личинки двукрылых *Dicranota sp.*, поденки *E. aurivillii* и *B. vernus*, ручейники *P. latipennis*, *P. rotundipennis* и *H. radiatus*. На первых двух-трех километрах речного русла в составе донной фауны появляются ручейники *S. pallipes*, личинки и взрослые жуки семейства *Elmiidae*, хирономиды родов *Cricotopus*, *Eukiefferiella*, *Orthocladius*, *Tvetenia*, *Tanytarsus*.

В то же время на всем протяжении лентикрена сохраняются родниковые формы хирономид *P. branickii*.

Биомасса основных таксономических групп зообентоса (г/м²) на продольном профиле верховий р.Сылвы

Группа	Расстояние от истока				
	0 ¹	0 ²	50	300	3000
Хирономиды	25,5	23,7	0,2	1,7	0,7
Поденки	1,3	2,3	0,3	0,1	1,3
Веснянки	0,2	1,4	0,1	0,1	0,1
Ручейники	0	0,1	0	2,2	4,8
Прочие	0,5	0,5	2,6	0,1	1,4
Всего	27,5	28,0	3,2	4,2	8,3

Примечание: 1 – лимнокрены пониженной части долины; 2 – лимнокрены склонов долины.

Граница между верховьями (креналью) и верхним течением р.Сылвы (метаритралью) проходит по Пермьяковскому пруду. Этот водоем кладет предел распространению вниз по течению родниковым формам хирономид и другим представителям кренона.

Примечательно, что для р.Сылвы характерно полное отсутствие эпитрали. По-видимому, это связано с влиянием Пермьяковского пруда, который, являясь местным базисом эрозии и хорошо прогреваемым водоемом, нарушает непрерывность речного континуума в плане распределения термических условий и гидравлических характеристик по продольному профилю водотока, и диапазон гидрологических переменных, свойственный эпитрали, здесь не имеет места.

Зообентоценозы верхнего течения

В составе бентосных сообществ Верхней Сылвы зарегистрировано 96 видов и форм животных. Ведущее значение в определении разнообразия фауны принадлежит трем отрядам амфибиотических насекомых: двукрылым (38 видов и форм), поденкам (17) и ручейникам (15). Менее богаты видами веснянки (8), моллюски (6) и малощетинковые черви (5). Из прочих животных зарегистрированы большешкрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые, перепончатокрылые и пиявки.

Зообентос этого участка реки экологически неоднороден. В его состав входят три группы животных, различающихся как по отношению к важнейшим факторам среды – составу грунта, температуре и скорости течения, так и по роли в экосистеме.

Облик фауны определяют ритробионтные семейства донных животных. Двукрылые представлены личинками комаров-звонцов подсемейства

Orthoclaadiinae, среди которых массовыми являются *C. gr. algarum*, *C. bicinctus*, *C. latidentatus* и *T. discoloripes*, и мошек Simuliidae (ближе не определены). Среди ручейников преобладают Rhyacophilidae (*R. nubila*), Hydropsychidae (*H. angustipennis*) и Goeridae (*S. pallipes*). Из поденок наибольшее значение имеют виды семейства Baetidae (*B. rhodani*), Heptageniidae (*H. sulphurea*), Leptophlebiidae (*L. submarginata*) и Ephemerellidae (*E. ignita*), веснянок – Nemouridae (*A. borealis*, *N. cinerea*, *N. pictetii*) и Leuctridae (*L. fusca*), жуков – Elmidae, моллюсков – Planorbidae (*A. fluviatilis*).

По сравнению с малыми реками Уральской горной страны (см.: Паньков, 2000 г) сылвенский ритрон составлен видами с относительно широкой экологической валентностью и характеризуется рядом негативных аспектов. В его составе не зарегистрированы ручейники семейств Arctopsychidae и Glossosomatidae, такие семейства ручейников и поденок, как Apataniidae, Hydropsychidae, Heptageniidae и Ephemerellidae, представлены в качественно и количественно обедненном виде. Возможно, это объясняется тем, что система типичных горных водотоков в бассейне Сылвы имеет фрагментарный характер и не может обеспечить существование устойчивых популяций узкоспециализированных реобионтов.

Наряду с типичными реобионтами в составе сылвенского ритрона отмечена довольно богатая фауна эврибионтных видов и видов, избегающих быстрого течения; они постоянно сопутствуют классическому ритрону, обитая на периферии потока (Hynes, 1970). В числе представителей указанных групп на этом участке реки наиболее обычны Caenidae (*C. macrura*), Sialidae (*S. sordida*), Tipulidae (до вида не определены), Pisidiidae (*P. amnicum*) и Unionidae (*C. ponderosum*). Очевидно, сюда же следует отнести поденок сем. Ephemeridae (*E. vulgata*), хирономид подсемейств Chironominae (*M. pedellus*) и Tanypodinae (*T. gr. lentiginosa*), ручейников Limnephilidae (*H. radiatus* и *P. latipennis*).

Обычным компонентом зообентоса Верхней Сылвы являются случайно-ритронные (тахиритронные, или псевдоритронные) формы, генетически связанные с хорошо прогреваемыми стоячими и слабопроточными водами; их единичные находки возможны на всем протяжении водотока, что объясняется пополнением тахиритронного комплекса из водоемов поймы. В числе представителей указанной группы гидробионтов наиболее обычны личинки ручейников семейств Limnephilidae (виды рода *Limnephilus*) и Phryganeidae, моллюски *L. stagnalis* и *L. fragilis*, клопы *N. cinerea*.

Экологический облик Верхней Сылвы определяет комплекс близких по структуре литореофильных зообентоценозов, занимающий около 80% площади речного ложа. Наибольшее распространение получают два сооб-

щества: *R.nubila* + *C. gr. algarum*, приуроченное к перекатам, и *R.nubila* + *S.pallipes*, развивающееся на медиали плесов. Высокая степень их структурного сходства определяется массовым развитием общих видов: ручейников *R.nubila*, *S.pallipes* и *H.radiatus*, хириноид *C. gr. algarum*, *C.bicinctus* и *T.dicoloripes*, поденок *B.rhodani* и веснянок *N.cinerea*. В то же время различные пропорции в представленности руководящих форм обуславливают известное своеобразие каждого из зообентоценозов.

На долю зообентоценоза *R. nubila* + *S. pallipes*, приуроченного к гравийно-галечным грунтам медиали плесов, приходится не менее 60% площади речного ложа. Численность и биомасса сообщества достигают 4,4 тыс. экз/м² и 11,5 г/м² соответственно (табл. 2). Список доминантов включает, помимо указанных, еще 7 видов: *B. rhodani*, *N. cinerea*, *C. gr. algarum*, *H. radiatus*, *C. bicinctus*, *T. discoloripes*, *Dicranota sp.* За счет видов руководящего комплекса складывается до 88% биомассы зообентоса. К числу обычных представителей сообщества относятся поденки *H. lauta*, *E. ignita*, *B. vernus*, *L. submarginata*, личинки и имаго жуков семейства Elmiidae.

Таблица 2

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза медиали плесов Верхней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>R. nubila</i>	3,3	60	1,9
<i>S. pallipes</i>	2,6	190	1,2
<i>B. rhodani</i>	1,4	1050	0,2
<i>P. latipennis</i>	1,3	300	1,7
<i>N. cinerea</i>	1,2	330	0,3
<i>C. gr. algarum</i>	1,2	660	0,2
<i>H. radiatus</i>	1,1	30	3,7
<i>C. bicinctus</i>	1,1	520	0,1
<i>T. discoloripes</i>	1,0	380	0,1
<i>Dicranota sp.</i>	1,0	180	0,7
Прочие	-	700	1,4
Всего бентоса	-	4400	11,5

Вторым по значимости зообентоценозом Верхней Сылвы является сообщество *R. nubila* + *C. gr. algarum*, приуроченное к галечно-валунным грунтам перекатов; на его долю приходится до 20% площади речного ложа. В составе зообентоценоза зарегистрировано 52 вида, численность и био-

масса составляют 27,1 тыс. экз/м² и 16,9 г/м² соответственно (табл. 3). В число видов-доминантов, помимо указанных, входят *C. bicinctus*, *B. rhodani*, *S. pallipes*, *H. angustipennis*, *T. discoloripes*, *H. radiatus*, *A. fluviatilis*, *N. cinerea*; они обеспечивают до 91% биомассы донной фауны. Часто встречаются личинки мошек Simuliidae, поденки *H. sulphurea*, *B. muticus*, жесткокрылые семейства Elmiiidae. Характерной чертой зообентоценоза является обильное развитие хирономид подсемейства Orthocladiinae, за счет которых складывается до 2/3 численности сообщества; это связано, по-видимому, с высокой плотностью эпилитических водорослей, покрывающих камни сплошным слизистым слоем.

Таблица 3

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза перекатов Верхней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>R. nubila</i>	4,6	180	3,5
<i>C. gr. algarum</i>	2,8	7520	1,3
<i>C. bicinctus</i>	2,5	5930	1,0
<i>B. rhodani</i>	2,3	3940	0,9
<i>S. pallipes</i>	2,2	150	1,6
<i>H. angustipennis</i>	1,8	200	2,1
<i>T. discoloripes</i>	1,7	4850	0,9
<i>H. radiatus</i>	1,5	20	2,3
<i>A. fluviatilis</i>	1,4	70	1,5
<i>N. cinerea</i>	1,1	380	0,3
Прочие	-	3900	1,5
Всего бентоса	-	27140	16,9

Третьим по значимости зообентоценозом Верхней Сылвы является сообщество *E. vulgata* + *H. radiatus*, приуроченное к прибрежной (латеральной) полосе песчано-гравийных умеренно заиленных грунтов; на его долю приходится около 15% площади русла. Численность и биомасса зообентоценоза составляют 3,9 тыс. экз/м² и 6,7 г/м² соответственно (табл. 4). До 89% биомассы обеспечивают виды доминантного комплекса, к которому, кроме названных, принадлежат *C. gr. algarum*, *P. amnicum*, *C. bicinctus*, *B. rhodani*. Структура сообщества обнаруживает высокую степень сходства с таковой зообентоценозов литореофильного комплекса, обусловленную наличием общих видов, из которых наибольшее значение имеют ручейники *H. radiatus*, поденки *B. rhodani* и веснянки *N. cinerea*.

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза латеральных зон плесов Верхней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>E. vulgata</i>	3,9	30	2,1
<i>H. radiatus</i>	2,5	20	1,7
<i>C. gr. algarum</i>	1,9	1350	1,0
<i>P. amnicum</i>	1,1	160	0,2
<i>C. bicinctus</i>	1,0	1110	0,8
<i>B. rhodani</i>	1,0	630	0,2
Прочие	-	600	0,7
Всего бентоса	-	3900	6,7

Около 5% площади русла Верхней Сылвы занимают неосновные зообентоценозы, представляющие интерес в плане познания структурного многообразия сообществ донных беспозвоночных и факторов, его определяющих.

Зообентоценоз *H. radiatus* + *P. latipennis* приурочен к скоплениям грубодисперсного растительного детрита, встречающимся некрупными пятнами в локальных понижениях дна по всему речному руслу. Его численность составляет 3,8 тыс. экз/м² при весьма высокой биомассе 36,0 г/м² (табл. 5). На долю видов-доминантов приходится до 94% биомассы сообщества, наряду с ними часто встречаются двусторчатые моллюски *P. amnicum*, личинки двукрылых сем. Tipulidae, поенок *E. aurivillii* и веснянок *N. cinerea*.

Зообентоценоз *H. angustipennis* + *A. fluviatilis* приурочен к скальным и валунным грунтам порожистого участка непосредственно на выходе р. Сылвы из Пермьяковского пруда. В составе сообщества зарегистрировано 47 видов; его численность и биомасса составляют 11,0 тыс. экз/м² и 36,4 г/м² соответственно (табл. 6). Виды руководящего комплекса, к которым принадлежат также *R. nubila*, *B. rhodani*, *C. bicinctus*, *C. gr. algarum*, *E. ignita*, обеспечивают до 87% общей биомассы зообентоценоза.

Развитие крупных моллюсков для Верхней Сылвы нехарактерно; в ее пределах формируется таксоценоз унионид, представленный единственным видом *C. ponderosum*. Распространение этих животных связано исключительно с плесами и водоемами поймы, их численность и биомасса составляют 0,02 экз/м² и 0,7 г/м² соответственно (см. табл. 22).

Таблица 5

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза скоплений грубодисперсного детрита на плесах Верхней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>H. radiatus</i>	7,8	210	21,6
<i>P. latipennis</i>	5,3	1860	10,3
<i>P. amnicum</i>	1,3	70	0,6
Tipulidae indet.	1,2	210	0,9
<i>E. aurivillii</i>	1,1	40	0,5
<i>N. cinerea</i>	1,0	40	0,8
Прочие	-	1410	1,3
Всего бентоса	-	3840	36,0

Таблица 6

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза порожистого участка на Верхней Сылве

Вид	Id	N	B
<i>H. angustipennis</i>	6,5	1540	15,2
<i>A. fluviatilis</i>	4,7	1690	8,1
<i>C. bicinctus</i>	2,8	4180	3,5
<i>R. nubila</i>	2,3	180	1,9
<i>B. rhodani</i>	2,1	580	1,7
<i>E. ignita</i>	1,6	150	1,1
Прочие	-	2680	4,9
Всего бентоса	-	11000	36,4

Зообентоценозы Средней Сылвы

Естественная зональность р. Сылвы нарушена Сылвенскими прудами; на этом рубеже происходит резкая смена экологических условий, прежде всего термики, которая сопровождается таксономическими замещениями. Из состава зообентоса исчезает до трети видов, населяющих метаритраль, выпадают или значительно обедняются лидирующие в донных сообществах Верхней Сылвы семейства ручейников (Rhyacophilidae, Limnephilidae) и веснянок (Nemouridae), другие семейства (Unionidae, Ephemeridae, Goeridae, Hydropsychidae, Psychomyiidae) полностью обновляют свой состав.

Одновременно происходит обогащение зообентоса за счет появления целого ряда таксонов: стрекоз, клопов, отдельных семейств моллюсков (Sphaeriidae, Acroloxidae, Bithyniidae, Valvatidae), поденок (Potamanthidae, Polymitarcyidae), ручейников (Brachycentridae, Lepidostomatidae), веснянок (Taeniopterygidae, Chloroperlidae).

В составе зообентоса Средней Сылвы зарегистрировано 312 таксонов. Наиболее богаты видами двукрылые (132), существенный вклад в разнообразие донной фауны вносят также ручейники (43), моллюски (49), поденки (29) и малощетинковые черви (20).

Фауна в экологическом отношении очень разнообразна. Наряду с избегающими заиления литофильными реобионтными видами хирономид подсемейства Orthoclaudiinae, ручейников семейств Hydropsychidae, Psychomyiidae, Goeridae, поденок Heptageniidae, клопов Aphelocheiridae, веснянок Leuctridae, Capniidae, Perlodidae, моллюсков Planorbidae (*A.fluviatilis*) и олигохет Naididae богато представлены элементы пелофильных факультативно-речного и равнинно-речного комплексов: хирономиды трибы Chironomini, ручейники семейства Leptoceridae, поденки семейств Caeniidae, Ephemeridae, Polymitarcyidae, Potamanthidae и Baetidae (подсемейство Cloeoninae), моллюски Bithyniidae, Valvatidae, Pisidiidae, Euglesidae, Sphaeriidae, олигохеты Tubificidae.

Несмотря на значительную протяженность среднего течения, в его пределах формируется ограниченное число зообентоценозов, не обнаруживающих каких-либо заметных тенденций в изменении структуры и количественных показателей развития по продольному профилю водотока. Лишь на пограничных с соседними зонами участках присутствуют немногие элементы, в целом для Средней Сылвы нехарактерные. В частности, на Коптельском участке зарегистрированы типичные для верхнего течения поденки *E.vulgata*, ручейники *H.angustipennis* и *P.latipennis*.

То же самое наблюдается на пограничном с Нижней Сылвой Кишертско-Кунгурском участке, в пределах которого отмечен ряд видов, приуроченных, главным образом, к нижнему течению. Таковы моллюски *C.solidum*, *R.rivicola*, *V.viviparus* и амфиподы *C.curvispinum*.

Животные, преимущественное распространение которых связано с Верхней или Нижней Сылвой, лишь в малой степени, на уровне второстепенных видов, влияют на типичную для среднего течения структуру зообентоценозов, ни в коей мере (за исключением *C.curvispinum*) не затрагивая комплекса руководящих форм. Это позволяет сделать заключение о существовании достаточно четких биоценотических границ между речными участками и оправдывает выделение Средней Сылвы, несмотря на ее значительную протяженность, в одну типологическую зону.

Зообентоценозы среднего течения довольно близки по структуре. Их сходство обусловлено широким распространением в пределах Средней Сылвы большого числа видов, из которых массовыми являются личинки ручейников *H. contubernalis*, *Ch. lepida*, *P. pusilla*, поденок *E. ignita* и *E. lineata*, хирономид *M. pedellus*, моллюски *A. fluviatilis*, *C. scaldianum* и *P. amnicum*.

В пределах Средней Сылвы наибольшее распространение получает зообентоценоз *H. contubernalis*, приуроченный к валунным, галечным и гравийно-галечным грунтам перекаатов и медиали плесов; на его долю приходится не менее 80% площади речного ложа. Численность сообщества составляет 2,9-4,9 тыс. экз/м² при биомассе 8,8-10,9 г/м² (табл 7, 8).

Таблица 7

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза медиали плесов Средней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>H. contubernalis</i>	2,4	490	1,1
<i>A. aestivalis</i>	2,2	40	0,7
<i>Ch. lepida</i>	1,4	300	0,4
<i>E. ignita</i>	1,3	80	0,3
<i>N. radiatum</i>	1,2	10	0,5
<i>E. lineata</i>	1,2	10	0,3
<i>P. pusilla</i>	1,1	220	0,2
<i>T. gr. lentiginosa</i>	1,1	90	0,1
<i>A. fluviatilis</i>	1,1	40	0,1
<i>E. octoculata</i>	1,0	20	0,8
<i>H. sulphurea</i>	1,0	40	0,2
Прочие	–	3550	4,1
Всего	–	4890	8,8

Более половины биомассы складывается за счет членов доминантного комплекса, из которых наибольшее значение имеют ручейники *H. contubernalis*, *Ch. lepida* и *P. pusilla*, клопы *A. aestivalis*, моллюски *A. fluviatilis*. Наряду с руководящими видами, указанными в табл. 7, 8, часто встречаются жесткокрылые семейства Elmiidae, в отдельные годы заметную роль играют хирономиды *M. pedellus* и *T. gr. gregarius*, ручейники *H. pellucidula* и двустворчатые моллюски *H. suecica*.

Около 15% площади речного русла занимает зообентоценоз *E. lineata* + *P. luteus*, приуроченный к песчано-гравийно-галечным умеренно заиленным грунтам рипали плесов. Его численность составляет

3,2 тыс. экз/м² при биомассе 11,2 г/м² (табл. 9). В состав лидеров сообщества, помимо указанных видов, входят ручейники *H. contubernalis*, стрекозы *G. vulgatissimus*, моллюски *P. amnicum* и хирономиды *M. pedellus*. Наряду с ними обычны ручейники *L. hirtum*, моллюски *B. tentaculata*, *L. auricularia* и *C. piscinalis*, поденки *C. macrura*. В отдельные годы наблюдалось массовое развитие ручейников *G. pilosa* (1994), поденок *E. virgo* (с 1997) и *E. ignita* (1994), входивших здесь в число видов-доминантов.

Таблица 8

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза перекатов Средней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>H. contubernalis</i>	4,8	110	2,5
<i>P. pusilla</i>	2,3	320	0,6
<i>A. fluviatilis</i>	1,9	70	0,8
<i>Ch. lepida</i>	1,5	190	0,6
<i>C. gr. algarum</i>	1,2	270	0,2
<i>A. ibis</i>	1,0	30	0,4
<i>A. aestivalis</i>	1,0	20	0,3
<i>B. vernus</i>	1,0	40	0,1
Прочие	–	1810	5,4
Всего бентоса	–	2860	10,9

Приблизительно 5% площади речного ложа занимает группа близких по структуре пелореофильных зообентоценозов, приуроченных к валунным, песчаным и глинистым грунтам с различной степенью заиления. Они подробно описаны (см.: Паньков, 1993; Паньков, Панькова, 1995; Паньков, 1997 а).

Биотоп песчаных грунтов с различной степенью заиления тянется почти непрерывной узкой лентой вдоль берегов. Здесь формируется олигодоминантный зообентоценоз *P. amnicum* + *M. pedellus*; его биомасса составляет 7,0 г/м² при численности 5,45 тыс. экз/м² (табл. 10). Экологический облик зообентоценоза определяется типичными представителями инфауны – важного компонента потамона (см.: Hynes, 1970). К их числу относятся двустворчатые моллюски семейств Pisidiidae, Euglesidae, Sphaeriidae, малощетинковые черви семейства Tubificidae, личинки поденок Ephemeraeidae и стрекоз Gomphidae.

Таблица 9

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза рипали плесов

Средней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>E. lineata</i>	4,1	50	2,3
<i>P. luteus</i>	1,8	80	1,4
<i>G. vulgatissimus</i>	1,5	10	1,0
<i>P. amnicum</i>	1,4	120	0,7
<i>H. contubernalis</i>	1,1	30	0,7
<i>M. pedellus</i>	1,1	290	0,5
Прочие	–	2620	4,6
Всего бентоса	–	3200	11,2

Таблица 10

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза заиленных песчаных

грунтов побережья Средней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	6,4	810	3,0
<i>M. pedellus</i>	4,0	2920	1,7
<i>N. radiatus</i>	3,2	10	0,7
<i>T. tubifex</i>	2,4	200	0,4
<i>G. vulgatissimus</i>	2,3	10	0,4
Прочие	–	1500	0,8
Всего бентоса	–	5450	7,0

Наряду с доминантами и субдоминантами сообщества, указанными в табл. 10, здесь часто встречаются олигохеты *P. ferox*, *L. udekemianus* и *L. hoffmeisteri*, поденки *C. macrura*, двустворчатые и брюхоногие моллюски *C. scaldianum*, *H. suecica*, *C. piscinalis* и *B. tentaculata*. За счет видов руководящего комплекса складывается до 89% общей биомассы зообентоса.

На заиленных глинистых грунтах, приуроченных к размываемой рекой глинистым берегам, формируется монодоминантный зообентоценоз *P. amnicum*. Его биомасса составляет 10,2 г/м² при численности 1,17 тыс. экз/м² (табл. 11). Субдоминантами сообщества являются моллюски *B. tentaculata* и *C. scaldianum*, а также личинки поденок *E. lineata*. В отдельные годы велико значение стрекоз *G. vulgatissimus*, поденок *C. macrura* и моллюсков *C. piscinalis*.

На заиленных валунных грунтах побережья получает развитие качественно и количественно богатый зообентоценоз *P. amnicum* +

B.tentaculata, биомасса которого достигает 11,3 г/м² при численности 1,28 тыс.экз/м² (табл. 12). На долю комплекса руководящих форм приходится до 86% биомассы сообщества; в его состав, помимо указанных видов, входят моллюски *C.piscinalis*, *C.scaldianum*, *L.auricularia*, поденки *C.macrura* и *P.luteus*, стрекозы *G.vulgatissimus*. Наряду с ними часто встречаются поденки *E.lineata*, ручейники *P.flavomaculatus*, моллюски *N.radiatum*, пиявки *G.complanata* и *H.stagnalis*, хирономиды *P.bicrenatum* и *M.pedellus*.

Таблица 11

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза глинистых грунтов прибрежья Средней Сырвы

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	5,1	110	3,3
<i>C. scaldianum</i>	1,8	30	1,3
<i>B. tentaculata</i>	1,3	20	1,8
<i>E. lineata</i>	1,0	40	1,0
Прочие	–	970	2,8
Всего бентоса	–	1170	10,2

Таблица 12

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза заиленных валунных грунтов прибрежья Средней Сырвы

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	4,1	90	2,9
<i>B. tentaculata</i>	3,6	90	2,3
<i>C. piscinalis</i>	2,1	220	0,5
<i>G. vulgatissimus</i>	1,8	10	0,8
<i>C. scaldianum</i>	1,7	10	1,3
<i>L. auricularia</i>	1,6	50	1,1
<i>C. macrura</i>	1,5	230	0,4
<i>P. luteus</i>	1,5	230	0,4
Прочие	–	350	1,6
Всего бентоса	–	1280	11,3

В пределах Кишертско-Кунгурского участка среднего течения получает распространение зообентоценоз *C. curvispinum*, приуроченный к заиленным валунным грунтам рипали. Численность зообентоценоза в среднем составляет 6,94 тыс. экз/м², биомасса 13,3 г/м² (табл. 13). До 60% биомассы

формируется за счет видов доминантного комплекса, к которым помимо корофиума относятся моллюски *L. tumida*, *B. tentaculata*, *C. piscinalis*, *P. amnicum* и поденки *P. luteus*.

В пределах среднего течения формируются два основных таксоценоза семейства Unionidae.

Таксоценоз *C. piscinale* развивается на заиленных песчаных, песчано-гравийно-галечных и валунных грунтах рипали (см. табл. 22). На долю доминирующего вида приходится до 74-99% биомассы сообщества; в его составе определенную роль играют также беззубки *P. kletti* и перловицы *C. musiva*. Максимальное развитие таксоценоза приурочено к заиленным валунным грунтам, где биомасса унионид достигает $71,5 \text{ г/м}^2$ при численности $3,5 \text{ экз/м}^2$. Плотность заселения песчаных и песчано-гравийно-галечных грунтов несколько ниже: $43,0 \text{ г/м}^2$ при $2,0 \text{ экз/м}^2$ и $25,1 \text{ г/м}^2$ при $2,0 \text{ экз/м}^2$ соответственно.

В нижних разделах Кишертско-Кунгурского участка таксоценоз *C. piscinale* достигает пика своего развития; его биомасса составляет 396 г/м^2 при численности 37 экз/м^2 . В число видов-субдоминантов входят беззубки *P. kletti* и перловицы *U. pictorum* и *U. rostratus*. Значительная роль двух последних видов и повышенные величины численности и биомассы позволяют интерпретировать это сообщество как переходное к таксоценозам Unionidae нижнего течения.

Таблица 13

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза *C. curvispinum*

Средней Сыльвы

Вид	Id	N	B
<i>C. curvispinum</i>	5,6	4300	4,2
<i>L. tumida</i>	2,2	20	1,3
<i>P. amnicum</i>	1,4	10	1,3
<i>B. tentaculata</i>	1,0	10	0,6
<i>C. piscinalis</i>	1,0	30	0,2
<i>P. luteus</i>	1,0	10	0,1
Прочие	–	2560	5,6
Всего бентоса	–	6940	13,3

Таксоценоз *C. musiva* + *T. conus* формируется на галечных и галечно-валунных грунтах перекаатов и медиали плесов; его биомасса составляет $10,1-11,8 \text{ г/м}^2$ при численности $0,6-1,0 \text{ экз/м}^2$ (см. табл. 22). За счет видов-доминантов складывается до $\frac{3}{4}$ биомассы сообщества; его постоянным компонентом являются беззубки *C. piscinale* и *P. kletti*.

Зообентоценозы старицы "Баская" (пойма Средней Сылвы)

Как уже отмечалось, среднее течение р.Сылвы характеризуется развитой системой пойменных водоемов. Во многих из них в 1993-1996 гг. были взяты единичные пробы, позволяющие составить приблизительное представление о таксономическом составе населяющей их фауны и фоновых показателях численности и биомассы зообентоса. Эти данные нашли отражение в моей диссертации (Паньков, 1997 а).

Более тщательному изучению была подвергнута только одна старица "Баская", удобная в качестве модели. Перспективность этой старицы как эталона водоемов подобного типа заключается в ее легкой досягаемости (расположена в двух километрах от пос. Нижняя Баская, имеющего железнодорожное сообщение с Пермью), что позволяет проводить регулярные наблюдения, и, самое главное, в типичности ее морфометрических показателей и населения дна. Предварительные данные по зообентосу старицы опубликованы в работе магистранта А.В.Комова (2001), выполненной под моим руководством.

Старица "Баская" находится в 10-12 км ниже пос. Шамары Свердловской области. Она имеет четко выраженный остаточно-руслевой характер: вытянута субпараллельно современному руслу р.Сылвы и отделяется от него невысокой аллювиальной грядой, полностью заливаемой в период весеннего половодья и значительных паводков. Длина старицы в меженный период изменяется в пределах 50-70 м при наибольшей ширине 15-25 м в районе устья. На протяжении всего года старица имеет сообщение с рекой. Глубины на приустьевом участке составляют 1,2-1,4 м. Грунты представлены песчанистым илом и заиленными песками с примесью грубодисперсного растительного детрита; глубже залегают речные отложения (песчано-гравийно-галечные фракции). Летом наблюдается термическая стратификация: температура поверхностных слоев воды в июле достигает 26⁰С, у дна вода заметно холоднее (11-13⁰С). В период открытой воды в старице развиваются заросли рдестов и элодеи, особенно мощные к концу вегетационного сезона.

К настоящему времени в старице зарегистрировано 122 вида бентосных животных, из которых наиболее разнообразны амфибиотические насекомые (75 видов, относящиеся к 8 отрядам). Богаты видами ручейники (26) и поденки (19); двукрылые, при далеко не полной таксономической обработке насчитывают 12 видов и форм. Среди стрекоз установлено 9 видов. Такие отряды, как жесткокрылые, клопы, большекрылые и чешуекрылые, представлены 1-4 видами каждый. В составе других групп донных беспозвоночных выявлено 34 вида моллюсков, 7 – малощетинковых чер-

вей, 6 – пиявок. Учитывая, что старица "Баская" – водоем небольшой, следует признать, что его фауна богата и разнообразна.

Распределение донных животных в старице характеризуется выраженной неоднородностью. Летом они группируются в два четко очерченных зообентоценоза, разделенных зоной термоклина. Это позволяет предположить, что термическая и, возможно, гидрохимическая стратификация является важным фактором развития фауны пойменных водоемов в летний период.

На грунте, расположенном выше термоклина (в рипали), формируется качественно богатый и высокопродуктивный зообентоценоз, доминантами которого являются двустворчатые моллюски *P. amnicum* и олигохеты *L. hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *T. newaensis* и *T. tubifex* (табл. 14). В число сопутствующих видов (встречаемость 50% и более) входят двустворчатые моллюски *N. radiatum*, *H. suecica*, поденки *E. vulgata* и пиявки *H. stagnalis*. В составе сообщества зарегистрировано 119 видов; его численность составляет $11,1 \pm 6,8$ тыс. экз/м² при биомассе $33,5 \pm 11,9$ г/м². Основной вклад в численность зообентоценоза вносят олигохеты (90%), в биомассу – моллюски и олигохеты (49 и 39% соответственно).

Таблица 14

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза рипали старицы "Нижняя Баская"

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	5,6	560	14,4
<i>L. hoffmeisteri</i>	4,5	3500	6,9
<i>L. udekemianus</i>	1,8	450	1,5
<i>T. newaensis</i>	3,1	2520	3,1
<i>T. tubifex</i>	1,3	2780	1,2
Прочие	–	1290	6,0
Всего бентоса	–	11100	33,5

Глубже термоклина (в медиали) формируется качественно обедненный зообентоценоз, в котором доминирует единственный вид двустворчатых моллюсков – *P. amnicum* (табл. 15). В число сопутствующих таксонов входят олигохеты сем. Tubificidae, моллюски *H. suecica*. В составе сообщества зарегистрировано всего 15 видов, его численность и биомасса составляют $3,8 \pm 2,2$ тыс. экз/м² и $26,0 \pm 14,5$ г/м² соответственно. Численность складывается, главным образом, за счет олигохет (76%), основу биомассы составляют двустворчатые моллюски (81%).

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза медиали старицы "Нижняя Баская"

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	8,7	530	19,6
<i>L. hoffmeisteri</i>	3,0	1140	2,4
<i>E. suecica</i>	2,1	180	1,2
<i>L. udekemianus</i>	1,8	480	0,9
<i>T. newaensis</i>	1,3	270	0,4
<i>T. tubifex</i>	1,2	450	0,4
Прочие	–	710	1,1
Всего бентоса	–	3760	26,0

К осени хронологическая картина радикально меняется: с перемешиванием водных масс и установлением гомотермии (в сентябре 2000 г. температура воды по всей толще составляла 11⁰С) различия между зообентоценозами осевой зоны и прибрежных участков нивелируются и распределение донной фауны по поперечному профилю становится равномерным. В то же время возникает ясно выраженный рубеж, разделяющий бентосных животных на две приблизительно равные группировки, приуроченные к приустьевой части старицы и ее слепому концу. Вероятно, это связано с различным характером зарастания отдельных участков водоема – осенью в его слепом конце развитие фитоценоза элодеи заметно выше.

В приустьевой части старицы зообентос сохраняет особенности структуры, присущие ему в летний период. В составе бентоценоза продолжают доминировать двустворчатые моллюски *P. amnicum* и олигохеты сем. Tubificidae. Численность сообщества составляет $9,0 \pm 0,6$ тыс. экз/м² при биомассе $46,1 \pm 3,8$ г/м².

В слепом конце старицы донная фауна претерпевает существенные изменения: в ее составе получает развитие комплекс фитофильных беспозвоночных, представленных брюхоногими моллюсками *B. tentaculata* и поденками *C. luteolum* и *Cloeon gr. dipterum*, на эти виды приходится более половины численности и биомассы сообщества, ($2,0 \pm 1,0$ тыс. экз/м² и $34,7 \pm 4,3$ г/м² соответственно).

Указанные зообентоценозы разделены неширокой переходной зоной, характеризующейся смешанным населением и пониженной биомассой ($14,5 \pm 3,5$ г/м²).

В зоне сопряжения старицы и русла Сылвы образуется небольшой треугольный залив, который с равными основаниями можно отнести как к

реке, так и к пойменному водоему. В его пределах складываются своеобразные гидрологические условия, сочетающие особенности проточных и стоячих водоемов. В отличие от старицы, здесь имеет место течение, однако его скорость невелика (в центре залива – не более 3-7 см/сек), а направление изменчиво, вплоть до появления противотока и локальных круговоротов. На поверхности воды, как и в старицах, скапливается большое количество разнообразного мусора – листьев, мелких веточек, трупов насекомых и т.д.; сама поверхность покрыта бактериальной пленкой.

В заливе формируется зообентоценоз *P. amnicum* + *P. luteus* (табл. 16); он имеет переходные черты, роднящие его с сообществом речной рипали, с одной стороны, и бентоценозами старицы – с другой.

Таблица 16

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса бентоценоза залива в устье старицы "Нижняя Баская"

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	5,5	310	9,1
<i>P. luteus</i>	4,1	170	5,2
<i>B. tentaculata</i>	3,0	160	5,7
<i>C. piscinalis</i>	2,5	290	1,9
<i>G. complanata</i>	1,6	120	1,6
<i>L. auricularia</i>	1,2	50	1,8
<i>Limnephilus sp.</i>	1,2	30	0,9
<i>C. macrura</i>	1,1	200	0,4
<i>G. vulgatissimus</i>	1,1	10	0,8
Прочие	–	620	3,0
Всего	–	1960	30,4

Он характеризуется довольно высокой биомассой со значительной долей двустворчатых моллюсков *P. amnicum*, что свойственно старицам, но в его составе большой вес имеют типичные речные виды поденок *P. luteus* и *C. macrura*, моллюсков *L. auricularia* и стрекоз *G. vulgatissimus*. В то же время роль олигохет сем. Tubificidae, массовых в старице, здесь сравнительно невелика.

В старице формируется комплекс крупных моллюсков сем. Bulinidae, Lymnaeidae и Unionidae. При численности всего 4 экз/м² его биомасса достигает 65,4 г/м² (см. табл. 22). По своей структуре и количественным показателям развития этот комплекс представляет собой вариант сообщества *C. piscinale*, отличающийся от речного варианта присутствием

прудовиков *L. stagnalis* и *L. fragilis*, а также булинид *P. purpura* и *P. banaticus*.

Биомасса донной фауны в старице в 4-6 раз выше, чем в русле Сылвы, что связано, по-видимому, с накоплением значительных объемов детрита и хорошей защищенностью от течения. По нашим наблюдениям, этот водоем охотно посещается рыбами-бентофагами: голавлем, лещем и плотвой, находящими здесь обильный и легкодоступный корм. Таким образом, биоценоз старицы активно включается в трофоэнергетические процессы, протекающие в сылвенском реобиоме. Это позволяет сделать вывод, что водоемы поймы, при условии их значительного развития, могут существенно повышать общую продуктивность и кормность бентоса речных систем.

Зообентоценозы Нижней Сылвы

К настоящему времени в составе зообентоса Нижней Сылвы зарегистрировано 166 таксонов. Наиболее разнообразно представлены личинки комаров-звонцов (67 видов) и моллюски (30); ручейники, поденки и малощетинковые черви насчитывают по 15 видов. Подобная субординация групп по признаку таксономического разнообразия характерна для равнинных потоков (Hynes, 1970).

