

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587/282.3(1-924.14/.16)

**ЗООБЕНТОС ПЛЕСОВЫХ УЧАСТКОВ ПОРОЖИСТЫХ ВОДОТОКОВ:
СОСТАВ, ОБИЛИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
(НА ПРИМЕРЕ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ)**

© 2020 г. И. А. Барышев*

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия

*e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 07.05.2018 г.

После доработки 15.11.2018 г.

Принята к публикации 06.02.2019 г.

Исследованы состав и обилие зообентоса, выявлена структура сообществ донных беспозвоночных в условиях влияния биотопических, гидрологических и климатического факторов. Материал (106 количественных проб из 15 речных бассейнов, 61.6°–67.1° с.ш.) собирали с 2003 по 2017 гг. на плесах порожистых рек Восточной Фенноскандии. Основа фауны сформирована 151 видом, из них Diptera – 36 видов, Trichoptera – 23, Bivalvia – 21 и Ephemeroptera – 19. Наибольшая встречаемость в пробах отмечена для представителей Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). Разнообразие сообществ плесов было низким по сравнению с порогами. Обилие зообентоса многократно варьирует по участкам (0.06–42.6 тыс. экз./м² и 0.06–100.8 г/м²). Средние значения (3106 ± 642 экз./м² и 6.6 ± 1.27 г/м²) сопоставимы с обилием зообентоса порогов. Основу биомассы формировали Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia*, *Gyraulus borealis*), Diptera (Chironominae spp., *Dicranota bimaculata*) и Trichoptera (*Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche contubernalis borealis*). Наименьшая биомасса зообентоса выявлена в плесах ручьев (1.4 ± 0.37 г/м²), а наибольшая – в медиали рек (9.5 ± 2.52 г/м²). Обнаружены локальные скопления (4% проб, преимущественно в медиали) крупных моллюсков (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) с многократно увеличенной биомассой (0.5–3.6 кг/м² при плотности 80–120 экз./м²). Из функциональных групп в составе зообентоса преобладали коллекторы-собиратели (32–60% биомассы), доли групп менялись в зависимости от особенностей биотопа, в частности характера грунта. Отмечено увеличение биомассы зообентоса в южной части региона – с 2.7 ± 0.48 г/м² севернее 65° с.ш. до 8.6 ± 1.82 г/м² южнее 63° с.ш. Сравнение структуры зообентоса плесов порожистых рек Фенноскандии с таковой в равнинных реках других территорий не выявило принципиальных различий, что указывает на важность локальных гидрологических и других факторов в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

Ключевые слова: донные беспозвоночные, фауна, сообщества, биомасса, Республика Карелия, Кольский п-ов

DOI: 10.31857/S0320965220010027

ВВЕДЕНИЕ

Фенноскандия – природная страна, расположенная на территории Балтийского кристаллического щита. Слой четвертичных отложений относительно мал (Бискэ, 1959). В условиях молодого ландшафта (освобождение от ледника произошло 8–14 тыс. лет назад) с многочисленными выходами кристаллических горных пород формируются разветвленные озерно-речные системы, отличающиеся большим количеством порогов, чередующихся с плесами и проточными озерами. Водотоки этой территории выделены в отдельный “Кольский” гидробиологический тип (Жадин, 1950). Северное расположение (60°–70° с.ш.) обу-

словливает суровый климат. Ранее выявлена зависимость характеристик донного населения рек от особенностей гидрографической сети, связанных с четвертичной историей бассейнов (Зверева, 1969). Так, реки, протекающие по стабильным платформенным образованиям в течение длительного периода и отличающиеся выработанным продольным профилем, имеют вид равнинных, в русле большую роль играют наносные грунты (Богатов, Федоровский, 2017). Примером служат многие реки европейского северо-востока России – Средняя и Нижняя Печора, Ижма, Вычегда, где плесы и перекаты с “мягкими” грунтами – преобладающий тип биотопа (Зверева,

1969). На территории Фенноскандии плесы формируются на участках между порогами. Можно предположить, что транзит организмов и органического вещества между порогами и плесами оказывает существенное влияние на зообентос обоих биотопов.

Зообентос рек Восточной Фенноскандии изучали неоднократно, однако основное внимание уделяли порогам (Барышев, 2016). Плесовые участки специально не исследовали, данные о структуре зообентоса отрывочны (Беляков, 2006; Рябинкин, 2003, 2008; Яковлев, 2004, 2005). Вместе с тем, эти участки могут занимать существенную часть реки, здесь формируются особые сообщества донных беспозвоночных, имеющие большое значение в поддержании биологического разнообразия водотоков.

