

**БАРЫШЕВ**  
Игорь Александрович

**МАКРОЗООБЕНТОС  
РЕК ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.02.10 – гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность и степень разработанности темы.** В современной экологии континентальных вод основное внимание традиционно уделяется наиболее значимым в хозяйственном отношении водным объектам – крупным озерам, рекам, водохранилищам. Вместе с тем, основу речной сети формируют малые водотоки, гидробиологический режим которых остается недостаточно изученным в большинстве регионов, несмотря на активизацию исследований в этом направлении (Богатов, 1995; Тиунова, 2001; Комулайнен, 2004; Крылов, 2005; Шубина, 2006; Чебанова, 2009; Алимов и др., 2011; Чертопруд, 2011; др.).

Бентос является важным элементом экосистем всех водных объектов. Но именно в небольших порожистых реках, характерных для Фенноскандии, роль бентоса особенно велика. Донные беспозвоночные составляют основу речных сообществ ритрали; формируют кормовую базу для речных рыб и прибрежных животных; являются надежным и удобным индикатором при контроле качества поверхностных вод (Birk, Hering, 2002; Практическая гидробиология, 2006; Allan, 2006; Morse et al, 2007; Moss, 2010; Алимов и др., 2013; Богатов, Федоровский, 2017; др.). До настоящего времени недостаточно изучен биоресурсный потенциал гидрографической сети малых водотоков, имеющий большое значение в сохранении биоразнообразия пресноводных экосистем (Тиунова, 2006; Экосистема малой реки..., 2007; Чебанова, 2009; Розенберг, Зинченко, 2011). В связи с этим, изучение молодой, восприимчивой к инвазиям, фауны макрозообентоса Восточной Фенноскандии, процесс формирования которой еще не завершен, представляет научный интерес, особенно в условиях глобального изменения климата.

Отличие рек от озер связано с характерной для них линейной ориентацией и наличием постоянного однонаправленного течения, что формирует последовательность связанных по их протяженности экосистем (Illies, 1953; Vannote et al., 1983; Богатов, 1995; Протасов, 2008; Thorp et al., 2008; Богатов, Федоровский, 2017). Невыработанные профили рек молодых ландшафтов Восточной Фенноскандии обуславливают образование множества экотонов, как между водными биотопами (плес–порог), так и с наземными экосистемами (река–болото, река–лес и др.), что формирует чрезвычайно сложную структуру, изучение которой имеет как практическую, так и теоретическую ценность. Тесная связь речных экосистем с территорией водосбора объясняет большую значимость исследования реакции макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии, отличающихся низкой трофностью и минерализацией, на антропогенные воздействия различного характера.

**Цель и задачи работы.** Цель настоящей работы – выявить особенности структуры и динамики макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии, связанные с влиянием природных и антропогенных факторов.

Задачи исследования:

1. Выявить фаунистический состав макрозообентоса, провести анализ влияния природных особенностей региона на его формирование.
2. Проследить закономерности изменения количественных показателей макрозообентоса рек.
3. Проанализировать особенности сезонной динамики макрозообентоса рек в условиях северного региона с умеренным климатом, избытком влаги и разветвленной гидрологической сетью.
4. Выявить специфичные черты сезонной и суточной динамики дрейфа организмов макрозообентоса в условиях короткого биологического лета и полярного дня.
5. Определить ведущие комплексы факторов формирования структуры макрозообентоса рек, провести типизацию водотоков.
6. Проанализировать изменение структуры макрозообентоса в условиях антропогенного влияния – поступления органических веществ, биогенных элементов и тяжелых металлов.

**Научная новизна и теоретическая значимость работы.** Впервые проведен детальный анализ фауны и количественных характеристик макрозообентоса рек Восточной Финноскандии. Получены новые данные о распространении гидробионтов и об изменении их ареалов. Впервые подробно исследованы количественные показатели, пространственная и сезонная динамика макрозообентоса небольших рек региона в естественных условиях и под влиянием хозяйственной деятельности человека. Впервые на основе большого массива данных выполнен анализ факторов формирования макрозообентоса рек Восточной Финноскандии. Представлены новые данные, характеризующие сезонную и суточную динамику дрейфа в реках в условиях Севера.

**Практическая значимость работы.** Полученные сведения о распространении охраняемых видов макрозообентоса используются для подготовки новой редакции Красной Книги Республики Карелия. Данные о структуре макрозообентоса в речных экосистемах в естественном состоянии и при антропогенных воздействиях разного рода могут быть положены в основу программ мониторинга и определения степени нарушения при техногенных авариях. Результаты работы важны для поиска путей рационального использования природных ресурсов (оценки роли бентоса в трофических цепях, определении кормовой базы в рыбохозяйственной практике, при планировании сети ООПТ). Материалы данной работы могут найти применение при подготовке общих и специальных курсов по гидробиологии и экологии.

**Предмет защиты.** Закономерности формирования пространственной структуры макрозообентоса в реках Восточной Финноскандии

**Положения, выносимые на защиту.**

1. Северное расположение, порожистый характер русла и наличие множества проточных озер в реках Восточной Финноскандии обуславливают особую структуру макрозообентоса, для которой характерны преобладание

литореофильной фауны, качественная обедненность, многократное варьирование количественных показателей по участкам и фрагментированная продольная организация.