Основу донной фауны составляют элементы пелофильного комплекса, типичные для потамона: личинки факультативно-речных видов комаров-звонцов трибы Chironomini с преобладанием родов *Chironomus*, *Microtendipes*, *Glyptotendipes*, *Polypedilum*, олигохеты семейства Tubificidae, среди которых наибольшего развития достигает *T. newaensis*, моллюски сем. Viviparidae (*V. viviparus*) Sphaeriidae (*R. rivicola*) и Pisidiidae (*P. amnicum*). Указанные таксоны доминируют в зообентоценозах равнинных рек Европейской части России (Каменев, 1982, 1993)

Из ручейников массовыми являются *H. contubernalis* и *B. subnubilus* – типичные элементы трихoptерофауны равнинных рек Европы (Лепнева, 1964); негативная черта населения ручейников Нижней Сылвы – отсутствие *N. bimaculata*, широко распространенного в европейском потамоне.

Для нижнего течения характерно массовое развитие амфипод каспийского происхождения – *C. curvispinum* и *D. hemobaphes*, обычных представителей литореофильного комплекса равнинных рек Волжского бассейна. Эти ракообразные являются постоянным компонентом зообентоса и входят в число руководящих форм многих зообентоценозов.

Сылва, выйдя на территорию Русской равнины, сильно изменяет свой облик. С выполаживанием уклонов происходит быстрое ограничение площади галечных и валунных грунтов, песчано-гравийно-галечные отложения расширяются от берегов и смыкаются на медали. Одновременно

наблюдается формирование свала глубин, примыкающего к берегу, рипаль и перекааты исчезают, поперечный профиль приобретает корытообразную форму.

С изменением гидрологических условий происходит деградация литореофильных зообентоценозов, которые вытесняются псаммолитореофильными сообществами. Остатки доминировавшего в среднем течении зообентоценоза *H. contubernalis*, представленного здесь его "местным" вариантом, *H. contubernalis* + *C. curvispinum*, сохраняются лишь на отдельных участках свободных от заиления галечных грунтов медиали; на его долю приходится не более 5% площади речного ложа.

Этот зообентоценоз отличается от типичного для Средней Сылвы варианта высоким обилием ручейников *B. subnubilus*, присутствием амфипод *C. curvispinum* и *D. hemobaphes*, очень низкой представленностью ручейников *Ch. lepida* и *P. pusilla*, поденок *B. vernus* (табл. 17). Общими для обоих участков видами руководящего комплекса являются личинки поденок *H. sulphurea*, двукрылых *A. ibis* и двустворчатые моллюски *P. amnicum*. Из числа второстепенных видов обычны клопы *A. aestivalis*, поденки *E. ignita* и моллюски *A. fluviatilis*.

Таблица 17

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза галечных грунтов медиали плесов Нижней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>H. contubernalis</i>	4,7	160	0,8
<i>C. curvispinum</i>	3,6	790	2,0
<i>B. subnubilus</i>	2,7	120	0,3
<i>P. amnicum</i>	1,6	40	0,1
<i>H. sulphurea</i>	1,2	70	0,2
<i>A. ibis</i>	1,1	20	0,2
Прочие	–	380	0,3
Всего бентоса	–	1580	3,9

В пределах Нижней Сылвы наибольшее распространение получают сообщества псаммолитореофильного комплекса, на их долю приходится не менее 90% площади речного ложа. Они отличаются высоким своеобразием структуры, имеющей мало общего с зообентоценозами Средней Сылвы. Различия обусловлены, главным образом, наличием специфичных для нижнего течения массовых видов личинок комаров-звонцов *Ch. plumosus* и *Ch. annularius*, амфипод *C. curvispinum* и *D. hemobaphes*, моллюсков *R. rivicola*, а также снижением абсолютной и относительной роли лидеров

псаммолитореофильного биоценоза Средней Сылвы – поденок *E. lineata* и брюхоногих моллюсков семейств *Valvatidae*, *Bithyniidae* и *Lymnaeidae*.

Сообщества псаммолитореофильного комплекса, сформировавшиеся в пределах нижнего течения, представлены двумя близкими по структуре зообентоценозами.

Наибольшее распространение получает сообщество *R. rivicola* + *Ch. plumosus*, приуроченное к умеренно заиленным песчано-гравийно-галечным грунтам латеральных зон русла; на его долю приходится не менее 50% площади речного ложа. Зообентоценоз богат в количественном отношении – его биомасса достигает 44,5 г/м² при численности 12,8 тыс.экз/м² (табл. 18). Биомасса складывается, главным образом, за счет двустворчатых моллюсков *R. rivicola*, на которых приходится более половины ее общей величины; существенную роль играют амфиподы *C. curvispinum*, личинки комаров-звонцов *Ch. plumosus* и *M. pedellus*, ручейники *H. contubernalis* и *B. subnubilus*, гаммариды *D. hemobaphes* и малощетинковые черви *T. newaensis*. Из второстепенных животных обычны поденки *E. lineata* и *C. macrura*, хирономиды *Ch. annularius*.

Таблица 18

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза латеральных зон русла Нижней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>R. rivicola</i>	5.5	310	23.5
<i>Ch. plumosus</i>	3.7	3960	6.1
<i>C. curvispinum</i>	2.7	4060	5.9
<i>M. pedellus</i>	2.6	2300	3.1
<i>H. contubernalis</i>	1.5	430	1.9
<i>D. hemobaphes</i>	1.1	70	0.5
<i>T. newaensis</i>	1.0	720	0.5
<i>B. subnubilus</i>	1.0	330	0.4
Прочие	-	660	2.7
Всего бентоса	-	12840	44.5

Зообентоценоз *R. rivicola* + *C. curvispinum* развивается на умеренно- и слабозаиленных песчано-гравийно-галечных грунтах медиали, на его долю приходится около 40% площади речного ложа. Биомасса сообщества составляет 11,2 г/м² при численности 4,48 тыс.экз/м² (табл. 19). В число руководящих форм, наряду с указанными, входят хирономиды *M. pedellus*, ручейники *H. contubernalis* и *B. subnubilus*, двустворчатые моллюски *C. scaldianum* и *C. solidum*, малощетинковые черви *T. newaensis*, амфиподы

D. hemobaphes, часто встречаются личинки двукрылых Limoniidae, поденок *C. macrura*, *H. sulphurea*, клопы *A. aestivalis*, моллюски *P. amnicum* и *A. fluviatilis*.

На медиали нижнего течения отмечены чистые подвижные пески. Песчаные участки расположены небольшими пятнами по всему руслу и занимают не более 1% его площади. Эти локальные "островки" песков, вероятно, являются передовым рубежом распространения песчаных грунтов, характерных для равнинных рек.

Таблица 19

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза медиали Нижней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>R. rivicola</i>	4.4	10	3.4
<i>C. curvispinum</i>	3.0	1090	1.6
<i>M. pedellus</i>	2.8	1860	1.4
<i>D. hemobaphes</i>	2.7	100	0.8
<i>H. contubernalis</i>	1.9	200	1.1
<i>T. newaensis</i>	1.4	600	0.4
<i>C. scaldianum</i>	1.0	10	1.0
<i>C. solidum</i>	1.0	10	0.5
<i>B. subnubilus</i>	1.0	80	0.2
Прочие	–	520	0.8
Всего бентоса	–	4480	11.2

Население подвижных песков чрезвычайно бедно в качественном и количественном отношении – в его составе зарегистрированы единичные олигохеты, хирономиды, ручейники и моллюски; биомасса не превышает 0,3 г/м² при численности 0,15 тыс. экз/м².

На заиленных песчаных грунтах побережья развивается зообентоценоз *P. amnicum* + *R. rivicola*; на его долю приходится около 5% площади речного ложа. Биомасса зообентоценоза достигает 27,8 г/м² при численности 7,28 тыс. экз/м² (табл. 20). До 2/3 биомассы складывается за счет двустворчатых моллюсков, высокую представленность имеют хирономиды, малощетинковые черви и амфиподы. В число руководящих форм входят личинки комаров-звонцов *Ch. plumosus* и *M. pedellus*, ракообразные *C. curvispinum* и *D. hemobaphes*, олигохеты *T. newaensis*, из второстепенных форм обычны шаровки *C. ponderosum*.

Таблица 20

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза заиленных песчаных грунтов побережья Нижней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>P. amnicum</i>	5.5	400	8.3
<i>R. rivicola</i>	3.1	20	10.5
<i>T. newaensis</i>	2.9	3440	2.3
<i>Ch. plumosus</i>	2.2	890	1.3
<i>M. pedellus</i>	2.0	820	1.1
<i>C. curvispinum</i>	1.9	660	1.0
<i>D. hemobaphes</i>	1.1	40	1.4
Прочие	–	1010	1.9
Всего бентоса	–	7280	27.8

Для Нижней Сылвы, как и для многих других рек Волжского бассейна, характерно распространение специфических зообентоценозов, эдификаторами которых являются виды понто-каспийского происхождения; здесь они представлены корофиидными полями, известными также для р. Волги, Оки и Камы (Таусон, 1947; Волга и ее жизнь, 1978). В Сылве корофиидные поля развиваются на валунных грунтах рипали, приуроченных к выходам коренных пород. Для этих зообентоценозов характерны высокие значения численности (29,07 тыс. экз/м²) и биомассы (89,6 г/м²), до двух третей которых обеспечивают своим развитием корофииды. Заметный вклад в биомассу вносят амфиподы *D. hemobaphes*, субдоминантами являются ручейники *H. contubernalis* и брюхоногие моллюски *L. tumida* (табл. 21). К числу обычных форм принадлежат поденки *P. luteus* и *E. aurantiacus*, хирономиды *M. pedellus*, моллюски семейств Bithyniidae, Pisiidiidae и Valvatidae.

Таблица 21

Индексы доминирования (Id), численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) видов руководящего комплекса зообентоценоза *C. curvispinum* + *D. hemobaphes* Нижней Сылвы

Вид	Id	N	B
<i>C. curvispinum</i>	8.2	21710	60.5
<i>D. hemobaphes</i>	4.4	1090	17.0
<i>H. contubernalis</i>	1.1	50	1.0
<i>L. tumida</i>	1.1	260	1.0
Прочие	–	5930	10.1
Всего бентоса	–	29070	89.6

Для нижнего течения характерно развитие крупных моллюсков семейств Viviparidae и Unionidae. В пределах Нижней Сылвы формируется три малакоценоза, различающихся по численности, биомассе и соотношению массовых видов.

На заиленных песчаных грунтах побережья (берегового свала) развивается высокопродуктивный малакоценоз *U. pictorum* + *U. rostratus*; указанным видам-доминантам сопутствуют перловицы *C. musiva*, беззубки *C. piscinale*, *P. kletti* и живородки *V. viviparus*. Биомасса малакоценоза достигает 2050 г/м² при численности 135 экз/м² (табл. 22).

Таблица 22

Численность (N, экз/м²) и биомасса (B, г/м²) крупных моллюсков р. Сылвы

Участок	Элементы русла	Доминанты	N	B
Верхнее течение	Плеса	<i>C. ponderosum</i>	0,02	0,7
	Перекааты	–	0	0
Среднее течение	Рипаль плесов	<i>C. piscinale</i>	2,5	46,5
	Медиаль плесов	<i>C. musiva</i> , <i>T.conus</i>	0,6	11,8
	Перекааты	<i>C. musiva</i> , <i>T.conus</i>	1,0	10,1
Нижнее течение	Береговой свал	<i>U. pictorum</i> , <i>U. rostratus</i>	135,0	2050,0
	Латеральные участки	<i>V. viviparus</i> <i>U. pictorum</i> , <i>U. rostratus</i> ,	168,0	711,0
	Медиаль	<i>V. viviparus</i>	23,0	66,0
Старицы	–	<i>C. piscinale</i>	4,0	65,4

Малакоценоз *V. viviparus* + *U. pictorum* + *U. rostratus* приурочен к заиленным песчано-гравийно-галечным грунтам латеральных зон русла; его биомасса составляет 711 г/м² при численности 168 экз/м². Более половины биомассы складывается за счет живородок (табл. 22).

Малакоценоз *V. viviparus* формируется на песчано-гравийно-галечных грунтах медиали; его биомасса составляет 66 г/м², численность 23 экз/м². Свыше 80% биомассы обеспечивают своим развитием живородки (табл. 22).

4.3 Основные закономерности распределения зообентоса в русле р. Сылвы

Полученные результаты имеют определенное значение при обсуждении ряда дискуссионных вопросов о пространственной организации речных экосистем и позволяют уточнить позиции спорящих сторон.

На всем протяжении р.Сылвы может быть выделено четыре гидро-биологических района, соответствующих типологическим зонам классификации Иллиеса (Illies, 1961). По гидрологическим характеристикам и таксономической структуре верховья соответствуют кренали, верхнее течение – метаритрали, среднее – гипоритрали, нижнее – эпипотамали.

Каких-либо статистически значимых тенденций в изменении структуры зообентоса, его численности и биомассы по продольной оси водотока в пределах каждой из зон, за немногими исключениями (в частности в верховьях), не наблюдается; на фоне существенно различающихся гидрологических характеристик формируются практически тождественные зообентоценозы. Например, на всем протяжении Средней Сылвы уклоны русла уменьшаются втрое (с 0,9 до 0,3 м/км), расходы воды возрастают в 4 раза (с 15 до 60 м³/с), увеличивается амплитуда колебаний уровня воды, изменяется солевой состав и общая минерализация. Тем не менее, в среднем течении развивается единый набор зообентоценозов, и в гидробиологическом отношении этот протяженный участок реки (около 380 км), вне всякого сомнения, относится к одному внутренне однородному району.

Это противоречит одному из постулатов "концепции речного континуума". По мнению ее авторов, континуальному изменению абиотических характеристик в направлении от истока к устью соответствует непрерывное (монотонное) распределение биоты, постепенное выклинивание одних видов и градуальное возрастание роли других; при этом, в случае идеального (не нарушаемого внешними обстоятельствами) континуума, сообщества организмов верховий нечувствительно переходят в сообщества нижнего течения (Vannote et al., 1980). Существование биоценологических границ объясняется резким нарушением континуальности среды – впадением крупного притока, пересечением физико-географических рубежей, влиянием локального источника загрязнения и т.д. (Statzner, 1981, 1987; Bruns et al., 1984; Statzner, Higler, 1985, 1986).

Высокая устойчивость фундаментальных характеристик сообществ донных животных в столь широком диапазоне косных условий свидетельствует, во-первых, что полного соответствия абиотического и биотического

го континуумов друг другу не наблюдается; во-вторых, заставляет допустить наличие предельных значений абиотических факторов, при достижении которых происходят быстрые структурные перестройки и скачкообразная смена типов зообентоценозов. Это подтверждает почти забытое ныне мнение Иллиеса (Illies, 1961), полагавшего, что ритраль и потамаль разделены четкими рубежами критических уклонов, величина которых зависит от широты местности. Указанная точка зрения в свое время вызвала решительные возражения со стороны ряда специалистов, которые сочли (впрочем, без всякой убедительности аргументов) вывод Иллиеса ошибочным (см.: Hynes, 1970).

Определенный интерес представляет выяснение вопроса о *границах* между гидробиологическими районами р.Сылвы. Они обнаруживаются в виде рубежей четких таксономических замещений, т.е. носят *качественный* характер. Зообентоценозы в пределах зон связаны друг с другом континуальными переходами, их различия *количественные*, т.е. они сводятся к особенностям соотношения отдельных компонентов зообентоса.

Первый рубеж фаунистических замещений совпадает с резкими нарушениями непрерывности речного континуума, обусловленными влиянием Пермьяковского пруда.

Второе, наиболее радикальное, изменение таксономического состава донной фауны связано с наличием четкой гидрологической границы, обусловленной нарушением речного континуума Сылвенскими прудами. Тем не менее, в самых верхних участках среднего течения сохраняются остатки переходной зоны, признаки которой усматриваются в присутствии здесь трех видов (*E. vulgata*, *H. angustipennis*, *P. latipennis*), свойственных Верхней Сылве.

Биоценотическая граница между средним и нижним течением ясно выражена, она уверенно обнаруживается в районе участка карьер Филипповка – мост через Сылву – туристический комплекс "Сталагмит". Этот рубеж разделяет области сплошного распространения зообентоценозов, свойственных Средней и Нижней Сылве, и достаточно строго совпадает с геоморфологической границей, разделяющей Сылвенский кряж и прилегающую к нему пониженную область Русской равнины.

Следует заметить, что ранее, не владея точными сведениями о геологическом строении и геоморфологии бассейна Сылвы, я полагал, что указанная биоценотическая граница находится в пределах ненарушенного речного континуума и обязана постепенному выколаживанию русла сверх критического рубежа, свойственного средним широтам (около 0,3 м/км,

см.: Паньков, 1997 а; 2000 б,г). Не исключая той роли, которую играют критические уклоны русла в пространственной организации речной экосистемы, следует допустить и влияние геоморфологической границы, пересечение которой, возможно, нарушает континуальность распределения абиотических условий; например, приводит к излому продольного профиля водотока.

Таким образом, границы гидробиологических районов р. Сылвы совпадают с участком несомненного нарушения речного континуума прудами (между верховьями и верхним течением, между верхним течением и средним течением) и рубезом, разделяющим геоморфологические районы (между Средней и Нижней Сылвой). Формально это соответствует взглядам оппонентов Иллиеса (см.: Hynes, 1970; Vannote et al., 1980; Statzner, Higler, 1985, 1986; Statzner, 1987), однако вышеизложенные соображения на предмет критических параметров среды не позволяют принять их безоговорочно.

Нарушение речного континуума между Средней и Нижней Сылвой не выглядит более радикальным, чем скачкообразные изменения гидрологического и гидрохимического режимов, связанные с впадением крупных притоков. Например, ниже слияния р. Сылвы с р. Иренью, Шаквой и Бабкой ее водность возрастает вдвое, общая минерализация увеличивается почти в два раза, резко изменяется солевой состав. Кроме того, на режиме водотока неизбежно сказывается влияние бытовых и промышленных стоков г. Кунгура. Скачкообразные изменения косной среды вызывают и не столь крупные притоки Средней Сылвы. Тем не менее, какой-либо осязаемой реакции зообентоценозов при этом не наблюдается.

По-видимому, точки зрения спорящих сторон не исключают друг друга. Распределение абиотических характеристик вдоль водотока не является строго континуальным, но складывается из многочисленных и разновеликих ступенек, перемежающихся плавными изменениями, в чем нетрудно убедиться, взглянув, например, на диаграмму нарастания площади бассейна р. Сылвы (см.: Справочник..., 1936). Следовательно, существует большая вероятность преодоления критического рубежа одним скачком.

В районе контакта типологических зон в каждой из них формируются достаточно узкие (5-20 км) переходные участки, характеризующиеся двумя признаками.

Первый признак – наличие здесь таксонов, свойственных соседнему гидробиологическому району. Так, в составе зообентоценозов Кишертско-Кунгурского переходного участка, в целом сохраняющих все принципи-

альные черты сообществ донных животных Средней Сылвы, зарегистрировано несколько видов, характерных для нижнего течения. Эти виды проникают вверх по реке на различное расстояние от биоценотического рубежа: амфиподы *C. curvispinum* – приблизительно на 20 км, двустворчатые моллюски *C. solidum* – на 15 км, живородки *V. viviparus* и двустворки *R. rivicola* – на 5 км. Следует отметить, однако, что в зообентоценозах переходных участков чуждой для них типологической зоны они распространены диффузно и никогда не достигают здесь массового развития.

Другой признак переходных участков – ограниченное присутствие зообентоценозов, являющихся основными в соседних гидробиологических районах. Распространение этих сообществ имеет здесь фрагментарный, очаговый характер, а их руководящий комплекс дополняется "местными" видами. Например, разрозненные анклавы среднесылвенского зообентоценоза *H. contubernalis* встречаются до пос. Каширино (первые 20 км нижнего течения), а цепочки островков количественно обедненного нижнесылвенского зообентоценоза *C. curvispinum* поднимаются до пос. Кишерть (20 км выше области его основного распространения).

Зообентоценозы р. Сылвы характеризуются неодинаковым уровнем развития, при этом распределение численности и биомассы донной фауны вдоль оси водотока и по его поперечному профилю подчиняется определенным закономерностям, которые я рассмотрю на примере материалов 1995 г.

На плесовых участках верхнего течения наиболее богатое развитие донной фауны приурочено к медиали; в латеральных участках русла жизнь менее обильна.

Для плесов Средней и Нижней Сылвы характерна обратная зависимость: на медиали численность и биомасса животных меньше, чем в рипали, в 1,5-3,0 и 1,3-4,0 раза соответственно. Следует заметить, что в особо многоводные годы (1994) указанная закономерность нарушается: соотношение показателей развития зообентоса рипали и медиали на плесах среднего течения изменяется в пользу медиали. Это объясняется тем, что зообентоценозы медиали более устойчивы к экстремальным факторам гидрологического режима (Паньков, 1997 а).

Описанная регулярность в распределении численности и биомассы донных животных по поперечному профилю р. Сылвы в целом соответствует существующим представлениям. На основании анализа обширных материалов по зообентосу разнотипных водотоков земного шара было установлено, что медиаль богаче бентосом рипали лишь в малых реках, ши-

рина которых не превышает некоторого критического рубежа, равного 7-10 м (причем для рек с песчаными грунтами она меньше, чем с каменистыми). В реках с большей шириной картина распределения бентоса меняется на обратную: медиаль становится беднее рипали (Hynes, 1970).

Распределение зообентоса вдоль оси водотока характеризуется следующими закономерностями.

Изменение биомассы донных животных в направлении от истоков к устью имеет дискретный характер: в пределах типологических участков никаких заметных тенденций, как правило, не обнаруживается. Естественный переход от одного типологического района к другому непосредственно не наблюдался, однако есть все основания полагать, что он сопровождается скачкообразным изменением количественных показателей развития зообентоценозов на участке, протяженность которого не превышает трех километров.

Максимальная биомасса зообентоса наблюдается в нижнем течении, ее средневзвешенная величина составляет $31,2 \pm 4,4$ г/м². Верхнее и среднее течение характеризуются более низким уровнем развития зообентоса, его биомасса не превышает $11,3 \pm 2,7$ и $9,3 \pm 2,3$ г/м² соответственно.

Такое чередование участков относительно богатого и обедненного развития зообентоценозов типично для зонально полных водотоков и объясняется различиями в устойчивости грунтов и особенностями гидравлики соответствующих речных районов (Грезе, 1954).

Указанная закономерность искажается влиянием Пермьяковского и Сылвенских прудов, вносящих свои коррективы в принципы организации реобиома. Например, ниже Пермьяковского пруда формируется структурно своеобразный и количественно богатый зообентоценоз, биомасса которого достигает $36,4$ г/м², что превышает фоновые показатели развития донной фауны на близлежащих участках в 2,2-5,4 раза; в его составе преобладают гидросихиды. Аналогичная картина наблюдается в нижних бьефах второго Сылвенского и Медянского прудов (Pan'kov et al., 1996)

Локальное повышение биомассы зообентоса в реках, тем или иным образом сообщаемых с прудами и озерами, является одной из характерных особенностей этих водотоков (Hynes, 1970). Например, в одной из рек Лапландии, вытекающей из озера, биомасса донной фауны летом составила $34,5$ г/м² (Illies, 1956), что близко к установленной для аналогичного участка р. Сылвы. Специальными исследованиями было показано, что возрастание показателей развития зообентоценозов на участках рек, расположенных ниже прудов и озер, обусловлено значительной величиной органи-

ческого стока из этих водоемов, обеспечивающего питание гидробионтов и других фильтрующих животных (Herlong, Mallin, 1985).

Определенный интерес представляет распределение зообентоса в системе плес – перекат. В среднем течении, где перекаты мало отличаются от медиали плесов по гранулометрическому составу грунта и характеристикам обрастаний, их численность и биомасса одного порядка. В верхнем течении, где контраст между перекатами и плесами выражен гораздо сильнее, перекаты заселяются обильнее, чем плесы. Подобная закономерность установлена для многих водотоков мира (Жадин, 1940; Грезе, 1957; Hynes, 1970; Шубина, 1986).

Процветание зообентоценозов на перекатах Верхней Сылвы, по-видимому, обязано богатым водорослевым и моховым обрастаниям, обеспечивающим массовое развитие альго- и бриофильных комплексов беспозвоночных и связанных с ними хищных животных. Как было показано ранее, обилие животных на валунных и галечных грунтах горных рек прямо пропорционально плотности обрастаний, в которых наиболее мелкие и многочисленные представители бентоса скрываются от неблагоприятного действия потока и находят себе пищу (Шубина, 1986).

Необходимо заметить, что описанные закономерности распределения зообентоса вдоль оси водотока и по его поперечному профилю могут искажаться под влиянием каких-либо локальных обстоятельств. Например, в Нижней Сылве зарегистрированы очаги псаммореофильного зообентоценоза, биомасса которого в десятки раз ниже фоновой. Аналогичные явления отмечены и на других реках Прикамья (Паньков, 2000 г; 2001).

Глава 5. ДИНАМИКА ЗООБЕНТОЦЕНОЗОВ р. СЫЛВЫ

5.1. Сезонная динамика зообентоса

Круглогодичные наблюдения за динамикой речного бентоса из-за технических и организационных трудностей проводятся сравнительно редко. В силу этого сведения по указанной проблеме немногочисленны. Для Прикамья до начала наших работ (Паньков, 1996 а, 1997 а, 2000 б,г) они ограничивались данными по р. Очеру (Кузнецова и др., 1959; Боброва, 1969). Между тем сезонная динамика зообентоса является важнейшей стороной биологического режима водотоков, и ее познание представляет естественный интерес.

Конфигурация кривых численности и биомассы

По данным круглогодичных наблюдений за состоянием зообентоса медиали и рипали плеса в районе заказника "Предуралье", осуществлявшихся с конца апреля 1994 по начало апреля 1996 г., сезонная динамика численности и биомассы донных беспозвоночных р. Сылвы описывается одновершинными кривыми с максимумом в осенний (численность) и зимний (биомасса) периоды и минимумом в конце весны – начале лета.

Подобный характер изменений этих показателей является нормой для горных и предгорных рек с ненарушенным гидрологическим режимом. В частности, высокая биомасса зообентоса в холодное время года указывается для горных ручьев Средней Европы (Thienemann, 1925), горных и предгорных водотоков Северной Швеции (Ulfstrand, 1968), Северного Урала (Шубина, 1986), Алтая (Руднева, 1995), Камчатки (Леванидов и др., 1978б; Чебанова, Николаева, 1981), Южного Приморья (Леванидов, 1977), Гималаев (Badola, Singh, 1981), Японии (Atoda, Imada, 1972), Аляски (Cowman, Aswood, 1984) и т.д.

Известные модификации описанной закономерности связаны, как правило, с различного рода экстремальными явлениями, обуславливающими нетипичные минимумы численности и биомассы. Например, в сентябре 1993 г. наблюдался второй минимум биомассы зообентоса р. Сылвы, вызванный дождевыми паводками (Паньков, 1997а). В.Я. Леванидов (1977) отмечает зимний минимум численности и биомассы донных животных р. Кедровой (Южное Приморье), причиной которого явилось промерзание русла на ряде участков, повлекшее за собой нарушение его проточности и поставившее гидробионтов в суровые условия.

На классических одновершинных кривых численности и биомассы могут возникать и нетипичные максимумы, связанные, например, с дружной иммиграцией беспозвоночных из соседних биотопов. В частности, по-

добное явление наблюдается в рипали р. Сылвы накануне ее вскрытия (этот вопрос будет рассмотрен ниже). В.Я. Леванидов (1977) указывает на дополнительный пик биомассы в весенний период, который связан, по его мнению, с интенсивным ростом зимней генерации животных, стимулированным весенним прогревом воды и восстановлением нормальной проточности русла.

Следует заметить, однако, что в любом случае сезонный ход численности и биомассы в целом сохраняет однопиковую форму, и указанные модификации есть осложнения этой формы пиками и минимумами второго порядка.

Кроме изменения общей конфигурации кривых сезонной динамики численности и биомассы зообентоса наблюдается варьирование сроков наступления отдельных ее фаз. Так, в годы с поздней весной (1992 и 1996) сезонный минимум биомассы донной фауны р. Сылвы приходился на конец июня – начало июля. Ранняя весна 1995 г. повлекла за собой смещение этой фазы на май – июнь (см. табл. 25). Отмеченное явление связано с особенностями фенологии доминирующих в зообентосе таксонов – различных отрядов амфибиотических насекомых, сроки массового вылета которых, как известно, в существенной мере зависят от климатических условий весны и лета.

В некоторых случаях сезонные минимумы численности и биомассы донных животных определяются негативным влиянием факторов гидрологического режима; в частности, так было в 1994 г. В этом году, несмотря на сравнительно раннюю весну, минимальные показатели развития зообентоценозов были смещены на конец июня и июль (см. табл. 25) – период наивысших отметок дождевого паводка.

В зависимости от темпов развития зообентоценозов в летний период изменяется и время достижения сезонных максимумов их численности и биомассы. Так, в очень динамичном 1995 г. наблюдались четко выраженные пики численности, приходившиеся на август (рипаль) и сентябрь (медяль). В 1994 г., в результате торможения сукцессии зообентоценозов дождевыми паводками, численность донных животных достигла наибольшей величины только к ноябрю, причем ее пик был "размазан" во времени и не выглядел контрастным (см. табл. 25).

Максимальные показатели биомассы достигаются к началу зимы (см. табл. 25).

Сезонный ход биомассы зообентоценозов принято характеризовать тремя параметрами: ее максимальной и минимальной величинами и амплитудой колебаний в течение года.

Максимальные за год биомассы указанных зообентоценозов в разные годы достоверно не различались и достигали в среднем $32,8 \text{ г/м}^2$ (ме-

диаль) и 26,4 г/м² (рипаль). Минимальные за этот же период биомассы составили 1,7-4,8 г/м² (медиаль) и 0,7-7,1 г/м² (рипаль), различие между ними статистически значимо. Амплитуда колебаний биомассы в течение года находилась в диапазоне 4,15-33,3. Этот параметр был достоверно больше в многоводном 1994 г., что связано с более глубоким летним минимумом, обусловленным негативным влиянием дождей паводков.

Необходимо заметить, что амплитуда колебаний биомассы литореофильной фауны р. Кедровой (Южное Приморье), отличающейся мощными дождевыми паводками, составляет 15,4 (Леванидов 1977), что близко к показателю, максимальному для литореофильного зообентоценоза медиали р. Сылвы – 18,4.

Минимальная амплитуда сезонных колебаний биомассы зообентоса р. Сылвы одного порядка с установленными для озер и многих рек различных регионов земного шара. Так, отношение максимальной за год биомассы зообентоса к минимальной в разнотипных озерах находится в пределах 1,5-4,8 (Алимов, 1991). В одной из североамериканских рек размах колебаний указанного параметра достигал 2,4 (Neves, 1979), на незагрязненных участках р. Ижоры – 6,0 (Алимов, 1989), в р. Кирпичной (Юго-Восточная Камчатка) – около 3,3 (Леванидов и др., 1978 б).

Динамика таксономической структуры

На основании устойчивых особенностей таксономической структуры зообентоценозов в разное время года выделяется два ее сезонных аспекта – летний и зимний; различия между ними носят как количественный, так и качественный характер.

Качественная специфика зимнего бентоса определяется присутствием и значительной ролью (до 5 – 18% в биомассе) веснянок семейств Carniidae, Chlogoperlidae, Perlodidae, Taeniopterygidae (табл. 23-24). Характерной особенностью летнего бентоса является наличие клопов *A. aestivalis* и личинок веснянок сем. Leuctridae (*L. fusca*).

В количественном плане летний и зимний аспекты зообентоценозов различаются соотношением массовых видов (с долей в общей биомассе сообществ более одного процента), постоянно присутствующих в их составе. Так, в зообентоценозе *H. contubernalis* зимой повышается относительное значение моллюсков *A. fluviatilis*, ручейников *B. subnubilus* и поденок *E. lineata*, летом сравнительно велика роль поденок *H. sulphurea* (табл. 23).

В зообентоценозе *E. lineata* в группу видов с максимальным значением в зимний период входят моллюски *A. fluviatilis*, *L. tumida*, стрекозы *G. vulgatissimus*, ручейники *H. contubernalis*, поденки *E. lineata*. Преимущественное развитие в теплое время года имеют многие виды, из которых массовым является единственный представитель – *P. luteus* (табл. 24).

Таблица 23

Доля массовых видов зообентоценоза *H. contubernalis* в общей биомассе донной фауны (%) в разное время года (1995 – 1996 гг.)

Массовые виды	Весна*	Лето	Осень	Зима
<i>H. contubernalis</i>	53,3	18,5	19,4	20,3
<i>A. fluviatilis</i>	8,0	11,0	15,0	25,5
<i>B. subnubilus</i>	6,0	6,0	7,2	20,4
<i>A. aestivalis</i>	10,2	9,0	2,0	0
<i>E. lineata</i>	2,0	2,4	3,7	4,5
<i>H. sulphurea</i>	2,0	6,3	1,7	1,0
<i>Ch. lepida</i>	1,3	1,0	1,5	1,2
<i>I. difformis</i>	0	0	1,4	4,8
<i>I. nubecula</i>	0	0	1,0	5,0
<i>C. atra</i>	0	0	1,0	3,0
<i>P. dispar</i>	0	0	1,0	3,0
<i>T. nebulosa</i>	0	0	1,2	2,1
Всего	82,8	54,2	56,1	90,8

Примечание. * Данные приведены на момент завершения половодья.

Таблица 24

Доля массовых видов зообентоценоза *E. lineata* в общей биомассе донной фауны (%) в разное время года (1995 – 1996 гг.)

Массовые виды	Весна*	Лето	Осень	Зима
<i>H. contubernalis</i>	26,1	2,0	17,0	27,0
<i>A. fluviatilis</i>	2,0	2,2	3,0	8,0
<i>E. lineata</i>	32,3	26,1	33,9	34,2
<i>P. luteus</i>	11,1	11,6	2,0	2,7
<i>L. tumida</i>	1,0	1,0	8,2	8,9
<i>G. vulgatissimus</i>	7,1	3,9	4,2	5,6
<i>I. nubecula</i>	0	0	3,0	7,1
<i>P. dispar</i>	0	0	1,0	1,9
Всего	79,6	46,8	72,3	95,4

Примечание. * Данные приведены на момент завершения половодья.

Говоря о сезонных изменениях видового состава донной фауны, следует обратить внимание на то обстоятельство, что зимой усиливается роль доминирующих видов, снижается эквитабельность сообществ и упрощается их таксономическая структура. В теплое время года, напротив, зообентос отличается высоким разнообразием и сравнительно большой совокупной ролью второстепенных видов (см. табл. 23, 24).

Биологические сезоны и их характеристика

На основании различий в доминирующих тенденциях в изменении структуры зообентоценозов и процессах, их обуславливающих, четко выделяется 4 биологических сезона. При их описании я акцентирую внимание на биологическом годе 1995-1996; как мне представляется, в этот период динамика бентофауны имеет более типические формы, в отличие от картины 1994-1995 гг., искаженной необычно мощными дождевыми паводками.

Биологическое лето характеризуется монотонным возрастанием численности и биомассы донных животных в результате положительного баланса между их элиминацией (гибель, вылет имаго амфибиотических насекомых), с одной стороны, и рождением нового поколения гидробионтов, сопровождающегося их интенсивным ростом, – с другой (табл. 25).

Биологическая осень начинается с прекращением вылета имаго амфибиотических насекомых (обычно приуроченным к первой декаде сентября), остановкой размножения первичноводных организмов (связанной с понижением температуры до 11-13⁰С), исчезновением из бентоса летних форм и массового появления – зимних (конец августа – начало сентября).

В течение биологической осени быстро нарастает биомасса донных животных, что объясняется их интенсивным ростом в этот период. Одновременно снижается численность гидробионтов; его причина – естественная гибель особей, не скомпенсированная их размножением (табл. 25).

Следует заметить, что осенью 1994 г. наблюдалась принципиально иная картина – численность донной фауны увеличивалась вплоть до начала ледостава и достигла максимальных показателей лишь в ноябре (табл. 25). Это любопытное явление представляет собой до некоторой степени загадку, ибо размножение животных в этот период исключено. Возможно, рост численности беспозвоночных связан с отрождением молоди из кладок, сделанных еще летом, и (или) их активизацией после более или менее длительного периода покоя.

Указанное предположение представляется вполне вероятным, поскольку, как известно, водные беспозвоночные в стадии яйца и молодой личинки могут на некоторое время останавливаться в своем развитии, пока не наступят благоприятные условия (Леванидова, 1968). Эти животные могли переждать летние паводки 1994 г., скрываясь глубоко в грунте. О большой роли толщи речных грунтов как убежища для гидробионтов во время паводков свидетельствуют специальные исследования (Hynes et al., 1974); молодые особи при этом составляют резервную часть популяций донной фауны, за счет которой впоследствии восстанавливаются разрушенные зообентоценозы.