Цель работы – выявить основные структурные характеристики бентоса на плесовых участках водотоков Карелии и Мурманской обл., определить и проанализировать трофическую структуру зообентоса различных биотопов и субстратов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал исследования представлен 106 количественными пробами, собранными на плесовых участках водотоков российской части Фенноскандии в Республике Карелия и Мурманской обл. с 2003 по 2017 гг. Станции располагались на территории 15 речных бассейнов (от 61.6° с.ш. до 67.1° с.ш.), пять из которых относятся к водосбору Белого моря (Поной, Поньгома, Ковда, Кемь, Летняя) и десять – к водосбору Онежского озера (Чебинка, Кумса, Уница, Лижма, Суна, Шуя, Лососинка, Орзega, Большая Уя, Окунья тоня). Исследованы ручьи на участках с замедленным течением (12 проб), медиаль (50 проб) и рипаль (44 пробы) плесовых участков рек. Для ручьев характерны песчаные и песчано-галечные грунты; для медиали – каменистые, глинистые и песчано-галечные; для рипали – отложения детрита на илистых, песчаных или глинистых субстратах. Скорость течения составляла 0.02–0.3 м/с.

Пробы отбирали во второй половине лета при помощи дночерпателя ДАК-250 (площадь захвата 0.025 м², по два подъема на пробу), на малых водотоках – скребком с ячейкой газа сачка уловителя 0.06 мм (с площади 0.05 м²). Для фиксации использовали 70%-ный этанол. В лаборатории организмы сортировали по таксономическим группам с помощью бинокулярного микроскопа, а затем взвешивали с точностью 0.1 мг. Идентификацию видов проводили по современным пособиям (Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2016; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1997, 1999, 2001). Виды сем. Sphaeriidae (Bivalvia) определены А.А. Фроловым (Мурманский мор-

ской биологический институт Кольского научного центра РАН), класса Gastropoda – М.В. Винарским (Санкт-Петербургский государственный университет). Крупных представителей Bivalvia (сем. Unionidae) учитывали отдельно от прочего зообентоса. Названия видов (кроме Mollusca) приведены на основе базы данных Fauna Europea (De Jong, et al., 2014). Названия видов Gastropoda и Bivalvia даны в соответствии с работой (Vinarski, Kantor, 2016). Для оценки сапробности выбран метод Пантле–Букк в модификации, учитывающей “индикаторный вес” видов (Sladecsek, 1973). Индексы биологического разнообразия рассчитаны по стандартным формулам (Magurran, 1998).

Для оценки различий между выборками численности и биомассы использовали *U*-критерий Манна–Уитни ($p \leq 0.05$), позволяющий работать с данными, имеющими логнормальное распределение, а для индексов разнообразия и сапробности, распределение которых обычно близко к нормальному, – критерий Стьюдента ($p \leq 0.05$) (Шитиков и др., 2003). Трофическую структуру сообществ оценивали по способу потребления пищи донными беспозвоночными, руководствуясь литературными данными (Cummins, Klugg, 1979; Sladecsek, 1973). В работе приведены средние значения с указанием стандартной ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В плесовых участках водотоков зарегистрировано 151 таксон видового и надвидового ранга зообентоса. Список видов с указанием биотопа обитания представлен в табл. 1. Выявленные виды относятся к 5 типам, 10 классам, 25 отрядам, 57 семействам и 117 родам. Наибольшей встречаемостью по пробам отличаются таксоны Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). Представителей трех первых групп не всегда можно было определить до вида, поэтому выявить встречаемость для отдельных видов не удалось. В отр. Ephemeroptera наибольшая встречаемость отмечена для *Baetis fuscatus* (11%) и *Serratella ignita* (11%), *Ecdyonurus joernensis* (8%), *Ephemerella vulgata* (7%); в отр. Trichoptera – *Brachycentrus subnubilus* (6%) и *Neureclipsis bimaculata* (6%). Также часто зарегистрированы отдельные представители Plecoptera (*Leuctra fusca*, 14%) и Coleoptera (*Elmis* spp., 9%; *Oulimnius tuberculatus*, 8%). Средние значения индексов разнообразия по Шеннону были 1.03 ± 0.057 , по Симпсону – 0.50 ± 0.026 , различия между биотопами по этим характеристикам статистически не достоверны (критерий Стьюдента).