2. Сезонные изменения структуры макрозообентоса обусловлены динамичной сменой фаз жизненных циклов гидробионтов за короткое биологическое лето и продолжением развития в зимний период. Существенный вклад в сезонную динамику вносят половодье и ледостав, которые значительно сильнее влияют на состав и обилие макрозообентоса в реках с низкой естественной зарегулированностью.

3. Низкая минерализация и олиготрофный характер речных вод региона обуславливают чувствительность структуры сообществ донных беспозвоночных к поступлению биогенных и органических веществ природного и антропогенного происхождения.

**Апробация.** Материалы диссертации были представлены на международных, всероссийских и региональных конференциях: на межд. конф. «Крупнейшие озера в Европе Ладожское и Онежское» (Петрозаводск, 1996); межд. конф. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Феноскандии» (Петрозаводск, 1999); II(XXV) межд. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск, 1999); межд. науч. конф. «Биоразнообразии Европейского Севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны» (Петрозаводск, 2001 г.); III Всеросс. симпоз. «Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран» (Воронеж, 2006 г.); XIII межд. молодёжной школе-конф. «Биология внутренних вод» (Борок, 2007 г.); Всеросс. школе-конф. «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008 г.); межд. науч. конф. «Перифитон и обрастание: теория и практика» (Санкт-Петербург, 2008 г.); XXVIII межд. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск, 2009 г.); Всеросс. науч. конф. с межд. участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009 г.); 4-й межд. науч. конф., посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга «Современные проблемы гидроэкологии» (Санкт-Петербург, 2010 г.); межд. научно-практич. конф. «Экологические проблемы речных экосистем» (Минск, 2010 г.); межд. конф. «Экология водных беспозвоночных», посвященной 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского (Борок, 2010 г.); научно-практич. конф., посвященной 80-летию ФГБУ «Государственный природный заповедник „Кивач“» (Петрозаводск, 2012); V Всеросс. симпоз. с межд. участ. «Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах» (Петрозаводск, 2012); XII межд. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Петрозаводск, 2013 г.); V Всеросс. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым, (Борок, 2013 г.); 5-ой межд. конф., посвященной памяти Г.Г. Винберга, (Санкт-Петербург 2015 г.); Всеросс. научно-практич. конф. с межд. участием,

посвященной 25-летию юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО "Национальный парк "Водлозерский" (Петрозаводск, 2016 г.); VI Всеросс. (с межд. участием) симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым, посвященного памяти Л.А. Жильцовой (Владикавказ, 2016); V Межд. конф. молодых ученых «Водные ресурсы: изучение и управление» (Петрозаводск 2016 г.); XII съезде Гидробиологического общества при РАН (Петрозаводск 2019 г.); на научных семинарах Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург и на заседаниях Ученого совета ИБ КарНЦ РАН, г. Петрозаводск.

**Публикации.** По теме диссертации опубликована 91 работа: 26 статей в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК РФ, 5 статей в других журналах, 1 монография, 59 публикаций – статьи в сборниках, материалы конференций и тезисы докладов.

**Личное участие автора.** Работа основана на результатах собственных исследований макрозообентоса порогов и перекатов рек Республики Карелия и Мурманской области в период с 1996 по 2018 гг. Автором лично собраны и обработаны полевые материалы, обозначена научная проблема, выбраны методы, поставлены цели и задачи, сформулированы выводы. Все опубликованные работы написаны лично автором или в соавторстве. Участие соавторов основных публикаций по теме исследования пропорционально их числу.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, восьми глав, выводов, списка литературы. Изложена на 380 страницах, включает 40 рисунков, 81 таблицу и 1 табличное приложение. В списке литературы 670 источников, из них 186 на иностранных языках. Обзор литературы приведен в соответствующих разделах.

**Благодарности.** Автор глубоко благодарен за постоянную помощь в работе и обсуждение научных проблем коллегам С.Ф. Комулайнену, А.Е. Веселову, А.Н. Кругловой, В.В. Хренникову, Ю.А. Шустову, В.И. Кухареву, О.П. Стерлиговой, С.В. Айбулатову, Н.В. Ильмасту; за ценные советы коллегам О.А. Лоскутовой, В.Д. Иванову, Н.Ю. Клюге, В.Ф. Шуйскому, А.А. Фролову, М.В. Винарскому, И.О. Нехаеву, А.И. Сидоровой, А.А. Прокину, М.В. Чертопруду, В.Г. Дядичко, А.В. Рябинкину, Н.М. Калинкиной, А.Ф. Алимову, С.М. Голубкову, М.И. Орловой, Е.А. Курашову, А.А. Пржиборо, рецензентам статей. Автор признателен всем коллегам, принимавшим участие в обсуждении работы на семинарах Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН, Института водных проблем КарНЦ РАН и Института биологии КарНЦ РАН за внимание к работе, советы и замечания.