Сезонная динамика численности (N, тыс. экз/м²) и биомассы (B, г/м²) зообентоценозов медиали и рипали в 1994 – 1996 гг.

Год	Месяц	Медиаль		Рипаль	
		N	B	N	B
1994	V	4,6±1,2	9,0±2,3	6,2±1,5	12,3±2,3
	VI	1,0±0,5	5,6±0,2	0,9±0,7	2,7±0,4
	VII	2,5±1,0	1,7±0,3	0,4±0,1	0,7±0,2
	VIII	1,4±0,6	5,1±0,3	0,9±0,4	2,9±0,6
	IX	6,4±0,4	7,9±2,0	2,1±1,0	7,5±1,6
	X	10,8±0,4	21,4±9,2	2,0±0,5	15,4±2,1
	XI	13,5±2,0	28,6±4,1	3,0±1,8	21,1±6,9
	XII	7,6±3,4	30,1±9,0	2,8±0,3	25,3±4,6
1995	I	4,8±2,6	33,1±7,7	3,6±0,9	24,7±6,3
	II	3,9±1,1	34,7±4,8	4,1±1,1	21,9±3,7
	III	3,4±0,8	29,5±3,1	8,6±3,3	36,1±5,3
	IV	2,6±1,2	10,6±3,6	–	–
	V	1,9±0,7	4,8±2,1	4,7±3,8	12,2±4,4
	VI	2,2±1,2	6,3±0,3	8,2±0,5	7,1±0,8
	VII	7,7±0,9	6,6±0,2	6,4±1,4	13,3±1,6
	VIII	14,2±4,2	13,0±2,9	9,5±0,8	22,8±2,3
	IX	17,6±0,5	19,7±3,0	4,6±2,0	26,9±1,7
	X	11,7±2,9	24,0±3,7	5,6±2,1	27,7±8,7
	XI	10,1±4,1	26,0±1,6	4,8±1,9	33,4±5,5
	XII	8,4±4,0	32,3±5,8	3,3±0,2	29,5±6,6
1996	I	7,4±4,0	40,7±6,8	3,3±0,5	28,9±3,7
	II	4,2±1,4	42,9±4,3	4,7±1,3	26,3±3,0
	III	3,2±1,0	29,9±3,4	9,2±1,8	36,5±5,5

Биологическая зима, более или менее точно совпадающая с периодом ледостава, подразделяется на две фазы. Для первой (ноябрь – февраль), как показали специальные исследования популяций массовых видов бентоса р.Сылвы (Паньков, 1997 а), характерен активный рост донных животных; насекомые с полным превращением в это время пребывают в стадии личинок. Численность гидробионтов монотонно снижается, биомасса меняется незначительно (статистически достоверное увеличение массы донной фауны наблюдалось только на медиали зимой 1995-1996 гг., см. табл. 25). Стабильность последнего показателя определяется равновесием

двух противоположно направленных процессов – естественной смертности и продолжающегося роста животных.

В некоторых реках баланс смертности и роста донных животных в зимний период может иметь и другие результаты. Например, в р. Кирпичная (Юго-восточная Камчатка) и Кедровая (Южное Приморье) элиминация зообентоса за счет интенсивной гибели особей превышала продукцию, в силу чего наблюдался спад количественных показателей развития зообентоценозов (Леванидов, 1977; Леванидов и др., 1978 б).

В марте (вторая фаза) происходит физиологическая подготовка насекомых к завершению водной стадии развития. Большая часть хирономид и ручейников окукливается, веснянки сем. Perlodidae перестают питаться (Паньков, 1997 а), у веснянок семейства Capniidae наблюдается почернение крыльевых чехлов (признак готовности к линьке на имаго). Массовые виды донных животных перестают расти, у некоторых из них средний индивидуальный вес даже снижается (Паньков, 1997 а).

Веснянки семейств Capniidae и Taeniopterygidae, готовясь к массовому исходу на сушу, мигрируют к береговой линии. Благодаря тому что эти насекомые концентрируются на ограниченной площади прибрежных мелководий (в рипали), общие численность и биомасса зообентоса на этом биотопе резко увеличиваются (табл. 25). Как результат, сезонный ход численности указанного сообщества приобретает двувершинный характер, а на фоне зимнего максимума биомассы образуется четко выраженный пик второго порядка.

Надо сказать, что увеличение плотности донной фауны в зимний период – довольно обычное явление. Так, по данным В.Я.Леванидова (1977), в р.Кедровой тоже наблюдается зимний пик численности беспозвоночных, приходящийся на декабрь-январь и следующий за ее осенним спадом. В данном случае этот пик связан с отрицательными движениями уровня воды в реке и обсыханием мелководий, что вызывает сосредоточение животных на ограниченной площади.

Замечу, что плотность зообентоса р.Сылвы лишь в малой степени зависит от снижения уровня воды в зимний период. По нашим наблюдениям, к концу зимы обсыхает не более 6% той площади речного русла, которая залита водой перед началом ледостава.

Численность и биомасса зообентоценоза медиали в марте остаются приблизительно на том же уровне, что и во время первой фазы биологической зимы (1995 г.), или немного, но достоверно снижаются (1996 г.).

Таким образом, динамика зообентоценозов в зимний период обусловлена особенностями индивидуального развития доминирующих представителей донной фауны, направлением их массовых миграций, приводящих к перераспределению животных между зообентоценозами, их сосре-

доточению или рассредоточению, а также уровнем естественной смертности беспозвоночных в это время.

Последний показатель, как нетрудно рассчитать, исходя из данных табл. 25, во время ледостава существенно ниже, чем, например, осенью. Это может быть связано, во-первых, с особенностями структуры зимнего бентоса, в которой преобладают особи старших возрастных групп (наиболее высокая смертность, как известно, характерна для молодежи беспозвоночных); во-вторых, со стабильностью гидрологического режима в этот период; в-третьих, с малой интенсивностью питания рыб-бентофагов. Указанные факторы, таким образом, также следует считать важными детерминантами развития речных зообентоценозов в холодное время года.

Биологическая весна подразделяется на две фазы: весеннего половодья и становления летней межени. Общими тенденциями в динамике зообентоценозов является быстрое снижение их численности и биомассы, сопровождающееся формированием летнего аспекта таксономической структуры донной фауны.

Первая фаза начинается с вылета веснянок *T. nebulosa* и некоторых видов хирономид (вероятно, *C. vierriensis*), использующих для покидания водной экосистемы многочисленные полыньи (конец марта – первая половина апреля). Вскоре после появления взрослых особей этих насекомых происходит вскрытие реки и подъем полых вод. Уже во время половодья вылетают веснянки сем. Capniidae, Perlodidae, Nemouridae (*N. avicularis*), Taeniopterygidae (*B. braueri*), некоторые ручейники (Limnephilidae: *Ch. sieboldi*) и зимняя генерация хирономид.

В этот период зообентоценоз претерпевает радикальные изменения: в течение одного месяца биомасса гидробионтов уменьшается на 18,9–23,9 г/м² (т.е. приблизительно в три раза), из состава бентоса практически полностью исчезают веснянки (за исключением *S. burmeisteri*).

Столь резкое снижение биомассы донных животных обусловлено, главным образом, влиянием неблагоприятных факторов гидрологического режима, достигающих в это время экстремальных значений. Так, на медиали лишь 5,0 из 18,9 г/м² биомассы зообентоса, элиминированной во время половодья, обязаны вылету имаго амфибиотических насекомых; остальные 13,9 г/м² (т.е. 47% исходной массы донной фауны) могут быть связаны только с гибелью особей. Сильное обеднение речных зообентоценозов при прохождении полых вод, вплоть до их полного разрушения, отмечается и другими авторами (Леванидов и др., 1978 б; Руднева, 1995).

Тем не менее, обеднение речных зообентоценозов во время весеннего половодья не столь велико, как можно было бы ожидать. Так, максимальные расходы воды в этот период превышают аналогичные показатели летних дождевых паводков в среднем в 4,7 раза (Справочник..., 1936), од-

нако биомасса популяций донных животных, не участвующих в вылете, в рипали снижается лишь в 1,7 раза (с 20,8 до 12,2 г/м²). В то же время при прохождении дождевых паводков снижение биомассы зообентоса рипали более внушительно (в 5,4 раза). Другими словами, сравнительно слабые дождевые паводки оказывают на зообентоценоз рипали более сильное влияние, чем мощное весеннее половодье.

Очевидно, весенний бентос менее чувствителен к воздействию экстремальных факторов гидрологического режима, чем летний. С чем это может быть связано? Возможно, причиной сравнительно высокой резистентности донной фауны во время половодья выступают некоторые особенности ее структуры. Так, для весеннего бентоса характерно большое количество особей, находящихся в стадии куколки. Известно, что куколочные домики всех ручейников прочно прикрепляются к субстрату и не сносятся течением даже при интенсивном перекапывании грунта (Леванидов и др., 1978 а), кроме того, они надежно защищают своих обитателей от механических повреждений, вызываемых бомбардировкой минеральными частицами.

Вторая особенность структуры весеннего зообентоса – обилие насекомых с неполным превращением, практически завершивших водную фазу развития и ожидающих наступления благоприятных условий для вылета. Эти животные, обладая достаточной величиной и силой, во-первых, в состоянии активно противостоять потоку, во-вторых, могут себе позволить пассивное ожидание своего времени, скрываясь в укромных местах.

Завершая разговор о первой фазе биологической весны, замечу, что половодье, нанося определенный ущерб зообентоценозам, вместе с тем является необходимым условием сохранения качественного своеобразия речных экосистем. Во время прохождения полых вод происходит освобождение речного русла от накопившихся за год иловых отложений и других тонких фракций грунта, эпилитических обрастаний и гниющих остатков высшей водной растительности. В результате, половодье сдерживает процессы эвтрофикации и ежегодно "омолаживает" речные экосистемы, "отбрасывая" их на самые ранние стадии сукцессии. Описанная цикличность развития экосистем водотоков отличает их от озерных экосистем, сукцессия которых, чаще всего, необратима.

Вторая фаза биологической весны протекает не столь динамично, как первая. После спада полых вод по данным фенологических наблюдений (Паньков, 1997 а) происходит дружный вылет многих групп амфибиотических насекомых и массовое отмирание перезимовавших моллюсков *A. fluviatilis*. В результате этих процессов численность и биомасса зообентоса падают до минимальных в их годовом цикле.

Установленный для р. Сылвы характер сезонной динамики зообентоценозов в целом типичен для многих горных и предгорных рек мира. Биологический режим этих водотоков определяется сочетанием ряда факторов, к числу которых относятся: 1) доминирование амфибиотических насекомых, массовый вылет которых определяет сезонный минимум численности и биомассы; 2) способность многих видов к развитию в условиях подледного периода; 3) сезонная изменчивость пресса рыб-бентофагов, интенсивно питающихся в теплое время года; 4) мощное весеннее половодье и летние дождевые паводки, угнетающие развитие зообентоса весной и летом; 5) благоприятные гидрологические условия осенью и зимой (низкая устойчивая межень); 6) направленные миграции отдельных видов донных животных, приводящие к обеднению одних зообентоценозов и пополнению – других; 7) изменение площади залитых водой грунтов, влекущее за собою концентрацию или рассредоточение беспозвоночных.

5.2. Межгодовая динамика зообентоценозов

Межгодовая динамика зообентоценозов является одной из слабо изученных сторон речной жизни. Известно, что структура и количественные характеристики сообществ донных животных в водотоках подвержены значительной изменчивости (см.: Боброва, 1969; Hynes, 1970; Шубина, 1986; Schlosser, Ebel, 1989 и др.), однако ее причины не вполне ясны и служат предметом обсуждения.

В настоящее время более или менее твердо установлена и не вызывает сомнений лишь связь уровня развития зообентоса с естественными флуктуациями климата, отражающимися на гидрологическом режиме водотоков. Известно, что в дождливые и холодные годы, отличающиеся повышенными расходами и низкой температурой воды в реках, происходит качественное и количественное обеднение зообентоценозов; и наоборот, теплое и сухое лето, низкая и устойчивая межень способствуют их процветанию.

Это наблюдение уже приобрело силу правила, однако и оно не обходится без исключений. Так, неоднократно указывалось, что повышенные расходы воды в реках подчас стимулируют развитие донной фауны (Elder et al., 1988; Outrige, 1988; Schlosser, Ebel, 1989), а длительное стояние теплой и сухой погоды, напротив, иногда оказывает на нее пагубное влияние (Cowx et al., 1984).

Эмпирически регистрируемые события вызывают вполне естественное стремление привести их к некой объяснительной схеме или, как минимум, найти приемлемую интерпретацию каждого отдельного случая. Если в настоящее время никакой общепризнанной теории на этот счет не имеет-

ся, то в *ad hoc*¹ объяснениях нет недостатка. Одни авторы полагают, что угнетение зообентоса в холодные и дождливые годы обязано низкой температуре воды (Шубина, 1986). По мнению других, негативную роль играет возрастание скорости течения, которому гидробионты не в силах противостоять. Третьи считают, что во всем виноваты повышенная концентрация взвешенных веществ и подвижки грунтов (Каменев, 1985; Самохвалов, 1992).

Стимулирующее воздействие паводков объясняется транспортом органических веществ с территории и водоемов поймы в речное русло (Elder et al., 1988), а пагубная роль длительного стояния низкой межени связывается с сильным прогревом воды, выходящим за рамки толерантного диапазона температур, свойственного гидробионтам, замедлением водообмена, прогрессирующей эвтрофикацией и заилением русла (Cowx et al., 1984).

Авторы указанных точек зрения представили для них более или менее убедительные основания. Нет причин сомневаться, что каждое мнение справедливо в определенных пределах. Однако до становления общепринятой системы взглядов еще далеко: этому препятствуют существенные пробелы в наших знаниях. Прежде всего, не вполне ясна субординация различных факторов по их значимости. Остается открытым вопрос о полноте их списка. Особенно мало сведений о структурных перестройках зообентоценозов. Чрезвычайно скудны количественные данные, не позволяющие корректно охарактеризовать зависимость уровня развития донной фауны от условий ее обитания.

Таким образом, есть все основания полагать, что надежные предпосылки для разработки концепции динамики речных зообентоценозов пока отсутствуют, и любая информация на этот счет, особенно количественная, представляет значительный интерес.

В результате регулярных наблюдений за состоянием зообентоса р. Сырвы в течение ряда лет было установлено, что его численность, биомасса, размерная и таксономическая структуры подвержены значительной изменчивости (Паньков, 1996 б, 1997 а, 2000 а). С целью выяснения возможных причин их динамики был проведен статистический анализ материала. Изучению подвергались связи биотических показателей с параметрическими характеристиками абиотического окружения, такими как средний за летний период уровень воды в реке и ее температура в текущий и предшествующий годы, сроки наступления меженного периода, особенности гранулометрического состава грунтов. По косвенным показателям ("стартовой" биомассе зообентоса) оценивался эффект весеннего половодья.

¹ *ad hoc* объяснение – объяснение "к данному случаю" (примечание автора).

Зависимость численности и биомассы зообентоценозов от уровня и температуры воды в реке

Расчеты позволили установить, что численность и биомасса зообентоценозов в маловодные годы достоверно выше, чем в годы с повышенными уровнями воды в реке (табл. 26). Это наблюдение согласуется с мнением специалистов, полагающих, что паводки наносят определенный ущерб речным экосистемам. Следует заметить, однако, что наличие статистической зависимости между указанными параметрами еще не означает, что они связаны причинно-следственными отношениями, и вопрос о ее природе нуждается в специальном изучении.

Таблица 26

Средние за летний период численность (N, тыс. экз/м²) и биомасса (B, г/м²)
донной фауны в зависимости от уровней воды в реке

Элементы русла		Уровни воды		
		низкие	средние	высокие
Пережат	N	10,7 ± 5,1	2,3 ± 0,5	2,8 ± 1,1
	B	10,5 ± 2,4	5,1 ± 2,5	7,1 ± 0,6
Медиаль плеса	N	9,8 ± 3,5	2,8 ± 1,4	1,6 ± 0,7
	B	8,9 ± 1,5	7,3 ± 0,8	4,1 ± 0,3
Рипаль плеса	N	7,4 ± 0,6	4,2 ± 2,5	0,7 ± 0,4
	B	11,4 ± 1,7	6,6 ± 0,7	2,1 ± 0,4

Примечание: низким уровнем считается превышение условного нулевого горизонта (за таковой принят средний за лето уровень воды в 1995 г.) в диапазоне от 0,0 до 0,2 м; средним – от 0,3 до 0,4; высоким – 0,9 м.

Известно, что повышение уровня воды в реке обычно сопровождается ее охлаждением и, наоборот, низкая устойчивая межень, как правило, связана с прогревом водных масс. Так, в 1992 – 1996 гг. была выявлена тесная корреляция между средней за лето температурой воды и усредненным за тот же период ее уровнем ($R = -0,95$; Паньков, 2000 а). Поскольку термика и водность в эти годы не были независимы друг от друга, их раздельное изучение не имело смысла. Последние годы существенно изменили ситуацию: в середине маловодного лета 1997 г. наблюдалось устойчивое похолодание, что обусловило минимальную за весь период наблюдений среднюю летнюю температуру воды (17,4°С). Не очень теплым было и весьма маловодное лето 1999 г. В результате, появилась реальная возможность сравнения характеристик зообентоценозов в годы с близкими уровнями воды, но разной ее температурой.

Анализ материалов показал, что численность всех трех зообентоценозов в маловодные годы не обнаруживает статистически значимой зависимости от флуктуаций температурного фона. Это же касается и биомассы донной фауны переката и медиали плесов. Довольно тесную связь с термическими условиями сезона демонстрирует лишь биомасса сообщества рипали ($R=+0,73$).

Обнаруженные закономерности дают возможность серьезно уточнить позиции сторон в дискуссии на предмет относительного значения термики и водности в динамике речных зообентоценозов.

По мнению ряда специалистов, главная роль принадлежит комплексу факторов, связанных с изменениями уровня воды в реке. К их числу, прежде всего, относятся скорость течения, концентрация взвешенных и влекомых частиц, стабильность донных отложений.

Термический фактор подавляющим большинством специалистов в данном контексте не обсуждается. Подобное невнимание к нему имеет известные основания: существует немало наблюдений, результаты которых не нуждаются в объяснении с позиций термики. В практике речной экологии неоднократно регистрировалось пагубное влияние высоких уровней воды в условиях *стабильной температуры*: 1) во время весеннего половодья (Руднева, 1995; Паньков, 1996 а); 2) при прохождении дождевых паводков на некоторых постоянно холодноводных ручьях (Самохвалов, 1992); 3) при экспериментальных манипуляциях с водностью (Petran, 1978; Irvine, 1985); 4) при некоторых гидротехнических мероприятиях (Bournaud et al., 1987).

Значение других факторов из числа выше названных к настоящему времени изучено достаточно полно.

О роли такого фактора, как *повышенная скорость потока*, свидетельствуют результаты изучения *дрифта*. Известно, что во время прохождения паводков численность сносимых организмов возрастает. Считается, что причиной этого является как интенсивный механический смыв их (так называемая *пассивная составляющая дрифта* – животные, оказавшиеся в толще речной струи по воле течения), так и активные миграции бентонтов, стремящихся избежать ухудшения условий обитания (Шустов, 1977; Леванидов, Леванидова, 1981).

Роль *стабильности грунта* в формировании донной фауны обсуждается в многочисленных литературных источниках, подробный обзор которых содержится в ряде фундаментальных работ (см., например: Hynes, 1970). К настоящему времени можно считать доказанным, что плотность и масса донных животных на стабильных грунтах выше, чем на подвижных.

О влиянии *взвешенных и влекомых наносов* на бентофауну можно судить, сравнивая количественные показатели развития зообентоса в мутных реках и реках с прозрачной водой, близких по характеру уровневого режима. На этот счет имеется обширная литература, свидетельствующая, что постоянно мутные реки отличаются пониженными видовым разнообразием, численностью и биомассой донных животных (см. обзор: Морозов, 1979).

Наиболее полно данный вопрос изучен при оценке некоторых видов хозяйственного использования водотоков. В реках, на которых проводятся гидромеханизированные работы, приводящие к возрастанию мутности воды, наблюдается глубокое угнетение и даже полное разрушение зообентоценозов за счет возбуждения интенсивного дрефта и гибели животных (Шубина 1983; River, Sequier, 1984; Зюсько, 1993). К аналогичным результатам приводит экспериментальная нагрузка водотоков взвешенными веществами (Самохвалов, 1992).

Представление о водности как ключевом факторе динамики речного бентоса не имело никакой оппозиции до тех пор, пока В.Н. Шубина (1986) не выдвинула альтернативного объяснения флуктуациям зообентоценозов, поставив во главу угла температуру воды. Обнаружив связь между показателями развития донной фауны р. Щугор и суммой эффективных температур вегетационного сезона, В.Н. Шубина сделала вывод, что эта связь имеет причинно-следственную природу.

Между тем известно, что флуктуации температуры воды в реке более или менее тесно увязаны с изменениями ее уровня. Как следует из графиков колебаний уровня воды в р.Щугор, приведенных В.Н.Шубиной (1986), самый теплый 1977 год был вместе с тем и самым маловодным, и наоборот, самый холодный 1978 год был самым многоводным. Однако В.Н.Шубина не использует данные по водности Щугора для объяснения колебаний численности и биомассы зообентоса. Следует признать, таким образом, что мнение В.Н.Шубиной недостаточно убедительно.

Опыт изучения зообентоценозов р. Сылвы на протяжении девяти лет свидетельствует, что вклад термического фактора в динамику донной фауны достаточно скромен и носит частный характер: температурный режим летнего периода заметно влияет лишь на развитие зообентоса рипали.

Зависимость численности и биомассы зообентоценозов от гидрологических условий предыдущего лета

Специалистам-экологам хорошо известно запаздывание реакции биологических объектов на изменение условий обитания (Максимов, 1989). Очень часто такое запаздывание связано с опосредованным влиянием климатических факторов, когда последние, воздействуя на один

из компонентов экосистемы, инициируют так называемый "каскадный эффект", передающийся по системе экологических связей до самых удаленных ее звеньев (на что, естественно, требуется определенное время).

В качестве примера указанного явления можно привести результаты наблюдений за динамикой численности некоторых видов млекопитающих. Так, в пойме Средней Оби и Нижнего Иртыша выявлен интенсивный рост плотности популяций водяной крысы и ондатры каждый раз через один-два года после высокого половодья. Это объясняется тем, что в залитых водой котловинах пойменных озер для зверьков создаются хорошие кормовые условия, которые сохраняются в течение одного-двух лет, пока водоемы снова не пересохнут (Максимов, 1989).

Другой пример – влияние продолжительности разливов на величину уловов рыбы. О.В.Трифоновой (1984) было установлено, что эффективность нереста рыб зависит от продолжительности нахождения полых вод на территории поймы, при этом она максимальна, когда нерестилища залиты водой в течение 20 суток и более. Ясно, что длительность пойменного периода в тот или иной год скажется на уловах лишь через несколько лет, когда рыба, развившаяся из выметанной в этот год икры, достигнет промысловых размеров.

Интересные данные о запаздывающем на один-два года влиянии засушливых и дождливых лет на развитие чумных эпизоотий приводятся П.П.Тарасовым (1959).

В.Р.Галимов (1974) обнаружил зависимость вирусофорности взрослых таежных клещей от количества осадков и числа пасмурных дней в предшествующие один-два сезона.

Не останавливаясь более детально на работах, содержащих сведения о запаздывающем влиянии климатических факторов на динамику биотических процессов, отмечу, что в настоящее время этот аспект факториальной экологии изучен достаточно полно. Однако в практике исследования речных экосистем подобные вопросы, насколько мне известно, ранее не ставились. Возможно, это связано с такой особенностью водотоков, как их "омоложение" во время весеннего половодья (см. 5.1).

Как отмечалось, при прохождении полых вод происходит интенсивное промывание речного русла, освобождение его от иловых отложений и гниющих остатков высшей водной растительности – суть наследства предшествующего сезона. Зообентоценозы, прошедшие через эту фазу гидрологического режима, испытывают мощные структурные перестройки. Они как бы "забывают" свое прошлогоднее состояние и каждый вегетационный сезон начинают с некоторого "стартового" уровня, характеристики которого, по-видимому, определяются условиями весеннего периода.

Тем не менее, учитывая значительную "открытость" речных экосистем и влияние на их функционирование событий, происходящих в экосистемах суши, следует признать, что вопрос о зависимости зообентоценозов от условий предшествующего сезона не лишен смысла.

В результате анализа количественных данных по развитию зообентоса р. Сылвы в летние месяцы 1992-2000 гг. удалось выяснить, что с гидрологическими условиями предыдущего лета связан статистически значимой зависимостью только такой параметр, как биомасса донной фауны переката. Как оказалось, на следующий год после многоводного лета для этого сообщества можно уверенно прогнозировать более высокий уровень развития, и наоборот. Так, после многоводного лета 1994 г. масса бентосных животных на этом биотопе достигала $18,6 \pm 4,4$ г/м², после умеренно многоводных летних месяцев 1993 и 1996 гг. она составила $10,5 \pm 6,7$ г/м², а после маловодных 1992, 1995 и 1997-2000 гг. она не превышала $6,9 \pm 1,7$ г/м².

Необходимо заметить, что уровень развития указанного сообщества, в отличие от зообентоценозов плеса, гораздо теснее связан с условиями предыдущего сезона, нежели текущего (см. табл. 26). Другими словами, зообентоценозы плеса и переката имеют разные механизмы экзогенной регуляции, хотя они чрезвычайно близки по структуре. По-видимому, дело заключается в различиях их биотопов, ставящих эти сообщества в неодинаковые условия. Какие соображения здесь могут быть выдвинуты?

Учитывая роль весеннего половодья в жизни реки, необходимо признать, что гидрологические условия предыдущего лета вряд ли лежат в основе внутрисистемных биотических процессов, ибо преемственность последних в существенной мере пресекается в период прохождения полых вод. Поскольку и водность, и температура воды в реке производны от климатических условий, логично предположить, что донная фауна переката в качестве первопричины своих флуктуаций имеет колебания климата, эффект которых опосредуется событиями в экосистемах суши, имеющими сезонную цикличность.

Возможно, таким опосредующим фактором является динамика фитомассы на территории речного бассейна. Как известно, в периоды повышенной увлажненности наблюдается более высокая урожайность наземной растительности, чем в засушливые годы. Отмирающие в конце вегетации ткани растений большей частью уходят под снег и включаются в процессы деструкции только на следующий год. Органическое вещество полуразложившихся растительных тканей приобретает высокую подвижность и вместе с поверхностным стоком сносится в речную систему.

Возникает вопрос: может ли аллохтонная органика оказывать столь разное влияние на бентос переката и плеса? Для того чтобы ответить на

него, рассмотрим условия обитания гидробионтов в пределах указанных элементов речного русла.

Перекаты отличаются от плесов прежде всего малой глубиной, высокой скоростью течения, очень слабым заилением грунтов и значительным развитием эпилитических водорослей; эти факторы обуславливают специфическое сочетание компонентов трофической базы. Так, высокая скорость течения имеет следствием повышенную интенсивность потока взвешенных органических веществ, что увеличивает эффективность пассивной фильтрации. Значительная, по сравнению с плесами, плотность водорослевых обрастаний способствует процветанию комплекса альгофильных беспозвоночных. Слабое накопление детрита ставит донных беспозвоночных в жесткую зависимость от указанных категорий пищевых ресурсов. Динамика последних, таким образом, может практически полностью контролировать развитие донных животных на этом биотопе.

Если наше предположение справедливо, то следует ожидать возрастания плотности пассивных фильтраторов после многолетних лет. Действительно, биомасса пассивно фильтрующих животных (ручейники сем. Hydropsychidae) тесно связана с условиями предшествующего лета (табл. 27), что является доводом в пользу нашей гипотезы.

Таблица 27

Зависимость биомассы некоторых групп зообентоса на перекате (г/м^2) от уровней воды в реке в предшествующее лето

Группы зообентоса	Уровни воды в реке в предшествующее лето		
	низкие	средние	высокие
Гидропсихиды	3,4±1,6	5,6±4,9	9,6±3,2
Гастроподы	0,5±0,2	1,6±0,2	3,3±1,0
Клопы	1,5±0,1	1,7±0,5	2,9±0,6

Необходимо заметить, что биомасса пассивных фильтраторов на медали плеса не обнаруживает какой-либо статистически значимой зависимости от условий предшествующего сезона и, наряду с прочими группами зообентоса, регулируется актуально действующими факторами. Возможно, это связано с накоплением детрита на поверхности донных отложений плесов, тем более значительного, чем ниже и стабильнее расходы воды в реке, что позволяет гидропсихидам переключаться с фильтрации на собирание и в меньшей степени зависеть от концентрации взвешенной органики.

Из числа животных, обитающих на перекате, от условий предшествующего сезона зависят также брюхоногие моллюски (главным образом, *A.fluviatilis*) и клопы *A.aestivalis* (табл. 27). В отношении хищных клопов это может быть объяснено соответствующими изменениями их трофиче-

ской базы. Что касается моллюсков, то я затрудняюсь здесь выдвинуть какие-либо предположения.

В том случае, если наша гипотеза верна, следует ожидать также, что средняя за лето биомасса альгофильного комплекса беспозвоночных (хинономид и олигохет сем. Naididae) будет испытывать колебания, синхронные с изменением плотности водорослевых обрастаний и находящиеся в противофазе с межгодовыми флуктуациями уровня воды в реке, что и наблюдается в действительности (табл. 28).

Таблица 28

Биомасса эпилитических водорослей и альгофильных беспозвоночных (г/м²) на перекате в годы с разными уровнями воды в реке

Группы организмов	Уровни воды в реке		
	низкие ¹	средние ²	высокие ³
Эпилитические водоросли	28,8	20,3	1,1
Альгофильные животные	1,8±0,5	0,7±0,4	0,4±0,1

Примечания: 1 – 1992 г.; 2 – 1993 г.; 3 – 1994 г.

Таким образом, можно сделать вывод, что отдельные экологические группы донных животных, обитающих на перекате, контролируются разными факторами. Общая биомасса зообентоценоза зависит в конечном итоге от условий предшествующего лета, что связано с преобладанием в его составе животных, имеющих соответствующие механизмы регуляции плотности популяций.

Развитие зообентоценозов в летний период в зависимости от влияния весеннего половодья

Половодье, как отмечалось выше (см. 5.1), является мощным фактором динамики сообществ донных животных в весенний период. Во время прохождения полых вод происходит разрушение зимнего аспекта зообентоценозов, завершающееся формированием к началу летней межени некоторого их "стартового" состояния, определяющего биотический потенциал популяций в текущем году. Принимая во внимание, что уровень развития донной фауны к концу ледостава в разные годы достоверно не различается (см. 5.1), можно сделать вывод, что параметры зообентоса в начале межени периода в значительной степени определяются характером весеннего половодья. Следовательно, изучение зависимости средних за лето численности и биомассы донных животных от их "стартового" уровня позволяет опосредованно судить о степени влияния на них полых вод.

За "стартовые" численность и биомассу зообентоценозов принимались величины этих параметров, регистрируемые после спада вешних вод

и завершения пойменной фазы гидрологического режима. Рубеж, отделяющий пойменный период от летней межени, однако, весьма условный. Специалисты при членении гидрологического режима на фазы пользуются разными критериями, зависящими от целей исследований, и в современной экологической литературе по этому вопросу нет полной ясности. Одни авторы считают пойменным периодом время стояния полых вод выше среднего уровня берегов, другие – время, в течение которого полые воды находятся на территории поймы, заливая, как минимум, ее самые низкие участки (см.: Максимов, 1989).

Указанные критерии применяются в практике экологии наземных сообществ, что вызвано необходимостью точно определить длительность влияния водных масс на пойменные биоценозы; в нашем случае они не вполне удобны. Специфика настоящей работы требует различения фаз гидрологического режима, имеющих строгие и неперекрывающиеся количественные рамки, фиксирующие тот или иной диапазон уровней воды. Поэтому в качестве временного рубежа, отделяющего весеннее половодье от меженного периода, был принят момент спада полых вод ниже максимальных отметок летних паводков; начиная с этого времени уровень воды в реке входит в пределы, свойственные летней фазе гидрологического режима.

В результате статистической оценки связи "стартовых" численности и биомассы донной фауны с их средними за лето величинами было установлено, что достоверно скоррелированы друг с другом только такие параметры, как "стартовая" и средняя за лето биомассы зообентоценоза рипали ($R = +0,75$). Это позволяет сделать вывод, что указанное сообщество испытывает пролонгированное влияние весеннего половодья, эффект которого сказывается на протяжении длительного периода.

Возможно, это объясняется тем, что в число видов-доминантов зообентоценоза рипали входят животные, имеющие двухлетний цикл развития (стрекозы сем. Gomphidae, поденки сем. Ephemeridae и Polymitarcyidae). Когорты 1+ этих животных, попавшие под влияние весеннего половодья, присутствуют в составе донной фауны в течение всего вегетационного сезона, обуславливая своим развитием тот или иной уровень ее общей биомассы.

Корреляция "стартовых" и средних за лето биомасс бентосных животных переката и медиали плеса статистически недостоверна. Повидимому, это связано с тем, что основу указанных зообентоценозов составляют амфибиотические насекомые с унивольтинными жизненными циклами. Испытав более или менее сильный стресс при прохождении полых вод, эти животные ненадолго задерживаются в речной экосистеме и мало влияют на уровень развития донной фауны в летний период. С другой

стороны, благодаря высокому репродуктивному потенциалу, они способны быстро восстанавливать плотность популяций до уровня, определяемого экологической емкостью местообитаний. В результате, зообентоценозы как бы "забывают" влияние половодья и в течение всего лета контролируются, главным образом, актуально действующими факторами.

"Стартовая" и средняя за лето численность всех трех зообентоценозов не обнаруживают статистически значимых связей друг с другом. Возможно, их не удастся выявить из-за недостаточного объема материала.

Зависимость уровня развития зообентоценозов в летний период от сроков наступления вегетационного сезона

Конфигурация кривых, описывающих динамику численности и биомассы донной фауны в летний период (см. 5.1), характеризуется выраженной асимметричностью: минимальная величина этих показателей приурочена к первой половине лета. Как отмечалось, такая форма кривых обусловлена, главным образом, дружным вылетом имаго амфибиотических насекомых, с одной стороны, и массовым отрождением молоди и ее интенсивным ростом в течение всего лета – с другой.

Принимая во внимание, что индивидуальное развитие насекомых, как и других пойкилотермных организмов, требует определенной суммы эффективных температур, следует ожидать изменения сроков их массового вылета и начала интенсивного размножения в зависимости от климатических условий весны и, прежде всего, момента перехода температуры воды через биологический нуль ($+5^{\circ}\text{C}$).

Ясно, что ранняя и теплая весна будет иметь следствием быстрое завершение водной фазы жизненных циклов перезимовавших насекомых, что повлечет за собой, при равных прочих условиях, увеличение средней за лето численности и биомассы донных животных.

Сравнение показателей развития зообентоценозов в годы с близкими уровнями воды в реке (с низкой устойчивой меженью), но различающихся по срокам наступления вегетационного сезона, позволило установить, что в годы с ранней весной (переход через биологический нуль в первой половине мая) биомасса донной фауны достоверно выше ($13,1 \pm 1,9 \text{ г/м}^2$), чем в годы с поздней весной (переход через биологический нуль во второй половине мая; $8,9 \pm 0,9 \text{ г/м}^2$).

Таким образом, необходимо признать, что сроки наступления весны являются важным фактором развития зообентоценозов в годы с низкой устойчивой меженью. Запаздывание перехода температуры воды через биологический нуль в среднем на две недели, при равных прочих условиях, имеет следствием понижение средней за лето биомассы донной фауны приблизительно в полтора раза.

По численности ($11,4 \pm 4,1$ и $8,3 \pm 0,3$ тыс. экз/м² в годы с ранней и поздней весной соответственно) зообентоценозы достоверно не различаются. Скорее всего, это связано с недостаточной изученностью данного вопроса. Для получения статистически значимого результата, из-за высокой вариабельности такого показателя, как численность, требуются более длительные наблюдения.

Зависимость паводковой уязвимости зообентоценозов от гранулометрического состава грунта

Из табл. 26 видно, что разные зообентоценозы в многоводные годы страдают в неодинаковой степени. Это может быть связано как с причинами внутреннего порядка – различиями в их экологической структуре, так и со спецификой соответствующих биотопов.

Так, песчано-гравийно-галечные грунты рипали заселяются в основном псамморео- и пелореофильной фауной, избегающей быстрого течения, в то время как на гальке и валунах перекаатов и медиали плесов обитают преимущественно литореофилы, обладающие комплексом поведенческих и морфологических адаптаций, позволяющих успешно противостоять потоку. Логично ожидать, таким образом, что при повышении расходов воды во время паводков население указанных биотопов будет страдать в разной степени.

