

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ОСВОЕНИЯ СЕВЕРА

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SIBERIAN DIVISION
INSTITUTE OF NORTHERN DEVELOPMENT

T.A. SHARAPOVA

ZOOPERIPHYTON OF WEST SIBERIAN INLAND WATER BODIES

Editor-in-Chief
A.A. Protasov (Dr.Sc., biology)



NOVOSIBIRSK
“NAUKA”
2007

Т.А. ШАРАПОВА



ЗООПЕРИФИТОН ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Ответственный редактор
доктор биологических наук, профессор *А.А. Протасов*



НОВОСИБИРСК
“НАУКА”
2007

УДК 574.586: 592 (571.1)

ББК 28.082

Ш15

Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири / Т.А. Шарапова. — Новосибирск: Наука, 2007. — 167 с.
ISBN 978-5-02-023203-7.

В монографии изложены результаты первых регулярных ширококомасштабных исследований сообществ зооперифитона разнотипных водоемов Западной Сибири. Изучено влияние основных экологических факторов на качественные и количественные характеристики, структуру зооперифитона. Рассмотрены особенности состава, сукцессии, сообществ, трофических взаимоотношений зооперифитона Западной Сибири, его роли в питании рыб, биоиндикации.

Книга предназначена для гидробиологов, экологов, специалистов охраны природы, студентов биологических факультетов вузов и смежных специальностей.

Табл. 25. Ил. 27. Библиогр.: 338 назв.

Sharapova T.A. Zooperiphyton of West Siberian inland water bodies / T.A. Sharapova. — Novosibirsk: Nauka, 2007. — 167 с.

The monography describes findings of the first regular large-scale investigations on zooperiphytonic communities from West Siberian different water bodies. The investigations dealt with influence of basic ecological factors on qualitative and quantitative characteristics of zooperiphyton, as well as on its structure. Subject to consideration being West Siberian zooperiphytonic composition, succession, communities, trophic relations, as well as its role in fish feeding, and bioindication.

The book is meant for hydrobiologists, ecologists, experts in natural protection, as well as for higher school students of biology in allied professions.

Tabl. 25, Ill. 27. Bibliogr.: 338 names.

Рецензенты

доктор биологических наук *М.И. Гладышев*
доктор биологических наук *И.В. Довгаль*
кандидат биологических наук *Л.В. Огуцова*

Утверждено к печати Ученым советом
Института проблем освоения Севера СО РАН

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Сибирского отделения РАН*

ТП-08-1-№

ISBN 978-5-02-023203-7

© Т.А. Шарапова, 2007
© Российская академия наук, 2007
© Оформление. “Наука”. Сибирская
издательская фирма РАН, 2007

ОТ РЕДАКТОРА

Гидробиология — наука с более чем вековой историей — оперирует многими понятиями и положениями, среди которых ключевое место принадлежит концепции экологической группировки гидробионтов. Она представляет собой естественную совокупность организмов, обитающих в водной среде в одном из глобальных биотопов — пелагиали, нейстали, бентали, перифитали, т.е. соответственно в толще воды, на разделах вода — атмосфера, вода — рыхлые, проницаемые для воды донные осадки, вода — твердые субстраты. Специфика особенностей условий местообитания определяет особенности адаптаций гидробионтов, структуры сообществ.

Гидробиология как наука началась с того момента, когда В. Гензеном в 1887 г. был выделен планктон как особая группировка организмов в водной среде, не имеющая аналогов на суше. С тех пор сформировался один из основных принципов гидробиологии: гидробиота дифференцирована на экологические группировки, особые, свойственные только гидросфере, совокупности организмов — планктон, нектон, бентос, нейстон, перифитон. Местообитанием организмов перифитона является раздел твердого субстрата различного происхождения и свойств и воды. Экологические совокупности, такие как популяции и сообщества, имеют для гидробиологии в определенном смысле подчиненное значение.

Изучение перифитона началось с работ А. Селиго в первые годы XX в., а сам термин и определение понятия даны А. Бенингом в 1924 г. Таким образом, перифитология — наука достаточно молодая. Тем не менее перифитон многих водных объектов исследован достаточно подробно и глубоко. Стоит вспомнить хотя бы классические труды С.Н. Дуплакова. Основательно фитоперифитон водоемов Северо-Запада России исследован М.А. Рычковой, зооперифитон средней Волги — И.А. Скальской, фитоперифитон водотоков Финноскандии — С.Ф. Комулайненом.

И все-таки настоящая публикация Т.А. Шараповой выделяется среди работ по перифитону, имеющих и общегидробиологическое, и региональное значение. В общегидробиологическом смысле цен-

ность ее состоит в том, что в ней убедительно показана специфичность перифитона как экологической группировки. Следует отметить и большой объем методических разработок автора. Проведены сравнительные исследования перифитона как на экспериментальных субстратах, так и при использовании методов прямых сборов.

Интерес представляет раздел книги, в котором автор высказывает свою точку зрения на проблему экологической группировки гидробионтов в целом и на особенности экологической группировки перифитон. Вокруг самого термина, объема понятия и взаимосвязей между группировками до сих пор ведутся споры. Тем более важна еще одна точка зрения, причем точка зрения специалиста действительно высокого класса.

Представленную работу довольно сложно назвать региональной в общепринятом смысле, поскольку изучаемый “регион” представляет собой огромную и многоликую территорию, как в чисто пространственном, так и в географически-ландшафтном аспектах. В гидробиологическом смысле Западная Сибирь — это целый континент с огромным разнообразием типов водных объектов. Исследованиями автора охвачены практически все — от крупнейших в мире рек, таких как Обь, до прудов, временных соров, водоемов-охладителей. Без преувеличения можно сказать, что такого охвата и по исследуемым акваториям, и по географическим зонам, и по типам водных объектов в мировой перифитологии еще не было. Именно поэтому настоящая книга дает обширный материал для размышлений о структуре экологических группировок в различных климатических зонах, различных по характеру водоемах, в условиях влияния разнообразных экологических факторов. Своими исследованиями Т.А. Шарпова существенно дополнила существовавшие представления о биоразнообразии водных объектов не только Западной Сибири, но и всей Палеарктики. Отмечено много новых видов мшанок, личинок насекомых.

В поле внимания автора попало не только таксономическое разнообразие зооперифитона и сообществ. Выполнен большой объем важных работ по исследованию роли организмов перифитона в питании рыб. Показано, что для многих ценных видов рыб именно организмы перифитона являются основным кормом.

Зооперифитон представляет собой один из удобных и важных объектов биоиндикации качества водной среды. В книге большое внимание уделено именно этому аспекту прикладной перифитологии. Следует также отметить, что многие методические приемы, рассмотренные в книге, также имеют большое значение в общем ком-

плексе вопросов по организации биологического мониторинга качества среды с использованием зооперифитона.

Когда-то Т.А. Шарапова была первым и единственным исследователем зооперифитона во всей Западной Сибири. Теперь она сама передает опыт и знания молодым исследователям. Я уверен, что предлагаемая вниманию читателя книга станет настольным пособием для многих гидробиологов, и хочу пожелать автору новых интересных исследований.

А.А. Протасов,
доктор биологических наук, профессор

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 2004 г. исполнилось 80 лет с момента выхода монографии Арвида Бенинга “К изучению придонной жизни реки Волги”. В ней впервые введен термин “перифитон”. Сами исследования обрастаний субстратов начали проводить несколькими десятилетиями раньше. За прошедший с тех пор период достаточно подробно изучены морские и океанические обрастания, выявлены основные факторы, влияющие на формирование их состава и структуру. В пресных водах наибольшее количество работ посвящено фитоперифитону, зооперифитон изучен слабо. Большинство исследований зооперифитона касаются водоемов Европы и Америки, в меньших масштабах — Африки, Австралии и Азии. В последние годы вышло несколько монографий, посвященных перифитону и касающихся преимущественно как общетеоретических вопросов, так и региональных исследований [Протасов, 1994, 2002; Раилкин, 1998б; Скальская, 2002; Комулайнен, 2004]. Такое обилие монографий по этой группировке, несмотря на небольшое количество специалистов, занимающихся перифитоном, особенно пресноводным, уникально и свидетельствует об огромном значении этой группировки для водных экосистем. Изучение пресноводного зооперифитона, начатое в 20–30-е годы XX в., было продолжено и кроме вопросов экологии и фаунистики затрагивало также проблемы обрастаний гидросооружений, биопомех, роли в создании биопродуктивности, биоиндикации загрязнений. Значительный интерес к формированию гидроэкосистем водоемов нового типа — водохранилищ и водоемов-охладителей — определил и широкомасштабные исследования зооперифитона в них. Результаты этих работ на Украине обобщил А.А. Протасов [1994]. Он проанализировал собственные и литературные данные по пресноводному перифитону разнотипных водоемов различных регионов мира. И.А. Скальская [2002] провела многолетние исследования зооперифитона бассейна верхневолжских водохранилищ, результаты которых изложила в монографии.

До сих пор остается верным утверждение, что перифитон — одна из наименее изученных экологических группировок пресных водо-

емов большинства регионов мира [Протасов, 1994]. Особенно это касается животного компонента перифитона. Так, исследования фито-перифитона в Западной Сибири ведутся с начала 50-х годов XX в., когда Л.Д. Чистяковым под руководством профессора А.П. Скабичевского при проведении работ по выяснению санитарного состояния Иртыша [Санитарная характеристика..., 1957] были собраны пробы водорослевых обрастаний. С тех пор альгоперифитон на различных водоемах и водотоках Западной Сибири изучается регулярно. Специальные исследования зооперифитона здесь ранее не проводились, имеются отрывочные сведения о качественном составе обрастателей древесины в р. Иртыш [Фридман, 1937].

Территория Западной Сибири отличается обилием водоемов и их разнообразием. Водоемы играют ландшафтообразующую роль, их высокая биопродуктивность обеспечивает потребности наиболее богатой ихтиофауны Азиатской части России [Петкевич, 1972]. В плане изученности водной биоты рассматриваемый регион, несмотря на достаточно длительный, почти 100-летний период гидробиологических исследований, является во многих отношениях “белым пятном”. До сих пор ничего не известно о гидробионтах ряда бассейнов крупных и средних рек или имеющаяся информация фрагментарна и явно недостаточна. Гидробиологические исследования водоемов проводились недостаточно и неравномерно, ограничиваясь в основном изучением фитопланктона, зоопланктона и зообентоса. Неравноценность исследований водных организмов не позволяет правильно оценить разнообразие, биопродуктивность, состояние и изменение гидробиоценозов при нарастающем антропогенном загрязнении.

Представленные материалы являются результатом первых регулярных широкомасштабных исследований зооперифитона на территории Сибири. Эта работа во многом носит описательный характер и, безусловно, не охватывает всех аспектов жизнедеятельности беспозвоночных перифитона Западной Сибири. Нашей целью было выявление наиболее приемлемых для данной территории методических приемов сбора и обработки проб, основных факторов, влияющих на формирование сообществ зооперифитона в разнотипных водоемах, их структуру, таксономический состав. Важно было понять, какую роль играют в питании рыб беспозвоночные перифитона, как они реагируют на антропогенное загрязнение, возможно ли использование их в биоиндикации.

Сбор материала на такой огромной территории был бы невозможен без помощи многих людей, и я выражаю глубокую благодар-

ность сотрудникам Красноселькупской, Салехардской и Тазовской рыбинспекции, команде катера “Орел” (г. Тобольск), инспектору заказника “Елизаровский” Г.Н. Котову, сотрудникам станции юннатов г. Ханты-Мансийска В.Н. Иванову и А.С. Мосеевскому, старшему научному сотруднику Госрыбцентра Н.А. Парфеновой (г. Тюмень), главному экологу Заводоуковского района С.И. Безрукову. Я благодарна своему отцу — А.М. Шарапову, создавшему экспериментальные установки. Свою искреннюю признательность хочу выразить специалистам, проверившим коллекции мшанок — кандидату биологических наук А.В. Виноградову (Самарский государственный педагогический университет) и губок — кандидату биологических наук В. Трылису (Институт гидробиологии, Киев), и помогавшим в определении кладоцер и коловраток научному сотруднику Г.Х. Абдуллиной (Госрыбцентр, г. Тюмень), остракод — кандидату биологических наук Л.М. Семеновой (Институт биологии внутренних вод, пос. Борок), моллюсков — М.О. Сон (Одесский филиал ИнБЮМ, г. Одесса). Особую признательность выражаю доктору биологических наук А.А. Протасову (Институт гидробиологии, Киев), без многолетней поддержки и советов которого я не смогла бы выполнить эту работу, а также рецензентам, внимательно прочитавшим рукопись, за их советы и замечания.

МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования зооперифитона водоемов Западной Сибири проводились автором преимущественно на территории Тюменской области, занимающей 60 % площади Западной Сибири [Западная Сибирь..., 1963; Давыдова, Раковская, 1990], в основном в ее северной, центральной и частично южной части — от зоны лесостепи до южных тундр полуостровов Ямал, Тазовский и Гыданский — между $55^{\circ}27'$ и $68^{\circ}32'$ с. ш., $65^{\circ}30'$ и $82^{\circ}10'$ в. д. (рис. 1.1). Зооперифитон изучен в 52 реках и ручьях, 10 протоках, 37 озерах, соре, водоемах-охладителях, а также прудах Абалакского рыбопроизводного завода и сигового хозяйства (табл. 1.1).

1.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение зооперифитона начато нами в 1982 г. В основу данной работы положены материалы многолетних (1982, 1987–2005 гг.) исследований, проведенных на различных водоемах и водотоках равнинной части Западной Сибири. Всего собрано и обработано в реках 750 проб, в протоках — 194, в озерах — 249, в соре — 27, водоемах-охладителях — 158, в прудах — 177.

В результате были выделены методы исследования, наиболее приемлемые для этой и аналогичных территорий, предложены решения некоторых вопросов, возникающих при отборе проб. Для водоемов и водотоков равнинной части изучаемого района наиболее обычны древесные субстраты, в основном представленные ивами, они образуют обширные заросли в литоральной зоне рек и озер от южных лесостепных районов до арктических тундр полуостровов Тазовский, Гыданский и Ямал, на небольших реках погибшие деревья и кустарники иногда образуют завалы. Ивы отсутствуют только возле соленых озер. Гораздо реже на реках встречались каменистые косы. Макрофиты развиваются в озерах, малых реках, протоках и соровой системе.

Методы отбора проб зооперифитона разнообразны и достаточно полно описаны в литературе [Жадин, 1960; Протасов, 1985, 1987,

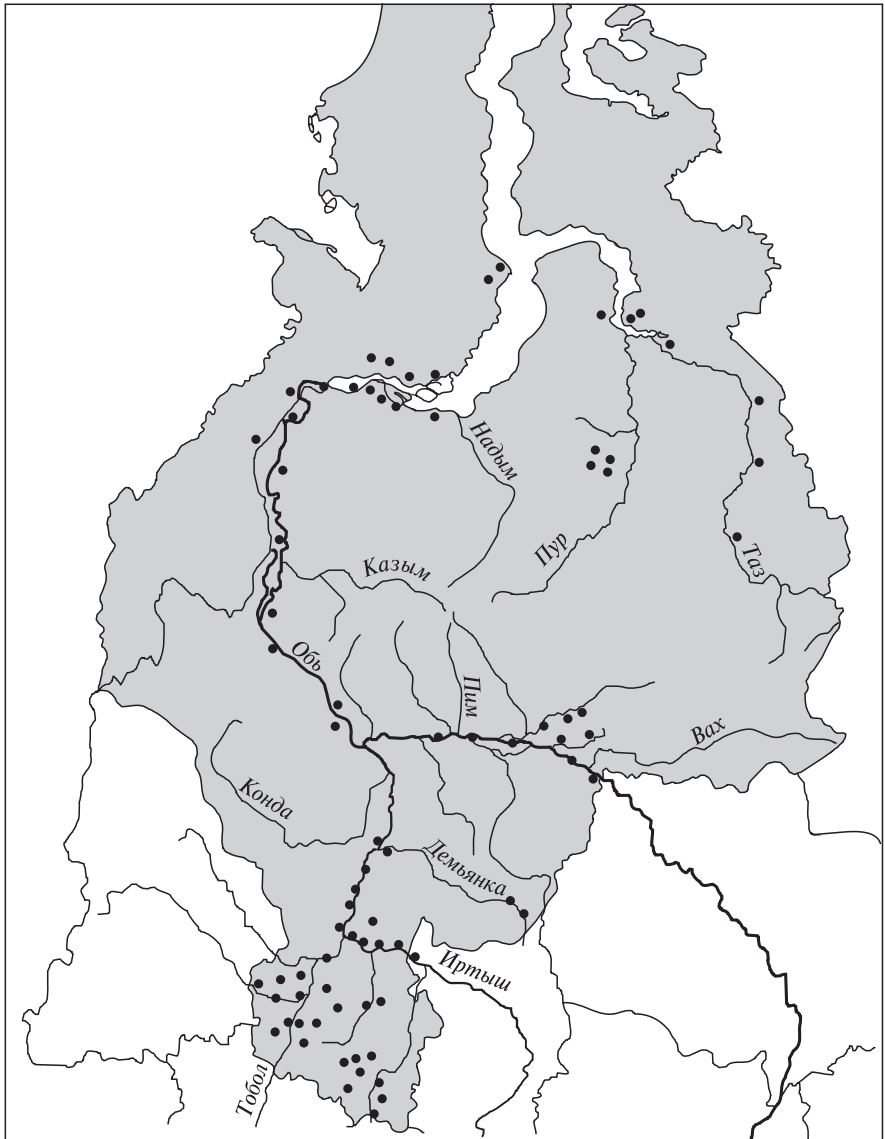


Рис. 1.1. Карта района сбора проб зооперифитона.

Характеристика водоемов, на которых проводились исследования, и методы сбора зоо-перифитона

Водоем	Длина водотока, км; площадь озера, км ²	Метод отбора проб	Год	Характер субстрата	Бассейн реки
1	2	3	4	5	6
<i>Обь и водотоки ее бассейна</i>					
Обь	3650	Прямой	1990, 1991, 1995, 1997	Древесина, камни	Карское море
Казым	659	Прямой****	1994	Древесина	Обь
Сыня	217	»	1991	»	»
Щучья	565	Прямой	1998	»	Дельта Оби
Ватинский Еган	593	Прямой****	1991	Древесина, камни	Обь
Юх-Еган	11	»	1991	Древесина	Ватинский Еган
Гун-Еган	50	»	1991	»	Ваньеган
Ручей б/н	5	Прямой	1991	»	Вангунеган
Вануйто	10	»	1998	»	Дельта Оби
Кутопьеган	64	»	1998	»	» »
Югано	34	»	1998	»	Обь
Птичья	12	»	1998	»	Дельта Оби
Руч. Семенов Лог	7	»	1995, 1997	»	Обь
Ручей б/н	5	»	1998	»	»
	4	»	1998	»	Надымская Обь
Протока:					
Ендырская	265	Прямой, ЭС	1993, 1995	»	Обь
Надымская Обь	130	Прямой	1998	»	Дельта Оби
Большая Наречинская Обь	36	»	1998	»	» »
Малая Юмба	16	»	1998	»	» »
Янгута	21	»	1998	»	» »
<i>Иртыш и водотоки его бассейна</i>					
Иртыш	4248	Прямой, ЭС	1987–1989, 2003	Древесина, сталь, камни	Обь
Тура	1030	» »	1990, 1995, 1996, 2000, 2001	Древесина, камни	Тобол
Тобол	1654	Прямой	1995, 1999	Древесина	Иртыш
Вагай	555	»	2001, 2002	»	»
Ишим	2450	»	2002	Древесина, макрофиты	»
Тавда	719	»	2003	То же	Тобол
Балахлей	134	»	2001, 2002	Древесина	Вагай
Ук	43,5	»	2003, 2004	Древесина, камни	Тобол

Продолжение табл. 1.1

1	2	3	4	5	6
Бегила	22,5	Прямой	2003	Древесина	Ук
Балда	68	»	2002	Древесина, макрофиты, резина, провока	Пышма
Тюменка	3	»	2002	Древесина, камни	Тура
Бабарынка	5	»	2002	Древесина, макрофиты, камни	»
Демьянка	1159	»	2003	Древесина	Иргыш
Туртас	241	»	2003	»	»
Инжура	57	»	2003	»	»
Иска	150	»	2003	Древесина, камни	Тобол
Ангерь	20	»	2003	То же	Тавда
Нерда	142	»	2004	Древесина	Тобол
Чушимка	7	»	2004	»	»
Турба	29	»	2004	»	»
Бируль	7	»	2004	»	»
Карга	25	»	2004	»	Пышма
Кармак	20	»	2004	Древесина, камни	»
Ахманка	50	»	2004	То же	Тура
Цынга	20	»	2004	Древесина	Пышма
Бешкиль	47	»	2004	Древесина, камни	Исеть
Бешкилька	35	»	2004	Древесина	»
Протока б/н	2	»	2001	»	Тура

Водотоки бассейна р. Пур

Пямалияха	62	ЭС	1991	Древесина	оз. Пякуто
Пякупур	542	Прямой****	1991	»	Пур
Пульпуюха	84	»	1991	»	Харучейяха
Текушеяха	17	»	1991	»	Ханупыяха
Ханупыяха	47	ЭС	1991	»	Пульпуюха
Харучейяха	94	Прямой***	1991	»	Пякупур
Ямсовей	93	Прямой	1996	Макрофиты	Протока б/н
Нядосаляхадытэ	43	»	1996	Древесина	Пур

р. Таз и водотоки его бассейна

Таз	1401	Прямой	1994	Древесина, камни	Тазовская губа
Худосей	409	»	1994	Древесина	Таз
Протоки:					
Толькэль-Тэма	84	»	1994	»	»
Кедровая	39	»	1994	»	»
Сиберто	9	»	1994	»	»

1	2	3	4	5	6
<i>Озера южные**</i>					
Андреевское	30,0	Прямой, ЭС	1982	Плавник, кирпичи	
Мазурово	3,0	Прямой	1995	Древесина, раковины <i>Anodonta</i>	Тура
Старица б/н	0,3	»	2001	Древесина, макрофиты	»
Кузькина яма	0,1	»	2000, 2001	Древесина	»
Цимлянское	8,0	»	1999	Макрофиты	Бабарынка
Большое Тарманское	14,0	»	1996, 2001	Древесина	
Среднее Тарманское	8,0	»	1996, 2001	»	
Копанец	4,8	»	1996, 2001	»	
Шайтанское	4,5	»	1996, 2001	»	
Большие Арталы	6,5	»	2001	Древесина, макрофиты	
Сундукуль	5,75	»	2001	Древесина	
Янтык	5,8	»	2001	Древесина, макрофиты	
Кучак	3,1	»	1999	Древесина, макрофиты, камни	
Убиенное	6,9	»	2000	Макрофиты	
Малое Дубыньское	0,9	»	2000	»	
Большое Дубыньское	2,3	»	2000	»	
Песчаное	0,93	»	2000	»	
Малый Кушлук	4,0	»	2000	Макрофиты	
Айдаково	2,6	»	2000	»	
Большое Красное	0,76	»	2000	»	
Долгое	1,3	»	2000	»	
Окунево	1,75	»	2000	»	
Тундровое	12,5	»	2000	»	
Черемуховое	27,7	»	2000	»	
<i>Озера северные</i>					
Копанец	2,0	Прямой, ЭС	1993–1995	Древесина	Ендырская протока
Толога	1,5	Прямой	1994	»	р. Таз
Озеро б/н	1,2	»	1994	»	»
Сор б/н	0,4	»	1993–1995	»	Ендырская протока
Паннэтэсынъянто	0,9	»	1996	Макрофиты	р. Пур
Озеро б/н	0,5	»	1996	»	»
<i>Водотоки и водоемы полуострова Ямал</i>					
р. Нурмаяха	132	Прямой	2001	Макрофиты, древесина	Обская губа
Река б/н	38	»	2001	То же	р. Нурмаяха
	15	»	2001	Макрофиты	»
Озеро б/н	0,1	»	2001	»	

1	2	3	4	5	6
<i>Водотоки и водоемы п-ва Гыданский</i>					
Протока б/н оз. Глубокое	2 0,3	Прямой »	2002 2002	Макрофиты, древесина Древесина	Протока Ерпарод Тазовская губа
Протока Ерпарод	11	»	2002	Древесина, макрофиты	
<i>Водотоки и водоемы п-ва Тазовский</i>					
Ручей б/н р. Пануты	2 13	Прямой »	2002 2002	Макрофиты »	Монгоюрибей р. Юрхарово р. Пануты
Старица р. Пануты	0,1	»	2002	Древесина, макрофиты	
Озеро б/н Бочага	0,2 0,01	Прямой*** Прямой	2002 2002	Макрофиты Древесина	

* Морфометрические параметры приведены по литературным данным [Ресурсы..., 1964, 1967].

** Разделение на северные и южные — по Н.А. Шполянской и А.Г. Графову [1976].

*** Отобраны только качественные пробы, ЭС — экспериментальные субстраты.

1994; Dall, 1979; Pratt et al., 1989; Aloï, 1990; O'Connor, 1991]. Исследования зооперифитона традиционно ведутся в двух направлениях: изучение фауны различных субстратов, находящихся в воде (прямой сбор), и изучение перифитона с использованием экспериментальных субстратов.

Площадь поверхности веток рассчитывали по геометрическим формулам цилиндра или усеченного конуса. В отличие от субстратов, которые имеют сходство с какой-либо геометрической фигурой, довольно сложно рассчитывать площадь субстрата неправильной формы, таких как листья древесных пород, а также макрофитов. В работе, касающейся изучения зооперифитона Волгоградского водохранилища [Константинов, Спиридонов, 1977], предложена простая методика расчета площади листа — рисунок снимается на бумагу аналогично расчету площади плоских поверхностей камней. Каменистый субстрат в равнинных реках Западной Сибири в отличие от других регионов России встречается редко и представлен чаще всего обкатанным галечником, площадь которого предпочтительнее всего рассчитывать по формуле Р.С. Dall [1979]: $\pi/3 (W \times L + H \times L + W \times H)$, где W — ширина, L — длина, H — высота.

Субстрат или его часть после извлечения из воды помещали в пластиковый пакет. Организмы в кювете смывали кисточкой, плотно прикрепленных беспозвоночных отделяли скальпелем или пин-

цетом. При отборе проб с бортов кораблей и причальных сооружений использовали перифитический скребок [Протасов, 1987]. Пробы концентрировали, промывали через газсито № 39 и фиксировали 4%-м раствором формальдегида или 80%-м спиртом. Пробы разбирали под биноклем, крупные организмы выбирали из чашки Петри, мелкие — из камеры Богорова. Личинки хирономид с длиной тела до 2 мм (кроме *Nanocladius* и *Thienemanniella*) до вида не определяли. Масса организмов определялась прямым взвешиванием на торсионных весах типа ВТ-500 или с помощью номограммы зависимости массы тела от длины [Алимов, 1989]. Подобный сбор и обработка проб позволяют учитывать не только крупных беспозвоночных, но и мезофауну, что крайне важно при использовании зооперифитона в оценке качества воды, так как индикаторами загрязнения служат организмы небольших размеров — малощетинковые черви сем. Naididae и нематоды [Скальская, 1990; Московченко, Шаропова, 2001].

Еще одна уникальная возможность исследований, характерная именно для перифитона, — использование экспериментальных субстратов. Работа с ними позволяет осуществлять “эксперимент в природе” и выяснять не только характеристики сукцессионных процессов, но и влияние на формирование зооперифитона формы субстрата, его структуры, химического состава, цвета, глубины, пространственного положения и т.д. Метод экспериментальных субстратов связан с установкой в водоеме разнообразных по форме и происхождению, площади и шероховатости субстратов. При использовании метода экспериментальных субстратов важно решение вопросов выбора субстрата, установки (конструкции), на которой закрепляются субстраты и способы закрепления установки в водоеме.

Для изготовления субстратов используются как природные материалы (дерево, камень, глина-керамика и т.д.), так и искусственные (пластмассы, стекло, металлы, резина и т.д.), различные по своим физико-химическим параметрам. Материал может быть естественным для водоема либо имитирующим естественные субстраты, либо резко отличаться от природных субстратов. Все параметры субстрата определяются целью, стоящей перед исследователем. Только с помощью материалов, полученных при правильной постановке исследования с использованием экспериментальных субстратов, можно получить ответы на многие вопросы, в частности хорошо контролируется процесс заселения, сукцессионные изменения в сообществах.

В качестве субстратов нами использованы силикатные кирпичи, стальные пластинки, мельничный газ, натянутый на каркас, но пре-

обладали деревянные субстраты. Предметные стекла, широко применяющиеся при микробиологических исследованиях, изучении прикрепленных простейших, мезозооперифитона, а также макрозооперифитона в непроточных водоемах с доминантами, представленными неподвижно прикрепленными видами (губки, мшанки, дрейссена) [Протасов, 1994], в условиях летнего периода на Оби (1983 г.) практически не заселялись беспозвоночными и в дальнейшей работе не использовались.

По форме используемые субстраты были пластинчатыми, трехмерными (блочными) и цилиндрическими. Чаще всего использовали древесные субстраты цилиндрической формы как наиболее близкие к естественным древесным субстратам. На Иртыше и в прудах Абалакского рыбозавода в 1988 г. субстраты изготавливали в виде пластин и цилиндров из древесины свежесрубленной и старой ивы, березы и сосны. На притоках Пура, р. Тура, в районе Ендырской протоки, водоеме-охладителе устанавливались субстраты в форме цилиндров, изготовленные из березы, лишенной коры. Для изучения особенностей распределения зооперифитона на субстратах с различно ориентированной поверхностью в оз. Андреевское в качестве блочного субстрата использовали кирпичи. Все эти субстраты интенсивно заселялись беспозвоночными с первых же суток.

Древесные экспериментальные субстраты на всех водоемах устанавливались на глубинах 0,1, 0,5 и 1,0 м от поверхности воды и закреплялись на делевой нити (на каждой нити 2–3 субстрата). Нити с субстратами крепились к каркасу установки по принципу ставного невода (рис. 1.2), что позволяло снимать субстраты с любой глубины без необходимости подъема всей установки из воды.

Площадь экспериментальных субстратов колебалась от 0,022 до 0,043 м². Время экспозиции менялось от 20 до 45 сут, при изучении начальных этапов колонизации пробы отбирали через малые периоды (на 2, 5, 8, 12, 18-е сутки). Для исследования интенсивности оброста на Иртыше периодически в июне — июле устанавливали субстраты на 5-суточную экспозицию. Разбор проб проводили так же, как на естественных субстратах.

Другим важным моментом является выбор установок, на которых (или к которым) крепились субстраты. Существует достаточно большое количество установок [Протасов, 1987], разнообразных конструкций. Очень интересны конструкции, предложенные для участков водоемов с интенсивным течением [Раилкин, Бабков, 1990; Раилкин, Фатеев, 1990]. Разработаны оригинальные конструкции

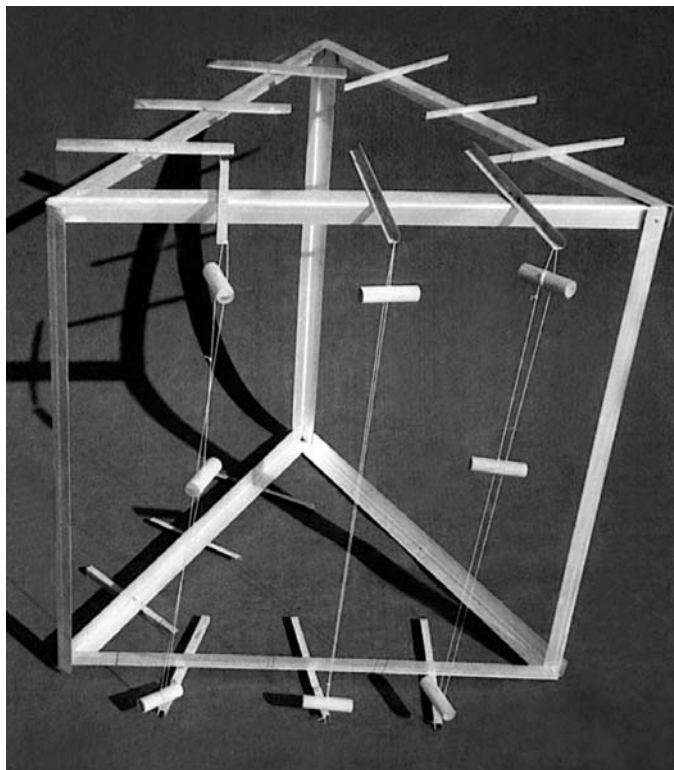


Рис. 1.2. Устройство для экспонирования экспериментальных субстратов.

для изучения фитоперифитона [Комулайнен, Смирнов, 1985]. Но для всех них характерна большая площадь соприкосновения конструкции и субстрата, следовательно, при закреплении субстрата непосредственно на установке неизбежно влияние организмов, заселяющих установку, на сообщества, формирующиеся на субстратах. Кроме этого, большинство установок служит для прикрепления пластинчатых субстратов, трехмерные субстраты крепить к ним сложно. Нами предложена оригинальная конструкция установки, непосредственно не имеющая контакта с субстратами (см. рис. 1.2). Все наши установки были прикреплены ко дну или закреплены на сооружениях, находящихся на воде (баржа, понтон) или над водой (мост). Предлагаемое устройство испытано в условиях крупных и малых рек, прудов, озер и водоема-охладителя. Безусловно, предложенные методические приемы не исчерпывают всех существующих методов исследо-

вания этой экологической группировки, но, на наш взгляд, при изучении зооперифитона равнинных водоемов Западной Сибири и сходных территорий, с малым количеством каменистых субстратов и большим — растительных, их применение наиболее оптимально. Значительно расширит исследование зооперифитона использование легководолазной техники, успешно применявшейся на внутренних водоемах специалистами-перифитологами Института гидробиологии НАН Украины.

Для определения беспозвоночных пользовались как отечественными определителями и определительными таблицами [Резвой, 1936; Наумов, 1960; Лепнева, 1964, 1966; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Лукин, 1976; Чернова, 1976; Шилова, 1976; Определитель..., 1994, 1995, 1997, 1999, 2001], так и иностранными источниками [Borg, 1930; Lacourt, 1968; Penney, Racek, 1968; Sedlak, 1971; Mundy, 1980; Heidemann, 1988].

Материал по питанию личинок ручейников собран в летний период 1989–1991 гг. на естественных (затопленная древесина и камни) и экспериментальных (древесных) субстратах, помещенных в водоемы. Просмотрены пищеварительные тракты 150 экз. личинок, собранных в реках Обь, Иртыш, Сыня, Сось, Пякутинка и Тура. Анализ качественного и количественного состава пищи проводился по методике, описанной И.И. Грезе [1973].

Материалы по питанию молоди стерляди собирали в летний период на Иртыше сразу после ската с нерестилищ, половозрелых особей — в летний период на реках Иртыш, Тавда и Ендырской протоке. Питание личинок и мальков осетра сибирского изучали на Иртыше, в период ската с нерестилищ и на выростных прудах Абалакского рыбопроизводного завода, где велось подращивание мальков осетра в течение 1,5 мес перед выпуском в реку. Исследование питания молоди нельмы проводили во время подращивания на прудах. Для изучения питания сибирского осетра в Иртыше собрано 227 экз. рыб, в прудах — 240; стерляди в реках Иртыш и Тавда — 98, протоке — 11; нельмы в прудах — 138 экз.

Пищеварительные тракты рыб камерально обрабатывали по стандартной методике счетно-весовым методом, изучение питания сеголетков — групповым методом [Методические рекомендации..., 1980]. Кормовые организмы по возможности определяли до вида. Рассчитывали индексы наполнения и потребления.

Математическую обработку данных проводили с помощью модифицированной программы “Водное сообщество” (WACO), созданной в ИГБ НАНУ. Рассчитывали численность и биомассу, встре-

чаемость, индекс разнообразия Шеннона и выравненности, меры сходства по Серенсену, потребление кислорода. Для проведения статистических расчетов использована компьютерная программа Statistica 6.0.

1.2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Западная Сибирь — это огромная равнина, на большей части своей территории сильно заболоченная. На западе она ограничивается предгорьями Урала, на востоке — склонами Среднесибирского плато. Наибольшие высоты на Западно-Сибирской равнине отмечены на Верхнетаёзовской возвышенности (на востоке) и на Сибирских Увалах, расположенных в центре территории и протянувшихся параллельно среднему течению Оби. Здесь протекают такие крупные реки, как Обь, Иртыш, Ишим, Демьянка, Тобол, Тура, Пур и Таз, относящиеся к бассейну Карского моря. Они отличаются развитой поймой, богатой придаточными водоемами, озерами и сорами [Западная Сибирь..., 1963; Антонов, 1966; Петров, 1979; Орлова, Савкин, 1982; Давыдова, Раковская, 1990]. К характерным особенностям равнинной территории относятся плоский рельеф, четко выраженная зональность природных условий, заболоченность, заозеренность, залесенность [Львович, 1971; Канашин, 1975а; Петров, 1979; Корытный, 1994]. На западно-сибирские болота приходится более $\frac{1}{4}$ площади заторфованных территорий мира [Малик, 1990], а в болотах равнины аккумулировано 1000 км^3 влаги, что составляет 2,5 годовых стока Оби [Нештадт, Малик, 1980].

Для территории характерна развитая гидрологическая сеть, более 75 тыс. рек (89 %) имеют длину менее 10 км. Реки Западной Сибири, на которых проводили исследования, по протяженности относятся к категории крупных (более 1000 км) — 7, средних — 9, малых (менее 200 км) — 36 [Львович, 1971] (см. табл. 1.1). Все равнинные реки отличаются невысокими скоростями течения. На крупных реках высота половодья достигает 7–12 м, продолжительность — 2–3 мес. На средних и малых пик паводка в среднем составляет 2–3 м [Канашин, 1975б]. Для крупных рек характерны сильные колебания скорости течения, в зависимости от стока воды (от 0,2–0,3 до 1,0 м/с) обычно отсутствие макрофитов (они встречаются только в устьевых участках притоков), большие глубины, донные отложения представлены в основном песками, реже встречаются галечники и глины [Львович, 1971]. Все крупные реки Западной Сибири текут с юга на север и имеют большое значение в отоплении территории.

Крупнейшей рекой Западной Сибири является Обь с ее притоком Иртышом. Ширина русла в среднем течении колеблется от 0,8 до 3,0 км, в нижнем — от 3,0 до 7,0 км, преобладающие глубины — 5–9 м. Пойма Нижней Оби — феноменальное явление, ее ширина достигает 60 км, не менее 30 % площади дна долины приходится на водную поверхность. Здесь находится огромное количество разнообразных водоемов — внутриводоемные соры, озера, многочисленные протоки и рукава [Петров, 1979]. В нижнем течении Обь течет практически строго на север, разница температуры воды в летний период между п. Белогорье (южный створ) и г. Салехардом (северный) составляет в среднем 3 °С [Бруснынина, Крохалевский, 1992]. Изучение зооперифитона Оби проводили в среднем и нижнем течении на протяжении 1700 км, а также в дельте.

Иртыш — вторая по величине водная артерия. Ширина русла обычно равна 500–1000 м, глубина на плесах 6–12 м, иногда 20–25 м, местами до 45 м. Зооперифитон изучали в среднем и нижнем течении как стационарно, с использованием ЭС, так прямыми сборами при экспедиционных исследованиях. Они охватывали среднее и нижнее течение Иртыша от пос. Усть-Ишим до устья р. Демьянка на протяжении 700 км. Фауну перифитали изучали также на крупных реках, относящихся к бассейну р. Иртыш — р. Тобол, р. Демьянка — приток Иртыша и р. Тура — приток Тобола. Реку Тобол исследовали в весенне-осенний сезоны 1995 г., в нижнем течении. Зооперифитон р. Тура изучали как на субстратах, постоянно находившихся в водоеме (древесина и камни), так и с использованием экспериментальных субстратов с 1990 до 2001 г. на 6 створах. Реку Ишим (единственную крупную, с обильным развитием макрофитов) обследовали на 6 участках — от границы с Казахстаном (пос. Ильинка) до д. Симанова, расположенной на реке ниже г. Ишим. Реку Демьянка изучали в устьевом участке.

К востоку от нижней части бассейна Оби находятся р. Надым, впадающая в Обскую губу, а также Пур и Таз, впадающие в Тазовскую губу. Река Пур образуется от слияния рек Пякупур и Айваседапур, берущих начало на Сибирских Увалах. Длина Пура от слияния двух рек составляет 450 км. Русло реки извилистое, крупные притоки Пура — реки Пякупур, Айваседапур и Хадуттэ. Нижнее течение Пура находится в зоне тундр, долина реки расположена в сильно заболоченной Пурской низменности. Исследования проводили на малых реках бассейна Пякупур.

Река Таз протекает по северо-восточной части Западной Сибири, большая ее часть находится в зоне тайги, меньшая — в зоне тунд-

ры. Река берет начало на Верхнетазовской возвышенности, ее длина 1401 км. Долина реки широкая, русло сильно меандрирует и разветвляется на многочисленные рукава, на всем протяжении развита система проток. В районе устья ширина русла достигает 1 км, образуется множество рукавов. Максимальные глубины — до 15 м, средние — 3–4. Зооперифитон исследовали на четырех участках реки — на протяжении 800 км. Основным субстратом для беспозвоночных перифитона в реке была затопленная древесина (береза и ива), реже — галечники.

Кроме крупных рек поверхность Западной Сибири покрыта сетью средних и малых рек, густота речной сети в лесной зоне достигает 300–400 м/км² [Западная Сибирь..., 1963]. Средние и малые реки отличаются меньшими скоростями течения и глубинами. Они зарастают высшей водной растительностью, лучше прогреваются и в них более интенсивно идет процесс илонакопления. Особое внимание в последнее время уделяется малым рекам, на которых последствия антропогенного воздействия видны раньше и более резко по сравнению с крупными и средними реками. Из водных объектов на территории городов наиболее уязвимы малые реки. Большинство из них исчезают с поверхности земли или заключаются в коллекторы, превращаются в сточные канавы, заваливаются мусором. Малые реки имеют изменчивую водность, так как являются верхним звеном формирования стока. Водность их резко повышается не только в период снеготаяния, но и во время ливней и затяжных дождей, в остальное время она обычно низкая.

Территория Западной Сибири отличается развитой пойменной системой, которая выполняет функцию регулятора режима стока. Общая площадь пойм в Западной Сибири 9–15 млн га, или около 7–10 % площади этого региона [Малик, 1990]. Пойменные водоемы представлены протоками, озерами и сорами, в которых проходит аккумуляция аллювия [Петров, 1979], они отличаются более высокой трофностью и в основном в них нагуливаются промысловые виды рыб. Наиболее распространены мелкие слабопроточные и глубокие протоки, в которых развивается высшая водная растительность и интенсивно идет процесс илонакопления [Петров, 1979]. Типичным элементом поймы бассейна крупных рек является соровая система. Соры — временные озеровидные водоемы, образующиеся в период весеннего половодья на низменных участках в устьевых зонах притоков и проток вследствие подпора водами реки, в которую данный приток впадает, обсыхающими после спада воды в реке или протоке, к которой они относятся [Июффе, 1947; Петров, 1979]. Исследования

проводили на небольшом луговом соре без названия, образующемся в устье малой протоки при подъеме воды в половодье в Ендырской протоке. Срок существования такого сора около месяца, глубина — до 1,5 м в период максимального уровня. Пробы отбирали с затопленной древесины, использовались также экспериментальные субстраты.

Протоки, как и соры, делятся на четыре группы [Июффе, 1947]: глубокие сильно проточные, глубокие слабопроточные, мелкие проточные, мелкие непроточные. По своим характеристикам первая группа проток мало отличается от рек, к которым они относятся. Остальные группы проток наиболее многочисленны и имеют огромное значение в водном режиме рек, так как выполняют функцию регуляторов режима стока, кроме того, в них гораздо интенсивнее проходит процесс аккумуляции аллювия [Петров, 1979], они характеризуются более высокой трофностью и в них нагуливаются промысловые виды рыб. Всего обследовано 12 проток (см. табл. 1.1). К одним из крупных проток относится Ендырская, расположенная в левобережной пойме Нижней Оби, соединяющаяся с Обью множеством проток и, в свою очередь, принимающая несколько меньших проток и речек. Ее глубины колеблются от 4 до 9 м, дно в некоторых участках заполнено полностью бревнами, оставшимися после лесослава, по берегам — заросли ив, донные отложения представлены илами, на мелководьях обильно развиваются макрофиты. Скорость течения на стрежне достигает 0,4–0,5 м/с. Исследования зооперифитона Ендырской протоки проводили в весенне-летний период 1992 и 1993 гг. с использованием экспериментальных субстратов, которые устанавливали на течении в русле протоки. В 1995 г. отбирали пробы прямым сбором с древесины на участках проток с течением, а также в зонах с практически отсутствующим течением.

Очень развита система проток дельтового участка Оби, где выделяются два крупных рукава (Надымская и Хаманельская Обь) и множество мелких проток. Дельта начинается от о. Большие Яры, здесь Обь делится на рукава. В дельтовой части Обь расширяется, образуя архипелаг мелких тундровых и больших низменных островов, изрезанных сетью проток [Июффе, 1947]. Для этого участка характерны снижение скорости течения и выраженные сгонно-нагонные явления. Обширные мелководья прорезаются более глубокими бороздами. Протоки, относящиеся к бассейну р. Таз, имеют меньшую протяженность, глубины (до 4 м), донные отложения — слабозаиленные пески. Экспедиционные сборы в 1994 г. проводились на четырех протоках р. Таз, прямым сбором материал отбирался с затопленной древесины ивы и березы.

Озера — типичный элемент ландшафта Западной Сибири, здесь их около 1 млн общей площадью 100 тыс. км² [Савченко, 1992]. Большинство озер относятся к категории очень малых и малых (менее 10 км²), меньше — к категории средних и крупных (более 100 км²) [Тюлькова, 1975; Корытный, 1994; Лезин, 1997]. Исследования зооперифитона проводились на 34 озерах (см. табл. 1.1). Озера мелководные (глубины от 2 до 5 м), многие находятся в стадии зарастания, заиления и заполнения торфом. Наибольший приток воды в озера наблюдается в период снеготаяния. Донные отложения представлены в основном торфянистыми (гуминовыми) илами, а также глинами и песками. Многие озера (Большое и Среднее Тарманские, Копанец, Шайтанское) расположены среди болот. Дно озер часто закоряжено, по берегам и на мелководье — заросли ив [Тюлькова, 1975; Савченко, 1992; Корытный, 1994].

Озера южной зоны в основном эвтрофные, заморные, северной — мезотрофные. На севере и юге территории среди болот имеется множество дистрофных озер, находящихся на разной стадии превращения в болото. Воды озер тундровой и таежной зоны отличаются низкой минерализацией. В зоне лесостепи встречаются озера с различной степенью минерализации воды — от средне- до высокоминерализованных (до 14 г/л) [Уварова и др., 1987]. Минерализация озер зависит от многолетних колебаний уровня воды. Так, по данным Н.К. Дексбах [1961], общая минерализация оз. Горькое за 25 лет изменялась от 19 до 65,5 г/л. Аналогичная картина наблюдалась и на оз. Глубокое [Уварова и др., 1987], когда при падении уровня воды в озере общая минерализация возросла на 48 %. Берега озер и мелководная прибрежная зона заросли ивняками, возле соленых озер они отсутствуют и основным субстратом для перифитона здесь являются тростники.

Для изучения воздействия техногенного загрязнения озер урбанизированной территории на примере г. Тюмени исследования зооперифитона проводили на трех озерах и четырех водоемах-карьерах в селитебных зонах (карьеры у школы № 6, 44 и оздоровительного комплекса “Кристалл”), водоемах промышленных зон в районах расположения городских ТЭЦ (пруд у ТЭЦ-1 и озеро у ТЭЦ-2) и пригородной рекреационной зоны (оз. Цимлянское и озеро возле учхоза) [Московченко, Шарапова, 2001].

К северным озерам [Шполянская, Графов, 1976] относятся озера бассейнов Ендырской протоки и рек Таз, Пур, Обь, тундр Ямала, Тазовского и Гыданского полуостровов; к южным — озера южной тайги и подтайги — бассейна р. Тура, Тобола, озера Тарманской

водно-болотной системы, а также озера лесостепной зоны — Ишимского, Казанского, Бердюжского районов. Экспериментальные субстраты использовали на озерах Андреевское и Копанец (Ендырская протока), на остальных пробы отбирали прямым сбором, основным субстратом были затопленная древесина ив и берез.

Копаные выростные пруды Абалакского рыбопроизводного завода площадью 2 га, глубиной до 2 м заливаются водой р. Иртыш. Время заливания прудов водой — около 1,5 мес. В 1988–1989 гг. весь период заливания выростных прудов изучался зооперифитон с использованием экспериментальных субстратов. Качественные пробы отбирали в выростных и зимовальном прудах. Копаные пруды сигового рыбопроизводного хозяйства имеют небольшую площадь, заполняются разведенной термальной минерализованной водой, исследования вели на пруде, существовавшем 2,5 года, с общей минерализацией воды 2,5 г/л.

Водоем-охладитель Сургутской ГРЭС-2 образован в 1985 г. на р. Черная, впадающей в Обь возле г. Сургута. Площадь составляет 12,9 км². Максимальная температура воды на сбросе в период проведения исследований достигала 35–36 °С, в наиболее прохладной зоне, где стояли установки с субстратами, — 26–27 °С. Глубина водоема до 5 м. Зооперифитон изучали с помощью экспериментальных субстратов в летний период. Водоем-охладитель — ТЭЦ-1 г. Тюмени — существует с конца 50-х годов XX в., он создан на основе пойменного оз. Оброчное площадью 0,13 км². Максимальная температура воды на сбросе достигает 30 °С. Зооперифитон исследовали в течение года (2005–2006 гг.), пробы отбирали с естественных субстратов (камней, древесины, макрофитов, бетонных плит).

Основным твердым субстратом на реках Западно-Сибирской равнины является затопленная древесина. Наличие огромного ее количества в руслах рек связано с разрушением берегов и последствием лесосплава [Гусев, 1966]. Подмыв берегов и оползание заросших лесом склонов служат причиной засорения русел пнями и стволами упавших деревьев, образования так называемых “деревянных полов” на перекатах и многочисленных заломов. Так, на р. Конда засоренность русла на отдельных участках достигает 7 м³ древесины на 1 км русла реки, в р. Полуй — 10–15, в р. Большой Салым — 10 в среднем течении и около 20 — в верхних участках, на р. Большой Балык — около 50 м³/км. Лесные заломы могут сохраняться и в течение многих десятилетий, не разрушаясь даже в пе-

риод сильных половодий. Так, на р. Мохкот-Еган длина лесных заломов в верховьях составляет 16–20 м, встречаются они через каждые 300–600 м [Малик, 1978].