Работа была поддержана грантами: Грантом Президента РФ 1020.2010.4, Федерального агентства по науке и инновациям 02.442.11.7467, Фонда содействия отечественной науке 2008-2009 гг., РФФИ 08-04-91771-АФ (№ 08-04-91771-АФ\_a) и Академии наук Финляндии (грант №124121), Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Информационное обеспечение программ сохранения, восстановления и рациональной

эксплуатации запасов атлантического лосося, воспроизводящихся в реках Восточной Фенноскандии» (№ г.р. 01.2.00608827) (2009–2011 гг.) и Варзугского НИЦ полярных экосистем.

## ГЛАВА 1. ИЗУЧЕННОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА И ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

### 1.1 Изученность макрозообентоса рек

Представлен исторический обзор изучения макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии. В ранний период (до 1926 г.) исследования носили отрывочный характер, данные о речных сообществах собирались попутно с материалами о рыболовстве и гидрологических особенностях водоемов. В ходе экспедиций с участием К.Ф. Кесслера, Н.Я. Озерецковского, Н.Я. Данилевского, Н.В. Кудрявцева проведено картографирование речной сети, накоплена информация о гидрологическом режиме рек и их ихтиофауне, запасах хозяйственно ценных рыб. Второй период (1926–1949 гг.) отличается от предыдущего хорошо организованными экспедициями. В 1926 г. в Карелию переведена Бородинская биологическая станция (Б.В. Перфильев, В.К. Чернов, С.Г. Лепнева, А.В. Мартынов); в 1936 г. для изучения рек Кольского п-ва организована комплексная экспедиция под руководством В.И. Жадина. В эти годы получены первые научные сведения о составе зообентоса. Третий период (1950–1994 гг.) характеризуется специальными подробными исследованиями видового состава и количественных характеристик донных речных сообществ, направленными на поиск путей рационального использования водных объектов региона. В это время проводили исследования сотрудники таких учреждений, как Карельский филиал Академии наук СССР, Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича (ПИНРО), Кольский филиал АН СССР (З.В. Усова, О.Л. Качалова, Т.И. Подболотова, В.В. Хренников, Ю.А. Шустов, А.В. Рябинкин, В.И. Кухарев, В.Н. Задорина, Т.Н. Полякова, В.А. Яковлев). Был накоплены материалы по составу и обилию зообентоса рек, его сезонной динамике, оценке кормовых условий для молоди промысловых рыб. С 1995 г. начинается четвертый период в исследовании реофильного зообентоса, обусловленный расширением спектра задач и появлением новых методов обработки материала. Усиливается внимание к изучению экологии донных сообществ отдельных бассейнов и территорий, детальным исследованиям с использованием статистических методов.

Вместе с тем, до настоящего времени территория изучена крайне неравномерно. В первую очередь исследовались крупные водотоки, имеющие наибольшее хозяйственное значение (строительство ГЭС, воспроизводство лососевых рыб). Малые водотоки до настоящего времени являются наименее изученными водными объектами. Накопленные материалы о структуре макрозообентоса рек региона недостаточно обобщены.

## 1.2 Физико-географическая характеристика

Фенноскандия – природная страна в северо-восточной части Европы, расположенная на Балтийском (Фенноскандинавском) кристаллическом щите. Для данной территории характерно неглубокое залегание кристаллических горных пород и тонкий слой четвертичных отложений (Бискэ, 1959; Козлов и др., 2006). Территория относительно недавно (8–14 тыс. лет назад) освободилась от ледника, что обуславливает слабую врезанность русел рек и неразвитость их долин (Гросвальд, 1999; 2009). Исследования проведены на территории Российской части Фенноскандии – Республике Карелия и Мурманской области. Протяженность территории в меридиональном направлении составляет около 1 тыс. км.

Климат относительно суровый, вегетационный период короткий. Лето прохладное, осень длинная и сравнительно теплая, зимы мягкие. Весна холодная и поздняя (Атлас Мурманской..., 1971; Атлас Карельской..., 1989). Территория Мурманской области находится под воздействием течения Гольфстрим, что объясняет аномально высокие для Заполярья температуры (Атлас Мурманской области..., 1971). Растянутость региона в меридиональном направлении обуславливает возрастание температур при продвижении с севера на юг: среднегодовых – от  $\sim 0$  до  $1,8-2,5^{\circ}\text{C}$ ; изотермы июля – от  $8-13$  до  $14-16^{\circ}\text{C}$ ; безморозный период удлиняется с  $60-120$  до  $70-130$  дней (Атлас Мурманской..., 1971; Атлас Карельской..., 1989).

Гидрографическая сеть Восточной Фенноскандии чрезвычайно разветвлена, включает около 45,8 тыс. рек и 171,6 тыс. озер (Реки и озера..., 2008; Филатов и др., 2001). Характерной чертой рек района является их ступенчатый продольный профиль, где плесы-озера чередуются с порогами. Самобытность рек Фенноскандии позволила В.И. Жадину (1950) выделить их в особый «Кольский» гидробиологический тип.