Что касается самих биотопов, то они различаются, прежде всего, гранулометрическими характеристиками грунта. Поскольку подвижность минеральных частиц в потоке находится в обратной зависимости от их размеров, это обуславливает неодинаковую устойчивость донных отложений к размыву. Например, песчаная фракция начинает вымываться уже при скорости течения 0,3-0,4 м/с (Грезе, 1954), тогда как галька и валуны остаются стабильными во всем диапазоне скоростей течения, свойственных Сылве в меженный период.

Как отмечалось, устойчивость донных отложений является важным фактором в жизни речного бентоса. О ее решающем значении во время прохождения паводков свидетельствует, в частности, то обстоятельство, что плотность зообентоценозов при постепенном увеличении расходов воды меняется нелинейно: она сохраняется на более или менее стабильном уровне до некоторого порогового значения скорости потока и начинает быстро снижаться, как только эта скорость превысит его. В качестве пороговой указывается скорость течения, когда начинается перемещение донных отложений (Scrimgeour, Winterbourn, 1989). Специальными исследованиями было показано, что в условиях движущегося грунта беспозвоночные переходят в дрейф и быстро элиминируются (Petran, Kothe, 1978).

Принимая во внимание, что устойчивость донных отложений производна от крупности частиц, следует признать, что гранулометрический состав грунта может явиться одной из существенных характеристик абиотического окружения, от которых зависит благополучие донной фауны в период паводков.

Формально эта зависимость может быть охарактеризована посредством статистической оценки связи между двумя параметрами: паводковой уязвимостью зообентоценозов (V ; от латинского *vulnus* – уязвимость) и объемной долей песчаной фракции в грунте ($S\%$). Под паводковой уязвимостью зообентоценоза понимается отношение его биомассы в маловодные годы к таковой в многоводные (Паньков, 1997 а, 2000 а).

Как видно из табл. 29, паводковая уязвимость зообентоценозов закономерно возрастает по мере увеличения доли песчаной фракции в речном грунте.

Таблица 29

Зависимость паводковой уязвимости зообентоценозов (V) от содержания песчаной фракции в грунте ($S\%$)

Параметр	Перекаты	Плесь	
		Медиаль	Рипаль
$S\%$	5	10	30
V	$1,48 \pm 0,45$	$2,19 \pm 0,50$	$5,43 \pm 1,73$

Таким образом, полученные результаты позволяют считать гранулометрический состав донных отложений важным фактором, определяющим динамику бентоса в годы с разными уровнями воды в реке.

Зависимость таксономической структуры зообентоценозов от уровней воды в реке

Принимая во внимание, что речные животные разнокачественны в плане приспособленности к обитанию в условиях текучей воды, а также учитывая, что эта разнокачественность проявляется не только на видовом уровне, но и на уровне достаточно крупных таксонов, следует ожидать, что отдельные группы донных беспозвоночных будут обнаруживать неодинаковую резистентность к паводкам. В условиях неустойчивого гидрологического режима это с необходимостью приведет к закономерным изменениям таксономической структуры бентосных сообществ.

Литературные данные на этот счет немногочисленны и противоречивы. Так, В.В. Богатовым (1994) на примере бентоса некоторых дальневосточных водотоков было показано, что во время паводков сильнее страдают популяции веснянок и поденок. Согласно результатам исследований

динамики зообентоса североуральской р.Щугор (Шубина, 1986), в холодные и многоводные годы наиболее уязвимы популяции ручейников и, особенно, хирономид (отмеченные В.Н. Шубиной тенденции в развитии популяций веснянок и поденок, судя по приведенным ею табличным данным, статистически недостоверны).

Анализ оригинальных материалов показал, что таксономическая структура зообентоценозов испытывает колебания, связанные статистически значимой зависимостью с флуктуациями уровня режима. В годы с низкой устойчивой меженью во всех трех зообентоценозах сравнительно велика роль хирономид, которая закономерно уменьшается по мере повышения средних за лето уровней воды (табл. 30). В отдельных случаях обнаруживается положительная корреляция с водностью относительной биомассы моллюсков (на перекате и медиали плеса) и ручейников (на медиали плеса).

Таблица 30

Доля основных таксономических групп зообентоса в его общей биомассе (%) в годы с разными уровнями воды

Биотоп	Группа животных	Уровни воды в реке		
		низкие	средние	высокие
Перекат	Mollusca	11,3±3,5	15,5±8,3	23,9±0,9
	Ephemeroptera	14,4±5,2	17,4±10,7	10,3±4,0
	Trichoptera	49,1±11,0	42,5±6,9	43,8±10,8
	Chironomidae	16,8±5,7	6,0±2,0	4,6±2,1
Медиаль плеса	Mollusca	10,7±8,0	20,3±14,5	26,8±2,6
	Ephemeroptera	28,1±13,2	15,5±14,5	24,4±2,9
	Trichoptera	18,1±3,4	16,0±2,0	30,7±3,6
	Chironomidae	16,1±2,1	9,9±5,2	7,3±1,1
Рипаль плеса	Mollusca	17,9±7,7	22,8±2,1	28,6±5,7
	Ephemeroptera	39,8±9,1	17,5±0,1	33,3±6,7
	Trichoptera	6,2±2,4	6,3±5,7	13,2±6,2
	Chironomidae	15,8±2,5	13,0±5,5	9,7±2,3

Указанные тенденции связаны с различной резистентностью основных групп донных беспозвоночных к неблагоприятным факторам гидрологического режима. Из табл. 31 видно, что наибольший стресс в многоводные годы испытывают популяции хирономид и поденок; во всех трех зообентоценозах их уязвимость достоверно больше единицы. В этом нет ничего удивительного, ибо указанные насекомые принадлежат к числу самых нежных представителей речного бентоса: тела хирономид очень слабо

склеротизированы, а поденки, кроме того, имеют ничем не защищенные и легко травмируемые тергалии.

К числу факторов, не способствующих выживанию хирономид и поденок во время паводков, относятся также невысокая плотность их тел, склонность к активным передвижениям по субстрату (большинство поденок) и даже к плаванию (поденки сем. Baetidae), малые размеры (хирономиды и некоторые поденки). Указанные особенности биологии этих насекомых приводят к тому, что они легко расстаются с субстратом и оказываются в составе пассивного дрейфа.

О повышенной склонности хирономид и поденок к дрейфу свидетельствуют данные многочисленных наблюдений, проведенных на разных реках России и за рубежом (Elliott, 1965; Waters, 1972; Леванидов и др., 1978 а; Шубина, 1986; Паньков, 2002 а), Сылва в этом отношении не представляет исключения (табл. 32).

Ручейники и моллюски гораздо устойчивее к подъемам воды и заметно страдают только в рипали. Их повышенная резистентность, по-видимому, обусловлена следующими причинами.

Таблица 31

Паводковая уязвимость массовых групп бентосных животных

Группа животных	Перекат	Плес	
		Медяль	Рипаль
Mollusca	0,70±0,28	0,86±0,36	3,40±2,01
Ephemeroptera	2,07±1,0	2,50±0,89	6,49±3,15
Trichoptera	1,66±0,68	1,28±0,36	2,54±1,40
Chironomidae	5,33±2,57	4,77±1,29	9,01±4,43

Ручейники, как известно, строят себе различные укрытия (см.: Лепнева, 1964; Иванов, 1994), защищающие их от смывания с грунта и бомбардировки минеральными частицами. Массовые представители трихоптерофауны р.Сылвы – личинки семейства Hydropsychidae – сооружают стационарные убежища, имеющие вид сводчатой пещерки из склеенных друг с другом мелких камешков и помещаемой в расщелинах между камнями или на их поверхности; Brachycentridae прикрепляют свой легкий секреторный чехлик к грунту; Psychomyiidae живут в разветвленных галереях; Goeridae имеют утяжеленный переносной домик-трубку из песчинок с балластными камешками по бокам.

Устойчивость моллюсков, вне всякого сомнения, обязана их раковине, выполняющей, в данном случае, те же функции, что и постройки ручейников.

Поведенческие и анатомические особенности ручейников и моллюсков облегчают им сохранение связи с грунтом при возрастающей скорости течения и обуславливают пониженную представленность и даже полное отсутствие этих животных в составе дреффта (табл. 32).

Таблица 32

Доля доминирующих групп донных животных в биомассе зообентоса и разных форм дреффта на перекате (%) летом 1997 – 2000 гг.

Группы животных	Зообентос	Естественный дреффт	Вынужденный дреффт
Mollusca	11,3±3,5	0	0
Ephemeroptera	14,4±5,2	24,6±6,7	28,9
Trichoptera	49,1±11,0	16,2±3,0	6,1
Chironomidae	16,8±5,7	43,7±7,3	35,3

Примечание. * Вынужденный дреффт возбуждался перекапыванием грунта.

Любопытно, что на валунно-галечных грунтах переката уязвимость моллюсков меньше единицы (табл. 31). Это свидетельствует о том, что паводки здесь не только не угнетают, но даже стимулируют их развитие. Возможно, этот не вполне обычный эффект объясняется тем, что снижение плотности прочих групп донных животных приводит к ослаблению межвидовой конкуренции и позволяет моллюскам чувствовать себя на освобожденном пространстве более комфортно.

Массовые представители зообентоса р.Сылвы могут быть ранжированы по степени паводковой уязвимости, которая закономерно уменьшается в ряду хирономиды > поденки > ручейники > моллюски. Таким же образом эти животные ранжируются по склонности к дреффту (табл. 32). Близкая последовательность таксонов образуется при ранжировании их по чувствительности к повышенной концентрации минеральных взвесей (поденки > хирономиды > ручейники; Зюсько, 1993) и перекапыванию грунта (поденки > ручейники; Леванидов и др., 1978 а).

На мой взгляд, описанные закономерности убедительно свидетельствуют о наличии механизмов дифференцированного угнетения отдельных таксонов в годы с высокими уровнями воды в реке и, следовательно, позволяют нам понять причины структурных перестроек зообентоценозов.

Что касается динамики таксономической структуры на видовом уровне, то на протяжении всего периода исследований ядро доминантного комплекса оставалось практически инвариантным. В литореофильных зообентоценозах перекатов и медиали плесов ведущая роль неизменно принадлежала ручейникам *H. contubernalis* и *Ch. lepida*, поденкам *H. sulphurea*, моллюскам *A. fluviatilis* и клопам *A. aestivalis*; на песчано-гравийно-

галечных грунтах рипали плесов доминировали поденки *E. lineata*, *C. macrura* и *P. luteus*, брюхоногие моллюски *B. tentaculata* и *C. piscinalis*. В разные годы изменялось относительное значение этих видов.

Вместе с тем в отдельные сезоны в состав доминантного комплекса входили виды, второстепенные и даже редкие в иные годы. Например, в 1992 г. в зообентосе перекаатов видное место занимал комплекс ортокладиин, не проявившийся заметным образом в последующие годы. Постоянный компонент донной фауны – личинки и имаго жуков Elmiidae, значение которых, как правило, невелико в силу их мелких размеров и невысокого обилия, в 1995 г. переживали вспышку численности и вошли в число видов-доминантов ряда сообществ. Поденки *E. ignita* были редки в 1992 и 1993 гг. и обычны в последующие годы. Ручейники *G. pilosa* были обычны в 1994 и 1995 гг. и практически не встречались в другие годы. С 1997 г. наблюдается массовое развитие поденок *E. virgo* и *B. inexpectatus*, не отмечавшихся ранее.

Перестройки таксономической структуры зообентоценозов на видовом уровне не поддаются интерпретации с позиций факторов гидрологического режима. В ряде случаев это связано, несомненно, с недостаточным объемом статистического материала, поскольку вариабельность частного (параметров популяций отдельных видов) всегда выше общего (уровня развития таксономических групп).

Однако в других случаях мы имеем дело с загадками, не имеющими статистического объяснения. Например, поденки *E. virgo* и *B. inexpectatus* получили массовое развитие в маловодные 1997-2000 гг., но совершенно отсутствовали в маловодные 1992 и 1995 гг. Ручейники *G. pilosa* были обычны в самом маловодном 1995 г. и самом многоводном 1994 г. Возможно, здесь действуют какие-то автогенетические факторы, определяющие собственный ритм популяций указанных видов, мало зависящий от внешних условий.

Зависимость размерной структуры зообентоса от уровней воды в реке

Одним из интересных и слабоизученных вопросов речной экологии является проблема воздействия факторов гидрологического режима на размерную структуру зообентоценозов. Ясно, что соотношение размерных групп беспозвоночных, формирующееся во время паводков, будет зависеть от дифференцированной выживаемости особей разной величины.

Как отмечалось, важную роль в элиминации животных в паводковый период играет усиление их миграций в толще речной струи. Следовательно, изучение склонности беспозвоночных разных размерных классов к

миграциям может помочь нам в познании механизмов регуляции размерной структуры зообентоса во время подъемов воды.

Интенсивные миграции донных беспозвоночных во время паводков рассматриваются в качестве реакции животных на ухудшение условий обитания (Леванидова, 1968). Естественно, миграционная активность выше у индивидов, находящихся в стадиях онтогенеза, более чувствительных к внешним воздействиям. К ним относятся животные средних и старших возрастов, резко преобладающие среди активных мигрантов (Леванидова, 1968). С другой стороны, молодые животные, имея меньшие возможности противостоять течению, смыываются с субстрата и попадают в состав пассивного дрефта с большей вероятностью, чем старшие (Леванидов, Леванидова, 1981). О соотношении активной и пассивной составляющих во время прохождения паводков известно немного, поэтому итоговый баланс их остается неясным.

Отдельные таксономические группы донных животных обладают не только различными анатомическими и поведенческими особенностями, обуславливающими их неодинаковую резистентность к паводкам, но и специфическими диапазонами размеров. Сочетание указанных моментов создает сложную картину способов взаимоотношений гидробионтов с факторами среды, результат которых умоглядительно непредсказуем.

Что касается эмпирических наблюдений, то они немногочисленны и противоречивы. Как следует из табличных данных, приведенных В.Н.Шубиной (1986), в холодном и многоводном 1978 году средний вес особи в зообентосе р.Щугор был значительно выше (0,26 мг), чем в теплом и маловодном 1977 году (0,12 мг). В некоторых дальневосточных водотоках, напротив, самыми уязвимыми оказались крупные формы донных животных (Богатов, 1994). Неоднозначность литературных сведений свидетельствует о сложном механизме регуляции размерной структуры зообентоса во время прохождения паводков.

Анализ оригинальных материалов позволил установить, что для р.Сылвы характерен такой же тип зависимости размерной структуры зообентоса от уровней воды в летний период, что и для р.Щугор. Как нетрудно рассчитать из табл. 26, средний вес особи летом многоводного 1994 г. был приблизительно в 2,0-2,5 раза больше, чем в маловодные 1992, 1995, 1997-2000 гг. Таким образом, следует признать, что уровневый режим р.Сылвы в летние месяцы является важным фактором регуляции размерной структуры зообентоценозов. Что касается непосредственных механизмов регуляции, то этот вопрос требует дальнейших исследований.

Глава 6. ДИНАМИКА ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ЗООБЕНТОЦЕНОЗАХ

6.1. Общая характеристика питания животных бентоса

Питание бентосных животных остается одной из слабо изученных областей речной экологии. Литературные данные на этот счет немногочисленны, а их использование требует известной осторожности, поскольку особи одного и того же вида в зависимости от возраста и условий обитания могут легко переходить с одной категории пищи на другую, гибко менять способы питания и сочетать их в различных пропорциях. Это требует проведения специальных исследований пищевых спектров конкретных видов в конкретных условиях (Леванидов, Куренков, 1973).

В связи с имеющей место в водных экосистемах гетерогенностью пищевых ресурсов наблюдается специализация гидробионтов в потреблении той или иной их категории. Разнообразие в питании водных животных порождает естественное стремление к его классификации и систематизации. В наиболее общем случае все организмы могут быть разделены на две крупные группы – *хищных* и *нехищных*, или *мирных*.

Понятие мирных животных широко используется в отечественной гидробиологии и является более корректным, чем ставшее традиционным в мировой литературе понятие *растительнойядных*, некритически переносимое иногда и в отечественную практику. Дело в том, что истинная растительность для водных беспозвоночных нехарактерна. Среди них, за редкими исключениями, нет ни видов, питающихся исключительно водорослями, ни видов, поедающих только вегетирующую высшую растительность. Детрит, являющийся неотъемлемым компонентом рационов мирных животных, весьма гетерогенен по составу и включает в себя, помимо органики растительного происхождения, значительное количество бактерий, водных грибов, животных микро- и мейобентоса; поэтому организмы, питающиеся детритом, не могут быть отнесены к растительнойядным и не являются консументами первого порядка (Леванидов, 1981). Поскольку мирные животные питаются мертвыми и разлагающимися растительными тканями и лишь относительно редко – живыми растениями, их правильнее называть *фитосапрофагами* (Синиченкова, 1987).

Для мирных гидробионтов, в отличие от наземных животных, узкая специализация к качественному составу пищи не характерна: среди них, за немногими исключениями, нет ни моно-, ни олигофагов (Леванидов, 1981). Поэтому различия в спектрах питания не являются достаточной основой для их трофической классификации – все они потребляют водоросли и детрит глубокой метаморфизации, и лишь немногие – ткани вегетирующих и отмирающих высших растений (Stanley, 1983; Lamberti, Moore, 1984).

Это, разумеется, не означает, что все бентонты-фитосапрофаги занимают одну трофическую нишу. Тонкий детрит, которым они питаются, может быть взвешен в воде, находиться на поверхности грунта в виде рыхлого свободно лежащего седимента, погребен в толще донных отложений. Водоросли – другой неотъемлемый компонент рационов мирных животных – могут находиться в составе планктона или микрофитобентоса, в последнем случае они нередко прикреплены к субстрату. Все эти категории органических веществ требуют от гидробионтов специальных приспособлений и приемов добычи пищи.

В связи с этим среди мирных организмов бентоса может быть выделено несколько групп, различающихся не столько по составу употребляемой пищи, сколько по способам ее добычи. В мировой литературе по экологии текучих вод наибольшее признание получила схема, предложенная Камминсом с соавторами (Cummins, 1973; Cummins, Klug, 1979). Как наиболее соответствующая специфике лососевых рек, эта схема в усовершенствованном виде легла в основу системы, разработанной В.Я. Леванидовым (1981) для водотоков Дальнего Востока.

Однако эта классификация далеко не универсальна и требует дополнения за счет ряда групп, не нашедших в ней места. Таковы, например, грунтоеды-глотатели, выделенные Е.П. Турпаевой и М.Н. Соколовой в структуре морского зообентоса (см.: Кузнецов, Нейман, 1977). Некоторые трофические группы носят явно сборный характер; к ним относятся, в частности, фильтрующие коллекторы, представленные такими формами, как хищные личинки ручейников *Polycentropodidae*, использующие сеть для поимки животных, и *Philopotamidae*, отфильтровывающие ею тонкий детрит из потока (Wallace, Merritt, 1980).

Я принимаю за основу систему и терминологию Камминса-Леванидова, расширенную с учетом взаимодополняющих схем, разработанных разными авторами (подробный обзор см.: Кузнецов, Нейман, 1977). Замечу, что рассмотренная ниже трофическая классификация животных бентоса р. Сылвы имеет вспомогательный характер и ни в коем случае не претендует на полноту.

Грунтоеды – немногочисленная в видовом отношении группа животных, обитающих в толще донных отложений и заглатывающих грунт целиком. Из представителей сылвенской фауны к грунтоедом принадлежат роющие личинки поденок семейства *Ephemeraeidae* (Байкова, 1970) и малощетинковые черви семейств *Proprappidae*, *Lumbriculidae* и *Tubificidae* (Тимм, 1987). Эти животные, по-видимому, не проявляют какой-либо избирательности по отношению к компонентам грунта; элективность проявляется в предпочтении богатых пищей грунтов (Монаков, 1974).

Питание грунтоедов р.Сылвы изучено на примере массовых представителей этой группы – поденок *E. lineata*. Основу их рационов составляет детрит, вместе с минеральной фракцией на его долю приходится 96,6% объема кишечника (прилож. 8). Наличие небольшого количества водорослей (3,4%) может объясняться захватом пищевого материала с поверхности донных отложений, описанного, в частности, для сибирских видов рода *Ephemera* (Байкова, 1970). Дополнительным способом питания некоторых эфемерид (род *Hexagenia*) является активная фильтрация (Edmunds et al., 1976), относительное значение которой не вполне ясно.

Собиратели+соскребатели. Как было показано ранее (Паньков, 1997 а), выделение собирателей и соскребателей как таксономически различных групп животных недостаточно обосновано: многие виды беспозвоночных при добыче пищи сочетают соскабливание эпилитических водорослей с собиранием детрита в пропорциях, зависящих от представленности последних в местах их обитания, и квалификация того или иного животного как собирателя или как соскребателя часто ситуативна.

К числу специализированных соскребателей или собирателей относятся лишь немногие виды моллюсков, поденок, веснянок и ручейников (Лепнева, 1964; Cummins, 1975; Wiggins, 1977; Malmquist et al., 1978), однако в большинстве случаев собирание и соскревание не обнаруживают взаимно однозначной связи с таксономической принадлежностью животных и не могут служить основанием для выделения трофических групп с фиксированным таксономическим составом. В связи с вышесказанным в данном параграфе бентосные организмы, соскабливающие эпилитические водоросли и собирающие детрит, рассматриваются в составе единой группы собирателей + соскребателей.

Тем не менее, при анализе трофической структуры зообентоценозов я счел возможным разделить эту группу на собирателей и соскребателей, имея в виду, что каждый индивид является в той мере собирателем, в какой потребляет детрит, и в той мере соскребателем, в какой поедает водоросли. При этом, конечно, ни в коем случае не подразумевалось, что указанные группы имеют таксономически различный состав (аналогичный подход использовался при разделении всеядных животных на хищных и нехищных).

Согласно литературным данным собирание детрита в сочетании с соскабливанием водорослевых обрастаний является наиболее распространенным в пресноводных зообентоценозах способом добычи пищи. К собирателям + соскребателям относится подавляющее большинство видов донных животных в течение всей их водной жизни или на том или ином ее этапе. К этой группе принадлежит значительное число таксонов пресноводных брюхоногих моллюсков (Цихон-Луканина, 1965; Монаков, 1974;

Lodge, 1986), многие виды амфибиотических насекомых: веснянок, поделок, ручейников и хирономид (Edmunds et al., 1976; Wiggins, 1977; Wiggins, Mackay, 1978; Lamberti, Moore, 1984).

Факультативными собирателями + соскребателями являются многие хищные животные, например, личинки некоторых видов хирономид (Извекова, 1967; 1972); а также фильтраторы – двустворчатые моллюски (как собиратели: Митропольский, 1970), личинки двукрылых сем. Simuliidae и ручейников сем. Brachycentridae и Hydropsychidae (Fuller, Mackay, 1980).

Анализ питания сылвенских собирателей + соскребателей позволил установить, что соотношение детрита и водорослей в рационах этих животных изменяется в довольно широких пределах, обнаруживая тесную связь с характером их местообитаний (Паньков, 2003 а,б). Так, основу рационов собирателей + соскребателей верхнего течения составляют диатомовые водоросли; на их долю приходится свыше 90% объема пищевого комка животных, обитающих на перекатах, и порядка $\frac{3}{4}$ – населяющих плесы, доля детрита при этом очень невелика (прилож. 9).

Приведенные данные более или менее близки к литературным. Так, рацион специализированного соскребателя – ручейника *Glossosoma nigrior* Banks. (Glossosomatidae) в горном ручье Линнесвилл-крик (Северная Америка) в среднем за период развития состоит на 98,4% из водорослей, и только у личинок первого возраста доля детрита в пище достигает 10% (Cummins, 1972). Структура рационов собирателей + соскребателей другого североамериканского водотока, по данным Л.Грэя и Дж.Уорда (Gray, Ward, 1979), составлена детритом (75%) и диатомовыми водорослями (22%). Пищевой спектр собирателей + соскребателей горных рек Центральной Норвегии на 72,6-91,1% представлен детритом, на 8,9-27,4% – диатомовыми водорослями (Nost, 1985). Пища поделок, обитающих в ручьях Новой Зеландии, в среднем на 69% состоит из детрита и на 31% – из водорослей (Collier, Winterbourn, 1990).

Результаты исследований пищевых спектров собирателей + соскребателей, населяющих горные ручьи и речки разных стран, хорошо согласуются с данными по соотношению компонентов в перифитоне водотоков подобного типа, где на долю детрита приходится 66-76% (Brennan et al., 1978; Perkins, Kaplan, 1978). По-видимому, эти животные не обнаруживают какого-либо предпочтения к тому или иному компоненту обрастаний и заглатывают их целиком.

В зообентоценозах Средней и Нижней Сылвы основу рационов собирателей + соскребателей составляет тонкий детрит; на его долю в пищевом комке этих животных приходится до 64-73%, при этом роль водорослей уменьшается до 17-1,5% соответственно (прилож. 10-11).

Таким образом, объемное соотношение компонентов в пище собирателей + соскребателей закономерно изменяется в направлении от истоков к устью, при этом значение водорослей в структуре рационов уменьшается, а доля детрита возрастает. Вероятно, это связано с увеличением заиления грунтов по мере выполаживания уклонов и снижения скорости течения.

Пропорциональная представленность детрита и водорослей в рационах собирателей + соскребателей зависит не только от положения на продольном профиле водотока, но связана также с их приуроченностью к тому или иному биотопу в системе плес – перекат. В целом в питании животных, обитающих на перекатах, доля водорослей достоверно выше, чем в рационах беспозвоночных, приуроченных к плесам (прилож. 9-10). По-видимому, эти различия объясняются неодинаковыми условиями развития микрофитобентоса на плесах и перекатах (на перекатах биомасса водорослей значительно больше; Паньков, Ногина, 1994), а также разной степенью заиления грунтов, связанной с особенностями динамики водной массы.

Что касается таксономически обусловленных различий в структуре рационов собирателей + соскребателей, то в этом отношении несколько обособленное положение занимают личинки хирономид. В среднем течении в их питании водоросли занимают большее место, чем в рационах поденок и ручейников, которые по данному параметру между собой не различаются. Вероятно, это связано с малыми размерами личинок хирономид, что дает им возможность индивидуального выбора клеток водорослей из перифитического матрикса, тогда как ручейники и поденки поглощают его как недифференцированную массу (Паньков, 2003 а,б.).

Об этом позволяют судить, в частности, результаты лабораторных наблюдений за кормящимися гидробионтами, проведенных при помощи бинокулярного микроскопа (Паньков, 2003 а,б.). Личинки хирономид, передвигаясь по субстрату (покрытые обрастаниями стеклянные и полиэтиленовые пластины, помещенные в заполненные водой чашки Петри), энергично двигают головой из стороны в сторону, собирая и проглатывая отдельно лежащие клетки диатомовых водорослей, величина которых лишь немного уступает размерам их ротового отверстия (роды *Amphora*, *Symbella*, *Gomphonema*, *Navicula*), и почти не уделяя внимания мелким формам диатомей (*Achnanthes*, *Cocconeis*, *Nitzschia*) и детриту.

В то же время такие собиратели + соскребатели, как поденки семейств Baetidae, Ephemerellidae и Potamanthidae, а также брюхоногие моллюски семейств Bithyniidae и Valvatidae, загребают весь слой обрастаний, оставляя после себя практически свободные от перифитона участки в виде зигзагообразных линий (моллюски) или цепочек из пятен в форме трилистника (поденки).

В рационах хирономид, в отличие от поденок и ручейников, довольно постоянным компонентом являются животные (главным образом, мелкие олигохеты и хирономиды), хотя их роль и не велика (сотые доли объема пищевого комка). Вероятно, это связано с уже отмеченными особенностями их пищевого поведения: ручейники и поденки методично поглощают перифитический материал, давая возможность мелким беспозвоночным избежать с ними контакта, тогда как хирономиды быстрыми и координированными бросками вполне могут их настичь.

Измельчители. К измельчителям относятся животные, питающиеся грубодисперсным детритом растительного происхождения, имеющим четкие признаки целлюлярной структуры. Эта немногочисленная в видовом отношении группа беспозвоночных представлена, главным образом, крупными личинками насекомых и ракообразными. Из насекомых, питающихся оформленным растительным детритом, известны отдельные виды двукрылых сем. Tipulidae (Леванидов, 1981), ручейников сем. Limnephilidae и Lepidostomatidae (Wiggins, 1977), из веснянок – наиболее крупные представители немуринных (Синиченкова, 1987). Среди ракообразных измельчителями являются взрослые Gammaridae (Леванидов, 1981). К факультативным измельчителям относятся некоторые виды поденок (Байкова, 1970).

Из представителей сылвенской фауны, судя по содержанию кшечников, в среднем на 81% представленному частичками оформленного растительного материала с четко различимой целлюлярной структурой (прилож. 12), к измельчителям принадлежат ручейники семейства Limnephilidae: *P. latipennis* и *H. radiatus*, веснянки семейства Nemouridae. Наряду с указанным компонентом пищи в рационе измельчителей постоянно присутствует тонкий детрит, наличие которого может объясняться как совмещением измельчения с собиранием, так и попаданием с поверхности листовых фрагментов.

Фильтраторы подразделяются на группы активно и пассивно фильтрующих животных. Активные фильтраторы используют для процеживания воды специальный вододвижущий аппарат (Константнов, 1986). В экосистемах пресных вод основную массу активных фильтраторов составляют двустворчатые моллюски. В качестве дополнительного механизма питания активная фильтрация используется многими переднежаберными моллюсками (Цихон-Луканина, 1965), некоторыми поденками (Edmunds et al., 1976) и хирономидами (Мотыль, 1983).

Пассивные фильтраторы не обладают специальным вододвижущим аппаратом и улавливают пищевые частицы, приносимые естественным током воды (Константинов, 1986). Это одна из наиболее разнообразных в таксономическом отношении трофических групп водных животных. Пассивная фильтрация описана для некоторых малоцетинковых червей

(Тимм, 1987), многих семейств поденок (Edmunds et al., 1976), ручейников (Wiggins, 1977; Wallace, Merritt, 1980), двукрылых сем. Chironomidae и Simuliidae (Lamberti, Moore, 1984).

Основную массу фильтраторов в зообентоценозах р. Сылвы составляют личинки ручейников сем. Hydropsychidae, в некоторых сообществах заметную роль играют двустворчатые моллюски, двукрылые сем. Simuliidae и ручейники сем. Brachycentridae.

Питание личинок ручейников *B. subnubilus* изучено на примере 24 экземпляров. Согласно литературным сведениям личинки ручейников рода *Brachycentrus* всеядны. Молодые индивиды подбирают детрит с поверхности субстрата, особи старших возрастных групп ведут прикрепленный образ жизни, отфильтровывая органическую взвесь при помощи особым образом устроенных ног с богатой хетотаксией, а также отлавливая проплывающих мимо животных зоопланктона и дрефта (Лепнева, 1964; Wallace, Merritt, 1980).

Результаты исследований пищевого спектра сылвенского *B. subnubilus* не подтверждают хищных наклонностей вида: рацион этих животных на 100% представлен тонким детритом и водорослями. В отличие от многих других беспозвоночных, в рационе *B. subnubilus* практически не встречается песок.

Питание личинок ручейников сем. Hydropsychidae – *Ch. lepida*, *H. angustipennis*, *H. contubernalis* и *H. pellucidula* – изучено на материале, представленном 48, 17, 106 и 48 экз. соответственно.

Как известно, гидропсихиды используют для улавливания пищевых частиц особым образом устроенную сеть (Sattler, 1958; Лепнева, 1964). Они всеядны и поедают любой пищевой материал, задерживаемый ею: детрит, водоросли и мелких беспозвоночных, при возможности выбора отдавая явное предпочтение животной пище (Benke, Wallace, 1980). Однако основу питания различных представителей семейства, как правило, составляет детрит и водоросли, животные играют роль добавочного корма (Fuller, Maskay, 1980).

Характер питания сылвенских гидропсихид в целом типичен для представителей семейства, обитающих в других регионах мира. В рационах личинок на протяжении всего периода их развития безусловно преобладает детрит (прилож. 13-14). Пищевые спектры одноразмерных особей разных видов достоверно не различаются.

Наиболее молодые (весом до 10 мг) личинки видов рода *Hydropsyche* и практически все возрастные стадии *Ch. lepida*, имеющие вес, не выходящий за пределы указанного диапазона, питаются тонким детритом и водорослями, доля животной пищи не превышает 2,5%. В рационах особей старших возрастных групп существенно возрастает роль мелких

беспозвоночных (до 14% по объему) и грубодисперсного детрита (до 3,2%). Увеличение доли животных в рационах гидропсихид по мере их роста отмечалось и ранее (Wallace et al., 1977; Fuller, Mackay, 1980), что связывается с расширением размерного спектра потребляемых частиц, обусловленным изменением как общих размеров личинок, так и ячеек удерживаемых ими сетей.

Существует мнение, что доля животной пищи в рационе гидропсихид в зимний период, когда личинки не строят сетей, должна существенно снижаться (Fuller, Mackay, 1980). Прекращение строительства сетей связано с термическими условиями в водоеме и происходит в интервале температур от +2 до +12⁰С. Hydropsychidae р.Сылвы в 1995 г. перестали строить сети во второй половине сентября при температуре воды около +11⁰С, однако и после этого доля животной пищи в рационах личинок оставалась значительной. По-видимому, роль сетей в улавливании беспозвоночных не столь велика, как это принято считать.

Хищные. Представители хищных животных встречаются во многих группах речного зообентоса. Известны хищные олигохеты (Тимм, 1987), веснянки (Синиченкова, 1987), поденки (Байкова, 1970; Клюге, 1992), ручейники (Лепнева, 1964; Wiggins, 1977; Иванов, 1994), клопы (Павловский, Лепнева, 1948), хирономиды (Константинов, 1958). Нацело хищными формами представлены личинки стрекоз (Corbet, 1962; 1980), почти нацело – пиявки (Лукин, 1976).

Кроме значительного количества облигатных хищников, иногда охотятся или не упускают возможности напасть на доступную жертву некоторые представители мирного бентоса, например, хирономиды (см. выше), многие из которых при недостатке пищи вообще переходят к хищному образу жизни (Константинов, 1958).

Из числа массовых представителей сылвенской фауны к облигатным хищникам (доля животной пищи приближается к 100%) относятся все стрекозы, пиявки EprobdeIIDae и Glossiphoniidae, клопы Aphelocheiridae, личинки двукрылых Athericidae, вислокрылок Sialidae, ручейников Rhyacophilidae и Polycentropodidae. К всеядным формам (доля животной пищи от единиц до 50%) принадлежат хирономиды подсемейства Tanypodinae, родов *Cryptochironomus* и *Demicryptochironomus* (прилож. 15), веснянки Perlodidae (прилож. 16), старшие возрастные группы личинок ручейников Hydropsychidae (прилож. 13-14). К факультативным хищникам (доля животной пищи – единицы процентов) относятся многие "мирные" хирономиды (прилож. 9-11).

Питание пиявок *E. octoculata* изучалось на материале, представленном 62 особями. Было установлено, что они заглатывают мелких бентических животных, и только в рационе наиболее молодых особей некоторая

роль принадлежит детриту. В составе рационов пиявок зарегистрировано 16 компонентов, значение которых закономерно изменяется с возрастом (прилож. 17). Основу питания молодых индивидов (весом до 10 мг) составляют мелкие олигохеты, на их долю приходится до 62% рациона, некоторое значение имеют детрит (22%), мелкие хирономиды (13%) и остракоды (3%). Рацион особей весом менее 1,0 мг составляет исключительно детрит.

С возрастом питание становится более разнообразным, происходит увеличение относительной доли хирономид, потребление которых максимально (до 75% рациона) у особей среднего размера (весом 10-40 мг). В составе пищи крупных (40-90 мг) червей зарегистрированы олигохеты Naididae, личинки двукрылых Chironomidae, Athericidae и Limoniidae, поденок Baetidae и Caeniidae, веснянок Leuctridae, ручейников Brachycentridae, Hydropsychidae, Hydroptilidae и Psychomyiidae. Наибольшее значение имеют хирономиды (44%), ручейники (28%) и олигохеты (15%), на долю прочих животных приходится не более 13% рациона.

Питание веснянок сем. Perlodidae изучено на примере 90 особей трех видов: *I. difformis*, *I. nubecula* и *P. dispar*.

Качественный состав и соотношение компонентов в рационах одно-размерных особей всех трех видов имеют сходный характер и закономерно изменяются с возрастом (прилож. 16). Основу питания самых молодых личинок (весом до 1,5 мг) составляют тонкий детрит и водоросли. Животные появляются в кишечниках более крупных особей (весом 1,5-10 мг), на их долю приходится до 64% объема пищевого комка; детрит (вместе с песком) и водоросли составляют 29 и 7% соответственно. С возрастом (вес личинок 20-50 мг) доля животной пищи закономерно снижается до 30-35%. В составе пищи особей весом свыше 50 мг зарегистрированы исключительно детрит и водоросли.