В связи с большой меридиональной протяженностью количества радиации между севером и югом изменяется от 70 до 120 ккал/(см² · год) [Западная Сибирь..., 1963; Лезин, 1997]. Различие температурного режима водоемов юга и севера региона заключается не столько в высоких температурах в более южных водоемов, поскольку даже на п-ове Ямал воды озер прогреваются до 20 °С, сколько в более коротком вегетационном периоде на севере. Так, продолжительность летнего периода в зоне тундры составляет 35 дней, в северной тайге — 70, средней тайге — 95, южной тайге — 105, а в лесостепи — 125 [Западная Сибирь..., 1963]. Для территории характерны также резкие межгодовые колебания температуры воздуха, особенно в весенний период. Наиболее сильно это влияет на термический режим пойменных водоемов. Так, разница температуры воды на Ендырской протоке в период исследований в июне 1992 и 1993 гг. составила 10 °С.

Для рек Западно-Сибирской равнины характерен очень малый ионный сток, вода отличается низкой минерализацией, в устьевой части Оби она составляет 35 мг/л, в среднем для Обской системы — 100 мг/л [Львович, 1971]. В отличие от Оби долина Верхнего и части Среднего Иртыша расположена в лесостепной и степной зонах, что обуславливает более высокую минерализацию вод и в нижнем течении Иртыша — в среднем 220 мг/л [Нечаева, 1994]. Химический состав большинства таежных озер характеризуется низкой минерализацией (от 30 до 140 мг/л), а озера, расположенные на заболоченных территориях, обычно имеют кислую активную реакцию среды [Тюлькова, 1975; Савченко, 1992]. Количественные и качественные показатели гидрохимических процессов напрямую зависят от гидрологических, ландшафтных и биогенных особенностей зон, в которых они протекают. В водах таежных водоемов отмечается высокое содержание диоксида углерода (свободная СО₂): так, в летний период в Оби оно достигает 40–55 мг/л, зимой — значительно выше [Баранов, 1966]. Концентрация диоксида углерода в болотных водах в среднем составляет 25 мг/л, а в водах, прошедших через биологически активный слой лесных почв, — около 100 мг/л [Нечаева, 1994]. Вода, насыщенная углекислотой, обладает большой растворяющей способностью. Концентрация ее в водах Иртыша выше в 2–3 раза, а окисляемость — в 8–10 раз, чем в водах Оби. Большая часть вещества, растворенного в речных водах, предварительно прошла через

систему “растительность — почва”, особенно сильно воды таежных водоемов обогащаются азотом. Так, в малых таежных речках, по данным Е.Г. Нечаевой [1994], азота содержится от 0,1 до 2,0 (в среднем 1,1) мг/л, что свидетельствует о повышенной биогенности вод равнинно-таежного ландшафта. В минеральном составе атмосферных вод, прошедших через верхний биологически активный слой лесных почв, наиболее активны биогенные мигранты — марганец и медь. В поверхностных водах олиготрофных болот приоритетны кремний, свинец и железо. В отношении кремния это согласуется с характерным для болот кремниево-азотным типом биогеохимического круговорота. Активность свинца подтверждается ярко выраженной тенденцией к его накоплению в сфагново-торфяной толще верховых болот, аналогичное положение с железом обусловлено его биоводно-миграционной активизацией при заболачивании таежных ландшафтов. Таким образом, для болотных вод характерно накопление элементов группы железа (марганца, цинка, меди, ванадия, хрома, титана), являющихся тяжелыми металлами, а также относящихся к ним свинца, никеля, кобальта и особенно алюминия [Нечаева, 1994]. Благодаря преимущественно атмосферному питанию, озерные воды по сравнению с речными в 2 раза менее минерализованы и обеднены всеми элементами, кроме железа, которое приоритетно для них и свидетельствует о заболачивании озерных комплексов. По количеству растворенного железа реки Западной Сибири уступают лишь рекам Южной Америки. В таежных речных водах его содержится в среднем 1,1 мг/л (ПДК — 0,3 мг/л). Среднее содержание ионного железа в водах Иртышской системы почти в 2 раза больше, чем в Обской, что соответствует количеству растворенного в них органического вещества, в комплексе с которым железо мигрирует в водах [Баранов, 1966; Нечаева, 1994; Ефремова и др., 2003].

Для большинства водоемов центральной и северной части Западной Сибири характерно наступление во второй половине подледного периода “зимнего замора” — катастрофического снижения содержания кислорода, местами до нуля, в основном вызываемого притоком зимой обескислороженных, богатых органическими веществами вод с заболоченного водосбора и подземными водами [Мосевич, 1947]. Заморная зона охватывает бассейны среднего и нижнего Иртыша, Оби, нижнее течение Пура и Таза, всего она составляет около 1,3 млн км² [Мосевич, 1947; Баранов, 1966].

Особенности гидрохимического режима водоемов равнины [Мосевич, 1947; Баранов, 1966], связанные с высокой заболоченностью

территории и ежегодными зимними заморами, вызывают озабоченность экологическими последствиями дополнительных антропогенно-технических поступлений в речные и озерные системы. Ретроспективный анализ гидрохимического режима Оби и Иртыша с 1953 по 1987 г., проведенный В.И. Уваровой [1989], показал, что произошел сдвиг в солевом и биогенном режиме водоемов. Минерализация воды в нижнем течении Оби возросла на 16 %, в Иртыше — на 30 %, одновременно увеличилась концентрация легкоокисляемой органики и нитритов. Быстрое развитие нефтегазового комплекса с середины 60-х годов сопровождалось отставанием строительства очистных и канализационных сооружений, многочисленными авариями и порывами нефтепроводов [Уварова, 1989; Брусынина, Крохалевский, 1992; Экологическое состояние..., 1993; Нечаева, 1994]. Наиболее высоким уровнем загрязнения характеризуются пойма и притоки среднего течения Оби [Уварова, 1989; Брусынина и др., 1992; Экологическое состояние..., 1993; Уварова, 1995, 2000; Московченко, 1998].

Наиболее значимыми для развития гидробионтов являются некоторые особенности континентальных вод Западной Сибири: развитая речная сеть и пойменная система с огромным количеством проток; масса мелких, хорошо прогреваемых озер; невысокие скорости течения водотоков; длительный подледный период; высокая заболоченность водосбора и ежегодный дефицит кислорода (замор) в конце подледного периода; низкая минерализация вод от зоны южной тайги до тундр.

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППИРОВКИ ПЕРИФИТОН

2.1. ПЕРИФИТОН КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГРУППИРОВКА

История начала изучения перифитона излагалась достаточно часто [Протасов, 1994; Скальская, 2001; Комулайнен, 2004]. В последние годы опубликованы статьи и монографии, в которых рассматриваются как общетеоретические вопросы, так и региональные исследования перифитона [Протасов, 1994; Довгаль, 1998, 2005; Раилкин, 1998б; Скальская, 2001; Александров, 2005]. В этих публикациях сформулированы оригинальные концепции, касающиеся цено-экоморфной классификации, процесса колонизации субстратов, микропространственной структуры простейших пограничного слоя и его сукцессии, ближайшего жизненного пространства, сукцессии зооперифитона водохранилищ и водоемов-охладителей и т.д. Разногласия касаются не столько самого термина “перифитон” — эти дискуссии заняли период до 80-х годов, сколько по содержанию термина “что есть перифитон”. На этом фоне продолжается обсуждение и уточнение понятий “планктон”, “бентос”, “нектон”, “нейстон”. Не останавливаясь на точке зрения, которая сводится к тезису “перифитона вообще нет”, рассмотрим взгляды ученых, занимавшихся этой группировкой. Автор придерживается концепции, согласно которой перифитон является экологической группировкой организмов, обитающих на разделе фаз твердый субстрат — вода [Дуплаков, 1933; Алимов, 1989; Протасов, 1994; Комулайнен, 2004]. А.А. Протасовым [1994] предложен подход к определению экологических группировок с учетом фазового состояния биотопа, согласно которому в гидросфере дифференцируется ряд экологически различных областей. Среди них выделяется однофазная внутренняя область — пелагиаль (экологическая группировка — планктон), а также контурные: на разделе вода — воздух (нейсталь) обитает нейстон, вода — донные отложения (бенталь) — бентос, вода — твердый субстрат (перифиталь) — перифитон.

Другая концепция рассматривает перифитон как частный случай бентоса [Жадин, 1960; Раилкин, 1998а; Скальская, 2002; Скальская, Баканов, 2003]. Во многом путаница между понятиями “бентос” и “перифитон” связана с расплывчатостью общепринятой фор-

мулировки, которая включает в бентос все организмы, обитающие на дне водоема или в толще донного грунта [Константинов, 1979; Сытник и др., 1994; и др.]. Отнесение бентоса ко дну водоема позволяет включать в него и твердые субстраты, находящиеся на дне. Любой специалист, занимающийся перифитоном и бентосом, знает, что существует сходство между перифитоном водоема, вне зависимости от его локализации — на дне или вне дна. Собственно и бентос может формироваться вне дна водоема при обильном заилении твердых субстратов [Шевцова и др., 1986; Протасов, 1994], когда перифитонные сообщества сменяются бентосными. На дне водоема перифитон формируется не только на каменистых или антропогенного происхождения субстратах, но и на очень твердых глинах на сильном течении (в реках), где состав беспозвоночных сходен с населением древесных субстратов [Бенинг, 1924; Шарапова, 1998а, б]. Например, О.В. Чекановская [1962] отмечает, что “фауна олигохет глинистых грунтов на течении, не прикрытых илом, ...в общем напоминает фауну каменистых грунтов” (с. 88).

Еще один повод для отнесения перифитона к бентосу дает часто встречающийся стереотип: коловратки, кладоцеры, копеподы — это зоопланктон, хирономиды, олигохеты, моллюски — зообентос. Поскольку в перифитоне обычны и многочисленны именно хирономиды, олигохеты и моллюски, то и создается впечатление о сходстве с бентосом. Хотя уже давно известны бентосные, планктонные и перифитонные виды коловраток, имеющие специальные приспособления к образу жизни в различных экологических условиях [Кутикова, 1970]. Существует очень большая группа низших ракообразных, обитающих на твердых субстратах, хотя их не всегда учитывают при сборах перифитона. Наиболее известен рачок *Sida crystallina* (Mull.) [Дуплаков, 1933; Скальская, 1993; Протасов, 1994; Шарапова, 2000; Коровчинский, 2004], предпочитающий обитание на субстратах. Плотность его в перифитоне бывает так велика, что он иногда входит в доминирующий комплекс. Вряд ли необходимо жестко относить рачка *Sida crystallina* либо к планктону, либо к перифитону — он имеет приспособления для жизни и в пелагиали, и в перифитали. Если в водоеме часть популяции *Sida crystallina* обитает в пелагиали, то они входят в состав планктона, а та часть, которая фильтрует воду, прикрепившись к субстрату, — в состав перифитона. Е.Ф. Мануйлова [1964] выделяет донные, зарослевые и пелагические комплексы кладоцер. Рачков, связанных с субстратами, относят к зарослевому (фитофильному) комплексу, но они могут заселять любые твердые субстраты. Так, на затопленной древесине в австралийской реке

найжены представители родов *Ilyocryptus*, *Leydigia*, *Alona*, *Simocephalus*, *Pleuroxus*, здесь же встречались копеподы *Eucyclops* и *Acanthocyclops* [O'Connor, 1991, 1992]. Некоторые виды клadoцер могут обитать одновременно в планктоне, перифитоне и нейстоне [Мануйлова, 1964; Зимбалевская, 1981; Гладышев, 1994]. В нейстоне лесной лужи и Красноярского водохранилища обитают *Scapholeberus mucronata* (Mull.), *Chydorus sphaericus* (Mull.) и *Alona costata* Sars. — обычные представители фитофильной фауны. Для большинства клadoцер, связанных с субстратами, выявлены морфофункциональные приспособления для прикрепления или передвижения по субстрату [Корвчинский, 2004; Smirnov, 1999].

Высока численность нематод в обрастаниях макрофитов, камней и свай. Известно, что у них каудальные железы выделяют секрет, застывающий в воде в особую нить, при помощи которой нематоды и прикрепляются к субстрату [Гагарин, 1981]. Для бентоса из олигохет очень характерно семейство Tubificidae, в перифитоне наибольшее значение имеет семейство Naididae, многие представители которого строят трубки (*Ripistes parasita*, *Dero*, *Aulophorus*), брюшные щетинки также часто служат для прикрепления к субстрату, у видов, обитающих на течении, иногда вырабатываются особые формы щетинок [Чекановская, 1962]. В бентосе Дуная отмечено 39 видов олигохет, в перифитоне — 14 и в планктоне — 6, один вид — *Amphichaeta leidigi* Tauber — встречен только в планктоне, 11 видов вели и бентосный, и перифитонный образ жизни [Афанасьев, Узунов, 1989]. Среди ручейников есть только одно семейство — Molannidae, личинки которого обитают исключительно в бентосе. Все остальные могут встречаться в перифитоне. Представители родов *Phryganea*, *Agripnia*, *Limnephilus* часто обитают и на рыхлом, как правило, песчаном грунте, а личинки семейств Hydropsychidae, Polycentropodidae, Brachycentridae, Apataniinae и др. предпочитают вести перифитонный образ жизни на твердых субстратах. Некоторые личинки могут плавать, например *Triaenodes bicolor* Curt., *Setodes tineiformes* Curt. [Лепнева, 1964]. Личинки хирономид обладают не только высокой экологической валентностью, но и самыми разнообразными приспособлениями и жизненной стратегией. Это позволяет им обитать в самых различных экологических условиях, иногда в достаточно экстремальных, и играть значительную роль в водных экосистемах. Среди личинок хирономид Западной Сибири встречаются виды, характерные для бентоса и отсутствующие либо случайно встречающиеся в перифитоне — это представители родов *Procladius*, *Chironomus*, *Stictochironomus*, *Cryptochironomus*, *Cladopelma*, *Harnishia*, *Paracladopelma*

и др. Обитающие в перифитоне — *Ablabesmyia*, *Glyptotendipes*, *Dicrotendipes*, *Endochironomus*, *Stenochironomus*, *Rheotanytarsus*, *Cricotopus*, *Nanocladius*, *Thienemanniella*, *Diplocladius* и др. Так, личинки *Monodiamesa bathyphila* Kieff. — вида широко распространенного в бентосе крупных рек и северных водоемов Западной Сибири, ни разу не найдены в перифитоне. Есть виды, обитающие как в бентосе, так и в перифитоне, — *Poypedilum*, *Psectrocladius*, *Microtendipes*, *Cladotanytarsus*, *Tanytarsus* и др., а личинки *Cricotopus* gr. *silvestris* (Fabr.) обитают не только в бентосе и перифитоне, но и в нейстоне [Гладышев, 1994]. При сравнении основных этапов формирования бентоса и перифитона в Верхневолжских водохранилищах [Баканов и др., 2003] выявлено, что хириноmidный комплекс бентоса и перифитона имеет значительные различия. На первом этапе, когда наибольшую роль в сообществах бентоса и перифитона играли личинки хириноmid, центральным видом в бентосе был мотыль — виды рода *Chironomus*, а в перифитоне затопленных лесов — комплекс *Glyptotendipes glaucus* (Meig.) + *Endochironomus albipennis* (Meig.) + *Cricotopus* gr. *silvestris*. Из широко представленных в водоемах двустворчатых моллюсков наибольшее значение в перифитоне имеет дрейссена, *Sphaeriidae* предпочитают обитать на рыхлых грунтах, несмотря на способность образовывать биссусные нити и прикрепляться к субстратам, что было отмечено нами на камнях в р. Тура.

Наибольшее значение в пелагиали, перифитали, бентали и нейстали имеют гидробионты, адаптированные к жизни в этих глобальных биотопах. Для перифитали — это организмы, имеющие специальные приспособления для удержания на субстрате или прирастающие к нему. Еще А.Л. Бенинг [1924] при описании волжских каршей отмечал, что “здесь под влиянием одинаковых, но своеобразных условий жизни — твердый субстрат и течение воды — самые различные не только группы, но и типы животных выработали совершенно одинаковые возможности для существования в этой среде: личинки ручейников, различные группы хириноmid и ракообразные (*Corophium*) — все они строят... несколько сплюснутые сверху домики, которые плотно прикреплены к субстрату...” (с. 317). Можно выделить адаптации беспозвоночных к обитанию в перифитоне, планктоне, бентосе и нейстоне. Также существует группа эвритопных организмов, обладающая способностью обитать в разных биотопах, поэтому в схеме адаптационного градиента для экологических группировок [Протасов, 2005] хириноmid относятся и к перифитону, и к бентосу, а если рассматривать *Cricotopus* gr. *silvestris*, то этот вид попадает в бентос, перифитон и нейстон. На уровне крупных таксонов

к перифитону относятся гидроиды, губки, мшанки, далее идет дифференциация на приспособленных к перифитонному образу жизни на уровне семейств, родов, видов.

Наибольшие площади перифитон занимает в горных реках, где субстрат представлен валунами, плитами и каменными блоками. Так называемый литореофильный биоценоз зообентоса представляет собой либо зооперифитон, либо смесь беспозвоночных бентоса и перифитона, поскольку методически отбор проб часто не позволяет отделить твердые субстраты от рыхлых, при этом не только смываются организмы с поверхностей камней, но и отбирается подстилающий камни рыхлый грунт. Подобные случаи возможны и на равнинных водоемах, когда при отборе проб бентоса дночерпателем захватываются макрофиты, куски древесины и камни. Отмечено не только отличие состава обитателей камней от населения подстилающего песчано-гравийного грунта, но и слабое развитие собственно зообентоса. Так, биомасса личинок насекомых в подстилающем грунте под камнями составляет не более 10 % ее на каменистом субстрате, в целом зооценозы песчано-галечного грунта значительно беднее галечно-валунного [Шубина, 1986; Паньков, 2004; Шуйский и др., 2004].

Слабое развитие зообентоса объясняется как нестабильностью песчаных грунтов в горных реках, так и их бедностью из-за невозможности накопления илов в условиях сильного течения. Единственный устойчивый субстрат в горных реках — каменистый, почти весь поток энергии как первичных продуцентов-водорослей, так и их потребителей — беспозвоночных — сконцентрирован в перифитоне [Зверева, 1968; Леванидова, 1982; Шубина, 1986; Характеристика..., 1990; Богатов, 1994; Корноухова, 2001; Комулайнен, 2004; Паньков, 2004; Nelva, 1979; Rader, Ward, 1990]. Биоценозы зооперифитона литореофильного комплекса имеют ряд сходных черт, при несомненном наличии региональных фаунистических особенностей, вне зависимости от географического расположения — в горных массивах Америки, Европы, Урала или Дальнего Востока. К ним относятся высокая плотность и значительная функциональная роль амфибиотических насекомых, в особенности веснянок, поденок, ручейников, мошек и хирономид, сходство между ними проявляется на уровне родов и семейств.

Крайне интересно замечание И.А. Скальской с соавт. [2003] о смешанном составе сообществ обрастания, примыкающих к рыхлому грунту и включающих беспозвоночных бентоса, которое предложено выделить в особую группу промежуточных (пограничных) сообществ. Очевидно, что это зона контакта перифитали и бентали как

глобальных биотопов гидроэкосистемы, а также перифитона и бентоса как двух экологических группировок. Подобные зоны контакта существуют между бентосом и планктоном, планктоном — нейстоном, планктоном — перифитоном, в ряде случаев — между перифитоном и нейстоном. Зоны контакта биотопов имеют большие масштабы, процессы, происходящие в них, требуют отдельных исследований. Эти зоны могут рассматриваться как важнейшие экотоны в гидросфере. Одной из таких зон являются заросли макрофитов и водорослей, этот масштабный экотон состоит из двух основных биотопов — перифитали и пелагиали, его состав формируется из планктонных и перифитонных организмов, в ряде случаев участвует бентос и нейстон. Его роль в морских и континентальных водоемах бывает огромна, и он выделен в специальную группировку под названием “фитофильная”, или “зарослевая” фауна [Маккавеева, 1979; Зимбалева, 1981].

Подобная многокомпонентность фитофильной фауны вызывает вполне понятную сложность при определении объекта исследования. В некоторых случаях изучается весь комплекс, в других — “зарослевый” зоопланктон, перифитон или бентос [Соколова, 1963, 1980; Маккавеева, 1979; Зимбалева, 1981; Структура..., 1987; Баканов и др., 2001]. Приспособленность к существованию на макрофитах у беспозвоночных животных определяется наличием специальных органов прикрепления. Как правило, это железы, выделяющие слизистый секрет, которым животные либо непосредственно прикрепляются к макрофитам (остракоды, нематоды, турбеллярии, клещи и моллюски), либо склеивают из обрывков водорослей и детрита трубковидные домики (танаиды, бокоплавы, полихеты) [Маккавеева, 1979]. Вероятно, в этой зоне вырабатывались адаптации к планктонному образу жизни у изначально ползающих бентических и фитофильных форм коловраток [Кутикова, 1970], возможно и у других беспозвоночных в зонах контакта могли формироваться морфофизиологические приспособления, позволяющие осваивать новые биотопы и расширять экологические ниши.

С появлением покрытосеменных растений в водоемах в меловом периоде связывают появление личинок хирономид, расцвет целнощупиковых ручейников, современных семейств стрекоз, пресноводных моллюсков, а наличие надводной и плавающей растительности (на границе мела и палеогена) привело к появлению обширного комплекса организмов, живущих над зеркалом водоема [Старобогатов, 1984]. Способность обитать на растениях ряда фитофильных беспозвоночных позволяет им заселять и другие твердые субстраты.

Так, в водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1, при отсутствии макрофитов, на каменистой отсыпке, на течении были найдены виды, которых Л.Н. Зимбалева [1981] относит к фитофильному комплексу — личинки бабочки *Paraponyx stratiotata* L., стрекозы *Ishnura elegans* (Vand.), *Enallagma cyathigerum* Charp., *Sympecma paedisca* Brauer, ручейник *Hydroptila pulchricornis* Pict., а также прудовики *Lymnaea lagotis* (Schranck), *L. ovata* (Draparnaud), *L. palustris* (Mull.).

Особенностью зооперифитона по сравнению с бентосом является высокая плотность его популяций. Представляют интерес экспериментальные данные, полученные при изучении скорости питания хищников в присутствии субстратов [Панов, Полякова, 1988; Панов, 1988; Полякова, 1988; Курашов, 1991]. Результаты экспериментов показали, что при внесении в сосуды стеблей осоки корней тростника скорость потребления жертв хищниками (циклопов *Acanthocyclops viridis* (syn. *Megacyclops viridis* (Jurine), турбеллярий, пиявок, бокоплавов) резко снижается. Сделан вывод, что увеличение сложности местообитания выступает как увеличение облавливаемой хищником площади в данном объеме, что и определяет снижение скорости его питания, а также обуславливает существование в зарослях макрофитов значительно более многочисленных и разнообразных популяций водных беспозвоночных, чем на участках открытой литорали. Вероятно, то же можно отнести к любому твердому субстрату.

2.2. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Каждая экологическая группировка обитает в специфических условиях. Так, для нейстона характерны своеобразный температурный режим, интенсивная солнечная радиация, ламинарный слой, высокая концентрация органических веществ, представленных преимущественно жирами [Гладышев, 1986]. Для перифитона огромное влияние играют физико-химические процессы адсорбции, обуславливающие высокую концентрацию как химических соединений, так и микроорганизмов, существование гидродинамического слоя, влияние ламинарного и турбулентного течения, свойства самого субстрата и др. факторы [Протасов, 1994; Раилкин, 1998; Довгаль, 1998]. Особенностью зооперифитона является и существование пространственной ярусности как у микроформ (простейших), так и у макроформ (мшанки, дрейссена и др.) [Протасов, 1994; Бабко, Кузьмина, 2004; Довгаль, 2005]. При первых же исследованиях перифитона в центре внимания оказались экологические факторы, влияющие на степень развития и структуру сообществ перифитона. Это пред-

ставляет не только научный, но и прикладной интерес, позволяет прогнозировать степень развития и изменения перифитонных сообществ, особенно важны эти данные, когда они касаются работы различных гидротехнических сооружений. В одной из ранних и наиболее интересных работ С.Н. Дуплакова [1933] рассматриваются самые различные вопросы экологии перифитона оз. Глубокое.

Во всех публикациях, посвященных перифитону, в той или иной мере рассматривается влияние *типа субстрата*. Разнообразие их огромно, по происхождению можно разделить на субстраты биологической и небиологической природы. Биологические субстраты бывают растительными (водоросли, древесные и травянистые растения) и животными (кораллы, губки, мшанки, моллюски, жуки, личинки ручейников и т.д.). Из растительных субстратов наиболее изучены макрофиты. Из обрастаний беспозвоночных подробно исследованы простейшие, отмечено закономерное распределение сидячих инфузорий на теле водных жуков, связанное с различным характером обтекания тела подвижного насекомого [Довгаль, 2005]. Достаточно часто встречаются сообщества перифитона, развивающиеся на крупных двустворчатых моллюсках — унионидах, из крупных беспозвоночных на них в европейских водоемах часто поселяются дрейссена и мшанки [Харченко, Зорина-Сахарова, 2000; Виноградов, 2003; Перова, 2005; Протасов, 2006], в Восточной Сибири — мшанки [Виноградов, 1989]. В старице р. Тобол на беззубке отмечена мшанка *Plumatella fungosa* (Pall.), а на створках мертвой беззубки в Ендырской протоке Нижней Оби — в массе домики личинок ручейника *Athripsodes* (рис. 2.1). Среди небиологических выделяются субстраты естественного происхождения (скальные, твердые глины) и антропогенные (пластик, стекло, бетон, железо и т.д.). Как отмечается многими исследователями [Дуплаков, 1933; Протасов, 1994], заселяются практически все субстраты, даже токсичные. Наиболее токсичные заселяются крупными беспозвоночными только после обрастания бактериями, водорослями и простейшими. Отмечено обрастание даже на нефтяных агрегатах [Резниченко, 1981a]. Интенсивность заселения как естественных, так и антропогенных субстратов во многом зависит от шероховатости [Комулайнен, 2004], более гладкие поверхности заселяются медленнее и после появления бактерио- и фитоперифитона. Наши исследования на р. Балда показали, что на всех субстратах антропогенного характера в условиях течения сформировано однотипное сообщество, в котором по численности преобладают личинки хирономид, а по биомассе — ручейники, но количественное развитие несколько отличается и максимальные значе-

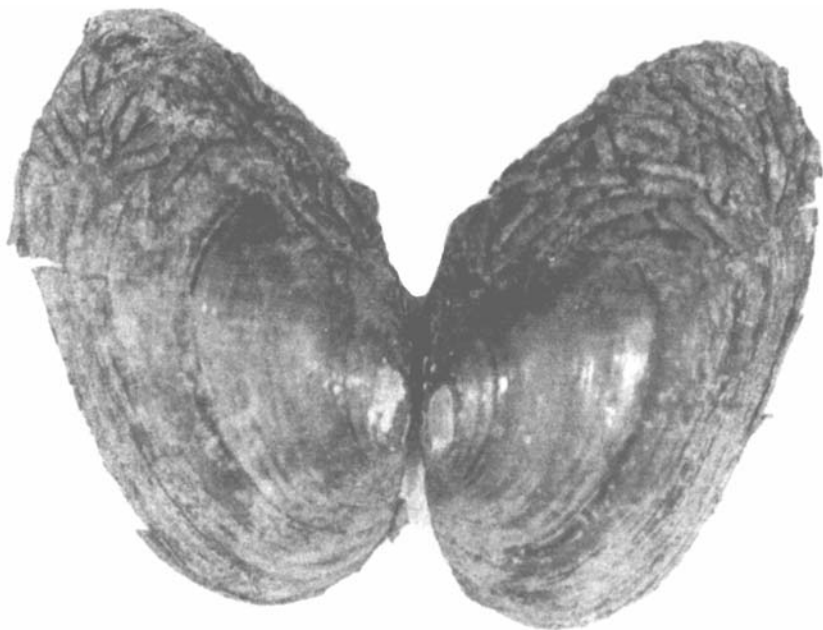


Рис. 2.1. Скопления домиков личинок ручейников на раковине беззубки (Ендырская протока).

ния плотности и биомассы отмечены на более шероховатом субстрате — резине (табл. 2.1).

Наиболее химически “активными” являются растительные субстраты. В отношении наземных цветковых растений известно, что они вырабатывают “вторичные метаболиты” — вещества, не играющие никакой роли в первичных метаболических процессах (дыхании, синтезе клеточных компонентов), но образующие защитную систему против насекомых [Гэлстон и др., 1983]. Эти вещества не только очень разнообразны, но и имеют различный характер защиты: ядовитые вызывают гибель насекомых; с неприятным вкусом —

Таблица 2.1

Показатели зооперифитона на антропогенных субстратах (р. Балда)

Субстрат	Число таксонов	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
Алюминиевая проволока	13	66 885	41,4
Проволока с резиновым покрытием	18	88 893	32,37
Резина	20	183 736	105,38

отпугивают; химические соединения, влияющие на жизненный цикл (имитирующие гормоны линьки насекомых либо напоминающие ювенильные гормоны), не позволяют завершить превращение во взрослую форму; обладают способностью подавлять секрецию ювенильного гормона и вызывать преждевременное превращение неполовозрелых личинок в аномальных крошечных имаго. Аналогичные соединения вырабатываются и при повреждении беспозвоночными водных растений [Jeffries, 1990]. Химические соединения, выделяемые водными растениями, очень разнообразны и по-разному могут влиять на водных животных. Так, в дельте Волги отмечено отрицательное воздействие зарослей тростников на качественное и количественное развитие зоопланктона и зообентоса [Ивлев, 1950].

Фитонцидные выделения высших водных растений вызывают гибель многих беспозвоночных — от инфузорий до насекомых. Выявлено, что манник (*Glyceria*) тормозит развитие или убивает эмбрионы брюхоногих моллюсков, в то время как аир пахучий (*Acorus calamus* L.) ускоряет развитие моллюсков [Гуревич, 1978, 1983]. В монографии К.А. Кокина [1982] приводится обзор исследований, посвященных прижизненным выделениям водных растений, влияющих на жизнедеятельность гидробионтов, начиная с бактерий и простейших и заканчивая позвоночными животными. Особенностью макрофитов как субстратов является его временность, в средних широтах она связана с вегетационным периодом, а также многолетними изменениями, на которые влияет множество факторов. Свежая древесина выделяет большое количество различных веществ [Драчев и др., 1956; Исаев, 1966; Беспятова, 1973], включая фенолы, смолистые вещества, лигнин и т.д. Наибольшее количество веществ выделяет кора деревьев, выявлено низкое сходство таксономического состава зооперифитона на отрезке дерева без коры и с корой [O'Connor, 1991]. Так, у хвойных пород в Камском водохранилище более высокая плотность личинок хирономид отмечена на субстратах с корой [Громов, 1961]. С.Н. Дуплаков [1933], проводя опыты по заселению на живой и мертвой древесине, отмечает, что при отмирании дерева перифитон становится обильнее и в качественном, и в количественном отношении. Результаты исследований зооперифитона в Волгоградском водохранилище [Константинов, Спиридонов, 1977] показали, что древесные субстраты (сучья, коряги) заселяются несколько интенсивнее, чем вегетирующие макрофиты, хотя в видовом отношении фауна сравниваемых субстратов сходна. Отмечено предпочтение личинками мошек в горных потоках древесных субстратов по сравнению с каменистым [Рубцов, 1978].

По типу основного субстрата А.А. Протасов [1994] разделяет озера на “растительно-субстратные” и “минерально-субстратные”. В исследованных нами озерах, расположенных в равнинной зоне, отсутствует каменистая литораль. Образование и развитие озер Западной Сибири определили преобладание в них преимущественно двух типов субстратов: постоянных — древесных и сезонных — высших водных растений. Изучение зооперифитона озер различного происхождения, степени антропогенной нагрузки и времени существования показало, что более высокое качественное и количественное развитие наблюдаются на древесных субстратах и отмирающих макрофитах (табл. 2.2, 2.3). Существенная разница в плотности на древесных субстратах (см. табл. 2.2) создается за счет ряда таксонов. На древесине более многочисленны, чем на макрофитах, наидиды (в оз. Кучак — в 2,6 раза, в карьере — в 2,2 раза) и личинки хирономид (соответственно в 4,6 и 5 раз). Из хирономид на древесине ивы выявлена в 2 раза более высокая плотность у *Glyptotendipes caulicola* Kieff., *Polypedilum nubeculosum* (Meig.) и *Corynoneura scutellata* Winner, у *Limnochironomus nervosus* (Staeg.) она была выше в 12,3 раза, *Cricotopus gr. silvestris* — в 9,5, а плотность *Parachironomus varus* (Goetgh.) выше на камыше в 5 раз. На камыше выше плотность рачка *Sida crystallina*, предпочитали его и турбеллярии.

На отмирающих макрофитах (см. табл. 2.3) по сравнению с вегетирующими отмечена более высокая плотность олигохет и личинок

Таблица 2.2

Параметры зооперифитона на древесине и вегетирующих макрофитах

Водоем	Субстрат	<i>Sp</i>	<i>N</i> , экз./м ²	<i>B</i> , г/м ²	<i>B'</i> , кДж/м ²	<i>R</i> , мгО ₂ /(м ² · ч)
оз. Кучак	Ива	28	23 506	10,35	32,45	10,41
	Камыш	17	5129	1,19	4,22	1,77
Карьер “Кристалл”	Ива	12	15 250	2,63	5,96	2,62
	Рогоз	9	4215	3,07	6,25	1,98

Примечание. Здесь и далее: *Sp* — число таксонов; *N* — численность; *B* — биомасса; *B'* — калорийность; *R* — дыхание.

Таблица 2.3

Параметры зооперифитона на отмерших и вегетирующих макрофитах

Водоем	Субстрат	<i>Sp</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>B'</i>	<i>R</i>
оз. Цимлянское	Отмерший тростник	14	13 274	19,82	55,25	12,51
	Вегетирующий тростник	8	3974	5,18	12,85	3,66
Озеро у ТЭЦ-2	Отмерший рогоз	17	8793	0,56	1,94	0,92
	Вегетирующий рогоз	15	2134	0,28	0,79	0,31

хириноmid. В обоих озерах большую роль в сообществе на отмирающих макрофитах играют личинки ручейников. В озере у ТЭЦ-2 они доминируют по биомассе (31 %), а в оз. Цимлянское доминантом по биомассе является *Glyptotendipes glaucus* (58 %), субдоминантом — ручейник *Limnephilus rhombicus* L. (27 %). На вегетирующих макрофитах ручейники встречаются единично и не играют существенной роли в сообществах. Поскольку многие беспозвоночные, обитающие в перифитоне, имеют цикл развития, превышающий период вегетации макрофитов, то и население водной растительности озер, из-за временности этого субстрата, имеет специфический характер — преобладание видов с коротким циклом развития, малое видовое разнообразие.

В 1988 г. в прудах Абалакского рыбопроизводного завода проведена работа по выявлению влияния свойств субстрата на качественные и количественные характеристики зооперифитона. Использовали отрезки древесины цилиндрической и плоской формы, как в течение ряда лет пролежавшей в воде (старой), так и изготовленные из свежесрубленных деревьев. Выяснено [Шарапова, Абдуллина, 2002], что характеристики зооперифитона, сформированного на различных субстратах, в качественном отношении однотипны, изменения касаются только количественных характеристик (табл. 2.4). Поскольку свежая древесина выделяет большое количество различных веществ [Драчев и др., 1956; Исаев, 1966; Беспятова, 1973], можно говорить о том, что на зооперифитон в стоячих водах наиболее сильное воздействие оказывает химический состав субстрата, а также его форма. Подвижные личинки хироноmid, из которых в основном состояло сообщество зооперифитона в прудах, явно отдавали предпочтение субстратам плоской формы, к тому же химически более инертным.

Основными субстратами во многих реках являются затопленная древесина и валунно-галечный. В.И. Зверева [1968] отмечала,

Таблица 2.4

Средняя численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) зооперифитона на различных субстратах в пруду (1988 г.).

Субстрат	Форма субстрата			
	плоская		цилиндрическая	
	численность	биомасса	численность	биомасса
Сосна старая	—	—	836	0,89
Береза свежая	1621	0,48	733	0,24
Ива:				
старая	7986	6,46	3883	3,99
свежая	2139	3,69	1284	2,25

что беспозвоночные, обитающие в верхнем течении рек Урала на камнях, в нижнем течении, из-за отсутствия каменистых субстратов, переселяются на затопленную древесину. Древесный субстрат обладает сложно развитой поверхностью, которая предоставляет разнообразные условия для обитания, защиты и питания различным животным. Кроме этого, в биотопе затопленных деревьев водообмен, очевидно, более интенсивен, чем в биотопе каменистого дна. Предположение о затруднении водообмена в полостях между камнями и о влиянии этого фактора на развитие зооперифитона высказано при изучении этой группировки гидробионтов в водоеме-охладителе Криворожской ГРЭС [Протасов, Синицына, 1996]. Эти обстоятельства приводят к более высоким показателям количественного развития зооперифитона на древесине ивы и березы, чем на камнях. Исследования водоемов Западной Сибири показали, что количественные показатели развития зооперифитона больше на затопленной древесине ивы и березы, меньше — на камнях. Так, средняя плотность зооперифитона в Нижней Оби около пос. Урманский на затопленной древесине ивы и березы была выше, чем на камнях, в 1,5 раза, а биомасса — в 2,9. Некоторые группы беспозвоночных предпочитали каменистый субстрат. Только на камнях найдены моллюски и пиявки, здесь по сравнению с древесиной была выше плотность гидр и олигохет (табл. 2.5). На древесном субстрате отмечена более высокая плотность личинок мошек и ручейников. В отношении личинок ручейников можно отметить, что древесный субстрат предпочитают личинки *Brachycentrus subnubilus* Curt., которые здесь доминируют среди ручейников (96 % суммарной численности ручейников), на камнях их численность снижается в 11,5 раза, но в 50 раз возрастает плотность личинок ручейника *Neureclipsis bimaculata* L. (рис. 2.2).

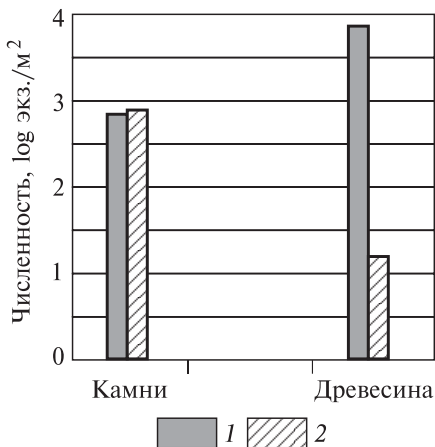
Таблица 2.5

Плотность (экз./м²) основных групп зооперифитона на древесине и камнях в Нижней Оби (пос. Урманский)

Группа	Плотность	
	Древесина	Камни
Гидры	406	1979
Наидиды	561	753
Пиявки	0	29
Моллюски	0	15
Ручейники	8639	6288
Мошки	941	7
Хирономиды	16 299	15 533

Течение является одним из важнейших факторов, определяющих состав, структуру и количественное развитие зооперифитона лотических водотоков. Увеличение его скорости обычно сопровождается возрастанием таксономического богатства зооперифитона, а также плотности и биомассы беспозвоночных. Возрастания числа видов связаны, по-видимому, с ростом разнообразия биотопов. Так, на валунах и крупных камнях реки Южный Буг выделены

Рис. 2.2. Численность личинок ручейников *Brachycentrus subnubilus* (1) и *Neureclipsis bimaculata* (2) на камнях и древесине в Нижней Оби (пос. Урманый, 1997 г.)



различные сообщества зооперифитона, приуроченные к участкам камней с разной гидродинамической нагрузкой [Афанасьев и др., 1988]. Отмечено увеличение качественного состава и количественного развития на течении и для населения макрофитов малых рек [Жгарева, 2004].

Влияние различного типа течений (турбулентного и ламинарного) на оседание беспозвоночных и развитие перифитонных сообществ изучалось подробно для морских организмов [Раилкин и др., 2003; Раилкин, Пименов, 2003; Раилкин, Бесядовский, 2004; Раилкин и др., 2004].

На участках водотоков Западной Сибири с очень слабым течением или в заливах без течения формируются сообщества с более низкими показателями качественного и количественного развития (табл. 2.6), в них преобладают обычно личинки хирономид, иногда — брюхоногие моллюски. Представители реофильных групп (личинки поденок, ручейников, мошек) встречаются единично или отсутствуют.

Первые исследования перифитона континентальных водоемов показали неравномерность в распределении организмов по глубинам. Установлено, что на небольших глубинах (в фотической зоне) преобладают водоросли, в массе встречаются нитчатки, с увеличением глубины возрастает плотность беспозвоночных [Дьяконов, 1925; Дуплаков, 1928; Гидробиология..., 1991; Комулайнен, 2004; Львова, Извекова, Зинченко, 2005]. Влияние глубины выражается в изменении плотности популяций ряда беспозвоночных. Так, отмечена приуроченность гастропод и личинок хирономид к верхним слоям — до 1,0 м от поверхности, а личинок ручейников — к более глубоким, выявлено, что основным фактором, действующим на распределение беспозвоночных, является численность водорослей на различных глубинах [Громов, 1961; Константинов, 1977; Шевцова и др., 1978; Скальская, 2002].

Таблица 2.6

Параметры зооперифитона на участках водотоков с течением и без течения

Параметр	Ендырская протока			р. Балда			р. Тура		
	На течения	Без течения	На течения	Без течения		На течения		Без течения	
				Ценоз 1	Ценоз 2	Ценоз 1	Ценоз 2		
Число таксонов	21	23	23	9	16	16	26	9	
Численность экз./м ²	19 087	7833	113 171	9500	11 670	45 325	77 244	10 758	
Биомасса, г/м ²	13,47	3,81	59,73	50,94	0,98	10,35	26,68	2,38	
Доминирующие по биомассе группы (%)	Мошки (58,4)	Хирономиды (90,7)	Ручейники (77,3)	Брюхоногие моллюски (98,15)	Хирономиды (62,6)	Мошки (36,4), хирономиды (35,6)	Ручейники (66,5)	Хирономиды (80,3)	

Сходные тенденции распределения беспозвоночных по различным глубинам более выражены в текущих водах Западной Сибири, но в стоячих водоемах достоверно не отличаются. При работе с экспериментальными субстратами установлено, что численность наидид и хирономид уменьшается с возрастанием глубины. Значительно возрастает с глубиной плотность гидр (табл. 2.7). Численность личинок ручейников и мошек, как правило, также увеличивается, но в ряде случаев отмечается высокая плотность и на верхних субстратах, что связано с появлением очень мелких личинок, проявляющих положительный фототаксис, обычный для личинок амфибиотических насекомых сразу после вылупления из яйца [Луферов, 1965б, 1966б; Лепнева, 1964; Панкратова, 1977]. Для беспозвоночных перифитона р. Иртыш характерно снижение численности, биомассы и встречаемости видов на субстратах верхнего горизонта (табл. 2.8), попадающих в фотическую зону (в период проведения исследований прозрачность по диску Секки для Иртыша составляла 12–17 см). Заметно снижение частоты встречаемости для ряда видов на верхнем горизонте (0,1 м) по сравнению с нижними (0,5 и 1,0 м). Так, гидра на 0,1 м имела частоту встречаемости 17 %, а на 0,5 и 1,0 м — 52–55 %, личинки поденки *Heptagenia sulfurea* (Mull.) на верхнем горизонте были найдены в 28 % проб, а на нижних частота ее встречаемости увеличилась до 72–95 %; редко встречался на верхнем горизонте (11 %) *Brachycentrus subnubilus* Curt., а на нижних субстратах это был обычный

вид (частота встречаемости 71–100 %). Кроме этих видов с увеличением глубины повышалась частота встречаемости у *Hydropsyche ornatula* McLach. и мошек. Для большинства личинок хирономид характерно снижение встречаемости с возрастанием глубины, особенно сильно это выражено у *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Polypedium scalaenum* (Schr.), *Cladotanytarsus*.

Одни и те же факторы среды в различных водоемах могут по-разному влиять на развитие гидробионтов [Протасов, 2002]. Так, при одновременной установке экспериментальных субстратов в пруду и р. Иртыш (субстраты цилиндрической и плоской формы, из свежей и старой древесины, на глубинах 0,1, 0,5 и 1,0 м) выявлено в реке достоверное влияние на плотность зооперифитона на первом уровне значимости глубины (40 %), а в прудах — формы (28 %) и химического состава субстратов (25 %).

Ориентация в пространстве также сказывается на распределении организмов перифитона. Пространственная неоднородность перифитона отмечалась в пресных и морских водах многими гидробиологами [Дуплаков, 1928, 1933; Мессинева, Успенская, 1961; Константинов, Спиридонов, 1977; Резниченко, 1981б; Афанасьев и др., 1988; Раилкин, 1991, 1998; Протасов, 1994; Протасов, Сеницына, 1996; Довгаль, 1998; Скальская, 2002; Паньков, 2004; Rader, 1990]. Проведенные исследования показали, что основными факторами, влияющими на пространственное распределение перифитона, являются

Таблица 2.8
Средние значения численности (экз./м²) основных групп зооперифитона р. Иртыш на различных глубинах (11.07.89)

Группы	Глубина, м		
	0,1	0,5	1,0
Гидроиды	107	689	1303
Наидиды	832	633	412
Поденки	158	340	275
Ручейники	3743	11 019	9991
Мошки	151	405	430
Хирономиды	8369	9253	9614
Итого...	13 294	21 687	20 746

Таблица 2.7
Плотность гидр (экз./м²) на различных глубинах

Водоем	Глубина, м		
	0,1	0,5	1,0
Водоем-охладитель Сургутской ГРЭС-2	0	9	53
р. Иртыш	25	267	443
Ендырская протока	270	900	1170
оз. Копанец (Ендырская протока)	39	77	232

освещение и гравитация. Интенсивность солнечной радиации на верхних поверхностях в морских и пресных водоемах благоприятно влияет на обильное развитие водорослей, здесь их плотность значительно выше, чем на нижних поверхностях субстратов [Комулайнен, 2004]. Установлено, что разнообразие и плотность хирономид, а часто также и общая масса и качественный состав значительно выше на верхних

горизонтальных поверхностях по сравнению с вертикальными и нижними горизонтальными. В реках брюхоногие моллюски занимают преимущественно верхние поверхности камней. Дрейссена, мшанки, гидры, некоторые виды личинок ручейников, веснянок, поденок в большей степени заселяли нижние субстраты. На топляках в Малиновском ручье верхнюю сторону занимали мшанки *Cristatella mucedo*, нижнюю — дрейссена, боковые ветки покрывали губки [Скальская, 1993].

Выяснение особенностей заселения зооперифитона на различно ориентированных поверхностях блочного субстрата (кирпичи) проведено нами на оз. Андреевское. Результаты исследований показали, что наблюдаются существенные различия в колонизации различно ориентированных поверхностей, при незначительных колебаниях суммарной

Таблица 2.9

Структурно-функциональные характеристики зооперифитона оз. Андреевское на поверхностях с разной пространственной ориентацией

Показатель	Верхняя	Боковые	Нижняя
Число таксонов	17	16	17
<i>HN</i> , бит/экз.	3,08	3,12	3,33
<i>R</i> , мгО ₂ /(м ² · ч)	3,01	8,03	5,15
<i>N</i> , экз./м ²	413	347	439
<i>B</i> , г/м ²	9,52	28,0	15,07
В том числе:			
олигохеты	$\frac{142}{0,06}$	$\frac{113}{0,07}$	$\frac{111}{0,08}$
пиявки	$\frac{18}{0,05}$	$\frac{30}{0,11}$	$\frac{177}{4,04}$
поденки	$\frac{18}{0,02}$	$\frac{9}{0,01}$	$\frac{46}{0,03}$
стрекозы	0	0	$\frac{15}{0,16}$
хиროномиды	$\frac{151}{0,04}$	$\frac{122}{0,05}$	$\frac{10}{0,01}$
моллюски:			
двустворчатые	$\frac{18}{0,43}$	$\frac{4}{0,17}$	$\frac{20}{0,49}$
брюхоногие	$\frac{62}{8,91}$	$\frac{69}{27,59}$	$\frac{30}{9,75}$
прочие	$\frac{4}{0,01}$	0	$\frac{30}{0,51}$

Примечание. Здесь и далее: *HN* — индекс Шеннона.

численности, количества видов и доминировании на всех поверхностях по биомассе крупного моллюска *Lymnaea ovata* (Drap.) (табл. 2.9).

На верхних горизонтальных поверхностях по биомассе доминировали *L. ovata*, имеющие высокую частоту встречаемости (75 %) и представленные в основном небольшими особями (средняя масса моллюска составляла 167 мг). По численности преобладали хиროномиды (36,6 %), в основном виды рода *Glyptotendipes*, и малощетинковые черви, в основном *Stylaria lacustris* (L.) (33,3 %). На боковых поверхностях *L. ovata* представлена более крупными особями (средняя масса 424 мг), составляя 98,6 % от общей биомассы, встречаемость — 88 %.

По численности также доминировали олигохеты (*S. lacustris*) и хирономиды (*Glyptotendipes glaucus* (Meig.)) (см. табл. 2.9). Немного возросла численность пиявок, а двустворчатых моллюсков — снизилась. Отсутствовали гидры, только здесь встречались виды рода *Limnochironomus* и *C. gr. silvestris* (Fabr.), куколки хирономид. При максимальных значениях биомассы и потребления кислорода здесь отмечены минимальные значения индекса Шеннона по биомассе (0,148 бит/г) и потреблению кислорода (0,277 бит/мгО₂/(м² · ч)). Зооперифитон, развивающийся на нижней поверхности, имеет ряд особенностей, несмотря на то, что и здесь доминируют по биомассе моллюски *L. ovata* (64,6 %), средняя масса которых составляла 384 мг. На нижней поверхности более чем в 2 раза снижаются численность и встречаемость брюхоногих моллюсков; общая численность личинок хирономид уменьшилась в 12–15 раз, из 16 видов хирономид на этой поверхности найдено всего 2. Одновременно на нижней стороне возросла плотность хищных видов — пиявок, личинок стрекоз и поенок, которые стали доминировать по численности (рис. 2.3).