Обилие зообентоса существенно варьировало по участкам (от 0.06 до 42.6 тыс. экз./м² и от 0.06 до 100.8 г/м²), средние значения достигали 3106 ± 642 экз./м² и 6.6 ± 1.27 г/м². Численность и био-

Таблица 1. Таксономический состав зообентоса плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиадь	рипаль
Тип Porifera			
<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
Тип Nematoda	+	+	+
Тип Annelida, класс Oligochaeta			
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny 1826)	—	+	+
<i>Enchytraeidae</i> sp.	—	+	—
<i>Lamprodrilus isoporus</i> Michaelsen, 1901	—	—	+
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	—	—	+
<i>Lumbricus variegatus</i> Müller, 1774	+	+	—
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	+	+	+
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	+	—	—
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Ørsted, 1842)	—	+	—
Подкласс Hirudinea			
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	—
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
<i>Theromyzon tessulatum</i> (O.F. Müller, 1774)	—	+	—
Тип Mollusca, класс Bivalvia			
<i>Anodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
<i>Euglesa (Cingulipisidium) nitida</i> (Jenyns, 1832)	—	+	+
<i>E. (Cyclocalyx) lapponica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	—	+	—
<i>E. (Cyclocalyx) scholtzii</i> (Clessin, 1873)	+	—	—
<i>E. (Euglesa) curta</i> (Clessin, 1874)	—	+	+
<i>E. (E.) ponderosa</i> (Stelfox, 1918)	—	+	+
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i> (Sheppard, 1825)	—	+	+
<i>E. (H.) lilljeborgii</i> Clessin in Esmarket Hoyer, 1886	—	+	+
<i>E. (H.) polonica</i> Anistratenko et Starobogatov, 1990	—	+	—
<i>E. (Hiberneuglesa) normalis</i> (Stelfox, 1929)	—	+	+
<i>E. (H.) parvula</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	—	—	+
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i> (Malm, 1855)	—	+	+
<i>E. (P.) turgida</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	—	—	+
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i> Starobog. et Korn., 1989	—	+	+
<i>E. (Roseana) globularis</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	+	—	—
<i>E. (Tetragonocyclas) baudoniana</i> (de Cessac, 1855)	—	—	+
<i>E. (T.) milium</i> (Held, 1836)	—	+	—
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller, 1774)	—	+	—
<i>Sphaerium westerlundi</i> Westerlund, 1873	—	+	+
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
<i>U. tumidus</i> Retzius, 1788	—	—	+
Класс Gastropoda			
<i>Bathyomphalus crassus</i> (Da Costa, 1778)	—	—	+
<i>Gyraulus (Gyraulus) borealis</i> (Lovén in Westerlund, 1875)	+	+	+
<i>G. (G.) stelmachoeitius</i> (Bourguignat, 1860)	+	+	—
<i>Lymnaea (Lymnaea) stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	+
<i>Planorbis (Planorbis) planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
<i>Radix (Peregriana) intermedia</i> (Lamarck, 1822)	+	+	+
<i>Valvata (Cincinnati) piscinalis</i> O.F. Müller, 1774	+	—	—
<i>V. (Sibirovalvata) confusa</i> Westerlund, 1897	—	—	+
Тип Arthropoda, класс Grustacea			
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	+	—
<i>Gammarus lacustris</i> G.O. Sars, 1863	—	+	+
Класс Ostracoda	+	+	—
Класс Arachnida, Hydracarina group	+	+	+
Класс Insecta			
Отряд Немиптера <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)	—	+	—
Отряд Coleoptera <i>Agabus</i> sp.	+	—	—