Территории свойственно избыточное увлажнение, в связи с чем происходит интенсивное заболачивание. Гидрологический режим характеризуется четко выраженными фазами уровня воды, преобладанием талых и дождевых вод в питании рек (Берсонов, 1960). Воды отличаются низкой минерализацией (обычно менее  $0,05$  г/л), высокой окисляемостью (в среднем  $14,3$  мгО/л) и цветностью (в среднем  $90$  град.) (Лозовик и др., 2013).

## 1.3. Характеристика ведущих факторов антропогенного влияния на макрозообентос рек

Антропогенное влияние на реки региона в целом можно оценить как умеренное. Существенное его влияние прослеживается вблизи крупных населенных пунктов (Литвиненко, Регеранд, 2013). В северной части региона ряд территорий вблизи горнодобывающих и перерабатывающих предприятий загрязнен тяжелыми металлами (Моисеенко, 1997; Даувальтер, Канищев, 2008; Денисов и др., 2009; Кашулин и др., 2012). Для южных районов характерна эвтрофикация в результате поступления стоков с сельскохозяйственных угодий и форелевых хозяйств, способная приводить к серьезным изменениям структуры водных экосистем

(Сельскохозяйственное..., 2007; Государственный доклад..., 2010; Доклад о состоянии..., 2011).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы, собранные автором в период с 1996 по 2018 гг. на территории Республики Карелия и Мурманской области. Обследовано более 200 станций из 120 водотоков (рис. 1).

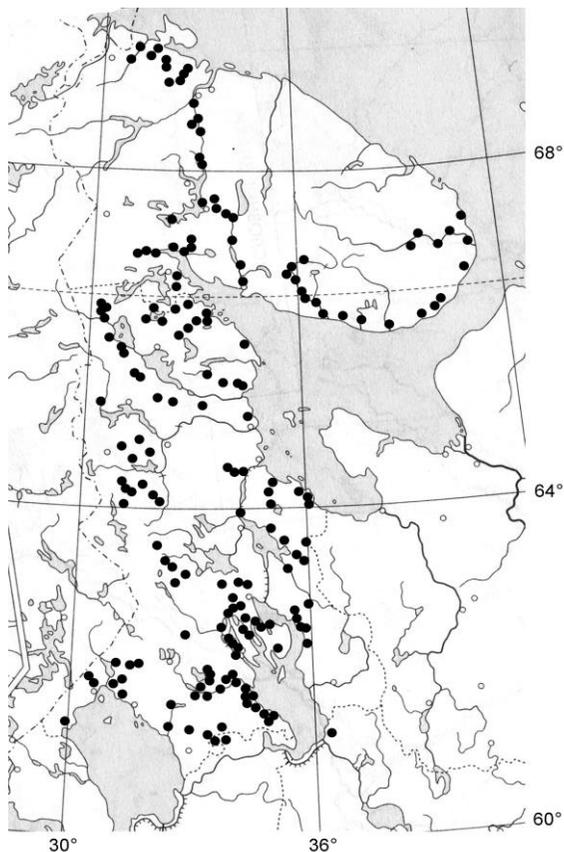


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб

Преимущественно исследовали водотоки небольшого размера, до 100 км в длину, до 50 м в ширину и с площадью водосбора менее 3000 км<sup>2</sup>, составляющие основу гидрографической сети. Большое внимание уделяли порогам, т.к., по утверждению Ю. Одум (1975), «типичные речные сообщества – это сообщества порогов и перекатов, поскольку именно здесь в полной мере проявляется основной фактор речной экосистемы – течение». Всего собрано и обработано более 1200 проб и сборов, из которых 787

количественных проб макрозообентоса, 239 количественных проб дрефта, 219 качественных сборов. Учтено более 160 тыс. особей донных беспозвоночных (табл. 1). Кроме того, для анализа частично использовали ранее не опубликованные архивные материалы В.В. Хренникова – 145 проб макрозообентоса.

Таблица 1. Материалы, собранные и проанализированные автором

Водосборный бассейн	Годы	Количество*					
		1	2	3	4	5	6
Баренцево море	2007	8	15	14	–	–	14
Белое море (Мурманская область)	1999–2017	26	51	146	13	52	15
Белое море (Республика Карелия)	1999–2018	31	53	167	26	10	20
Онежское озеро	1999–2018	38	88	281	77	177	150
Ладожское озеро	2009–2014	18	21	63	–	–	20

\* 1 – реки; 2 – станции; 3 – количественные пробы макрозообентоса (пороги); 4 – количественные пробы макрозообентоса (плесы); 5 – количественные пробы дрефта; 6 – качественные сборы.

Отбор проб макрозообентоса производили количественной рамкой площадью 0,04 м<sup>2</sup> с пороговых участков (по три пробы со станции) и дночерпателем ДАК 250 площадью 0,025 м<sup>2</sup> с плесовых (по два подъема на одну пробу). В отдельных случаях (на малых водотоках с мягкими грунтами) – скребком с ячеей газа сачка-уловителя 0,6 мм (собирая грунт с площади 0,05 м<sup>2</sup>). При изучении сезонной динамики макрозообентоса отбор проб проводили дважды в месяц в период открытой воды и один раз в месяц в период ледостава. Для обеспечения сравнимости материала при исследовании пространственной динамики пробы отбирали строго в определенное время года (вторая половина июля – первая половина августа).