Плотность пиявки *Herpobdella octoculata* (L.) на верхней и боковой поверхности колебалась от 9 до 13 экз./м² при встречаемости 25 %, а на нижней она была 93 экз./м² и имела 100%-ю встречаемость. У этой пиявки верхнюю и вертикальную поверхность заселяли молодые особи — средняя масса составляла 3 мг, на нижней поверхности обитали более крупные экземпляры со средней массой 29 мг, такая же закономерность характерна и для пиявки *Glossiphonia complanata* (L.). Плотность личинок поенок на верхней и боковой поверхности составляла 9–14 экз./м² при встречаемости 25 %, на нижней — 46 экз./м² при встречаемости 71 %. Только на нижней поверхности найдены моллюск *Euglesa*, гаммарусы, нематоды, стрекозы. Аналогичные результаты получили R. Raderg и Ward [1990], изучавшие процессы

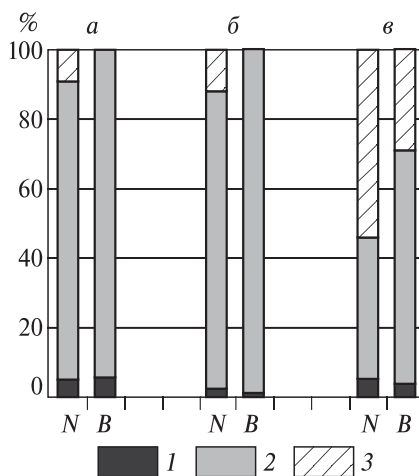


Рис. 2.3. Трофическая структура зооперифитона на различно ориентированных поверхностях.

Поверхность: а — верхняя горизонтальная, б — вертикальная, в — нижняя горизонтальная; N — численность, %, B — биомасса, %. 1 — хищники; 2 — собиратели; 3 — фильтраторы.

колонизации кирпичей беспозвоночными в верховьях р. Колорадо и, несмотря на естественное различие видового состава, он также выявил большее разнообразие хищных видов и их плотности на нижней стороне. Можно отметить, что в условиях озера видовое богатство одинаково на различно ориентированных поверхностях, но индекс видового сходства Серенсона имел невысокие значения между боковыми и нижней (0,42), боковыми и верхней (0,48) поверхностями, более высокие — между нижней и верхней горизонтальной поверхностями (0,53). На всех поверхностях по биомассе доминировали брюхоногие моллюски, по численности на верхних и боковых поверхностях субстрата преобладали малощетинковые черви и личинки хирономид, на нижней — олигохеты и пиявки. Из трофических группировок наибольшее значение на верхней и боковой поверхности имели собиратели, на нижней по численности преобладали хищники и собиратели, по биомассе — собиратели и хищники. Личинки хирономид предпочитали верхнюю горизонтальную поверхность, пиявки, гаммарусы и стрекозы — нижнюю.

При изучении антропогенного влияния на перифитон обычно рассматривается химическое *загрязнение*. Состав сообществ, обилие популяций макробеспозвоночных в водоемах отражает не только состояние водоема в момент исследования, но и дает представление (из-за достаточно длительного жизненного цикла) о средних условиях, существующих длительное время [Израэль, Гасилина, Абакумов, 1981; Мороз, 1993]. Наиболее часто с 1960-х годов использовались в качестве индикаторных организмов беспозвоночные бентоса [Финогенова, Алимов, 1976; Винберг и др., 1977; Мороз, 1978; Андрушайтис и др., 1981; Вудивисс, 1981; Скопцова, 1981; Эллиот и др., 1981; Алимов и др., 1996; Verneaux, 1984; и др.]. Но большинство донных беспозвоночных, как отмечают некоторые авторы [Алексеев, 1984; Protasow, Afanasyew, 1990] достаточно толерантны к загрязнениям, поскольку в бентосе всегда выражены тенденции к ухудшению кислородного режима, идут процессы разложения детрита отмерших водных организмов, сходные с органическим загрязнением, и на зообентос в большей степени влияет характер донных отложений [Баканов, 2004]. Зооперифитон более адекватно отражает качество воды, и оценка состояния водных экосистем по этим двум группировкам часто различается [Афанасьев, 2003; Скальская, Баканов, 2003]. В ряде случаев это, видимо, связано с различным трофическим статусом дна и толщи воды. Интересно рассмотреть соотношение подсемейств хирономид, поскольку Е.В. Балускиной [1987] показано, что повышение содержания органических веществ в во-

доеме положительно влияет на численность хирономид подсемейств Tanypodinae и Chironominae, но вызывает снижение плотности личинок подсемейства Orthoclaadiinae. Позже в ряде работ [Характеристика..., 1990; Зинченко, 2002] убедительно продемонстрировано влияние трофности водоемов на соотношение этих трех основных подсемейств хирономид. При параллельном изучении зообентоса и зооперифитона крупной р. Ишим (рис. 2.4) выявлено, что в бентосе по численности доминирует подсемейство Chironominae (63,2–95,6 % от общей численности хирономид), меньше доля Tanypodinae (4,4–36,8 %) и незначительна — Orthoclaadiinae (0–1,5 %), в перифитоне увеличивается доля личинок ортокладиин и уменьшается таниподин. Похожее явление отмечено и в крупной р. Иртыш, где доля личинок ортокладиин в бентосе составила 1,3 % всех хирономид, а в перифитоне — 87,3 %, доля хирономин — соответственно 43 и 9,5 %. Соотношение подсемейств хирономид слабо различается в бентосе и перифитоне малых рек и проток, возможно, из-за небольших глубин происходит перемешивание воды по всей толще. В озерах лесостепной и таежной зоны высокая трофность определяет преобладание хирономин как в бентосе, так и в перифитоне. Но в

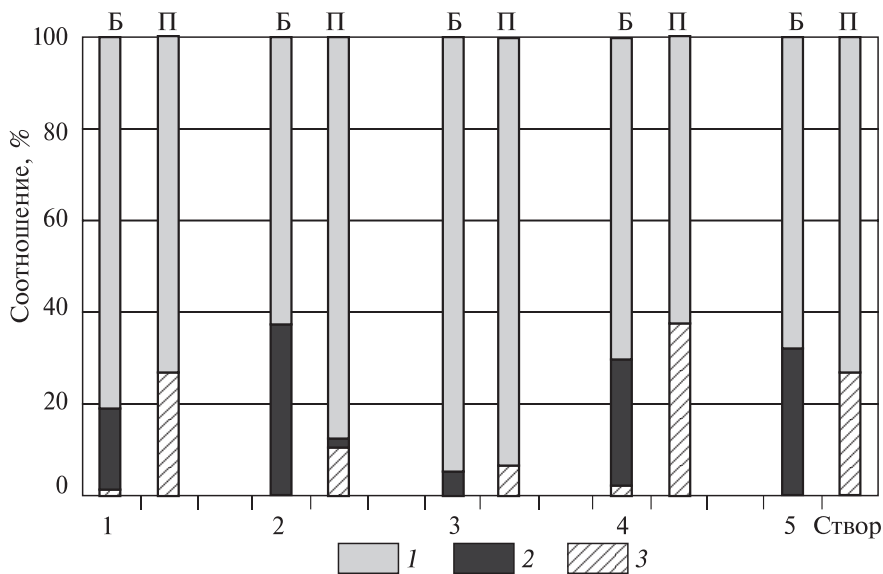


Рис. 2.4. Соотношение (%) по численности основных подсемейств Chironomidae.

1 — Chironominae; 2 — Tanypodinae; 3 — Orthoclaadiinae в бентосе (Б) и перифитоне (П) в р. Ишим.

тундровом оз. Глубокое (Гыданский полуостров) снова наблюдаются различия в соотношении подсемейств хириноид в бентосе и перифитоне. Доля личинок ортокладиин в бентосе составила 3 % всех хириноид, а в перифитоне — 39,8 %, доля хириноид — соответственно 70,6 и 5,8 %. Можно предположить существование ситуации, когда даже в пределах одного водоема трофический уровень дна и толщи воды отличается.

Характерно присутствие в перифитоне видов и групп-индикаторов чистых вод, не выдерживающих действия токсических веществ — турбеллярий, мшанок, личинок веснянок, поденок, ручейников, мошек. Это связано с тем, что типичные перифитонные беспозвоночные относятся к более древним группам, не адаптированным к большим биогенным нагрузкам, плохо переносящим дефицит кислорода [Старобогатов, 1984]. Процессы адсорбции веществ из окружающей среды, колонизация субстрата организмами, сукцессия сообществ перифитона отражают состояние водоема и биоты, дают возможность получать информацию о процессах, происходящих в экосистеме. Все это позволило широко использовать зооперифитон в оценке качества воды и биомониторинге на различных водоемах [Мессинева, Успенская, 1961; Рубцов, 1978; Руководство..., 1983; Скальская, Мыльникова, 1986; Золотарев, 1987; Шевцова, 1988; Золотарев, 1990; Скальская, 1990; Bournaud et al., 1984; Lee, Corbet, 1989; Pratt, Bower, 1989; Protasow, Afanasyew, 1990; Modde, Drewes, 1990]. Более подробно влияние химического загрязнения на зооперифитон Западной Сибири изложено в гл. 7.

Одним из наиболее интересных типов загрязнения, относительно новых для гидросферы и принимающих все большие масштабы, является *тепловое*, или термическое, связанное со сбросом больших объемов теплых вод при работе тепловых и атомных электростанций. Этому типу загрязнения посвящен ряд работ, зооперифитон изучался в основном на европейской территории [Протасов, 1978; Скальская, 1982; Протасов и др., 1991]. Скорость протекания различных метаболических реакций прямо зависит от температуры. В северных водоемах повышение температуры и удлинение вегетационного периода приводит к их эвтрофикации [Яковлев, 2000]. Превышение температур за пределы некоторых критических может вести к разрушению тех или иных структур в организмах и вызывать их гибель. Исследования, проведенные на водоемах-охладителях Украины, показали, что в этом регионе для многих видов водных организмов критической температурой является 29 °С, превышение которой вызывает гибель некоторых организмов и существенную перестройку сообществ [Гидробиология..., 1991].

При проведении нами исследований на двух станциях водоема-охладителя тюменской ТЭЦ-1 в зоне сброса теплых вод температура воды превышала температуру естественных водоемов на 7–8°. Температура воды в июле поднялась выше 28 °С, в июле она достигала 30 °С и только в сентябре снизилась до 23 °С. Динамика таксономического богатства на обеих станциях имеет сходный характер (рис. 2.5). Его значительное увеличение с мая по июль связано как с появлением первичноводных беспозвоночных (губок, гидр, мшанок, ракообразных), яйца, геммулы и статобласты которых находились в водоеме, так и с вылетом и размножением амфибиотических насекомых соседних водоемов, имаго которых сбрасывали кладки в водоем-охладитель. На обеих станциях выражено снижение таксономического богатства в августе — периоде с максимальными температурными нагрузками на водоем. Наиболее негативно температуры выше 29 °С действуют на личинок амфибиотических насекомых, вызывая их гибель, либо ранний вылет из-за быстрого развития, молодые личинки в зоне сброса подогретых вод не живут и роль насекомых в сообществе значительно снижается. В дальнейшем количество их видов увеличивается в сентябре и октябре за счет лета немногочисленных осенних генераций из близлежащих водоемов.

Сходная картина наблюдается и для динамики количественного развития амфибиотических насекомых зооперифитона (рис. 2.6). На обеих станциях в зоне сброса теплых вод в августе отмечено снижение плотности личинок насекомых в 18–24 раза. Динамика плотности насекомых-амфибионтов в зоне подогрева имеет два пика, разделенных периодом с экстремально высокими температурами воды, угнетающе действующими на личинок насекомых. И если в первой половине лета доля их в зооперифитоне была значительна (в июне —

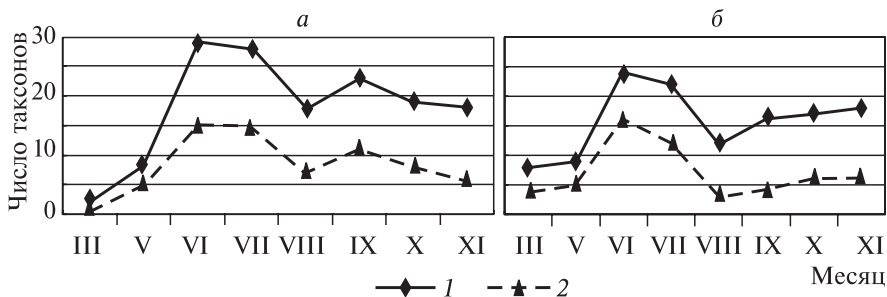


Рис. 2.5. Изменение числа таксонов зооперифитона на станциях 1 (а) и 2 (б) в водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1.

1 — суммарное; 2 — амфибиотических насекомых.

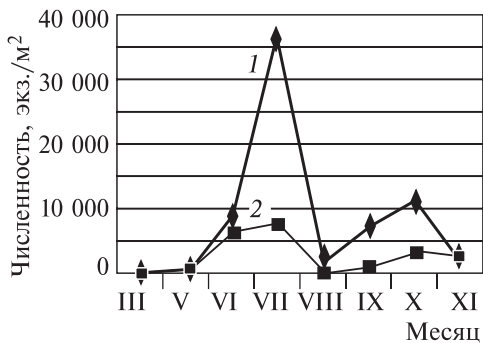


Рис. 2.6. Динамика численности амфибиотических насекомых на станциях 1 (1) и 2 (2).

35–37 %, в июле — 43–72 % численности), то осенью они большой роли не играли. В период максимальных температур высокими остается плотность наидид, возрастает — нематод и остра-

код рода *Stenocypris*, которые в этот период активно размножаются. Динамика биомассы зооперифитона связана с развитием мшанок *Plumatella emarginata* Allman и *Hyalinella punctata* (Hancock), которые являются абсолютными доминантами. В зоне действия сброса теплых вод увеличивается период размножения некоторых видов. Так, доля молоди моллюска *Ferrissia wautieri* (Mirolli) с длиной раковины 0,5 мм на участке умеренного подогрева в октябре снижается до 33,3–46,2 %, в ноябре — до 4,0–4,5 %, а в зоне сброса (с максимальными температурами) она остается высокой в октябре (64,5–67,0 %) и ноябре (43,0–44,8 %). Таким образом, перегрев воды в водоемах-охладителях в летний период вызывает гибель в первую очередь личинок амфибиотических насекомых. Высокие температуры создают условия для доминирования в водоеме по численности нематод и олигохет, по биомассе — мшанок.

Одно из последствий теплового загрязнения — появление видов-вселенцев [Садырин, 1985; Афанасьев, 1989; Гидробиология..., 1991; Яныгина и др., 2005]. Особенно это важно для Западной Сибири, территория которого представляет барьер для теплолюбивых и требовательных к кислороду видов в силу особенностей климатического и гидрохимического режима естественных водоемов (низкая минерализация воды, длительный подледный период с ежегодными зимними заморами). Появление и существование многих южных и оксифильных гидробионтов возможно в основном в водоемах-охладителях, которые играют роль своеобразных рефугиумов. После адаптации виды-вселенцы могут расселяться из них в водоемы с естественным режимом. В отношении биологических инвазий в водные экосистемы отмечена значительная роль, особенно в первый период, видов-обрастателей, занесенных с судами [Карпинский, 2005; Шиганова, 2005].

На большей части территории Тюменской области флора и фауна сформированы в гипотонической среде, в слабо минерализован-

ных водоемах. За последние полвека рост промышленности сопровождался сбросом в водоемы отходов производства, что привело к значительному увеличению минерализации воды [Уварова, 1989]. Исследования зооперифитона пруда с нормальной минерализацией (менее 0,5 г/л) показало высокое таксономическое разнообразие (29 видов и таксонов), плотность составила 25 181 экз./м², биомасса — 42,81 г/м², индекс Шеннона — 2,99 бит/экз. По численности доминировали собиратели-детритофаги — олигохеты сем. Naididae (13,0 %) и личинки хирономид (78,2 %), по биомассе — беспозвоночные с фильтрационным питанием (67,8 %) — губки и хирономиды-фильтраторы. Из хирономид наиболее многочисленными были виды *Cricotopus gr. silvestris* (19,0 %) и *Glyptotendipes viridis* (Macq.) (11,1 %).

В пруду с повышенной минерализацией (2,5 г/л) таксономическое богатство снизилось в 5, биомасса — в 19, значения индекса Шеннона — в 2,7 раза. Средняя плотность составила 37 840 экз./м², она создается за счет личинок хирономид *Cricotopus gr. silvestris* (41,4 %) и личинок молодых стадий (57,6 %). Плотность *Cricotopus gr. silvestris* в водоеме с повышенной минерализацией в 3,2 раза выше. При повышенной минерализации исчезли гидры, губки, мшанки, турбеллярии, олигохеты, моллюски, личинки поденок, стрекоз, мокрецов и большинство хирономид. Таким образом, в водоеме с минерализацией 2,5 г/л сформировано монодоминантное сообщество с низким таксономическим богатством, упрощенной структурой и низкой биомассой.

Сброс водолечебницей соленой (минерализация до 18 г/л [Двойникова, Двойников, 2006]) воды в р. Ук вызывает образование зоны со значительными изменениями параметров зооценозов перифитона. На фоновой станции выше сброса сформирован качественно и количественно богатый зооценоз с доминированием по численности личинок хирономид (76,8 %), преобладает *Cricotopus algarum* Kieff., по биомассе — личинок ручейников (79,6 %), из трофических групп — фильтраторов (78,6 %). В месте сброса минеральных вод таксономический состав уменьшился в 4,5, численность — в 14,6, а биомасса — в 87, значения индекса Шеннона — в 1,4 раза. Исчезли гидры, моллюски, личинки ручейников, мошек и другие группы. В небольших количествах были найдены олигохеты (плотность по сравнению с фоном снижена в 147 раз), водные клещи, личинки поденок, мокрецов, наиболее массовой группой становятся личинки хирономид — они доминируют не только по численности (90,7 %), но и по биомассе (88,0 %), самый многочисленный вид — *Cricotopus gr. silvestris*. Плотность личинок хирономид по сравнению с фоном

снизилась в 12 раз. Только у нематод не отмечено снижение плотности при повышении минерализации воды. Из трофических групп доминируют по биомассе собиратели.

Максимальное разнообразие озер с различной минерализацией воды отмечено в лесостепной зоне. Здесь находятся водоемы как пресноводные, так и ультрагалинные, как с пресной, так и с соленой и рапной водой. Исследования показали, что большие значения таксономического богатства и плотности зооперифитона отмечены при минерализации воды менее 2 г/л. Более высокая минерализация вызывает снижение биомассы в 2 раза, таксономического богатства — в 5 раз, значения индекса Шеннона — в 1,4 раза. Доминантом становится вид *Cricotopus* gr. *silvestris*, все остальные беспозвоночные существенной роли не играют. Плотность *Cricotopus* gr. *silvestris* при минерализации выше 2 г/л увеличивается в 3 раза, а численность такой массовой группы, как наидиды, уменьшается в 13,5 раза.

Таким образом, выявлено, что даже небольшое повышение минерализации воды является препятствием для развития многих пресноводных видов, свидетельствует о громадном значении соленостного барьера и отсутствии в данном районе значительного количества эвригалинных видов. Из личинок насекомых повышение минерализации воды хорошо переносит только *Cricotopus* gr. *silvestris*. Очевидно, этот вид может поддерживать водно-солевой баланс при значительных колебаниях минерализации воды. Повышение солености пресных вод при сбросе производственных стоков с высокой минерализацией приведет к деградации зооценозов перифитона или их полному исчезновению.

2.3. БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Биоценотические исследования в континентальных водоемах имеют богатую историю [Шкорбатов, 1977], а сами исследования признаны играющими центральную роль в изучении водных экосистем. Существует огромное количество формулировок термина “сообщество”. Наиболее приемлемой представляется формулировка Р. Риклефса [1979], согласно которой сообщество — это ассоциация взаимодействующих популяций. В результате взаимодействия популяций появляются определенные структурные характеристики сообщества, в которых выделяют три аспекта: соотношение отдельных составных частей, взаимосвязь между частями и изменение частей [Баканов, 1987]. Отмечена зависимость, существующая между структурными и функциональными параметрами сообществ [Алимов, 2001; Протасов, 2002]. Одной из важнейших характери-

стик сообщества является структура доминирования. Подробно само понятие “доминирования”, его критерии и возможности оценки рассматривал в своей работе А.И. Баканов [1987]. Проводя классификацию сообществ биоты водоемов, исследователи обычно берут за основу характер биотопа [Жадин, 1950] либо сходство доминирующих видов или групп [Дуплаков, 1933; Зимбалевская, 1981; Свешников, Кантор, 1985; Протасов, 1994]. По численности доминируют мелкие беспозвоночные. Классификация сообществ на основе выделения доминантов по биомассе как наиболее важному признаку, характеризующему возможность вида более полно использовать ресурсы, определяет их роль в продукционном процессе и позволяет выявить ряд закономерностей в формировании сообществ зооперифитона в водоемах различного типа. Выделение сообществ только по средним значениям зооперифитона для водоема или его участка, которое, видимо, и позволяет авторам в ряде случаев называть зооперифитон сообществом [Скальская, 2002; Скальская и др., 2006], не всегда выглядит оправданным. Усредненные показатели зооперифитона будут отражать структуру сообщества в том случае, когда во всех пробах совпадает доминант. Для примера приводим характеристики средних значений зооперифитона и его сообществ в двух малых реках (Иска и Ук) (табл. 2.10). По биомассе в среднем здесь доминируют губки, но если рассмотреть характеристики сообществ губок, выделенных по пробам, в которых губки доминируют, то очевидно, что они имеют большие отличия от средних значений зооперифитона. Это связано с присут-

Таблица 2.10

Показатели зооперифитона и его сообществ в малых реках

Доминант	<i>N</i> , экз./м ²	<i>B</i> , г/м ²	<i>R</i> , мг O ₂ /(м ² · ч)	<i>Sp</i>	<i>HN</i>	<i>VN</i>
<i>р. Иска</i>						
Губка	61 067	2553,53	446,85	24	2,88	0,62
Личинки ручейника (<i>H. angustipennis</i>)	46 162	26,85	15,75	28	2,45	0,49
Гастроподы	34 933	22,11	11,07	19	2,6	0,6
Мшанка	32 291	59,57	21,57	25	2,16	0,46
Среднее (доминирует губка)	44 463	452,63	87,79	49	2,98	0,52
<i>р. Ук</i>						
Губка	18 898	109,52	32,20	24	3,10	0,65
Личинки ручейника:						
<i>H. angustipennis</i>	36 449	19,18	14,35	30	2,75	0,54
<i>H. tessellatus</i>	54 384	40,04	21,49	23	3,19	0,67
Среднее (доминирует губка)	36 719	37,71	18,51	36	2,98	0,55

Примечание. Здесь и далее: *VN* — выравненность по численности.

ствием в р. Иска кроме ценоза губок еще и сообществ с доминированием личинок ручейников, гастропод и мшанок, а в р. Ук — ручейников. Причем в р. Ук отмечены различия в показателях развития сообществ личинок *Halesus tessellatus* Ramb. (передвигающихся с домиком) и *Hydropsyche angustipennis* Curt. (обитающих в прикрепленных к субстрату домиках).

Высокая степень доминирования подчас трактуется как отражение неблагоприятных условий обитания и упрощения сообществ. В ряде случаев такие выводы делаются на основе значений индекса Шеннона, поскольку высокая степень доминирования приводит к уменьшению индекса Шеннона, что позволяет сделать формальное заключение об упрощении структуры сообщества [Свирижев, Логофет, 1978]. Существует две основных причины формирования сообщества с высокой степенью доминирования. Первая — доминант достаточно полно использует имеющиеся ресурсы, является сильным конкурентом, и расширение его экологической ниши происходит в результате конкуренции за ресурсы. Вторая — доминант возникает в условиях сильного воздействия на систему какого-либо фактора (обычно химического или физического воздействия), результатом которого является исчезновение видов с низкой толерантностью. Более выносливые организмы при отсутствии конкурентов, хищников и паразитов расширяют свою экологическую нишу за счет освобождающихся ресурсов.

При рассмотрении вопросов классификации сообществ зооперифитона А.А. Протасов [1989] ввел понятие “биоценотического М-Р-градиента”. По этой концепции существуют два противоположных типа сообществ, различающихся по характеристикам доминирующей формы. В случае, когда доминант модифицирует среду и определяет преобладание биотических связей, сообщество близко к М-полюсу. Если доминант статистический, а определяющими развитие сообщества факторами являются абиотические, то сообщество относится к Р-полюсу. Можно отметить, что к М-полюсу относятся некоторые сообщества перифитона, имеющие консортивную структуру. В центре таких консорций могут быть различные организмы — моллюски, губки, мшанки, водоросли, макрофиты [Протасов, 2006]. Ни в одной из экологических группировок нет такого количества ценотических консорций, какое наблюдается в перифитоне, как морском, так и в пресноводном.

В первой же публикации, в которой рассматривается зооперифитон [Бенинг, 1924], выделено несколько реофильных биоценозов. Несмотря на то, что сам автор собственно к перифитону относил

группировки организмов, обитающих на субстратах, введенных в водоем человеком, из описания данного им каменистому и зарослевому комплексу, а также населению волжских каршей, заметно сходство состава перечисленных зооценозов. В центральный комплекс этих сообществ входят одни и те же беспозвоночные: моллюски *Viviparus duboisianus* (Mouss.), *Dreissena polymorpha* (Pall.), ракообразные *Corophium curvispinum* Sars., *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.), личинки поденок *Heptagenia sulphurea* или *Ecdyonurus*, ручейников — *Hydropsyche guttata* Pictet и *H. ornatula*, *Neureclipsis bimaculata* L., в низовье Волги добавляются мшанки. Присутствует еще один реофильный биоценоз — личинок мошек, формирующийся в весенний период на затопленных деревьях. Подобное мошечное сообщество было описано и на порогах Днепра [Белінг, 1939]. Для речных систем в литературе описано большое количество зооценозов. В качестве доминантов выступают гастроподы, дрейссена, высшие ракообразные (*Corophium*, *Dikerogammarus*), личинки ручейников, хирономид, губки, мшанки [Бенинг, 1924; Белінг, 1939; Афанасьев и др., 1988; Скальская, 1993; Протасов, 1994; Шарапова, 1998]. Сообщества зооперифитона рек Западной Сибири по сравнению с равнинными водоемами Украины и Европейской части России отличаются большей ролью личинок ручейников и хирономид, малой представленностью среди доминантов моллюсков и высших раков. Достаточно подробно изучен зооперифитон водохранилищ и водоемов-охладителей Украины и Европейской части России [Громов, 1961; Луферов, 1965а, б; Луферов, 1966а; Протасов, 1978, 1994; Скальская, 1982, 2002; Гидробиология..., 1991]. В водохранилищах в первые годы после их образования доминировали личинки хирономид, в дальнейшем преобладали сообщества дрейссены и мшанок. В водоемах-охладителях в силу разнообразия условий отмечено большое количество доминантов, но на сбросе теплых вод преобладают в основном мшанки и олигохеты, в остальных зонах — дрейссена и личинки хирономид. Наибольшее значение личинок хирономид отмечено в прудах [Дуплаков, 1930; Ивлев, 1939; Баклановская, 1953; Карзинкин, Кожин, 1953; Яблонская, 1953; Протасов, 1994; Markosova, 1980]. Для зооперифитона прудов характерно отсутствие выраженного доминанта, преобладание трех видов хирономид (*C. silvestris* — *E. albipennis* — *G. glaucus*), высокая численность молодых стадий хирономид, резкие колебания количественных показателей по годам, низкое видовое разнообразие.

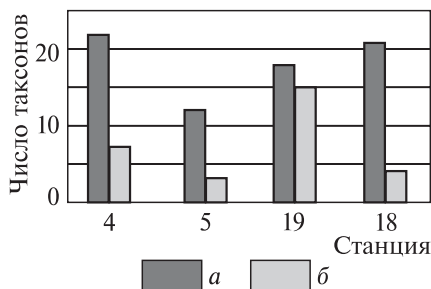
Каждый из видов имеет свое собственное место в пространстве, во временном ряду и в характере связи с другими видами в этом со-

обществе [Уиттекер, 1980]. Отражением временного аспекта структуры сообщества является сукцессия, т.е. направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения популяций разных видов в некоем местообитании. Временная последовательность появления или исчезновения видов требует, чтобы и условия, ресурсы и влияния других видов изменялись во времени [Бигон и др., 1989].

В отношении перифитона можно выделить сукцессии двух типов. Первая возникает при заселении свободных субстратов. Имеет определенные этапы, включающие колонизацию организмами из источников извне, впоследствии — формирование сообщества под влиянием внутренних, биоценологических, процессов. Такие сукцессионные изменения при возврате к исходному состоянию обратимы. Второй тип сукцессии связан с процессами, происходящими в водоеме. Выделяют экзогенные сукцессии, определяющее значение имеют изменения абиотических факторов, а также эндогенные — при появлении новых более конкурентноспособных видов [Левченко, Старобогатов, 1990]. Сукцессионные процессы в гидроэкосистемах находят отражение и в экологических группировках, которые являются их подсистемами. Так, при образовании водохранилищ на первом этапе в перифитоне преобладали сообщества с доминированием личинок хирономид, а на втором — изменения, происшедшие в водохранилищах, привели к формированию преимущественно зооценозов с доминированием дрейссены, мшанок и губок [Баканов и др., 2003; Скальская и др., 2005].

В сообществах выражена временная дифференциация за счет различных видов, выполняющих сходные функции в разное время в течение сезонных циклов. Сезонная динамика зооперифитона обычно изучалась с помощью экспериментальных субстратов. Показано, что в осенний и зимний периоды при низких температурах воды происходит обеднение животного населения перифитона, практически прекращается заселение субстратов, наиболее интенсивно оно идет в вегетационный период [Дуплаков, 1933; Громов, 1961; Скадовский и др., 1961; Луферов, 1965а, б, 1969; Протасов, 1994]. Низкая плотность зооперифитона в зимний период, возможно, связана с частичной миграцией беспозвоночных на дно в связи с разложением макрофитов [Изменение структуры..., 1988] либо из-за попадания в зону образования льда. Так, при исследовании беспозвоночных бентоса и перифитона притоков Оби выявлено, что в отличие от донной фауны таксономическое разнообразие зооперифитона в начале зимнего периода всегда было ниже, чем летом. Возможно, более ровное таксономическое разнообразие зообентоса в весенне-летний и зим-

Рис. 2.7. Количество таксонов зооперифитона р. Ватинский Еган (станции 4, 5, 19) и Гун-Еган (ст. 18) в летний (а) и зимний (б) периоды 1991 г.



ний периоды связано с миграцией в грунт в зимний период некоторых видов перифитонных беспозвоночных. Например, личинки веснянок в верховьях

р. Юх-Еган в летний период обитали только в перифитоне, после ледостава они исчезли из обрастаний, но появились в бентосе [Шарапова, 2002] (рис. 2.7).

Наиболее выражены изменения качественных и количественных характеристик зооперифитона в весенне-осенний период, в период интенсивного роста и размножения беспозвоночных. Характер летней динамики во многом зависит от доминирующих форм. Так, преобладание короткоциклового вида (например, олигохет и личинок хирономид) определяет резкие колебания плотности и биомассы зооперифитона, отмечаемые в различных водоемах — от прудов до водохранилищ [Протасов, 1994; Скальская, 2002; Шарапова, Абдуллина, 2004]. Доминирование беспозвоночных с длительным циклом развития определяет более сглаженный рисунок динамики плотности и биомассы, обычно с одним пиком за вегетационный период, связанный с периодом размножения доминанта.

2.4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Наибольшее количество публикаций, посвященных реофильному зооперифитону, относится к рекам Европы и Америки, и, в меньшей степени, Австралии, Африки и Азии [Бенинг, 1924; Белинг, 1939; Жадин, Герд, 1961; Жадин, 1964; Зверева, 1968; Константинов, 1970; Волга..., 1978; Афанасьев и др., 1988; Скальская, 1993; Протасов, 1994; Глушенко и др., 2003; Скальская, 2002; Nelva, 1979; Elouard, 1984; Cellot, Bournaud, 1986; Cellot, 1989; Modde, Drewes, 1990; Rader, Ward, 1990; O'Connor, 1991, 1992]. Для рек характерно присутствие комплекса веснянки + поденки + ручейники + мошки + хирономиды, личинки веснянок встречаются чаще в горных реках и участках с быстрым течением. Видовой состав может различаться, но наблюдается значительное сходство на уровне более крупных таксонов. Из поденок широко представлены рода *Baetis*, *Cloen*, *Siphonurus*, *Para-*

leptophlebia, *Ephemerella*, *Ecdyonurus*, из ручейников — *Glossosoma*, *Lepidostoma*, *Rhyacophila*, *Hydropsyche*, *Ecnomus*. Из личинок хирономид чаще всего встречаются *Dicrotendipes*, *Polypedilum*, *Parachironomus*, *Parakiefferiella*, *Cricotopus*, *Cladotanytarsus* и т.д. Кроме этих таксонов в реках распространены гидры, турбеллярии, наидиды, брюхоногие моллюски, низшие и высшие раки, жуки, типулиды и т.д. В то же время при общих чертах таксономического состава фауна континентов имеет свои особенности. Так, для европейских водотоков характерно высокое разнообразие высших раков (род *Corophium* и *Dikergammarus*) и моллюсков (род *Dreissena*, *Theodoxus* и *Lithoglyphus*), в Австралии в состав зооперифитона входит пресноводная креветка *Paratya australiensis* и моллюск *Ferrissia (Pettancyclus) petterdi* (Johnston) [O'Connor, 1992].

Исследователями зооперифитон изучался на озерах различного типа — горных и равнинных, глубоких и мелководных, южных и северных, различной трофности [Дуплаков, 1925, 1933; Фридман, 1948; Лепнева, 1949; Биологическая продуктивность..., 1975; Скальская, 2002], перифитон, сходный по составу беспозвоночных с озерным, развивается в водохранилищах [Громов, 1961; Луферов, 1965, 1966; Протасов, 1978, 1994; Скальская, 1982, 2002; Гидробиология..., 1991]. Для зооперифитона северных озер по сравнению с озерами умеренных широт характерно преобладание хирономид подсемейств Orthoclaadiidae и Diamesinae, разнообразие ручейников, обеднение состава мшанок, губок и моллюсков. При изучении озер Дарвинского заповедника с высоким уровнем заболоченности территории и закисления воды И.А. Скальская [2002] отмечала ряд характерных черт зооперифитона: исчезновение моллюсков, губок, мшанок, пиявок, преимущественное развитие в них получили личинки хирономид и нематоды. На территории Тарманского водно-болотного комплекса в озерах с максимально заболоченным водосбором, по нашим данным, также наблюдается исчезновение моллюсков, губок и личинок стрекоз, но в отличие от заболоченных озер Дарвинского заповедника отмечено высокое разнообразие мшанок, которые играют значительную роль в зооперифитоне.

Водоемы-охладители как часть гидротехнических сооружений энергостанций создаются в различных географических зонах. В последние десятилетия появились работы, посвященные населению этого типа водоемов, его разнообразию, влиянию основного (температурного) фактора, вопросам зоогеографии беспозвоночных теплых вод [Протасов, 1978; Протасов, Афанасьев, 1984; Садырин, 1985; Гидробиология..., 1991; Скальская, 2002]. Зооперифитон этого типа во-

доемов отличается разнообразием, в полном соответствии с разнообразием экологических условий, в них можно выделить не только температурный градиент, но и участки с различными скоростями течения. В то же время уменьшение термической нагрузки и водообмена, связанные с режимом работы энергостанции, оказывают сильное воздействие на видовое богатство и, в еще большей степени, богатство таксономических групп [Протасов, 2005]. Для водоемов-охладителей Украины наиболее разнообразен видовой состав малощетинковых червей, ракообразных, брюхоногих моллюсков и насекомых, а в бассейне Верхней Волги — наидид, нематод, мшанок и насекомых. Высокие температуры воды могут вызвать гибель многих гидробионтов, но одновременно они создают условия для обитания теплолюбивых видов, в частности и видов-вселенцев. Зооперифитон водоема-охладителя Сургутской ГРЭС отличался невысоким видовым разнообразием — найдено всего 17 видов и таксонов более высокого ранга, что, вероятно, связано с небольшим (6 лет) периодом существования водоема к моменту исследования. В составе зооперифитона водоема-охладителя Сургутской ГРЭС обнаружены виды, характерные для естественных текучих водоемов этой зоны, но в целом зооперифитон более беден в качественном и количественном отношении. Более богат зооперифитон Тюменской ТЭЦ-1, существующий около полувека, в нем найдено около 80 видов и таксонов более высокого уровня, включая 4 вида-вселенца, 3 из которых впервые обнаружены на территории Западной Сибири.

Вопросам развития перифитона в прудах посвящен ряд работ, большая часть которых связана из-за специфичности этого типа водоемов с ролью зооперифитонных организмов в продуктивности и питании рыб [Дуплаков, 1930; Ивлев, 1939; Баклановская, 1953; Карзинкин, Кожин, 1953; Яблонская, 1953; Markosova, 1980; Протасов, 1994]. Авторы отмечают разнообразие и обилие перифитофауны, развивающейся в растительных ассоциациях, хотя и имеющих из-за преобладания мелких форм небольшие по сравнению с зообентосом, биомассы [Баклановская, 1953; Карзинкин, Кожин, 1953]. В видовом отношении в сообществах перифитона прудов ведущее значение имеют личинки хирономид, часто беспозвоночные перифитали представлены только личинками комаров-звонцов [Баклановская, 1953]. Так, по данным R. Markosova [1980], наиболее типичен для прудов Чехословакии комплекс родов *Glyptotendipes* — *Endochironomus* — *Cricotopus*. На живых и неживых субстратах обильно развиваются мшанки [Протасов, 1994]. Из других групп встречены моллюски, малощетинковые черви, личинки стрекоз, поденок, жуков и

мух. Период существования большинства исследованных ранее прудов колебался от 3 мес до нескольких лет [Дуплаков, 1930; Ивлев, 1930; Баклановская, 1953; Markosova, 1980]. Короткий период залития и нестабильность условий (резкие перепады температуры, изменения химического режима) определили отсутствие в прудах Абалакского рыбопроизводного завода специализированных форм в зооперифитоне, характеризующихся высокой степенью приспособленности, а также преобладанием широко распространенных полициклических видов хирономид [Шарапова, Абдуллина, 2002]. Пруды с коротким периодом залития находятся постоянно на стадии заселения “пионерными” видами.

Можно отметить, что таксономический состав зооперифитона в водоемах одного типа имеет сходство на уровне крупных таксонов (семействах, родах) в различных регионах, при выраженных особенностях региональных фаун.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЕРИФИТОНА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Территория Западно-Сибирской равнины в зоогеографическом отношении относится к Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики, в пределах которой Я.И. Старобогатовым [1970] выделены биогеографические подразделения: Нижнеобская и Иртышская провинции. Европейско-Сибирская (или Европейско-Обская) подобласть выделяется большинством зоогеографов [Старобогатов, 1970; Лукин, 1976; Городков, 1979, 1992; Леванидова, 1982]. Авторы основывают такое выделение на фаунистическом сходстве животных Европы и Западной Сибири, отмечая меридиальный рубеж ее на востоке, проходящий по Енисею. Существует предположение, что большая часть видов, общих для фауны Европы и Сибири, сибирского происхождения или проникла в Европу через Сибирь [Городков, 1979].

Уже в публикациях первых, относительно полных сводок по водным беспозвоночным Западной Сибири отмечается ряд особенностей именно этого региона. К ним относятся: обеднение фауны эндемиками; обилие видов с широким распространением — космополитов, циркумполярных, трансевразийских видов; богатство фауны насекомых, преимущественно двукрылых; обедненность фауны моллюсков и высших ракообразных, широко распространенных в европейской части страны [Иоффе, 1947; Салазкин, 1965, 1969; Иогансен, Новиков, 1971]. Можно отметить бедность фауны олигохет и пиявок [Лукин, 1976; Залозный, 1984], а также невысокое разнообразие высших ракообразных (Amphipoda), за исключением видов, входящих в комплекс реликтовых ракообразных, обитающих в Обской губе и представленных 4 видами [Степанова, 2003]. Так, по данным Н.А. Залозного [1984, 2005], на огромной территории Западной Сибири, включая и Алтай, им найдено 65 видов олигохет, а для сравнения, в бассейне небольшой северной р. Шугор [Шубина, 1986] — 70 видов малощетинковых червей, в бассейне Верхней и Средней Волги — 116 видов [Архипова, 2005]. В качестве наиболее общепринятых объяснений этим особенностям фауны являются ссылки [Белышев, 1973; Городков, 1979; Белышев, Харитонов, 1981; Леванидова, 1982]

на уничтожение западно-сибирской биоты многократными ледниками и морскими трансгрессиями, а также и широким вторжением иммигрантов-конкурентов из-за слабой изолированности Сибири, а также благоприятными условиями для расселения многих былых эндемиков и формирования ими широких ареалов. В целом все эти положения выглядят логично, но полного объяснения особенностей формирования фауны они не дают. Если в результате всех вышеперечисленных причин предположительно в большей степени пострадала фауна первичноводных, то это не объясняет высокое разнообразие фауны конхострак [Добрынина, 1995], а по нашим данным, и мшанок [Sharapova, Protasov, 1997].

Некоторые исследования показывают [Салазкин, 1969; Березина, 2000, 2003], что на особенности формирования региональных фаун гидробионтов огромную роль оказывает гидрохимический состав воды, в частности степень минерализации и содержание основных катионов. Наиболее высокой устойчивостью к низким значениям минерализации, обычным для территории Западно-Сибирской равнины, обладают личинки насекомых, что, вероятно, и определяет богатство их видового состава. Возможно, определенная депрессия ряда таксонов — это результат не только ряда катаклизмов, затронувших территорию на протяжении тысячелетий, но и особенностей гидрохимического режима, характерных для водоемов обширных заболоченных территорий.

В зооперифитоне исследованных водоемов выявлено более 300 видов и таксонов беспозвоночных высокого уровня, относящихся к 9 типам и 15 классам. Наибольшее разнообразие наблюдается в реках, меньше найдено в озерах, протоках, водоемах-охладителях и прудах. Не определяли до вида во всех пробах либо в части нематод, олигохет, турбеллярий, остракод, водных клещей, орибатид, тихоходок и личинок мошек.

Из типа губок (Porifera) нами на территории Западно-Сибирской равнины найдено 4 вида, относящихся к классу кремнеуговых губок Demospongia — *Spongilla lacustris* L., *S. (Eunapius) fragilis* Leidy., *Ephydatia mülleri* Lieb., *E. fluviatilis* L. Наиболее часто встречаются виды *Spongilla lacustris* и *Ephydatia mülleri*. Все они являются наиболее широко распространенными в Северной Палеарктике [Резвой, 1936; Протасов, 1994; Трылис, 1995, 1997; Скальская, 2002], играющими порой значительную роль в водоемах. Губки являются фильтраторами и их роль в формировании качества воды небольших водоемов, где они образуют крупные колонии, велика. Колонии губок, покрывающие субстрат, создают фактически новый субстрат, часто со сложной конфигурацией.

На территории Западной Сибири возможно также нахождение *Spongilla arctica* Ann., описанного впервые из тундр Полярного Урала [Резвой, 1936], существует предположение, что этот вид является варитетом (морфой) *S. lacustris* [Penney, Racek, 1968]. Губки обитают на всей территории от зоны северной лесостепи до тундр. Нами отмечена наиболее северная точка нахождения *S. lacustris* — на п-ове Тазовский в старице р. Понуты — $67^{\circ} 48' \text{ с. ш. } 76^{\circ} 50' \text{ в. д.}$ Развиваются губки обычно на постоянных субстратах — древесине и камнях, но были встречены небольшие колонии и на макрофитах — осоке и телорезе. Наиболее часто встречаются губки в малых реках и в озерах, замечена их приуроченность к озерам старичного типа, сохранивших связь с рекой. Масса отдельных колоний изменяется от 2 мг до 18,55 г. Максимальная биомасса колоний *S. lacustris* и *Ephydatia mülleri* превышает 3 кг/м².

В сообществах, в которых губки являются эдификаторами, отмечали низкое видовое богатство [Харченко и др., 1989; Скальская, 1993], предположительно вызванное веществами, выделяемыми губками. В наших сборах совместно с губками обитает очень разнообразная фауна, включающая червей круглых и кольчатых, ракообразных, водных клещей, личинок ручейников, хирономид. Часто под губками находятся погибшие колонии мшанок. Видимо, мшанки начинают развиваться раньше и интенсивное развитие губок убивает колонии мшанок, если зооиды не могут прорасти через губку. В старице р. Тура была найдена крупная колония губки *Ephydatia mülleri*, пронизанная зооидами мшанки *Plumatella repens* (L.). Губки не найдены в водоемах, подвергшихся сильному загрязнению токсическими веществами, хотя и встречаются в слабо загрязненных участках рек. На р. Ук в черте г. Заводоуковска колонии *S. lacustris* принимают вид корок без типичных выростов, а биомасса губки на городском участке была ниже в 33 раза, чем вне города, где крупные колонии имеют и характерные для этого вида пальцеобразные выросты.

К типу кишечнополостные (Coelenterata) относится *Hydra* sp. и *Cordilophora caspia* (Pall.). Гидры встречены в период исследования во всех типах водоемов, кроме временных — прудов и сора, наиболее многочисленны в реках. Так, максимальную плотность гидр (114 532 экз./м²) наблюдали в Оби на затопленной древесине живой ивы. Солоновато-водный гидроид каспийского происхождения — *Cordilophora caspia* — найден в Иртыше, представлен небольшими колониями, развивавшимися на древесных экспериментальных субстратах. Это первый случай нахождения представителя каспийского комплекса, широко распространенного в европейской части

страны и на территории Сибири. Вероятно, этот вид вместе с интродуцированными понтокаспийскими мизидами [Девятков, 2004] попал в Бухтарминское водохранилище (верховья Иртыша), откуда и распространяется вниз по течению реки. В России этот гидроид известен из бассейна Волги [Бенинг, 1924], на Украине он встречается в водоемах-охладителях [Белова, Бондаренко, 1981; Протасов, 1994], где порой создает поселение с большой биомассой.

Тип круглые черви (Nemathelminthes) представлен свободноживущими нематодами (Nematoda) и коловратками (Rotatoria). Нематоды найдены в водоемах всех типов, но наиболее часто встречаются в озерах и участках рек, богатых органикой. Наибольшая плотность нематод отмечена в сильно загрязненных озерах и малых реках урбанизированной территории, где их численность достигала 40 502 (пруд ТЭЦ-1) — 74 266 экз./м² (р. Тюменка) и где они являются индикаторами сильного загрязнения. Высокая плотность нематод отмечена в зоне подогрева водоема-охладителя, в местах с развитыми бактериальными матами.

Коловратки не учитывались из-за слишком крупного размера ячеек используемого газа, хотя крупные виды в пробах встречались. В реках на затопленной древесине обычен р. *Limnias*, *Vdelloidea*, в озерах — виды рода *Brachionus*. По данным Т.Д. Швенк [2003], в обрастаниях Иртыша найдено 73 вида коловраток, к перифитонным она относит 32 вида. В зооперифитоне малых водоемов г. Красноярска выявлено 35 видов коловраток, в Красноярском водохранилище — 6 [Глушенко и др., 2003]. Для рек А.Л. Деменик [1988] выделяет группу фитофильных и перифитонных коловраток, включающую виды родов *Notommata*, *Colurella*, *Lepadella*, *Brachionus quadridentatus* Herm., *B. urceolaris* Mull., *B. leydigii* Cohn, р. *Trichocerca*, *Vdelloidea* (р. *Rotaria*, *Philodina*) и др.

Тип кольчатые черви (Annelida) представлен малощетинковыми червями и пиявками. Малощетинковые черви не всегда определялись до вида. Наиболее часто и с высокой плотностью встречаются в перифитоне виды сем. *Naididae*. Эта особенность прослеживается в водоемах различных географических зон [Протасов, 1994; Скальская, 2002; О'Сонног, 1992]. Так, в австралийской реке плотность наидид на древесных субстратах превышала численность тубифицид в 27,6 раза, а в бентосе была ниже в 4,4 раза. По нашим данным, в перифитали озер обычны виды *Stylaria lacustris* (L.), *Vejdovskyella comata* (Vejdovsky), *Ripistes parasita* (Schmidt), *Chaetogaster diastrophus* (Gruit-huisen), *Dero digitata* (Mull.), *Nais* sp.; в реках — комплекс видов рода *Nais*: *N. elenguis* Mull., *N. barbata* Mull., *N. communis* Piguet, кроме них

часто встречались виды *Stylaria lacustris*, *Ripistes parasita*, *Chaetogaster diastrophus*, *Ch. limnaei* Baer, *Ophidonais serpentina* (Mull.), *Vejdovskyella* sp. Наиболее многочисленны наидиды в водоеме-охладителе и в р. Оби и озерах Гарманского комплекса на древесине, покрытой водяными мхами, а также в водоемах, подвергающихся загрязнению преимущественно органическими стоками. Черви сем. Tubificidae в пробах редки и обитают в основном на заиленных субстратах, расположенных вблизи дна, и представлены неполовозрелыми особями. Исключением является высокая плотность Tubificidae в р. Тюменка, при сильном загрязнении, на субстратах, обильно покрытых бактериальными матами, — до 8656 экз./м².

Класс пиявок (Hirudinea) в наших сборах представлен 8 видами (табл. 3.1). В текучих водоемах они чаще встречались на камнях. Наиболее обычны в водоемах виды *Herpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis*. Большинство найденных в зооперифитоне пиявок сосет кровь и соки тела разных беспозвоночных (*Helobdella stagnalis*, *Glossiphonia complanata* и *G. concolor*) и позвоночных (*Protocleipsis maculosa*, *P. tessulata*, *Piscicola geometra*, *Hemiclepsis marginata*), есть и заглатывающие мелких олигохет и личинок хирономид (*Herpobdella octoculata*) [Лукин, 1976]. Пиявки используют субстрат как место прикрепления коконов и место охоты. Отмечается предрасположенность пиявок разных видов к различным видам водных растений либо к каменистым субстратам [Лукин, 1976], хотя основным условием обилия пиявок в водоемах является количество доступных жертв. Наиболее широко распространенные в перифитоне пиявки (*Herpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis*) питаются беспозвоночными. Для них характерно избегание

Таблица 3.1

Видовой состав и распределение пиявок в перифитоне водоемов Западной Сибири

Таксон	Реки	Протоки	Озера	Водоем-охладитель
Сем. Glossiphoniidae				
<i>Protocleipsis maculosa</i> (Rathke)	+	—	—	—
<i>P. tessulata</i> (O.F. Mull.)	+	—	+	—
<i>Hemiclepsis marginata</i> (O.F. Mull.)	+	—	+	+
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	+	+	+	—
<i>G. concolor</i> (Apathy)	+	+	—	—
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	+	+	+	+
Сем. Piscicolidae				
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	+	—	—	—
Сем. Herpobdellidae				
<i>Herpobdella octoculata</i> (L.)	+	+	+	+

верхних поверхностей субстратов. Так, на каменистых перекатах Оби *H. octoculata* концентрировалась на нижних поверхностях камней, в озере Андреевском на кирпичах пиявки занимали нижнюю поверхность.