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
<i>Donacia</i> sp.	—	+	+
<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	+	+	—
<i>E. maugetii</i> Latreille, 1802	+	+	—
<i>Halipus</i> sp.	—	+	+
<i>Hydrophilus</i> sp.	—	+	—
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer, 1793)	—	+	+
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	+	+	+
Отряд Megaloptera			
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1933	—	+	+
<i>S. fuliginosa</i> Pictet, 1836	+	+	+
<i>S. lutaria</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+
Отряд Neuroptera			
<i>Sisyra fuscata</i> (Fabricius, 1793)	—	+	—
Отряд Ephemeroptera			
<i>Baetis fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	—
<i>B. rhodani</i> (Pictet, 1843)	+	—	+
<i>B. vernus</i> Curtis, 1834	+	+	—
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	—
<i>Centroptilum luteolum</i> Müller, 1776	+	—	—
<i>Cloeon (Procloeon) bifidum</i> Bengtsson, 1912	—	+	—
<i>C.</i> sp.	—	+	+
<i>Ecdyonurus joernensis</i> Bengtsson, 1909	—	+	—
<i>Ephemerella danica</i> Müller, 1764	—	+	—
<i>E. vulgata</i> Linnaeus, 1758	—	+	+
<i>Ephemerella aurivillii</i> (Bengtsson, 1909)	—	+	—
<i>E. mucronata</i> (Bengtsson, 1909)	—	+	—
<i>Habrophlebia lauta</i> McLachlan, 1884	+	+	+
<i>Heptagenia dalecarlica</i> Bengtsson, 1912	—	+	—
<i>H. sulphurea</i> (Müller, 1776)	—	+	—
<i>Metretopus borealis</i> (Eaton, 1871)	+	+	—
<i>Nigrobaetis digitatus</i> (Bengtsson, 1912)	—	+	—
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	—	+	—
<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)	+	+	+
Отряд Plecoptera			
<i>Amphinemura borealis</i> (Morton, 1894)	—	+	—
<i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan, 1872)	—	+	—
<i>Diura nanseni</i> (Kempny, 1900)	+	+	—
<i>Isoperla difformis</i> (Klapalek, 1909)	—	+	—
<i>Leuctra digitata</i> Kempny, 1899	—	+	+
<i>L. fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
<i>Nemoura cinerea</i> Stephens, 1836	—	+	+
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	—
Отряд Trichoptera			
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834	—	+	—
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	—	+	—
<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)	—	+	—
<i>A. cinereus</i> (Curtis, 1834)	—	+	—
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	—	+	—
<i>Ceraclea</i> sp.	—	+	+
<i>Ceratopsyche newae</i> (Kolenati, 1858)	—	+	—
<i>Cyrnus trimaculatus</i> (Curtis, 1834)	—	—	+
<i>Halesus</i> sp.	—	—	+
<i>Hydropsyche borealis</i> Martynov, 1926	—	+	—
<i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834)	—	+	—
<i>Hydroptila</i> sp.	—	+	—
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	—	+	—
<i>Limnephilus</i> sp.	—	+	—
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
<i>Oecetis</i> sp.	—	+	—
<i>Oligostomus reticulata</i> (Linnaeus, 1761)	+	—	—
<i>Oxyethira</i> sp.	+	+	—
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	+	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	+	+	—
<i>Potamophylax</i> sp.	—	—	+
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	+	+	+
<i>Stenophylax</i> sp.	+	+	+
Отряд Odonata			
<i>Aeshna cyanea</i> Müller, 1764	—	—	+
<i>Cordulegaster boltonii</i> Donovan, 1807	—	+	+
<i>Gomphus vulgatissimus</i> Linnaeus, 1758	—	+	+
<i>Onychogomphus forcipatus</i> Linnaeus, 1758	—	+	—
Отряд Diptera			
Сем. Athericidae			
<i>Atherix ibis</i> (Fabricus, 1798)	—	+	—
Сем. Ceratopogonidae	+	+	+
Сем. Pediciidae			
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	+	—	+
<i>Tricyphona immaculata</i> (Meigen, 1804)	—	+	—
Сем. Limoniidae			
<i>Hexatoma</i> sp.	—	+	+
<i>Phylidorea</i> sp.	+	—	+
Сем. Tabanidae	—	—	+
<i>Chrysops</i> sp.	—	+	—
Сем. Tipulidae	—	—	+
<i>Eleophila</i> sp.	—	—	+
Сем. Simuliidae			
<i>Cnetha</i> sp.	+	—	—
<i>Odagmia</i> sp.	—	+	—
<i>Simulium morsitans</i> Edwards, 1915	—	+	—
<i>S.</i> sp.	+	+	—
Сем. Chironomidae			
Подсем. Tanypodinae			
<i>Clinotanypus</i> sp.	—	+	—
<i>Procladius (Holotanypus)</i> sp.	+	+	+
Tanypodinae spp.	+	+	+
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818	—	—	+
Подсем. Ortocladiinae			
<i>Corynoneura carriana</i> group sp.	—	+	—
Ortocladeinae spp.	+	+	+
<i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen, 1937)	+	+	—
Подсем. Chironominae			
<i>Chironomus</i> sp.	—	+	+
<i>Cladopelma goetghebueri</i> Spies & Saether, 2004	—	—	+
<i>Cladotanitarsus mancus</i> group sp.	—	—	+
<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924	—	—	+
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	—	—	+
<i>Heterotrissocladius marcidus</i> (Walker, 1856)	—	+	—
<i>H. subpilosus</i> group sp.	—	+	—
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	—	—	+
<i>Microtendipes pedellus</i> group sp.	—	+	+
<i>Polypedilum convictum</i> group sp.	—	+	+
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	—	—	+
<i>P. scalaenum</i> (Schränk, 1803)	—	—	+
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	—	+	+
<i>Tanytarsus</i> sp.	—	+	—
<i>Tribelos intextus</i> (Walker, 1856)	—	+	—
Всего	42	115	79