Для отбора проб дрефта использовали ловушки площадью 0,1 м<sup>2</sup> (0,2×0,5 м) с конусообразным мешком длиной 1,2 м из газа № 23. При исследовании сезонной динамики (1999–2000 гг.) отбирали последовательно три пробы из верхнего слоя с захватом поверхности – верхний (длинный) край ловушки на 1 см выступал над водой, а результаты представлены как среднее количества и массы организмов, пойманных за 15 минут. При исследовании суточной динамики дрефта одновременно отбирали две пробы – одну из толщи потока, другую с поверхности, а для характеристики обилия использовали интегральный показатель дрефта по поверхности и в толще – число и массу организмов над 1 м<sup>2</sup> дна (Барышев, 2006).

Материал фиксировали 70 % этанолом. В лаборатории организмы сортировали по таксономическим группам с помощью бинокулярного микроскопа и взвешивали с точностью 0,1 мг. Для определения видов использовали современные руководства (Определитель пресноводных ..., 1997, 1999, 2001; Янковский, 2002; Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2016). Определение двусторчатых моллюсков отряда Veneroidea проведено А.А. Фроловым (ММБИ). Названия видов (кроме Mollusca) приведены в соответствии со сложившейся к настоящему времени в Европе системой на основе базы данных Fauna Europea (De Jong, Y. et al. ,

2014). Названия видов *Gastropoda* и *Bivalvia* даны в соответствии с работой (Vinarski, Kantor, 2016).

Средние значения в работе представлены со стандартной ошибкой, что позволяет охарактеризовать репрезентативность полученных данных. Достоверность различий между выборками оценивали с использованием критериев Стьюдента и Манна – Уитни с уровнем значимости  $p \leq 0,05$  (Баканов, 2000; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003; Ивантер, Коросов, 2005). Для оценки сапробности выбран метод Пантле-Букк в модификации, учитывающей «индикаторный вес» видов (Sladecsek, 1973). Индексы биологического разнообразия рассчитаны по стандартным формулам (Мэгарран, 1992). Ведущие факторы формирования макрозообентоса выявлены с использованием метода анализа соответствия с удаленным трендом (detrended correspondence analysis DCA) (Hill, 1979).

### ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОЗООБЕНТОСА

Установление видового состава гидробионтов – одно из обязательных условий изучения экосистемы водоема (Жадин, 1940; Зернов, 1949; Бродский, 1976; Винберг, 1977; Константинов, 1986; Одум, 1989; Алимов, 1989; Чернов, 2004). Разнообразие, выраженное в видовом богатстве и соотношении таксонов различного ранга, является одной из важнейших характеристик биологических сообществ (Богатов, 1994; Яковлев, 2000, 2004, 2005; Шитиков и др., 2003, 2005; Комулайнен, 2004; Шубина, 2006; Зинченко и др., 2007; Алимов, 2010; Богатов, Федоровский, 2017).

#### 3.1 Таксономический состав

Основу фауны макрозообентоса рек Восточной Финноскандии формируют беспозвоночные 280 таксонов (211 определены до вида), относящиеся к 8 типам (*Porifera*, *Cnidaria*, *Platyhelminthes*, *Nemathelminthes*, *Nematomorpha*, *Annelidae*, *Mollusca*, *Arthropoda*), 12 классам, 30 отрядам, 77 семействам, 179 родам. В составе макрозообентоса порогов нами выявлено 217 таксонов, плесов – 150. В видовом списке преобладают представители трех типов: кольчатые черви *Annelidae* (16 видов), моллюски *Mollusca* (40 видов), членистоногие *Arthropoda* (214 видов). Среди членистоногих наибольшая доля (96 %) приходится на представителей насекомых *Insecta*, относящихся к отрядам *Hemiptera*, *Coleoptera*, *Megaloptera*, *Neuroptera*, *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*, *Odonata* и *Diptera*.

Выявленный состав включает ~ 1/4 от всей фауны пресноводного зообентоса региона, которая оценивается в 1100 видов (Попченко, Александров, 1983). Сравнение числа видов в макрозообентосе с таковым в других регионах указывает на бедность фауны Восточной Финноскандии. Так, фауна только реофильного пресноводного макрозообентоса Кавказа оценивается в ~ 1700 видов (Палатов, 2018). Вместе тем, в реках Камчатки было выявлено сопоставимое число видов (269) амфибиотических насекомых (Чебанова, 2009). В реках Финляндии, граничащей с Республикой Карелия, для отдельных водосборных бассейнов исследователи выявляли от 80 до 117

таксонов (Aroviita et. al., 2008; Huttunen et. al., 2014). Вероятно, одной из причин бедности фауны Восточной Фенноскандии, наряду с суровым климатом, является недавнее (8–14 тыс. л. н.) освобождение территории от ледника (Гросвальд, 1999; 2009). Кроме того низкая минерализация поверхностных вод (менее 0,1 г/л), характерная для Фенноскандии, также ограничивает число видов макрозообентоса (Алимов, 2008).