Пиявка *Hemiclepsis marginata*, питающаяся кровью рыб и земноводных, единично встречается в озерах и малых реках южной зоны, наибольшая ее численность отмечена в водоеме-охладителе ТЭЦ-1 г. Тюмени. В зооперифитоне р. Тобол найдена в небольшом количестве *Piscicola geometra*, паразитирующая на рыбах. Пиявки, сосущие кровь водоплавающих птиц, *Protoclepsis maculosa* и *P. tessulata* найдены в местах скопления водоплавающих птиц — в бассейне Нижней Оби, в озере системы Ендырской протоки, находящейся на территории заказника “Елизаровский”, созданного для охраны водоплавающих и хищных птиц.

Плоские черви (Plathelminthes) представлены турбелляриями, в зооперифитоне изученной территории они являются малочисленной, редко встречающейся группой, хотя и обитают на обширной территории — от зоны подтайги до тундры, в основном предпочитая мезотрофные водоемы. Наибольшая плотность отмечена на камыше в оз. Кучак — средняя численность — 884, максимальная — 1485 экз./м².

Тип моллюски (Mollusca) представлен двумя классами: брюхоногие (Gastropoda) и двустворчатые (Bivalvia) (табл. 3.2). Фауна моллюсков Западной Сибири обеднена [Старобогатов, 1970] как в отношении двустворчатых, так и брюхоногих. По сравнению с зооперифитоном европейской территории — Волжского бассейна и водоемами Украины и Беларуси, здесь отсутствует ряд родов, играющих ключевую роль в обрастаниях водоемов европейской территории. Это в первую очередь касается рода *Dreissena*. Не обнаружены здесь представители родов *Theodoxus* и *Lithoglyphus*. Значительная доля в малакофауне Западной Сибири европейских, евроазиатских и европейско-сибирских видов [Новиков, 1971; Фролова, 1973; Долгин, 1974] свидетельствует о том, что причиной отсутствия видов родов *Dreissena*, *Theodoxus* и *Lithoglyphus* является не водораздел, образованный невысокими Уральскими горами, а экологический барьер, обусловленный особенностями климатического и гидрохимического режимов территории (низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимнего периода — замор). Подтверждением этого является успешная адаптация [Девятков, 2004] случайно попавших в Бухтарминское водохранилище 3 европейских видов моллюсков — *Unio pictorum* (L.), *Viviparus viviparus* (L.), *Lithoglyphus naticoides* C.Pf., которые не распространились в Иртыше в таежной зоне с пониженной минерализацией.

Видовой состав и распределение моллюсков в обрастаниях водоемов

Таксон	Реки	Протоки	Озера	Водоем-охладитель
Класс GASTROPODA				
Сем. Viviparidae				
<i>Viviparus contectus</i> (Millet)	+	-	+	-
Сем. Valvatidae				
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Mull.)	-	-	+	-
<i>V. sibirica</i> Midd.	-	-	+	-
<i>V. klinensis</i> Milachevitch	+	-	-	-
<i>V. depressa</i> Pfeiffer	-	-	+	-
<i>Borysthenia naticina</i> (Menke)	-	-	-	+
Сем. Bithynidae				
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	+	-	+	+
<i>B. troscheli</i> Paasch	+	-	+	-
Сем. Acroloxidae				
<i>Acroloxis lacustris</i> (L.)	+	-	+	-
Сем. Lymnaeidae				
<i>Lymnaea palustris</i> (Mull.)	+	-	+	+
<i>L. auricularia</i> (L.)	+	-	+	+
<i>L. lagotis</i> (Schranck)	+	-	-	+
<i>L. peregra</i> O.F. Mull.	+	+	-	-
<i>L. stagnalis</i> (L.)	+	-	-	-
<i>L. glutinosa</i> (O.F. Mull.)	+	-	+	-
<i>L. ovata</i> (Draparnaud)	-	-	+	+
<i>Lymnaea</i> sp.	+	+	+	+
Сем. Planorbidae				
<i>Planorbis planorbis</i> (L.)	+	-	+	+
<i>Planorbis</i> sp.	-	-	+	-
<i>Anisus stroemi</i> (West.)	+	-	+	-
<i>A. laevis</i> (Alder)	-	-	+	-
<i>A. acronicus</i> (Ferussac)	+	-	-	-
<i>Anisus</i> sp.	-	-	+	-
<i>Choanomphalus riparius</i> (West.)	+	-	-	-
<i>Ch. rossmaessleri</i> (Schmidt)	+	-	-	-
<i>Hippeutis diaphanella</i> (Bourg.)	-	-	+	-
<i>Armiger crista</i> (L.)	-	-	+	-
<i>A. bielzii</i> (Kimakowicz)	-	-	+	-
<i>Segmentina montgazoniana</i> Bourg.	+	-	+	-
<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Mull.)	-	-	+	-
Сем. Physidae				
<i>Physa acuta</i> (Drap.)	-	-	-	+
<i>Physa phontinalis</i> (L.)	+	-	-	-
<i>Costatella (Physella) integra</i> (Hald.)	-	-	-	+
Сем. Bulinidae				
<i>Ferrissia wautieri</i> (Mirolli)	-	-	-	+
Класс BIVALVIA				
Сем. Pisidiidae				
<i>Sphaerium nucleus</i> (Studer)	-	-	+	-
<i>S. corneum</i> (L.)	+	-	-	-
<i>Sphaerium</i> sp.	+	-	+	-
<i>Euglesa</i> sp.	+	-	+	+

Максимальное разнообразие наблюдается среди брюхоногих моллюсков (см. табл. 3.2), они обычно встречаются в озерах и малых реках, наибольшую роль играют прудовики (*Lymnaeidae*) и битинии (*Bithyniidae*), реже — катушки (*Planorbidae*), в проточных водоемах — семейство *Valvatidae*, хотя виды этого семейства более характерны для бентоса.

В зооперифитоне крупных рек брюхоногие моллюски встречаются редко, за исключением преддельтового участка Оби, где они доминируют по биомассе — *Lymnaea lagotis* (58,1–66,5 % биомассы) и *Choanomphalus rossmaessleri* (37,7 %) [Шарапова, 2000]. На арктических полуостровах в зоне южных тундр наиболее часто встречаются в перифитоне виды рода *Anisus* [Шарапова, Абдуллина, 2004]. Небольшую плотность имеет *Acroloxis lacustris*, единичные экземпляры его найдены в озерах и малых реках. Там же редко в пробах перифитона встречалась *Physa phontinalis*.

Впервые на территории Сибири в водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1 встречено 3 вида-вселенца: *Costatella (Physella) integra* — североамериканского происхождения, распространенный в водоемах-охладителях и ряде южных регионов России, а также моллюск *Borysthenia naticina*, обитающий преимущественно в бассейнах Днепра, Днестра, Немана, Вислы [Определитель..., 2004], наибольшая плотность отмечена для другого вида-вселенца — *Ferrissia wautieri* Mirolli (= *Pettancyclus wautieri* Mirolli) — до 12 180 экз./м², вид аквариумный, предположительно австралийского происхождения.

Из двустворчатых моллюсков отмечены виды родов *Sphaerium* и *Euglesa* — встречаются в обрастаниях редко и имеют низкую численность, прикрепляются биссусными нитями к каменистым субстратам. Интересен факт использования ручейником *Hydropsyche ornatula* в качестве строительного материала для домиков на р. Тобол живых моллюсков рода *Sphaerium*, реже — створок погибших особей. Моллюски имеют низкое разнообразие и редко встречаются в протоках, не найдены в зооперифитоне временных водоемов. Наибольшее видовое богатство отмечено в озерах и реках, преимущественно малых.

Мшанки (*Bryozoa*) относятся к одной из самых малоизученных таксономических групп водоемов Западной Сибири. По литературным данным, на территории Тюменской области до изучения зооперифитона мшанки были отмечены в питании стерляди [Ревнивых, 1937]. Найдены они и в озерах Гыданского полуострова [Полымский, 1971]. В пробах зооперифитона из различных водоемов нами обнаружено 10 видов: относящаяся к классу голоротые (*Gymnolaemata*) болотница членистая — *Paludicella articulata* и представители

класса покрыторотых (Phylactolaemata) — хохлатка слизистая — *Cristatella mucedo*, плюмателла грибовидная — *Plumatella fungosa*, плюмателла корраловидная — *P. corraloides*, плюмателла ползучая — *P. repens*, плюмателла касмиана — *P. casmiana*, плюмателла окаймленная — *P. emarginata*, плюмателла кустистая — *P. fruticosa*, хиалинелла точечная — *Hyalinella punctata* и фредеричелла венценосная — *Fredericella sultana* (табл. 3.3). Наиболее распространены на территории Западной Сибири *Hyalinella punctata*, *Paludicella articulata*, *Cristatella mucedo* и *Plumatella emarginata*; они найдены от зоны лесостепи до Заполярья.

Колонии *Plumatella fungosa* обнаружены в озерах на древесине, камнях и на раковине живого моллюска *Anadonta*. Гораздо реже встречается *P. repens* — в основном в притоках Оби и Иртыша, реже — в озерах. Мшанка *Cristatella mucedo* обнаружена в различных водоемах, а ее статобласты постоянно встречаются в пойменных озерах от юга Западной Сибири до Заполярья, обитает она и на мелководье равнинных рек. Будучи достаточно редкой для европейской территории, мшанка *Paludicella articulata* широко распространена в Западной Сибири — в Оби и ее дельте, Иртыше, реках Таз и Тура, малых реках, озерах, водоеме-охладителе. Этот вид с небольшими колониями иногда создает обильный оброст. Так, на ветках ивы и корневищах камыша прошлогодней генерации в Тарманских озерах биомасса колонии *P. articulata* достигала 6,1 г/м², на затопленной древесине в оз. Янтык — 2,1 г/м², плотный оброст этой мшанки (до 5,83 г/м²) отмечался и в Иртыше на бортах катера “Орел”, максимальная биомасса выявлена в проточном озере (бассейн р. Демьянка) — 22,6 г/м². Мшанка *Plumatella emarginata* наиболее часто встре-

Таблица 3.3

Видовой состав и распределение мшанок в обрастаниях

Таксон	Реки	Протоки	Озера	Водоем-охладитель
Сем. Victorellidae				
<i>Paludicella articulata</i> (Ehrenb.)	+	+	+	+
Сем. Cristatellidae				
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	+	—	+	—
Сем. Plumatellidae				
<i>Plumatella fungosa</i> (Pall.)	+	+	+	—
<i>P. repens</i> (L.)	+	—	+	—
<i>P. corraloides</i> Allman	—	—	+	—
<i>P. emarginata</i> Allman	+	+	+	+
<i>P. casmiana</i> Oka	—	—	+	—
<i>P. fruticosa</i> Allman	+	+	—	—
<i>Hyalinella punctata</i> (Hancock)	+	+	+	+
<i>Fredericella sultana</i> (Blumenb.)	+	—	+	—

чается на сбросе теплых вод в водоеме-охладителе ТЭЦ-1, где доминирует по биомассе и образует массивные обрастания — до 200 г/м², этот вид характерен и для водоемов-охладителей Украины [Протасов, 1991].

Наибольшее количество мшанок отмечено в системе Тарманских озер и дельте Оби. Редкими для Западной Сибири являются виды *Fredericella sultana*, *Plumatella corraloides*, *P. casmiana* и *P. fruticosa*. Колонии *P. fruticosa* найдены в зоне южных тундр полуостровов Ямал, Тазовский и Гыданский, а также на границе южной и средней тайги — в бассейне р. Демьянка. На данное время северная граница распространения видов *P. fungosa*, *P. fruticosa*, *P. articulata* и *Fredericella sultana* отмечена около 67° с. ш. Максимальная биомасса мшанок превышает 1 кг/м². Для Западной Сибири характерна высокая встречаемость *Paludicella articulata*, которая является наиболее распространенным видом. Еще одна особенность — частая встречаемость у мшанок *Paludicella articulata*, *Plumatella emarginata* и *Hyalinella punctata* компактных зоариев, у двух последних видов колонии образуют плотную, корковидную, форму. Образование компактной формы зоариев А.В. Виноградов [1990] связывает с низкими температурами воды.

Тихоходки (Tardigrada) встречены в зооперифитоне водоемов от зоны подтайги до тундр. В большинстве водоемов представлены единичными особями, но в протоке без названия на Гыданском полуострове их плотность на участке с быстрым течением достигала 2672 экз./м² [Шарапова, Абдуллина, 2004], много их и на перекате р. Бабарынка (г. Тюмень) — средняя численность составила 3154 экз./м². Довольно многочисленны были тихоходки и в водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1, в пробах перифитона они наиболее часто присутствовали с ноября по май, размножение проходило зимой, в этот период отмечалась и высокая плотность.

Беспозвоночные перифитона, относящиеся к типу членистоногих (Arthropoda), входят в состав 4 классов: ракообразных, паукообразных, тихоходок и насекомых. Ракообразные (Crustacea) представлены низшими и высшими раками, ветвистоусые рачки — комплексом, относящимся к группе прибрежно-фитофильных и фитофильных видов [Мануйлова, 1964; Зимбалевская, 1981]: *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia* sp., *Scapholeberis mucronata*, *Ilyocryptus acutifrons* Sars, *Eurycercus lamellatus* (Mull.), *Chydorus sphaericus*, *Alona* sp., *Acroperus harpae* (Baird), *Polyphemus pediculus* (L.). Обитание этих видов в перифитоне связано не только с макрофитами. Так, в старице р. Тура плотность *Polyphemus pediculus* на коре ивы составила

13 965 экз./м², а на осоке — 11 891 экз./м², там же на затопленных ивах найдены *Sida crystallina* (средняя численность — 841 экз./м²), *Acroperus harpae* (592 экз./м²), *Eurycercus lamellatus* (369 экз./м²).

Очень высока плотность ветвистоусых рачков на затопленной древесине в малых реках — в среднем у *Chydorus sphaericus* в р. Биркуль она составила 1410, в р. Нерда — 13 154 экз./м²; *Eurycercus lamellatus* в р. Бешкиль — 5555, в р. Нерда — 897 экз./м². Кроме этих массовых видов в малых реках найдены *Scapholeberis mucronata* и *Sida crystallina*. В крупной р. Тура при отсутствии макрофитов в ряде проб с затопленной древесины найдены рачки *Alona* sp. (667–984 экз./м²), *Polyphemus pediculus* (260–8918 экз./м²), *Sida crystallina* (95–3332 экз./м²).

При изучении зоопланктона и зооперифитона р. Тура — уральского притока р. Тобол — в ее нижнем течении, не имеющем макрофитов, в пробах обнаружены *Sida crystallina* и *Polyphemus pediculus* [Шарапова, Абдуллина, 2006]. Рачок *Sida crystallina* в пробах зоопланктона найден на 3 створах, средняя плотность — 5, максимальная — 30 экз./м³, встречаемость за период исследования на этих створах 17–33 %. В зооперифитоне он найден на 5 створах, плотность колебалась от 16 до 19 экз./м² (при встречаемости 17 %) на загрязненных участках и до 128–1336 экз./м² (встречаемость 33–100 %) на слабо загрязненных и чистых участках, максимальная численность достигала 3332 экз./м². Рачок *Polyphemus pediculus* в зоопланктоне встречался на 4 створах, средняя плотность его колебалась от 3 до 15 экз./м³, встречаемость — 16–67 %. В зооперифитоне рачок найден на двух створах, плотность колебалась от 1223 до 2835 экз./м², максимальная — 8918 экз./м², встречаемость — 67–100 %. Крупные реки Западной Сибири, в которых отсутствуют или слабо развиты макрофиты, а основным субстратом являются затопленные деревья, для фитофильных рачков — нетипичные места обитания, в которых они ведут преимущественно перифитонный образ жизни. И если у *Sida crystallina* существуют специальные приспособления для прикрепления к субстратам [Коровчинский, 2004], то остается совершенно неясным, каким образом прикрепляется к субстратам *Polyphemus pediculus*, не имеющий для этого специальных приспособлений.

Из веслоногих рачков в крупных реках на затопленной древесине обычен *Paracyclops fimbriatus* (Fischer). В перифитоне различных водоемов встречается *Eucyclops serrulatus* (Fischer), плотность его на участках с быстрым течением в сильно загрязненной стоками р. Тюменка на камнях и ветках ивы, обильно покрытых бактериальными хлопья-

ми, в среднем составляла 3300 экз./м². В северных реках и озерах на затопленной древесине часто встречаются Harpacticoida. Ракушковые рачки (Ostracoda) в небольших количествах найдены во всех типах водоемов, на севере более разнообразно представлены виды рода *Candona*, в водоемах южных районов — Cyprididae [Семенова, 2005]. Более многочисленны остракоды в пойменных водоемах. В водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1 найден представитель тропического рода *Stenocypris* (определение Л.М. Семеновой, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН), плотность которого при температурах выше 29 °С достигала почти 30 тыс. экз./м².

Из высших раков обнаружены виды рода *Gammarus*. *G. lacustris* G. Sars. изредка встречается в Оби и Иртыше, но более многочислен в озерах на макрофитах. В протоке на Гыданском полуострове найден *G. pellucidus* Gurjanova. Наиболее часто гаммарусы встречаются в озерах лесостепи и южной тайги. Изредка в протоках и реках на участках со слабым течением и обилием разлагающейся древесины и макрофитов встречается водяной ослик — *Asellus aquaticus* (L.).

Можно отметить, что состав низших ракообразных перифитона представлен обычными, широко распространенными видами, которых в гидробиологической литературе относят к фитофильному комплексу. Состав высших раков отличается как от европейской, так и восточно-сибирской фауны бедностью видового состава, отсутствием отрядов и семейств, играющих вне Западной Сибири значительную роль в обрастаниях — отряд Mysidacea, из отряда Isopoda — род *Jaera*, из отряда Amphipoda — семейство Corophiidae. Особенно показательно семейство Gammaridae — из всего обилия родов, распространенных в европейском, восточно-сибирском и дальневосточном регионах — в Западной Сибири найден только род *Gammarus*.

Паукообразные (Arachnoidea) представлены водным пауком и клещами. Водные клещи (Hydrachnella) отмечены в небольших количествах почти во всех водоемах. Клещи семейства орибатид встречаются реже и приурочены к озерам с обильно развивающейся водной растительностью, изредка — на затопленной древесине в реках. По данным А.В. Толстикова [1997], наиболее часто орибатиды в обрастаниях представлены родом *Hydrozetes*. Паук-серебрянка *Argyroseta aquatica* Clerck обитает в озерах и медленно текущих реках, предпочитает крупные субстраты для прикрепления своих колоколов — бревна, шины.

Во всех исследованных водоемах разнообразно представлен класс насекомых (Insecta) — около 250 видов, относящихся к 9 отрядам, насекомые доминируют по численности и биомассе в большинстве со-

обществ зооперифитона, наибольшее значение имеют личинки хирономид, мошек и ручейников.

Личинки стрекоз (отряд Odonata) (16 видов) обнаружены в озерах и малых реках, водоеме-охладителе, в перифитоне крупных рек они не обитают, возможно, из-за слабого развития в них макрофитов. По реакции личинок стрекоз при вынимании субстратов из воды их можно разделить на две группы: первая — личинки покидают субстрат, часто прыжком, с силой отталкиваясь от него; вторая — личинки затаиваются на субстратах, плотно прижимаясь к нему. В пробы перифитона попадают личинки второй группы. Наиболее часто личинки стрекоз встречаются в озерах, в них найдены *Coenagrion vernale* Hag., *C. pulchellum* (Van der Linden), *Enallagma cyathigerum* (Charp.), *Libellula depressa* L., *Sympecma paedisca* (Brauer), *Leucorrhinia albifrons* (Burm.), *Aeschna grandis* (L.), *A. juncea* (L.), *A. squamata* (Mull.), *Anax* sp. В малых реках найдены личинки *Calopteryx splendens* (Harris) — редкий вид, обитающий в чистых реках, *Aeschna viridis* Everman, *Somatochlora metallica* (Van der Linden). Отмечены скопления личинок стрекоз на нижней стороне кирпичей в оз. Андреевском и в старице р. Тура, на древесных субстратах в реках Вагай и Балахлей. В водоеме-охладителе ТЭЦ-1 (г. Тюмень) как на макрофитах, так и на камнях обитают личинки стрекоз *Ishnura elegans* (Vand.), *Enallagma cyathigerum*, *Erythromma numerale* Selys, *Sympecma paedisca* Brauer.

Личинки поденок (отряд Ephemeroptera, 25 видов) найдены в реках, протоках и озерах (табл. 3.4). Наиболее широко распространены и многочисленны в перифитоне крупных и малых рек личинки семейства Heptageniidae, максимальная плотность 12 584 экз./м². Единственный вид семейства Artroleidae, обитающий в озерах, — *Arthroplea congener* — встретился только в бассейне р. Таз.

Малочисленны виды, в основном обитающие в северных реках, — *Ephemera vulgata*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Ephemerella mucronata*, *Siphonurus aestivalis* и *S. linneanus*. Обычны, но малочисленны в реках виды рода *Baetis*. В озерах наиболее часто встречаются виды рода *Caenis* и *Cloen simile*. Богато и разнообразно представлена фауна поденок рек средней и северной тайги [Шарапова, Степанова, 2004]. Из всех личинок поденок более выносливы к загрязнению представители рода *Caenis*, наибольшая плотность этого вида отмечена в малых реках при органическом загрязнении.

Личинки веснянок (отряд Plecoptera) обитают в водоемах с низкими температурами и высоким содержанием кислорода, наиболее часто встречаются в северных и горных реках [Леванидова, 1982;

Таблица 3.4

Видовой состав и распределение поденок в образцах водоемов Западной Сибири

Таксон	Реки	Протоки	Озера
Сем. Ephemeridae			
<i>Ephemera vulgata</i> L.	+	+	-
Сем. Artropleidae			
<i>Artroplea congener</i> Bgtss.	-	-	+
Сем. Heptageniidae			
<i>Heptagenia flava</i> Rost.	+	-	-
<i>H. sulfurea</i> (O.F. Mull.)	+	-	-
<i>H. coeruleans</i> (Rost.)	+	+	-
<i>Heptagenia</i> sp.	+	-	-
<i>Ecdyonurus venosus</i> (Fabr.)	+	-	-
Сем. Leptophlebiidae			
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> Steph.	+	-	-
<i>P. cincta</i> (Retz.)	+	-	-
Сем. Ephemerellidae			
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	+	-	-
<i>E. mucronata</i> Bengtss.	+	-	-
Сем. Caenidae			
<i>Brachycercus minutus</i> Tsch.	+	-	-
<i>Caenis horaria</i> L.	+	+	+
<i>C. miliaria</i> (Tsch.)	+	-	-
<i>C. robusta</i> Eaton	-	-	+
<i>C. undosa</i> Tiens.	+	+	+
<i>C. macrura</i> Steph.	+	-	+
Сем. Baetidae			
<i>Baetis bioculatus</i> (L.)	+	-	-
<i>B. tricolor</i> (Tschern.)	+	-	-
<i>B. vernus</i> Curt.	+	-	-
<i>B. rhodani</i> Pictet	+	+	-
<i>Cloen dipterum</i> L.	+	-	+
<i>Cloen simile</i> (Eaton)	+	+	+
Сем. Siphonuridae			
<i>Siphonurus linneanus</i> Etn.	+	-	-
<i>S. aestivalis</i> Etn.	-	+	+

Шубина, 1986; Характеристика..., 1990; Боев, Островская, 1998]. В равнинных водоемах, на которых проводили исследования, наиболее разнообразна и многочисленна фауна веснянок в реках и ручьях бассейна нижнего течения Оби и притоков р. Пур (до 540 экз./м²) в районе возвышенности Сибирские Увалы, основным источником питания которых являются родники. Здесь найдены *Nemoura cinerea* Retz., *Arcynopteryx* sp., *Diu-ra* sp., *Isogenus nubecula*, *Isogenus* sp., *Isoperla obscura* Zett., виды сем. Perlidae. Реже веснянки встречаются в равнинных реках (Обь, Иртыш) и северных озерах. Южной границей массового распространения веснянок на изученной территории, по нашим данным, можно считать среднее течение Иртыша, где обитает *Isoperla gram-matica* Poda. Более южные находки личинок веснянок в малых реках (Кармак, Цынга) связаны, воз-

можно, с близостью к Уральским горам и с благоприятным кислородным режимом.

Водные жуки (отряд Coleoptera), представленные личинками и имаго, чаще всего обитают в небольших и неглубоких водоемах, в крупных реках они встречаются редко. Найдены представители семейств Dytiscidae (*Dytiscus* sp., *Acilius* sp., *Hydroporus* sp., *Ilybius* sp., *Oreodytes* sp., *Oreodytes* sp.), Gyridae (*Gyrinus* sp.), Hydrophilidae (*Berosus signaticollis* Charp., *Berosus* sp., *Ochthebius* sp.), Haliplidae (*Halipilus*

sp., *Rhantus* sp., *Coelambus* sp., *Aulonogurus* sp., *Coelostoma* sp., *Peltodytes* sp., *Brachius elevatus* (Panzer), Microsporidae (*Microsporus obsidianus* Kolenati), Scirtidae (*Elodes* sp.). В небольших количествах в зооперифитоне Иртыша обнаружены молодые личинки *Gyrinus* sp., а в притоках Оби и Иртыша наиболее часто встречаются личинки *Berosus* sp. Более разнообразен состав жуков в озерах и малых реках, чаще всего в пробах попадают молодые личинки семейства Hydrophilidae. Численность личинок и имаго жуков в перифитоне низкая и значительной роли в зооценозах они не играют.

Водные клопы (отряд Heteroptera) встречаются в перифитоне редко, в озерах найдены *Nepa cinerea* L., молодые особи *Sigara* sp., *Plea minutissima* Leach. Из отряда сетчатокрылых (Neuroptera) в реках и озерах на губках найдены личинки *Sisyra fuscata* Fabr., их количество связано с размерами губок, отмечен положительный средний коэффициент корреляции (0,76 при $P > 0,05$) между численностью *Sisyra fuscata* и биомассой губки *Spongilla lacustris*.

Личинки ручейников (отряд Trichoptera) имеют огромное значение в зооперифитоне преимущественно рек и проток. Всего в исследованных водоемах обнаружено 47 видов (табл. 3.5). В сводке З.Д. Спуриса [1989] по имагинальным стадиям в водоемах Западной Сибири (без Алтая) отмечается 67 видов ручейников. Наиболее разнообразно представлено семейство Limnophilidae — 25,5 % от общего количества видов и Leptoceridae — 30 %, небольшим количеством видов — семейства Rhyacophilidae, Glossosomatidae, Psychomiidae, Ecnomidae, Arctopsychoidea, Phryganeidae, Brachycentridae.

Наибольшее значение в сообществах зооперифитона крупных рек имеют 4 вида — *Hydropsyche ornatula*, *Neureclipsis bimaculata*, *Brachycentrus subnubilus* и *Athripsodes annulicornis*, характерные для крупных равнинных рек европейской территории [Лепнева, 1964]. Личинки *Hydropsyche ornatula* доминируют в зооперифитоне Иртыша и его крупных притоков — реках Тавда, Тура, Ишим, Демьянка, а в р. Тобол их численность достигает 15 200 экз./м², а биомасса — 61,34 г/м². Севернее, в Оби и ее притоках, *H. ornatula* становится редким видом, он замещается *Brachycentrus subnubilus* и *Neureclipsis bimaculata*, часто, но в небольшом количестве встречается *Athripsodes annulicornis*. Комплекс *Brachycentrus subnubilus* и *Neureclipsis bimaculata* характерен и для р. Таз, где численность и биомасса личинок ручейников также очень велика (до 36 100 экз./м² и 117,5 г/м²). В притоке Оби — р. Ватинский Еган — найдены личинки редкого вида *Rhyacophila nubila* [Редкие насекомые, 1982]. В небольших количествах на каменистых косах рек Обь и Таз в условиях быстрого турбулентного течения встречались виды рода *Apatania*. В малых реках в доминиру-

Видовой состав и распределение ручейников в перифитоне водоемов Западной Сибири

Таксон	Реки	Протоки	Озера	Водоем-охладитель
1	2	3	4	5
Сем. Rhyacophilidae				
<i>Rhyacophila nubila</i> Zett.	+	-	-	-
Сем. Glossosomatidae				
<i>Mystrophora altaica</i> Mart.	+	-	-	-
Сем. Hydroptilidae				
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	-	-	+	-
<i>A. sexmaculata</i> Curt.	-	-	+	-
<i>Hydroptila pulchricornis</i> Pict.	+	-	-	+
<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	+	-	+	+
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton	+	-	-	-
<i>Stactobia</i> MacL.	-	-	+	-
<i>Oxyethira costalis</i> Curt.	+	-	+	-
<i>Tricholeiochiton fagesi</i> Gmin.	+	-	+	-
Сем. Psychomyiidae				
<i>Psychomyia pusilla</i> Fabr.	-	-	+	-
<i>Lype reducta</i> Hag.	+	-	-	-
Сем. Polycentropodidae				
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pict.	+	-	+	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i> Curt.	-	-	+	-
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	+	+	-	+
<i>Cyrnus flavidus</i> McL.	+	-	-	-
Сем. Arctopsychidae				
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kol.)	+	-	-	-
Сем. Hydropsychidae				
<i>Hydropsyche ornatula</i> McLach.	+	+	-	+
<i>H. angustipennis</i> Curt.	+	-	-	-
<i>H. nevae</i> Kol.	+	-	-	-
Сем. Phryganeidae				
<i>Agrypnia</i> sp.	-	-	+	-
Сем. Leptoceridae				
<i>Athripsodes annulicornis</i> Steph.	+	-	-	-
<i>A. aterrimus</i> Steph.	+	-	-	-
<i>A. bilineatus</i> L.	+	-	-	-
<i>A. excisus</i> Mort.	+	-	-	-
<i>A. (Ceraclea) senilis</i> Burm.	-	-	+	-
<i>A. (Ceraclea) fulva</i> (Ramb.)	+	-	-	-
<i>A. alboguttatus</i> Hag.	-	-	+	-
<i>A. aterrimus</i> Steph.	+	-	+	-
<i>Traenodes bicolor</i> Curt.	-	-	+	-
<i>Leptocerus tineiformis</i> Curt.	-	-	+	-
<i>Oecetis furva</i> Ramb.	+	-	+	-
<i>O. ochracea</i> (Curt.)	-	-	+	-
<i>O. testacea</i> (Curt.)	+	-	-	-
<i>Mystacides sibirica</i> Mart.	-	-	+	-

Окончание табл. 3.5

1	2	3	4	5
Сем. Limnophilidae				
<i>Dicosmoecus palatus</i> McL.	+	-	-	-
<i>Apatania zonella</i> Zett.	+	-	-	-
<i>A. crymophila</i> McLach.	+	-	-	-
<i>Limnophilus rhombicus</i> L.	+	-	+	-
<i>L. flavicornis</i> Fabr.	-	-	+	-
<i>L. decipiens</i> (Kol.)	-	-	+	-
<i>L. borealis</i> Zett.	+	+	-	-
<i>L. bipunctatus</i> Curt.	+	-	+	-
<i>L. ignavus</i> McLach.	+	-	-	-
<i>L. nigriceps</i> Zett.	+	-	-	-
<i>Anabolia soror</i> McL.	+	-	+	-
<i>Halesus tessellatus</i> Ramb.	+	-	-	-
Сем. Brachycentridae				
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curt.	+	+	-	-

ющий комплекс входят *Hydropsyche angustipennis*, *Neureclipsis bimaculata*, *Anabolia soror* и *Halesus tessellatus*. Для пойменных водоемов — озер и проток — характерны виды семейства Limnophilidae. Необычен состав ручейников дистрофных озер Тарманского водно-болотного комплекса, представленный набором видов, более обычных для медленно текущих рек: *Polycentropus flavomaculatus*, *Agraylea multipunctata*, *Plectrocnemia conspersa* и *Psychomyia pusilla*. В арктических водоемах Ямала распространены *Dicosmoecus palatus*, *Limnophilus bipunctatus* и *L. decipiens*.

Семейство Hydroptilidae представлено небольшим количеством видов, но они играют огромную роль в перифитоне: *Hydropsyche ornatula* входит в доминирующий комплекс всех крупных и части средних рек бассейна реки Иртыш (Тобол, Тура, Ишим, Демьянка, Тура, Тавда), в малых реках этого района замещается видом *H. angustipennis*, а в уральских притоках Оби, на участках с быстрым течением — *H. nevae*.

Представители семейства Hydroptilidae наиболее часто встречаются в малых реках и озерах лесостепной и южно-таежной зоны. К широко распространенным видам относятся *Agraylea multipunctata*, *Hydroptila pulchricornis* и *Orthotrichia tetensii*. Только в реках Тобол-Ишимского междуречья встречается *Ithytrichia lamellaris*. Остальные виды редки. Наибольший интерес из гидроптилид представляет находка личинок *Tricholeiochiton fagesii* и рода *Stactobia*, впервые найденных в Западной Сибири.

К редким видам относятся *Rhyacophila nubila* (найдена в реках, берущих начало на Сибирских Увалах), а также личинки *Stactobia*,

Oxyethira costalis, *Tricholeiochiton fagesi*, *Lype reducta*, *Psychomyia pusilla*, *Plectrocnemia conspersa*, *A. (Ceraclea) senilis*, *A. (Ceraclea) fulva*, *Oecetis testacea* — обитающие в малых реках и озерах лесосеппной и южно-таежной зоны.

К отряду двукрылых (Diptera) относятся наиболее массовые представители зооперифитона Западной Сибири. В обрастающих найдены представители семейств Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Dixidae, Psychodidae, Athericidae, Sciomyzidae, Tipulidae, Limoniidae, Syrphidae, Stratiomyidae. Личинки мошек играют огромную роль в протоках, где являются доминантами — их численность достигает более 100 тыс. экз./м², они определялись до рода [Патрушева, 1982], в местах наибольшего скопления нами найдены представители родов *Simulium*, *Eusimulium*, *Gnetha*, *Stegopterna*.

В озерах были найдены *Odontomyia tigrina* (F.) (Stratiomyidae), *Helius longirostris* (Limoniidae). Более разнообразно представлены короткоусые двукрылые в малых реках, особенно на юге Западной Сибири, здесь на участках с течением обычны *Atherix ibis* (Athericidae), *Dixa dilatata* и *D. nebulosa* (Dixidae), кроме них встречались *Tinearia alternata* (Psychodidae), личинки семейств Simuliidae, Sciomyzidae, Tipulidae, *Dicranota bimaculata* (Schummel) (Limoniidae), Syrphidae, Chironomidae и молодые личинки Ceratopogonidae.

Наибольшее видовое разнообразие и количественное развитие отмечено для личинок семейства Chironomidae (более 120 видов), встречавшихся повсеместно и играющих огромную роль в перифитоне. Больше всего видов и форм найдено в подсемействе Chironominae (48 %) и Orthoclaadiinae (47 %), меньше всего — среди Tanypodinae.

В перифитоне Оби доминирующий комплекс хирономид представлен видами из подсемейства Orthoclaadiinae: *Eukiefferiella longicalcar* (Kieffer), *Cricotopus* gr. *algarum*, реже — *Psectrocladius simulans* Joh. и *Cricotopus* gr. *silvestris*. В устьевом участке Оби в связи с уменьшением скорости течения кроме вышеперечисленных видов в массе появляются виды из подсемейства Chironominae: *Dicrotendipes nervosus* (Staeger), *Endochironomus albipennis* (Meigen), *Glyptotendipes glaucus* (Meigen). В крупных притоках Оби состав хирономид наиболее близок обскому, а в малых реках и протоках преобладают *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Endochironomus albipennis* и виды рода *Glyptotendipes*. Этот же комплекс (*Cricotopus* gr. *silvestris* — *Endochironomus* — *Glyptotendipes*) характерен для озер от лесостепной до северотаежной зоны.

В Иртыше наибольшее значение в зооперифитоне играют виды *Eukiefferiella tschernovskii* Pankratova, *Cricotopus* gr. *algarum* и *Brillia*

longifurca Kieffer, в небольших количествах, но постоянно встречается *Stenochironomus gibbus* (Fabr.). В притоках Иртыша доминирующий комплекс хирономид в перифитоне составляют *Paratanytarsus quintuplex* Kieffer, *Rheotanytarsus*, *Dicrotendipes nervosus*.

В р. Таз наиболее многочисленными на протяжении всего течения реки были виды *Dicrotendipes nervosus*, *Cricotopus* gr. *algarum*, *Eukiefferiella longicalcar*, на отдельных участках реки добавлялись *Rheotanytarsus curtistylus* Goeth., *Orthocladius olivaceus* Kieffer, *Limnophyes septentrionalis* Tshern., *Nanocladus bicolor* (Zett.), *Polypedilum sordens* (Van der Wulp), *Polypedilum scalaenum* (Schrank), в устьевой части — виды рода *Endochironomus*, *Cricotopus* gr. *silvestris* и *Glyptotendipes glaucus*. В пойменных водоемах р. Таз в массе были встречены: в протоках — *Dicrotendipes nervosus*, *Cricotopus* gr. *algarum* и *Rheotanytarsus curtistylus*, в озерах — *Endochironomus albipennis* и *Glyptotendipes glaucus*.

Высокое разнообразие хирономид в перифитоне отмечается в притоках р. Пур, при явном преобладании видов подсемейства Orthoclaadiinae наибольшее значение имеют *Thienemaniella clavicornis* Kieffer, *Synorthocladus semivirens* (Kieffer), *Cricotopus* gr. *algarum*, *Brillia longifurca*, *Eukiefferiella tshernovskii*. В малых реках, которые берут начало на Сибирских Увалах, можно выделить два комплекса хирономид. В верховьях рек сформирован оригинальный комплекс, представленный холодноводными реофильными видами из подсемейства Orthoclaadiinae: *Potthastia campestris* (Edw.), *Diplocladius cultiger* Kieffer, *Synorthocladus semivirens* (Kieffer), *Eukiefferiella longipes* Tshern., *E. similis* Goeth., *Symposiocladius lignicola* (Kieffer) (= *Orthoclaadiinae* gen.? *l. acutilabis* Konst.), обычные виды рода *Limnophyes*. По мере продвижения к низовьям хирономиды холодноводного комплекса быстротекущих рек сменяются эврибионтными озерно-речными видами, в основном из родов *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, *Dicrotendipes*, а также *Psectrocladius psilopterus* Kieffer и *Cricotopus* gr. *silvestris*. В малых северных равнинных заболоченных реках доминирующий комплекс представлен видами *Cricotopus* gr. *algarum* Kieff. и *Trissocladus potamophilus* (Tshern.).

В малых реках лесостепной — южно-таежной зоны доминирующий комплекс незагрязненных водотоков представлен видами *Cricotopus* gr. *algarum* и *Trissocladus potamophilus*, а загрязненных — *Glyptotendipes glaucus*, *Polypedilum sordens*.

Соотношение подсемейств хирономид перифитона отличается от бентоса, где резко выражено преобладание подсемейства Chironominae [Рузанова, 1978; Степанова, Шарапова, 2001]. Наблюдается неравномерность в распределении видов подсемейств Orthoclaadiinae и Chironominae в различных водоемах. В непроточных (озерах, прудах,

соре) водоемах наиболее разнообразны и обильны виды хирономин, в проточных (реки, ручьи, протоки) — ортокладиин.

Фауна хирономид перифитона южных и северных рек имеет существенные различия. На севере отмечено большее разнообразие видов подсемейства ортокладиин (в среднем 62 % от общего количества видов), в некоторых притоках р. Пур найдены только личинки этого подсемейства. В южных реках наблюдается большее разнообразие подсемейства хирономин (56,4 %) и меньшее ортокладиин (38,5 %).

Для зооперифитона рек, текущих по Сибирским Увалам, характерен комплекс видов, который А.А. Линевиц [1981] для рек Прибайкалья относит к холодолюбивым ручьевым формам. Это *D. cultiger*, *Symposiocladius lignicola*, *S. semivirens*, *Syndiamesa monstrata* Pankratova. В более южных районах они встречались только в малых реках, на участках с быстрым течением. В крупных реках и протоках обильны виды родов *Eukiefferiella* и *Cricotopus*, постоянно, но в небольших количествах отмечены *B. longifurca*, *N. bicolor*, *P. campestris*, виды родов *Thiennemaniella*, *Corynoneura*, *Orthocladus*, на севере — *Limnophyes*. Редко встречаются *Paratrichocladus triquetra* Kieff., *Potthastia gaedi* (Meig.), *Brillia modesta* (Meig.), *Parasmittia carinata* Strenzke, *Heterotrisocladus*, *Paraphaenocladus*. Из подсемейства хирономин для рек наиболее обычны *D. nervosus* и *Rheotanytarsus*, в притоках Оби и Иртыша — виды рода *Glyptotendipes*, в небольших количествах — виды родов *Polypedilum*, *Pentapedilum*, *Endochironomus*. Для стоячих водоемов наиболее характерны представители родов *Endochironomus*, *Glyptotendipes*, из ортокладиин — *Cricotopus* gr. *silvestris* и *P. psilopterus*.

Подсемейство Тануродинае представлено пятью видами, наибольшее значение имеют виды рода *Ablabesmyia*, в небольших количествах они найдены во всех водоемах, за исключением Ендырской протоки. Остальные представители таниподин отмечены единичными экземплярами, включая *Procladius ferrugineus* Kieff., широко и обильно представленного в бентосных сообществах Западной Сибири [Рузанова, 1984].

На субстратах, расположенных вблизи дна и заиленных, присутствует группа видов, характерных для бентоса и, в небольших количествах с низкой встречаемостью, найденных в перифитоне: *P. ferrugineus*, *Chironomus* sp., *Cladopelma*, *Cryptocladopelma* sp., *Stictochironomus crassiforceps* (Kieff.). Достаточно разнообразна группа видов, представители которой с одинаковой частотой и численностью отмечены в бентосе и перифитоне. К ним относятся широко распространенные виды *C.* gr. *silvestris*, *P. psilopterus*, виды родов *Tanytarsus*, *Cladotanytarsus*, *Polypedilum*, *Pentapedilum*.

Виды, характерные для перифитона и единично встречающиеся в бентосе, относятся к родам *Ablabesmyia*, *Potthastia*, *Brillia*, *Diplocladius*, *Orthocladius*, *Cricotopus* (кроме *C. gr. silvestris*), *Psectrocladius* (кроме *P. psilopterus*), *Nanocladius bicolor*, *Limnophyes*, *Corynoneura*, *Thienemanniella*, *Rheotanytarsus*, *Paratanytarsus*, *Parachironomus*, *Limnochironomus*, *Endochironomus*, *Glyptotendipes*. К видам, найденным в перифитоне, имеющим низкую численность и встречаемость, относятся *Coelotanypus*, *Monopelopia*, *S. monstrata*, *D. rufipes*, *Stenochironomus gibbus*, *Symposiocladius lignicola*, *Paraphaenocladius*, *S. semivirens*, *P. gaeadi*, *B. modesta*, *P. carinata*.

В перифитоне преобладают *Eukiefferiella longicalcar*, *Cricotopus gr. algarum*, *C. gr. silvestris*, *Psectrocladius psilopterus*, *P. simulans*, *Nanocladius bicolor*, *Dicrotendipes nervosus*, *Glyptotendipes glaucus*, *Pentapedilum executum*, *Polypedilum sordens*, *Polypedilum scalaenum*, *Rheotanytarsus*. К редким видам, найденным только в перифитоне, относятся *Diamesa thienemanni*, *Bryophaenocladius*, *Parasmittia carinata*, *Pseudosmittia trilobata*, *Symposiocladius lignicola*, *Glyptotendipes manciunianus*, *Polypedilum sp.*, *Zavreliella marmorata* Kieff., а также личинки хирономид, обитающих на губках, — *Demeijerea rufipes* (L.) и *Xenochironomus xenolabis* Kieff.

Если рассматривать видовое богатство зооперифитона, в особенности насекомых, как наиболее разнообразно представленной группы по типам водоемов, можно отметить, что наиболее богата фауна текучих водоемов (рек, проток) и мелководных малых озер. Для рек характерно высокое разнообразие хирономид подсемейства Orthoclaadiinae, которое в средних и малых реках представлено более разнообразно, чем подсемейства Chironominae. Только в реках обитают личинки веснянок, в крупных и средних реках найдена сходная фауна поденок и ручейников. Крупные равнинные реки имеют довольно сходную фауну (индекс Серенсена колеблется от 0,52 до 0,58), только между Обью и Иртышом сходство небольшое (0,44). Если сравнивать реки по размерам, то индекс видового сходства высок между крупными и средними реками (0,64) и очень низок между ними и малыми реками (0,25–0,26). Изучение биоразнообразия рек в широтном аспекте, проведенное на двух крупных реках (Обь и Таз), на протяжении около 1000 км текущих с юга на север, показало отсутствие существенных изменений в фауне рек, а также в количественном развитии зооперифитона. Это, вероятно, связано с отопляющим эффектом крупных рек, текущих с юга на север, достаточно высокая температура воды не лимитирует развитие основных объектов питания беспозвоночных — водорослей, по уровню развития которых Нижнюю Обь у г. Салехарда можно отнести к мезотрофному типу [Семенова и др., 1989].

Фауна проток, основным фактором в которых, как и в реках, является течение, имеет большое сходство с крупными (0,63) и средними (0,6) реками, низкое — с малыми (0,25). С любимыми озерами коэффициент видового сходства по Серенсену не превышал 0,4. Эта закономерность прослеживается и на примере отдельных бассейнов. Так, коэффициент сходства между протоками р. Таз и самой рекой составлял 0,72, а между ними и озерами — всего 0,4. В протоках сформировался сходный с реками комплекс видов ручейников, поденок и хирономид при различных наборах доминантов, связанных с разной трофностью водоемов.

Среди озер наибольшее видовое разнообразие отмечено у малых — 95, меньше у средних — 56 видов. Для обеих групп озер характерно более высокое разнообразие подсемейства Chironominae по сравнению с Orthoclaadiinae. На малых озерах больше разнообразие всех насекомых — жуков, поденок, ручейников, хирономид; выявлена богатая фауна моллюсков (8 видов), пиявок (4), мшанок (5), только здесь найдены турбеллярии и водяной паук. Коэффициент сходства (по Серенсену) между средними и малыми озерами составил 0,49. Поскольку малые озера, на которых проводились исследования, разбросаны на большой территории (от зоны подтайги до северной тайги) был рассчитан индекс сходства между северными и южными озерами (разделение по Н.А. Шполянской и А.Г. Графову [1976]), который свидетельствует о невысоком сходстве беспозвоночных перифитона (0,51) с юга до севера. Различия южных и северных озер заключаются в изменении соотношения количества видов хирономин и ортокладиин. На севере ортокладиины представлены большим количеством видов (10), чем на южных (5), а видов хирономин меньше на севере (17), чем на юге (22).

Сор является мелководным временным водоемом. Для фауны перифитали характерно низкое число видов (20), насекомые представлены в основном хирономидами, кроме них найдены молодые особи брюхоногих моллюсков, наидиды, нематоды и ракушковые рачки. Видовой состав хирономид сора и Ендырской протоки, к которой сор относится, очень сходен (индекс по Серенсену 0,65), с остальными водоемами индекс сходства имел низкие значения, даже с рядом расположенным озером значения индекса составили 0,47.

Невысокое видовое разнообразие наблюдается в прудах и водоеме-охладителе Сургутской ГРЭС, на момент исследования существовавшего очень непродолжительный период. Показатели индекса видового сходства этих водоемов с другими имели низкие значения.

Особенностью водоема-охладителя тюменской ТЭЦ-1, существующей полвека, является не только высокое таксономическое богатство, но и присутствие 4 видов-вселенцев, 2 вида имеют высокую плотность и входят в доминирующий комплекс зооперифитона водоема.

Полученные результаты далеки от полного описания биоразнообразия зооперифитона Западной Сибири. Дальнейшие исследования и идентификация до вида ряда групп, безусловно, значительно расширят список беспозвоночных, обитающих в перифитали. Анализ собственных и литературных данных [Иоффе, 1947; Юхнева, 1971; Рузанова, 1978; Шубина, 1986; Кузикова, Бусленко, 1989; Шаропова, 1989, 1995; Кузикова, 1995; Бусленко, Шаропова, 1995] по составу и развитию зообентоса и зооперифитона в Западной Сибири позволил беспозвоночных, найденных в обрастаниях, разделить на несколько групп:

1. Характерные для перифитона, широко распространенные — губки, гидры, мшанки — *Paludicella articulata*, *Cristatella mucedo*, моллюски — *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea*, *Anisus*, личинки ручейников — *Neureclipsis bimaculata*, *Hydropsyche*, *Brachycentrus subnubilus* и др.

2. Характерные для перифитона, но имеющие локальные ареалы или низкую численность: гидроид *Cordilophora caspia*, мшанки — *Plumatella fruticosa*, *P. casmiana*, моллюски — *Ferrissia wautieri*, *Costatella (Physella) integra*, *Borysthenia alligans*, поденки — *Arthroplea congener*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Ephemerella mucronata*, *Siphonurus linneanus*, *S. aestivalis*, ручейники — *Rhyacophila nubila*, *Psychomyia pusilla*, *Plectrocnemia conspersa*, *Athripsodes bilineatus*, *A. excisus*, *Oecetis furva*, *Apatania zonella*, *A. crymophila*, комары-звонцы — *Stenochironomus gibbus*, *Demeijerea rufipes*, *Syndiamesa monstrata*, *Symposiocladius lignicola*, *Paraphaenocladius*, *Synorthocladius semivirens*, *Brillia modesta*, *Parasmittia carinata*, *Coelotanypus*, *Monopelopia* и др.

3. Случайные, характерные для бентоса, в перифитоне найдены на субстратах, расположенных вблизи дна и имеющих сильное заиление: *Chironomus*, *Procladius*, *Stictochironomus*, *Cryptochironomus*, *Cladopelma*, *Tubificidae*, *Shaeriidae*.

4. Встречающиеся как в бентосе, планктоне, так и в перифитоне — эвритопы: личинки *Ceratopogonidae*, хирономид *Polypedilum*, *Pentapedilum*, *P. psilopterus*, *C. gr. silvestris* и др., *Ostracoda*, ветвистосусые и веслоногие рачки — *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus* и др.

Из видов-вселенцев, распространенных в водоемах Европы, впервые отмечено в Сибири появление гидроида *Cordilophora caspia*,

моллюсков *Costatella (Physella) integra*, *Borysthenia naticina* и *Ferrissia wautieri*, ракушкового рачка рода *Stenocypris*. Распространение все-ленцев локальное, ни один вид не распространен широко.

Отличие фауны перифитали исследованных водоемов Западной Сибири от ранее изученных в европейской части заключается в отсутствии дрейссены, корофиид и мизид; малого разнообразия и роли в сообществах брюхоногих и двустворчатых моллюсков, ракообразных; высокого разнообразия амфибиотических насекомых.