Таблица 2. Численность (*N*) и биомасса (*B*) основных таксонов зообентоса плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Таксон	<i>N</i> , экз./м ²			<i>B</i> , г/м ²		
	Ручьи	Реки		Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль		медиаль	рипаль
Nematoda	25	12	1	0.018	0.008	0.000
Oligochaeta	107	245	515	0.135	0.619	0.468
Hirudinea	2	14	4	0.014	0.221	0.053
Bivalvia	169	185	138	0.374	2.602	0.493
Gastropoda	17	32	15	0.277	0.305	0.149
Crustacea	40	50	32	0.013	0.056	0.021
Hydracarina	8	7	1	0.005	0.009	0.001
Ephemeroptera	23	208	26	0.031	0.328	0.168
Plecoptera	73	118	6	0.036	0.129	0.007
Trichoptera	21	1261	11	0.030	2.528	0.108
Coleoptera	44	93	6	0.037	0.062	0.007
Heteroptera	0	27	0	0.000	0.497	0.000
Odonata	0	8	5	0.000	0.703	0.924
Megaloptera	0	7	18	0.000	0.101	0.211
Chironomidae	191	1187	2294	0.073	1.053	1.860
Diptera прочие	196	173	43	0.369	0.284	0.193
Всего	916 ± 185	3627 ± 1069	3113 ± 952	1.4 ± 0.37	9.5 ± 2.52	4.7 ± 0.89

масса основных таксонов по выделенным биотопам (без учета представителей Unionidae) приведены в табл. 2.

Зообентос плесовых участков ручьев отличался низким обилием по сравнению с медиалью и рипалью рек (критерий Манна–Уитни). Наибольшие биомасса и численность зообентоса выявлены в зоне медиали. В ручьях по биомассе преобладали представители Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia*, *Gyraulus borealis*, *G. stelmachotius*) и личинки двукрылых (*Dicranota bimaculata*). В медиали многочисленны личинки ручейников (*Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche contubernalis borealis*), двустворчатые моллюски (*Euglesa* spp.) и личинки хирономид подсем. Chironominae. В зообентосе рипали доминировали личинки хирономид (подсем. Chironominae).

Крупные двустворчатые моллюски – представители сем. Unionidae (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) распространены локально и встречены в 11.3% проб. Вместе с тем, на отдельных участках (4% проб, преимущественно в медиали) эти виды могли формировать большую биомассу – 0.5–3.6 кг/м² при плотности 80–120 экз./м².

В южной части региона обилие зообентоса существенно возрастает. Так, севернее 65° с.ш. средние значения были 1.0 ± 0.22 тыс. экз./м² и 2.7 ± 0.48 г/м², от 63° с.ш. до 65° с.ш. – 0.8 ±

± 0.13 тыс. экз./м² и 1.9 ± 0.59 г/м², южнее 63° с.ш. – 4.1 ± 0.92 тыс. экз./м² и 8.6 ± 1.82 г/м². Отличие обилия зообентоса рек южнее 63° с.ш. (73 пробы) от расположенных севернее этой параллели (34 пробы) статистически значимо как по численности, так и по биомассе (критерий Манна–Уитни).

Трофическая структура зообентоса плесов представлена измельчителями, коллекторами (коллекторами-фильтраторами и коллекторами-собираателями), соскребателями и хищниками. Наибольшая доля по биомассе приходится на коллекторов (50–75%), т.е. обследованные участки могут быть классифицированы как ритраль.

Выявлены различия в соотношении функциональных трофических групп в зависимости от биотопа (ручьи, медиаль, рипаль) и типа грунта (илистый, песчаный, каменистый). Так, в рипали и медиали относительно крупных рек наибольшая доля приходится на коллекторов-собираателей (40–60% биомассы зообентоса). Трофическая структура зообентоса плесовых участков ручьев существенно отличается от таковой в более крупных водотоках, в первую очередь большой долей соскребателей. Доли хищников, измельчителей и коллекторов-фильтраторов сопоставимы, а доля коллекторов-собираателей в 2 раза меньше, чем в зообентосе рипали. Участие измельчителей в тро-

фической структуре зообентоса плесов относительно невелико и редко превышает 10% биомассы (табл. 3).

Тип грунта влиял на трофическую структуру зообентоса. Так, доля соскребателей повышалась с 2% на илистых грунтах до 30% на каменистых (табл. 4). Доля измельчителей также возрастала с увеличением фракции грунта (с 3 до 11%). Вместе с тем, на илистом грунте была велика доля хищников (24%). Крупные двустворчатые моллюски (сем. Unionidae), относящиеся к коллекторам-фильтраторам, преимущественно отмечены на илистых грунтах, но способные формировать скопления и на камнях, в частности, на значительном течении в начале плеса.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Плеса рек по гидрологическим характеристикам, характеру грунтов и проточности занимают промежуточное положение между порогами и русловыми озерами. По этой причине в составе зообентоса плесов можно ожидать присутствие как типично речных видов, так и видов, характерных для озер. Вместе с тем значительная часть специализированных реофильных и лимнофильных видов на плесовых участках рек может отсутствовать. Для северной части территории (Мурманская обл.) полный список видов пресноводного зообентоса (как реофильного, так и лимнофильного) составляет ~600 видов (Яковлев, 2005). К югу видовое разнообразие возрастает. Так, лимнофильная бентофауна водоемов Республики Карелия может насчитывать ~1100 видов без учета придонных планктонных ракообразных (Попченко, Александров, 1983). Для проточных озер бассейна р. Кемь известно ~500 видов (Рябинкин, 2003). Для сравнения, фауна вод территории Республики Коми насчитывает ~700 видов (Зверева, 1969). Для бентоса рек Урала и Тимана известно ~850 видов (Шубина, 2006). Однако основу фауны донных сообществ составляют лишь 25–30% таксонов видового списка, остальные встречаются существенно реже (Попченко, Александров, 1983). Так, для пороговых участков рек Восточной Фенноскандии ранее было выявлено 137 таксономических групп без подробного определения хирономид и олигохет (Baryshev, 2017). В зообентосе притока р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища), расположенного значительно южнее и отличающегося высокой сапробностью, в результате подробного обследования зарегистрировано 222 вида (Перова, 2016). В нижнем течении р. Сылва (бассейн р. Камы) в составе зообентоса выявлено 156 видов беспозвоночных (Паньков, 1997).