Среди животных наибольшее значение в питании веснянок этого семейства принадлежит хирономидам и ручейникам *P. pusilla*, на их долю приходится соответственно 25 и 20% объема пищевого комка молодых особей и 16 и 11% – особей старших возрастных групп (прилож. 17). Наряду с ними часто встречаются поденки Baetidae и Neptageniidae и ручейники Hydropsychidae, однако их значение сравнительно невелико.

Анализ размерной структуры рационов веснянок свидетельствует, что они поедают животных весом 0,1-2 мг. Основу питания составляют особи весом 0,5-1,0 мг, среди которых безусловное предпочтение отдается экологически и габитуально близким семействам двукрылых и ручейников – хирономидам и психомиидам. Более энергичных личинок поденок семейства Baetidae, имеющих такие же размеры, избегают, что, вероятно, связано с их меньшей доступностью.

Питание *стрекоз* к настоящему времени изучено достаточно полно. Этому вопросу посвящены многочисленные работы, обобщенные в ряде сводок (Corbet, 1962; 1980; Сухачева, 1989). Согласно литературным данным все стрекозы суть хищники-полифаги, нападающие на любую доступную добычу. Основу питания большинства видов составляют донные животные – олигохеты, ракообразные, личинки насекомых, реже моллюски.

Питание стрекоз *O. forcipatus* изучено на примере 54 особей. Наибольшее значение в питании молодых (весом до 30 мг) индивидов имеют хирономиды (73%), наряду с ними встречаются нимфы поденок Baetidae (27%). Рацион более крупных (30–270 мг) особей разнообразнее и включает в себя личинок амфибиотических насекомых отрядов Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, брюхоногих моллюсков семейства Valvatidae, водяных клещей и пиявок (прилож. 17).

Основу рациона крупных стрекоз составляют ручейники (46%), преимущественно *H. contubernalis* (28%), и поденки (41%), главным образом *B. vernus* (18%). Размерный диапазон жертв взрослых нимф находится в пределах 0,1–17,0 мг, хотя преобладают животные весом 1,0–4,0 мг. Ручейники, строящие переносные домики (Goeridae, Hydroptilidae), заглатываются вместе с ними.

Питание личинок стрекоз *G. vulgatissimus* изучено на примере 18 особей. В составе пищи этого вида зарегистрировано 7 компонентов, из которых наибольшее значение имеют личинки ручейников (81%), главным образом *H. contubernalis*. Наряду с ними отмечены брюхоногие моллюски сем. Valvatidae, личинки хирономид, веснянок и жуков, в кишечниках постоянно присутствует небольшое количество детрита. Наиболее молодые особи этого вида (весом до 30 мг) питаются преимущественно хирономидами, на их долю приходится до 67% веса пищевого комка; важная роль принадлежит детриту (33%).

Основу питания изученных видов ручейников сем. Polycerropodidae (*C. trimaculatus* и *P. flavomaculatus*) составляют хирономиды, на их долю приходится 83–100% рациона (прилож. 17). В составе пищи *P. flavomaculatus* отмечены веснянки *L. fusca*, бокоплав *C. curvispinum* и ручейники *P. pusilla*. В кишечниках разноразмерных особей (7–19 мг) присутствует добыча весом 0,1–1,0 мг, основную часть рациона составляют животные весом до 0,5 мг.

Основу питания активных охотников – ручейников сем. Rhyacophilidae и вислокрылок сем. Sialidae – составляют хирономиды и, в меньшей степени, поденки (прилож. 17).

Итак, для хищных животных бентоса, как и для мирных, узкая специализация в питании не характерна. Все они, по-видимому, поедают лю-

бую добычу, которую в состоянии поймать и удержать. Различия в составе пищи обусловлены главным образом неодинаковым размерным спектром потребляемых жертв, зависящим, в свою очередь, от размеров хищника (некоторое значение имеет также подвижность жертвы: активно плавающие поденки сем. Baetidae поедаются сравнительно редко). Очень молодые индивиды, как правило, поглощают перифитический материал, но иногда охотятся и на мелких представителей бентоса – олигохет и хирономид. Хищники средней величины питаются преимущественно хирономидами. В состав рационов самых крупных особей входят личинки двукрылых, поденок, ручейников, реже моллюски и другие животные (прилож. 17).

Сведения по структуре рационов донных животных использовались при анализе величины и направления потоков энергии в зообентоценозах, при этом неосновные способы добычи пищи, известные из литературных источников, не принимались во внимание.

6.2. Особенности функциональной организации зообентоценозов в зависимости от их расположения в речном континууме

На основании различий в путях трансформации вещества и энергии в зообентоценозах на всем протяжении р. Сылвы могут быть выделены три участка (трофические зоны). Границы трофических зон совпадают с рубежами таксономических замещений и в целом соответствуют схеме типологического районирования, приведенной выше.

Описание функциональной организации зообентоценозов и отдельных таксоценозов, а также их продукционных характеристик в пределах каждой из зон приведено в моей диссертации (Паньков 1997 а) и в ряде работ (Паньков, Шадрин, 1996, 1997; Шадрин, Паньков, 1996; Паньков, 2000 б,в,г).

Необходимо заметить, однако, что излагаемые в настоящей книге сведения подчас довольно существенно отличаются от опубликованных ранее. Это объясняется, прежде всего, естественным старением научной информации, что связано с появлением новых, более точных, материалов по экологической физиологии гидробионтов (Голубков, 1999; 2000), которые я постарался учесть при выполнении всех расчетов заново.

Кроме того, при описании вещественно-энергетических процессов в зообентоценозах я учел функциональную роль крупных моллюсков сем. Unionidae и Viviparidae, ранее рассматривавшихся отдельно от прочего бентоса и в некоторых наших публикациях не принимавшихся во внимание. При рассмотрении структуры потоков энергии в сообществах донных животных я пользовался уточненными данными по калорийности детрита (Павлютин, 1979). Наконец, положенные в основу настоящей книги мате-

риалы дополнены сборами 1995 г., обработка которых завершена лишь недавно.

Представляя все возможные неточности при оценке отдельных составляющих биотического баланса экосистемы р.Сылвы, я не ставил себе целью установление строгих количественных отношений, в связи с этим мне хотелось бы предостеречь от чрезмерного доверия к табличным данным. Известно, что для большинства формализованных зависимостей, которые используются в продукционных расчетах, характерен весьма широкий доверительный интервал (Алимов, 1989), точность определения исходных данных тоже имеет свои пределы. Тем не менее, я надеюсь, что полученные результаты, будучи весьма ориентировочными, справедливыми "в первом приближении", окажутся полезными для будущих обобщений.

Особенности функциональной организации зообентоценозов Верхней Сылвы

Функциональную основу сообществ донных животных Верхней Сылвы составляют пастбищная и детритная пищевые цепи, берущие начало от эпилимнических водорослей (в том числе тахипланктонных) и грубодисперсного растительного детрита аллохтонного происхождения (табл. 33); эти два пути обеспечивают соответственно 51 и 34% общей величины потока энергии через зообентоценозы. Важное направление трофоэнергетических процессов образуют пищевые цепи, связанные с детритом глубокой метаморфизации (15%), из них ведущее значение имеет пищевая цепь собирателей (9%). Неосновными путями трансформации вещества и энергии являются эксплуатация тонкодисперсной органики, взвешенной в воде (4%) и захороненной в донных отложениях (2%).

Подобная схема функциональной организации зообентоценозов типична для малых лесных водотоков и объясняется рядом их принципиальных особенностей (см.: Townsend, 1980). Во-первых, галечные и валунные грунты, небольшие глубины и высокая прозрачность воды обуславливают обильное развитие микрофитобентоса, который является здесь основным, а часто единственным первичным продуцентом. Во-вторых, отношение длины береговой линии к площади водного зеркала у малых водотоков очень велико, что способствует интенсивному обмену веществом с экосистемами суши; это имеет следствием значительные объемы импорта аллохтонной органики, главным образом, листового опада деревьев и кустарников. В то же время присутствие животных, питающихся тонкодисперсным детритом, свидетельствует о протекании процессов метаморфизации исходных форм органического вещества.

Долевое участие (%) различных категорий органики в формировании потоков энергии через зообентоценозы

Пищевой ресурс	Местонахождение пищевого ресурса	Потребители	Участок реки		
			Верхний	Средний	Нижний
Тонкий детрит	Толща воды	Фильтраторы	4	49	22
	Поверхность грунта	Собиратели	9	37	71
	Толща грунта	Грунтоеды	2	1	4
Грубый детрит	Толща воды	Фильтраторы	1	1	0
	Поверхность грунта	Измельчители	33	0	0
Водоросли	Толща воды	Фильтраторы	1	3	1
	Поверхность грунта	Соскребатели	50	9	2

В речных экосистемах переработка грубого детрита в тонкий, как известно, осуществляется различными способами; не последнюю роль при этом играют беспозвоночные – измельчители. В результате работы их ротовых органов образуются мелкие фрагменты детрита, а значительная часть органики не усваивается и выделяется с фекалиями. Подсчитано, что в общем объеме произведенного измельчителями тонкого детрита до 60% составляет органическое вещество фекалий, 40% приходится на частицы, буквально выпавшие у них изо рта (Cummins et al., 1989). Используя эту пропорцию, нетрудно посчитать, что в экосистеме Верхней Сылвы за счет измельчителей покрывается до 252% энергетических потребностей животных, питающихся тонким детритом.

В силу указанных способностей измельчители играют большую роль в обеспечении микродетритофагов пищей. По данным зарубежных ученых, присутствие измельчителей – личинок веснянок Pteronarcyidae, – увеличивает доступность листьев ольхи для фильтраторов: для личинок ручейников Hydropsychidae на 35-100%, для личинок мошек Simuliidae на 600-700% (см.: Леванидов, 1981). Это имеет следствием существенное увеличение плотности животных – потребителей тонкого детрита (Richardson, Neill, 1991).

Учитывая далеко не полное усвоение водорослей эпилитона личинками насекомых (Lamberti, Mooge, 1984), следует предположить, что и эти животные принимают участие в трансформации исходных форм органики (в данном случае – иммобилизованной биомассы первичных продуцентов) в тонкий подвижный детрит. В экосистеме Верхней Сылвы скребущие выделяют с фекалиями такие объемы органического вещества, которые могут обеспечить пищевые потребности микродетритофагов на 222%.

Таким образом, производство тонкого детрита донными животными Верхней Сылвы почти в пять раз превосходит его потребление. Уместно заметить, что в переработке растительной мортмассы в тонкий детрит участвуют не только животные бентоса. Определенное значение имеет также микробиологическое разложение и механическое разрушение оформленного материала под действием абразивных свойств грунта (Wallace, Merritt, 1980), масштабы которых остаются неизвестными.

Тонкий детрит, продукт преобразования исходных форм органики в экосистемах верхних участков рек и малых притоков, приобретает повышенную подвижность в речной струе и транспортируется течением на нижележащие участки, где включается в дальнейшие трофоэнергетические процессы.

На Средней и Нижней Сылве тонкий детрит обеспечивает 87-97% энергетического бюджета зообентоценозов (табл. 33), часть его, несомненно, поступает из периферических водотоков речной системы. Следует признать, очевидно, что малые реки являются важнейшим компонентом реобиома, в котором происходит формирование пищевых ресурсов гетеротрофных организмов. Многочисленные водотоки указанной категории густой сетью покрывают всю территорию крупных речных бассейнов, буквально выкачивая органику из экосистем суши и транспортируя ее вниз по течению, здесь же образуются значительные объемы первичной продукции. Это позволяет считать одной из существенных функций экосистем периферических участков реобиома *формирование* и *экспорт* пищевых ресурсов в гидробиоценозы главных рек.

Необходимо заметить, что вопрос об удельном вкладе автохтонной и аллохтонной органики в формирование энергетического бюджета верхних участков речных экосистем (и малых рек вообще) является предметом оживленного обсуждения. Согласно классическим представлениям основное значение здесь имеет аллохтонная органика (Cruz, Post, 1977); подвергаясь деструкции в очень больших объемах, она обуславливает доминирование процесса деградации органического вещества над его производством, т.е. в малых лесных реках складываются экосистемы гетеротрофного типа (Townsend, 1980; Vannote et al., 1980).

По данным зарубежных специалистов, масса листового опада, хвои, кусочков коры и мелких веточек, выносящихся из экосистем суши в малые лесные реки субальпийского типа в течение вегетационного сезона, составляет $138-386 \text{ г/м}^2$ сухого вещества (McDowell, Fisher, 1976; Cruz, Post, 1977; Malmquist et al., 1978; Chauvet, Jean-Louis, 1988; Iversen, 1988; Stewart, Davies, 1990), при этом биомасса эпилитических водорослей в них обычно не превышает 28 г/м^2 сухого веса (Леванидов, 1981). Принимая во внимание, что разрушение листьев и других растительных фрагментов идет достаточно медленно – на потерю 90% первоначального веса им требуется не менее года (Cruz, Post, 1977), следует признать, что количество аллохтонной органики в русле реки в каждый момент времени намного больше, чем живого вещества микрофитобентоса.

Действительно, это создает иллюзию большей роли растительного детрита, нежели эпилитона, в обеспечении энергетического бюджета экосистемы, однако данная мысль далеко не бесспорна. Дело в том, что водоросли – весьма динамичный компонент ритрона, способный к быстрому возобновлению; по мнению Г.Миншела (Minshall, 1978), их высокая продуктивность вполне может обеспечить внутреннее производство органики на уровне, превышающем ее поступление из экосистем суши в виде растительных фрагментов.

Точка зрения Г.Миншела представляется вполне правдоподобной. Например, в экосистеме Средней Сылвы продукция водорослей в течение вегетационного сезона составляет до $1565,7 \text{ кДж/м}^2$ (табл. 34) при средней за этот же период биомассе $39,6 \text{ кДж/м}^2$. Отсюда легко рассчитать Р/В коэффициент, который в данном случае равен 39,5. Допуская, что эпилитические водоросли малых лесных рек субальпийского типа столь же продуктивны, получаем, что они создают в течение вегетационного сезона до 1106 г/м^2 органического вещества (в сухом весе). Это значительно больше, чем объемы мортмассы, поступающей из экосистем суши.

Впрочем, значение этих выкладок не стоит переоценивать. Существует ряд неоднозначных обстоятельств, заставляющих отнестись к ним с осторожностью.

Известно, что скорость фотосинтеза сильно зависит от условий освещенности, а в верхних течениях рек она далека от оптимальной – малые лесные водотоки находятся в тени прибрежных деревьев и кустарников. Выступая в защиту классической точки зрения, на это обстоятельство указывает, в частности, С.Таунсенд (Townsend, 1980).

С другой стороны, малые глубины и высокая прозрачность воды до некоторой степени компенсируют влияние затенения. Например, на Средней Сылве условия освещенности у дна вряд ли намного лучше, чем в верхнем течении – об этом позволяют судить ощущения, испытанные при многократном нырянии: на глубине 1,5-2,5 м в ясный солнечный день не менее темно, чем под пологом леса. Вне всякого сомнения, на фотосинтезе микрофитобентоса Средней Сылвы негативно сказывается и значительная примесь детрита, также поглощающего определенную долю светового потока.

Существенно, что различные точки зрения на предмет продукционно-деструкционного баланса в экосистемах малых рек и соотношения аллохтонных и автохтонных веществ в обеспечении их энергетического бюджета носят умозрительный характер и не опираются на данные строгих наблюдений и расчетов; по крайней мере, сторонники конкурирующих концепций на них не ссылаются.

Что касается сведений о первичной продукции и деструкции в речных биоценозах, то они весьма немногочисленны. Это, например, данные Д.Кинга и К.Камминса (King, Cummins, 1989), согласно которым чистая продукция в лесных ручьях колеблется в пределах 0,25-4,03 г O_2/m^2 в сутки, что соответствует производству 0,17-2,75 г/ m^2 органических веществ. Принимая продолжительность сезона в умеренных широтах за 150 дней, получаем, что в течение этого времени продукция в лесных ручьях составляет 25,5-412,5 г/ m^2 органических веществ, что сопоставимо с их поступлением из экосистем суши в виде растительных фрагментов.

Следует иметь в виду, однако, что органическое вещество поступает в реки не только в виде фрагментов наземной растительности, но и в растворенном виде. В результате физико-химических процессов агрегирования и путем бактериального биосинтеза из него тоже может образоваться детрит (Ларионов, 1977). Объемы поступления растворенных органических веществ в малые реки из экосистем суши совершенно неизвестны.

Отсутствие или недостаток данных о ряде составляющих биотического баланса экосистем малых рек весьма затрудняют решение вопроса о соотношении автохтонных и аллохтонных органических веществ в обеспечении их энергетического бюджета. Возможно, правы Дж.Уоллес и Р.Мерритт (Wallace, Merritt, 1980), полагающие, что время окончательного решения его еще не пришло.

Что касается роли различных категорий органических веществ в функционировании зообентоценозов Верхней Сылвы, то наши данные по-

зволюют считать, что значение автохтонной органики здесь, по крайней мере, не ниже, чем аллохтонной.

Особенности функциональной организации зообентоценозов Средней Сылвы

Преобладающим путем трансформации вещества и энергии в сообществах донных беспозвоночных Средней Сылвы является детритная пищевая цепь, берущая начало от тонкой органики, взвешенной в воде (49%), осажденной на грунте (37%) и захороненной в донных отложениях (1%); за счет частиц грубого детрита покрывается не более 1% энергетических потребностей бентосных животных. Вклад пастбищной цепи в трофоэнергетические процессы уменьшается до 12% (табл. 33).

Особенности функциональной организации зообентоценозов Средней Сылвы обусловлены спецификой протекания продукционного процесса в однопорядковых с ней водотоках, а также характером их взаимодействия с вышележащими участками реобиома и экосистемами суши.

Поскольку уклоны, следовательно, и скорость течения здесь достаточно велики, детрит, поступающий с периферии реобиома, не в состоянии полностью осесть на грунт и большей частью минует данный участок речного континуума; это позволяет рассматривать Среднюю Сылву как зону *транзита* пищевых ресурсов.

Значительные объемы взвешенной в воде органики создают благоприятные условия для развития фильтрующих животных, которые являются здесь функциональными лидерами. Доминирование фильтраторов в экосистемах средних участков рек – весьма обычный феномен (Hawkins, Sedel, 1981; Minshall et al., 1983; Dudgeon, 1984; Леванидова и др., 1989).

В то же время менее быстрое течение (по сравнению с верхними участками рек) оказывается не в состоянии эффективно отмыть эпибитон от детрита и минеральных частиц, которые составляют на этом участке 78-88% его массы; соотношение компонентов в эпибитоне, по-видимому, обуславливает их относительное значение в рационах собирателей + соскребателей (прилож. 10).

С увеличением ширины реки отношение длины береговой линии к площади водного зеркала уменьшается в десятки раз, что приводит к резкому снижению импорта аллохтонной органики. Объемы поступления детрита непосредственно из экосистем суши в расчете на единицу площади дна сокращаются, по-видимому, настолько, что не могут обеспечить существование устойчивых популяций специализированных измельчителей, которые здесь полностью выпадают из состава зообентоценозов.

С увеличением ширины реки значительная часть водного зеркала выводится из-под полога леса. В сочетании с относительно небольшой глубиной это способствует массовому развитию сообществ фитобентоса и активному протеканию процессов фотосинтеза; причем особенно важная роль признается за высшей водной растительностью, густые заросли которой покрывают формирующиеся здесь обширные отмели. Считается поэтому, что в средних течениях рек складываются экосистемы автотрофного типа, в которых продукция превалирует над деструкцией, и значение автотонной органики в энергетическом балансе оказывается намного выше, чем аллохтонной (Townsend, 1980; Vannote et al., 1980).

В среднем течении р.Сылвы, действительно, объемы первичной продукции за вегетационный сезон существенно превышают траты гидробионтов на обмен за тот же период, что подтверждает классическую точку зрения. Автотрофными организмами в это время создается на 623,2-1837,2 кДж/м² больше органических веществ, чем разрушается всеми членами гидробиоценоза (табл. 34).

Таблица 34

Роль различных компонентов экосистемы Средней Сылвы в формировании ее энергетического бюджета (кДж/м² за вегетационный сезон)

Компоненты экосистемы	1994 г.	1995 г.
Микробентоценозы	+ 920,2	+ 1565,7
Макрофитоценозы	+ 691,2	+ 1036,8
Планктоценозы	- 765,3	- 177,8
Зообентоценозы	- 222,9	- 587,5
Итого	+ 623,2	+ 1837,2

Однако в отдельные моменты вегетационного сезона может наблюдаться принципиально иная картина. Например, во время паводка в середине лета 1994 г. за сутки создавалось на 4,8 кДж/м² меньше органики, чем расходовалось на обменные процессы (табл. 35), т.е. имело место радикальное изменение типа метаболизма экологической системы – с автотрофного на гетеротрофный. Очевидно, это имеет свои причины.

Во-первых, при дождевых паводках автотрофные компоненты экосистемы подвергаются угнетению, в силу чего их общая продуктивность снижается приблизительно в 2,6 раза. Особенно уязвимыми оказываются сообщества микробентоса – их продуктивность уменьшается в 23,5 раза (табл. 35).

Во-вторых, дождевые воды выносят из экосистем суши и водоемов поймы большое количество органических веществ, значительная часть которых подвергается деструкции организмами планктона. Это обуславлива-

ет усиление процессов деструкции в планктоценозах по сравнению с беспаводковым периодом примерно в 12 раз (табл. 35).

В конечном итоге сочетание указанных тенденций имеет следствием смещение продукционно-деструкционного баланса в пользу деструкции.

Таблица 35

Роль различных компонентов экосистемы Средней Сылвы в формировании ее энергетического бюджета (кДж/м² в сутки) до начала паводка и во время его (1994 г.)

Компоненты экосистемы	До начала паводка	Во время паводка
Микробентоценозы	+ 9,4	+ 0,4
Макрофитоценозы	+ 11,5	+ 7,7
Планктоценозы	- 1,0	- 12,4
Зообентоценозы	- 0,8	- 0,5
Итого	+ 19,1	- 4,8

Следует признать, таким образом, что мнение авторов концепции речного континуума и их последователей имеет определенные пределы, в которых оно остается справедливым. Такие же пределы имеет и противоположная точка зрения, высказанная Ю.М.Лебедевым (1991); он полагает, что все реки – строго гетеротрофные системы, в которых продукция всегда меньше деструкции.

По-видимому, автотрофный тип метаболизма присущ экосистемам водотоков с устойчивой летней меженью, благоприятной для массового развития высшей водной растительности и микрофитобентоса. В сочетании с малым объемом поверхностного стока и, следовательно, с ограниченным транспортом веществ из экосистем суши, это способствует энергетической самодостаточности речных экосистем и их автономизации в окружающем ландшафте.

Справедливо и обратное: для бассейнов рек с частыми дождевыми паводками характерны большие объемы поверхностного стока, которые делают речные экосистемы более открытыми. В сочетании с угнетением автотрофных организмов во время подъемов воды это ограничивает роль внутреннего производства органических веществ и ставит гидробиоценозы в зависимость от внешних источников энергии. Таким образом, следует ожидать, что в реках с неустойчивым гидрологическим режимом будут складываться экосистемы гетеротрофного типа.

Говоря о соотношении аллохтонных и автохтонных веществ в обеспечении энергетических потребностей гетеротрофов, следует иметь в виду, что ткани высшей водной растительности становятся доступными для них только после отмирания, т.е. по завершении вегетационного сезона

(Stanley, 1983). В период вегетации отмирает и может подвергнуться деструкции в среднем 1/6 продукции макрофитов (Распопов, 1985), тогда как остальная часть новообразованной фитомассы оказывается изолированной от потребителей на длительный срок.

С учетом сказанного нетрудно рассчитать обеспеченность зообентоса пищей за счет автохтонной органики в течение вегетационных сезонов 1994 и 1995 гг.

В 1994 г. продукция макрофитов составила $691,2 \text{ кДж/м}^2$ за вегетационный сезон. Учитывая, что 1/6 часть ее перешла в состав детрита, получаем, что вклад высшей водной растительности в формирование трофической базы гетеротрофов составил $115,2 \text{ кДж/м}^2$. Вместе с продукцией микробентоса за этот же период объемы органики, доступной гетеротрофам, достигали $1035,4 \text{ кДж/м}^2$. Из них $765,3 \text{ кДж/м}^2$ подверглось деструкции организмами планктона, следовательно, пищевые ресурсы бентоса не превышали $270,1 \text{ кДж/м}^2$ за вегетационный сезон. Энергетические потребности зообентоценозов за этот же период составили $401,1 \text{ кДж/м}^2$, значительно больше, чем могло обеспечить внутреннее производство органики.

Необходимо признать, таким образом, что энергетический бюджет экосистемы Средней Сылвы в течение вегетационного сезона 1994 г. имел дефицит порядка $131,0 \text{ кДж/м}^2$. Недостающее количество органических веществ могло поступить только из экосистем суши, водоемов поймы и периферических водотоков. На самом деле деструкции подверглось даже больше аллохтонной органики, поскольку некоторое количество продукции гидробиоценоза недоиспользуется: часть ее отлагается на поверхности грунтов, о чем свидетельствует их заиление, заметно возрастающее к концу вегетационного сезона, часть экспортируется вниз по течению. Приведенные расчеты показывают, что в 1994 г. в среднем течении реки сформировалась экосистема открытого типа, в функционировании которой известное значение имели органические вещества, поступающие извне.

Используя данные табл. 34, нетрудно рассчитать, что в 1995 г. автохтонные пищевые ресурсы зообентоса составили $1560,7 \text{ кДж/м}^2$ за вегетационный сезон, что почти в полтора раза перекрывало его потребности. Это, разумеется, не означает, что донные животные в этом году обходились без притока аллохтонной органики, но свидетельствует в пользу потенциальной автономности экосистемы среднего течения в маловодные годы, о чем говорилось выше.

Учитывая, что в экосистеме Средней Сылвы в благоприятные годы образуются значительные объемы первичной продукции, намного превышающие пищевые потребности гетеротрофных организмов, следует признать, что этот участок реки наряду с *транзитной* выполняет также функ-

ции *производства* органических веществ и *экспорта* их в гидробиоценозы нижележащих участков.

Особенности функциональной организации зообентоценозов Нижней Сылвы

Основу функциональной организации зообентоценозов Нижней Сылвы составляет пищевая цепь, берущая начало от тонкодисперсного детрита, осажденного на поверхности грунта, с нею связано до 71% потока энергии, проходящей через зообентоценоз. Среди прочих путей трансформации вещества и энергии относительно велика роль пищевой цепи фильтраторов (22%). За счет органики, захороненной в толще донных отложений, формируется до 4% энергетического бюджета сообществ. На долю пастбищной цепи приходится не более 3% энергетики зообентоса (табл. 33).

Безусловное преобладание трофических цепей, связанных с донным детритом (через них проходит 75% энергии, ассимилированной зообентосом), свидетельствует об активных процессах седиментации органических веществ из теряющего скорость потока. В то же время определенное значение сохраняется за фильтраторами, перехватывающими органику из придонных слоев воды, в которых, следовательно, имеется достаточное ее количество. Это позволяет классифицировать Нижнюю Сылву как зону *аккумуляции* и *транзита* пищевых ресурсов.

Принимая во внимание, что сравнительно большие глубины, отсутствие рипали и повышенное заилиение не способствуют процветанию микрофитобентоса и высшей водной растительности, логично предположить, что основная часть пищевых ресурсов имеет аллохтонное происхождение и поступает из экосистем вышележащих участков реобиома.

Указанное предположение соответствует классическим представлениям, зафиксированным в одном из постулатов концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Согласно концепции в нижних течениях рек формируются экосистемы гетеротрофного типа, в энергетике которых преобладающее значение имеют аллохтонные органические вещества. Это связано с повышенной мутностью речных вод, ограничивающей продукционные возможности автотрофных организмов. В то же время в нижних течениях задерживается большое количество органики, поступающей с вышележащих участков водотоков, с которой "местное производство" конкурировать не в состоянии.

В целом функциональная организация зообентоценозов р.Сылвы типична для зонально полных водотоков и соответствует теоретической модели (Vannote et al., 1980), неоднократно подтвержденной результатами

эмпирических исследований (Hawkins, Sedel, 1981; Minshall et al., 1983; Dudgeon, 1984; Леванидова, 1986; и др.).

Согласно этой модели структура трофоэнергетического процесса в сообществах донных беспозвоночных определяется наличием соответствующих категорий пищевых ресурсов, распределение которых по продольному профилю водотоков строго закономерно.

Обеспеченность животных пищей зависит не только от местных условий производства и переработки органики, но и от поступления продуктов жизнедеятельности биотических сообществ из вышележащих участков реобиома, и от вещественно-энергетических связей с экосистемами суши. Как отмечалось, конфигурация этой триады тесно связана с местоположением гидробиоценоза на продольном профиле водотока.

В распределении пищевых ресурсов по оси водотока большое значение имеют также характер протекания руслового процесса и режим осадконакопления, от которых зависит, будет ли основная часть детрита смыта, взвешена в воде, осаждена на поверхности грунта или погребена в его толще. Известно, что эти гидрологические явления на отдельных участках речного континуума реализуются строго определенным образом (Михайлов, Добровольский, 1991).

Эмпирически наблюдаемым результатом взаимодействия указанных факторов выступает закономерная последовательность трофических зон.

Необходимо заметить, однако, что наряду с работами, результаты которых, в общем, соответствуют концепции речного континуума, имеют место и наблюдения, ей противоречащие (к ним относятся, прежде всего, нарушения в чередовании типологических зон и нетипические проявления трофодинамики). Это позволяет некоторым специалистам делать далеко идущие выводы, что постулаты и гипотезы концепции не соответствуют действительности (см., например: Wasson, 1989).

На мой взгляд, подобные заявления носят поспешный характер и основаны на чрезмерно буквальном понимании ее положений, трактуемых как раз и навсегда данная схема, которой обязаны соответствовать все водотоки без исключения. На самом деле авторы концепции формулируют свои идеи применительно к "типической", идеализированной реке, отвлекаясь от многочисленных особенностей реальных объектов. Так, физики делают свои расчеты, пользуясь представлением об абсолютно твердом теле, вовсе не пугаясь их неполного соответствия жизни.

В действительности такой "идеальной" реке в наибольшей степени соответствуют водотоки, протекающие согласно простиранию геологических структур или по геологически однородной территории (т.е. реки с *продольной* долиной; к ним относится и р.Сылва). Для этих рек характерен плавновогнутый продольный профиль (так называемый профиль правиль-

ной формы), которому соответствует выраженная регулярность в чередовании типологических зон, т.е. в данных водотоках явление речного континуума обнаруживается, так сказать, "в чистом виде".

Наряду с водотоками указанного типа нередко встречаются реки с *поперечной* долиной (т.е. реки, протекающие вкрест простиранию геологических структур). Они, как правило, имеют изломанный профиль и характеризуются резкими нарушениями непрерывности распределения абиотических характеристик по их продольной оси (Шукин, 1960; Лунев, Наумова, 1999). В подобных водотоках наблюдается неправильное чередование типологических районов и трофических зон.

Хорошо известный пример тому – реки, на которых имеются пруды или озера. Как отмечалось, ниже по течению этих водоемов наблюдается массовое развитие фильтрующих животных, что позволяет выделять указанные фрагменты речных экосистем в особые трофические зоны, рельефно выделяющиеся на фоне их классической последовательности.

Другой пример – реки, секущие на своем пути горные складки (антиклинали и синклинали). К числу таких водотоков в Прикамье относятся, в частности, р.Вишера и Яйва. Их главной особенностью является мозаичное распределение донной фауны, когда разнотипные зообентоценозы не образуют направленной последовательности внутренне однородных типологических зон, а чередуются друг с другом, образуя устойчивые сочетания – структурные элементы более высокого порядка, многократно повторяющиеся на всем протяжении реки (см.: Паньков, 2001; 2002 б),

Ясно, что подобного рода несогласования с теорией не свидетельствуют о невалидности ее, но свидетельствуют в пользу того бесспорного факта, что жизнь неизмеримо сложнее любой теоретической схемы.

6.3. О функциональном значении хищных животных

Важным элементом трофической структуры зообентоценозов на всем протяжении р.Сылвы являются *хищные* животные; они рассеивают часть энергии, ассимилированной фитосапрофагами, отчуждая определенную долю их продукции. В зообентоценозах Верхней Сылвы хищные беспозвоночные превращают в тепло около 15% продукции нехищных животных. В среднем течении участие хищников в деградации органического вещества еще значительно – здесь они рассеивают до 22% энергии, запасенной мирным бентосом. В нижнем течении хищными животными подвергается диссипации не более 1% продукции нехищного бентоса (табл. 36).

Количество пищи, необходимое хищникам зообентоса в течение суток, не превышает половины продукции бентонтов-фитосапрофагов (табл. 36). Максимальное соотношение этих параметров присуще зообен-

тоценозам Средней Сылвы в середине лета, когда популяции видов-жертв, среди которых преобладают амфибиотические насекомые, значительно сокращаются в численности за счет массового вылета их имаго. Хищники при этом сохраняют высокую плотность, поскольку многие из них либо никогда не покидают водную среду (пиявки и речные клопы), либо имеют двухлетний жизненный цикл (стрекозы).

Наблюдения, проведенные на стационаре, позволили установить, что рацион хищных животных в течение вегетационного сезона составляет 16,3-17,8% продукции их жертв (табл. 37).

В нижнем течении хищники отчуждают около 2% продукции нехищных животных, или примерно 5% продукции популяций видов – их жертв (среди хищных животных здесь преобладают личинки насекомых, для которых не могут рассматриваться в качестве жертв крупные моллюски сем. Unionidae и Viviparidae, а также *R. rivicola*). Это связано с низкой плотностью хищных беспозвоночных, которая, по-видимому, объясняется причинами, лежащими вне компетенции трофологии. Во всяком случае видовой состав хищников, равно как и их жертв, в нижнем течении примерно такой же, а плотность жертв даже выше, чем в Средней Сылве.

Сведения о доле продукции мирных животных, отчуждаемой и рассеиваемой хищными беспозвоночными, в доступной мне литературе отсутствуют. Косвенные указания на этот счет дает информация о доле хищников в общей биомассе донной фауны и соотношении их продукции с продукцией фитосапрофагов. Средняя за вегетационный сезон биомасса хищных животных р.Сылвы, если не принимать во внимание крупных моллюсков, составляет около 15% общей массы бентоса, их продукция за этот же период – в пределах 5-7% продукции фитосапрофагов.

Близкие показатели приводятся другими специалистами для рек, протекающих в разных широтных поясах и географических регионах. Например, в зообентоценозах р.Кедровой (Южное Приморье) хищники составляли до 10% всей биомассы ритрона (Леванидов, 1981). В горных потоках Северной Америки продукция хищных животных бентоса достигала 11-15% продукции фитосапрофагов (Iversen, 1988; Huryh, Wallace, 1988), в ряде малых рек Западной Европы эта величина находилась в пределах 5-16% (Maslin, Pattee, 1981; Mortensen, Simonsen, 1983), в водотоках субтропиков – 17% (Benke et al., 1984). Многие авторы отмечают, что удельное обилие хищников, в отличие от других функциональных групп, – величина довольно постоянная, не связанная с положением зообентоценоза в речном континууме (Hawkins, Sedel, 1981; Minshall et al., 1983).

В целом, функциональное значение хищных животных в речных зообентоценозах сопоставимо с их ролью в зообентосе водохранилищ. Так, в течение вегетационного сезона продукция хищников бентоса в водохра-

нилищах не превышает 5% продукции нехищных животных (Алимов, 1989), их рацион за этот же отрезок времени составляет $(15,2 \pm 2,9)\%$ продукции фитосапрофагов (Алимов, 1983). В зообентосе озер пресс хищников на популяции нехищных беспозвоночных заметно больше: их рацион достигает $(45,2 \pm 21,0)$ от продукции фитосапрофагов (Алимов, 1983).

6.4. Потоки энергии в зообентоценозах и их продукционные характеристики

Зообентоценозы разных трофических зон отличаются друг от друга не только особенностями функциональной организации, но и масштабами преобразования органических веществ и энергии. На основании различий в абсолютных показателях ассимилированной энергии, ее диссипации и фиксации в биомассе сообщества донных животных р.Сылвы подразделяются на две большие группы. К первой группе относятся зообентоценозы верхнего и среднего течения; для них характерен близкий и сравнительно невысокий уровень энергетических характеристик. Вторую группу составляют зообентоценозы нижнего течения, средняя "энерговооруженность" которых в несколько раз выше (табл. 36). Неодинаковые масштабы участия донных животных в трофоэнергетических процессах определяются, прежде всего, различиями в их биомассе на отдельных участках речного континуума.

Таблица 36
Функциональные характеристики зообентоценозов р.Сылвы в 1995 г.
(кДж/м² в сутки)

Функциональные характеристики	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение
A _b	3,51	3,66	22,24
P _b	1,58	1,27	9,13
R _b	1,93	2,39	13,11
P _f	1,85	2,20	9,21
R _c	0,27	0,48	0,08
C _c	0,58	1,12	0,18

Примечания: A_b – потоки энергии через зообентоценозы; P_b – продукция зообентоценозов; R_b – траты зообентоса на обмен; P_f – продукция нехищного бентоса; R_c – траты на обмен хищных животных; C_c – рацион хищных животных.