ЗООЦЕНОЗЫ ПЕРИФИТОНА ВОДОЕМОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

4.1. ТИПИЗАЦИЯ И СООТНОШЕНИЕ СООБЩЕСТВ ЗООПЕРИФИТОНА В ВОДОЕМАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА

Изучение биоразнообразия гидроекосистем включает исследование разного уровня — от популяционного до ценотического. На водоемах Западной Сибири изучалось видовое и ценотическое разнообразие зооперифитона. Положение о существовании у сообщества определенной структуры, характерной для каждого конкретного ценоза, позволяет предположить наличие связи между структурно-функциональными показателями. Ранее была показана подобная связь показателей сообществ зообентоса, зоопланктона, зооперифитона, фитопланктона и фитоперифитона с различными абиотическими и биотическими факторами [Алимов, 2001; Протасов, 2002]. Выделение сообщества по доминирующему виду (таксону) сопровождается использованием шкал доминирования. Наиболее удобной представляется шкала для биомасс, предложенная А.А. Бакановым [1987]: более 50 % — абсолютный доминант, от 22 до 50 — доминант, от 6 до 22 % — субдоминант.

За период исследований 1988–2005 гг. в реках, озерах, протоках, прудах и водоемах-охладителях выделено (по доминирующему по биомассе виду) 211 сообществ зооперифитона. При анализе сообществ учитывали ряд показателей: доля доминанта по биомассе (более или менее 50 %), суммарная численность, биомасса, потребление кислорода, индексы Шеннона, рассчитанные по численности, биомассе и потреблению кислорода, количество таксонов, выровненность. Все доминанты объединены в 12 групп: губки, гидры, наидиды, пиявки, мшанки, гастроподы, личинки поденок, ручейников, хирономид, мошек, стрекоз. Количественно в зооперифитоне преобладают хирономидоценозы (26 % всех сообществ), на втором месте находятся трихoptероценозы (22 %), сообщества с доминированием моллюсков, мшанок и личинок мошек составили 9–10 % от всех сообществ, губок и наидид — 5–6 % и наиболее малочисленными были сообщества стрекоз, поденок, кладоцер, гидр и пиявок — 2–3 %. Для зооперифитона Западной Сибири характерно преобладание сообществ с доминированием амфибиотических насекомых — 62 % всех зооценозов, даже в качестве субдоминантов наиболее часто встречаются хирономиды (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Показатели сообществ зооперифитона Западной Сибири

Доминанты	Основные субдоминанты	N, экз./м ² (21 324)	R, мг О ₂ /м ² · ч (3,42)	B, г/м ² (5,75)	Sp (17)	HN, битг/экз. (2,46)	Тип водоема, в котором отметили	
							сообщество	максимальную биомассу сообщество
Хирономиды	Хирономиды, наидилы, ручейники	396–113 273 (21 324)	(3,42)	0,15–58,87 (5,75)	7–42 (17)	0,97–3,24 (2,46)	Река, протока, озеро, временные водоемы	Река
Ручейники	Ручейники, хирономиды, наидилы, мошки	443–173 939 (35 531)	(13,85)	0,96–99,8 (21,32)	6–40 (21)	1,74–3,85 (2,73)	Река, протока, озеро, водоем-охладитель	»
Моллюски	Моллюски, пиявки, ручейники	347–99 615 (21 612)	(12,24)	2,2–123,36 (29,1)	5–38 (16)	0,97–3,33 (2,47)	Река, озеро, водоем-охладитель	»
Мошки	Хирономиды, ручейники	3764–148 761 (42 008)	(19,44)	0,94–117,05 (27,79)	10–26 (17)	0,29–3,23 (2,17)	Река, протока	»
Мшанки	Хирономиды, наидилы	280–112 167 (27 449)	(41,48)	0,09–1068,08 (114,96)	3–24 (15)	1,4–3,37 (2,41)	Река, озеро, протока, водоем-охладитель	»
Губки	Хирономиды	6020–67 674 (29 377)	(147,84)	11,6–3180,68 (657,92)	11–40 (23)	1,91–3,74 (2,93)	Река, озеро	»
Наидилы	Хирономиды	149–75 500 (24 643)	(2,8)	0,03–4,18 (2,23)	2–22 (10)	0,92–2,08 (1,43)	Река, озеро, протока, водоем-охладитель	Протока
Кладоцеры	Наидилы, хирономиды	4550–27 465 (22 822)	(4,46)	0,51–11,99 (5,02)	7–14 (11)	0,55–2,22 (1,6)	Река, озеро	Река
Поленки	Поленки	595–24 262 (11 016)	(5,9)	1,94–38,01 (13,25)	4–26 (14)	1,57–3,4 (2,56)	»	»
Стрекозы	Хирономиды, пиявки, моллюски	4375–53 905 (19 042)	(10,6)	2,1–71,99 (33,93)	4–32 (18)	1,26–4,2 (2,38)	Река, озеро, водоем-охладитель	»
Пиявки	Ручейники, наидилы,	8042–40 890 (19 441)	(6,52)	3,45–13,37 (8,16)	8–22 (15)	2,03–2,68 (2,26)	Река, озеро, протока	»
Гидры	Хирономиды	2434–41 028 (20 471)	(1,48)	0,56–4,17 (2,52)	4–13 (9)	1,85–2,32 (2,16)	Река	»

Состав доминантов включает 65 видов и таксонов более высокого ранга. Доминанты представлены наидидами, мошками, гидрами, губками — *Spongilla lacustris*, *Ephydatia mulleri* и *Ephydatia fluviatilis*; пиявками — *Glossiphonia complanata*, *Herpobdella octoculata* и *Protoclepsis tessulata*; моллюсками — *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea ovata*, *L. lagotis*, *L. glutinosa*, *L. palustris*, *Choanomphalus rossmaesleri*, *Anisus acronicus*, *A. laevis*; рачками — *Sida crystallina*, *Chydorus shaericus* и *Polyphemus pediculus*; мшанками — *Plumatella fungosa*, *P. casmiana*, *P. repens*, *P. corraloides*, *Paludicella articulata*, *Fredericella sultana*, *Hyalinella punctata*; личинками поденок — *Heptagenia flava*, *H. coeruleans*, *Arthroplea congener*; ручейников — *Hydropsyche ornatula*, *H. angustipennis*, *Neureclipsis bimaculata*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Brachycentrus subnubilus*, *Athripsodes annulicornis*, *Limnephilus borealis*, *L. decipiens*, *L. bipunctatus*, *L. nigriceps*, *L. flavicornis*, *Anabolia soror*, *Halesus tessellatus*, *Psychomyia pusilla*; стрекоз — *Calopteryx splendens*, *Aeshna viridis*, *Erytromma numerale*, *Sympecma paedisca*; хирономид — *Chironomus piger*, *Glyptotendipes glaucus*, *G. paripes*, *Endochironomus tendens*, *E. impar*, *E. albipennis*, *Dicrotendipes nervosus*, *Paratanytarsus siderophila*, *Polypedium bicrenatum*, *P. convictum*, *Eukiefferiella longicalcar*, *E. tchernovskii*, *Psectrocladius psilopterus*, *Cricotopus algarum*, *C. gr. silvestris*, *Thienemanniella clavicornis*, *Brillia longifurca*. Кроме этих таксонов только в качестве субдоминантов в состав доминирующего комплекса входили пиявки — *Helobdella stagnalis*, *Hemiclepsis marginata*, водные клещи, моллюски — *Euglesa*, *Sphaerium*, *Physa phontinalis*, *Siberenauta*, *Choanomphalus riparius*, *Planorbis planorbis*, *Lymnaea peregra*, *Ferrissia wautieri*, ракушковый рачок *Stenocypris*, бокоплав *Gammarus lacustris*, веснянка *Isoperla grammatica*, поденки — *Cloen simile*, *Caenis horaria*, *Baetis vernus*, *Paraleptophlebia cincta*, ручейник *Mystacides sibirica*, стрекоза *Ischnura elegans*, хирономиды — *Rheotanytarsus*, *Pentapedilum exectum*, *P. sordens*, *Diplocladius cultiger*, *Psectrocladius psilopterus*, *Orthocladius olivaceus*, *O. saxicola*, *Synorthocladius semivirens*, *Corynoneura celeripes*.

Преобладающее число зооценозов и их максимальное разнообразие отмечено в реках (60 % общей численности сообществ), здесь найдены все группы. В реках наиболее часто встречаются трихоптероценозы (30 % всех реофильных сообществ беспозвоночных перифитона), несколько меньше найдено хирономидоценозов (22 %), ценозы с доминированием моллюсков, губок, мшанок и личинок мошек составляют от 6 до 8 %, остальные группы — 2–4 % и большой роли в реках не играют (рис. 4.1). Соотношение сообществ зооперифитона в крупных и малых реках имеет значительные различия. Так, в крупных реках найдено 55 % всех реофильных сообществ ручейников, а в малых их доля высока (42 %) только для зон подтайги и юж-

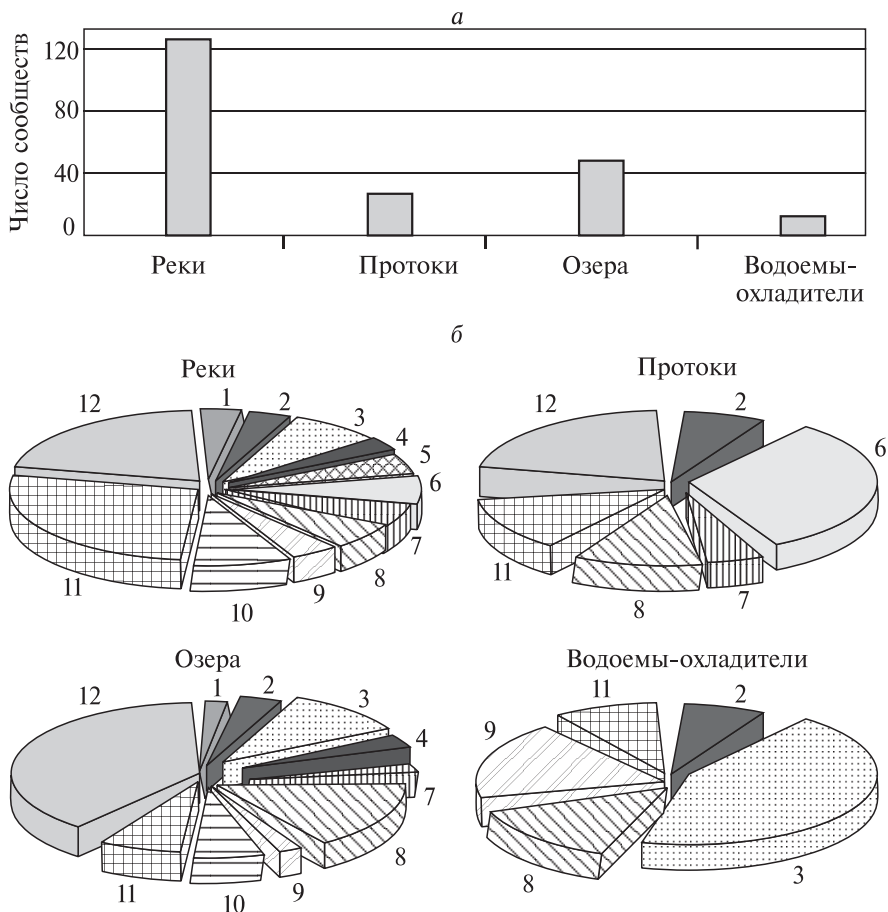


Рис. 4.1. Число (*a*) и соотношение (*б*) сообществ зооперифитона в водоемах различного типа.

Доминанты: 1 — поденки, 2 — наидиды, 3 — моллюски, 4 — клadoцеры, 5 — гидры, 6 — мошки, 7 — пиявки, 8 — мшанки, 9 — стрекозы, 10 — губки, 11 — ручейники, 12 — хирономиды.

ной тайги (рис. 4.2). Губки также предпочитают малые реки южных районов, в них найдено 67 % всех речных ценозов губок. Наибольшее число сообществ хирономид отмечено в крупных реках, а из малых рек — на северных территориях (северная тайга и тундра), только здесь обнаружены сообщества гидр и клadoцер.

Озера находятся на втором месте после рек по количеству сообществ зооперифитона (см. рис. 4.1). Найденные здесь сообщества от-

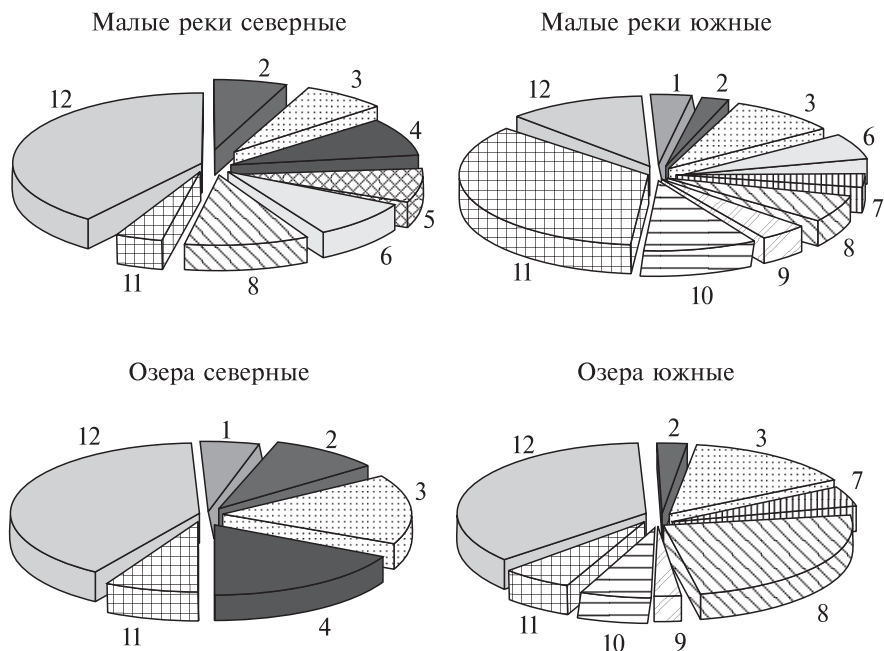


Рис. 4.2. Соотношение сообществ зооперифитона в южных и северных малых реках и озерах.

Доминанты: 1 — поденки, 2 — наидиды, 3 — моллюски, 4 — клadoцеры, 5 — гидры, 6 — мошки, 7 — пиявки, 8 — мшанки, 9 — стрекозы, 10 — губки, 11 — ручейники, 12 — хирономиды.

носятся к 10 типам, преобладают хирономидные ценозы (34 %), на втором месте по количеству находятся мшаночные (19 %), на третьем — сообщества с доминированием моллюсков (13 %), остальные большей роли не играют. Как и в малых реках, зооценозы перифитона северных и южных озер имеют отличия. Только в северных озерах найдены сообщества клadoцер и поденок, только в южных — губок, пиявок, мшанок и стрекоз (см. рис. 4.2).

В протоках найдены сообщества 6 типов (см. рис. 4.1), наиболее многочисленны ценозы личинок хирономид и мошек (по 32 %), меньше выявлено сообществ мшанок и ручейников (по 12 %), редко доминировали наидиды и пиявки. Можно отметить невысокое цено- тическое разнообразие протоков и преобладание в качестве доминан- тов группы фильтраторов. Невысокое цено- тическое разнообразие отмечено и для водоемов-охладителей, особенностью этого типа водоемов является отсутствие хирономидоценозов и преобладание со-

обществ с доминированием первичноводных (73 % всех сообществ) над вторичноводными (27 %), а также большое количество ценозов с доминированием моллюсков (45 %). Самое низкое ценотическое разнообразие отмечено во временных водоемах, существующих от 1,5 до 3 мес (пруды Абалакского рыбопроизводного завода и сор на Ендырской протоке), здесь были найдены только хирономидные сообщества.

4.2. ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВ ЗООПЕРИФИТОНА

Принимая как рабочую гипотезу положение о существовании у каждого типа ценоза своей структуры и характера связи, обусловленных особенностями влияния доминанта, рассмотрим характеристики каждого типа сообщества.

Сообщества с преобладанием *хирономид* распространены наиболее широко (26 % всех зооценозов), большое значение они имеют во временных водоемах, озерах, реках и протоках. Личинки хирономид — свободноживущие беспозвоночные, не имеющие специальных морфоструктур для прикрепления, большинство личинок, обитающих в обрастаниях, строят различные домики и мины [Шилова, 1976]. Так, скопления домиков реофильных личинок *Rheotanytarsus* сохраняются и после вылета куколок, что, безусловно, влияет на пространство среды обитания других беспозвоночных. В текущих водах чаще всего в доминирующем комплексе встречаются виды *Cricotopus algarum*, *Eukiefferiella longicalcar* и *Dicotendipes nervosus*, в 69 % сообществ лентических водоемов — *Glyptotendipes glaucus*. Виды, входящие в доминирующий комплекс, составляют около 10 % всего состава хирономид зооперифитона Западной Сибири. Субдоминантами в ценозах хирономид наиболее часто выступают малощетинковые черви (в 22 % хирономидоценозов), личинки ручейников (13 %), гидры (7 %), редко — мшанки, пиявки, моллюски, низшие раки, личинки мошек и поденок. Высокая степень доминирования отмечена в 35 % сообществ хирономид. Корреляционный анализ не показал различий в характере связи между основными показателями у сообществ с высокой степенью доминирования (более 50 %) и меньшей. Для хирономидоценозов отмечена высокая положительная корреляция между численностью, биомассой и потреблением кислорода, на среднем уровне — между количеством таксонов, биомассой и потреблением кислорода, а также индексами Шеннона, рассчитанными по численности, биомассе и потреблению кислорода.

Личинки *ручейников* доминируют в 22 % зооценозов. В половине всех трихоптероценозов доминант абсолютен (биомасса составляет

более 50 % общей). Для этого типа сообществ отмечены высокие значения плотности организмов, числа таксонов (в среднем — 21) и индекса Шеннона (см. табл. 4.1). В зооперифитоне водоемов Западной Сибири найдено 47 видов ручейников, в доминирующий комплекс входит 14. Наиболее часто в качестве субдоминантов выступают ручейники других видов (33 %), хирономиды (30 %), наидиды (15 %), мошки (11 %), реже — моллюски, пиявки, бокоплавцы, поденки, губки и мшанки. Наибольшее значение личинки ручейников имеют в реках, в них 38 % всех сообществ составляют трихoptероценозы, значительно меньше их в озерах, протоках и водоемах-охладителях. В крупных реках преобладают личинки *Neureclipsis bimaculata*, *Hydropsyche ornatula* и *Brachycentrus subnubilus*, в уральских притоках Оби их сменяет комплекс *Hydropsyche nevae*, *Arctopsyche ladogensis* и *Brachycentrus subnubilus*; в малых реках юга — *Hydropsyche angustipennis*, *Neureclipsis bimaculata*; в озерах — представители рода *Limnophilus*.

Консортивные связи наиболее выражены в перифитоне, для пресных вод они рассматривались на примере ценозов дрейссены, мшанок и губок [Харченко, Протасов, 1982; Протасов, 1985, 2006; Харченко и др., 1989]. Одним из сообществ с центральным видом-эдификатором являются трихoptероценозы, основная роль личинок ручейников заключается в создании домиков, которые изменяют пространство субстрата и увеличивают скорость колонизации [Diamond, 1986].

Анализ корреляционных связей выделенных структурных параметров трихoptероценозов (численность, биомасса, потребление кислорода, индекс Шеннона, выравненность, таксономическое богатство) показал наличие очень слабой и слабой положительной достоверной связи между количеством таксонов и индексом Шеннона, а также с общей численностью, биомассой, потреблением кислорода и выравненностью по численности.

При разбивке ценозов на две группы: с абсолютным доминантом, составляющим более 50 % биомассы, и с доминантом, доля которого менее 50 % общей биомассы, корреляционные связи имеют различный характер. В первом варианте, в большинстве случаев связанном с массовым заселением субстрата личинками, количество таксонов имеет слабую положительную корреляцию с индексом Шеннона (0,45), численностью (0,45), средней — с биомассой (0,82) и потреблением кислорода (0,77) (рис. 4.3). Во втором варианте количество таксонов в сообществе не имеет достоверной корреляции ни с одним из рассматриваемых показателей, а значения индекса Шеннона коррелируют только

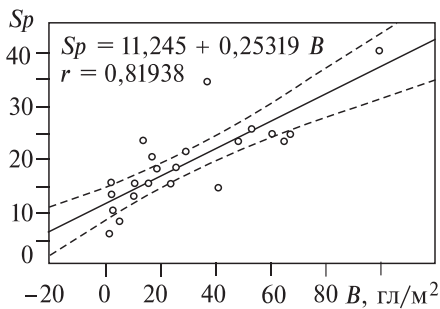


Рис. 4.3. Зависимость числа таксонов (Sp) от биомассы (B , г/м²) в трихoptероценозах с абсолютным доминантом.

с выравненностью. В сообществе с абсолютным доминантом отмечена большая биомасса (в 3,8 раза) и плотность беспозвоночных (в 1,7 раза).

Анализ данных показал, что зооценозы, в которых личинки ручейников являются абсолютными доминантами по биомассе, имеют характер консорций с доминантом-эдификатором, реально влияющим на плотность и разнообразие ценоза. Такое сообщество в биоценологическом МР-градиенте [Протасов, 1985] относится к М-полюсу. Трихoptероценозы со слабым доминированием не образуют консорции и более близки по своим характеристикам к Р-полюсу.

Сообщества с доминированием *моллюсков* наиболее часто встречались в реках (48 %), реже — в озерах и водоеме-охладителе, отсутствовал этот тип зооценозов во временных водоемах и протоках. Высокая степень доминирования отмечена в 71 % ценозов. В 62 % сообществ доминируют виды рода *Lymnaea*, в 24 % — *Bithynia tentaculata*. В качестве субдоминантов наиболее часто выступает другой вид моллюска (38 % сообществ) либо пиявки и личинки ручейников (в 19 %), реже — хирономиды, мшанки и стрекозы.

Сообщества личинок *мошек* выявлены в реках и протоках. Это типично реофильные беспозвоночные, пассивные фильтраторы, имеющие специальные морфоструктуры для прикрепления к субстратам, наиболее часто и обильно развиваются в протоках. Максимальные показатели численности и биомассы сообществ мошек отмечены в устьевом участке р. Бабарынка. Поскольку на этой реке создан каскад прудов, то ее нижнее течение представляет собой протоку, соединяющую пруд с р. Тура, притоком которой является Бабарынка. В 74 % сообществ мошек отмечен абсолютный доминант. Очень высокая плотность и биомасса этих беспозвоночных вызывает снижение количества таксонов в сообществе. Так, в мошечных сообществах проток бассейна р. Таз (Толькель-Тэма и Кедровая) при высокой плотности и биомассе в зооценозах (суммарная численность — 116 023–120 871 экз./м², биомасса — 87,8–96,8 г/м²) доля мошек составила 87,8–96,8 % численности и 77,6–86,6 % биомассы, отмечена низкая выравненность — 0,13, индекс Шеннона также имеет

минимальные значения (0,29–0,85 бит/экз.), что и определяет в целом для сообществ достоверную отрицательную корреляцию между индексом Шеннона и численностью (–0,48), биомассой (–0,58), потреблением кислорода (–0,67).

Колониальные беспозвоночные создают максимальные биомассы в водоемах (см. табл. 4.1), к ним относятся мшанки и губки. Сообщества *мшанок* встречаются в реках, озерах, протоках и водоеме-охладителе — от озер и рек лесостепной зоны до водоемов южных тундр. В качестве доминанта наиболее часто выступают *Plumatella emarginata* и *Hyalinella punctata*, из субдоминантов — личинки хирономид (59 %), наидиды (32 %), редко — ветвистоусые рачки, моллюски и пиявки. В 77 % ценозов мшанок отмечен абсолютный доминант, для таких сообществ выявлена достоверная положительная связь между суммарной численностью и биомассой (коэффициент корреляции 0,49), потреблением кислорода (0,69). Индекс Шеннона имеет положительную связь с количеством таксонов (0,71) и отрицательную — с выравненностью по биомассе (–0,62).

Сообщества с доминированием *губок* найдены в малых и средних реках (69 %), озерах (31 %), большей частью в старицах, лесостепной и южно-таежной зоны. Наиболее часто доминирует *Spongilla lacustris*, реже — *Ephydatia fluviatilis* и *Ephydatia mulleri*. Во всех спонгиоценозах отмечен абсолютный доминант (доля губок составляла 67–99 % биомассы), субдоминантами наиболее часто были личинки хирономид (46 %), реже — бокоплав, пиявки и мшанки. В сообществах губок отмечены высокие значения индекса Шеннона и количество таксонов (в среднем 23). Индекс Шеннона имеет положительную корреляцию с количеством таксонов (0,87) и с выравненностью по численности (0,81).

В 60 % сообществ *наидид* отмечена невысокая степень доминирования по биомассе (23,7–47,0 %). Для ценоза наидид отмечены низкие показатели биомассы, потребления кислорода, индекса Шеннона, а также небольшое количество таксонов. Большинство сообществ наидид встречается в экстремальных условиях, треть их найдена в загрязненных водоемах, а 40 % — в водотоках, расположенных за Полярным кругом.

Наиболее редки сообщества, в которых доминируют кладоцеры, поденки, наидиды, гидры, пиявки и стрекозы. Сообщества с доминированием *ветвистоусых рачков* найдены только в реках и озерах субарктических и арктических районов. В 60 % кладоцерных сообществ доминирует *Sida crystallina*, реже — *Chydorus shaericus* и *Polyphemus pediculus*. В 80 % этого типа отмечен абсолютный доми-

нант. В качестве субдоминантов чаще всего выступают хириномиды и наидиды, редко — гидры и мшанки. Для этого типа сообществ характерны низкие значения индекса Шеннона, в него входит небольшое количество таксонов.

Сообщества с доминированием *поденок* чаще всего встречаются в реках (83 %), во всех речных ценозах в качестве доминанта выступают представители рода *Heptagenia*. В основном субдоминантами являются другие виды поденок, редко — бокоплавы, хириномиды и пиявки. Высокая степень доминирования отмечена в 67 % сообществ. Для этого типа сообществ характерны невысокие показатели плотности.

Хищники редко выступают в качестве доминантов, сообщества, в которых преобладают пиявки, личинки стрекоз и гидры — самые малочисленные.

Личинки *стрекоз* — бродячие хищники, основной объект питания — водные беспозвоночные. При изучении зооперифитона выделено 6 сообществ, в которых по биомассе доминируют личинки стрекоз (молодь *Aeschna*, *Aeschna viridis*, *Calopteryx splendens*, *Erythromma numerales*, *Sympetma pedisca*). Все ценозы стрекоз можно по степени влияния пресса хищников разделить на две группы. В первой влияние личинок стрекоз еще слабое, а характеристики качественного и количественного развития не отличаются от средних по биотопу: плотность остается высокой — 20 649–53 905 экз./м², биомасса — от 8,76 до 71,99 г/м², число таксонов — 15–32, индекс Шеннона — 2,0–4,2 бит./экз.

Ко второй группе относятся ценозы в которых пресс хищных личинок вызвал значительные изменения характеристик зооперифитона. Так, в р. Бешкилька на субстратах с доминированием *Aeschna viridis* по сравнению со средними данными зооперифитона таксономический состав уменьшился в 1,7, а суммарная плотность — в 2,9 раза. В наибольшей степени снизилась плотность олигохет — в 3,5, хириномид — в 2,5 и нематод — в 11,6 раза. В водоеме-охладителе тюменской ТЭЦ-1 в сообществе с доминантом по биомассе *Erythromma numerales* и субдоминантом *Enallagma cyathigerum* отмечено снижение плотности в 2,4 раза по сравнению со средними данными по этому биотопу. Наблюдается значительное снижение численности кладоцер — в 8,7, наидид — в 1,7 раза, личинки хириномид в одонатоценозе отсутствовали, хотя на остальных субстратах они были одной из основных по численности групп. Наиболее сильное воздействие личинок стрекоз отмечено в старице без названия (бассейн р. Тура), при доминировании молодых личинок *Aeschna*. В пробах зооперифитона

без стрекоз таксономический состав включал от 18 до 25 видов, в присутствии личинок стрекоз — 4. В одонатоценозе отмечено снижение численности — в 5,5, биомассы — в 53,6, значений индекса Шеннона — в 2,4 раза. Наиболее сильному прессу подверглись кладоцеры, которые присутствовали на всех субстратах, где не было личинок стрекоз, с высокой плотностью — от 690 до 11 985 экз./м². Снизилась также плотность олигохет — в 7,7 и хирономид — в 3,4 раза.

Пресс личинок стрекоз в первую очередь влияет на плотность беспозвоночных перифитона, она снижается до 4375 — 6984 экз./м². В большей степени затрагиваются массовые таксоны, составляющие основу численности, — олигохеты, ветвистоусые рачки и личинки хирономид. Не изменяется плотность пиявок и остракод. Отмечено значительное снижение таксономического состава. В дальнейшем пресс хищников вызывает уменьшение биомассы, а также упрощение структуры сообщества, что отражается в низких показателях индекса Шеннона (1,3–1,4 бит/экз.).

Из 5 найденных сообществ с доминированием *пиявок* в реках встречено 3, в озерах — 2. В 60 % сообществ отмечен абсолютный доминант, в качестве субдоминантов были ручейники, наидиды, хирономиды и мошки. Этот тип сообщества, по-видимому, является временным, пиявки — бродячие хищники, а характеристики сообщества зависят от того, насколько оно разрушено под прессом пиявок.

Только в северных реках найдено сообщество с доминированием гидр. Это единственный тип сообщества, в котором доля доминанта всегда была ниже 50 % биомассы (27,6–45,4 %). В качестве субдоминантов выступали личинки хирономид, ручейников, мошки и наидиды. Для сообщества характерны невысокие значения плотности, биомассы, индекса Шеннона (см. табл. 4.1), небольшое число таксонов, но высокая выравненность по численности (в среднем 0,65), биомассе (0,79) и потреблению кислорода (0,85).

Максимальные показатели биомассы для всех сообществ отмечены в водотоках, большинство — в реках и только мошки и наидиды — в протоках (см. табл. 4.1). Рассматривая все сообщества зооперифитона, можно отметить высокую степень доминирования — около 70 % всех сообществ имеют абсолютного доминанта по биомассе. Степень доминирования и структура в сообществах разных групп характеризуются рядом особенностей. Выравненность высока в сообществах со слабо выраженным доминантом. Так, в хирономидоценозах абсолютный доминант отмечен всего в 37 % сообществ, в среднем высокие значения выравненности были как по численности

(0,85), так и по биомассе (0,8), также и в ценозах гидр, при низкой степени доминирования средние значения выравненности составили соответственно 0,65 и 0,79. Сходны с ними сообщества наидид и кладоцер, у которых доминант из-за мелких размеров имеет высокую плотность и небольшую биомассу, что и определяет выравненность по биомассе (0,55–0,68) выше, чем по численности (0,3–0,45).

У крупных колониальных форм (мшанки, губки), групп с крупными размерами тела (моллюски, личинки поденок, стрекоз), а также крупных и образующих скопления на субстратах (личинки ручейников, мошек) высока доля сообществ с высоким уровнем доминирования по биомассе (50–100 % ценозов). Это и определило в среднем достаточно высокую выравненность в сообществах по численности (0,51–0,63) и низкую — по биомассе (0,18–0,5).

Если рассматривать все сообщества зооперифитона, то можно отметить положительную корреляционную связь на высоком уровне — между биомассой и потреблением кислорода — 0,97, индексом Шеннона по биомассе и по потреблению кислорода — 0,93 и на среднем уровне — между индексом Шеннона и числом таксонов (0,54) и выравненностью по численности (0,7) (рис. 4.4), между остальными показателями она очень слабая и слабая. Причины видны, если рассмотреть связи между характеристиками отдельных зооценозов. Рассматриваются только зооценозы, число которых

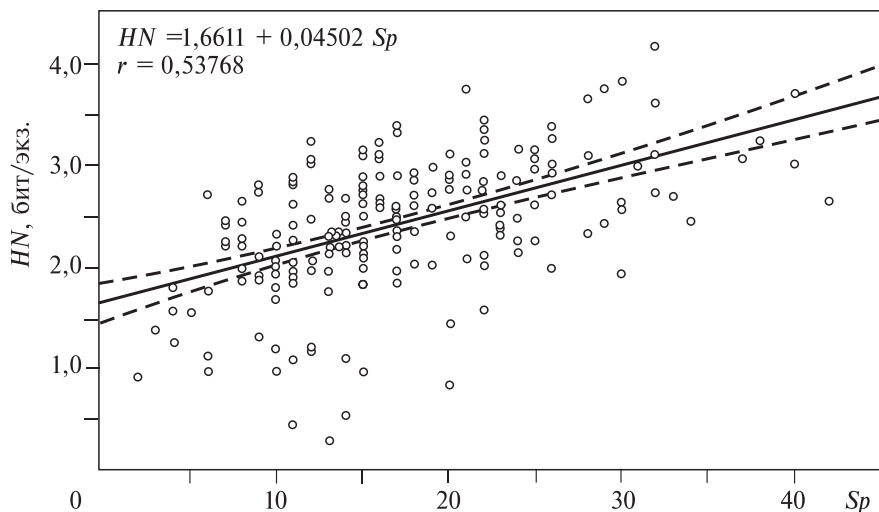


Рис. 4.4. Зависимость индекса Шеннона от числа таксонов в зооперифитоне водоемов Западной Сибири (при $P > 0,05$).

внутри типа превышает 10 (доминанты — хирономиды, ручейники, моллюски, мошки, мшанки, губки, наидиды).

Численность почти всех сообществ (кроме губок) имеет положительную корреляцию с биомассой (0,49–0,97). Отрицательная корреляция (кроме ценозов губок и наидид) наблюдается между плотностью и выравненностью по численности (–0,4–0,72) и обусловлена тем, что высокую численность определяет массовое развитие немногих видов. У всех типов сообществ отмечена положительная связь между биомассой и потреблением кислорода (0,46–0,98). Таковы основные параметры, связь между которыми прослеживается у большинства типов сообществ.

В ряде случаев связь может носить разнонаправленный характер либо присутствовать у немногих сообществ. Так, только в ценозах хирономид и ручейников отмечена положительная связь между числом таксонов и численностью (0,43–0,45), биомассой (0,57–0,87). Связь между биомассой и индексом Шеннона у сообществ ручейников — типичных эдификаторов — с развитыми консортивными связями положительная (0,43), а для сообществ мошек, которые относятся в биоценотическом МР-градиенте к Р-полюсу, — отрицательная (–0,58). Это определяется тем, что высокая плотность и биомасса ручейников создает дополнительные ресурсы для расширения ниш других беспозвоночных, что приводит к увеличению таксономического богатства, а у мошек в подобной ситуации возникает жесткая конкуренция, приводящая к выпадению из ценоза ряда видов или исчезновению всех беспозвоночных, кроме мошек. Подобную ситуацию рассматривал в своей работе А.А. Протасов [2002] и выдвинул гипотезу двух путей реализации правила максимального давления жизни: давление видового живого вещества и индивидуального живого вещества.

Из всех доминантов наибольшее значение в водоемах Западной Сибири имеют личинки хирономид, ручейников и мошек, сообщества которых наиболее часто встречаются от лесостепной до южно-тундровой зоны. Низкая степень конкурентоспособности характерна для кладоцер, наидид, гидр, ценозы которых появляются при снижении пресса конкурентов — в экстремальных условиях Севера либо при антропогенном загрязнении.

СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ЗООПЕРИФИТОНА

Процесс формирования сообществ зооперифитона делится, как правило, на два основных этапа: первый — формирование качественного состава и интенсивная колонизация субстратов, второй — количественные изменения при более стабильном качественном составе [Ивлев, 1930; Дуплаков, 1933; Протасов, 1994]. Однако в различных водоемах и условиях сукцессионный процесс имеет свои особенности. Существует достаточно обширная литература, которая описывает сукцессионные процессы в сообществах, формирующихся на твердых субстратах [Дуплаков, 1933; Мессинева, Успенская, 1961; Протасов, 1994; Раилкин, 1998б]. Отмечается, что в начальной стадии заселение происходит за счет микроорганизмов (бактерии → водоросли → инфузории) и вслед за ними на субстратах оседают мезо- и макробеспозвоночные. Эта схема наиболее характерна при преобладании беспозвоночных — собирателей и соскребывателей, которые наиболее часто встречаются в реках с быстрым течением. Но она часто нарушается в водоемах с обильным развитием фито- и бактериопланктона, где заселение идет параллельно, а осевшие крупные организмы питаются фильтрационным путем, извлекая пищу из толщи воды.

Скорость заселения экспериментальных субстратов (ЭС) и формирование сообществ беспозвоночных перифитона изучали в весенне-летний период (июнь — июль) на водоемах различного типа: реке, протоке, прудах, водоеме-охладителе. Использование ЭС показало, что для начальной стадии колонизации характерны сообщества, которые можно назвать пионерными, или ювенильными. При быстром нарастании видового богатства по численности и часто по биомассе преобладают подвижные полициклические, с коротким периодом развития личинки хирономид и малощетинковые черви семейства Naididae, а также молодые стадии перифитонных организмов, находящиеся в периоде активного расселения — то, что относят к “поведенческому дрейфу” [Богатов, 1988] в текущих водах. На формирование сообщества начальной стадии сукцессии влияет и сезонная динамика численности организмов, связанная с периодом раз-

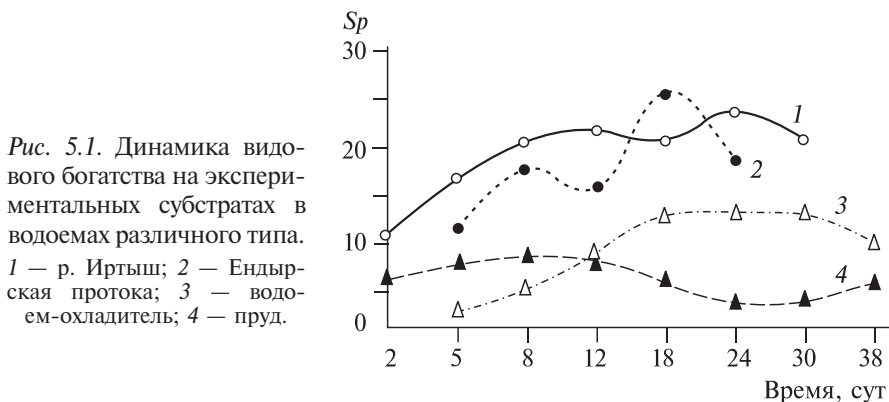
Таблица 5.1

Средние показатели развития зооперифитона при 5-суточной экспозиции ЭС в разнотипных водоемах

Водоем	S_p	N , экз./м ²	B , г/м ²	HN , бит/экз.	Доминирующие группы (N/B)
р. Иртыш (1989 г.)	14	5067	1,6	2,2	<u>Хирономиды, ручейники</u> хирономиды, поденки, веснянки
Ендырская протока, год: 1992	11	646	0,23	2,99	<u>Хирономиды</u> хирономиды
1993	13	9884	6,65	0,82	<u>Мошки</u> мошки
оз. Копанец, год: 1992	8	749	0,29	2,51	<u>Хирономиды</u> хирономиды
1993	11	1261	2,07	2,67	<u>Хирономиды</u> стрекозы
Водоем-охладитель Сургутской ГРЭС	2	197	0,01	0,92	<u>Наидиды</u> хирономиды
Пруды	8	3818	0,49	1,09	<u>Хирономиды</u> хирономиды
Сор	8	631	0,35	2,75	<u>Хирономиды</u> хирономиды

множения первично- и вторичноводных форм. Выраженный доминант в большинстве случаев либо отсутствует, либо является временным, количественные показатели обычно низкие (табл. 5.1).

Наиболее интенсивно проходит процесс колонизации в лотических условиях — в реке и протоке. Здесь же отмечены более высокие показатели видового разнообразия и количественного развития (рис. 5.1, см. табл. 5.1). Это связано с более благоприятными ус-



ловиями для развития зооперифитона в равнинных водотоках. К ним можно отнести: высокую концентрацию пищи, достаточное содержание кислорода, освобождение субстратов от оседающего детрита, присутствие в дрефте активно участвующих в заселении субстратов перифитонных беспозвоночных.

На начальном этапе заселения основу численности создают в протоке личинки хирономид и мошек, в реке — личинки хирономид и ручейников (см. табл. 5.1). Протоки — пойменные водотоки и в отличие от рек имеют более высокий трофический статус и меньшие скорости течения. Этим и определяется массовое развитие в протоках личинок мошек, являющихся пассивными фильтраторами.

В начальный 5-суточный период в заселении субстратов в р. Иртыш и в дрефте участвуют только личинки ручейников длиной 2–3 мм [Шарапова, 19986]. Так, доля личинок ручейников *Hydropsyche ornatula* McLach. длиной до 2 мм в различные периоды составляла в дрефте 96–100 %, на ЭС с 5-суточной экспозицией 5 июля — 90 %, а 17 июля — 52 %, на постоянных ЭС в те же даты (период экспозиции 18 и 30 сут) соответственно 87 и 19 %.

В лотических условиях — в реке и протоке — число таксонов на 5-е сутки составляло от 11 до 6. В непроточных или слабо проточных водоемах на ЭС на 5-е сутки оно колебалось от 2 до 11, по численности доминировали хирономиды и олигохеты, реже — нематоды и остракоды. Из хирономид первыми чаще всего участвуют в заселении виды рода *Cricotopus*: в прудах, водоеме-охладителе и соре — *Cricotopus silvestris* (Fabr.), в р. Иртыш — *Cricotopus algarum* Kieff., в озере Копанец — *Paratanytarsus siderophila* (Zvereva), в Ендырской протоке — *Eukiefferiella longicalcar* (Kieff.).

В начальный период заселения основу биомассы создают мелкие личинки хирономид и наидиды (сор, водоем-охладитель, пруды, оз. Копанец (1992 г.), Ендырская протока (1992 г.)), при этом сохраняется низкая биомасса (см. табл. 5.1) либо она имеет довольно высокие значения за счет единичных крупных экземпляров личинок стрекоз (оз. Копанец, 1993 г.), поденок, веснянок или ручейников (р. Иртыш) или массового заселения личинок мошек (Ендырская протока, 1993 г.).

Наиболее интенсивный период насыщения видами ЭС приходится на 8–12-е сутки, исключением является водоем-охладитель, в котором максимальное количество видов на ЭС отмечено на 18-е сутки (см. рис. 5.1). Период формирования качественного состава 8–12 сут отмечен многими исследователями [Дуплаков, 1933; Громов, 1961; Лебедева и др., 1981; Markošová, 1979], хотя есть данные и о более поздних сроках [Boothroyd, Dickie, 1989]. Дальнейшая сук-

цессия зооперифитона связана с межвидовыми отношениями, конкуренцией за субстрат, а также с характером размножения беспозвоночных перифитона. У первичноводных в период размножения происходит увеличение числа особей, а у вторичноводных — в основном это амфибиотические насекомые — вылет. В летний период субстраты могут частично освобождаться и заселяться молодыми особями. По литературным данным [Громов, 1961], ЭС в осенний и зимний периоды заселялись очень слабо.

Скорость заселения субстратов организмами изменяется в зависимости от различных условий, в частности от температуры воды. В Ендырской протоке в 1992 г. температура воды в период исследований колебалась от 8 до 11,5 °С, в среднем составляя 10,4 °С. Заселение субстратов начинали личинки хирономид, которые доминировали в первые 10 сут по численности (44,2–76,5 %) и биомассе (74,0–90,2 %), среди них наибольшее значение имел вид *Eukiefferiella longicalcar*. В этот период при невысоком таксономическом богатстве (см. табл. 1), численности и биомассе отмечены высокие показатели индекса Шеннона и выравненности. В 1993 г. исследования зооперифитона на Ендырской протоке проводили в тот же период, что и в 1992 г., но температура воды была выше, она колебалась от 11,8 до 20,8 °С, в среднем составляя 18,0 °С. Колонизация субстратов проходила значительно интенсивнее. На 5-е сутки в 1993 г. по сравнению с 1992 г. плотность организмов возросла в 14,6, а биомасса — в 29 раз, но видовое разнообразие увеличилось незначительно. Наиболее активно первые 10 дней субстраты заселяли личинки мошек, которые доминировали по численности и биомассе. В этот период отмечены максимальные биомасса и численность зооперифитона, при невысоких значениях индекса Шеннона и выравненности (см. табл. 5.1).

В оз. Копанец, как и в Ендырской протоке, в период исследования температура воды была более низкой в 1992 г. (в среднем 13,0 °С) по сравнению с 1993 г. (21,8 °С). Экстремально высокая температура воды в 1993 г. определила более интенсивную колонизацию субстратов, особенно в начальный период, когда все параметры были выше, чем в предыдущий год: численность — в 1,6, биомасса — в 7,2, потребление кислорода — в 13,2 раза (см. табл. 5.1). Несколько выше было и таксономическое богатство.

В лотических условиях (река и протока) отмечены значительные изменения приуроченности ряда таксономических групп к различным глубинам [Громов, 1961; Шарапова, 1998б]. Личинки хирономид либо одинаково заселяют ЭС, расположенные на различных глубинах, либо предпочитают верхние горизонты (0,1 м).

Наибольшая плотность гидр, личинок мошек и ручейников, отмечена на глубине 0,5 и 1,0 м. Этим объясняется то, что в 1992 г. на Ендырской протоке, когда основную роль в начальном этапе заселения играли личинки хирономид, плотность зооперифитона при 5-суточной экспозиции снижалась с глубиной, а в “зрелом” сообществе она увеличивалась из-за массового заселения личинками мошек более глубоко расположенных субстратов. В 1993 г. наблюдается обратная зависимость: в начальный период при массовом заселении субстратов личинками мошек наибольшая численность была на горизонте 1,0 м, после вылета мошек основу численности создавали хирономиды и в зрелом сообществе наибольшая плотность организмов отмечена на ближайших к поверхности воды субстратах (рис. 5.2).

Аналогичная картина наблюдалась и в р. Иртыш (рис. 5.3). Плотность на различных горизонтах при 5-суточной экспозиции изменялась мало (2537–3204 экз./м²), по численности доминировали личинки хирономид. В зрелом сообществе плотность меньше на верхнем горизонте (0,1 м) — 13 360 экз./м² — в сравнении с нижними (0,5–1,0 м) — 22 339–22 025 экз./м², при преобладании по численности на глубине 0,1 м личинок хирономид, а на горизонтах 0,5–1,0 м — личинок хирономид и ручейников. Максимальные значения интенсивности обрастания в Иртыше отмечены для 5-суточных экспозиций ЭС — 2349 экз./м² · сут), в среднем в разные периоды скорость обрастания в р. Иртыш изменялась от 557 до 1267 экз./м² · сут). Дальнейшего увеличения не произошло, хотя отмечалось повышение как

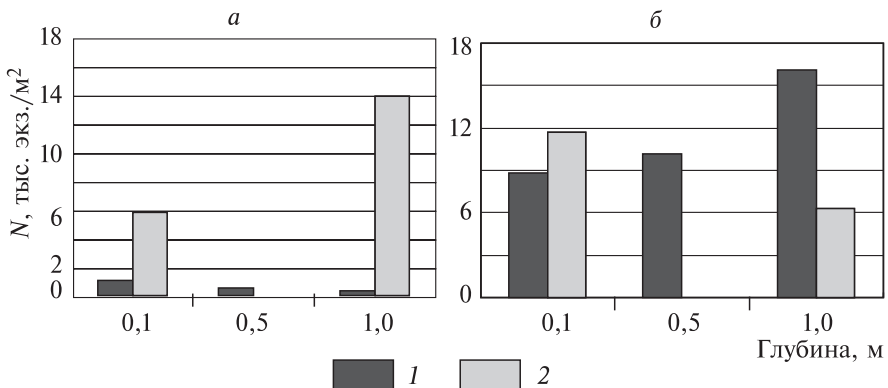


Рис. 5.2. Изменение численности зооперифитона в Ендырской протоке в 1991 (1) и 1992 (2) гг.

Экспозиция: а — 5-суточная, б — 24-суточная.

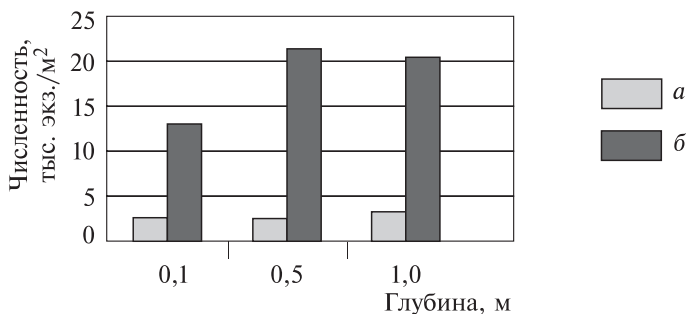


Рис. 5.3. Изменение численности зооперифитона р. Иртыш. Экспозиция: а — 5-суточная, б — 24-суточная экспозиция.

температуры воды, так и дрефта, в котором преобладали перифитонные беспозвоночные — гидры и личинки ручейников (рис. 5.4) [Шарапова, 1998б]. Очевидно, это максимальное насыщение организмами субстрата, которое может быть в этом водоеме. На постоянных субстратах, при сформировавшемся сообществе интенсивность заселения была значительно меньше (см. рис. 5.4).

В пруду Абалакского рыбоперерабатывающего завода наибольшая скорость обрастания наблюдалась также в начальный период [Шарапова, Абдуллина, 2002], в дальнейшем интенсивность обрастания резко падала и на 24-е сутки достигала 24 экз./($\text{м}^2 \cdot \text{сут}$), а на 30-е — всего 14. Минимальные значения интенсивности обрастания в начальный период отмечены для водоема-охладителя и сора.

Расчет относительной скорости оборота видов (T_{rel}) по формуле, предложенной Т. Schoener [1983]: ($T_{\text{rel}} = (I_{\text{abs}} + E_{\text{abs}}) 100/t (S_1 + S_2)$), (S_1 и S_2 — число видов в начале и конце интервала между двумя обследованиями, I_{abs} — число видов, присутствующих в конце ин-

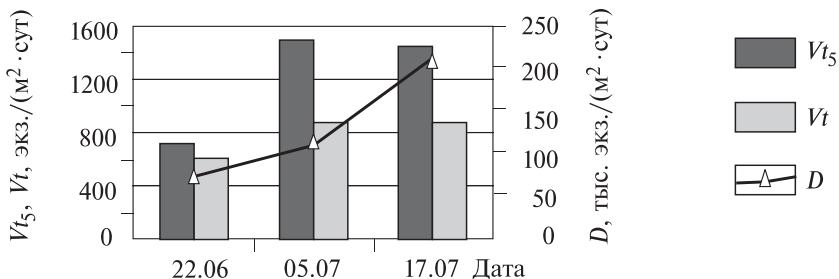


Рис. 5.4. Изменение интенсивности колонизации ЭС с 5-суточной экспозицией (V_{t5}), интенсивности заселения постоянных ЭС (V_t) и плотности дрефта (D).