Наблюдаются значительные различия видового богатства северной и южной частей региона, относящихся к разным (Лапландской и Балтийской соответственно) зоогеографическим провинциям (Старобогатов, 1970). В составе макрозообентоса рек северной части региона (Мурманская область, Лапландская зоогеографическая провинция) нами выявлено 127 видов, а в южной части (Республика Карелия, Балтийская зоогеографическая провинция) – 244. Близкое соотношение числа видов наблюдается при сравнении всей оцениваемой пресноводной фауны регионов: ~600 для Мурманской области и ~1100 для Республики Карелия (Попченко, Александров, 1983; Яковлев, 2005).

Сравнение с данными по распространению видов 20–50 лет назад показало, что границы ареалов некоторых гидробионтов сместились к северу. Так, представитель Немертера *Aphelocheirus aestivalis* впервые нами отмечен в реках бассейна Белого моря (Нюхча и Кереть), хотя ранее встречался только южнее (Хренников, 1978). Представитель Trichoptera *Chimarra marginata*, обнаруженный нами в реках бассейна Онежского озера (Суна, Уница, Кумса), ранее не встречался севернее бассейна Ладожского озера. Ручейники *Arctopsyche ladogensis* и *Philopotamus montanus*, обитавшие на всей территории 50 лет назад, в настоящее время не встречаются в южной части региона, хотя в северной вполне обычны. Вероятно, выявленное изменение ареалов связано с потеплением и удлинением биологического лета (Назарова, 2008). Продвижение видов на север в последние десятилетия отмечено для всей фауны региона, в частности насекомых и клещей (Кутенкова, 2006; Бугмырин и др., 2013; Хумала, Полевой, 2015). Изменение таксономического состава макрозообентоса в связи с климатическими изменениями и уязвимость речных экосистем к этому фактору были показаны для ряда регионов Европы, в частности Финляндии (Jourdan et. al., 2018).

### 3.2 Эколого-фаунистический обзор

#### 3.2.1 *Tun Губку (Porifera)*

Встречаемость губки *Spongilla lacustris* низка – 1 % на порогах и 6 % на плесах. Вид приурочен к истокам из озер и нижнему течению рек.

#### 3.2.2 *Tun Стрекающие, или книдарии (Ctenophora)*

Представлены гидрами (Hydrae), которых до вида не определяли. Встречаемость менее 1 % как на плесах, так и на порогах. Локальные скопления до 200 тыс. экз./м<sup>2</sup> обнаружены в истоках из озер.

#### 3.2.3 *Tun Плоские черви (Platyhelminthes)*

Единичные особи *Planaria torva* встречены на плесах.

### 3.2.4 Тун Нематоды, или Круглые черви (Nematoda)

Встречаемость составила 30 % для порогов и 9 % для плесов. Видового определения не проводили.

### 3.2.5 Тун Волосатики (Nematomorpha)

Выявлены единичные особи в зообентосе порогов. До вида не определяли.

### 3.2.6 Тун Кольчатые черви (Annelidae)

Подкласс Малощетинковые черви (Oligochaeta). Встречаемость по пробам высока: 65 % – пороги, 72 % – плесы. Наиболее распространены в макрозообентосе порогов: *Eiseniella tetraedra*, *Cognettia glandulosa*, *Fridericia callosa*. Для плесов характерны *Lamprodrilus isoporus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus*, *Spirosperma ferox*, *Tubifex tubifex*, *Uncinaxis uncinata*.

Подкласс Пиявки (Hirudinea). Встречаемость составила 40 % для порогов крупных водотоков, 15 % для порогов малых рек, 16 % для плесов. Выявлены *Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata*, *Helobdella stagnalis*, *Theromyzon tessulatum*.

### 3.2.7 Тун Моллюски (Mollusca)

Класс Брюхоногие моллюски (Gastropoda). Встречаемость составила 35 и 23 % в макрозообентосе порогов и плесов, соответственно. Характерным обитателем быстрин является *Ancylus fluviatilis* (чашечка речная). Кроме неё выявлено 14 видов семейств Planorbidae, Bithyniidae, Lymnaeidae, Physidae и Valvatidae, из которых наиболее распространены *Gyraulus (Gyraulus) borealis*, *G. (G.) stelmachotius*, *Planorbis (Planorbis) planorbis* и *Radix (Peregriana) intermedia*.

Класс Двустворчатые моллюски (Bivalvia). Повсеместно распространены в реках, встречаемость 47 и 57 % в макрозообентосе порогов и плесов, соответственно. Выявлено 20 видов сем. Sphaeriidae, из которых наиболее многочисленны *Euglesa (Cingulipisidium) nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *E. (H.) lilljeborgii*, *E. (Hiberneuglesa) normalis*, *Pisidium amnicum*, *Sphaerium westerlundii*. Представители сем. Unionidae, 4 вида – *Anodonta cygnea*, *Unio crassus*, *U. pictorum*, *U. tumidus*, встречаются единично в макрозообентосе порогов и относительно часто в макрозообентосе плесов (встречаемость 11 %). Для каменистых грунтов лососевых рек характерна европейская жемчужница *Margaritifera margaritifera* – сем. Margaritiferidae.