В настоящей работе часть гидробионтов (в первую очередь относящихся к группам Oligochaeta, Chironomidae и Hydracarina) не удалось

Таблица 3. Доля трофических групп зообентоса (% общей биомассы) на различных биотопах плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Трофическая группа	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
Измельчители	2 ± 0.9	9 ± 2.3	3 ± 1.4
Коллекторы-фильтраторы	27 ± 8.9	25 ± 4.3	14 ± 2.9
Коллекторы-собиратели	32 ± 9.3	40 ± 4.7	60 ± 4.9
Соскребатели	24 ± 11.0	11 ± 3.3	3 ± 1.5
Хищники	14 ± 4.7	15 ± 3.7	20 ± 3.8

Таблица 4. Доля трофических групп зообентоса (% общей биомассы) на различных грунтах плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Трофическая группа	Грунт		
	илистый	песчаный	каменистый
Измельчители	3 ± 1.7	5 ± 1.9	11 ± 3.7
Коллекторы-фильтраторы	20 ± 4.5	25 ± 3.8	10 ± 3.9
Коллекторы-собиратели	50 ± 6.0	48 ± 4.4	40 ± 8.4
Соскребатели	2 ± 1.5	8 ± 2.8	29 ± 8.6
Хищники	24 ± 5.1	13 ± 2.5	10 ± 5.6

определить до вида, что существенно сократило фаунистический список. Кроме того, данное исследование касается только части речных биотопов (плесовых участков). В связи с этим, число выявленных таксонов — 151, представляется вполне закономерным. Число видов, зарегистрированных в выделенных биотопах (ручьях, медали, рипали) значительно различается (табл. 1), что может объясняться неодинаковым числом проб, поскольку сравнение разнообразия при помощи индексов Шеннона и Симпсона не показало статистически значимых различий.

Комплекс видов, формирующих основу биомассы зообентоса плесов, существенно отличается от выявленного ранее в сообществах пороговых участков (Барышев, 2014, 2015). Обнаруженное в зообентосе плесов доминирование беспозвоночных, относящихся к Bivalvia, Gastropoda и Chironomidae в значительной степени свойственно и для зообентоса озер (Рябинкин, 2008; Яковлев, 2005).

Значения индексов Шеннона (0.94–1.17) и Симпсона (0.45–0.51) указывают на относительно низкое разнообразие сообществ донных беспозвоночных на плесовых участках. Вместе с тем на пороговых участках различных рек Восточной Фенноскандии (кроме горных) значения индекса

Шеннона варьировали в пределах 1.20–2.77 и индекса Симпсона – 0.09–0.33 (Барышев, 2014, 2015; Барышев, Хренников, 2016; Комулайнен и др., 2013). Сравнительно высокое видовое разнообразие литореофильных сообществ, формирующихся на пороговых участках рек, связанное с разнообразием местообитаний в пределах биоценоза, не раз отмечали ранее (Шубина, 2006).

Средние значения численности и биомассы зообентоса плесовых участков рек (3106 ± 642 экз./м² и 6.6 ± 1.27 г/м²) сопоставимы с выявленными ранее значениями для порогов Восточной Фенноскандии (Барышев, 2014, 2015; Барышев, Хренников, 2016; Комулайнен и др., 2013). Отмечена чрезвычайно высокая вариабельность обилия, по-видимому, связанная с многообразием микробиотопов в пределах плесов. Подобная мозаичность зообентоса с многократными колебаниями обилия зарегистрирована на р. Печоре (Зверева, 1969).