Сведения о продукционных характеристиках речных зообентоценозов в доступной мне литературе немногочисленны. В целом они сопоставимы с результатами наших исследований. Так, продукция сообществ дон-

ных животных р.Сылвы в 1995 г. изменялась в пределах 1,27-9,13 кДж/м² в сутки (табл. 36). Продукция зообентоса небольших водотоков Западной Европы, будучи выражена в той же системе измерений, составила 1,53-2,93 кДж/м² в сутки (Maslin, Pattee, 1981; Mortensen, Simonsen, 1983).

В результате многочисленных исследований биотических балансов экосистем водоемов разного типа и географического положения были установлены и получили количественное выражение некоторые общие закономерности движения вещества и энергии в гидробиоценозах. В настоящее время правомочно говорить о существовании крупных обобщений, касающихся функционирования, главным образом, стоячеводных экосистем – озер, водохранилищ и рыбоводных прудов (см.: Алимов, 1987, 1989, 1990).

Как показали эти исследования, отдельные составляющие биотического баланса в сообществах водных животных связаны между собой вполне определенными отношениями. Так, суммарные за вегетационный сезон потоки энергии через зообентоценозы (A_b) разных по характеру и географическому положению водоемов находятся в прямой зависимости от средней за этот же период биомассы (B) донных беспозвоночных (Алимов, 1989):

$$A_b = (9,610 \pm 1,088)B.$$

Для сообществ зообентоса р.Сылвы эта зависимость описывается уравнением

$$A_b = 9,1B.$$

Средние значения коэффициента A_b/B в уравнениях достаточно близки, и с вероятностью 95% их различия статистически недостоверны.

Следует заметить, однако, что обсуждаемое отношение сильно зависит от климатических условий. Так, в теплом и маловодном 1995 г. величина потоков энергии через зообентоценозы в течение вегетационного сезона превышала среднюю за тот же период биомассу в 12,0 раз, тогда как в холодном и многоводном 1994 г. коэффициент A_b/B не превышал 6,2 за вегетационный сезон (см. табл. 37).

Почти двукратное сокращение удельной интенсивности потоков энергии через зообентоценозы в 1994 г. не может быть объяснено только температурными условиями. За счет понижения температуры коэффициент A_b/B мог уменьшиться не более чем на 14%, т.е. до 10,3 за вегетационный сезон. Глубокая депрессия метаболической активности зообентоса объясняется структурными перестройками сообществ донных животных: в их составе возрастает относительное значение крупных форм, отличающихся пониженной удельной скоростью обменных процессов, а также хищных животных, составляющих определенную часть биомассы, но не участвующих в формировании величины A_b .

В сообществах донных животных, различающихся по структуре и развивающихся в разных по типу и географическому положению водоемах, продукция зообентоценозов (P_b) за вегетационный сезон прямо пропорциональна энергии, рассеиваемой ими за то же время (R_b ; Умнов, Алимов, 1979):

$$P_b = (0,249 \pm 0,052)R_b,$$

откуда легко получить коэффициент эффективности использования ассимилированной энергии на создание продукции зообентоценоза, или коэффициент эффективности продуцирования $K_{2b} = P_b/(P_b + R_b)$, который в данном случае равен 0,20 и в 95% случаев находится в пределах 0,162 – 0,243 (Алимов, 1989).

Продукция зообентоценозов Средней Сылвы за вегетационный сезон составляет 0,80-0,85 деструкции за то же время (см. табл. 37). Отсюда нетрудно найти, что среднее за вегетационный сезон значение K_{2b} находится в диапазоне 0,44-0,46. Это намного больше, чем в разнотипных водоемах. Более высокая эффективность продуцирования объясняется, во-первых, преобладанием в составе донной фауны личинок насекомых, коэффициент K_2 которых редко бывает ниже 0,5 (Голубков, 1999), во-вторых, низкой плотностью хищных животных, рассеивающих сравнительно немного энергии.

Таблица 37

Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р.Сылвы (заказник "Предуралье", кДж/м² за вегетационный сезон)

Структурные и функциональные характеристики	1994 г.	1995 г.
A_b	401,1	1089,3
P_b	178,2	501,8
R_b	222,9	587,5
P_f	191,3	542,7
R_c	13,1	40,9
C_c	31,7	86,0
V_b	64,4	90,6

Примечания: A_b – потоки энергии через зообентоценозы; P_b – продукция зообентоценозов; R_b – траты зообентоса на обмен; P_f – продукция нехищного бентоса; R_c – траты на обмен хищных животных; C_c – рацион хищных животных; V_b – средняя за вегетационный сезон биомасса.

В озерах и водохранилищах умеренных широт продукция, создаваемая донным населением за вегетационный сезон, непосредственно зависит от средней за этот же период биомассы животных (Алимов, 1989):

$$P_b = (2,198 \pm 0,496)V.$$

Из этого уравнения следует, что продукция зообентоса за вегетационный сезон прямо пропорциональна его средней биомассе за это же время и превышает ее примерно в 2,2 раза, т.е. коэффициент P/V за этот период для разных водоемов может быть принят равным 2,2 (Алимов, 1989).

Согласно нашим данным, P/V коэффициент зообентоценозов Средней Сылвы в 1994 и 1995 гг. находился в пределах 2,8-5,5 (табл. 37). Это намного больше, чем в озерах и водохранилищах той же климатической зоны, что объясняется, в основном, теми же причинами, что и высокие коэффициенты A_b/V и K_{2b} .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе подводятся итоги двенадцатилетних исследований донной фауны модельного водотока Предуралья – р.Сылвы. Сылва – река предгорного типа, берет начало в районе крайней западной гряды Среднего Урала. Значительная протяженность (493 км), сравнительно небольшое влияние хозяйственной деятельности человека и относительная простота геологического строения бассейна делают этот водоток привлекательным объектом для исследования ряда теоретических проблем; в частности, представляет интерес проверка точек зрения на предмет структурно-функциональной организации речных экосистем (концепции "Речного континуума" и "Динамики пятен", взгляды И.Иллиеса). В прикладном аспекте Сылва интересна как водоток, изучение которого позволяет составить представление о естественном состоянии текучих вод региона, что важно при интерпретации данных гидроэкомониторинговых исследований.

Как известно, описание любой экосистемы должно базироваться на точных сведениях по видовому составу ее биотической составляющей. В связи с этим особое внимание было уделено *таксономическим исследованиям* основных групп зообентоса. В составе донной фауны р.Сылвы, ее притоков и водоемов поймы выявлено 428 видов и форм. Наиболее разнообразно представлены такие таксономические группы, как двукрылые (не менее 174 видов), богаты видами моллюски (67), ручейники (61), поденки (37), малощетинковые черви (27), веснянки (18) и стрекозы (17).

Следует заметить, что приведенные в настоящей работе видовые списки могут претендовать на известную полноту только для тех групп донных животных, фауна которых составила предмет специальных исследований; к ним относятся моллюски, поденки, веснянки, ручейники, большекрылые, сетчатокрылые и, в меньшей степени, хирономиды. Прочие группы детальной таксономической обработке не подвергались, поэтому их списки являются предварительными.

Одно из наиболее важных направлений в изучении зообентоса р.Сылвы составили биоценологические исследования. Их результаты позволили уточнить позиции сторон в дискуссии о *пространственной организации речных экосистем* и дать оценку основных положений существующих концепций применительно к условиям конкретного водотока.

В настоящей работе показано, что изменения структуры зообентоса, его численности и биомассы по продольному профилю р.Сылвы носят субдискретный характер. Границы между типологическими районами обнаруживаются в виде рубежа четких таксономических замещений (*качественный* аспект) и скачкообразного изменения показателей развития донной фауны (*количественный* аспект). Вместе с тем зообентос пограничных участков имеет черты, позволяющие интерпретировать их (участки) как пере-

ходные зоны, вносящие в дискретное членение водотока элементы континуальности.

Переходные зоны имеют незначительное протяжение (до 15-20 км) и характеризуются двумя группами признаков.

Во-первых, в составе "местных" зообентоценозов встречаются виды, присущие соседнему выше- или нижележащему району.

Во-вторых, для переходных зон характерно очаговое распространение зообентоценозов, являющихся основными в соседних типологических районах. Эти зообентоценозы представлены здесь в виде своего рода "анклавов", вкрапленных в "местные" сообщества.

Несмотря на значительную протяженность типологических зон, формирующиеся в их пределах зообентоценозы не испытывают каких-либо заметных изменений по продольному профилю водотока; исключение составляет лишь донная фауна верховий, обнаруживающая довольно сложный тип изменчивости. Указанное наблюдение противоречит одному из постулатов "концепции речного континуума". По мнению ее сторонников, постепенному изменению абиотических характеристик в направлении от истока к устью соответствует непрерывное распределение организмов, а эмпирически наблюдаемые отклонения от этой картины объясняются локальными нарушениями континуальности среды, вызванными внешними обстоятельствами.

Высокая устойчивость фундаментальных характеристик зообентоценозов в широком диапазоне косных условий свидетельствует, во-первых, что полного параллелизма абиотического и биотического континуумов не существует; во-вторых, заставляет допустить наличие пределов, по достижению которых в донной фауне происходят быстрые структурные перестройки. Это подтверждает мнение И.Иллиеса, полагавшего, что ритраль и потамаль разделены четко выраженным рубежом критических уклонов, величина которых зависит от ширины местности.

Учитывая, что распределение косных условий по продольному профилю водотока не является строго континуальным, но складывается из многочисленных и разновеликих ступенек, перемежающихся плавными изменениями, критические рубежи, а следовательно, и границы между типологическими районами часто приурочены к участкам нарушения речного континуума. Например, верховья и верхнее течение, верхнее течение и Средняя Сылва разделены прудами, граница между Средней Сылвой и нижним течением совпадает с одним из геотектонических рубежей – западным бортом Уфимского вала.

Зообентоценозы р.Сылвы характеризуются *неодинаковым уровнем развития*, при этом распределение численности и биомассы донных животных вдоль оси водотока и по его поперечному профилю подчиняется

определенным закономерностям, в целом соответствующим классическим представлениям (см.: Hynes, 1970).

1. На плесах верхнего течения наибольшие показатели развития зообентоса зарегистрированы в медиали, в среднем и нижнем течении наблюдается обратная картина: медиаль плесов заселена количественно беднее, чем рипаль; подобное распределение животных по поперечному профилю реки объясняется особенностями динамики потока в русле переменной ширины.

2. В верхнем течении плотность и биомасса донных животных на перекатах выше, чем на плесах, что связано со стабильностью доминирующих здесь валунных и галечных грунтов и развивающимися на них водорослевыми и моховыми обрастаниями, дающими беспозвоночным пищу и защиту от потока. В среднем течении, где перекаты мало отличаются от плесов по составу грунта и характеру обрастаний, эти показатели одного порядка.

3. Наивысший уровень развития донной фауны наблюдается в нижнем течении, где ее средневзвешенная биомасса составляет $31,2 \pm 4,4$ г/м². В верхнем и среднем течении зообентос количественно беднее: на этих участках средневзвешенные величины его биомассы не превышают $11,3 \pm 2,7$ и $9,3 \pm 2,3$ г/м² соответственно. Такое чередование зон повышенной и пониженной продуктивности зообентоценозов объясняется неодинаковым характером протекания руслового процесса на разных отрезках водотоков.

4. Указанные закономерности могут искажаться под влиянием местных условий. Так, ниже Пермьяковского пруда наблюдается локальное возращание биомассы донной фауны, превышающее фоновые показатели в 2,2-5,4 раза. В нижнем течении зарегистрированы изолированные очаги псаммореофильного зообентоценоза, биомасса которого в десятки раз ниже фоновой.

Двухлетние регулярные наблюдения за состоянием донной фауны р.Сылвы на участке ее среднего течения (заказник "Предуралье", апрель 1994 – апрель 1996 гг.) позволили установить основные закономерности *сезонной динамики* зообентоценозов.

1. Сезонная динамика численности и биомассы донных животных описывается одновершинными кривыми с максимумами в осенний (численность) и зимний (биомасса) периоды и минимумами в конце весны – начале лета. Кривые могут осложняться пиками и минимумами второго порядка.

2. Кроме изменения общей конфигурации кривых сезонной динамики количественных показателей развития зообентоса наблюдается варьирование сроков наступления их отдельных фаз, связанное с климатически-

ми условиями весны и лета. Быстрый прогрев воды и установление низкой межени способствуют более раннему достижению минимальных и максимальных отметок численности и биомассы донной фауны, и наоборот.

3. Амплитуда колебаний биомассы зообентоса в течение года находилась в диапазоне 4,15-33,3. Этот параметр был достоверно больше в многоводном 1994 г., что связано с более глубоким летним минимумом, обусловленным негативным влиянием дождевых паводков. В целом амплитуда сезонных колебаний биомассы зообентоса р.Сылвы одного порядка с установленными для озер и многих рек различных регионов земного шара.

4. На основании устойчивых особенностей таксономической структуры зообентоценозов в разное время года выделяется два ее сезонных аспекта – летний и зимний. Качественная специфика зимнего бентоса определяется присутствием в его составе веснянок семейств Carpiidae, Chloroperlidae, Perlodidae, Taeniopterygidae. Особенностью летнего бентоса является наличие клопов *A.aestivalis* и личинок веснянок *L.fusca*. В количественном плане летний и зимний аспекты зообентоценозов различаются соотношением массовых видов. Зимой наблюдается усиление роли доминантного комплекса, снижение эквитабельности сообществ и упрощение их таксономической структуры.

5. Установленный для р.Сылвы характер сезонной динамики зообентоценозов типичен для многих горных и предгорных рек мира. Биологический режим этих водотоков определяется сочетанием ряда факторов, к числу которых относятся: 1) доминирование амфибиотических насекомых, массовый вылет которых определяет сезонный минимум численности и биомассы донной фауны; 2) способность многих видов к развитию в условиях подледного периода; 3) сезонная изменчивость пресса рыб-бентофагов, интенсивно питающихся в теплое время года; 4) весеннее половодье и летние дождевые паводки, угнетающих развитие бентоса; 5) устойчивая осенне-зимняя межень, способствующая процветанию донной фауны; 6) миграции некоторых массовых видов, приводящие к обеднению одних зообентоценозов и пополнению других; 7) изменение площади залитых водой грунтов, влекущее за собой концентрацию или рассредоточение беспозвоночных.

Роль указанных факторов в течение года не остается постоянной, и на основании различий в их сочетаниях уверенно выделяется четыре биологических сезона, причем биологические зима и весна подразделяются на две фазы каждая.

С целью изучения закономерностей *межгодовой динамики* донной фауны были организованы регулярные наблюдения за развитием зообентоценозов в летние месяцы 1992-2000 гг. Обработка материалов с исполь-

зованием методов статистического анализа позволила обнаружить связь некоторых характеристик бентосных сообществ с рядом гидрологических переменных.

1. Численность и биомасса зообентоценозов достоверно выше в годы с низкой устойчивой меженью. В годы с частыми и высокими дождевыми паводками их развитие угнетается. Главной причиной угнетения донной фауны служит возрастание скорости течения, провоцирующее подвижки грунтов, увеличение концентрации взвешенных и влекомых наносов.

2. Разные зообентоценозы в многоводные годы страдают в неодинаковой степени. Их паводковая уязвимость закономерно возрастает по мере увеличения доли песчаной фракции в грунте, с которой связана большая или меньшая устойчивость донных отложений к размыву.

3. Вклад термического фактора в динамику численности и биомассы донной фауны носит частный характер: температурный режим летнего периода сказывается лишь на зообентосе рипали, но не влияет сколь бы то ни было заметным образом на донные сообщества перекаатов и медиали плесов.

4. Уровень развития зообентоценоза перекаатов зависит от климатических условий прошлого лета. По-видимому, их влияние на донную фауну опосредуется развитием первичных продуцентов в экосистемах суши, попадающих в детритные пищевые цепи речных биоценозов с поверхностным стоком только на следующий год после отмирания. Взвешенный в воде детрит является одной из основных категорий пищевых ресурсов на перекаатах, где объемы его транзита лимитируют развитие фильтрующих животных. В то же время аллохтонная органика не ограничивает процветания бентоса на плесах, где значительная часть детрита аккумулируется на поверхности грунта.

5. Важным фактором межгодовой динамики зообентоценоза рипали является *весеннее половодье*. Возможно, это связано с особенностями его таксономической структуры. В состав указанного сообщества входят виды, имеющие двухлетний цикл развития; когорты 1+ этих животных, в той или иной степени пострадав при прохождении полых вод, присутствуют в составе зообентоценоза в течение всего лета, обуславливая своим развитием больший или меньший уровень его биомассы.

6. Уровень развития зообентоценозов в годы с низкой устойчивой меженью в существенной мере зависит от сроков наступления вегетационного сезона. Запаздывание перехода температуры воды через биологический нуль в среднем на две недели имеет следствием понижение средней за лето биомассы донной фауны приблизительно в полтора раза.

7. При прохождении дождевых паводков отдельные группы беспозвоночных страдают в неодинаковой степени. Паводковая уязвимость массовых представителей зообентоса р.Сылвы закономерно уменьшается в ряду хирономиды > поденки > ручейники > моллюски. В условиях неустойчивого гидрологического режима это приводит к закономерным флуктуациям таксономической структуры зообентоценозов.

8. Динамика таксономической структуры зообентоценозов на видовом уровне не поддается интерпретации с позиций факторов гидрологического режима. Скорее всего, это связано с недостаточным объемом статистического материала, однако в ряде случаев мы имеем дело с какими-то автогенетическими процессами, определяющими собственный ритм популяций и мало зависящими от внешних условий.

9. Уровневый режим р.Сылвы в летний период является важным фактором регуляции размерной структуры зообентоценозов. В многоводные годы средний вес особи в 2,0-2,5 раза выше, чем в маловодные. Что касается непосредственных механизмов регуляции, то данный вопрос требует специального изучения.

Для того чтобы иметь возможность судить о *структуре трофоэнергетических процессов* в зообентоценозах р.Сылвы, были изучены спектры питания массовых представителей донной фауны.

Среди нехищных животных (фитосапрофагов) доминирующими трофическими группами являются грунтоеды, собиратели + соскребаты, измельчители и фильтраторы. Основу их рационов составляет тонкий и грубый детрит и эпиплитические водоросли (преимущественно диатомовые). Пропорциональная представленность различных категорий пищи в кишечниках изменяется в очень широких пределах и зависит от характера их трофического поведения, а также соотношения пищевых компонентов "в среде".

Хищные животные, по-видимому, поедают любую добычу, с которой способны справиться.

На основании различий в структуре трофоэнергетических процессов, протекающих в зообентоценозах, на всем протяжении р.Сылвы могут быть выделены три трофические зоны.

Функциональную основу зообентоценозов Верхней Сылвы (включая верховья) составляют пастбищная и детритная пищевые цепи, берущие начало от эпиплитических водорослей (в том числе тахипланктонных) и грубодисперсного растительного детрита аллохтонного происхождения; неосновным путем трансформации вещества и энергии является эксплуатация детрита глубокой метаморфизации.

Преобладающие направления трансформации вещества и энергии в зообентоценозах Средней Сылвы – детритные пищевые цепи, берущие на-

чало от тонкой органики, взвешенной в воде и осажденной на поверхности грунта. Роль водорослей и грубого детрита в питании донных животных значительно уменьшается.

С целью определения относительного значения донной фауны в биотическом балансе экосистемы Средней Сылвы были изучены функциональные характеристики других компонентов гидробиоценозов. Это позволило установить, что на данном участке реки объемы первичной продукции за вегетационный сезон значительно превышают траты гидробионтов на обмен за тот же период, т.е. экосистеме свойственен метаболизм автотрофного типа.

Однако в отдельные моменты может складываться принципиально другая ситуация. Так, во время паводка летом 1994 г. за сутки создавалось несколько меньше органики, чем расходовалось на обменные процессы. Превалирование процессов деструкции над продукцией во время паводков связано, во-первых, с угнетением автотрофного компонента экосистемы и, во-вторых, с массовым поступлением органических веществ с территории водосбора, подвергающихся деструкции организмами планктона.

По-видимому, автотрофный тип метаболизма присущ экосистемам средних участков рек, характеризующихся устойчивой летней меженью. Для водотоков с частыми дождевыми паводками справедливо обратное.

Основу функциональной организации зообентоценозов Нижней Сылвы составляет пищевая цепь, берущая начало от тонкодисперсного детрита, осажденного на поверхности грунта. Прочие направления трансформации вещества и энергии имеют второстепенное значение. По-видимому, основная часть пищевых ресурсов имеет аллохтонное происхождение и поступает из периферийных экосистем реобиома.

В целом функциональная организация зообентоценозов р.Сылвы типична для водотоков с продольной долиной и соответствует теоретической модели речного континуума (Vannote et al., 1980).

Важным элементом трофической структуры зообентоценозов на всем протяжении р.Сылвы являются хищные животные; они рассеивают до 22% энергии, запасенной фитосапрофитами. Количество пищи, необходимое хищникам в течение суток, обычно не превышает половины продукции мирного бентоса. Согласно наблюдениям, проведенным на стационаре, рацион хищных животных составляет 16,3-17,8% продукции их жертв. Близкие показатели приводятся другими специалистами для зообентоценозов разнотипных водотоков мира. Функциональное значение хищных животных в речных зообентоценозах сопоставимо с их ролью в зообентосе водохранилищ и заметно меньше, чем в озерах.

Зообентоценозы разных трофических зон характеризуются различными масштабами преобразования вещества и энергии. Так, продукция

сообществ донных животных летом 1995 г. изменялась в пределах 1,27-9,13 кДж/м² в сутки, что близко к литературным данным. Неодинаковые энергетические характеристики зообентоценозов определяются, главным образом, различиями в их биомассе.

Отдельные составляющие биотического баланса в сообществах донных животных связаны между собой определенными отношениями.

Так, суммарные за вегетационный сезон потоки энергии через зообентоценозы (A_b) в 9,1 раза превышают среднюю за этот же период биомассу, причем эта величина в маловодном 1995 г. была почти в два раза больше, чем в многоводном 1994 г. (12,0 и 6,2 соответственно). Депрессия метаболической активности зообентоценозов в многоводном 1994 г. объясняется пониженной температурой воды, замедляющей обменные процессы, а также структурными перестройками сообществ: в их составе возрастает роль крупных форм, отличающихся низкой удельной продуктивностью, и хищных животных, составляющих определенную часть биомассы, но не участвующих в формировании величины A_b .

Продукция зообентоценозов р.Сылвы за вегетационный сезон составляет 80 – 85% деструкции за то же время. Среднее за вегетационный сезон значение коэффициента K_{2b} находится в диапазоне 0,44-0,46. Р/В коэффициент зообентоценозов достигает 2,8-5,5. Это существенно больше, чем в озерах умеренной климатической зоны, и объясняется, во-первых, преобладанием в составе речной фауны личинок амфибиотических насекомых, отличающихся высокой эффективностью продуцирования, во-вторых, сравнительно низкой плотностью хищных животных.

П Р И Л О Ж Е Н И Я

Приложение 1

СПИСОК ХИРОНОМИД р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА

Подсемейство Tanytopodinae

1. *Ablabesmyia monilis* (Linne, 1758). На всем протяжении р.Сылвы. Редок.
2. *Ablabesmyia phatta* (Eggert, 1863). Средняя Сылва. Редок.
3. *Anatopynia plumipes* (Fries, 1823). Средняя Сылва. Редок.
4. *Clinotanypus nervosus* Meigen, 1818. Средняя Сылва. Редок.
5. *Krenopelopia binotata* (Wiedemann, 1818). Средняя Сылва. Редок.
6. *Larsia curticalcar* (Kieffer, 1918). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
7. *Macropelopia nebulosa* (Meigen, 1804). Средняя Сылва. Редок.
8. *Monopelopia tenuicalcar* (Kieffer, 1918). Верхнее течение Сылвы. Редок.
9. *Nilotanypus dubius* (Meigen, 1804). Средняя Сылва. Редок.
10. *Procladius choreus* (Meigen, 1804). Средняя Сылва. Редок.
11. *Procladius ferrugineus* Kieffer, 1919. Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен.
12. *Tanypus kraatzii* Kieffer, 1913. Водоемы поймы, единичен.
13. *Tanypus punctipennis* Meigen, 1818. Водоемы поймы. Обычен.
14. *Tanypus villipennis* (Kieffer, 1918). Водоемы поймы. Обычен.
15. *Telmatopelopia nemorum* (Goetghebuer, 1921). Верхнее течение Сылвы, редок.
16. *Thienemannimyia gr. lentiginosa* (Fries, 1823). На всем протяжении Сылвы (кроме некоторых лимнокренов), во многих притоках и водоемах поймы. Обычен.
17. *Trissopelopia sp.*. Средняя Сылва, редок.
18. *Zavrelimyia sp.* Верхняя Сылва (редок), Средняя Сылва. Обычен.

Подсемейство Prodiamesinae

19. *Monodiamesa bathyphila* (Kieffer, 1911). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
20. *Odontomesa fulva* (Kieffer, 1919). Средняя Сылва. Редок.
21. *Prodiamesa olivacea* Meigen, 1818. На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Обычный (в верховьях – массовый) вид.
22. *Prodiamesa rufovittata* Goetghebuer, 1932. Среднее течение Сылвы. Редок.

Подсемейство Diamesinae

23. *Diamesa carpatica* Botnariuc et Cindea-Cure, 1954. Верховья Сылвы, массовый вид. Верхняя и Средняя Сылва, ее притоки, обычен.

24. *Diamesa insignipes* Kieffer, 1908. Верхняя и Средняя Сылва (редок), верховья (обычен).
25. *Potthastia gaedii* (Meigen, 1838). На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Обычен.
26. *Potthastia longimana* Kieffer, 1922 (= *Potthastia campestris* (Edwards, 1929)). Средняя Сылва. Редок.
27. *Protanypus morio* Zetterstedt, 1840. Средняя Сылва. Редок.
28. *Pseudodiamesa branickii* (Nowicki, 1873) (= *Syndiamesa branickii* (Auct.)). Верховья Сылвы. Массовый вид.
29. *Pseudodiamesa nivosa* (Goetghebuer, 1928) (= *Syndiamesa nivosa* auct.). Верховья Сылвы, обычен. Средняя Сылва, редок.

Подсемейство Orthoclaadiinae

30. *Acricotopus lucens* (Zetterstedt, 1850). Литературные данные (как *A. lucidus* (Staeger, 1838): Нижняя Сылва (Алексевнина, Преснова, 1988).
31. *Brillia flavifrons* (Johannsen, 1905) (= *Brillia longifurca* Kieffer, 1921). Средняя Сылва. Редок.
32. *Brillia modesta* (Meigen, 1830). Нижняя Сылва. Редок.
33. *Brillia pallida* Sparck, 1922. Средняя Сылва. Редок.
34. *Chaetocladus gr. piger* Goetghebuer, 1921. Средняя Сылва. Редок.
35. *Corynoneura celeripes* Winnertz, 1852. Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
36. *Corynoneura scutellata* Winnertz, 1846. Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
37. *Cricotopus albiforceps* (Kieffer, 1911). Средняя Сылва. Редок.
38. *Cricotopus gr. algarum* Kieffer, 1911. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках и водоемах поймы. Массовый вид.
39. *Cricotopus bicinctus* (Meigen, 1818). На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Массовый вид.
40. *Cricotopus bifformis* Edwards, 1929. Средняя Сылва. Редок.
41. *Cricotopus curtus* Hirvenoja, 1973. Верховья Сылвы, ее некоторые притоки. Обычен.
42. *Cricotopus latidentatus* Tshernovskij, 1949. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Массовый вид.
43. *Cricotopus pirifer* Hirvenoja, 1973. Верховья Сылвы, ее некоторые притоки. Обычен.
44. *Cricotopus gr. silvestris* (Fabricius, 1794). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
45. *Cricotopus gr. tremulus* (Linnaeus, 1758). Верховья Сылвы, ее некоторые притоки. Редок.
46. *Cricotopus gr. trifascia* Edwards, 1929. На всем протяжении Сылвы. Обычен.
47. *Cricotopus vierriensis* Goetghebuer, 1937. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Массовый вид.
48. *Epoicocladus flavens* (Malloch, 1915). Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.

49. *Eukiefferiella gr. brehmi*. Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
50. *Eukiefferiella gr. claripennis*. На всем протяжении р.Сылвы (исключая верховья). Обычен.
51. *Eukiefferiella gr. gracei*. На всем протяжении р.Сылвы (исключая верховья), водоемы поймы. Обычен.
52. *Eukiefferiella gr. rectangularis*. Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
53. *Eukiefferiella quadridentata* Tshernovskij, 1949. Верхняя Сылва, обычен; Средняя Сылва, редок.
54. *Eukiefferiella tshernovskii* Pankratova, 1970. Средняя и Нижняя Сылва, обычен.
55. *Euryhapsis cilium* Oliver, 1971. Верхняя Сылва. Редок.
56. *Limnophyes transcaucasicus* Tshernovskij, 1949. Средняя Сылва. Обычен.
57. *Nanocladius bicolor* (Zetterstedt, 1843). На всем протяжении р.Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Обычен.
58. *Metriocnemus gr. hygropetricus* Kieffer, 1912. Литературные данные: нижнее течение р.Сылвы (Громов, 1959).
59. *Orthocladius clarkei* Sponis, 1977. Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
60. *Orthocladius consobrinus* (Holmgren, 1869). Средняя Сылва, заказник "Предуралье". Редок.
61. *Orthocladius oliveri* Sponis, 1977. Средняя Сылва. Редок.
62. *Orthocladius rivicola* Kieffer, 1911. Средняя Сылва. Редок.
63. *Orthocladius saxicola* Kieffer, 1911. Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
64. *Orthocladius thienemanni* Kieffer, 1906. Средняя Сылва. Редок.
65. *Paracladius alpicola* (Zetterstedt, 1843). Средняя Сылва. Редок.
66. *Parakiefferiella bathophila* (Kieffer, 1912). Средняя Сылва. Обычен.
67. *Paratrichocladius inaequalis* Kieffer, 1926. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья). Обычен.
68. *Paratrichocladius triquetra* (Tshernovskij, 1949). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
69. *Paratrissocladius excerptus* (Walker, 1856). Средняя Сылва. Редок.
70. *Psectrocladius obivius* (Walker, 1856). Верхнее течение Сылвы. Редок.
71. *Psectrocladius psilopterus* Kieffer, 1906. Средняя Сылва. Редок.
72. *Psectrocladius simulans* (Johannsen, 1937). Средняя Сылва. Редок.
73. *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924). Средняя Сылва. Редок.
74. *Synorthocladius semivirens* (Kieffer, 1909). Средняя Сылва. Обычен.
75. *Thienemanniella gr. clavicornis* Kieffer, 1911. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Обычен.

76. *Thienemanniella flaviforceps* Kieffer, 1911. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Обычен.
77. *Trissocladius fluviatilis* Goetghebuer, 1937. Нижняя Сылва. Редок.
78. *Trissocladius fontinalis* (Tshernovskij, 1949). Средняя Сылва. Редок.
79. *Trissocladius parataticus* (Tshernovskij, 1949). Верхняя Сылва. Редок.
80. *Trissocladius potamophilus* (Tshernovskij, 1949). На всем протяжении Сылвы (исключая верховья). Обычен.
81. *Tvetenia bavarica* (Goetghebuer, 1934). Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
82. *Tvetenia gr. discoloripes* (Goetghebuer, 1936). Верхняя и Средняя Сылва, многие притоки. Массовый вид.

Подсемейство Chironominae

Триба Chironomini

83. *Beckidia zabolotzkyi* (Goetghebuer, 1938). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
84. *Chironomus annularius* Meigen, 1818. Нижнее течение Сылвы. Массовый вид.
85. *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860. Литературные данные: Нижняя Сылва (Алексеевнина, Преснова, 1988).
86. *Chironomus cingulatus* Meigen, 1830. Литературные данные: Нижняя Сылва (Алексеевнина, Преснова, 1988).
87. *Chironomus heterodentatus* Konstantinov, 1956. Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
88. *Chironomus nigrifrons* Linevitsh et Erbaeva, 1971. Средняя Сылва. Редок.
89. *Chironomus nigrocaudatus* Erbaeva, 1968. Средняя Сылва. Редок.
90. *Chironomus nudiventris* Ryser, Scholl, Wulker, 1983. Средняя Сылва. Редок.
91. *Chironomus obstusidens* Goetghebuer, 1921. Средняя Сылва (редок), Нижняя Сылва (обычен).
92. *Chironomus plumosus* (Linne, 1758). Нижняя Сылва и водоемы поймы. Массовый вид.
93. *Chironomus riparius* Meigen, 1804. Нижняя Сылва. Обычен.
94. *Chironomus solitus* Linevitsh et Erbaeva, 1971. Средняя Сылва. Редок.
95. *Cryptochironomus gr. defectus* Kieffer, 1921. Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
96. *Cryptochironomus ussouriensis* Goetghebuer, 1933. Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
97. *Cryptochironomus sp.* (Chironominae genuinae № 9 Lipina, 1926). Средняя Сылва, редок.
98. *Cladopelma fridmanae* (Tshernovskij, 1949). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
99. *Cladopelma gr. lateralis*. Средняя Сылва. Редок.
100. *Cryptotendipes holsatus* Lenz, 1959. Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
101. *Cryptotendipes nigronitens* (Edwards, 1929). Средняя Сылва. Редок.

102. *Demicryptochironomus vulneratus* (Zetterstedt, 1838). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
103. *Dicrotendipes nervosus* (Staeger, 1839) (= *Limnochironomus nervosus* Auct.). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
104. *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830). Среднее течение р.Сылвы, водоемы поймы.
105. *Endochironomus dispar* (Meigen, 1830). Средняя Сылва. Редок.
106. *Endochironomus impar* (Walker, 1856). Средняя Сылва. Редок.
107. *Endochironomus stackelbergi* Goetghebuer, 1935. Средняя Сылва. Редок.
108. *Glyptotendipes barbipes* (Staeger, 1839). Нижняя Сылва. Редок.
109. *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818). Нижняя Сылва. Обычен.
110. *Glyptotendipes gripekoveni* Kieffer, 1913. Литературные данные: Нижняя Сылва (Громов, 1959).
111. *Glyptotendipes paripes* (Edwards, 1929). Нижняя Сылва. Редок.
112. *Harnischia burganadzeae* (Tshernovskij, 1949). Средняя Сылва. Редок.
113. *Harnischia curtilamellata* (Malloch, 1915). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
114. *Harnischia fuscimana* Kieffer, 1921. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья). Обычен.
115. *Lipiniella araeicola* Shilova, 1961. Нижняя Сылва. Редок.
116. *Microchironomus tener* (Kieffer, 1918) (= *Leptochironomus tener* Auct.). Нижняя Сылва. Редок.
117. *Microtendipes pedellus* (De Geer, 1776). На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), многие притоки и водоемы поймы. Массовый вид.
118. *Nilothauma brayi* (Goetghebuer, 1921) (= *Kribioxenus brayi* Auct.). Средняя Сылва. Редок.
119. *Omisus caledonicus* (Edwards, 1932) (= *Microtendipes rezvoi* Tshernovskij, 1937). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
120. *Pagastiella orophila* (Edwards, 1929). Средняя Сылва. Редок.
121. *Parachironomus arcuatus* (Goetghebuer, 1921). Средняя Сылва. Редок.
122. *Paracladopelma camptolabis* (Kieffer, 1913). Средняя Сылва. Редок.
123. *Paracladopelma nais* (Townes, 1945). Средняя Сылва. Редок.
124. *Paralauterborniella nigrohalteralis* (Malloch, 1915). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
125. *Paratendipes albimanus* (Meigen, 1818). Средняя и Нижняя Сылва. Редок.
126. *Paratendipes nudisquama* (Edwards, 1929) (= *Paratendipes transcaucasicus* Tshernovskij, 1949). Средняя Сылва. Редок.
127. *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, 1921. Средняя Сылва (обычен), Нижняя Сылва и водоемы поймы (массовый вид).
128. *Polypedilum gr. convictum* (Walker, 1856). Средняя Сылва. Редок.