тервала, но отсутствующих в начале, E_{abs} — число видов, присутствующих в начале интервала, но отсутствующих в конце его, t — продолжительность интервала), показал, что максимальное изменение видового состава наблюдается в основном в начальный период заселения ЭС и значительно снижается при сформировавшемся сообществе (табл. 5.2). Наибольшая относительная скорость оборота видов в начальный период наблюдается в прудах. Там она остается самой высокой и в период стабилизации качественных и количественных характеристик. Наиболее низкая T_{rel} отмечена в северном оз. Копанец, самый длинный период формирования сообщества перифитона — до 18 сут — был в водоеме-охладителе Сургутской ГРЭС.

Максимальная скорость оборота видов T_{rel} соответствует этапу завершения формирования качественного состава и снижения интенсивной колонизации субстратов. Второй этап приводит к образованию достаточно устойчивого сообщества, в котором наибольшее значение приобретают конкурентные взаимоотношения, складывающиеся для данных водоемов и вегетационного периода после 20-х суток экспозиции. В этих зооценозах по численности доминируют беспозвоночные небольших размеров (наидиды и личинки хирономид) (табл. 5.3), в большинстве случаев основу биомассы создают виды, не играющие большой роли в начальный период. При длительном периоде экспозиции зооценозы временных водоемов — прудов и сора — остаются наиболее сходными с пионерными сообществами. Они имеют невысокие показатели качественного и количественного развития, высокую выравненность, у них не наблюдает-

Таблица 5.2

Относительная скорость оборота видов (%) на ЭС в разнотипных водоемах

Водоем	Период наибольшей T_{rel} , сут	Период стабилизации T_{rel} , сут
	T_{rel}	T_{rel}
р. Иртыш	$\frac{2-8}{8-10}$	$\frac{>8}{3-5}$
Ендырская протока	$\frac{5-9}{7}$	$\frac{>9}{2-4}$
Пруды	$\frac{2-8}{21}$	$\frac{>8}{3-7}$
Водоем-охладитель	$\frac{4-18}{5-8}$	$\frac{>18}{3}$
оз. Копанец	$\frac{5-10}{4}$	$\frac{>10}{2}$
Сор	$\frac{5-10}{9}$	$\frac{>10}{3}$

Средние показатели сообществ зооперифитона ЭС в разнотипных водоемах (24–28-е сутки)

Водоем	Число таксонов	N , экз./м ²	B , г/м ²	HN , бит/экз.	Доминирующие группы (N/B)
р. Иртыш (1989 г.)	28	19 241	14,68	2,65	<u>Хиროномиды</u> ручейники
Ендырская протока, год:					
1992	26	8198	4,86	3,0	<u>Хиროномиды</u> мошки
1993	22	9520	3,04	2,94	<u>Хиროномиды</u> ручейники
оз. Копанец, год:					
1992	15	10 478	1,38	1,82	Нематоды, наидиды <u>Хиროномиды</u> , гастроподы
1993	20	13 018	1,65	2,92	<u>Хиროномиды</u> хиროномиды
Водоем-охладитель Сур- гутской ГРЭС	12	23 643	2,12	1,76	Наидиды, <u>хиროномиды</u> ручейники
Пруды	5	578	1,32	2,03	<u>Хиროномиды</u> хиროномиды
Сор	15	3784	1,11	2,80	<u>Хиროномиды</u> хиროномиды

ся смены доминирующего комплекса, сформировавшегося в начальный период.

Низкие показатели таксономического богатства и индекса Шеннона, длительный период формирования сообщества зооперифитона водоема-охладителя Сургутской ГРЭС связаны, возможно, с молодостью водоема, поскольку исследования проводили на 6-й год существования и характерны для несформировавшейся экосистемы с небольшим количеством обитающих популяций.

Интенсивность заселения субстратов, безусловно, зависит от типа водоема, температуры воды, скорости течения, обилия в воде организмов, способных поселяться на субстратах, а также обилия пищи для перифитонных беспозвоночных. Заселение субстратов — сложный процесс, зависящий от множества факторов, и можно согласиться с тезисом, что *“любой нелинейный процесс приводит к ветвлению, к развилке на пути, в которой система может выбрать ту или иную ветвь. Мы имеем дело с выбором решений, последствия которых предсказать невозможно...”* [Пайтген, Рихтер, 1993, с. 15].

Невозможно предсказать абсолютно точно характеристики сообществ, которые будут формироваться в тех или иных условиях, однако общие закономерности вполне могут быть определены. С наибольшей скоростью заселение проходило в реке и протоке, в пруду. В лотических условиях отмечено также максимальное развитие зооперифитона — видового богатства, разнообразия, плотности, биомассы. Переход от ювенильного к зрелому сообществу наступает раньше в лотических водоемах, для них характерны и наиболее высокие показатели видового богатства и разнообразия.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СВЯЗИ ЗООПЕРИФИТОНА

6.1. ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Изучение пищевых взаимоотношений, роли отдельных видов и экологических групп в потоке энергии водных экосистем имеет огромное значение как в организации рыбного хозяйства, так и в прогнозировании изменений, происходящих в водной среде под влиянием хозяйственной деятельности человека. Трофические связи между гидробионтами — одни из важнейших в водных экосистемах. Изучение биологической продуктивности, баланса вещества и энергии в водных экосистемах невозможно без знания характера питания гетеротрофных организмов, поскольку только таким путем происходит переход энергии по трофическим уровням [Леванидов, Куренков, 1973]. Исследование пищевых спектров позволяет установить, на каком трофическом уровне находится вид.

Взаимодействие компонентов биоценоза осуществляется преимущественно через трофические связи, обеспечивающие передачу энергии от одного трофического уровня другим [Шкорбатов, 1977]. Существует три основных трофических группировки: хищники, собиратели и фильтраторы, хотя эти группы при необходимости можно разбивать на более дробные подгруппы, некоторые авторы выделяют до 12 трофических группировок [Извекова, 1972; Монаков, 1998; Яковлев, 2000].

Из трофических групп в зооперифитоне наибольшее значение имеют: в реках — собиратели и фильтраторы (в крупных — личинки хирономид и ручейников, в малых — ручейники, мошки, мшанки, губки, хирономиды); в протоках — фильтраторы (мшанки, личинки мошек); в озерах — фильтраторы (личинки хирономид, доминирующие виды из родов *Endochironomus* и *Glyptotendipes*) и седиментаторы (мшанки); в прудах и водоеме-охладителе — собиратели и фильтраторы (личинки хирономид) (рис. 6.1). Личинок хирономид родов *Endochironomus* и *Glyptotendipes* в литературе обычно относят к фильтраторам [Извекова, 1980; Зимбалева, 1981], хотя, как показал А.С. Константинов [1979], они могут переходить от питания сбором корма на грунте к отфильтровыванию его в зависимости от обилия корма на субстрате либо сестона. Брюхоногие моллюски

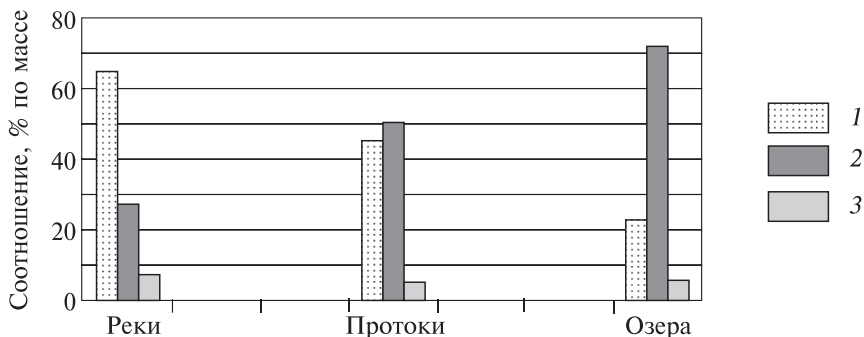


Рис. 6.1. Соотношение трофических групп зооперифитона (% по биомассе) в различных водоёмах.

1 — собиратели; 2 — фильтраторы; 3 — хищники.

соскабливают субстраты [Монаков, 1998], потребляя в основном крупных зеленых и диатомовых водорослей [Комулайнен, Хренников, 1991; Беляева, 2003; Паньков, 2003; Weber, Lodg, 1990]. Наибольшее значение они играют на субстратах, обильно покрытых водорослевым обростом в озерах и в малых реках, а в Оби они начинают доминировать в преддельтовом участке с низкими значениями скоростей течения, где создаются благоприятные условия для развития фитоперифитона.

Значение водорослей перифитона велико в питании неселективных и селективных беспозвоночных-собирателей в реках, особенно северных, горного и полугорного типов, в которых слабо развит фитопланктон, а основным продуцентом является фитоперифитон, а также в малых озерах и реках, что отмечается и в ряде публикаций [Алимов, 2001; Комулайнен, 2003, 2004; Паньков, 2003; Макаревич, 2005; Lamberti, Resh, 1983; Sharapova, Semyonova, 2000]. Избирательность связана как с размерами клеток — предпочтение отдается более крупным, так и с силой прикрепления водорослей перифитона к субстрату.

В меньшей степени беспозвоночные потребляют ткани водных растений, хотя существует большая группа фитофагов, среди которых преобладают личинки насекомых, кроме них тканями водной растительности питаются некоторые нематоды, бокоплавы, брюхоногие моллюски, коллемболы [Гаевская, 1966; Зимбалевская, 1981; Садчиков, Кудряшов, 2004; Thomas et al., 1979; Jeffries, 1990]. Основная часть беспозвоночных-обрастателей питается водорослями и тонким детритом, осевшим на макрофитах.

Состав хищников зооперифитона разнообразен, в него входят гидры, турбеллярии, пиявки, водные клещи, часть насекомых и их

личинок (водные клопы, жуки, стрекозы, поденки, веснянки, ручейники, двукрылые). Хищные виды доминируют редко, отмечена вспышка численности гидр в низовье Оби, скопления пиявок на камнях в р. Таз и плавнике в оз. Андреевское, редко — в озерах и малых реках — стрекозы. Сообщество с доминантом-хищником вряд ли существует длительный период и представляет собой временную группировку. Пиявки и личинки стрекоз являются бродячими хищниками и питаются беспозвоночными, наблюдается отрицательная корреляция между биомассой пиявок и других беспозвоночных [Tregg et al., 1994]. Гидры питаются организмами планктона, что позволяет выводить из-под пресса хищника перифитонное сообщество.

Роль фильтраторов (губки, мшанки, личинки мошек, хирономид) значительно возрастает в протоках, озерах и малых реках южной зоны, что связано с более высоким трофическим уровнем этих водоемов и, как следствие, с высокой плотностью бактерио- и фитопланктона. Интересные исследования, касающиеся питания мшанок, проведены И.А. Скальской [1989], определены состав и размеры потребляемых мшанками водорослей и беспозвоночных планктона.

Как показано выше (см. гл. 5), в начальный период заселения субстратов наибольшую роль играют фильтраторы, собиратели-детритофаги и альгофаги, а также соскребыватели заселяют субстрат позже, только после образования обильного бактериального и водорослевого оброста.

6.2. ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК РУЧЕЙНИКОВ

В зооперифитоне среднего и нижнего течения крупных рек (Таз, Иртыш, Обь, Сыня, Сось) Западной Сибири, по нашим данным, доминируют личинки ручейников. Они составляют в Иртыше в среднем до 43 % от общей численности и до 81 % от общей биомассы, в Нижней Оби — соответственно до 92 и 80 %, в р. Сыня — до 96 и 96 %, а в р. Сось — до 60 и 70 %. В зооперифитоне только несколько видов доминируют в сообществах перифитона: в Иртыше — *Hydropsyche ornatula*, в нижнем течении Оби и р. Сынть — *Neureclipsis bimaculata* и *Brachycentrus subnubilus*, в р. Сось — *Arctopsyche ladogensis*. В ряде случаев при определении продукции биоценоза необходимо знание типов питания и состава пищи отдельных видов, иначе расчет может быть недостоверен. Так, исследования зообентоса Нижней Оби [Садырин и др., 1984] показали, что на большинстве створов реки основное количество валовой продукции идет на рацион хищных беспозвоночных, а на разрезе Азовы (Малая Обь) он превышает валовую продукцию бентоса более чем в 7 раз. Наибольшее число

хищных видов в реках Обь-Иртышского бассейна представлено личинками хирономид и ручейников. Особенно многочисленны виды семейств Polycentropodidae и Hydropsychidae, которые относят к трофической группе хищников [Лепнева, 1964; Гидробиологический режим..., 1981; Монаков, 1998]. Преобладание в ряде сообществ зообентоса и зооперифитона рек личинок ручейников, большинство из которых, по литературным данным, относится к группе хищников, вызвало необходимость уточнения характера их питания.

Материал по питанию личинок ручейников собран в летний период 1989–1991 гг. По животным остаткам не всегда можно было определить видовую принадлежность организма. Из коловраток в кишечниках ручейников встречены *Keratella quadrata* (Mull.), *K. cochlearis* Gosse, *Trichocerca cylindrica* (Imnof), *Brachionus*, *Asplanchna priodonta* Gosse, Conochiloidae, *Notholca*, из веслоногих рачков — Calanoida, *Acanthocyclops* и *Cyclops*, из ветвистоусых — *Chydorus*, *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Eurycercus*, *Daphnia*, *Diaphanosoma* и *Moina macrocopa* (Straus). Личинки хирономид были представлены видами *Cricotopus* ex gr. *silvestris* (Fabr.), *Psectrocladius*, *Nanocladius bicolor* (Zett.), *Thienemanniella*, *Dicrotendipes nervosus* (Staeger), *Chironomus*, *Polypedilum*, *Pentapedilum exectum* Kieff. и *Procladius*. Водоросли были представлены 55 видами.

Изучение содержимого пищеварительных трактов личинок свидетельствует о значительных различиях в спектрах питания одного и того же вида, обитающего в разных реках. Ниже приводятся данные о питании наиболее массовых видов ручейников.

***Neureclipsis bimaculata*.** Длина тела от 5 до 22 мм. По литературным данным [Лепнева, 1964; Гидробиологический режим..., 1981], этот вид, как и все виды семейства Polycentropodidae, хищник. По нашим данным, тип питания у личинок этого вида смешанный, в кишечниках встречены как животные, так и растительные остатки. Наибольшее количество видов водорослей в пищевом комке найдено у личинок из Нижней Оби (18), наименьшее — в реках Иртыш, Тура и Пякутинка (6–9).

Преобладание животных компонентов в питании (90 %) встречается у личинок из рек Тура и Иртыш. В обеих реках водоросли в пищевом комке представлены 6–8 видами, но животные организмы отличаются большим разнообразием. Так, в р. Тура в питании личинок *N. bimaculata* найдено 19 видов беспозвоночных, преобладают коловратки рода *Keratella*, обнаружены 6 видов личинок хирономид, ветвистоусые и веслоногие рачки, олигохеты, личинки хаборид, мокрецов и ручейников. В Иртыше в питании личинок ручейников

преобладали веслоногие рачки, кроме них встречались ветвистоусые — *Bosmina*, коловратки из рода *Keratella*, личинки и куколки хирономид.

Питание, при котором равную роль играют растительные и животные компоненты, наблюдали у личинок в нижнем течении Оби, где преобладали водоросли (виды рода *Aulacosira*) и ветвистоусые рачки (род *Bosmina*), и в р. Пякутинка, где наиболее массовыми компонентами пищи были коловратки и диатомовые водоросли (*Aulacosira*).

В р. Сыня в пищевом комке личинок ручейников в большом количестве встречались синезеленые (*Microcystis*) и зеленые водоросли (*Dictyosphaerium*) и в меньших количествах — остатки зоопланктов (коловраток и веслоногих рачков). Таким образом, в питании *N. bimaculata* в разных водоемах наибольшую роль из водорослей играют диатомовые (*Aulacosira*), синезеленые (*Microcystis*) и зеленые (*Dictyosphaerium*), а из животных — планктонные организмы и личинки хирономид-обрастателей; реже находили остатки хаоборид, олигохет, нематод, ручейников, стрекоз и мокрецов.

***Brachycentrus subnubilus*.** Длина тела от 2 до 10 мм. Личинки этого вида во всех исследованных водоемах (Нижняя Обь, Иртыш, Сыня, Сось) имели смешанный тип питания с преобладанием растительной пищи. При этом для питания личинок характерно высокое разнообразие водорослей (от 18 до 40 видов) и низкое животных организмов (1–3 вида).

В нижнем течении рек Обь, Иртыш и Сыня большое значение в питании ручейников имели представители рода *Aulacosira* и других диатомовых, а в Иртыше наряду с диатомовыми часто встречалась *Oscillatoria* из синезеленых. В р. Сось в пищевом комке наиболее массовыми из нитчатых зеленых были *Spirogira* и из диатомовых — *Fragilaria*. Из беспозвоночных во всех реках личинки *B. subnubilus* наиболее часто потребляли зоопланктонные организмы, кроме реки Сось, где в их кишечниках найдены только остатки мелких личинок хирономид.

***Hydropsyche ornatula*.** Длина тела от 8 до 15 мм. Личинки, по литературным данным, относятся к подвижным зоофагам [Лепнева, 1964]. Основными кормовыми объектами личинок в Нижней Оби являются ветвистоусые рачки (4 вида), которые присутствовали во всех просмотренных кишечниках. Особенно часто встречались дафнии и босмины, меньше — веслоногие и коловратки, из водорослей массовыми были виды рода *Aulacosira*, а всего в пищеварительных трактах найден 31 вид водорослей, единично встречались малошестинковые черви, молодые личинки поденок и хирономид.

В Иртыше наибольшее значение в питании имеют диатомеи (виды рода *Aulacosira*), у отдельных экземпляров в пищевом комке преобладали синезеленые (*Microcystis*), в небольших количествах, но постоянно присутствовала из зеленых *Binuclearia*, очень редко — остатки ракообразных. Весной в Иртыше у личинок пищеварительный тракт был заполнен детритом и пылью хвойных деревьев, единично встречались диатомовые водоросли. Таким образом, личинки *H. ornatula* питаются как растительной, так и животной пищей, причем если в Нижней Оби в питании преобладают планктонные ракообразные, то в Иртыше — водоросли.

В нижнем течении р. Сось на подводных валунах и камнях наряду с обычным для бассейна видом *Brachycentrus subnubilus* обитают такие характерные для горных рек виды, как *Mystrophora altaica*, *Arctopsyche ladogensis* и *Apatania zonella*.

***Mystrophora altaica*.** Длина тела от 6 до 8 мм. Во всех просмотренных кишечниках присутствовали только водоросли. Из диатомовых преобладали *Cocconeis*, *Symbella* и *Meridion circulare* (Grev.), а из зеленых — *Ulothrix zonata* Kutz. и *Spirogira*. Кроме этих видов в пищевых комках личинок присутствовали *Navicula* sp. (частота встречаемости 100 %), *Synedra ulna* (Nitzsch.) (100 %), *Ceratoneis arcus* Holm. (90 %), *Gomphonema* sp. (90 %), *Cosmarium* sp. (80 %). Всего в пищевом комке найдено 22 вида водорослей.

***Arctopsyche ladogensis*.** Длина тела от 5 до 20 мм. Личинок семейства Arctopsychidae относят к хищникам [Лепнева, 1964; Монаков, 1998]. Нами установлено, что в р. Сось животные остатки встречаются только у личинок с длиной тела более 15 мм. Из беспозвоночных в питании *A. ladogensis* преобладали молодые личинки ручейников, на втором месте были личинки хирономид подсемейства Orthocladiinae. Основная масса пищевого комка у личинок всех размеров состоит из зеленых нитчатых (*Spirogira*) и диатомовых водорослей (*Fragilaria*). В небольших количествах, но постоянно (частота встречаемости 82–100 %) присутствовали *Symbella* sp., *Synedra ulna* и *Cosmarium* sp.

***Apatania zonella*.** Длина тела от 5 до 9 мм. У личинок этого вида во всех просмотренных кишечниках пищевой комок состоял только из водорослей (24 вида). Из зеленых преобладали *Spirogira*, а из диатомовых — *Synedra ulna* и *Meridion circulare*. Кроме этих видов из диатомовых во всех пищевых комках найдены *Cocconeis* sp., *Symbella* sp. Из зеленых постоянно, но в небольших количествах встречался *Cosmarium* sp.

Ручейники в реках отбирались на затопленной древесине (Нижняя Обь, Иртыш, Тура, Сыня, Пякутинка) и на камнях (Сось) на не-

большой глубине (до 1,0 м). Таким образом, в каждой реке комплекс личинок ручейников зооперифитона обитал в одинаковых условиях. Исследование сходства и различий в питании личинок разных видов, обитающих в одном водоеме и в одинаковых условиях, представляет интерес.

В нижнем течении Оби из водорослей наиболее часто у всех видов ручейников в питании отмечены виды рода *Aulacosira*, во всех кишечниках *H. ornatula* и *B. subnubilus* была найдена *Diatoma elongatum* (Lyngb.), а у *N. bimaculata* встречаемость этого вида составила только 10 %. Из животных организмов у *H. ornatula* преобладали дафнии, у *N. bimaculata* — босмины, а у *B. subnubilus* — веслоногие рачки. Наибольшее количество видов водорослей в пищевом комке определено у *H. ornatula* (31), наименьшее — у *N. bimaculata* (20). У *B. subnubilus* водоросли составляли 90 % объема пищевого комка, беспозвоночные (обнаружено 5 видов) большой роли не играют. По нашим данным, в питании *N. bimaculata* и *H. ornatula* животные и растительные компоненты представлены в равных количествах.

Наиболее часто в Иртыше в питании всех видов ручейников отмечали из диатомовых — виды рода *Aulacosira* (100%-я встречаемость у *H. ornatula*, 89 % — у *B. subnubilus* и 33 % — у *N. bimaculata*), встречаемость синезеленой *Oscillatoria* у *H. ornatula* составила 30 %, у *B. subnubilus* — 67 %, а в питании *N. bimaculata* эта водоросль вообще отсутствовала. Из беспозвоночных в питании наибольшее значение имели планктонные рачки, но если у *H. ornatula* и *B. subnubilus* встречены только ветвистоусые, то у *N. bimaculata* преобладали веслоногие рачки. При преимущественно животном питании у *N. bimaculata* можно отметить широкий спектр животной пищи, включающий как планктонные, так и в меньшей степени бентосные организмы и сравнительно низкое разнообразие растительного компонента пищевого комка (6 видов водорослей). Наоборот, у *H. ornatula* и *B. subnubilus* преобладала растительная пища, число видов водорослей достигало 18–20.

Спектр пищевых организмов у личинок ручейников из р. Сось в большей степени отличался от питания ручейников в других водоемах, что обусловлено иным характером гидробиологического режима реки, которая относится к горному типу. В питании всех ручейников из р. Сось отсутствовали зоопланктонные организмы, что объясняется их низкой численностью здесь, у *B. subnubilus* в небольшом количестве встречены личинки хирономид, а у *A. ladogensis* — личинки хирономид и ручейников. Из водорослей в больших количествах найдены перифитонные диатомовые и зеленые, причем у *A. zonella* в пище преобладали *Spirogira*, *Synedra* и *Meridion circulare*, у

M. altaica — *Cocconeis*, *Cymbella* и *Ulothrix zonata*, а у *A. ladogensis* и *B. subnubilus* — *Spirogira* и *Fragilaria*. В р. Сось в питании всех ручейников из диатомовых в небольших количествах, но постоянно встречались *Ceratoneis arcus* (73–91 % встречаемости), *Navicula* sp. (89–100 %), а из зеленых — *Cosmarium* (46–82 %). В целом характер питания личинок ручейников р. Сось сходен с питанием в речках такого же горного типа Урала и Карелии [Шубина, 1986; Комулайнен, 2004].

Таким образом, личинки ручейников питаются растительной и растительно-животной пищей. Преимущественно животное питание было редкостью и отмечено у *N. bimaculata* в реках Тура и Иртыш, только растительные организмы встречаются у *M. altaica* и *A. zonella* (р. Сось), питание у всех остальных можно отнести к смешанному типу. Необходимо отметить, что в большинстве случаев, когда личинки являются зоофагами, беспозвоночные в питании представлены в основном зоопланктонными организмами, за исключением *N. bimaculata* из р. Тура и ручейников из р. Сось (*A. ladogensis* и *B. subnubilus*), в питании которых преобладают личинки хирономид и ручейников. В равнинных реках в питании личинок ручейников перифитона большую роль играют планктонные водоросли и беспозвоночные, в горных преобладают перифитонные организмы.

6.3. РОЛЬ ЗООПЕРИФИТОНА В ПИТАНИИ РЫБ

Пресные водоемы Западной Сибири отличаются не только количеством вылавливаемой рыбы, но и богатством ценных видов рыб — сиговых, осетровых, нельмы. В пресных водах обитает более 30 видов рыб [Петкевич, 1972]. По-видимому, парадокс, выявленный некоторыми авторами [Методы..., 1968], и связанный со значительным превышением рациона рыб над продуктивностью известной кормовой базы, порожден недоучетом кормовых организмов в водоемах. Одним из таких компонентов кормовой базы, не учитывавшихся ранее, является фауна обрастаний. На ряде водоемов зооперифитон исследовался параллельно с другими экологическими группировками гидробионтов и питанием рыб. На основании анализа литературы и данных, полученных в результате собственных исследований было крайне важно выяснить роль зооперифитона в питании рыб Обь-Иртышского бассейна.

Результаты изучения зооперифитона водоемов различного типа показали, что наиболее массовыми видами хирономид в обрастаниях озер являются представители родов *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, *Cricotopus*, *Psectrocladius*, в реках — *Eukiefferiella*, *Cricotopus*, *Orthocladius*,

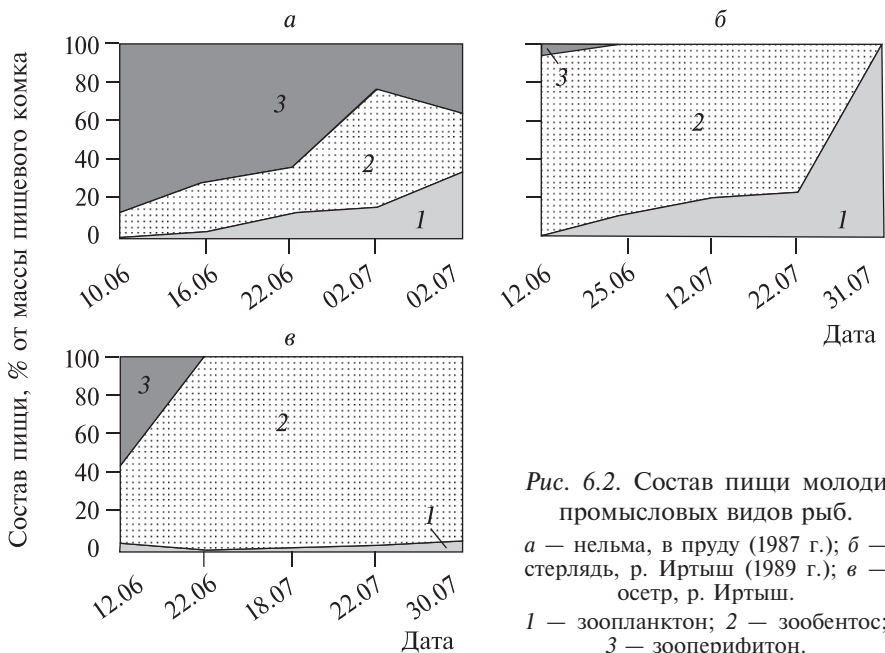
ручейники преобладают в реках, доминируют виды *Hydropsyche ornata* McL., *Neureclipsis bimaculata* (L.) и *Brachycentrus subnubilus* Curt. В зооперифитоне проток наибольшей плотности достигают личинки мошек. Мшанки наиболее часто встречаются в озерах и протоках.

Характеристика питания промысловых видов рыб с использованием собственных и неопубликованных рукописных архивных материалов 1930–1940-х годов Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ и Тобольского краеведческого музея дается в сводке М.П. Сальдау [1949]. Сведения по питанию сибирского осетра и стерляди приведены также в работах А.И. Ревнивых [1937], В.П. Соломоновской [1952] и В.П. Касьянова [1975]. В 1970–1980-е годы изучалось преимущественно питание сиговых рыб [Крохалевская, Крохалевский, 1980; Ирискина и др., 1982].

Из работы М.П. Сальдау [1949] видно, что комплекс перифитонных беспозвоночных играет существенную роль в питании многих видов рыб, хотя автор относит этих гидробионтов или к бентосным, или к фитофильным организмам и часто не приводит количественных характеристик роли отдельных кормовых организмов. Так, в питании тугуна в сорах наряду с зоопланктерами обычны фитофильные личинки хирономид (*Endochironomus*, *Orthocladius*), а на нерестилищах в верховьях рек Северная Сосьва и Ляпин — личинки *Ephemerella*, *Baetis*, *Heptagenia*, Plecoptera, Trichoptera [Сальдау, 1949]. При преимущественном питании зоопланктоном личинки ручейников и зарослевых видов хирономид встречались у пеляди [Крохалевская, Крохалевский, 1980; Ирискина и др., 1982]. Муксун питается в основном донными беспозвоночными, но в Оби и Иртыше довольно большую долю в пище у него занимают личинки мошек и ручейников. В пище пыжьяна отмечены личинки ручейников, поденок и пиявки. В низовьях Оби, по данным В.О. Урбан [1939, цит. по Сальдау, 1949], в питании сеголетков чира найдены хирономиды *Tendipes*, *Polypedilum* и *Stictochironomus*, а также перифитонные виды — *Psectrocladius*, *Cricotopus*, мошки, поденки, ручейники. В сорах Нарымской Оби язь питается моллюсками, зоопланктоном, личинками поденок и ручейников. В протоках и сорах Оби, низовьях реки Северная Сосьва, низовьях Иртыша ручейники — один из постоянных компонентов пищи язя [Сальдау, 1949]. У сибирского ельца в сорах в пище преобладают личинки ручейников, меньше — мошки, низшие ракообразные, моллюски и щитни. По данным З.Н. Берг [1943, цит. по Сальдау, 1949], в питании ельца наблюдается элективность по отношению к личинкам ручейников. В пище молоди щуки в водоемах Самаровской Оби наиболее часты личинки хирономид *Orthocladius*, *Cricotopus*, *Psectrocladius*, *Glyptotendipes*, *Procladius*, *Parachironomus*, ру-

чейники Psychomyiinae, Hydropsychidae; в сорах низовьев реки Северная Сосьва — преимущественно прибрежные зарослевые формы — *Endochironomus*, жуки, куколки ручейников [Сальдау, 1949]. В питании сеголеток щуки в сорах Средней Оби присутствуют в небольшом количестве перифитонные виды — *C. silvestris*, *Glyptotendipes*, *Parachironomus*, личинки и куколки ручейника *Limnophilus borealis* [Матковский, Шарапова, 1989].

Молодь нельмы в низовьях реки Северная Сосьва питается смешанной пищей, из бентоса — личинками поденок, ручейников, хирономид. Личинки ручейников, преимущественно *H. ornatula*, встречаются и у нельмы в возрасте 6–7+ в р. Иртыш [Ревнивых, 1937; Сальдау, 1949]. Исследованиями установлено, что сеголетки нельмы, подращиваемые в прудах Абалакского рыбозаводного завода, наряду с крупными ветвистоусыми рачками, конхостраками и остракодами интенсивно потребляли хирономид перифитонного комплекса (*E. albipennis*, *G. glaucus*, *C. silvestris*, *Corynoneura*, *Parachironomus*, *Ablabesmyia*). Доля этих хирономид в питании колебалась в среднем от 3,1 до 33,3%, у крупных экземпляров — до 64,5% массы пищевого комка [Парфенова, Горшкова, Шарапова, 1988] (рис. 6.2), увеличиваясь с ростом рыб.



По литературным данным [Ревнивых, 1937; Сальдау, 1949], основным кормовым объектом стерляди в Иртыше является ручейник *H. ornatula*, в меньшей степени — *B. subnubilus*, Ephemeroptera, мошки и хирономиды. Основной пищей стерляди в Верхней и Средней Оби являются личинки ручейников (с преобладанием Hydropsychidae и Rhyacophilidae). Второе место занимают личинки поденок (Ephemeridae, Oligoneuridae), в меньшей мере поедаются личинки мокрецов и хирономид. М.П. Сальдау [1949] считает, что нагул стерляди происходит на глинистых фациях Иртыша, так как, по данным Г.М. Фридман [1937], именно там наблюдается массовое развитие *H. ornatula*, хотя ряд пищевых объектов (мошки, веснянки, ручейник *B. subnubilus* и мшанки) встречаются только на древесине. В верхнем и среднем течении Оби, по мнению В.П. Соломоновской [1952], преобладающие компоненты пищевого комка являются обитателями песка с галькой, крупной гальки и затонувших коряг. Главные пищевые компоненты меняются своими местами в зависимости от времени питания и характера пастбища [Касьянов, 1975].

Некоторое противоречие наблюдается у авторов, утверждающих, что стерлядь — бентоядная рыба [Ревнивых, 1937; Сальдау, 1949; Соломоновская, 1952; Касьянов, 1975], несмотря на малое количество зообентоса в Оби и Иртыше (в среднем около 1 г/м²) [Фридман, 1937; Иоффе, 1947], а также на преобладание в питании видов, плотность которых в бентосе невелика либо они там не встречаются. Это противоречие попыталась объяснить Ц.И. Иоффе [1947]. По ее мнению, личинки ручейников, являющиеся существенным компонентом питания рыб, крайне редко встречаются в сборах зообентоса из-за их дружного вылета.

В питании сеголеток осетра Верхней Оби преобладают личинки гелеид, поденок и хирономид. У рыб старшего возраста (1–2–3+) ведущую роль играют личинки поденок, ручейников и гелеид. У осетров в возрасте от 5+ до 8+ лет пища состояла главным образом из личинок ручейников, в меньшей мере встречались личинки хирономид [Соломоновская, 1952]. В питании взрослого осетра в Нижней Оби, Среднем и Нижнем Иртыше основной компонент питания — бентосные личинки хирономид (*Paracladopelma*, *P. bathyphila*) и моллюски (*Sphaerium*, *Pisidium*), в отдельных случаях летом в протоках в пищевом комке отмечается большая доля личинок мошек (37,2 %), массовое развитие которых наблюдалось в эти месяцы [Петкевич, 1972; Ирискина и др., 1982; Садырин и др., 1984]. В питании молоди осетра из Нижней Оби, как отмечает В.П. Касьянов [1975], ведущее место занимали зарослевые формы ортокладиин — *C. gr. silvestris* (38,2 %), *P. gr. psilopterus* (11,1 %), *O. saxicola* (11,5 %). Если учесть, что

макрофиты в среднем и нижнем течении Оби и Иртыша практически отсутствуют, а виды *C. ex gr. silvestris*, *P. ex gr. psilopterus* и *O. saxicola* являются постоянными обитателями затопленной древесины и каменистых кос, то доля зооперифитона будет составлять 60,8 %.

Выявленные противоречия определили необходимость проведения исследований по уточнению характера питания стерляди и сибирского осетра. По нашим данным, пищевой спектр сеголетков стерляди в первые 1,5 мес после ската с нерестилищ включал более 30 компонентов, наибольшее значение имели виды как зообентоса, так и зооперифитона — *Procladius*, *C. rolli*, *Chironomus*, *P. scalaenum*, *P. bathyphila*, *C. algarum*, *H. ornatula*. В питании личинок и мальков стерляди организмы зоопланктона имеют небольшое значение (от 1,2 до 6,0 % массы пищевого комка) (рис. 6.2). Подобную картину наблюдал и А.А. Остроумов [1910], когда личинки стерляди сразу после перехода на экзогенное питание слабо реагируют на планктонных рачков, предпочитая более крупных червей. В начальный период основу питания составляют куколки и личинки бентосных хирономид (77,2–92,1 %), в основном виды *P. bathyphila*, *Chironomus* и *Procladius*. К концу июля в питании доля зооперифитонных организмов возрастает с 12,1 до 95,2 %, основу составляют личинки ручейника *H. ornatula* (см. табл. 6.1). Огромное значение личинок ручейников *H. ornatula* в питании стерляди в Волге отмечал А.Л. Бенинг [1924].

Сеголетки стерляди в первые 1,5 мес после ската с нерестилищ характеризуются высоким темпом роста — средняя масса увеличилась в 47 раз, длина — в 3,6 раза, индекс наполнения колебался от 98,7 до 255 ‰ (табл. 6.1).

Таблица 6.1

Питание сеголетков стерляди в Иртыше (1989 г.)

Показатель	Дата				
	12–22.06	25–27.06	12.07	22.07	31.07
Состав пищи, % по массе:					
ручейники	—	4,1	14,3	18,1	89,9
мошки	—	—	—	—	0,1
хирономиды	65,9	77,3	73,1	75,9	8,8
веслоногие рачки	6,0	0,9	1,2	—	< 0,1
прочие	28,1	17,7	11,4	6,0	1,2
Индекс наполнения, ‰	255,0	146,0	116,0	122,0	98,7
Средняя масса рыбы, г	0,18	0,49	0,52	0,82	8,7
Средняя длина тела, мм	33	45	46	54	121

Нашими исследованиями установлено, что в питании половозрелой стерляди из рек Иртыш и Тавда организмы зоопланктона встречаются единично, преобладают перифитонные беспозвоночные (94,5–98,6 %) (табл. 6.2), представленные ручейниками *H. ornata*, *N. bimaculata*, *B. subnubilus*, мошками, хирономидами *C. algarum*, *S. gibbus*, *Rheotanytarsus*, *D. nervosus*. Это связано со слабым развитием зообентоса [Фридман, 1937; Иоффе, 1947; Шарапова, 1998б] и более высокими значениями биомасс зооперифитона.

Пищевой спектр половозрелой стерляди из Ендырской протоки включает 47 видов, наиболее разнообразно представлены беспозвоночные перифитона (25 видов). Максимальные значения в питании стерляди имели виды зообентоса (*Ch. plumosus*, *L. arenicola*, *Procladius*, Ostracoda) и зооперифитона (Simuliidae, *N. bimaculata*, *L. nervosus*, *G. glaucus*). Высокие значения биомассы зообентоса и зооперифитона определили смешанный характер питания, при котором интенсивно потреблялись как организмы зообентоса — в среднем 53,3 % (5,9–97,6 %) массы пищевого комка, так и зооперифитона — в среднем 45,7 % (2,4–92,2 %) (см. табл. 6.2).

Исследования, проведенные для выяснения характера питания молоди осетра в период ската с нерестилищ в Иртыше, показали, что в пищевом комке личинок осетра сразу после перехода на активное питание преобладали организмы зоопланктона (62,3 % от массы пищевого комка), наибольшее значение имели веслоногие рачки *Paracyclops fimbriatus* и *Acanthocyclops americanus* (табл. 6.3, см. рис. 6.2). В июле молодь осетра перешла на питание бентосными личинками хирономид (30,2–99,2 %), представленными наиболее типичными для Иртыша видами — *C. rolli*, *P. bathyphila*, *P. connectens* № 3. За период исследований спектр питания с ростом молоди осетра расширился почти в 2 раза, индекс наполнения колебался от 124,3 до

Таблица 6.2

Питание половозрелой стерляди

Показатель	р. Иртыш	р. Тавда	Ендырская протока
Состав пищи, % по массе:			
ручейники	92,9	50,4	15,8
мошки	< 0,1	12,0	26,1
хирономиды	1,8	32,1	52,4
веслоногие рачки	< 0,1	< 0,1	0,6
прочие	5,3	3,6	4,9
Средняя масса рыбы, г	112	206	270
Средняя длина тела, мм	310	349	379

Питание сеголетков осетра в р. Иртыш

Показатель	Дата					
	12–22.06	12.07	18.07	22.07	30.07	30.07*
Состав пищи, % по массе:						
ветвистоусые рачки	1,5	—	—	—	—	—
веслоногие рачки	62,3	< 0,1	< 0,1	—	—	< 0,1
ручейники	—	0,5	—	0,7	0,1	6,6
мошки	—	—	0,8	—	—	—
хинономиды	31,2	99,5	99,2	99,3	99,8	91,8
прочие	5,0	—	—	—	0,1	1,6
Индекс наполнения, ‰	213,5	167,5	148,7	132,0	124,3	120,0
Средняя масса рыбы, г	0,04	0,4	0,59	0,77	1,3	2,9
Средняя длина рыбы, мм	19	39	46	49	61	87

* Сеголетки осетра, выпущенные в р. Иртыш из прудов.

213,5 ‰, длина тела увеличилась в 3,2 раза, масса — в 3,5 раза (см. табл. 6.3). Индексы наполнения колебались от 30 до 412 ‰, длина тела увеличилась в 3,7–4,3, масса — в 78,1–80,6 раза.

Основную роль в питании молоди осетра Иртыша играет зообентос, доля беспозвоночных перифитона составляла от 0,8 до 3,5 % пищевого комка. Степень сходства состава пищи молоди осетра и стерляди, рассчитанная по индексу Шорыгина, составила 31 %, что свидетельствует о незначительном совпадении состава пищи и отсутствии конкуренции между сеголетками осетра и стерляди, нагуливающих в одной реке.

В выростных прудах Абалакского рыбозаводного завода пищевой спектр сеголетков осетра включал 41 вид беспозвоночных планктона, бентоса и перифитона. Основными кормовыми объектами из зоопланктона были крупные ветвистоусые рачки — *Daphnia longispina* и *D. pulex*, из зообентоса — *Ch. plumosus* и конхостраки, из зооперифитона — хинономиды *E. albipennis*, *G. glaucus*, *C. silvestris*. Для питания молоди осетра в прудах характерны резкие колебания в соотношениях потребления зоопланктона, зообентоса и зооперифитона. Так, доля зоопланктонных организмов в различные даты колебалась от 0,7 до 96,5 %, зообентоса — от 1,0 до 97,4 %, зооперифитона — от 1,3 до 97,5 % массы пищевого комка (рис. 6.3). Смешанный состав пищи и переход с одних кормовых объектов на другие определялся уровнем и динамикой развития короткоциклового прудового организмов.

Молодь осетра в прудах по сравнению с речной отличается более интенсивным ростом и перед выпуском в реку имеет большие показатели длины и массы тела. Сразу после выпуска в реку спектр ее пи-

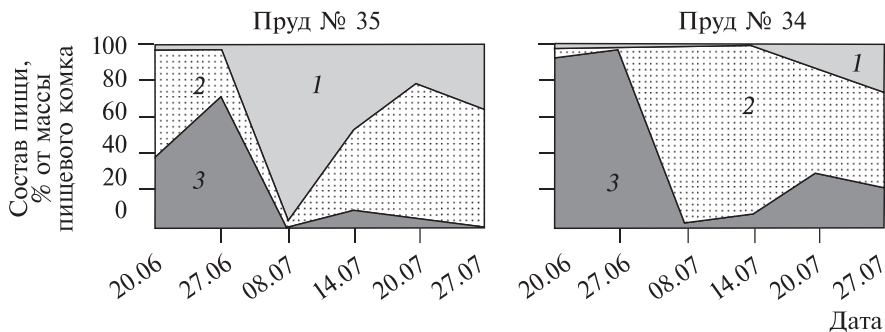


Рис. 6.3. Состав пищи молоди осетра в выростных прудах Абалакского рыбо-разводного завода (1988 г.).

1 — зоопланктон; 2 — зообентос; 3 — зооперифитон.

тания включает прудовые и речные организмы, имеет достаточно высокие показатели индексов наполненности (см. табл. 6.3). По мере ската в реке прудовые организмы из питания исчезают, спектр питания сокращается, индексы наполнения уменьшаются. Питание прудовой молоди при переходе на речные организмы имеет отличие от питания речной молоди, выражающееся в более широком спектре питания и потреблении более крупных организмов (см. табл. 6.3), что свидетельствует о быстрой адаптации прудовой молоди к речным условиям.

Таким образом, организмы зооперифитона играют важную роль в питании многих рыб Обь-Иртышского бассейна, особенно велико их значение в крупных реках, где наблюдается слабое развитие зообентоса. Из осетровых рыб наибольшее значение зооперифитон имеет в питании стерляди. Загрязнение крупных рек вызывает снижение численности ручейников или их полное исчезновение. Снижение плотности личинок ручейников, являющихся основным кормом стерляди в реках, приведет к сокращению кормовой базы этого вида рыб.

АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА СООБЩЕСТВА ЗООПЕРИФИТОНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРИФИТОНА В БИОИНДИКАЦИИ

Существует два основных направления оценки качества воды и ненарушенности системы: метод использования отдельных индикаторных организмов и метод рассмотрения биоты в целом. Использование индикаторных организмов применяется и в индексах (биотический Вудивисса, Гуднайта и Уитлея, Балушкиной и др.), а ряд показателей, рекомендованных ГОСТ 17.1.3.07-82 “Правила контроля качества воды водоемов и водотоков”, характеризует сообщества — общая численность, общая биомасса, количество групп. Один из самых интересных и результативных — биотический индекс Вудивисса, принцип его расчета оказался настолько удобным, что используется несколько модификаций этого индекса, с учетом фаун или типов водоемов в различных регионах [Скопцева, 1981; Ербаева и др., 1985; Пшеницына, 1986; Афанасьев, 2001; Семенченко, 2004].

В соответствии с Правилами контроля качества воды водоемов и водотоков, при расчетах гидробиологических показателей определяли общее число видов, массовые виды, общую численность и биомассу. Обращали внимание на плотность олигохет и нематод, так как по литературным данным известно [Скальская, 1990], что избыточное органическое загрязнение приводит к биологической экспансии в зооперифитоне олигохет (семейства наидид), а при воздействии токсических стоков наблюдается резкое сокращение видового разнообразия, уменьшение количественных характеристик и преобладание нематод.

Урбанизированные территории оказывают огромное воздействие на водную биоту, обусловленное в первую очередь загрязнением стоками как промышленного характера, так и хозяйственно-бытовыми, вызывающими трансформацию сообществ гидробионтов. Это и определило большое внимание, уделяемое городским водоемам [Афанасьев, 1996; Экология..., 1998; Силаева, Голубкова, 1999; Зинченко, 2002; Ляшенко, 2002; и др.]. Из водных объектов на территории городов наиболее уязвимы малые реки и озера. Большинство рек исчезают с поверхности земли или заключаются в коллекторы, превращаются в сточные канавы, заваливаются мусором.

Необходимо создание основ регионального экологического мониторинга, биологической оценки состояния малых рек, позволяющего не только прогнозировать результаты антропогенного загрязнения, но и управлять процессами восстановления биоты и поддержания устойчивого состояния водного объекта.

Исследования зооперифитона водоемов урбанизированной территории (г. Тюмень) проводили на трех озерах и четырех искусственных водоемах — трех карьерах и пруду ТЭЦ-1. Для сравнения пробы отбирали на водоемах вне зоны воздействия города — оз. Кучак и пруду сигового рыбководного хозяйства с нормальной минерализацией воды (время его существования — 4 года). Основные показатели развития зооперифитона обследованных водоемов приведены в табл. 7.1.

В состав беспозвоночных оз. Кучак входят гидры, турбеллярии и олигохеты, нематоды, пиявки (3 вида), брюхоногие моллюски (3 вида), мшанка, личинки ручейников (6 видов), жуков, поденок (3 вида), комаров-звонцов (хируномид) (12 видов). По численности (66,4 %) и биомассе (33,0 %) доминируют хируномиды. Высокое таксономическое разнообразие, присутствие таких индикаторов чистой воды, как личинки ручейников и поденок, невысокая плотность характерных для загрязненных вод нематод позволяет отнести водоем к классу удовлетворительно чистых (III), разряду слабо загрязненных (IIIб), поскольку, судя по численности олигохет, здесь присутствует слабое органическое загрязнение.

В зооперифитоне пруда сигового хозяйства найдены гидры, губка, мшанка, нематоды, турбеллярии, малощетинковые черви, водные клещи, ракушковые рачки, брюхоногие моллюски (2 вида), личинки сетчатокрылых, стрекоз (2), мокрецов, хируномид (15 видов). По численности доминирует группа хируномид (78,2 %), по биомас-

Таблица 7.1

Показатели зооперифитона городских водоемов и вне урбанизированной территории

Водоем	Число видов	$N_{\text{сред.}}$ экз./м ²	$V_{\text{сред.}}$ г/м ²	N , экз./м ² (%)	
				олигохет	нематод
оз. Кучак	39	11 285	6,64	2751 (24,4)	414 (3,7)
Пруд сигового хоз-ва	31	15 335	41,41	1779 (11,6)	100 (0,6)
Карьер:	11	2557	0,50	281 (11,0)	486 (19,0)
у школы № 6					
у школы № 44	12	2488	2,60	461 (18,5)	44 (1,8)
“Кристалл”	19	9032	4,56	1839 (20,4)	122 (1,4)
Пруд у ТЭЦ-1	13	47 648	655,13	16 346 (34,0)	17 544 (37,0)
оз. у ТЭЦ-2	23	5470	0,41	1999 (36,5)	1139 (20,8)
оз. Цимлянское	16	9592	13,98	998 (10,0)	3634 (38,0)
оз. возле учхоза	17	18 682	1,89	10 964 (59,0)	2692 (14,0)

се — губки (66,6 %). Высокое таксономическое разнообразие, плотность и биомасса зооперифитона, низкая численность олигохет и нематод (см. табл. 7.1) позволяют отнести этот водоем к классу удовлетворительной чистоты, разряду достаточно чистых.

Зооперифитон оз. Кучак и пруда сигового хозяйства (водоемов, находящихся вне города) отличается высоким таксономическим разнообразием (см. табл. 7.1). Суммарно на этих двух водоемах найдено 49 таксонов, на семи городских — 41 таксон беспозвоночных. Плотность и биомасса создаются здесь преимущественно личинками хирономид, что вообще характерно для озер [Протасов, 1994]. Численность олигохет и нематод низкая, причем доля олигохет несколько выше, чем нематод.

Исследования фауны обростаний проводили на семи городских водоемах: четырех техногенного происхождения (карьеры около школ № 6 и 44, “Кристалл” — ул. Таймырская, пруд у ТЭЦ-1) и трех озерах (Цимлянское, возле учхоза и возле ТЭЦ-2).

Зооперифитон карьера у школы № 6 имеет наименьшие показатели таксономического богатства (см. табл. 7.1), здесь найдены гидры, малощетинковые черви, нематоды, панцирные клещи, молодые особи брюхоногих моллюсков, пиявки, личинки мокрецов, молодые стадии личинок поденки, хирономиды (3 вида), также представленные в основном молодыми стадиями. Низкое таксономическое разнообразие, плотность и биомасса (см. табл. 7.1), преобладание у личинок амфибиотических насекомых молодых стадий свидетельствует об угнетенном состоянии, в котором находится биота водоема. Сходные параметры и видовой состав наблюдаются и у зооперифитона карьера у школы № 44 (см. табл. 7.1). Биота этих водоемов находится в стрессовом состоянии.