### 3.2.8 Тун Членистоногие (Arthropoda)

Класс Ракушковые ракообразные (Ostracoda) выявлены единично, встречаемость – 5 %. До вида не определены.

Класс Высшие раки (Malacostraca). В макрозообентосе рек региона присутствуют виды отрядов Amphipoda, Isopoda и Mysida. *Gammarus lacustris* (отр. Amphipoda) выявлен в речных плесах, встречаемость составляет 4 %. В порогах не встречен. Вблизи морских устьев рек нами обнаружены *Gammarus duebeni* и *G. zaddachi*. На участках с замедленным течением обитает *Asellus aquaticus*, встречаемость – 4 %. На участках ниже крупных озер единично отмечены реликтовые ракообразные *Mysis relicta* и *Pallaseopsis quadrispinosa*.

Класс Паукообразные (Arachnida) представлен водными клещами Hydracarina. Повсеместно распространены в реках региона (встречаемость 36

и 8 % в макрозообентосе порогов и плесов, соответственно), высокой численности не достигают. Видового определения не проводили.

**Класс Насекомые (Insecta)** – в макрозообентосе рек встречаются преимущественно личиночные стадии гетеротопных видов отрядов Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera, Neuroptera, Trichoptera и Diptera, нами выявлено 206 видов и таксонов. Представители этого класса многообразны по образу жизни и морфологии, встречаются во всех биотопах и формируют основу макрозообентоса рек.

**Отряд Поденки (Ephemeroptera).** Встречаемость составляет 86 и 40 % в макрозообентосе порогов и плесов, соответственно. Выявлено 32 вида семейств Baetidae, Caenidae, Ephemerellidae, Ephemeridae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, Metretopodidae, Potamanthidae и Siphonuridae. В макрозообентосе порогов многочисленны *Baetis rhodani*, *B. vernus*, *B. fuscatus*, *Heptagenia sulphurea* и *H. dalecarlica*. Для плесов характерны *B. fuscatus*, *Serratella ignita*, *Ephemera danica*, *Eph. vulgata*.

**Отряд Стрекозы (Odonata)** представлен 6 видами: *Aeshna cyanea*, *Cordulegaster boltonii*, *Gomphus vulgatissimus*, *Onychogomphus forcipatus*, *Calopteryx splendens*, *Cordulia aenea*. Приурочены к участкам рек с медленным течением и большим количеством водной растительности. Встречаемость составляет 8 и 11 % для порогов и плесов, соответственно.

**Отряд Веснянки (Plecoptera).** Встречаемость составила 89 и 25 % в макрозообентосе порогов и плесов, соответственно. Выявлено 14 видов, наибольшим распространением (более 10 % проб) отличаются *Leuctra fusca*, *Isoperla difformis* и *Taeniopteryx nebulosa*.

**Отряд Полужескоккрылые или клопы (Hemiptera)** представлены одним видом *Aphelocheirus aestivalis*. Встречаемость – 12 % для порогов и 8 % для плесов. Обитает в относительно крупных водотоках в южной части региона.

**Отряд Жесткокрылые или жуки (Coleoptera).** Выявлено 11 видов сем. Elmidae, Chrysomelidae, Haliplidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Hydraenidae и Gyridae. Встречаемость составила 66 % для порогов и 23 % для плесов. Наиболее распространены *Elmis maugetii*, *E. aenea*, *Limnius volckmari* и *Oulimnius tuberculatus*.

**Отряд Большекрылые (Megaloptera).** Встречаемость составляет 2 и 16 % для порогов и плесов, соответственно. В макрозообентосе порогов встречается *Sialis fuliginosa*, для плесов характерны *S. sordida* и *S. lutaria*.

**Отряд Сетчатокрылые (Neuroptera)** представлен *Sisyra fuscata*. Встречаемость низка (менее 1 %), вид приурочен к местам обитания пресноводных губок, на которых он паразитирует.

**Отряд Ручейники (Trichoptera)** – одна из основных групп реофильного макрозообентоса. Встречаемость составляет 88 и 28 % для порогов и плесов, соответственно. Выявлено 49 видов, что составляет около ¼ части фауны региона (Иванов, 2011). Широко распространены *Hydropsyche pellucidula*, *Rhyacophila nubila* и *Cheumatopsyche lepida* в макрозообентосе порогов; *Brachycentrus subnubilus* и *Neureclipsis bimaculata* в макрозообентосе плесов.

**Отряд Двукрылые (Diptera)** – наибольший по числу видов в макрозообентосе рек. Нами выявлены двукрылые семейств Simuliidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Athericidae, Limoniidae, Pediciidae, Tabanidae и Tipulidae, определено 89 видов и таксонов, однако реальное видовое разнообразие этой группы существенно выше.

Сем. Мошки Simuliidae – выявлено 35 видов, которые населяют пороги, где их встречаемость составляет 66 %.

Сем. Мокрецы Ceratopogonidae – встречаются относительно редко, 12 и 16 % для порогов и плесов, соответственно. До вида не определяли.