Высокая доля коллекторов-собирателей в трофической структуре сообществ донных беспозвоночных рек обычна не только в реках Фенноскандии, но и других регионов (Кочарина, 2005; Vagushchev, 2017; Tiiniva, 2006). Различия в трофической структуре зообентоса между выделенными биотопами могут быть связаны со спецификой условий в каждом из них. Так, илистые грунты формируются на участках с умеренным течением и преимущественно характерны для рипали. Отсутствие твердого субстрата обуславливает минимальную долю соскребателей, развитие получают коллекторы-собиратели. Песчаные грунты присутствуют в ручьях и рипали рек. Трофическая структура бентоса на этих биотопах близка к таковой на илистых грунтах, однако доля коллекторов-фильтраторов и соскребателей возрастает. Крупный каменистый грунт, характерный для участков со значительным течением, создает благоприятные условия для соскребателей (табл. 4).

Регион исследования вытянут с севера на юг на тысячу километров, климат Кольского п-ва и южной части Карелии существенно различается. В связи с этим, увеличение обилия зообентоса рек в сторону юга выглядит вполне закономерным. Ранее была отмечена аналогичная динамика для пороговых участков рек Фенноскандии (Барышев, 2014).

Состав зообентоса плесов озерно-речных систем Фенноскандии в общих чертах близок к таковому в равнинных реках. В составе зообентоса водотоков европейского северо-востока России (Средняя Печора, Вычегда) также преобладают личинки хирономид, олигохеты, моллюски, нематоды, местами личинки ручейников (Зверева, 1969). Значительное видовое разнообразие Chironomidae, Mollusca и Oligochaeta отмечено в более южных регионах – в устье р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища) и в нижнем тече-

нии р. Сылвы, бассейне р. Камы (Паньков, 1997; Перова, 2016). В зообентосе плесов рек Фенноскандии, где пороги периодически встречаются на всем протяжении русла, были встречены и типично реофильные виды, проникающие с быстрин. Однако и в реках, где нижнее течение лишено порогов, такие виды способны проникать с верхнего течения (Зверева, 1969). Значительное варьирование обилия зообентоса, выявленное для плесов озерно-речных систем, отмечено и в равнинных реках с малой озерностью и отсутствием пороговых участков. Так, водотоки европейского северо-востока России в среднем и нижнем течении (Средняя Печора, Вычегда) отличаются относительно невысокой биомассой зообентоса – $\sim 1\text{--}4$ г/м², однако встречаются участки, где биомасса достигает 40 г/м² (Зверева, 1969). В устьевой зоне “равнинной” р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища) биомасса зообентоса составляет $2\text{--}70$ г/м² (Перова, 2016). Близкие значения получены для зообентоса нижнего течения р. Сылвы – $11\text{--}44$ г/м² (Паньков, 1997).

Выводы. В составе зообентоса плесовых участков рек Восточной Фенноскандии выявлен 151 таксон беспозвоночных. Наиболее многочисленны представители групп Chironomidae, Oligochaeta, Sphaeriidae, Ephemeroptera и Trichoptera. Видовое разнообразие сообществ беспозвоночных плесовых участков оказалось низким, по сравнению с пороговыми, однако, обилие, сформированное в первую очередь представителями Bivalvia, Gastropoda, Diptera и Trichoptera, вполне сопоставимо. Среди обследованных биотопов наименьшая биомасса зообентоса выявлена в ручьях, а наибольшая – в медиали рек. По направлению к югу обилие зообентоса существенно возрастает. В трофической структуре зообентоса преобладают коллекторы-собиратели, соотношение трофических групп меняется в зависимости от типа биотопа и характера грунта. Сравнение структуры зообентоса плесов порожистых рек Фенноскандии с таковой равнинных рек не показало принципиальных различий, что указывает на важность локальных гидрологических и других факторов в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен М.В. Винарскому (Санкт-Петербургский государственный университет), А.А. Фролову (Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН), С.В. Айбулатову (Зоологический институт РАН), В.Г. Дядичко (Украинский научный центр экологии моря) за консультации по определению видов, А.В. Ткаченко (Полярный научно-исследо-

вательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии) за сбор проб из р. Поной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Карельского научного центра РАН (0221-2017-0045).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышев И.А.* 2014. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии // Журн. общ. биол. Т. 75. № 2. С. 124.
- Барышев И.А.* 2015. Особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 1. С. 29.
- Барышев И.А.* 2016. История изучения макрозообентоса рек Карелии и Мурманской области // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия “Экологические исследования”. № 4. С. 3.
<https://doi.org/10.17076/eco98>
- Барышев И.А., Хренников В.В.* 2016. Количественная характеристика макрозообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря как основы кормовой базы для молоди лососевых рыб // Поволж. экол. журн. № 3. С. 255.
<https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-3-255>
- Беляков В.П.* 2006. Состав и структура зообентоса притоков Ладожского озера // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. Санкт-Петербург: Лема. С. 108.
- Бискэ Г.С.* 1959. Четвертичная геология и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Жадин В.И.* 1950. Жизнь в реках. Бентос // Жизнь пресных вод СССР. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 149.
- Зверева О.С.* 1969. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Ленинград: Наука.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А.* 2013. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища // Поволж. экол. журнал. № 3. С. 261.
- Кочарина С.Л.* 2005. Трофическая структура беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 49.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2: Зообентос. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1997. Т. 3: Паукообразные и низшие насекомые. Санкт-Петербург: Наука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. Санкт-Петербург: Наука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т. 5: Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые). Санкт-Петербург: Наука.
- Паньков Н.Н.* 1997. Структурные и функциональные характеристики сообществ зообентоса реки Сылвы (бассейн Камы): Дис. ... канд. биол. наук. Пермь: Пермский государственный университет.
- Перова С.Н.* 2016. Структура макрозообентоса устьевой области притока Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. внутр. вод. РАН. Вып. 74 (77). С. 113.
- Попченко В.И., Александров В.М.* 1983. Донная фауна Онежского озера и ее биоценоза // Пресноводные гидробионты и их биология. Ленинград: Наука. С. 102.
- Рябинкин А.В.* 2003. Макрозообентос водоемов бассейна реки Кеми (Карелия) и его динамика в условиях антропогенного влияния: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет.
- Рябинкин А.В.* 2008. Фауна донных беспозвоночных бассейна р. Кеми // Труды Карельского научного центра. Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 134.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН.
- Шубина В.Н.* 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. Санкт-Петербург: Наука.
- Яковлев В.А.* 2004. Фаунистический обзор пресноводного зообентоса северо-восточной части Фенноскандии // Биол. внутр. вод. № 3. С. 16.
- Яковлев В.А.* 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН.
- Baryshev I.A.* 2017. Taxonomic Composition and Trophic Structure of Benthic Fauna in Rocky Rapids and Riffles in Rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast // Inland Water Biology. V. 10. № 4. P. 405.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040034>
- Cummins K.W., Klugg M.J.* 1979. Feeding ecology of stream invertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 10. P. 147.
- De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., et al.* 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. Biodiversity Data Journal V. 2.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
- Magurran A.E.* 1998. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton: Princeton Univ. Press.
<https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>

Sladeczek V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. V. 7. P. 1.

Tiunova T.M. 2006. Trophic structure of invertebrate communities in ecosystems of salmon rivers in the Southern

Far East // Rus. J. Ecol. V. 37. № 6. P. 419.
<https://doi.org/10.1134/S1067413606060099>

Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water mollusks of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.

Zoobenthos of the Pools of Steep Rivers: Composition, Abundance and Trophic Structure (on the Example of Eastern Fennoscandia)

I. A. Baryshev*

Institute of Biology Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia

**e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru*

The study of the species composition and abundance of zoobenthos was carried out to reveal the structure of the communities of benthic invertebrates under the effect of biotopical, hydrological and climatic factors. 106 quantitative samples from 15 river basins, N 61.6°–67.1° were collected from 2003 to 2017 in pools of steep rivers. The basic part of the fauna is formed by 151 species, including Diptera – 36 species, Trichoptera – 23, Bivalvia – 21 and Ephemeroptera – 19. The highest occurrence in the samples was noted for species from the taxons Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). The diversity of benthic communities of pools was low compared with the riffles. The abundance of zoobenthos varies greatly from site to site (from 0.06 to 42.6 thous. spec./m² and from 0.06 to 100.8 g/m²). Average values were 3106 ± 642 spec./m² and 6.6 ± 1.27 g/m², which is comparable with the abundance of zoobenthos in riffles. Basis biomass is formed by invertebrate of taxa Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia*, *Gyraulus borealis*), Diptera (Chironominae spp., *Dicranota bimaculata*) and Trichoptera (*Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche borealis*). The lowest zoobenthos biomass was detected in brooks (1.4 ± 0.37 g/m²), and the largest – in the medial zone of rivers (9.5 ± 2.52 g/m²). Local aggregation (4% of the samples, mainly in the medial zone) of large mollusks (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) with a multiply increased biomass – 0.5–3.6 kg/m² and density – 80–120 spec./m² were found. In the trophic structure, collectors are predominant (32–60% for biomass), the proportion of groups may vary depending on the characteristics of the biotope, in particular the features of the bottom substrate. An increase in zoobenthos biomass in the southern part of the region was found – from 2.7 ± 0.48 g/m² to the north of N 65° to 8.6 ± 1.82 g/m² to the south of N 63°. A comparison of the structure of the zoobenthos of pools in the steep rivers of Fennoscandia with that in the gentle rivers of other territories did not reveal any fundamental differences, which indicates the importance of local hydrological and other factors in the formation of the composition and abundance of communities of benthic invertebrates.

Keywords: bottom invertebrates, fauna, communities, biomass, the Republic of Karelia, the Kola Peninsula