Карьер “Кристалл” (ул. Таймырская) имеет лучшие показатели качественного и количественного развития. Здесь в обростаниях ивы и рогоза кроме нематод и олигохет обитали два вида мшанок, водные клещи, пиявки, брюхоногие моллюски, личинки жуков, мокрецов и хирономид (10 видов). Личинки хирономид доминируют по численности (74,3 %) и биомассе (33,1 %).

Своеобразно сообщество зооперифитона пруда у ТЭЦ-1, собранное возле дренажной трубы. При низком таксономическом разнообразии здесь отмечены максимальные показатели плотности и биомассы беспозвоночных. Ложе пруда заполнено гниющей растительностью. Очевидно, население этого водоема находится под воздействием сильного органического загрязнения. На это указывают огромное количество олигохет (см. табл. 1), а также обильное разви-

тие на камыше и ободке дренажной трубы клубчатой мшанки (*Plumatella fungosa*) — β -мезосапробного вида, крупные колонии которого и дали большую биомассу. Обильное развитие этой мшанки было отмечено при повышении количества органического вещества в воде р. Ока [Жадин, 1964]. В пруду ТЭЦ-1 доминировали по численности нематоды (37,0 %) и олигохеты (34,0 %), по биомассе — мшанка (98,5 %). Высокая плотность нематод в зооперифитоне свидетельствует о существовании и токсического загрязнения.

Водоемы рекреационной зоны занимают промежуточное по развитию и структуре зооперифитона положение между водоемами промышленных зон и фоновыми. В зооперифитоне оз. Цимлянского найдено 16 видов беспозвоночных, в том числе гидры, нематоды, олигохеты, мшанка, панцирные клещи, пиявки, личинки стрекоз, поденок, ручейников, хирономид (5 видов). Личинки хирономид доминируют по численности (44,2 %) и биомассе (70,3 %). Большая плотность нематод (38,0 % от суммарной численности) и невысокое таксономическое разнообразие свидетельствуют о действии загрязнения на биоту озера, наличие в составе фауны личинок ручейника и стрекоз — о том, что загрязнение можно отнести к разряду умеренного.

В озере возле учхоза, очевидно, наиболее сильное воздействие на развитие зооперифитона оказывает органическое загрязнение, возможно, из-за гниющей растительности. Об этом свидетельствует обильное развитие олигохет (59,0 % суммарной численности) (см. табл. 7.1), по биомассе преобладали более крупные личинки хирономид (50,5 %).

Наибольшее таксономическое разнообразие зооперифитона среди озер урбанизированной территории наблюдается в озере возле ТЭЦ-2 — 23 вида (см. табл. 7.1). В зооперифитоне найдены гидры, мшанки (2 вида), нематоды, олигохеты, ракушковые рачки и *Sida crystallina*, панцирные клещи, личинки поденки, ручейника и хирономид (11 видов). Доминировали по численности олигохеты (36,5 %) и хирономиды (31,2 %), по биомассе — хирономиды (39,4 %) и олигохеты (23,6 %). Высокая доля олигохет в общей численности зооперифитона свидетельствует о присутствии органического загрязнения в озере.

Проведенные исследования зооперифитона водоемов урбанизированной территории (г. Тюмень) показали, что биота всех городских озер в большей или меньшей степени изменена по сравнению с водоемами вне города. Безусловно, на степень развития гидробионтов влияет размер водоема, его происхождение, глубина, степень развития макрофитов и ряд других факторов, но при всех различиях

прослеживается общая закономерность — наиболее благополучное состояние зооперифитона наблюдается в водоемах, находящихся на окраинных участках города, за исключением карьера “Кристалл”, за которым осуществляется уход и проводится периодическая чистка. Трансформация сообществ зооперифитона озер урбанизированной территории выражается в уменьшении таксономического богатства, по возрастанию плотности, преимущественно за счет массового развития олигохет и нематод.

Малые реки играют важнейшую роль в водообмене, так как на них приходится 90 % общей протяженности водотоков, и они являются ключевым звеном формирования гидрографической сети крупных рек. В результате антропогенного воздействия в силу особенностей гидрологического режима их население испытывает наиболее сильный стресс. Это определяет необходимость подробного изучения состава и структуры сообществ гидробионтов малых рек как в ненарушенных, так и в антропогенно трансформированных водотоках.

Исследования зооперифитона водотоков проводили на двух малых реках, притоках р. Тура, протекающих по территории г. Тюмень — Бабарынка и Тюменка, а также на р. Ук, среднее течение которой находится в черте города Заводоуковска. Река Ук, приток р. Тобол, только в средней части протекает через урбанизированную территорию и в основном загрязнителями являются хозяйственно-бытовые стоки.

Река Бабарынка берет свое начало с ложины у дороги на пос. Новорошино. Устье реки застроено жилыми домами и производственными зданиями, в верховья попадают стоки с полей. На р. Бабарынка в результате постройки ряда дамб образовано искусственное озеро площадью 16,6 га и несколько прудов, в которых интенсивно идут процессы самоочищения.

Река Тюменка образуется в виде двух ложин, на большей части своего течения русло пересыпано земляной насыпью с трубами для пропуска воды, русло канализировано, часть его заключена в трубы и находится под землей. Выход стока воды на поверхность наблюдается на двух участках, пробы отбирали в устьевой части реки. В реку попадают стоки промышленных предприятий, основными источниками загрязнения р. Тюменка были завод пластмасс, аккумуляторный завод, депо, банно-прачечное предприятие и жилые дома частного сектора.

Для сравнения приводятся данные развития зооперифитона в незагрязненных малых реках — Балахлей и участке р. Ук выше города (Ук-1). Зооперифитон фоновых участков богат: в р. Балахлей найдено 28 видов и таксонов более высокого ранга, в р. Ук выше горо-

да — 32. В обеих реках достаточно высокое разнообразие наблюдается в группе поденок и ручейников. Средние показатели плотности составили 21 154 (р. Балахлей) и 56 278 экз./м² (р. Ук-1), биомасса — соответственно 60,35 и 21,22 г/м². По численности в р. Балахлей доминируют группы, характерные для чистых вод, — личинки поденок (36,1 %), по биомассе — личинки ручейников (50,8 %) (табл. 7.2). В реке Ук по численности преобладали личинки хирономид (67,4 %), по биомассе — личинки ручейников (50,3 %).

В р. Ук на территории города (Ук-2) найдено 29 видов и таксонов более высокого ранга, в том числе гидры, мшанки, круглые и кольчатые черви, брюхоногие моллюски, ракушковые рачки, водные клещи, личинки жуков, поденок, ручейников и двукрылых. При достаточно высоком таксономическом разнообразии здесь значительно возрастает плотность олигохет и они становятся субдоминантной группой, по численности доминируют личинки хирономид (см. табл. 7.2). Основу биомассы создают личинки ручейников (52,1 %). Несмотря на одинаковую долю их в создании плотности и биомассы как в городе, так и выше него, численность личинок ручейников на городском участке снизилась в 1,8 раза по сравнению с фоновым, а плотность личинок поденок уменьшилась в 2,3 раза. Средняя численность составляла 34 424 экз./м², биомасса — 9,13 г/м².

В составе зооперифитона р. Бабарынка найдено 26 видов и таксонов более высокого ранга, в отличие от фоновых рек здесь отсут-

Таблица 7.2

Соотношение основных таксономических групп зооперифитона малых рек, %

Таксономические группы	Фоновые		Урбанизированной территории		
	Балахлей	Ук-1	Ук-2	Бабарынка	Тюменка
Nematoda	<u>0,8</u>	<u>3,3</u>	<u>1,1</u>	<u>18,2</u>	<u>66,8</u>
	0,02	0,1	0,1	0,2	4,7
Oligochaeta	<u>1,6</u>	<u>7,3</u>	<u>22,3</u>	<u>54,7</u>	<u>17,7</u>
	0,1	1,3	1,8	3,0	4,1
Ephemeroptera	<u>36,1</u>	<u>6,1</u>	<u>4,3</u>	0	0
	8,6	2,9	9,1		
Trichoptera	<u>18,6</u>	<u>4,6</u>	<u>4,3</u>	0	0
	50,8	50,3	52,1		
Chironomidae	<u>29,6</u>	<u>67,4</u>	<u>52,2</u>	<u>9,1</u>	<u>11,5</u>
	2,3	19,0	16,2	6,4	89,8
Прочие двукрылые	<u>1,0</u>	<u>9,9</u>	<u>0,3</u>	<u>15,7</u>	0
	2,5	25,0	0,1	83,3	
Прочие	<u>3,3</u>	<u>1,4</u>	<u>30,1</u>	<u>2,3</u>	<u>4,0</u>
	35,68	1,4	20,6	6,9	1,4

Примечание. Над чертой — по численности, под чертой — по биомассе.

ствуют личинки поденок и ручейников. Эти таксоны и ряд видов хириноид, чувствительных к загрязнению, заменились видами эврибионтными, выдерживающими достаточно высокую органическую нагрузку, что отражается и в структуре доминирующих групп — по численности здесь доминируют малощетинковые черви (54,7 %), по биомассе — личинки мошек (83,3 %). На этой реке отмечены наибольшие показатели численности (148 761 экз./м²) и биомассы (117,05 г/м²). Высокая степень органической нагрузки стимулирует увеличение продукции, но вызывает значительное снижение индекса Шеннона, а также увеличение плотности беспозвоночных, характерных для загрязненных водоемов — нематод и малощетинковых червей. В целом сложилось сообщество, достаточно богатое в видовом отношении, но несколько упрощенное по структуре, в котором преобладают организмы, способные утилизировать большое количество попадающих органических веществ, что соответствует концепции А.Ф. Алимова [1989].

В зооперифитоне р. Тюменка найдено 10 видов и таксонов более высокого ранга, в основном они представлены кольчатыми и круглыми червями, веслоногими рачками и личинками насекомых из отряда двукрылых. Камни и ветки ивы обильно покрыты бактериальными хлопьями. Плотность организмов достаточно высока — в среднем составляет 111 120 экз./м², в основном за счет массового развития нематод, которые доминируют по численности (66,8 %), основу биомассы (в среднем 14,51 г/м²) создают крупные личинки рода *Chironomus* (83,5 %). Аналогичная картина наблюдалась в загрязненных участках р. Рауна, где личинки *Chironomus* в массе развиваются в обрастаниях камней [Гидробиологический режим..., 1981]. Отмечено присутствие только личинок *Chironomus* в сильно загрязненной р. Чапаевка [Зинченко, 2002]. Отражением упрощения структуры сообщества является не только снижение таксономического богатства, но и индекса Шеннона, который в этой реке имеет наименьшее значение — 1,7 бит/экз. В Тюменке отмечена максимальная плотность нематод (74 266 экз./м²) и малощетинковых червей сем. Tubificidae (8656 экз./м²), которые скорее характерны для бентоса. По сравнению с Бабарынккой в р. Тюменка значительно снизилась плотность малощетинковых червей сем. Naididae, в воде присутствуют вещества, подавляющие развитие этой группы беспозвоночных. Такое соотношение численности нематод и найдид в зооперифитоне характерно для водоемов, подвергшихся сильному токсическому воздействию, и встречалось в наиболее загрязненных озерах г. Тюмени. Аналогичные сообщества наблюдались и

в малых реках г. Череповец — Серовка, Ягорба, на отдельных участках р. Латка, такой тип структуры сообщества И.А. Скальская [2002] назвала «техногенным».

Из трех рек, протекающих по городской территории, в наиболее благополучном состоянии находятся Ук и Бабарынка. Состав и структура сообществ обеих рек имеет ряд сходных черт. Чувствительные к загрязнению личинки ручейников и поденок исчезают либо их плотность резко сокращается, выпадает ряд видов хирономид, они заменяются эврибионтными видами. Складывается сообщество, достаточно богатое в видовом отношении, но несколько упрощенное по структуре, в нем часто по численности доминируют олигохеты, по биомассе — личинки мошек. Для сообщества характерна высокая плотность и биомасса.

Сравнение трофической структуры сообщества показывает, что и здесь наблюдается значительное упрощение. Так, в реках Балахлей и Ук по биомассе доминирует группа собирателей, но достаточно высока и доля хищников. В городских реках, подвергшихся сильному антропогенному воздействию, складывается в трофическом отношении монодоминантное сообщество — в р. Бабарынка 83,3 % биомассы создают фильтраторы, в р. Тюменка 95,6 % — собиратели-детритофаги.

Анализируя полученные материалы, можно выделить основные направления трансформации малых рек на урбанизированной территории под влиянием техногенного загрязнения:

— исчезновение беспозвоночных, чувствительных к антропогенным нагрузкам и имеющих длинные циклы развития;

— массовое развитие беспозвоночных с высокими адаптивными возможностями к экстремальным условиям среды — в основном нематод, малощетинковых червей и короткоциклового вида хирономид;

— упрощение таксономической и трофической структуры ценозов.

Малые реки сельскохозяйственной зоны подвергаются наиболее сильному антропогенному воздействию в местах расположения ферм и деревень. Обычно это воздействие имеет характер органического загрязнения [Калинин и др., 1998]. Проведенный расчет класса качества воды показал, что из 13 обследованных малых рек к классу чистых и очень чистых по индексу Вудивисса относится 85 %, а по индексу Гуднайта — УITLEЯ — 77 % (рис. 7.1). В III класс (умеренно загрязненные) попадают по значениям индекса Гуднайта — УITLEЯ реки Турба, Бешкиль и Чушимка, по индексу Вудивисса — Бегила, Чушимка и Бируль. К IV классу (загрязненные) по ин-

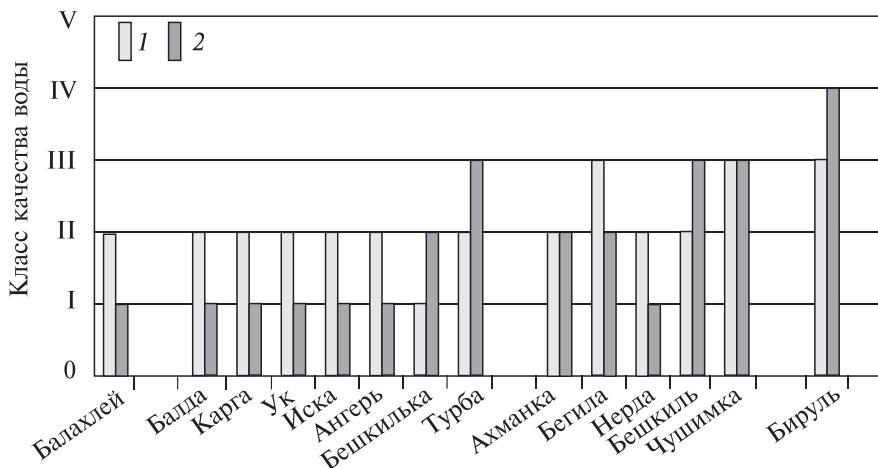


Рис. 7.1. Значения класса качества вод по индексам Вудивисса (1) и Гуднайта и Уитлея (2) в малых реках.

дексу Гуднайта — Уитлея относится р. Бируль. Рассмотрим изменения основных групп, влияющих на значения этих индексов.

Индекс Вудивисса зависит как от разнообразия групп, так и, в большей степени, от присутствия групп — индикаторов чистой воды: веснянок, поденок и ручейников. Личинки веснянок в равнинных малых реках юга Западной Сибири встречаются крайне редко и использование их в биоиндикации нецелесообразно. На рис. 7.2 видно, что личинки поденок обитают во всех реках. Это и вызывает

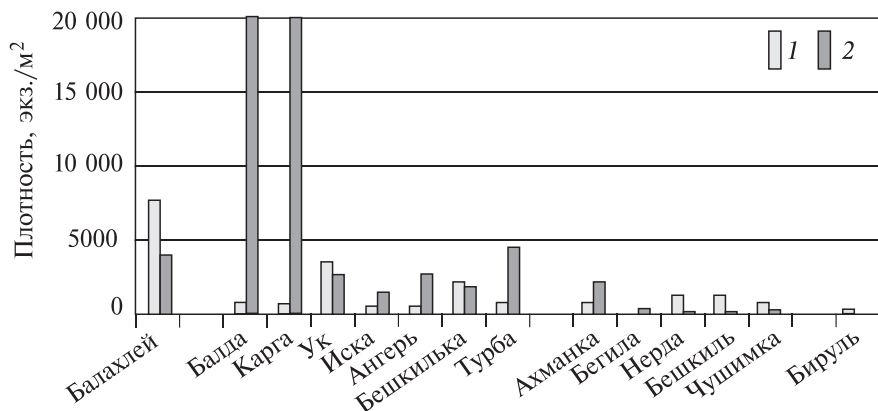


Рис. 7.2. Плотность личинок поденок (1) и ручейников (2) в малых реках.

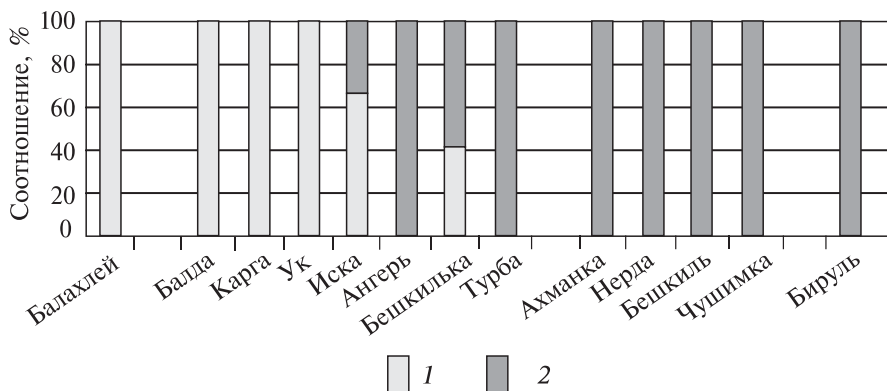


Рис. 7.3. Соотношение личинок поденок родов *Heptagenia* (1) и *Caenis* (2) в малых реках.

некоторое завышение значений индекса в загрязненных водах. На рис. 7.3 видно, что наибольшее значение в чистых водах имеют поденки рода *Heptagenia*, исчезающие из загрязненных водоемов, где появляются и при нарастании загрязнения доминируют личинки рода *Caenis*. Таким образом, при расчете индекса Вудивисса в нашем регионе нельзя учитывать личинок рода *Caenis*. Индекс Гуднайта — Уитлея базируется на доле олигохет от суммарной численности всех организмов, на рис. 7.4 видно увеличение доли олигохет по мере ухудшения экологического состояния.

Очень интересно было проследить соотношение по численности личинок подсемейств Chironominae и Orthocladiinae. Оно лежит в основе индекса Балускиной, которая отмечала, что при загрязнении

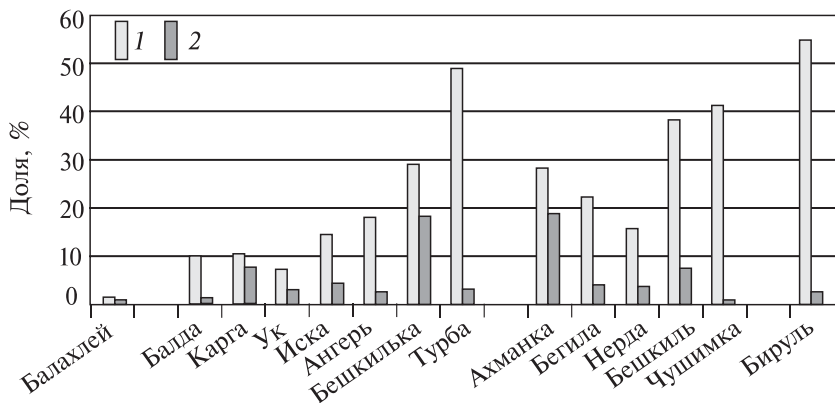


Рис. 7.4. Доля численности олигохет (1) и нематод (2) в малых реках.

водоема возрастает плотность личинок подсемейства Chironominae и снижается Orthoclaadiinae, что было выявлено и при наших исследованиях на малых реках сельхоззоны. В чистых реках из хирономид доминируют представители родов *Cricotopus* и *Trissocladius*, в загрязненных отмечено массовое развитие *Dicrotendipes nervosus* и *Glyptotendipes glaucus*.

Особенность трансформации сообществ зооперифитона малых рек — сходство с перестройкой в загрязненных озерах, а не в крупных реках. Под влиянием загрязнения как в озерах, так и в малых реках плотность организмов и часто биомасса не снижаются, а возрастают. Плотность организмов увеличивается за счет массового развития нематод и олигохет, причем в местах сильного загрязнения численность нематод превышает плотность олигохет.

Для рек I класса вод (очень чистые) характерно высокое таксономическое богатство, доминирование по численности личинок поденок, по биомассе — личинок ручейников. В группе хирономид преобладают виды подсемейства Orthoclaadiinae. Плотность и биомасса высокие. — Река Балахлей.

Для рек II–III класса вод (чистые — умеренно загрязненные), с небольшой нагрузкой органическим загрязнением, наблюдается доминирование по численности личинок ручейников или хирономид, по биомассе преобладают личинки ручейников или мошек. Таксономическое богатство, плотность и биомасса остаются высокими, но снижается плотность личинок поденок. Численность ручейников и хирономид может быть выше, чем в реках I класса. В группе хирономид преобладают виды подсемейства Orthoclaadiinae. — Реки Ук, Карга, Балда, Бабарынка, Иска, Ангирь, Турба.

Для рек IV класса вод (загрязненные) наблюдается выпадение большинства видов поденок, кроме рода *Caenis*, ручейников, исключая семейство Hydroptilidae, снижение видового богатства или замена чувствительных к загрязнению видов на более выносливых. Численность и биомасса высокие, но по численности преобладают личинки хирономид подсемейства Chironominae и олигохеты, плотность которых резко возрастает. Основу биомассы обычно создают личинки хирономид подсемейства Chironominae, реже — брюхоногие моллюски. — Реки Нерда, Бешкиль, Чушимка, Бегила, Ахманка.

В реках V класса вод (грязные) таксономическое богатство и плотность организмов снижается, по численности доминируют олигохеты. Высокие значения биомассы могут быть только в присутствии крупных колониальных беспозвоночных — губок и мшанок, в остальных случаях преобладают личинки подсемейства Chironominae, при этом отмечены низкие значения биомассы. — Река Бируль.

Реки VI класса вод (очень грязные) отмечены только на урбанизированной территории, стоки носят токсический характер. Таксономическое богатство низкое. Плотность организмов достаточно высока, в основном за счет массового развития нематод, которые доминируют по численности, основу биомассы создают крупные личинки рода *Chironomus*. — Река Тюменка.

Малые и средние реки зоны северной, средней тайги и тундры отличаются низкой трофностью и относятся к мезо- и олиготрофным водоемам. Этим объясняются невысокие показатели их продуктивности при достаточно высоком таксономическом богатстве. Наиболее обычны для этих рек органическое и нефтяное загрязнения. Для рек, не подвергшихся воздействию загрязнения, характерно высокое богатство хирономид подсемейства *Orthoclaadiinae*, присутствие личинок веснянок, поденок и ручейников. Типичным притоком Оби, достаточно длительное время подвергавшимся загрязнению нефтью при авариях на трубопроводах, является Ватинский Еган. Исследование зооперифитона на этой реке проводилось на четырех станциях, охватывающих верхнее (ст. 4), среднее (ст. 5 и 7) и нижнее (ст. 19) течение, попадающее в зону подпора Оби. На всем протяжении реки найдено 40 видов, включающих гидр, мшанку, нематод, малощетинковых червей, пиявок, ракообразных, брюхоногих моллюсков, водяных клещей, личинок веснянок, поденок, ручейников, мокрецов, комаров-звонцов.

В верховьях реки найдено 20 видов, здесь встречались гидры, бокоплавы, личинки веснянок, ручейников и хирономид. По численности доминировали личинки хирономид (62,6 %), по биомассе — крупные личинки веснянок (70,3 %). Из хирономид наиболее богато представлено подсемейство *Orthoclaadiinae*. Биотический индекс Вудивисса имел наибольшие для реки значения — 7 (рис. 7.5). Среднее течение реки наиболее подвержено нефтяному загрязнению, здесь отмечены наименьшие показатели видового разнообразия и биотического индекса Вудивисса (см. рис. 7.5). На ст. 5, находящейся в начале зоны интенсивного загрязнения, еще встречаются личинки ручейников, найдены 8 видов хирономид, мокрецы, наидиды и нематоды. На ст. 7 найдены только малощетинковые черви, единично — молодые особи *Valvata* и 6 видов хирономид. Интересно отметить, что на обеих станциях, находящихся в загрязненной зоне, хирономиды представлены только видами подсемейства *Orthoclaadiinae*, которые доминируют по численности и биомассе. Для нижнего течения характерно снижение концентрации нефтяных углеводородов (НУВ) в результате процессов самоочищения, разбавления водой

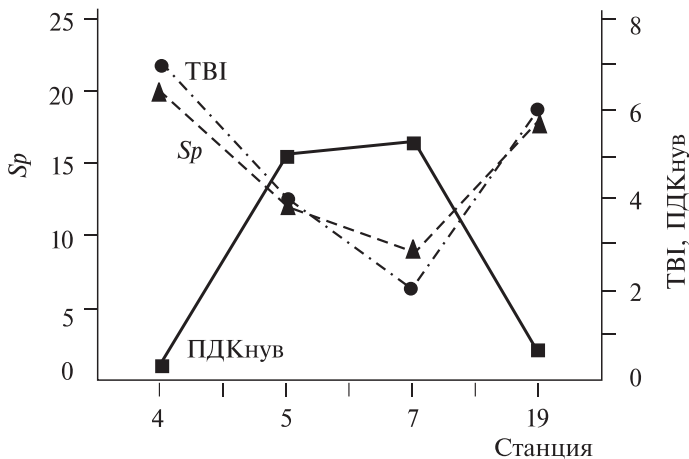


Рис. 7.5. Динамика таксономического богатства перифитона (*Sp*), индекса Вудивисса (ТВИ) и ПДКнуб в р. Ватинский Еган.

чистых притоков и промывом во время половодья водой Оби. Беспозвоночные обрастаний были представлены 18 видами, в том числе 10 видов хирономид, гидры, мшанка, малощетинковые черви, пиявки, брюхоногие моллюски, клещи, поденки, ручейники. По численности и биомассе преобладали личинки хирономид, среди которых наиболее многочисленными были личинки подсемейства *Chironominae* (5 видов) — 80 % суммарной плотности комаров-звонцов. Биотический индекс Вудивисса для этого участка реки был достаточно высок — 6 (см. рис. 7.5).

Сравнение участков реки с различной нагрузкой НУВ позволяет сделать вывод, что наиболее хорошо отражает степень загрязнения видовое разнообразие и биотический индекс Вудивисса. Никак не отражает степень загрязнения индекс Балушкиной, а также индекс разнообразия, рассчитанный по Шеннону, который изменялся незначительно от 3,5 (ст. 4) до 3,2 (ст. 5 и 7) и 3,3 (ст. 19).

Реки Пульпу-Яха и Ханупы-Яха — притоки р. Пур — протекают через территорию Суторминского нефтяного месторождения. На обеих реках экспериментальные субстраты устанавливались на 36 дней на двух станциях: ст. 1 — выше зоны месторождения, ст. 2 — в зоне месторождения. На р. Пульпу-Яха за период исследований найдено 28 видов и таксонов более высокого ранга. На обеих станциях реки доминировали личинки хирономид (62,5–97,5 % численности и 90,1–90,9 % биомассы). Количество видов, индекс Шеннона, плот-

ность и биомасса несколько выше на ст. 2. Индекс видового сходства (по Серенсену) между станциями 1 и 2 был невысоким (0,55). На ст. 2 (в зоне месторождения) из зооперифитона исчезли личинки ручейников и веснянок, а в доминирующие комплексы этих двух участков реки входят разные виды.

На р. Ханупы-Яха найдено 27 видов и таксонов более высокого ранга. На обеих станциях также доминировали хирономиды (76,8–97,2 % численности и 79,8–94,1 % биомассы). На ст. 2 (в зоне месторождения), как и в случае с р. Пульпу-Яха, из сообщества исчезают личинки ручейников и веснянок. Видовой состав более разнообразен вне зоны месторождения (ст. 1), здесь же отмечены более высокие показатели индекса Шеннона, выравненности и количественного развития зооперифитона. Индекс видового сходства (по Серенсену) между станциями 1 и 2 имел невысокие значения (0,4). Выше зоны месторождения комары-звонцы представлены только подсемейством Orthoclaadiinae (13 видов и форм), а в зоне месторождения появляются представители хирономин и таниподин. В зоне месторождения у всех ортокладин снизилась численность, кроме *Brillia longifurca* — плотность ее популяции увеличилась в 11,6 раза. На ст. 2 возросло в 70 раз количество нематод и в 6 — наидид. Перестройка сообщества сказалась и на изменении доминирующих комплексов.

Из всех исследованных северных водотоков самый низкий уровень трофности характерен для небольших ручьев родникового питания. В ручьях преобладают личинки хирономид подсемейства Orthoclaadiinae, численность и биомасса низкие, но в ручье у пос. Салемал под влиянием стоков животноводства, вызывающих увеличение органической нагрузки и уровня трофности, появляются совершенно нетипичные для ручьев виды подсемейства Chironominae: *Paratanytarsus quintuplex* и *Glyptotendipes glaucus*, резко возрастают плотность (в 5,6 раза) и биомасса (в 10,4 раза) зооперифитона, но происходит небольшое снижение индекса Шеннона (с 2,81 до 2,36 бит/экз.).

Установлено, что зооперифитон рек северной тайги и тундр, имеющих низкий трофический статус, на органическое загрязнение реагирует увеличением таксономического богатства, а также сменой доминирования личинок хирономид подсемейства Orthoclaadiinae на представителей подсемейства Chironominae, увеличением плотности и биомассы. Нефтяное загрязнение вызывает снижение таксономического разнообразия, выпадение чувствительных личинок веснянок, поденок и ручейников, но снижения численности и разнообразия личинок хирономид подсемейства Orthoclaadiinae не отмечено.

но. На устойчивость ряда видов этого подсемейства к загрязнению указывает Т.Д. Зинченко [2002], в частности, в месте сброса стоков нефтехимического комбината она отмечает присутствие *Parasmittia carinata* Strenzke. Этот вид найден нами и в Оби на деревянных понтонах, пропитанных нефтью, в старом речпорту г. Нижневартовска (сентябрь 1992 г.).

Несколько другой характер носит при загрязнении трансформация сообществ зооперифитона в крупных реках. Под влиянием загрязнения в них наряду со снижением таксономического богатства идет уменьшение суммарной плотности и биомассы. Исследования р. Тура проводили в черте г. Тюмени (створ 1 — у верхней границы — район Верхнего Бора — водозабора Метелево; створ 2 — центральная часть — около пешеходного моста; створ 3 — река перед выходом из города — район РЭБ — пос. Антипино). За все годы исследований на трех створах р. Тура найдено 52 вида и таксона более высокого ранга, в том числе 2 вида мшанок, 3 — поденок, 5 — ручейников и 28 видов и форм хирономид. Максимальное таксономическое разнообразие отмечено на 1-м створе (40 таксонов), несколько меньше на 3-м (37) и наименьшее количество таксонов — на 2-м (28). Таксономический состав качественных проб 1990 г. и количественных 1995 г. оставался близким. Значительная перестройка сообществ, вызвавшая и изменение таксономического разнообразия, наблюдалась в 2000 г. (табл. 7.3). Колебания показателей видового разнообразия зооперифитона и его количественного развития свидетельствуют о неустойчивости сообществ на всех участках реки, находящихся в городе (см. табл. 7.3). Здесь на естественные внутри-сезонные и межгодовые колебания накладываются изменения видового разнообразия, численности и биомассы организмов под влиянием сбросов стоков предприятий.

На ст. 1, расположенной выше города, в районе водозабора, влияют стоки сельскохозяйственных и промышленных предприятий, в том числе расположенных за пределами Тюменской области. В целом этот участок отличается относительно высоким таксономическим богатством, здесь найдены 2

Таблица 7.3

**Основные показатели зооперифитона
р. Тура**

Показатели	Год	Створ		
		1	2	3
Число <i>Sp</i>	1995	24	5	24
	1996	14	9	15
	2000	32	24	20
HN, бит/экз.	1995	1,92	1,56	2,00
	1996	2,33	1,67	1,92
	2000	3,30	2,60	1,68
$N_{\text{сред}}$, экз./м ²	1995	14 812	858	18 029
	1996	1290	2511	7859
	2000	22 896	40 889	73 739
$B_{\text{сред}}$, г/м ²	1995	5,85	2,41	4,31
	1996	1,33	3,38	1,03
	2000	13,30	32,61	7,66

вида поденок и 2 вида ручейников. Станция 1 по показателям зооперифитона в 1995 г. относилась к классу удовлетворительной чистоты, а в 1996 г. здесь в весенний период произошел сдвиг в слабо умеренно загрязненную зону.

Наиболее подвержен загрязнению участок реки в центре города (створ 2), куда попадают стоки ряда городских предприятий. Здесь отмечено минимальное видовое разнообразие и количественное развитие в 1995 г., а весной 1996 г. в связи с низким паводком и уменьшением сбросов городских предприятий началось восстановление фауны перифитали, впервые появились личинки поденок, увеличилось количество видов хирономид. Одновременно возросли общая численность (до 4872 экз./м²) и биомасса (до 6,73 г/м²), качество воды по показателям зооперифитона сдвинулось с сильно загрязненной в умеренно загрязненную зону. В летний и осенний периоды 1996 г. снова наблюдалось снижение видового богатства (4 вида) и показателей количественного развития (150 экз./м² и 0,03 г/м²), воду можно отнести к категории сильно загрязненной. Анализ вод р. Тура, проведенный на различных тест-объектах [Цой, Пак, 1996], показал высокую мутагенную активность именно в районе ст. 2, подвергающейся воздействию сточных вод аккумуляторного и электрохимического заводов, фанерного комбината и овчинно-меховой фабрики.

Для нижнего участка реки на выходе из города (створ 3) характерно относительно высокое видовое разнообразие и количественное развитие в 1990, 1995–1996 гг. (см. табл. 7.3). В 1995 г. здесь были найдены 2 вида ручейников, а в 1996 г. впервые встречены небольшие колонии мшанок *P. articulata* и *P. repens*. Численность, биомасса, а также видовое разнообразие были, как и на ст. 1, ниже в 1996 г. Этот участок реки можно отнести к категории умеренно загрязненной. Полученные результаты полностью совпадали с данными гидрохимии, цитогенетики и токсикологии [Цой, Пак, 1996; Романова, 1997].

Значительные изменения в составе и структуре сообществ зооперифитона произошли в 2000 г. В предыдущий период личинки ручейников присутствовали в зооперифитоне р. Тура, но это был единственный участок крупной реки, где личинки ручейников не входили в доминирующий комплекс. В 2000 г. на створах 1 и 2 они уже доминировали по биомассе, основу создавали 3 вида — *H. ornatula*, *N. bimaculata* и *B. subnubilus*, возросло таксономическое разнообразие, показатели индекса Шеннона, плотности и биомассы (см. табл. 7.3). На более загрязненном створе 2 наблюдался более интенсивный рост личинок ручейников *H. ornatula* (в конце августа их средневзвешенная длина на створе 1 составила 5,3 мм, на створе 2 —

5,7 мм), в этот период только на створе 2 встречались куколки ручейника, но в домиках были найдены мертвые куколки. Возможно, загрязнение стимулирует рост личинок ручейников, но нарушает механизмы метаморфоза насекомого, что и привело к гибели куколок.

На нижнем участке р. Тура, на выходе из города (створ 3), в 2000 г. наблюдали наименьшее видовое богатство, личинки ручейников встречались единично, отмечено снижение индекса Шеннона, значительное возрастание суммарной численности связано с массовым развитием олигохет — возможно сильное органическое загрязнение. Если в предыдущие годы доминирующей группой на этом участке реки были личинки хирономид, то в 2000 г. преобладали малощетинковые черви. Возле пос. Антипино для зооперифитона характерны крайне низкие значения суммарной плотности и биомассы, что может свидетельствовать и о токсическом загрязнении этого участка р. Тура. Таким образом, в последнее время отмечается значительное улучшение показателей развития зооперифитона на створах 1 и 2, ухудшение — на створе 3. На створы, очевидно, воздействуют различные источники загрязнения, что и определяет отсутствие синхронности в изменениях состава и структуры сообществ зооперифитона реки в пределах воздействия городской территории.

Река Ишим подвергается на территории России сильному антропогенному воздействию в районе крупного населенного пункта — г. Ишим. Сточные воды, прошедшие очистку на городских очистных сооружениях, при сбрасывании в реку, по мнению О.Е. Токарь [2003], можно охарактеризовать как недостаточно очищенные, в них наблюдается превышение ПДС по аммонийному азоту, нитритам, нефтепродуктам, фосфатам, железу, сульфатам, легкоокисляемой органике. Исследования беспозвоночных перифитона, проведенные на фоновом створе выше города (пос. Ильинка), а также в 15–20 м ниже сброса с очистных сооружений (осуществляется с левого берега), показали значительные изменения состава и структуры зооперифитона. В наиболее благополучном состоянии находился створ около пос. Ильинка (фон), здесь отмечены наибольшие показатели численности, биомассы, числа таксонов. Биотический индекс Вудивисса колеблется от 4 до 6, что соответствует IV–III классу качества воды (загрязненные — умеренно загрязненные). Доля нематод (0,5 %) и олигохет (1,0 %) в создании численности незначительна, ручейников — более высокая (8,0 %), они представлены видами, типичными для крупных рек — *Hydropsyche ornatula*, *Brachycentrus subnubilus* и *Neureclipsis bimaculata*. В среднем по численности (82,7 %) и по биомассе (52,8 %) доминируют личинки хирономид (преобладают виды *Rheota-*

nytarsus, *Polypedilum convictum* и *Cricotopus algarum*) и ручейников (30,2 % биомассы). В пробах на течении доля личинок ручейников увеличивается до 56,7 %, так же как и поденок — 27,8 % общей биомассы.

Для створа ниже сброса сточных вод характерны самые низкие показатели обилия зооперифитона р. Ишим, по сравнению с фоновым участком в 3 раза снижена численность, в 3,3 раза — биомасса. Возле левого берега (место сброса сточных вод) значения индекса Вудивисса колеблются от 2 до 4 (V–IV класс, грязные — загрязненные), доля олигохет — от 19,0 до 31,7 %. Ручейники и поденки возле сброса отсутствуют. Основу численности и биомассы создают личинки хирономид. Возле правого берега показатели индекса Вудивисса равны 6 (III класс качества воды, умеренно загрязненные), появляются личинки поденок и ручейников, доля олигохет составляет 4,3 %, по численности доминируют личинки хирономид (71,7 %), по биомассе — поденки (88,2 %).

Для Оби наиболее характерно нефтяное загрязнение, которое поступает в основном из притоков [Экологическое состояние..., 1993]. По данным гидрохимии [Уварова, 1989, 1995; Экологическое состояние..., 1993], наиболее загрязнено среднее течение Оби, а в нижнем — район пос. Перегребное, куда по притокам попадают НУВ с месторождений объединений “Талинскнефть” и “Красноленинскнефтегаз”. Зооперифитон, собранный в Оби в летний период, хорошо отражает картину загрязнения реки. Пробы отбирали на 6 створах Нижней Оби (расстояние по лоцманской карте от устья: створ № 1 — 220-й километр, пос. Аксарка; № 2 — 538-й километр, пос. Азовы; № 3 — 703-й километр; № 4 — 835-й километр, пос. Перегребное; № 5 — 865-й километр, пос. Шеркалы; № 6 — 1064-й километр, пос. Урманый) и 6 створах Средней Оби (№ 7 — 1345-й километр; № 8 — 1365-й километр, выше пос. Лямин; № 9 — 1480-й километр, г. Сургут; № 10 — 1500-й километр; № 11 — 1680-й километр, г. Нижневартовск; № 12 — 1695-й километр). Резкое снижение ряда показателей на створах 4, 5, 9 и 11 не может быть объяснено ни характером субстрата, ни доминирующими группами. Степень развития зооперифитона на этих участках реки очень хорошо отражает загрязнение Оби нефтепродуктами. Наибольшее загрязнение наблюдается в районе пос. Перегребное (створ 4), городов Сургута (створ 9) и Нижневартовска (створ 11). Оно вызывает резкое снижение видового разнообразия, суммарной численности и биомассы, численности личинок ручейников и индекса Вудивисса (рис. 7.6, 7.7). Наибольшие показатели видового богатства, численности и

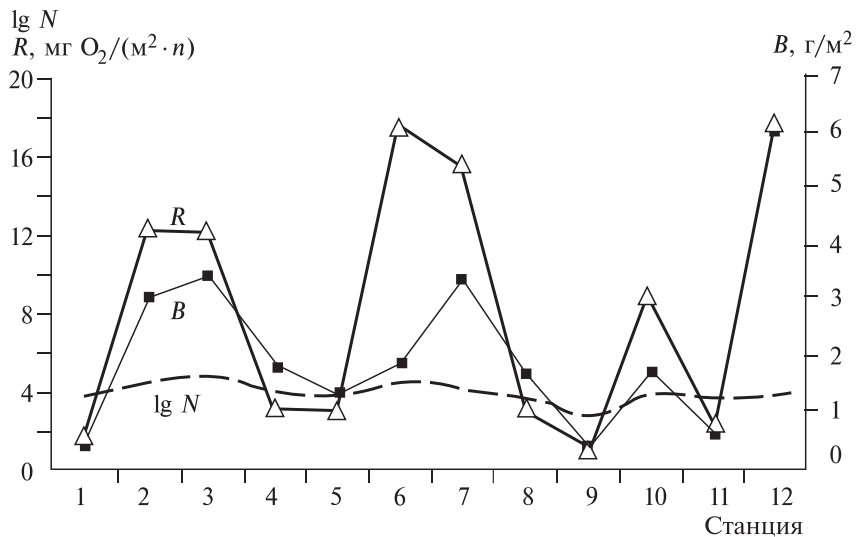


Рис. 7.6. Динамика численности (N), биомассы (B) и потребления кислорода (R) зооперифитона на различных участках нижнего (створы 1–6) и среднего (7–12) течения Оби.

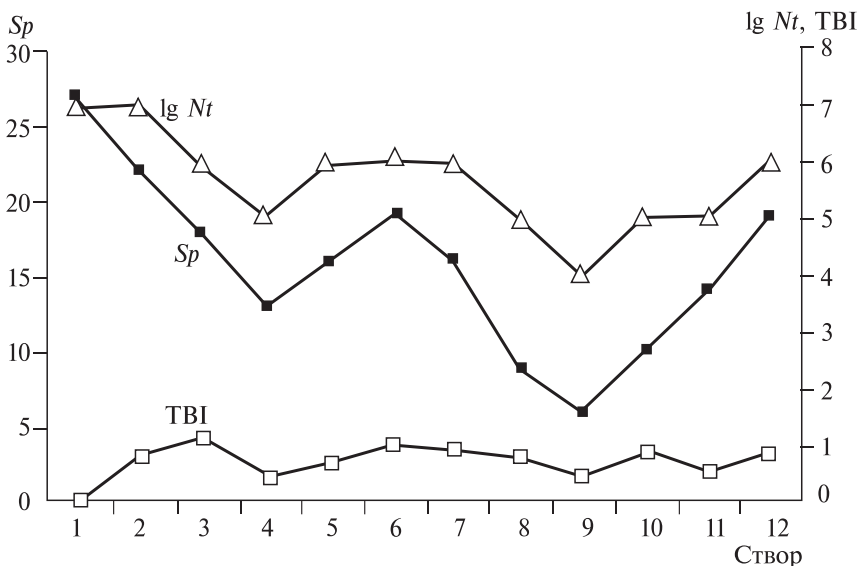


Рис. 7.7. Динамика численности личинок ручейников (Nt), таксономического богатства (Sp) и индекса Вудивисса (ТБИ) на различных участках нижнего (створы 1–6) и среднего (7–12) течения Оби.

биомассы наблюдали на самом верхнем створе — в 15 км выше г. Нижневартовска (створ 12), минимальные — в районе г. Сургута — это единственный участок, где по численности доминировали нематоды. Участки реки возле городов Нижневартовск и Сургут подвержены сильному загрязнению, вызывающему снижение численности личинок ручейников и индекса Вудивисса. Из-за отсутствия доминанта на наиболее бедном в качественном и количественном отношении створе 9 (речпорт г. Сургут) индекс Шеннона и эквитабельность имели высокие значения. Под влиянием загрязнения в крупных реках происходит снижение количества таксонов, суммарной численности и биомассы, плотности и биомассы личинок ручейников, показателей индекса Вудивисса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования зооперифитона проводятся пока в значительно меньших масштабах, чем зоопланктона и зообентоса. Представленные в монографии обобщенные многолетние широкомасштабные материалы по зооперифитону Западной Сибири — первые в Азиатской части России, как представляется, внесут вклад в изучение этой экологической группировки гидробионтов, а также ее роли в водных экосистемах. Автор надеется, что рассмотренные аргументы, приведенные по ряду спорных моментов, касающихся концепций экологических группировок гидробионтов, отвечают на некоторые вопросы дискуссионного характера, в последнее время достаточно активно обсуждающихся в научной литературе.

Фауна перифитона Западной Сибири, особенно амфибиотических насекомых, отличается разнообразием. По сравнению с равнинными водоемами Европы в Западной Сибири значительно более разнообразно представлены ручейники, велика их роль в сообществах лотических водоемов. Особенности района исследования — высокая заболоченность водосбора, длительный подледный период, ежегодный дефицит кислорода (замор) в конце подледного периода и т.д. — делают Западно-Сибирскую равнину барьером для проникновения видов из территорий с отличающимся режимом — из Европы и Восточной Сибири. Это, видимо, основная причина небольшого числа видов-вселенцев, в основном их появление и создание жизнеспособных популяций приурочено к водоемам-охладителям, имеющим более благоприятные температурный и кислородный режимы. Фаунистический состав исследованной территории пополнен списком колониальных беспозвоночных.

На развитие зооперифитона влияют характер субстрата, ориентация его в пространстве, температура, глубина, загрязнение. Выявлено, что степень воздействия одних и те же факторов различается в разных водоемах. Так, на формирование зооперифитона в лотических водоемах оказывают влияние преимущественно течение и глубина погружения, в лентических — химический состав субстратов, в водоемах-охладителях — термический режим. Изучение начальных

стадий сукцессии зооперифитона показало, что с наибольшей скоростью заселение проходило в реке и протоке, в пруду. В лотических условиях отмечено также максимальное развитие зооперифитона — видового богатства, разнообразия, плотности, биомассы. Переход от ювенильного к зрелому сообществу наступает раньше в лотических водоемах, для них характерны и наиболее высокие показатели видового богатства и разнообразия.

Для водоемов Западной Сибири характерно высокое биоценотическое разнообразие, а также преобладание сообществ с доминированием амфибиотических насекомых. Преобладающее число зооценозов и их разнообразие, максимальные биомассы всех типов сообществ отмечены в текущих водоемах.

Перифитонные беспозвоночные представлены различными трофическими группами, наибольшее значение имеют собиратели и фильтраторы. Большинство из них, в том числе и личинки ручейников, питаются водорослями и являются важной ступенью при переходе энергии с автотрофного на гетеротрофный уровень. Зооперифитон играет существенную роль в питании многих рыб региона, а у стерляди в крупных реках беспозвоночные перифитона являются главным компонентом пищи.

Результаты проведенных исследований по влиянию загрязнения показали направленность и особенности трансформации зооперифитона крупных и малых рек и озер Западной Сибири. Представлена схема изменений структуры сообществ зооперифитона, позволяющая проводить биоиндикационный мониторинг качества поверхностных вод водотоков.

Дальнейшие исследования зооперифитона как в еще неизученных районах, так и с применением новых методик, в частности с использованием легководолазной техники, идентификация до вида ряда не определявшихся автором групп беспозвоночных, позволят значительно расширить знания о водных экосистемах Западной Сибири.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Алексеев В.А. Система токсобности и ее место в унифицированной системе качества вод СССР // Водн. ресурсы. — 1984. — № 5. — С. 76–87.

Александров Б.Г. Ближайшее жизненное пространство обрастания и способ определения его объема // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 23–31.

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеоздат, 1989. — 147 с.

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб.: Наука, 2001. — 147 с.

Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Умнов А.А. Подходы к оценке состояния водных экосистем // Экологическая экспертиза и критерии экологического нормирования (теоретические и прикладные аспекты). — СПб., 1996. — С. 37–47.

Андрушайтис Г.П., Цимдинь П.А., Пареле Э.А., Дакш Л.В. Экологическая индикация качества вод малых рек // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеоздат, 1981. — С. 59–65.

Антонов В.С. Гидрологический режим Нижней Оби при зарегулированном стоке Салехардской ГЭС // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. — Тюмень, 1966. — С. 13–30.

Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelidae) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 82–97.

Афанасьев С.А. Формирование видового состава беспозвоночных в водоемах, подверженных влиянию сбросных подогретых вод // Первая Верещагинская Байкальская международная конференция: Тез. докл. — Иркутск, 1989. — С. 68.

Афанасьев С.А. Характеристика гидроэкологического состояния разнотипных водоемов города Киева // Вопр. экологии. — 1996. — № 1–2. — С. 112–118.

Афанасьев С.А. Развитие европейских подходов к биологической оценке состояния гидроэкосистем в мониторинге рек Украины // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 5. — С. 3–18.

Афанасьев С.А. Перифитон в биомониторинге речных систем // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: Материалы докл. Междунар. симпоз. — Тюмень, ООО “Опцион ТМ-Холдинг”, 2003. — С. 86–87.

Афанасьев С.А., Протасов А.А., Силицына О.О., Янакаев А.Ю. Сообщества зооперифитона порожистых и плесовых участков реки Южный Буг // Вопросы гидробиологии водоемов Украины. — Киев, 1988. — С. 68–76.

Афанасьев С.А., Узунов Й.И. Группировки олигохет Дуная (по материалам международной экспедиции, март 1988 г.). — Киев, 1989. — Деп. в ВИНТИ, № 210-B89.

Бабко Р.В., Кузьмина Т.Н. Ресничные простейшие (Protista, Ciliophora) эпифитона высших водных растений в малой реке // Гидробиол. журн. — 2004. — № 2. — С. 23–36.

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. — Борок, 1987. — Деп. в ВИНТИ, № 8593-B87. — 63 с.