129. *Polypedilum exectum* Kieffer, 1915 (= *Pentapedilum exectum* Auct.). Средняя Сытва (редок), водоемы поймы (обычен).
130. *Polypedilum gr. nubeculosum* (Meigen, 1818). Средняя Сытва (обычен), Нижняя Сытва (массовый вид).
131. *Polypedilum nubifer* (Skuse, 1889) (= *Polypedilum aberrata* Tshernovskij, 1949). Средняя Сытва. Редок.
132. *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803) (= *Polypedilum brevantennatum* Tshernovskij, 1949). Средняя Сытва (обычен), Нижняя Сытва (массовый вид).
133. *Polypedilum sordens* (Van der Wulp, 1874) (= *Pentapedilum sordens* Auct.). Средняя Сытва. Редок.
134. *Polypedilum sp.* (Chironominae genuinae № 3 Lipina, 1926). Средняя Сытва, редок.
135. *Robackia demeijerei* (Kruseman, 1933). Литературные данные (как *Cryptochironomus demeijerei* auct.): нижнее течение р.Сытвы (Громов, 1959).
136. *Stenochironomus gibbus* (Fabricius, 1794). Средняя Сытва. Редок.
137. *Stictochironomus "connectens № 2"* (Lipina, 1926). Средняя Сытва. Редок.
138. *Stictochironomus crassiforceps* (Kieffer, 1922). Средняя и Нижняя Сытва. Редок.
139. *Stictochironomus gr. histrio* (Fabricius, 1794). Средняя Сытва, редок.
140. *Xenochironomus xenolabis* Kieffer, 1916. Средняя Сытва. Редок.

Триба Tanytarsini

141. *Cladotanytarsus gr. mancus* (Walker, 1856). На всем протяжении Сытвы (исключая верховья), во многих притоках. Массовый вид.
142. *Constempellina brevicosta* (Edwards, 1937). Средняя Сытва, редок.
143. *Micropsectra curvicornis* Tshernovskij, 1949. Средняя Сытва. Редок.
144. *Micropsectra gr. praecox* (Meigen, 1818). Литературные данные: нижнее течение р.Сытвы (Громов, 1959).
145. *Micropsectra recurvata* Goetghebuer, 1928. Средняя Сытва. Редок.
146. *Paratanytarsus austriacus* (Kieffer, 1924). Средняя Сытва. Редок.
147. *Paratanytarsus siderophila* (Zvereva, 1950). Средняя Сытва. Редок.
148. *Rheotanytarsus pentapoda* (Kieffer, 1909). Средняя и Нижняя Сытва. Обычен.
149. *Stempellina almi* (Brundin, 1947). Верхняя и Средняя Сытва. Редок.
150. *Stempellina bausei* (Kieffer, 1911). Средняя Сытва. Редок.
151. *Stempellinella minor* (Edwards, 1929). Средняя Сытва. Редок.
152. *Tanytarsus gr. mendax* Kieffer, 1925 (= *Tanytarsus gr. gregarius* Kieffer, 1909, part.). Средняя Сытва. Обычен.
153. *Tanytarsus gr. lestagei* Goetghebuer, 1922 (= *Tanytarsus gr. gregarius* Kieffer, 1909, part.). Средняя и Нижняя Сытва. Обычен.

154. *Tanytarsus gr. medius* Reiss et Fittkau, 1971 (= *Tanytarsus gr. gregarius* Kieffer, 1909, part.). Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
155. *Tanytarsus pallidicornis* (Walker, 1856). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
156. *Tanytarsus pseudolestagei* Shilova, 1976 (= *Tanytarsus gr. gregarius* Kieffer, 1909, part.). Средняя Сылва. Редок.
157. *Virgatanytarsus arduennensis* Goetghebuer, 1922 (= *Tanytarsus arduennensis* Auct.). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.

Приложение 2

СПИСОК РУЧЕЙНИКОВ р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА

I. Семейство Rhyacophilidae

1. *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840. Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Массовый вид. Известен только по личинкам.
2. *Rhyacophila sp. (? obliterata)* McLachlan, 1863). Верхняя Сылва, р.Чекарда. Редок. Известен только по личинкам.

II. Семейство Hydroptilidae

3. *Agraylea multipunctata* Curtis, 1834. Среднее течение Сылвы. Обычен. Известен только по личинкам.
4. *Allotrichia vilnensis* Raciecka, 1937. Среднее течение. Известен только по имаго. Взрослые насекомые с 28 июня по 7 июля.
5. *Hydroptila angulata* Mosely, 1922. Среднее течение Сылвы (заказник "Предуралье"). Известен только по имаго (26 августа).
6. *Hydroptila forcipata* Eaton, 1873. Среднее течение Сылвы (пос. Нижняя Баская). Известен по единственной находке имаго (самец, 24 июня).
7. *Hydroptila occulta* (Eaton, 1873). Среднее течение Сылвы (заказник "Предуралье"). Известен по единственной находке имаго (самец, 20 июля).
8. *Hydroptila simulans* Mosely, 1920. Средняя Сылва. Известен по многочисленным находкам имаго. Вылет с 24 июня по 30 июля.
9. *Ithytrichia lamellaris* Eaton, 1873. Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Имаго 30 июня.
10. *Orthotrichia costalis* Curtis, 1834. Средняя Сылва. Редок. Известен только по личинкам.
11. *Oxyethira flavicornis* Pictet, 1834. Средняя Сылва. Редок. Известен только по личинкам.
12. *Tricholeiochiton fagesii* Guinard, 1879. Средняя Сылва. очень редок. Известен только по личинкам.

III. Семейство Psychomyiidae

13. *Lype phaeopa* (Stephens, 1836). На всем протяжении Сылвы. Известен по многочисленным находкам имаго (с 24 мая по 13 июня).

14. *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781). Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Имаго с 28 мая по 22 июня.

IV. Семейство Polycentropodidae

15. *Cyrnus trimaculatus* (Curtis, 1834). Водоемы поймы. Обычен. Имаго 10 июля.
16. *Holocentropus picicornis* (Stephens, 1836). Средняя Сылва. Известен только по имаго (24 и 25 июня).
17. *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва (пос. Сылва). Известен по многочисленным находкам имаго (9 июня). Развитие личинок, вероятно, протекает в Сылвенском пруду.
18. *Plectrocnemia conspersa* (Curtis, 1834). Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Обычен. Известен только по личинкам.
19. *Polycentropus flavomaculatus* Pictet, 1834. На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Обычен. Имаго с 28 мая по 11 августа.

V. Семейство Hydropsychidae

20. *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834). Средняя Сылва (массовый), Нижняя Сылва (редок). Имаго с 4 июня по 7 августа.
21. *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834). Верхняя Сылва и небольшой участок среднего течения ниже Сылвенского пруда. Массовый вид. Имаго с 26 июня по 20 августа.
22. *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865. Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Имаго с 28 мая по 13 июня.
23. *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834). На всем протяжении Сылвы (кроме верховьев). Обычен, в среднем течении – массовый вид. Отмечен во многих притоках типа гипоритрала. Имаго с 28 мая по 4 июня.

VI. Семейство Phryganeidae

24. *Agrypnia pagetana* Curtis, 1835. Средняя Сылва. Известен только по имаго (с 28 мая по 17 июня). Развитие личинок, скорее всего, протекает в водоемах поймы.
25. *Oligotrichia striata* (Linnaeus, 1758). Верхняя Сылва. Известен только по имаго (25 и 28 мая). Вероятно, личинки развиваются в Пермьяковском пруду.
26. *Phryganea grandis* Linnaeus, 1758. Водоемы поймы. Обычен. Имаго с 20 июня по 13 июля.
27. *Semblis atrata* (Gmelin, 1789). Верхняя и Средняя Сылва. Известен только по имаго (27 мая и 18 июля). Вероятно, личинки развиваются в Пермьяковском пруду и водоемах поймы.

VII. Семейство Molannidae

28. *Molanna angustata* Curtis, 1834. Верхняя и Средняя Сылва, малые притоки. Имаго обычны (с 26 мая по 4 августа), личинки редки.

VIII. Семейство Sericostomatidae

29. *Notidobia ciliaris* (Linnaeus, 1761). Верхняя и Средняя Сылва. Имаго многочисленны (с 14 мая по 30 июня), личинки очень редки.

IX. Семейство Leptoceridae

30. *Athripsodes albifrons* (Linnaeus, 1758). Среднее течение Сылвы. Обычен. Имаго с 9 июня по 11 августа.
31. *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836). Средняя Сылва. Обычен. Имаго с 18 июня по 3 июля.
32. *Athripsodes cinereus* (Curtis, 1834). Средняя Сылва. Обычен. Имаго с 15 июня по 20 июля.
33. *Athripsodes commutatus* (Rostock, 1874). Средняя Сылва. Обычен. Имаго с 16 июля по 4 августа.
34. *Ceraclea alboguttata* (Hagen, 1860). Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Известен по имаго. Вылет с 5 по 26 августа.
35. *Ceraclea annulicornis* (Stephens, 1836). Верхняя и Средняя Сылва. Известен по многочисленным находкам имаго. Вылет с 24 мая по 10 июня.
36. *Ceraclea dissimilis* (Stephens, 1836). Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Известен по имаго (30 июля).
37. *Ceraclea excisa* (Morton, 1904). Средняя Сылва (пос. Чекарда). Известен по одному экземпляру имаго (самец, 14 июля).
38. *Ceraclea nigronevosa* (Retzius, 1783). Верхняя и Средняя Сылва. Известен по многочисленным находкам имаго (с 24 по 30 мая).
39. *Mystacides azureus*, (Linnaeus, 1761). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен. Имаго с 16 июня по 10 июля.
40. *Mystacides niger* (Linnaeus, 1758). Средняя и Нижняя Сылва. Редок. Имаго с 3 июля по 4 августа.
41. *Oecetis notata* (Rambur, 1842). Средняя и Нижняя Сылва. Редок. Имаго с 9 июля по 7 августа.
42. *Triaenodes detruncatus* Martynov, 1924. Средняя Сылва. Очень редок. Имаго с 30 июля по 11 августа.

X. Семейство Brachycentridae

43. *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834. Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Взрослые насекомые отмечены в долине Верхней Сылвы. Имаго с 17 по 29 мая.

XI. Семейство Lepidostomatidae

44. *Lepidostoma hirtum* (Fabricius, 1775). Средняя Сылва, обычен. Имаго с 15 июня по 15 июля.

XII. Семейство Goeridae

45. *Goera pilosa* (Fabricius, 1775). Средняя и Нижняя Сылва. В 1994 и 1995 гг. – массовый вид; в другие годы исследований был редок. Имаго с 28 мая по 14 августа.
46. *Silo pallipes* (Fabricius, 1775). Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Массовый вид. Известен только по личинкам.

XIII. Семейство *Apataniidae*

47. *Apatania crymophila* McLachlan, 1880. Личинки населяют верховья Сылвы, а также притоки типа кренали и эпиритрали. Обычен. Имаго 10 июля.

XIV. Семейство *Limnephilidae*

48. *Anabolia soror* McLachlan, 1875. Средняя Сылва и водоемы поймы. Обычен на заиленных грунтах в защищенных от течения местах. Известен только по личинкам.
49. *Chilostigma sieboldi* McLachlan, 1876. Среднее течение (заказник "Предуралье"). Известен по единственному экземпляру имаго (самка, 18 апреля).
50. *Halesus radiatus* (Curtis, 1834). Верхняя Сылва. Массовый вид. Известен только по личинкам.
51. *Hydatophylax infumatus* McLachlan, 1865. Средняя Сылва (Вогулковские мосты). Известен по единственному экземпляру имаго (самец, 29 июня).
52. *Limnephilus decipiens* (Kolenati, 1848). Верхняя Сылва. Известен только по имаго, собранным в долине реки 25 мая. Возможно, эти лимнофильные насекомые вылетают из Пермьковского пруда.
53. *Limnephilus dispar* McLachlan, 1875. Верхняя Сылва. Известен только по имаго, собранным в долине реки. Вылет 25 мая.
54. *Limnephilus extricatus* McLachlan, 1865. Верхняя и Средняя Сылва. Известен по многочисленным имаго, собранным в пойме. Возможно, личинки этого вида развиваются в пойменных водоемах. Вылет взрослых насекомых с 24 мая по 25 июня.
55. *Limnephilus fuscicornis* (Rambur, 1842). Средняя Сылва (окрестности пос. Чекарда). Известен по одной находке имаго (самец, 30 июня).
56. *Limnephilus fuscinervis* (Zetterstedt, 1840). Средняя Сылва (окрестности пос. Чекарда). Известен по одной находке имаго (самец, 13 июля).
57. *Limnephilus rhombicus* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва. Имаго многочисленны в пойме реки. По-видимому, личинки развиваются в старицах. Вылет взрослых насекомых с 20 июня по 20 июля.
58. *Nemotaulius punctatolineatus* (Retzius, 1783). Верхняя Сылва. Известен по имаго (самец и самка, 25 мая). Возможно, эти насекомые вылетают из Пермьковского пруда.
59. *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834). Верхняя Сылва и некоторые притоки типа метаритрали (массовый вид). Средняя Сылва (первые 30 – 40 км, единично). Имаго 13 августа.
60. *Potamophylax rotundipennis* (Brauer, 1857). Верхняя и Средняя Сылва, притоки типа эпиритрали. Очень редок. Известен только по личинкам.
61. *Rhadicoleptus alpestris* (Kolenati, 1848). Средняя Сылва (окрестности пос. Роцца). Известен по единственной находке имаго самца (19 июня). Скорее всего, выплод этих насекомых происходит в водоемах поймы.

СПИСОК ПОДЕНОК р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА**I. Семейство Siphonuridae**

1. *Siphonurus aestivalis* Eaton, 1903. Водоемы поймы. Обычен.
2. *Siphonurus alternatus* Say, 1824. Водоемы поймы. Обычен. Имаго с 4 июля по 1 августа.
3. *Siphonurus lacustris* Eaton, 1870. Водоемы поймы. Обычен.
4. *Parameletus chelifer* Bengtsson, 1908. Средняя Сылва, водоемы поймы. Тривиальный вид. Имаго с 13 июня по 19 августа.

II. Семейство Baetidae

5. *Baetis digitatus* Bengtsson, 1912. Река Медянка (приток Сылвы третьего порядка). Известен по единственной находке имаго (самка, 9 июня).
6. *Baetis fuscatus* (Linnaeus, 1761). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен. Имаго с 10 июня по 7 июля.
7. *Baetis inexpectatus* (Tshernova, 1928). Средняя Сылва. До 1998 г. не регистрировался. В 1998 – 2000 гг. обычен.
8. *Baetis muticus* (Linnaeus, 1758). Верхняя и Средняя Сылва, многие притоки типа эпи- и метаритрали (обычен). Нижняя Сылва (редок). Имаго с 25 мая по 3 сентября.
9. *Baetis niger* (Linnaeus, 1761). Средняя Сылва. Известен по единственной находке имаго (самец, 25 июня).
10. *Baetis rhodani* (Pictet, 1845). Верхняя Сылва и притоки типа эпи- и метаритрали (массовый вид). Имаго с 25 мая по 11 июля.
11. *Baetis scambus* Eaton, 1870. Средняя и Нижняя Сылва. Обычен. Имаго с 8 мая по 21 июля.
12. *Baetis vernus* Curtis, 1830. На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Массовый вид. Имаго со 2 июня по 16 сентября.
13. *Cloeon bifidum* Bengtsson, 1912. Средняя Сылва и водоемы поймы. Обычен. Имаго с 14 июня по 7 августа.
14. *Cloeon dipterum* Linnaeus, 1776. В пойменных водоемах, на растительности. Тривиальный вид. Имаго в июне.
15. *Cloeon luteolum* (Mueller, 1776). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Тривиальный вид. Имаго с 27 мая по 27 июня.
16. *Cloeon pulchrum* (Eaton, 1885). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Имаго с 17 июня по 3 сентября.

III. Семейство Heptageniidae

17. *Ecdyonurus affinis* Eaton, 1883. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Известен по одному экземпляру имаго (самец, 7 августа).
18. *Ecdyonurus aurantiacus* (Burmeister, 1839). Средняя и Нижняя Сылва. Редок. Имаго с 14 по 21 июля.

19. *Ecdyonurus joernensis* Bengtsson, 1909. Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Редок. Имаго с 23 июля по 19 сентября.
20. *Heptagenia coeruleans* Rostock, 1878. На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Обычен. Имаго с 28 мая по 30 июля.
21. *Heptagenia flava* Rostock, 1878. Верхняя и Средняя Сылва. Личинки обычны на погруженной древесине. Имаго с 22 июня по 25 июля.
22. *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1783). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Тривиальный вид. Имаго с 28 мая по 13 июля.
23. *Heptagenia sulphurea* (Mueller, 1776). На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Массовый вид. Имаго с 2 июня по 29 июля.

IV. Семейство Ephemeridae

24. *Ephemera lineata* Eaton, 1870. Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Имаго с 28 мая по 21 июля.
25. *Ephemera vulgata* Linnaeus, 1758. Верхняя Сылва и водоемы поймы, на заиленном грунте. Тривиальный вид. Имаго с 27 мая по 3 июля.

V. Семейство Polymitarcyidae

26. *Ephoron virgo* (Olivier, 1791). Средняя Сылва. До 1995 г. не регистрировался. В 1995 г. известен по четырем находкам имаго (заказник "Предуралье") и личинке из желудка хариуса (пос. Лек). В1997 – 2000 гг. – массовый вид. Имаго с 24 июля по 12 августа.

VI. Семейство Potamanthidae

27. *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767). Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид. Имаго с 21 июня по 8 июля.

VII. Семейство Caenidae

28. *Brachycercus harrisella* Curtis, 1834. Средняя Сылва. Личинки на заиленных песчаных грунтах рипали (единично).
29. *Caenis horaria* (Linnaeus, 1758). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Тривиальный вид. Имаго во второй половине июня.
30. *Caenis macrura* Stephens, 1835. На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Массовый вид. Имаго с 9 июня по 16 сентября.
31. *Caenis pseudorivulorum* Keffermuller, 1960. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Известен только по имаго (30 июля).
32. *Caenis rivulorum* Eaton, 1884. Средняя Сылва. Известен по многочисленным находкам имаго (вторая половина июня).

VIII. Семейство Leptophlebiidae

33. *Habrophlebia lauta* McLachlan, 1884. Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали (обычен), Средняя Сылва (редок). Имаго с 12 июня по 16 июля.
34. *Leptophlebia marginata* (Linnaeus, 1768). Водоемы поймы (редок). Имаго с 25 мая по 14 июля.

35. *Leptophlebia submarginata* (Stephens, 1835). Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали (обычен), Средняя Сылва (редок). Имаго с 19 мая по 11 июля.

IX. Семейство EphemereUidae

36. *EphemereUa aurivillii* Bengtsson, 1908. Верховья Сылвы и ее верхнее течение, водоемы типа кренали. Личинки в скоплениях листового опада, на слабом течении. Обычен.
37. *EphemereUa ignita* (Poda, 1761). На всем протяжении Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Тривиальный вид. Имаго с 25 мая по 7 августа.

Приложение 4

СПИСОК ВЕСНЯНОК р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА

I. Семейство Perlodidae

1. *Diura bicaudata* (Linnaeus, 1758). Река Чекарда (приток Средней Сылвы). Известен по одной личинке.
2. *Isoenus nubecula* Newman, 1833. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Массовый вид. Имаго во второй половине апреля.
3. *Isoeperla difformis* (Klapalek, 1909). Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Массовый вид. Имаго во второй половине апреля.
4. *Isoeperla grammatica* (Poda, 1761). Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Обычен. Имаго 26 июня.
5. *Perlodes dispar* Rambur, 1842. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Обычен. Имаго во второй половине апреля.

II. Семейство ChloroperUidae

6. *Siphonoperla burmeisteri* (Pictet, 1839). Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Обычен. Имаго в конце мая.

III. Семейство Taeniopterygidae

7. *Brachyptera braueri* Klapalek, 1900. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"), р.Бабка (приток Нижней Сылвы). Только в холодное время года. Обычен. Имаго во второй половине апреля и мае.
8. *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Массовый вид. Имаго с 31 марта по 29 апреля.

IV. Семейство Nemouridae

9. *Amphinemura borealis* (Morton, 1894). Верхняя Сылва и притоки типа эпи- и метаритрали. Обычен. Имаго с 25 мая по 16 июня.
10. *Nemoura avicularis* Morton, 1894. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Известен по имаго (самец и самка, 18 апреля).
11. *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783). Верхняя Сылва, притоки типа эпи- и метаритрали. Тривиальный вид. Имаго в мае и первой половине июня.

12. *Nemoura dubitans* Morton, 1894. Креналь р.Медянки. Известен только по имаго (24 и 26 мая).
13. *Nemoura flexuosa* Aubert, 1949. Верховья Сылвы. Известен только по имаго (два самца, 25 мая).
14. *Nemurella pictetii* Klapalek, 1898. Креналь р.Медянки. Известен только по имаго (24 – 26 мая).

V. Семейство Capniidae

15. *Capnia atra* Morton, 1896. Средняя Сылва (заказник "Предуралье"). Только в холодное время года. Обычен. Имаго с 31 марта по 29 апреля.
16. *Capnopsis schilleri* (Rostock, 1892). Верховья Сылвы и водоемы типа кренали (редок). Имаго 25 мая.

VI. Семейство Leuctridae

17. *Leuctra fusca* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва. Личинки развиваются летом. Обычен. Имаго в конце августа и начале сентября.
18. *Leuctra hippopus* Kempny, 1899. Верховья Сылвы. Известен только по имаго (самец и самка, 25 мая).

Приложение 5

СПИСОК СТРЕКОЗ р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА

I. Семейство Calopterygidae

1. *Calopteryx splendens* (Harris, 1782). Средняя Сылва, обычен. Имаго в июле.
2. *Calopteryx virgo* (Linne, 1758). Средняя Сылва, обычен. Имаго в июле.

II. Семейство Lestidae

3. *Lestes dryas* Kirby, 1890. Водоемы поймы, обычен. Имаго с 10 июня по 29 июля.
4. *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823). Средняя Сылва (пос. Чекарда). Известен по одной находке имаго (самец, 14 июля). Личинки, скорее всего, развиваются в водоемах поймы.

III. Семейство Platycnemidae

5. *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771). Средняя Сылва, массовый вид. Имаго во второй половине июня и в июле.

IV. Семейство Coenagrionidae

6. *Coenagrion hastulatum* (Charpentier, 1825). Бассейн Нижней Сылвы (окрестности пос. Медянка, озера Карасье и Мочище). Имаго с 26 мая по 16 июля.
7. *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758). Берег р.Барды (приток Средней Сылвы). Известен по единственной находке (имаго, самец, 13 июня).
8. *Erythromma najas* (Hansemann, 1823). Водоемы поймы, на растительности, редок. Имаго не зарегистрированы.

V. Семейство Gomphidae

9. *Gomphus vulgatissimus* (Linne, 1758). Средняя Сылва и водоемы поймы (массовый вид), Нижняя Сылва (единично). Имаго в конце июня и в июле.
10. *Onychogomphus forcipatus* (Linne, 1758). Средняя Сылва, массовый вид. Имаго с 17 июля по 7 августа.

VI. Семейство Aeschnidae

11. *Aeschna grandis* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва (окрестности пос. Чекарда). Вид известен только по имаго (самец и самка, 14 июля 1995 г.).
12. *Aeschna juncea* (Linne, 1758). Водоемы поймы, обычен. Имаго с 10 июля по 16 августа.
13. *Anax imperator* Leach, 1815. Водоемы поймы, обычен. Имаго в начале августа.
14. *Brachytron pratense* (Mueller, 1764). Средняя Сылва (окрестности пос. Платоново). Имаго (самец) 12 июля 2001 г.

VII. Семейство Libellulidae

15. *Sympetrum flaveolum* (Linne, 1775). Водоемы поймы, обычен. Имаго с 8 июля по 7 августа.
16. *Sympetrum meridionale* Selys, 1841. Водоемы поймы, редок. Известен только по личинкам.
17. *Sympetrum vulgatum* (Linne, 1758). Водоемы поймы, обычен. Имаго с 8 июля по 12 августа.

Приложение 6

СПИСОК МОЛЛЮСКОВ р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА**КЛАСС BIVALVIA****I. Семейство Unionidae**

1. *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва. Известен по одному экземпляру.
2. *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Массовый вид.
3. *Colletopterum ponderosum* (C.Pfeiffer, 1825). Верхняя Сылва. Обычен.
4. *Crassiana cyprinorum* (Bourguignat in Locard, 1882). Средняя Сылва. Редок.
5. *Crassiana crassa* (Philipsson in Retzius, 1788). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
6. *Crassiana musiva* (Spengler, 1793). Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид.
7. *Crassiana nana* (Lamarck, 1819). Средняя Сылва. Единичен.
8. *Pseudanodonta kletti* (Rossmassler, 1835). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Массовый вид.
9. *Tumidiana conus* (Spengler, 1793). Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид.
10. *Tumidiana muelleri* (Rossmassler, 1836). Средняя Сылва. Редок.
11. *Tumidiana tumida* (Philipsson in Retzius, 1788). Средняя Сылва. Редок.

12. *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Массовый вид.
 13. *Unio rostratus* Lamarck, 1799. Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Массовый вид.

II. Семейство Dreissenidae

14. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Нижнее течение р.Сылвы. Известен по трем сеголеткам и, возможно, не является постоянным представителем сылвенской малакофауны.

III. Семейство Sphaeriidae

15. *Cyrenastrum draparnaldi* (Clessin, 1879). Средняя Сылва, водоемы поймы. Редок.
 16. *Cyrenastrum galitzinianum* (Clessin, 1877). Средняя Сылва. Редок.
 17. *Cyrenastrum scaldianum* (Normand, 1844). Средняя и Нижняя Сылва, притоки типа гипотриали и эпипотамали, водоемы поймы. Обычен.
 18. *Cyrenastrum solidum* (Normand, 1844). Кишертско-Кунгурский участок Средней Сылвы (единичен), Нижняя Сылва (обычен).
 19. *Musculium ryckholti* Normand, 1844. Водоемы поймы. Обычен.
 20. *Nucleocyclus radiatum* (Clessin in Westerlund, 1877). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен.
 21. *Rivicoliana rivicola* (Lamarck, 1818). Кишертско-Кунгурский участок Средней Сылвы (единичен), Нижняя Сылва (обычен).
 22. *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
 23. *Sphaerium westerlundii* Clessin in Westerlund, 1873. Средняя Сылва. Редок.

IV. Семейство Pisidiidae

24. *Neopisidium torquatum* (Stelfox, 1918). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
 25. *Pisidium amnicum* (Mueller, 1774). На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычный (в рипали – массовый) вид.

V. Семейство Euglesidae

26. *Euglesa ponderosa* (Stelfox, 1918). Нижняя Сылва. Обычен.
 27. *Henslowiana suecica* (Clessin in Westerlund, 1873). Средняя и Нижняя Сылва, многие притоки и водоемы поймы. Обычен.
 28. *Pseudeuopera* sp. Средняя Сылва. Единичен.

КЛАСС GASTROPODA

VI. Семейство Viviparidae

29. *Contectiana contecta* (Millet, 1813). Нижняя Сылва. Редок.
 30. *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758). Кишертско-Кунгурский участок среднего течения Сылвы (очень редок). Нижняя Сылва (массовый вид).

VII. Семейство Valvatidae

31. *Cincinna antiqua* (Sowerby, 1838). Средняя Сылва. Единичен.
32. *Cincinna depressa* (C.Pfeiffer, 1828). На всем протяжении р.Сылвы, в притоках и водоемах поймы. Обычен.
33. *Cincinna frigida* (Westerlund, 1873). Средняя Сылва. Единичен.
34. *Cincinna piscinalis* (Mueller, 1774). На всем протяжении р.Сылвы, в притоках и водоемах поймы. Обычен.
35. *Cincinna pulchella* (Studer, 1820). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Редок.

VIII. Семейство Bithyniidae

36. *Bithynia curta* (Garnier in Picard, 1840). Средняя Сылва. Единичен.
37. *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758). Средняя и Нижняя Сылва, многие притоки и водоемы поймы. Обычный (местами – массовый) вид.
38. *Opisthorchophorus hispanicus* (Servain, 1880). Средняя Сылва. Единичен.

IX. Семейство Acroloxidae

39. *Acroloxus oblongus* (Lightfoot, 1786). Средняя и Нижняя Сылва, многие притоки и водоемы поймы. Преимущественно на водной растительности. Обычен.

X. Семейство Lymnaeidae

40. *Lymnaea ampullacea* (Rossmassler, 1835). Средняя Сылва. Редок.
41. *Lymnaea atra* (Schranck, 1803). Средняя Сылва. Редок.
42. *Lymnaea auricularia* (Linnaeus, 1758). На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Массовый вид.
43. *Lymnaea balthica* (Linnaeus, 1758). На всем протяжении Сылвы (исключая верховья), во многих притоках. Обычен.
44. *Lymnaea fontinalis* (Studer, 1820). Средняя Сылва. Редок.
45. *Lymnaea fragilis* (Linnaeus, 1758). Водоемы поймы. Обычен.
46. *Lymnaea jacutica* Starobogatov et Streletzkaia, 1967 (?). Средняя Сылва. Единичен. Присутствие вида требует подтверждения специалистами.
47. *Lymnaea lagotis* (Schranck, 1803). Средняя Сылва, водоемы поймы. Редок.
48. *Lymnaea mucronata* (Held, 1836). Средняя Сылва. Единичен.
49. *Lymnaea palustris* (Mueller, 1774). Средняя Сылва. Редок.
50. *Lymnaea patula* (E.M.Costa, 1778). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен.
51. *Lymnaea psilia* (Bourguignat, 1862). Средняя Сылва. Единичен.
52. *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758). Водоемы поймы. Массовый вид.
53. *Lymnaea tumida* (Heeld, 1836). Средняя и Нижняя Сылва. Массовый вид.

XI. Семейство Bulinidae

54. *Planorbarius banaticus* (Lang, 1856). Водоемы поймы. Обычен.
 55. *Planorbarius purpura* (Mueller, 1774). Водоемы поймы. Обычен.

XII. Семейство Planorbidae

56. *Ancylus fluviatilis* Mueller, 1774. На всем протяжении Сылвы, во многих притоках. Массовый вид.
 57. *Anisus acronicus* (Ferussac, 1807). Средняя Сылва. Редок.
 58. *Anisus albus* (O.F.Mueller, 1774). Средняя Сылва. Редок.
 59. *Anisus crassus* (Da Costa, 1778). Средняя Сылва. Редок.
 60. *Anisus draparnaldi* (Sheppard, 1823). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен.
 61. *Anisus leucostoma* (Millet, 1813). Средняя Сылва. Единичен.
 62. *Anisus stroemi* (Westerlund, 1881). Средняя Сылва, водоемы поймы. Редок.
 63. *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва (редок), водоемы поймы (обычен).
 64. *Armiger crista* (Linnaeus, 1758). Средняя Сылва, водоемы поймы. Редок.
 65. *Planorbis umbilicatus* Mueller, 1774. Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Редок.
 66. *Segmentina montgazoniana* Bourguignat in Servain, 1881. Средняя Сылва. Редок.
 67. *Segmentina nitida* (Mueller, 1774). Средняя Сылва, водоемы поймы. Редок.

Приложение 7

СПИСОК ОЛИГОХЕТ р.СЫЛВЫ И ВОДОЕМОВ ЕЕ БАССЕЙНА**I. Семейство Branchiobdellidae**

1. *Branchiobdella* sp. Средняя Сылва. Очень редок.

II. Семейство Lumbriculidae

2. *Lumbriculus variegatus* (O.F.Mueller, 1773). Средняя и Нижняя Сылва. Обычен.
 3. *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862. Нижняя Сылва. Обычен.

III. Семейство Naididae

4. *Chaetogaster diaphanus* (Gruith, 1828). Средняя Сылва и водоемы поймы. Редок.
 5. *Nais barbata* O.F.Mueller, 1773. Средняя Сылва. Обычен.
 6. *Nais bretscheri* Michaelsen, 1899. Средняя Сылва. Обычен.
 7. *Nais communis* Piguët, 1906. Средняя Сылва. Обычен.
 8. *Nais elinguis* O.F.Mueller, 1773. Нижняя Сылва. Редок.
 9. *Nais pseudoptusa* Piguët, 1906. Средняя Сылва. Обычен.

10. *Nais simplex* Piguët, 1906. Нижняя Сылва. Редок.
11. *Nais variabilis* Piguët, 1906. Средняя Сылва. Обычен.
12. *Ophidonais serpentina* (O.F.Mueller, 1773). Верхняя и Средняя Сылва. Обычен.
13. *Pristina aequiseta* Bourne, 1891. Нижняя Сылва. Редок.
14. *Pristina bilobata* (Bretscher, 1903). Средняя Сылва. Обычен.
15. *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен.
16. *Uncinaiis uncinata* (Oersted, 1842). Верхняя и Средняя Сылва, верховья, многочисленные70 мелкие притоки (преимущественно горные). Обычен.

IV. Семейство Propappidae

17. *Propappus volki* Michaelsen, 1915. На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычен.

V. Семейство Tubificidae

18. *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862. На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычен, в прибрежье и старицах – массовый вид.
19. *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, 1868. Нижняя Сылва и водоемы поймы. Массовый вид.
20. *Limnodrilus udekemianus* Claparede, 1862. На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычен, в прибрежье и старицах – массовый вид.
21. *Rhyacodrilus coccineus* (Vejd, 1875). Нижняя Сылва. Обычен.
22. *Pelosclex ferox* (Eisen, 1879). На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычен.
23. *Potamoithrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901) Нижняя Сылва. Обычен.
24. *Potamoithrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902. Средняя Сылва. Редок.
25. *Psammoryctides albicola* (Michaelsen, 1901). Средняя Сылва. Редок.
26. *Tubifex newaensis* (Michaelsen, 1902). Средняя и Нижняя Сылва, водоемы поймы. Обычен, в прибрежье и старицах – массовый вид.
27. *Tubifex tubifex* (O.F.Mueller, 1773). На всем протяжении р.Сылвы, во многих притоках и водоемах поймы. Обычен, в прибрежье и старицах – массовый вид.

Составляющие спектра питания (в % по объему) грунтоедов Средней и Нижней Сылвы

Тонкий детрит	Песок	Водоросли
52,6±6,3	44,0±4,8	3,4±0,2

Составляющие спектра питания (в % по объему) собирателей + соскребателей Верхней Сылвы

Биотоп	Группы	Компоненты пищи			
		Тонкий детрит	Песок	Водоросли	Животные
Перекаат	Поденки	5,2±2,7	0,8±0,4	94,0±2,6	0
	Ручейники	7,0±3,6	1,0±0,6	92,0±2,1	0
	Хирономиды	6,0±3,8	0,7±0,6	92,3±2,7	1,0±0,6
Плес	Поденки	22,0±5,5	2,6±0,3	75,4±12,9	0
	Ручейники	26,0±6,1	2,0±0,3	72,0±13,6	0
	Хирономиды	21,9±9,9	1,8±0,3	74,9±11,9	1,4±0,8

Составляющие спектра питания (в % по объему) собирателей + соскребателей Средней Сылвы

Биотоп	Группы	Компоненты пищи			
		Тонкий детрит	Песок	Водоросли	Животные
Перекаат	Поденки	68,0±5,9	13,5±1,0	18,5±4,9	0
	Ручейники	70,0±6,1	12,0±0,9	18,0±5,1	0
	Хирономиды	57,3±7,6	12,8±5,0	29,2±3,2	3,7±2,3
Плес	Поденки	69,5±6,1	25,0±5,7	6,4±2,2	0
	Ручейники	63,5±6,4	29,0±9,9	7,5±3,0	0
	Хирономиды	56,2±6,7	20,8±4,4	20,1±5,4	2,8±1,2

Составляющие спектра питания (в % по объему) собирателей + соскребателей Нижней Сылвы

Группы	Компоненты пищи			
	Тонкий детрит	Песок	Водоросли	Животные
Поденки	74,4±6,5	24,1±2,1	1,5±0,4	0
Ручейники	69,6±7,0	29,0±3,0	1,4±0,7	0
Хирономиды	74,8±8,9	19,9±2,4	1,5±0,5	3,8±1,8

**Составляющие спектра питания (в % по объему) измельчителей
(плесы Верхней Сылвы)**

Грубый детрит	Тонкий детрит	Песок	Водоросли
80,7±1,3	14,0±2,7	4,7±0,7	0,7±0,6

**Составляющие спектра питания (в % по объему) фильтраторов – ручейников
H. angustipennis (Верхняя Сылва)**

Тонкий детрит	Грубый детрит	Песок	Водоросли	Животные
61,0±4,6	8,0±2,4	17,0±1,3	5,7±1,4	8,3±1,9

**Составляющие спектра питания (в % по объему) фильтраторов – ручейников семейства
Hydropsychidae (Средняя и Нижняя Сылва)**

Размерные группы (мг)	Компоненты пищи				
	Тонкий детрит	Грубый детрит	Песок	Водоросли	Животные
1 – 10	71,4± 5,5	0,2±0,1	22,8±4,7	3,5±1,7	2,5±1,3
10 – 30	71,0±8,2	1,9±1,3	18,7±7,9	4,1±1,9	4,5±2,1
30 – 50	62,2±4,8	3,2±1,0	15,3±4,3	5,4±1,7	14,0±3,1

Составляющие спектра питания (в % по объему) всеядных видов личинок хирономид

Животные	Тонкий детрит	Песок	Водоросли
49,0±9,6	31,3±8,4	6,3±2,7	13,3±4,6

**Составляющие спектра питания (в % по объему) личинок веснянок
семейства *Perlodidae* (Средняя Сылва)**

Размерные группы (мг)	Компоненты пищи			
	Тонкий детрит	Песок	Водоросли	Животные
1 – 10	23,4±13,3	5,9±3,3	7,0±3,3	63,7±14,6
10 – 30	25,9±12,2	6,5±3,1	26,7±10,9	41,0±17,0
30 – 50	24,0±5,9	6,0±1,5	39,5±1,0	31,1±19,4
Более 50	46,5±10,2	12,4±2,6	41,0±19,4	0

**Составляющие животного компонента пищи (% по весу) массовых видов всеядных и
плотоядных беспозвоночных р.Сылвы**

Вид (размерная группа)	Хиро- номиды	Поден- ки	Ручей- ники	Олиго- хеты	Прочие
<i>E. octoculata</i> (1,5 – 10 мг)	17	–	–	79,5	3,5
<i>E. octoculata</i> (10 – 40 мг)	75	1	11	12	1
<i>E. octoculata</i> (более 40 мг)	44	9	28	15	4
<i>P. flavomaculatus</i> (до 10 мг)	83	3	12	–	2
<i>C. trimaculatus</i> (до 10 мг)	100	–	–	–	–
<i>O. forcipatus</i> (до 30 мг)	73	27	–	–	–
<i>O. forcipatus</i> (более 30 мг)	8	41	46	–	5
<i>G. vulgatissimus</i> (до 30 мг)	100	–	–	–	–
<i>G. vulgatissimus</i> (более 30 мг)	13	–	81	–	6
<i>Hydropsychidae</i> (10 – 45 мг)	36	6	46	–	12
<i>Perlodidae</i> (1 – 10 мг)	39	28	31	–	2
<i>Perlodidae</i> (10 – 50 мг)	46	12	36	–	6
<i>R. nubila</i> (10 – 30 мг)	84	14	2	–	–
<i>Ceraclea sp.</i> (до 10 мг)	100	–	–	–	–
<i>Chironomidae</i> (до 5 мг)	89	–	–	11	–
<i>Sialis sp.</i> (до 10 мг)	92	7	1	–	–

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алекин О.А. Химический анализ вод суши. Л., 1954. 540 с.
- Алексеевнина М.С., Преснова Е.В. Хируномиды малых рек Урала в зонах гидромеханизированных работ // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. Пермь, 1988. С. 13 – 18.
- Алимов А.Ф. Зависимость скорости энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 5-20.
- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 248 с.
- Алимов А.Ф. Соотношение между трофическими уровнями в сообществах пресноводных животных // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 4. С. 435 – 444.
- Алимов А.Ф. Исследования биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 3 – 9.
- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989. 156 с.
- Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, № 6. С. 3 – 12.
- Алимов А.Ф. Сезонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 2. С. 3 – 9.
- Алимов А.Ф., Бульон В.В., Гутельмахер Б.Л., Иванова М.Б. Методы изучения участия гидробионтов в процессах самоочищения водоемов // Роль гидробионтов в очистке сточных вод. Фрунзе, 1977. С. 3 – 42.
- Байкова О.Я. Поденки (Ephemeroptera) Бассейна Амура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1970. 17 с.
- Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хируномид в континентальных водоемах. Л., 1987. 179 с.
- Бельтюкова К.Н. К изучению кровососущих мошек Молотовской области // Учен. зап. Молотовского ун-та. 1955. Т. VII. Вып. 3. С. 23 – 43.
- Боброва О.А. Сезонная динамика бентоса р.Очер Пермской области // Учен. зап. Пермского ун-та. Пермь, 1969. Т. 179. С. 198 – 212.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток, 1994. 209 с.
- Винберг Г.Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера: К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение 1 // Тр. лимн. станции в Косине. 1934. Т. 18. С. 5 – 24.
- Волга и ее жизнь / Под ред. Ф.Д.Мордухай-Болтовского. Л., 1978. 349 с.
- Вшивкова Т.С. Вислокрылки (Megaloptera, Sialidae) Европы и Кавказа // Энтомол. обозрение. 1985. Т. 64, № 1. С. 146 – 157.

- Галимов В.Р. Влияние климата, рельефа и растительности на вирусофорность таежных клещей и биологические свойства возбудителя клещевого энцефалита // Условия существования очагов клещевого энцефалита в Западной Сибири. Л., 1974. С. 8 – 13.
- Герд С.В. К вопросу о принципах биомического картирования озер // Тр. проблемных и тематических совещаний Зоолог. ин-та АН СССР. Л., 1951. Вып. 1. Проблемы гидробиологии внутренних вод. С. 131 – 134.
- Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 49 с.
- Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. СПб., 2000. 295 с. (Тр. Зоолог. ин-та Российской АН, № 284).
- Грезе В.Н. О закономерностях распределения донной фауны р.Енисей // Труды проблемных и тематических совещаний Зоолог. ин-та АН СССР. М.; Л., 1954. Вып. 2. Проблемы гидробиологии внутренних вод. С. 68 – 74.
- Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИИОРХ. 1957. Т. 41. 236 с.
- Громов В.В. Донная фауна нижнего течения р.Сылвы // Изв. ест.-науч. ин-та при Пермском ун-те. 1959. Т. 14. Вып. 3. С. 67 – 83.
- Громов В.В. Гидробиологическая характеристика верховой Ирени // Учен. зап. Пермского ун-та. 1960. Т. 13. Вып. 1. С. 63 – 73.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л., 1940. 992 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М., 1960. 191 с.
- Жильцова Л.А., Тесленко В.А. Веснянки Plecoptera // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 247 – 264.
- Захаренко А.В. Сетчатокрылые (Neuroptera) фауны СССР. II. Семейства Dilaridae, Berothidae, и Sisyridae // Энтомол. обозрение. 1988. Т. 67, № 4. С. 763 – 768.
- Зверева О.С. Некоторые особенности размещения водной фауны и условий биологического продуцирования в водоемах Европейского Северо-Востока // Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959. С. 175 – 181.
- Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев, 1981. 216 с.
- Зюсько А.Я. Влияние повышенного содержания минеральных взвешенных веществ в воде на популяционные характеристики рыб горных рек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 19 с.
- Иванов В.Д. Насекомые – ручейники (отряд Trichoptera): Метод. указания. СПб., 1994. 64 с.
- Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И. Trichoptera ручейники // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 2001. Т. 5. Высшие насекомые. С. 7 – 72.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 252 с.

- Ивлев В.С., Ивасик В.М. Материалы по биологии горных рек Советского Закарпатья // Тр. Всес. гидробиол. общества. 1961. Т. 11. С. 171 – 188.
- Извекова Э.И. Питание личинок некоторых хирономид Учинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1967. № 1. С. 42 – 44.
- Извекова Э.И. Способы добывания пищи личинками хирономид // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972. С. 60 – 66.
- Иоганзен Б.Г. Некоторые вопросы гидробиоценологии // Экология водных организмов. М., 1966. С. 77 – 83.
- Иоганзен Б.Г., Файзова Л.В. Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов // Элементы водных экосистем. М., 1978. С. 215 – 225.
- Каменев А.Г. Донная фауна реки Мокши. Саранск, 1982. 94 с.
- Каменев А.Г. Макрозообентос реки Ветлуги // Биоценология рек и озер Волжского бассейна. Ярославль, 1985. С. 23 – 34.
- Каменев А.Г. Биопродуктивность и биоиндикация водотоков правобережного Средневожья: макрозообентос. Саранск, 1993. 228 с.
- Канюкова Е.В. Полужесткокрылые (Heteroptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 265 – 288.
- Качалова О.Л. Отряд ручейники Trichoptera // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л., 1977. С. 477 – 510.
- Клюге Н.Ю. Поденки рода *Heptagenia* Walsh (Ephemeroptera, Heptageniidae) фауны СССР // Энтомол. обозрение. 1987. Т. 66, № 2. С. 302 – 320.
- Клюге Н.Ю. Ревизия родов сем. Heptageniidae (Ephemeroptera). I. Диагнозы триб, родов и подродов подсем. Heptageniinae // Энтомол. обозрение, 1988. Т. 67, № 2. С. 291 – 313.
- Клюге Н.Ю. Насекомые – поденки (отряд Ephemeroptera): Методические указания к лабораторным занятиям по курсу "Систематика насекомых". Ч. II. Общие сведения. СПб., 1992. 36 с.
- Клюге Н.Ю. Поденки (Ephemeroptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 175 – 220.
- Клюге Н.Ю., Новикова Е.А. Ревизия палеарктических и подродов подсемейства Cloeoninae (Ephemeroptera: Baetidae) с описанием новых видов из СССР // Энтомол. обозрение. 1992. Т. 71, № 1. С. 38 – 55.
- Комлев А., Черных Е. Реки Пермской области. Пермь, 1984. 214 с.
- Комов А.В. Зообентос старицы "Баская" (система Средней Сылвы) // Тез. докл. IX межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых "Экология: проблемы и пути решения". Пермь, 2001. С. 28 – 29.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение. Саратов, 1958. 359 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М., 1986. 472 с.

- Крыжановский О.Л. Отряд жесткокрылые, или жуки Coleoptera // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л., 1977. С. 337 - 360.
- Кузнецов А.П., Нейман А.А. Трофическая структура донного населения шельфов // Биология океана. М., 1977. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. С. 165 – 171.
- Кузнецова В.И., Зенкова Н.И., Костарева Н.П. Гидробиологический очерк реки Очера // Изв. ест.-науч. ин-та при Пермском ун-те. 1959. Т. 14. Вып. 3. С. 85 – 95.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1973. 344 с.
- Ларионов Ю.В. Образование детрита из растворенного органического вещества // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1977. № 34. С. 72 – 75.
- Лебедев Ю.М. Биотический баланс водотоков // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Мурманск, 1991. Т. 2. С. 187 – 188.
- Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь": Тр. Биол. - почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1977. Т. 45 (148). С. 126 – 158.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3 – 21.
- Леванидов В.Я., Куренков И.И. Значение трофологических исследований при изучении биологической продуктивности водоемов // Трофология водных животных. М., 1973. С. 95 – 107.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере реки Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22 – 37.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и северо-западной Камчатки // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии: Тр. Биол. - почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1978 а. Т. 49 (152) С. 3 – 26.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. Годовая динамика бентоса р.Кирпичной (юго-восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии: Тр. Биол. - почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1978 б. Т. 49 (152) С. 27 – 36.
- Леванидова И.М. 1968. Бентос притоков Амура (эколого - фаунистический обзор) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз - ва и океанографии. 1968. Т. 64. С. 181 – 289.
- Леванидова И.М. Горная река Сихотэ - Алия в свете концепции речного континуума // Тез. докл. 5 съезда ВГБО. Тольятти, 1986. Ч. 2. С. 262 – 264.
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А. и др. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток, 1989. С. 74 – 111.
- Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т. II. Вып. 1. М.; Л., 1964. 565 с.

- Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР. Ручейники. Т II. Вып. 2. М.; Л., 1966. 562 с.
- Лепнева С.Г. Класс насекомые Insecta // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л., 1977. С. 260 – 266.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов // Фауна СССР. Пиявки. Т. I. Л., 1976. 484 с.
- Лукин Е.И. Класс пиявки (Hirudinea) // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л., 1977. С. 201 – 212.
- Лунев Б.С., Наумова О.Б. Атлас форм рельефа. Пермь, 1999. Т. 2. Формы рельефа Земли. 316 с.
- Макарченко Е.А. Chironomidae комары-звонцы / Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1999. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. С. 210 – 295.
- Максимов А.А. Природные циклы: причины повторяемости экологических процессов. Л., 1989. 236 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М., 1975. 240 с.
- Митропольский В.И. Новые данные о питании сфериид // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1970. № 5. С. 30 – 34.
- Михайлов В.Н., Добровольский А.Д. Общая гидрология. М., 1991. 368 с.
- Монаков А.В. Основные результаты исследований ИБВВ АН СССР по питанию водных беспозвоночных // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974. С. 3 – 36.
- Мончадский А.С., Глухова В.М. Отряд двукрылые Diptera // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л., 1977. С. 360 – 371.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М., 1960. 261 с.
- Морозов А.Е. Донная фауна малых рек и влияние на нее взвешенных веществ дражных вод // Рыбохозяйственные исследования водоемов Урала. Л., 1979. С. 108 – 114.
- Мотыль Chironomus plumosus L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция / Под ред. Н.Ю.Соколовой. М., 1983. 310 с.
- Нарчук Э.П. Athericidae атерициды // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий СПб, 1999. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые С. 316 – 318.
- Неизвестнова - Жадина Е.С. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1937. № 4. С. 1246 – 1267.
- Новикова Е.А., Клюге Н.Ю. Систематика рода Baetis (Ephemeroptera: Baetidae) с описанием нового вида из Средней Азии // Вестник зоологии. 1987. Т. 66. Вып. 4. С. 8 – 19.
- Новикова Е.А., Клюге Н.Ю. Поденки подрода Nigrobaetis (Ephemeroptera, Baetidae, Baetis Leach, 1815) // Энтомол. обозрение. 1994. Т. 73. Вып. 3. С. 623 – 644.

- Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных. М., 1948. 489 с.
- Павлютин А.П. Пищевая ценность детрита для водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 106 – 113.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л., 1970. 344 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л., 1977. 154 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л., 1983. 296 с.
- Паньков Н.Н. Донная фауна среднего течения реки Сылвы // Тез. докл. междунар. конф. "Экологические проблемы бассейнов крупных рек". Тольятти, 1993. С. 113 – 114.
- Паньков Н.Н. Сезонная динамика зообентоса среднего течения р.Сылвы (1994 – 1995 гг.) // Тез. докл. конф. "Молодые ученые и студенты – науке и производству". Пермь, 1996 а. С. 116 – 117.
- Паньков Н.Н. Динамика зообентоса р.Сылвы (басс. Камы) в зависимости от гидрологического режима // Тез. докл. междунар. совещания "Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауны". СПб., 1996 б. С. 44 – 45.
- Паньков Н.Н. Структурные и функциональные характеристики сообществ зообентоса реки Сылвы (бассейн Камы): Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1997 а. 230 с.
- Паньков Н.Н. К познанию биологического разнообразия водоемов Западного Урала. Фауна поденок (Insecta: Ephemeroptera) р.Сылвы и их роль в донных биоценозах // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти, 1997 б. С. 134 – 139.
- Паньков Н.Н. Редкие и исчезающие виды поденок (Insecta: Ephemeroptera) текучих вод Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Межведомственный сборник научных трудов. Пермь, 1997. С. 97 – 100.
- Паньков Н.Н. Влияние условий гидрологического режима на развитие зообентоценозов р. Сылвы (заказник "Предуралье") летом 1992 – 1996 гг. // Вестник Пермского ун-та. 2000 а. Вып. 3 (Заказник "Предуралье"). С. 185 – 192.
- Паньков Н.Н. К истории бентологических исследований на реках Пермской области // Вестник Пермского ун-та. 2000 б. Вып. 2 (Биология). С. 238 – 254.
- Паньков Н.Н. Функциональная организация зообентоценозов реки Сылвы (бассейн Камы) в свете концепции речного континуума // Материалы междунар. науч. конф. "Проблемы гидроэкологии на рубеже веков". СПб., 2000 в. С. 138 – 139.
- Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь, 2000 г. 192 с.
- Паньков Н.Н. Эколого-фаунистические комплексы поденок (Insecta: Ephemeroptera) Прикамья в системе регионального гидроэкомониторинга // Экологические основы стабильного развития Прикамья: Материалы научно-практич. конф. Пермь, 2000 д. С. 182 – 185.

- Паньков Н.Н. К изучению зообентоса р.Яйвы в связи с особенностями геологического строения дренируемой территории // Вестник Пермского ун-та. 2001. Вып. 4 (Биология). С. 168 – 184.
- Паньков Н.Н. Дрифт донных беспозвоночных в предгорной реке Среднего Урала (на примере р.Сылвы, заказник "Предуралье") // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. XII междунар. конф. молодых ученых. Борок, 2002 а. С. 86 – 87.
- Паньков Н.Н. Структура зообентоса реки Вишеры (Северный Урал) в зависимости от тектоники Полудовского аллохтона // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002 б. С. 77 – 83 (Труды Коми НЦ УрО РАН, № 170).
- Паньков Н.Н. Значение водорослевых обрастаний в питании беспозвоночных р.Сылвы (Пермское Прикамье) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы междунар. конф. Борок, 2003 а. С. 97 – 98.
- Паньков Н.Н. Значение водорослей перифитона в питании селективных и неселективных беспозвоночных-собирателей р.Сылвы (бассейн Средней Камы) // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти, 2003 б. С. 213.
- (Паньков Н.Н., Иванов В.Д., Новокшенов В.Г.) Pan'kov N.N., Ivanov V.D., Novokshonov V.G. Caddisflies (Insecta, Trichoptera) of the Sylva River Basin, the Middle Urals // Russian Entomol. J. 5 (1 – 4). 1996. P. 97 – 106.
- Паньков Н.Н., Мичков П.Н. К фауне и экологии стрекоз (Insecta: Odonata) р.Сылвы // Тез. докл. V межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых "Экология: проблемы и пути решения". Пермь, 1997. С. 103 – 105.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне сетчатокрылых (Neuroptera, Sisyridae) и вислокрылок (Megaloptera, Sialidae) бассейна р.Сылвы // Тез. докл. 2 междунар. науч.- практ. конф. "Экология и охрана окружающей среды". Пермь, 1995. Ч. IV. С. 45 – 46.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне и экологии веснянок (Insecta: Plecoptera) заказника "Предуралье" // Тез. докл. IV межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых "Экология: проблемы и пути решения". Пермь, 1996. С. 71 – 72.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне и экологии веснянок (Insecta: Plecoptera) заказника "Предуралье" (Пермская область, Кишертский район) // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997 а. С. 192 – 193.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К вопросу о фауне и экологии веснянок (Insecta: Plecoptera) бассейна Средней Камы // Материалы Болгарско – Российской науч. конф. молодых ученых, аспирантов и студентов "Проблемы охраны окружающей среды на урбанизированных территориях". Варна; Пермь, 1997 б. Т. 1. С. 65 – 67.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне и экологии стрекоз Прикамья (Insecta: Odonata) // Экология: проблемы и пути решения: Тез. докл. VII межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 1999. Ч. II. С. 21 – 22.
- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне и экологии стрекоз (Insecta: Odonata) Пермской области // Экология: проблемы и пути решения: Материалы VIII межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 2000 а. Ч. II. С. 18 – 19.

- Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г. К фауне и экологии стрекоз Прикамья (Insecta: Odonata) // Экологические основы стабильного развития Прикамья. Материалы научно-практической конф. Пермь, 2000 б. С. 185 – 188.
- (Паньков Н.Н., Новокшенов В.Г.) Pan'kov N.N., Novokshonov V.G. New data on Trichoptera of the Kama Basin (West Urals) // Far Eastern Entomologist. 2003. № 128. P. 12 – 14.
- Паньков Н.Н., Ногина Н.В. Роль фитоперифитона в экосистеме среднего течения р.Сылвы // Тез. докл. междунар. науч. конф. "Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования и организации систем". Пермь, 1994. Ч. 2. С. 130 – 132
- Паньков Н.Н., Панькова Н.В. Донные сообщества среднего течения р.Сылвы // Вестник Пермского ун-та. 1995. Вып. 1 (Биология). С. 143 – 152.
- Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. Роль моллюсков сем. Unionidae (Bivalvia) в экосистеме р.Сылвы // Материалы междунар. конф. студентов и молодых ученых "Проблемы охраны окружающей среды на урбанизированных территориях". Пермь, 1996. С. 80 – 82.
- Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. Фауна и функциональное значение двустворчатых моллюсков сем. Unionidae в экосистеме р.Сылвы // Вестник Пермского ун-та. 1997. Вып. 3 (Биология). С. 158 – 168.
- Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю., Панькова Н.В. Гидробиологический скребок как количественный прибор для биоценологических исследований донной фауны в горных и предгорных реках // Тез. докл. VI межвуз. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых "Экология: проблемы и пути решения". Пермь, 1998. С. 126 – 128.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 11. Средний Урал и Приуралье. Вып. 1. Кама. Л., 1967. 536 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. т. 11. Средний Урал и Приуралье. Приложения. Л., 1972. – 390 с.
- Руднева Л.В. Зообентос горных водотоков бассейна Верхней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1995. 24 с.
- Самохвалов В.Д. Влияние гидрологического режима на зообентос горных и предгорных водотоков (ручей Контактный, Верхняя Колыма): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок. М., 1987. 144 с.
- Справочник по водным ресурсам СССР. М.; Л., 1936. Т. XII. Урал и Приуралье. 664 с.
- Старобогатов Я.И. Отряд Amphipoda // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1995. Т. 2. Ракообразные. С. 184 – 206.
- Старобогатов Я.И. Mollusca моллюски / Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 2000. Т. 6. Моллюски. Полихеты. Немертины. С. 7 – 197.
- Сухачева Г.А. Обзор изученности трофических связей стрекоз // Фауна и экология стрекоз. Новосибирск, 1989. С. 142 – 148.

- Сущенко Л.М., Алимов А.Ф. Об организации "Нарочанских гидробиологических встреч" // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, № 5. С. 108 – 109.
- Тарасов П.П. Опыт эпизоотологического прогноза в чумных очагах Хангая (Монголия) // Тр. Среднеаз. науч.-иссл. противочумного ин-та. 1959. Вып. 5. С. 3 – 11.
- Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов, 1947. 321 с.
- Тимм Т. Малоштитковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин, 1987. 300 с.
- Трифонов О.В. Рыбохозяйственная классификация водности Оби // Рыб. хоз-во. 1984. № 2. С. 33 – 35.
- Умнов А.А., Алимов А.Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 133 – 139.
- Финогенова Н.П. Класс малоштитковые черви Oligochaeta // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1994. Т. 1. Низшие беспозвоночные. С. 111 – 134.
- Харитонов А.Ю. Стрекозы (Odonata) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 221 – 246.
- Цихон-Луканина Е.А. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков // Биологические процессы во внутренних водоемах. М.; Л., 1965. С. 191 – 209.
- Чебанова В.В., Николаева Е.Т. Бентос ключа Карымайский // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 38 – 43.
- Чернова О.А. Отряд Ephemeroptera – поденки // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л., 1964. Т. 1. С. 110 – 136.
- Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.; Л., 1949. 186 с.
- Шадрин Н.Ю. К фауне водных моллюсков заказника "Предуралье" (среднее течение р.Сылвы) // Вестник Пермского ун-та. 2000. Вып. 3 (Заказник "Предуралье"). С. 205 - 212.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Малакофауна среднего течения р. Сылвы. // Тез. докл. междунар. науч. конф. "Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования и организации систем". Пермь, 1994. Ч. 2. С. 86 – 87.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна двусторчатых моллюсков семейства Unionidae и их продукция в экосистеме р.Сылвы (бассейн Камы) // Тез. докл. междунар. совещания "Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна". СПб., 1996. С. 61 – 62.
- Шадрин Н.Ю., Паньков Н.Н. Фауна пресноводных моллюсков Пермской области // Вестник Пермского ун-та. 2000. Вып. 2 (Биология). С. 255 – 264.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 251 с.
- Шубина В.Н. Итоги гидробиологических исследований горных притоков Печоры // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. Сыктывкар, 1983. С. 21 – 30.
- Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. 158 с.

- Шустов Ю.А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13. № 3. С. 32 – 37.
- Щукин И.С. Общая геоморфология. М., 1960. 615 с.
- Atoda M., Imada K. Studies on the aquatic insect fauna and environmental conditions of the Chihase River, Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 1972. № 27. P. 59 – 95.
- Badola S.P., Singh H.R. Hydrobiology of the river Alakanda of the Garwal Himalaya // Indian J. Ecol. 1981. Vol. 8, № 2. P. 269 – 276.
- Benke A.C., Van Arsdall T.C., Gillespite D.M., Parrish F.K. Invertebrate productivity in a subtropical Blackwater River: the importance of habitat and life history // Ecol. Monogr. 1984. Vol. 54, № 1. P. 25 – 56.
- Benke A.C., Wallace J.B. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream // Ecology. 1980. Vol. 61, № 1. P. 108 – 118.
- Borne M. Kunstliche Fischzucht. Berlin, 1905. 340 S.
- Botosaneanu L. Quinze annees de recherches sur la zonation des cours d'eau: 1963 - 1978. Revue commentee de la bibliographie et observations personnelles // Bijdr. dierk. 1979. Afl. 49. № 1. P. 109 – 134.
- Bournaud M., Tachet H., Roux A.L. The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhona River, France. II. Ecological aspects // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 76, № 1 – 2. P. 25 – 51.
- Brennan A., McLachlan A.J., Worton R.S. Particulate material and midge larvae (Chironomidae, Diptera) in an upland river // Hydrobiologia. 1978. Vol. 59, № 1. P. 67 – 73.
- Bruns D.A., Minshall G.W., Cushing C.E. et al. Tributaries a modifiers of the river continuum concept: analysis by polar ordination and regression models // Arch. Hydrobiol. 1984. Vol. 99, № 2. P. 208 – 220.
- Chauvet E., Jean - Louis A.M. Production de litere de la ripisylve de la Garonne et apport au fleuve // Acta Oecol. Gen. 1988. Vol. 9, № 3. P. 265 – 279.
- Collier K.J., Winterbourn M.J. Population dynamics and feeding of mayfly larvae in some acid and alaline New Zealand streams // Freshwater Biol. 1990. Vol. 23. P. 181 – 189.
- Corbet P.S. A biology of dragonflies. London, 1962. 247 p.
- Corbet P.S. Biology of Odonata // Ann. Rev. Entomol. 1980. Vol. 25. P. 189 – 217.
- Cowan C.A., Aswood M.W. Spatial and seasonal associations of benthic macroinvertebrates and detritus in an Alaskan subarctic stream // Polar Biol. 1984. Vol. 3, № 4. P. 211 – 215.
- Cowx I.G., Young W.O., Hellowell J.M. The influence of drought on the fish and invertebrate populations of an upland stream in Wales // Freshwater Biol. 1984. Vol. 14, № 2. P. 165 – 177.
- Cruz A.A., Post H.A. Production and transport of organic matter in a woodland stream // Arch. Hydrobiol. 1977. Bd. 80, № 2. S. 227 – 238.
- Cummins K.W. What is a river—Zoological description // River Ecology and Man. San Francisco; London, 1972. № 7. P. 33 – 52.

- Cummins K.W. Trophic relations in aquatic insects // Annu. Rev. Entomol. 1973. Vol. 8. P. 183 - 206.
- Cummins K.W. Macroinvertebrates // River Ecology. Oxford; London; Edinburgh; Melbourne, 1975. P. 170 - 198.
- Cummins K.W., Klug M.J. Feeding ecology of stream invertebrates // Ann. Rev. Ecol. Sys. 1979. № 10. P. 147 - 172.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. Shredders and riparian vegetation leaf litter that falls into streams influences communities of stream invertebrates // Bioscience. 1989. Vol. 39, № 1. P. 24 - 40.
- Decamps H. La vie dans les Cour d'Eau. Paris, 1971. 128 p.
- Dudgeon D. Longitudinal and temporal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong Kong // Hydrobiologia. 1984. Vol. 111, № 3. P. 207 - 217.
- Edmunds G.F., Jensen S.L., Bernez L. The mayflies of North and Central America. Minneapolis, 1976. 330 p.
- Elder J.F., Flagg Sh. D., Matraw H.C. Hydrology and ecology of the Apalachicola River, Florida. A summary of the river quality assessment // US Geol. Surv. Water Suppl. Pap. 1988. № 2196 - D. P. 1 - 44.
- Elliott J.M. Invertebrate drift in a mountain stream in Norway // Nor. Entomol. Tidsskr. 1965. Vol. 13, № 1 - 2. P. 97 - 99.
- Fuller, R.L., Mackay, R.J. Feeding ecology of three species of Hydropsyche (Trichoptera: Hydropsychidae) in southern Ontario // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58. P. 2239 - 2251.
- Gray L.J., Ward I.V. Food habits of stream benthos at sites of differing food availability // Amer. Midland Natur. 1979. Vol. 102, № 1. P. 157 - 167.
- Hawkins Ch. P., Sedell J.R. Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams // Ecology. 1981. Vol. 62, № 2. P. 387 - 397.
- Herlong D.D., Mallin M.A. The benthos - plancton relationship upstream and downstream of blackwater impoundment // J. Freshwater Ecol. 1985. Vol. 3, № 1. P. 47 - 59.
- Hirvenoja M. Revision der Gattung Cricotopus Van der Wulp und ihres Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. Zool. Fennica. 1973. Vol. 10, № 1. 363 S.
- Hurny A.D., Wallace J.B. Community structure of Trichoptera in a mountain stream: Spatial patterns of production and functional organization // Freshwater Biol. 1988. Vol. 20, № 2. P. 141 - 155.
- Hynes H.B.N. The ecology of running waters. Toronto, 1970. 555 p.
- Hynes H.B.N., Kaushik N.K., Lock M.A. et al. Benthos and allochthonous organic matter in streams // J. Fish. Res. Board. Can. 1974. Vol. 31. P. 545 - 553.
- Illies J. Seeausfluss - Biozonen lappländischer Waldbäche // Ent. Tidshr. 1956. Vol. 77. № 1. S. 138 - 153.

- Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewässer // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1961. Bd. 46, № 2. S. 205 – 213.
- Illies J. Einführung in die Tiergeographie. Stuttgart, 1971. 91 S.
- Illies J., Botosaneanu L. Problemes et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Considerées surtout du Point de vue Faunistique // *Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* Stuttgart. 1963. Bd. 12, № 2. S. 1 – 57.
- Irvine J.R. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates // *Fisc. and Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42, № 12. P. 1922 – 1927.
- Iversen T.M. Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community // *Limnol. and Oceanogr.* 1988. Vol. 33, № 4. P. 582 – 592.
- King J.M. The distribution of invertebrate communities in a small South African river // *Hydrobiologia.* 1981. Vol. 83, № 1. P. 43 – 68.
- King D.K., Cummins K.W. Autotrophic – heterotrophic community metabolism relationships of a woodland stream // *J. Freshwater Ecol.* 1989. Vol. 5, № 2. P. 205 – 218.
- Lamberti, G.A., Moore J.W. Aquatic insects as primary consumers // *The ecology of aquatic insects.* Praeger; New York, 1984. P. 164 – 195.
- Lodge D.M. Selective grazing on periphyton: a determinant of freshwater gastropod microdistribution // *Freshwater Biology.* 1986. Vol. 16. P. 831 – 841.
- Malmquist B., Nilsson B.S., Svensson B.S. Dynamics of detritus in a small stream in southern Sweden and its influence on the distribution of the bottom animal communities // *Oikos.* 1978. Vol. 31, № 1. P. 3 – 16.
- Maslin J.-L., Pattee E. La production du peuplement benthique d'une petite riviere: Son evaluation par la methode Hynes, Coleman et Hamilton // *Arch. Hydrobiol.* 1981. Vol. 92, № 3. P. 321 – 345.
- McDowall W.H., Fisher S.G. Autumnal processing of dissolved organic matter in a small woodland stream ecosystem // *Ecology.* 1976. Vol. 57, № 3. P. 561 – 569.
- Minshall G.W. Autotrophy in stream ecosystems // *BioScience.* 1978. Vol. 28. P. 767 – 771.
- Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W. et al. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics // *Ecol. monogr.* 1983. Vol. 53, № 1. P. 1 – 25.
- Mortensen E., Simonsen J.L. Production estimates of the benthic invertebrate community in a small Danish stream // *Hydrobiologia.* 1983. Vol. 102, № 3. P. 155 – 162.
- Neves R. J. Secondary production of epilithic fauna in a Woodland stream // *Amer. Natural.* 1979. Vol. 102, № 2. P. 209 – 224.
- Nost T. Distribution and food habits of mayflies (Ephemeroptera) in streams in the Dovrefjell mountains, Central Norway // *Fauna Norw.* 1985. Bd. 32, № 2. S. 100 – 105.
- Outridge P.M. Seasonal and spatial variations in benthic macroinvertebrate communities of Magela Creek, Northern Territory // *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* 1988. Vol. 39, № 2. P. 211 – 223.
- Perkins M.A., Kaplan L.A. Epilithic periphyton and detritus studies in a subalpine stream // *Hydrobiologia.* 1978. Vol. 57, № 2. P. 103 – 109.

- Petran M. Influence of bedload transport on the macrobenthos of running waters // Verh. Int. Ver. theor. und Angev. Limnol. 1978. Vol. 20, № 3. P. 1867 – 1872.
- Petran M., Kothe P. Influence of bedload transport on the macrobenthos of running waters // Verh. Int. Ver. Theor. und angew. Limnol. 1978. Vol. 20, № 3. P. 1867 – 1872.
- Richardson J.S., Neill W.E. Indirect effects of detritus manipulations in a montane stream // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1991. Vol. 48, № 5. P. 776 – 783.
- River B., Segulier J. Physical and biological effects of gravel extraction in river beds // Habitat Modif. and Freshwater Fish. Proc. Symp. Eur. Inland Fish. Adv. Commiss., Aarhus, 23 - 25 May, 1984. London, 1985. P. 131 – 146.
- Sattler W. Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von Hydropsychidae Pict. mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaues // Z. Morphol. Oecol. Tiere. 1958. Bd. 47. S. 115 – 192.
- Schlosser I.J., Ebel K.K. Effects of flow regime and cyprinid predation on a headwater stream // Ecol. Monogr. 1989. Vol. 59, № 1. P. 41 – 57.
- Schwoerbel J. Einführung in die limnologie. Jena, 1971. 191 S.
- Scrimgeour G.J., Winterbourn M.J. Effects of floods on epilithon and benthic macroinvertebrate populations in an unstable New Zealand river // Hydrobiologia. 1989. Vol. 171, № 1. P. 33 – 44.
- Shelford V.E. Ecological succession. I. Stream fishes and the method of physiographic analysis // Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 1911. Vol. 21. P. 9 – 35.
- Stanley V.G. Plant-herbivore interactions in stream systems // Periphyton of freshwater ecosystems. The Hague, 1983. P. 131 – 145.
- Statzner B. The relation between "hydraulic stress" and microdistribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water system, the Scierenseebrooks (North Germany) // Arch. Hydrobiol. 1981. Vol. 91, № 2. P. 192 – 218.
- Statzner B. Characteristics of Lotic Ecosystems and Consequenses for Future Research Directions // Ecol. Stud. 1987. Vol. 61. P. 365 – 390.
- Statzner B., Higler B. Questions and comments on the river continuum concept // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1985. Vol. 12, № 5. P. 1038 – 1044.
- Statzner B., Higler B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // Freshwater Biol. 1986. Vol. 16, № 1. P. 127 – 139.
- Stewart B.A., Davies B.R. Allochthonous input and refention in a small mountain stream, South Africa // Hydrobiologia. 1990. Vol. 202, № 3. P. 135 – 146.
- Thienemann A. Der Bergbach des sauerland // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1912. Suppl. 4. 125 S.
- Thienemann A. Die binnengewasser Mitteleuropas. Stuttgart, 1925. Bd. 1. 255 S.
- Townsend C.R. The ecology of streams and rivers. London, 1980. 68 p.
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North. Amer. Benthol. Soc. 1989. Vol. 8, № 1. P. 36 – 50.

- Ulfstrand S. Benthic animal communities in Lapland streams. A field study with particular reference to Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Diptera: Simuliidae // *Oikos*. 1968. Suppl. 10. 120 p.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, № 1. P. 130 – 137.
- Wallace J.B., Merritt R.W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // *Ann. Rev. Entomol.* 1980. Vol. 25. P. 103 – 132.
- Wallace, J.B., Webster J.R., Woodall, W.R. The role of filter-feeders in flowing waters // *Arch. Hydrobiol.* 1977. Vol. 79. P. 506 – 532.
- Wasson J. – G. Elements pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes. 1. Revue critique de quelques approches existantes // *Bull. Ecol.* 1989. Vol. 20. P. 109 – 127.
- Waters T.F. The drift of stream insects // *Annu. Rev. Entomol.* 1972. Vol. 17. P. 253 – 272.
- Wiggins G.B. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera). Toronto; Buffalo, 1977. 444 p.
- Wiggins G.B., Mackay R.J. Some relationships between systematics and trophic ecology in nearctic aquatic insects, with special reference to trichoptera // *Ecology*. 1978. Vol. 59. P. 1211 - 1220.

Научное издание

Николай Николаевич Паньков

**Структурные и функциональные характеристики
зообентоценозов р.Сылвы (бассейн Камы)**

Редактор Л.П. Сидорова

Корректор Н.В.Кропотина

Компьютерная верстка Н.Н.Панькова

Рисунок на обложке Н.В.Паньковой

ИБ № 323

Подписано в печать 24.06.2004. Формат 60 x 84/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,5

Уч.-изд. л. 12. Тираж 100 экз. Заказ

Издательство Пермского государственного университета

614999. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного университета

614999. Пермь, ул. Букирева, 15