Баканов А.И. Об оценке качества воды и грунтов пресноводных водоемов по характеристикам бентосных сообществ // Экология. — 2004. — № 6. — С. 464–467.

Баканов А.И., Скальская И.А., Флеров Б.А. Особенности первоначального формирования группировок бентоса и перифитона в водохранилищах Верхней Волги // Гидробиол. журн. — 2003. — № 6. — С. 25–33.

Баканов А.И., Столбунова В.Н., Довбня И.В. и др. Животное население зарослей оз. Неро: фауна растительных ассоциаций // Биология внутренних вод. — 2001. — № 2. — С. 43–52.

Баклановская Т.И. Бентос и перифитон нерестово-выростных хозяйств Горель и Танатарка // Тр. ВНИРО. — 1953. — Т. 24. — С. 209–224.

Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. — Л.: Наука, 1987. — 179 с.

Баранов И.В. Ожидаемый гидрохимический режим Нижне-Обского водохранилища и Обской губы // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. — Тюмень, 1966. — С. 32–35.

Белинг Д.О. До вивчення біоценозів каміння і штучних споруд у Дніпрі // Пр. НДІ біології. — 1939. — № 2. — С. 8–47.

Белова Л.М., Бондаренко Т.А. Состав биоценоза обрастания и его формирование в Мироновском водоеме-охладителе // IV съезд Всесоюз. Гидробиол. о-ва. — Киев: Наук. думка, 1981. — Ч. 3. — С. 6–7.

Бельшев Б.Ф. Стрекозы Сибири (Odonata). — Новосибирск: Наука, 1973. — Т. 1, ч. 1. — 276 с.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. — Новосибирск: Наука, 1981. — 280 с.

Беляева П.Г. Влияние брюхоногих моллюсков на структуру фитоперифитона (р. Сытва) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы междунар. конф. — Борок, 2003. — С. 8–9.

Бенинг А.А. К изучению придонной жизни реки Волги. — Саратов, 1924. — 398 с.

Березина Н.А. Влияние ионного состава воды на пресноводный макрозообентос в природных и экспериментальных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2000. — 23 с.

Березина Н.А. Резистентность пресноводных беспозвоночных к изменению минерализации воды // Экология. — 2003. — № 4. — С. 296–301.

Беспятова Л.А. О содержании смолистых веществ в водах речной системы р. Лужмы в период лесосплава // Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования. — Петрозаводск, 1973. — С. 97–98.

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989. — Т. 2. — С. 116–137.
- Биологическая продуктивность северных озер.** 2: Озера Зеленецкое и Акулькино. — Л.: Наука, 1975. — С. 117–150. — (Тр. Зоол. ин-та; Т. 57).
- Богатов В.В.** Классификация дрефты речного бентоса // Гидробиол. журн. — 1988. — Т. 24, № 1. — С. 29–33.
- Богатов В.В.** Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Боев В.Г., Островская Ю.В.** Эколого-фаунистическая характеристика зообентоса ручьев и родников Южного Урала // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий: Тез. докл. — Курган, 1998. — С. 73–75.
- Бруснынина И.Н., Крохалевский В.Р.** Современное состояние экосистемы реки Оби и ее притоков в условиях антропогенного воздействия // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. — 1989. — Вып. 305. — С. 3–22.
- Бруснынина И.Н., Смирнов Ю.Г., Добринская Л.А., Уварова В.И.** К изучению нефтяного загрязнения уральских притоков Нижней Оби // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. — Свердловск: УрО АН СССР, 1992. — С. 3–19.
- Бусленко Н.М., Шарапова Т.А.** Современное состояние донной фауны реки Соби и ее пойменных водоемов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1995. — Вып. 327. — С. 49–55.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В. и др.** Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеоиздат, 1977. — С. 124–131.
- Виноградов А.В.** К фауне мшанок континентальных водоемов Средней Сибири // Проблемы изучения Сибири в научно-исследовательской работе музеев. — Красноярск, 1989. — С. 189–192.
- Виноградов А.В.** Зооариальный полиморфизм мшанок континентальных водоемов // Журн. общ. биологии. — 1990. — Т. 51, № 6. — С. 836–840.
- Виноградов А.В.** Фауна мшанок (Eurystomata+Phylactolaemata) Понто-Каспийской солоноватоводной области // Изв. Самар. науч. центра РАН. — Самара, 2003. — Т. 5, № 2. — С. 256–267.
- Волга и ее жизнь.** — Л.: Наука, 1978.
- Восстановление и охрана малых рек.** Теория и практика. — М.: Агропромиздат, 1989. — С. 102–106.
- Вудивисс Ф.С.** Совместные англо-советские биологические исследования в Ноттингеме в 1977 г. // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеоиздат, 1981. — С. 117–189.
- Гагарин В.Г.** Пресноводные нематоды Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — 249 с.
- Гаевская Н.С.** Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. — М.: Наука, 1966. — 327 с.
- Гидробиологический режим малых рек в условиях антропогенного воздействия** // М.Я. Балодэ, М.Я. Гайле, А.К. Зандмане и др. — Рига: Зинатне, 1981. — 166 с.

Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / А.А. Протасов, О.А. Сергеева, С.И. Кошелева и др. — Киев: Наук. думка, 1991. — 192 с.

Гладышев М.И. Нейстон континентальных водоемов (обзор) // Гидробиол. журн. — 1986. — № 5. — С. 12–19.

Гладышев М.И. Зоонейстон енисейских водохранилищ // Гидробиол. журн. — 1994. — № 3. — С. 3–15.

Глушенко Л.А., Морозова И.И., Микешина А.К. Пространственно-временная динамика структурных характеристик перифитона разнотипных водных объектов бассейна Енисея // Перифитон континентальных вод: современное состояние изучения и перспективы дальнейших исследований: Материалы докл. междунар. симпоз. — Тюмень, 2003. — С. 68–69.

Городков К.Б. Фаунистические связи между Сибирью и Центральной Европой // Материалы 7-го Международного симпозиума по энтомофауне Средней Европы. — Л.: Изд-во ЗИН, 1979. — С. 30–33.

Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera): Сб. науч. тр. — СПб.: ЗИН, 1992. — С. 45–49.

ГОСТ 17.1.3.07-82. Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков. — М.: Изд-во стандартов, 1982. — 12 с.

Грезе И.И. Питание амфипод Черного моря // Трофология водных животных, итоги и задачи. — М.: Наука, 1973. — С. 183–205.

Громов В.В. Гидрофауна затопленной древесины Сылвенского залива Камского водохранилища // Зоол. журн. — 1961. — Вып. 3. — С. 309–316.

Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Водн. ресурсы. — 1978. — № 2. — С. 133–142.

Гуревич Ф.А. Фитонциды как экологический фактор // Проблемы экологии: Сб. ст. / Под ред. Б.Г. Иоганзена. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1983. — Т. 5. — С. 21–26.

Гусев А.Г. Влияние сточных вод и других промышленных сбросов и лесосплава на режим водоемов Обь-Иртышского бассейна и на их рыбное хозяйство // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. — Тюмень, 1966. — С. 56–76.

Гэлстон А., Девис П., Сэтгер Р. Жизнь зеленого растения. — М.: Мир, 1983. — 503 с.

Давыдова М.И., Раковская Э.М. Физическая география СССР. — М., 1990. — Т. 2: Азиатская часть СССР. Современные проблемы физической географии. — М., 1990. — С. 4–39.

Двойникова А.В., Двойников В.А. Проблемные аспекты искусственного йодирования питьевой воды в Тюменской области // Чистая вода: Материалы семинара / Под ред. Л.М. Могутовой. — Тюмень: Тюмен. дом печати, 2006. — С. 43–44.

Девятков В.И. Беспозвоночные-акклиматизанты водохранилищ Верхнего Иртыша // Экологические проблемы агропромышленного комплекса: Материалы междунар. науч.-практ. конф. — Алматы, 2004. — Кн. 1. — С. 83–86.

Дексбах Н.К. Влияние внутривековых колебаний уровня воды на гидробионтов курортных водоемов Западной Сибири. Озеро Горькое Курганской области

Щучанского района // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1961. — Т. 11. — С. 162–170.

Деменик А.Л. Коловратки как компонент сообщества зоопланктона речных экосистем // Изв. АН БССР. Сер. биол. наук. — Минск, 1988. — Деп. в ВИНТИ, № 334-B88. — 54 с.

Добрынина Т.И. Подотряд Conchostraca // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб., 1995. — Т. 2: Ракообразные.

Довгаль И.В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтол. журн. — 1998. — № 6. — С. 12–15.

Довгаль И.В. Микропространственная структура сообществ перифитонных простейших и ее связь с гидродинамическими факторами // Вестн. к Тюмен. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 12–23.

Долгин В.Н. Пресноводные моллюски севера Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Томск, 1974. — 17 с.

Драчев С.М., Кабанов Н.М., Сологуб А.М. О влиянии затопленной растительности на качество воды // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биологии. — 1956. — Т. 612 (2). — С. 81–88.

Дуплаков С.Н. Исследование процесса обрастания в Глубоком озере // Тр. гидробиол. станции на Глубоком озере. — 1925. — Т. 6, вып. 2/3. — С. 20–35.

Дуплаков С.Н. Некоторые наблюдения над вертикальным распределением обрастания в Глубоком озере // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. — 1928. — Т. 6, вып. 4. — С. 20–37.

Дуплаков С.Н. К изучению обрастания прудов // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. — 1930. — Т. 6, вып. 5. — С. 48–69.

Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. лимнол. ст. в Косине. — 1933. — Вып. 16. — С. 3–160.

Дьяконов Ф.Ф. Некоторые наблюдения над обрастаниями пароходов Нижней Волги // Работы Волж. биол. ст. — 1925. — Т. 8, вып. 1/3. — С. 137–155.

Жадин В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 3. — С. 7–112.

Жадин В.И. Методы гидробиологических исследований. — М.: Изд-во Высш. шк., 1960. — С. 27–56.

Жадин В.И. Донные биоценозы реки Оки и их изменения за 35 лет // Загрязнение и самоочищение реки Оки. — М.; Л.: Наука, 1964. — С. 226–287.

Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР. Их фауна и флора. — М.: Учпедгиз, 1961. — С. 216–245.

Жгарева Н.Н. Видовой состав фауны зарослей макрофитов различных участков малой реки и определение качества среды // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана: Тез. докл. Всерос. конф. — Борок: ИБВВ, 2004. — С. 27–28.

Залозный Н.А. Роль олигохет и пиявок в экосистемах водоемов Западной Сибири // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. — М.: Наука, 1984. — С. 124–140.

Залозный Н.А. Пространственная структура сообществ олигохет и пиявок водоемов Западной Сибири // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Материалы III Междунар. науч. конф. — Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2005. — С. 40–42.

Западная Сибирь // Природные условия и естественные ресурсы СССР. — М., 1963. — С. 19–371.

Зверева В.И. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. — Л.: Наука, 1968. — С. 82–264.

Зимбалевская Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 107–137.

Зинченко Т.Д. Хиროномиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область): Эколого-фаунистический обзор. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. — 174 с.

Золотарев В.А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности // Фауна и биология пресноводных организмов. — Л.: Наука, 1987. — С. 108–119.

Золотарев В.А. Моделирование биологических процессов в водоемах с использованием искусственных субстратов // Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования: Тез. докл. — Новороссийск, 1990. — С. 68–69.

Ербаева Э.А., Рожкова Н.А., Сафронов Г.П. Зообентос рек в системе мониторинга // Приемы прогнозирования экологических систем. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 91–96.

Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Мелентьева Н.В. Оценка химического состава вод и железистых взвесей осушительной системы евтрофного болота // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2003. — Вып. 4. — С. 157–168.

Ивлев В.С. К изучению обрастаний Поликарповского пруда // Тр. гидробиологической ст. на Глубоком озере. — 1930. — Т. 6, вып. 5. — С. 70–85.

Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 2. — С. 79–102.

Извекова Э.И. Способы добывания пищи личинками хириноmid // Поведение водных беспозвоночных: Материалы I-го Всесоюз. симпоз. — Борок, 1972. — С. 60–66.

Извекова Э.И. Питание // Бентос Учинского водохранилища. — М., 1980. — С. 90–91.

Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки. — Л.: Наука, 1988. — 312 с.

Израэль Ю.А., Гасилина Н.К., Абакумов В.А. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля поверхностных вод в СССР // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — С. 7–14.

Иоганзен Б.Г., Новиков Е.А. К экологии пресноводных моллюсков южной части бассейна Средней Оби // Проблемы экологии. — Томск, 1971. — С. 139–150.

Иоффе Ц.И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение // Изв. ВНИОРХ. — 1947. — Т. 25, вып. 1. — С. 113–160.

Иоффе Ц.И., Салазкин А.А. К вопросу о состоянии кормовых ресурсов проектируемого Нижне-Обского водохранилища // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. — Тюмень, 1966. — С. 96–97.

Ирискина Т.А., Самусина В.В., Ниязов Н.С., Попов Н.Я. Опыт выращивания рыбопосадочного материала в заморных озерах Тюменской области // ЦНИИТЭИРХ. Экспресс-информация. Сер. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов. — М., 1982. — Вып. 5. — С. 12–17.

Исаев А.С. Значение смолистых веществ хвойных пород в консорции дерева и насекомых-ксилофагов // Вопр. зоологии. — Томск, 1966. — С. 59–61.

Калинин В.М., Ларин С.И., Романова И.М. Малые реки в условиях антропогенного воздействия (на примере Восточного Зауралья). — Тюмень: Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 1998. — 220 с.

Канашин А.Д. Морфометрические характеристики поймы Оби // Гидрология и гидробиология Западной Сибири. — Л., 1975а. — С. 23–30.

Канашин А.Д. Весенние разливы на реках Тюменской области // Гидрология и гидробиология Западной Сибири. — Л., 1975б. — С. 15–22.

Карзинкин Г.С., Кожин Н.И. Пути повышения рыбопродуктивности нерестово-выростных хозяйств дельты р. Волги // Тр. ВНИРО. — 1953. — Т. 24. — С. 5–56.

Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изучению инвазийных видов. — Борок, 2005. — С. 22–23.

Касьянов В.П. Биология и численность сибирского осетра бассейна Оби в условиях зарегулированного стока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Тюмень, 1975. — С. 15.

Кокин К.А. Экология высших водных растений. — М.: Изд-во МГУ, 1982. — 160 с.

Комулайнен С.Ф. Водоросли в питании водных беспозвоночных, типичных для эпилимниона небольшой реки // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы Междунар. конф. — Борок, 2003. — С. 147–148.

Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. — Петрозаводск, 2004. — 182 с.

Комулайнен С.Ф., Смирнов Ю.А. Оборудование для изучения перифитона в потоке // Гидробиол. журн. — 1985. — № 2. — С. 96–97.

Комулайнен С.Ф., Хренников В.В. Структура фитоперифитона и его роль в питании беспозвоночных // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Тез. докл. XXIII науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики. — Петрозаводск, 1991. — С. 31–32.

Константинов А.С. Фауна перифитонных хирономид Волги у Саратова в 1966–1967 гг. // Вопросы физиологической и популяционной экологии. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1970. — Вып. 1. — С. 161–174.

Константинов А.С. Заселенность личинками хирономид субстратов, различно расположенных в водоеме // Гидробиол. журн. — 1977. — № 4. — С. 16–19.

Константинов А.С. Общая гидробиология. — М.: Высш. шк., 1979. — С. 168–172.

Константинов А.С., Спиридонов Ю.И. Зооперифитон // Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение). — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. — С. 222.

Корноухова И.И. Экологические предпосылки распределения амфибиотических насекомых в водоемах Большого Кавказа // Фауна, проблемы экологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. — Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2001. — С. 25–33.

Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 410 с.

Корытный Л.М. Проблемное водно-ресурсное районирование Сибири // География и природ. ресур. — 1994. — № 1. — С. 5–14.

Крохалевская Н.Г., Крохалевский В.Р. Особенности питания пеляди в пойменных водоемах Нижней Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1980. — Вып. 158. — С. 79–87.

Кузикова В.Б. Зообентос водоемов Обского бассейна и его использование для оценки качества водной среды // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1995. — Вып. 327. — С. 64–78.

Кузикова В.Б., Бусленко Н.М. Донная фауна реки Сыни и ее роль в питании рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1989. — Вып. 305. — С. 81–89.

Курашов Е.А. Оценка влияния сложности среды на скорость питания литоральных хищников // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Тез. докл. XXIII науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики. — Петрозаводск, 1991. — С. 33–35.

Кутикова Л.А. Коловатки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). — Л.: Наука, 1970. — 744 с.

Лебедева Г.Д., Дмитриева А.Г., Кривенко М.С. Обрастание в Бисеровом озере // IV съезд ВГБО: Тез. докл. — Киев, 1981. — Ч. 1. — С. 127–128.

Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. — Л.: Наука, 1982. — 215 с.

Леванидов В.Я., Куренков И.И. Значение трофологических исследований при изучении биологической продуктивности водоемов // Трофология водных животных: итоги и задачи. — М.: Наука, 1973. — С. 95–107.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. — 1990. — Т. 51, № 5. — С. 619–631.

Лезин В.А. Озера Тюменской области как объект краеведения // Научно-практическая конференция “Словцовские чтения-96”: Тез. докл. — Тюмень, 1997. — С. 144–146.

Лепнева С.Г. Донная фауна Телецкого озера // Тр. ЗИН АН СССР. — 1949. — Т. 7, вып. 4. — С. 7–118.

Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). — М.; Л., 1964. — 560 с. — (Фауна СССР. Ручейники; Т. 2, вып. 1).

Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). — М.; Л., 1966. — 560 с. — (Фауна СССР. Ручейники; Т. 2, вып. 2).

Линевич А.А. Хириноиды Байкала и Прибайкалья. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 60–76.

Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. — Л.: Наука, 1976. — 484. — (Фауна СССР; Т. 1: Пиявки).

Луферов В.П. Заселение древесного субстрата из толщи воды // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. — Л.: Наука, 1965а. — С. 140–143. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 8 (2)).

Луферов В.П. Сезонные изменения скорости заселения эпибионтами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. — Л.: Наука, 1965б. — С. 144–150. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 8 (2)).

Луферов В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоемов. — 1966а. — С. 16–20. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 12 (15)).

Луферов В.П. Влияние освещенности и температуры на фотореакцию личинок *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *Corynoneura* sp. и *Endochironomus albipennis* // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. — 1966б. — Вып. 12 (15). — С. 273–285.

Луферов В.П. Заселение древесного субстрата из толщи воды // Биологические аспекты изучения водохранилищ. — Л.: Наука, 1969. — С. 140–143. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 18 (21)).

Львович М.И. Реки СССР. — М., 1971. — С. 221–232.

Львова А.А., Извекова Э.И., Зинченко Т.Д. Дрейссена и личинки хириноид в перифитоне Учинского водохранилища и водопроводного канала // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 135–140.

Лященко А.В. Макрозообентос урбанизированной реки // Гидробиол. журн. — 2002. — Т. 38, № 6. — С. 21–31.

Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 77–86.

Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1979. — 228 с.

Малик Л.К. Гидрологические проблемы преобразования природы Западной Сибири. — М.: Наука, 1978. — С. 15–88.

Малик Л.К. Географические прогнозы последствий гидроэнергетического строительства в Сибири и на Дальнем Востоке. — М.: ИГ АН СССР, 1990. — С. 44–229.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) // Фауна СССР. — М.; Л.: Наука, 1964. — 326 с.

Матковский А.К., Шаропова Т.А. Питание молоди щуки в пойменных водоемах Средней Оби // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. — Свердловск: УрО АН СССР, 1989. — С. 75–88.

Мессинева М.А., Успенская В.И. Специальные приемы и методы количественной характеристики биоценозов обрастаний // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения): Сб. ст. / Под ред. С.Н. Скадовского. — М.: Изд-во МГУ, 1961. — С. 117–142.

Мессинева М.А., Успенская В.И. Развитие биоценозов обрастаний в зависимости от качества и формы искусственной поверхности // Биоценозы обраста-

ний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения): Сб. ст. / Под ред. С.Н. Скадовского. — М.: Изд-во МГУ, 1961. — С. 181–197.

Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — С. 144–152.

Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. — Л., 1980. — 26 с.

Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. — М., 1998. — С. 252–265.

Мороз Т.Г. Сравнение различных методов оценки качества воды по индикаторным донным беспозвоночным // Гидробиол. журн. — 1978. — № 3. — С. 115–118.

Мороз Т.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек северо-западного Причерноморья. — Киев: Наук. думка, 1993. — С. 144–150.

Мосевич Н.А. Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. — 1947. — Т. 25, вып. 1. — С. 5–55.

Московченко Д.В. Нефтегазодобыча и окружающая среда: эколого-геохимический анализ Тюменской области. — Новосибирск: Наука, 1998. — 112 с.

Московченко Д.В., Шарапова Т.А. Биоиндикация техногенного загрязнения водоемов города Тюмени с использованием зооперифитона // Вестн. ТГУ. — 2001. — № 3. — С. 71–79.

Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — С. 165–557.

Нейштадт М.И., Малик Л.К. Прошлое, настоящее и будущее западно-сибирских болот // Природа. — 1980. — № 11. — С. 24–35.

Нечаева Е.Г. Гидрохимическая обстановка в таежном Обь-Иртыше // География и природ. ресурсы. — 1994. — № 1. — С. 110–116.

Новиков Е.А. Пресноводные моллюски бассейна среднего течения реки Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Томск, 1971. — 18 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: ЗИН, 1994. — Т. 1: Низшие беспозвоночные. — 394 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: ЗИН, 1995. — Т. 2: Ракообразные. — 627 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: ЗИН, 1997. — Т. 3: Паукообразные, низшие насекомые. — 439 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: ЗИН, 1999. — Т. 4: Высшие насекомые, Двукрылые. — 998 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: ЗИН, 2001. — Т. 5: Высшие насекомые, Ручейники, Чешуекрылые, Жесткокрылые, Сетчатокрылые, Большешкрылые, Перепончатокрылые. — 836 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — СПб.: Наука, 2004. — Т. 6: Моллюски, Полихеты, Немертины. — 526 с.

Орлова Г.А., Савкин В.М. Географические возможности водохозяйственно-го освоения сибирских рек в связи с особенностями их гидрологического режи-

ма // Гидрологические, гидрохимические и водохозяйственные аспекты освоения стока сибирских рек. — Новосибирск, 1982. — С. 6–26.

Остроумов А.А. О росте мальков стерляди. — Казань, 1910. — С. 27–28.

Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. — М.: Мир, 1993. — 176 с.

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae — Tendipedidae). — Л.: Наука, 1970. — 344 с. — (Определители по фауне СССР; Вып. 102).

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae — Tendipedidae). — Л.: Наука, 1977. — 154 с. — (Определители по фауне СССР; Вып. 112).

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae — Tendipedidae). — Л.: Наука, 1983. — 296 с. — (Определители по фауне СССР; Вып. 134).

Панов В.Е. Питание бокоплавов *Gammarus lacustris* Sars // Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. — Л., 1988. — С. 144–149. — (Тр. Зоол. ин-та; Т. 186).

Панов В.Е., Полякова Е.А. Питание, рост и продукция турбеллярий // Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. — Л., 1988. — С. 118–127. — (Тр. Зоол. ин-та; Т. 186).

Паньков Н.И. Значение водорослевых обрастаний в питании беспозвоночных р. Сылвы (Пермское Прикамье) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы междунар. конф. — Борок, 2003. — С. 97–98.

Паньков Н.И. О распределении организмов бентоса в толще грунтов малых рек Пермского Прикамья // Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, биология, охрана: Тез. докл. Всерос. конф. — Борок, 2004. — С. 67–68.

Парфенова Н.А., Горшкова Г.А., Шарапова Т.А. Подращивание молоди нельмы в пруду Абалакского рыбоводного завода // Пути повышения продуктивности рыбных ресурсов внутренних водоемов: Тез. докл. — Тюмень, 1988. — С. 76–77.

Патрушева В.Д. Мошки Сибири и Дальнего Востока (аннотированный каталог-справочник видов). — Новосибирск: Наука, 1982. — 321 с.

Перова С.Н. Влияние поселений дрейссенид на другие виды моллюсков в Верхневолжских водохранилищах // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изучению инвазийных видов. — Борок, 2005. — С. 96–97.

Петкевич А.Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь-Иртышском бассейне: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Томск, 1972. — 63 с.

Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). — Новосибирск, 1979. — 134 с.

Петрова Н.А., Уварова В.И., Бутакова Т.А. Влияние добычи нерудных строительных материалов на гидробионтов в русле реки Иртыш // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1989. — Вып. 305. — С. 134–145.

Полымский В.Н. К лимнологии озер Гыданского полуострова // Изв. ГосНИОРХ. — 1971. — Т. 75. — С. 32–45.

Полякова Е.А. Питание пиявок // Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. — Л., 1988. — С. 127–133. — (Тр. Зоол. ин-та; Т. 186).

- Протасов А.А.** Динамика видового богатства зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях влияния подогретых вод ТЭС // Гидробиол. журн. — 1978. — Т. 14, № 3. — С. 42–43.
- Протасов А.А.** К методике отбора проб перифитона с неживых субстратов // Гидробиол. журн. — 1985. — Т. 21, № 6. — С. 82–83.
- Протасов А.А.** Методы исследования перифитона. — 1987. — Деп. в ВИНТИ. — № 2164-В87. — 35 с.
- Протасов А.А.** Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. — 1989. — Т. 25, № 6. — С. 3–9.
- Протасов А.А.** Пресноводный перифитон. — Киев: Наук. думка, 1994. — 305 с.
- Протасов А.А.** Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Киев, 2002. — 105 с.
- Протасов А.А.** Старые и новые проблемы исследования перифитона // Биология внутренних вод. — 2005. — № 3. — С. 3–11.
- Протасов А.А.** О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. — 2006. — № 1. — С. 97–103.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А.** О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журн. общ. биологии. — 1984. — Т. 45, № 2. — С. 272–277.
- Протасов А.А., Синицына О.О.** О пространственной структуре перифитона // Гидробиол. журн. — 1996. — Т. 32, № 2. — С. 11–22.
- Пшеницына В.Н.** Об эффективности шкалы Вудивисса при биоиндикации качества воды // Гидробиол. журн. — 1986. — Т. 22, № 4. — С. 42–45.
- Раилкин А.И.** Распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемых плоских поверхностях // Бот. журн. — 1991. — Т. 76, № 11. — С. 1522–1527.
- Раилкин А.И.** Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. — 1998а. — Вып. 3, № 17. — С. 10–12.
- Раилкин А.И.** Процессы колонизации и защита от биообрастания. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1998б. — 272 с.
- Раилкин А.И., Бабков А.И.** Стандартизация биологических испытаний. II. Различия в обрастании пластин на гидрокарусели, гидрофлюгере и неподвижном субстрате // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. — 1990. — Вып. 3, № 17. — С. 19–23.
- Раилкин А.И., Бесядовский А.Р., Казарьян В.В., Пименов А.Ю.** Пополнение бентосных сообществ при разных экспериментальных режимах турбулизации воды // IV научная сессия Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета: Тез. докл. — СПб., 2003. — С. 65–67.
- Раилкин А.И., Бесядовский А.Р.** Экспериментальное изучение влияния турбулентности течения на оседание бентосных беспозвоночных // V научная сессия Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета: Тез. докл. — СПб., 2004. — С. 52–53.
- Раилкин А.И., Пименов А.Ю.** Рост гидроидного полипа *Dynamena pumila* при экспериментально турбулированном и ламинаризованном течении // IV научная сессия Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета: Тез. докл. — СПб., 2003. — С. 67–68.

Раилкин А.И., Усов Н.В., Кулаков И.Ю. Формирование и развитие эпибентосных сообществ при разных гидродинамических условиях // V научная сессия Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета: Тез. докл. — СПб., 2004. — С. 53–54.

Раилкин А.И., Фатеев А.Э. Стандартизация биологических испытаний. I. Гидрофлюгер — устройство для экспонирования пластин обрастаний под постоянным углом к направлению течения // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. — 1990. — Вып. 3, № 17. — С. 11–19.

Ревнивых А.И. К вопросу о питании осетровых и лососевых рыб в бассейне р. Иртыша // Тр. Биол. НИИ при Пермск. гос. ун-те. — Пермь, 1937. — С. 261–281.

Редкие насекомые / С.А. Мирзоян, И.Д. Батиашвили, В.Н. Грамма и др. — М.: Лесн. пром-сть, 1982. — С. 77.

Резвой П.Д. Губки // Фауна СССР. — М.; Л., 1936. — Т. 2, вып. 2. — 124 с.

Резниченко О.Г. Комплексное исследование плавучего биохора обрастания северо-западной части Тихого океана // Обрастание и биокоррозия в водной среде. — М.: Наука, 1981а. — С. 109–126.

Резниченко О.Г. Долговременное обрастание в нижнем слое япономорской эпипелагиали // Обрастание и биокоррозия в водной среде. — М.: Наука, 1981б. — С. 71–84.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. — М.: Гидрометеиздат, 1964. — Т. 15: Алтай и Западная Сибирь, вып. 3. — Нижний Иртыш и Нижняя Обь. — 430 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. — М.: Гидрометеиздат, 1967. — Т. 15: Алтай и Западная Сибирь. — Вып. 4: Средняя Обь. — 343 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.

Рубцов И.А. Мошки как индикаторы загрязнения текучих вод // Биологические методы оценки природной среды. — М.: Наука, 1978. — С. 138–151.

Рузанова А.И. Видовой состав личинок хирономид и их распределение по водоемам Средней Оби // Вопр. биологии. — Томск, 1978. — С. 78–82.

Рузанова А.И. Личинки хирономид водоемов Западной Сибири и их роль в питании рыб // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. — М.: Наука, 1984. — С. 144–163.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. — Л.: Гидрометеиздат, 1983. — 236 с.

Савченко Н.В. Природа озер Западно-Сибирской Субарктики // География и природ. ресурсы. — 1992. — № 1. — С. 85–92.

Садырин В.М. Южные и северные виды беспозвоночных в водоемах-охладителях // Экология. — 1985. — № 1. — С. 49–54.

Садырин В.М., Бутакова Т.А., Кузикова В.Б., Слепукурова Н.А. Современное состояние бентоса нижней Оби и прогноз гидробиологических изменений в связи с перераспределением стока // Экология. — 1984. — № 4. — С. 64–69.

Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Экология прибрежно-водной растительности: учеб. пособ. для студентов вузов. — М.: НИИ-Природа, РЭФИА, 2004. — 220 с.

Салазкин А.А. О развитии фауны в гумифицированных озерах Тюменской области // Зоол. журн. — 1965. — Т. 44, № 11. — С. 10602–10609.

Салазкин А.А. О некоторых особенностях распределения брюхоногих моллюсков в разнотипных озерах гумидной зоны Европейской части СССР и Западной Сибири // Вопросы малакологии Сибири: Материалы межвуз. науч.-метод. конф. по изучению пресноводных моллюсков Сибири. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1969. — С. 57–60.

Сальдау М.П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. — 1949. — Т. 28. — С. 175–225.

Санитарная характеристика реки Иртыша в районе г. Омска по данным физико-химических, бактериологических и биологических исследований / Е.Ф. Васильев, Г.С. Иванькова, Л.М. Маслов и др. — Омск, 1957. — 147 с.

Свешников В.А., Кантор Ю.И. Система жизненных форм двустворчатых моллюсков // Докл. АН СССР. — 1985. — Т. 283, № 1. — С. 235–240.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 350 с.

Семенова Л.М. Итоги изучения фауны остракод в ИБВВ РАН // Биологические ресурсы пресных вод: Беспозвоночные. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 311–328.

Семенова Л.А., Лелеко Т.И., Алексюк В.А. Сток планктона Нижней Оби // Сб. науч. трудов. ГосНИОРХ. — 1989. — Вып. 305. — С. 56–65.

Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. — Минск: Орех, 2004. — 125 с.

Силаева А.А., Голубкова Е.А. Структурно-функциональная характеристика зооперифитона урбанизированной малой реки // Гидробиол. журн. — 1999. — Т. 35, № 2. — С. 61–68.

Скадовский С.Н., Мессинева М.А., Успенская В.И. Сезонные количественные изменения в биоценозах обрастаний // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения): Сб. статей / Под ред. С.Н. Скадовского. — М.: Изд-во МГУ, 1961. — С. 143–179.

Скальская И.А. Видовое разнообразие и сукцессия перифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. — 1982. — № 46 (48). — С. 23–48.

Скальская И.А. Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов. — Л.: Наука, 1987. — С. 191–206. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 54 (57)).

Скальская И.А. Состав пищи мшанок волжских водохранилищ // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 133–143. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 56 (59)).

Скальская И.А. Стрессовые состояния сообществ зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. — Рыбинск, 1990. — С. 59–72.

Скальская И.А. Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропо-

генного воздействия. — СПб.: Гидрометеоздат, 1993. — С. 94–107. — (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 69 (72)).

Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 2002. — 256 с.

Скальская И.А., Баканов А.И. Сравнение результатов мониторинга водохранилищ по зооперифитону и зообентосу // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: Материалы докл. междунар. симпоз. — Тюмень: ООО “Опцион ТМ-Холдинг”, 2003. — С. 102–103.

Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А. Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биология внутр. вод. — 2003. — № 4. — С. 3–9.

Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А. Особенности формирования перифитонных и бентосных сообществ в волжских водохранилищах (обзор) // Биология внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 3–10.

Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А. Сравнение трофической структуры сообществ зооперифитона и зообентоса Верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. — 2006. — № 1. — С. 85–92.

Скальская И.А., Мыльникова З.М. Пресноводный зооперифитон и перспективы его использования при мониторинге // 5-й съезд ВГБО: Тез. докл. — Куйбышев, 1986. — Ч. 2. — С. 293–294.

Скопцева Г.Н. Зообентос как индикатор качества воды в региональном аспекте (на примере Красноярского водохранилища): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: Изд-во МГУ, 1981. — 21 с.

Соколова Н.Ю. Фауна зарослей некоторых макрофитов Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — С. 154–173.

Соколова Н.Ю. Фауна зарослей макрофитов // Бентос Учинского водохранилища. — М.: Наука, 1980. — С. 24–39.

Соломоновская В.П. Питание некоторых рыб Верхней и Средней Оби // Тр. Томск. ун-та. — 1952. — Т. 119. — С. 65–72.

Спурис З.Д. Конспект фауны ручейников СССР. — Рига: Зинатне, 1989. — 83 с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.

Старобогатов Я.И. Эволюция пресноводных экосистем // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 24–33.

Степанова В.Б. Фауна реликтовых ракообразных (Malacostraca) Обской губы // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2003. — Вып. 4. — С. 97–104.

Степанова В.Б., Шарарова Т.А. Фауна хирономид Западной Сибири // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтологии. — 2001. — Вып. 2. — С. 117–124.

Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ / Л.Н. Зимбалевская, Ю.В. Плигин, Л.А. Хороших и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 204 с.

Сытник К.М., Брайон А.В., Гордецкий А.В., Брайон А.П. Словарь-справочник по экологии. — Киев: Наук. думка, 1994. — 665 с.

Токарь О.Е. Состояние и проблемы очистки сточных вод г. Ишима (Тюменская область) // Сб. науч. тр. Естеств. науки / Сургутский ун-т. — Сургут: Изд-во СурГУ, 2003. — Вып. 12. — С. 187–195.

Толстиков А.В. Гидрофильные клещи отр. Acariformes A. Zachv. (таксономическое разнообразие и структура сообществ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1997. — 23 с.

Трылис В.В. Экоморфологические основы конкурентной стратегии у пресноводных губок // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 5. — С. 111–113.

Трылис В.В. Некоторые особенности распространения пресноводных губок (Spongillidae) в бассейне р. Десны // Другий з'їзд гідроекологічного товариства України. — Київ, 1997. — Т. 1. — С. 155–156.

Тюлькова Л.А. Озера Среднего Приобья // Гидрология и гидробиология Западной Сибири. — Л., 1975. — С. 62–69.

Уварова В.И. Современное состояние уровня загрязнения воды и грунтов некоторых водоемов Обь-Иртышского бассейна // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1989. — Вып. 305. — С. 23–33.

Уварова В.И. Изменение гидрохимического режима и качества воды в Обском бассейне под влиянием хозяйственной деятельности // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1995. — Вып. 327. — С. 3–19.

Уварова В.И. Современное состояние качества воды р. Оби в пределах Тюменской области // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2000. — Вып. 1. — С. 18–26.

Уварова В.И., Белобородова Г.И., Бархович О.А., Кучумова Л.Н. Некоторые закономерности изменений гидрохимического и газового режима водоемов озерных товарных хозяйств // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1987. — Вып. 271. — С. 28–33.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — С. 119–120.

Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по состоянию донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. — Л., 1976. — С. 95–105.

Фридман Г.М. Материалы к изучению Иртыша. 1: Гидробиологический очерк р. Иртыша и придаточных водоемов в пределах Вагайского района // Тр. Пермск. биол. НИИ. — 1937. — Т. 7, вып. 3–4. — С. 177–222.

Фридман Г.М. Бентос прибрежной зоны озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. — 1948. — Т. 10. — С. 7–39.

Фролова Е.С. Пресноводные моллюски Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Томск, 1973. — 19 с.

Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. — Свердловск, 1990. — 240 с.

Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 5. — С. 9–18.

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

Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1981. — № 4. — С. 15–19.

- Цой Р.М., Пак И.В.** Эффективность различных тест-систем в оценке мутагенной активности загрязненных вод // Экология. — 1996. — № 3. — С. 194–197.
- Чекановская О.В.** Водные малощетинковые черви фауны СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 411 с.
- Чернова О.А.** Определительная таблица родов поденок сем. *Heptageniidae* (Ephemeroptera) Голарктики и ориентальной области по личинкам // Энтомол. обзор. — 1976. — Т. 55, № 2. — С. 332–346.
- Шарапова Т.А.** Влияние Ханты-Питлярского сора на зообентос р. Оби // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. — Свердловск, 1989. — С. 117–121.
- Шарапова Т.А.** Зообентос реки Щучьей // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1995. — Вып. 327. — С. 56–63.
- Шарапова Т.А.** Зооперифитон водоемов Западной Сибири (состав и структура сообществ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 1998а. — 19 с.
- Шарапова Т.А.** Зообентос и зооперифитон реки Иртыш / Гидробиол. журн. — 1998б. — Т. 34, № 4. — С. 32–44.
- Шарапова Т.А.** Фауна перифитона водотоков южной части Ямала // Природная среда Ямала. — Тюмень: Изд-во Ин-та проблем освоения Севера СО РАН, 2000. — Т. 3: Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения. — С. 73–88.
- Шарапова Т.А.** Макробеспозвоночные рек Аганского Увала // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2002. — Вып. 3. — С. 119–132.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х.** Гидробиологический режим прудов Абалакского рыбопроизводного завода // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2002. — Вып. 3. — С. 133–142.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х.** К изучению водных беспозвоночных южных тундр Западной Сибири // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2004. — Вып. 5. — С. 97–115.
- Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х.** Распределение рачков *Sida crystallina* (O.F. Mull.) и *Polyphemus pediculus* (L.) в р. Тура // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения: Материалы конф. — Оренбург, 2006. — С. 38–39.
- Шарапова Т.А., Степанова В.Б.** Состав и распределение личинок поденок (Ephemeroptera) в равнинных водоемах и водотоках Западной Сибири // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Материалы II Всерос. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым. — Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2004. — С. 257–261.
- Швенк Т.Д.** Перифитонные формы коловраток некоторых литоральных участков Иртыша в окрестностях г. Тобольска // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: Материалы докл. междунар. симпоз. — Тюмень: ООО “Опцион ТМ-Холдинг”, 2003. — С. 24–25.
- Шиганова Т.А.** Черное море как водоем реципиент и донор для морских и солоноватоводных видов // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изучению инвазивных видов. — Борок, 2005. — С. 32–34.

Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. — Наука, 1976. — С. 95–140.

Шевцова Л.В. Биоиндикация качества воды по зообрастаниям // Гидробиол. журн. — 1988. — № 4. — С. 42–48.

Шевцова Л.В., Карпезо Ю.И., Харченко Т.А., Кузько О.А. Донные биоценозы каналов степной зоны Украины // V съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. — Куйбышев, 1986. — С. 308–309.

Шевцова Л.В., Юрченко В.В., Лавач В. Вертикальное распределение обрастаний в условиях лотической и лентической сред // Гидробиол. журн. — 1978. — № 2. — С. 9–14.

Шкорбатов Г.Л. Развитие биоценологических представлений в отечественной гидробиологии за 60 лет // Гидробиол. журн. — 1977. — № 5. — С. 24–35.

Шполянская Н.А., Графов А.Г. О возможных изменениях мерзлотных условий севера Западной Сибири в результате сокращения стока р. Оби (в связи с проектом переброски части стока северных рек в южные районы) // Природные условия Западной Сибири. — М.: Изд-во МГУ, 1976. — Вып. 6. — С. 101.

Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. — Л.: Наука, 1986. — С. 61–63.

Шуйский В.Ф., Занцинская Т.П., Петров Д.С., Максимова Т.В., Иванова О.С., Петрова Т.А. Антропогенная сукцессия макрозообентоса рек южной части Бассейна Ладожского озера // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Материалы II Всерос. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым. — Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2004. — С. 279–284.

Экологическое состояние, использование природных ресурсов, охрана окружающей среды Тюменской области: Обзор. — Тюмень, 1993. — 11 с.

Экология городского водоема / М.Ц. Итигилова, А.П. Чечель, Л.В. Замана и др. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. — 260 с.

Эллиотт Дж.М., Дрейк С.М., Тулетт П.А. Выбор пробоотборника для бентосных макробеспозвоночных в глубоких реках // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеоиздат, 1981. — С. 230–245.

Юхнева В.С. Личинки хирономид низовьев Обь-Иртышского бассейна // Гидробиол. журн. — 1971. — Т. 7, № 1. — С. 38–41.

Яблонская Е.А. Бентос нерестово-вырастного хозяйства Азово-Долгий // Тр. ВНИРО. — 1953. — Т. 24. — С. 71–101.

Яковлев В.А. Трофическая структура зообентоса — показатель состояния водных экосистем и качества воды // Водн. ресурсы. — 2000. — Т. 27, № 2. — С. 237–244.

Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю. Роль видов-вселенцев в формировании биоценозов водоема-охладителя Беловской ГРЭС // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симпоз. по изучению инвазийных видов. — Борок, 2005. — С. 110–111.

Aloi Jane E. A critical review of recent freshwater periphyton field methods // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. — 1990. — Т. 47, N 3. — С. 656–670.

Boothroyd I.K.G., Dickie B.N. Macroinvertebrate colonisation of perspex artificial substrates for use in biomonitoring studies // *N.Z.J. Mar. and Freshwater Res.* — 1989. — T. 23, N 4. — С. 467–478.

Borg F. Moostierchen oder Bryozoa (Ectoprocten) // *Die Tierwelt Deutschlands.* — Jena, 1930. — Tl 17. — P. 25–142.

Bournaud M., Maucet D., Chavanon G. Methode pratique de mesure de la dirive des macroinvertebres dans un cours d'eau. Application a la detection de perturbations du milieu // *Bull. ecol.* — 1984. — Vol. 15, N 3. — S. 199–200.

Cellot B. Macroinvertebrate movements in a large European river // *Freshwater Biol.* — 1989. — Vol. 22, N 1. — P. 45–55.

Cellot B., Bournaud M. Modification faunistiques engendrés par une faible variation de débit dans une grande rivière // *Hydrobiologia.* — 1986. — Vol. 135, N 3. — P. 223–232.

Dall Peter C. A sampling technique for littoral stone dwelling organisms // *Oikos.* — 1979. — Vol. 33, N 1. — P. 106–112.

Diamond Jerome M. Effects of larval retreats of the caddisfly *Cheumatopsyche* on macroinvertebrate colonization in piedmont, USA streams // *Oikos.* — 1986. — Vol. 46, N 1. — P. 13–18.

Elouard Jean-Marc Un nouveau type de substrat artificiel de surface pour echantillonner la faune invertébrée lotique // *Rev. hydrobiol. trop.* — 1984. — Vol. 17, N 1. — P. 77–81.

Heidemann H. Die Gomphus-Arten Deutschlands und Frankreichs. Bestimmungsschlüssel der Larven und Felddiagnose der Imagines (Anisoptera: Gomphidae) // *Libellula.* — 1988. — Bd 7 (3/4). — S. 89–101.

Jeffries M. Evidence of induced plant defences in a pondweed // *Freshwater Biol.* — 1990. — Vol. 23, N 2. — P. 265–269.

Lacourt A.W. A monograph of the Freshwater Bryozoa-Phylactolaemata // *Zool. verh.* — 1968. — N 93. — 159 p.

Lamberti Gary A., Resh Vincent H. Stream periphyton and insect herbivores: an experimental study of grazing by a caddisfly population // *Ecology.* — 1983. — Vol. 64, N 5. — P. 1124–1135.

Lee D.G., Corbet Sarah A. Evaluating colonization samplers for freshwater invertebrates // *J. Biol. Educ.* — 1989. — N 1. — С. 23–31.

Markosova R. Development of the periphytic community on artificial substrates in fish ponds // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* — 1979. — Vol. 64, N 6. — P. 811–825.

Markosova R. Effect of submerged substrates quality on the periphytic macrofauna in ponds // *Vestn. cs. spolec. Zool.* — 1980. — Vol. 44, N 1. — P. 46–52.

Modde T., Drewes H.G. Comparison of biotic index values for invertebrate collections from natural and artificial substrates // *Freshwater Biol.* — 1990. — Vol. 23, N 2. — P. 171–180.

Mundy S.P. A key to the British and European Freshwater bryozoans // *Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ.* — 1980. — Suppl., N 41. — 31 p.

Nelva Alain Interpretation statistique de données d'échantillons de macrofaune benthique pour dresser un état de référence dans une rivière (le Chareauroux, affluent de l'Allier, Département de la Lozère) // *Ann. Stat. biol. Besse-en-Chandesse.* — 1979. — N 13. — P. 209–235.

O'Connor N.A. The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonising wood substrates in a lowland stream // *Oecologia*. — 1991. — Vol. 85, N 4. — P. 504–512.

O'Connor N.A. Quantification of submerged wood on a lowland stream system // *Freshwater Biol.* — 1992. — Vol. 27, N 3. — P. 387–392.

Penney J.T., Racek A.A. Comprehensive Revision of a Worldwide Collection of Freshwater Sponges (Porifera: Spongillidae). — Washington, D.C., 1968. — 184 p. — (Smithsonian Institution United States National Museum; Bul. 272).

Pratt James R., Bower Nancy J. Substrate associated microfauna // *J. Water Pollut. Contr. Fed.* — 1989. — Vol. 61, N 6. — P. 1068–1072.

Protasow A.A., Afanasyew S.A. Das Periphyton der Donau und die Bewertung der Gewässergut // *Ergebnisse der Donauexpedition, 1989*. — Wien, 1990. — P. 195–197.

Rader Russel B., Ward James V. Diel migration and microhabitat distribution of a benthic stream assemblage // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1990. — Vol. 47, N 4. — P. 711–718.

Schoener Thomas W. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of data // *Oikos*. — 1983. — Vol. 41, N 3. — P. 372–377.

Sharapova T.A., Protasov A.A. The first data on Bryozoa of Western-Siberia // *Abstr.: Bryozoa of the World*. — Saint Petersburg, 1997. — P. 26.

Sharapova T.A., Semyonova L.A. Taxonomic diversity and food composition of the trichopterans (Trichoptera) of Ob'-Irtych River Basin // *Rus. Entomol. J.* — 2000. — Vol. 9 (2). — P. 149–153.

Sedlak E. Bestimmungstabelle der Larven der häufigen tschechoslowakischen Arten der Gattung *Hydropsyche* Pictet (Trichoptera) // *Acta ent. bohemoslov.* — 1971. — Vol. 68. — P. 185–187.

Smirnov N.N. Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera". IX. The use of the "swimming" antennae in crawling over substrates // *Arthropoda selecta*. — 1999. — Vol. 8 (1). — P. 31–34.

Thomas E.A., Knecht A., Sauter W. Chironomidenlarven als Konsumenten des flutenden Hahnenfusses (*Ranunculus fluitans* Lam.) // *Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich*. — 1979. — Vol. 123, N 4. — P. 303–307.

Treer T., Aničič J., Safner R., Habeković D. Biomasa makroavertabrata u perifitonu rijeke Save // *Ribarstvo*. — 1994. — Vol. 52, N 4. — P. 157–162.

Verneaux J. Methodes biologiques et problemes de la determination des qualites des eaux courantes // *Bull. ecol.* — 1984. — Vol. 15, N 1. — P. 47–55.

Weber L.M., Lodge D.M. Periphytic food and predatory crayfish: relative roles in determining snail distribution // *Oecologia*. — 1990. — Vol. 82, N 1. — P. 33–39.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ РЕДАКТОРА	5
ПРЕДИСЛОВИЕ	8
Глава 1	
МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ	11
1.1. Материал и методика	11
1.2. Характеристика района исследований	21
Глава 2	
ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППИРОВКИ ПЕРИФИТОНА	30
2.1. Перифитон как экологическая группировка	30
2.2. Основные экологические факторы	36
2.3. Биоценотические аспекты	54
2.4. Таксономический состав	59
Глава 3	
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЕРИФИТОНА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	63
Глава 4	
ЗООЦЕНОЗЫ ПЕРИФИТОНА ВОДОЕМОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	87
4.1. Типизация и соотношение сообществ зооперифитона в водоемах различного типа	87
4.2. Характеристики сообществ зооперифитона	92
Глава 5	
СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ЗООПЕРИФИТОНА	100
Глава 6	
ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СВЯЗИ ЗООПЕРИФИТОНА	109
6.1. Трофические группы	109
6.2. Питание личинок ручейников	111
6.3. Роль зооперифитона в питании рыб	116
Глава 7	
АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА СООБЩЕСТВА ЗООПЕРИФИТОНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРИФИТОНА В БИОИНДИКАЦИИ	124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	144
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	146

Научное издание

Шарапова Татьяна Александровна

**ЗООПЕРИФИТОН ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Редактор *Т.А. Никитина*

Художественный редактор *Л.В. Матвеева*

Художник *Н.А. Горбунова*

Технический редактор *Н.М. Остроумова*

Корректоры *И.Л. Малышева, Л.А. Анкушева*

Оператор электронной верстки *Р.Г. Усова*

Изд. лиц. № 020297 от 23.06.97. Сдано в набор 05.07.07. Подписано в печать 13.09.07. Бумага ВХИ.
Формат 60 × 90 1/16. Офсетная печать. Гарнитура Times ET. Усл. печ. л. 10,5. Уч.-изд. л. 10,2.
Тираж 300 экз. Заказ № 861.

Сибирская издательская фирма “Наука” РАН. 630099, Новосибирск, ул. Советская, 18.
СП “Наука” РАН. 630077, Новосибирск, ул. Станиславского, 25.