Сем. Комары-звонцы Chironomidae – наиболее богатое по числу видов семейство. Встречаемость таксона составляет 96 и 89 % для порогов и плесов, соответственно. Нами определено 43 вида подсемейств Chironominae (21 вид), Orthoclaadiinae (14 видов), Tanypodinae (5 видов) и Diamesinae (3 вида).

Сем. Athericidae представлено *Atherix ibis*, встречаемость в макрозообентосе порогов – 8 %, в макрозообентосе плесов – 1 %.

Единично встречены виды сем. Limoniidae (*Antocha* sp., *Hexatoma* sp., *Phylidorea* sp.); сем. Pediciidae (*Dicranota bimaculata*, *Triciphona immaculata*); сем. Tabanidae (*Chrysops* sp.); сем. Tipulidae (*Eleophila* sp., *Tipula* sp.).

### 3.3 Зоогеографический обзор

Современный облик фауны макрозообентоса пресных вод региона сформирован относительно недавно под влиянием последствий Валдайского оледенения, суровых природно-климатических условий и специфических ландшафтов (Жадин, 1940; Фауна озер... 1965; Яковлев, 2005). По территории Восточной Фенноскандии проходит граница Лапландской и Балтийской провинций европейско-сибирской подобласти палеарктической области в соответствии со схемой зоогеографического районирования континентальных водоемов (Старобогатов, 1970). Основу реофильной фауны региона составляют виды палеарктического распространения (75 %); голарктических видов – 22 %; видов всеветного распространения – 3 %. Среди палеарктов доли видов европейского, европейско-сибирского и транспалеарктического распространения близки (по 25%). Пресноводная фауна региона не отличается самобытностью. В литературе можно найти только единичные указания на эндемичные виды (Фролов, 2010). Нами выявлен один эндемичный вид *Odagmia laplandicum* (Simuliidae). По составу видов реофильная фауна Восточной Фенноскандии имеет высокое сходство с таковой соседних регионов – Скандинавии, Прибалтики, Ленинградской области, Республики Коми (Aagaard et al., 1997; Паньков, 2000; Saltveit et al., 2001; Vidinskiene, 2005; Шубина, 2006; Чертопруд, 2010).

### 3.4 Охраняемые виды в макрозообентосе рек

В макрозообентосе порогов (реки Сюськкюляййоки, Кереть, Варзуга, Суна) выявлена Европейская жемчужница *Margaritifera margaritifera*, включенная в Красную Книгу России. Четыре вида насекомых – представитель жесткокрылых *Normandia nitens*, веснянок *Isogenus nubecula*,

*Isoperla difformis* и *Protonemura intricata*, а также ручейников – *Arctopsyche ladogensis* включены в Красную книгу Республики Карелия (2007).

### Основные итоги главы

Для рек Восточной Фенноскандии характерны относительно бедные по видовому составу донные сообщества, что связано с северным расположением региона и молодыми ландшафтами. Основу фауны формируют виды с европейским, европейско-сибирским и транспалеарктическим распространением (по 25%). Недолгая история заселения региона после отступления ледника обуславливает малое количество эндемичных видов. Различия в температурно-климатических условиях южной и северной частей региона являются причиной того, что по нему проходит северная граница распространения многих видов, а потепление, фиксируемые в последние годы, вызывает перемещение границ ареалов гидробионтов к северу.

## ГЛАВА 4. ОБИЛИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА

Количественный учет является одним из основных методов гидробиологии (Зернов, 1934; Жадин, 1940, 1950; Константинов, 1967; Giller, Malmqvist 1998; Практическая гидробиология, 2006; Китаев, 2007; Nauer, Laberti, 2007; Алимов и др., 2013; Богатов, Федоровский, 2017; др.). Анализ соотношения животных с различными способами питания, жизненными циклами и т.д. позволяет подойти к пониманию направленности вещественно-энергетических потоков по трофическим цепям, проблем круговорота и трансформации вещества и энергии в экосистемах (Винберг, 1986; Одум, 1986; Алимов, 1989; Кочарина, 2005; Шарапова, 2007).

### 4.1 Обилие макрозообентоса

Показатели обилия сообществ донных беспозвоночных в реках Восточной Фенноскандии варьируют в широких пределах. Численность и биомасса донных сообществ порогов превосходят таковые плесов (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика обилия макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии

Статистические показатели	Порог, N	Порог, В	Плес, N	Плес, В
Арифметическое среднее	5,1	17,3	3,1	6,6
Медиана	2,8	5,1	1,0	2,4
25 % квартиль	1,6	2,2	0,4	1,0
75 % квартиль	5,0	13,3	2,7	6,2

N – численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; В – биомасса, г/м<sup>2</sup>

Сопоставимый уровень развития макрозообентоса выявлен во многих регионах мира, в частности – в соседних областях России, в Швеции, в Канаде (табл. 3). Однако в реках Камчатки и Дальнего Востока обилие донных сообществ значительно превышает выявленные нами показатели. Таким образом, уровень развития макрозообентоса в реках Восточной

Фенноскандии можно оценить как средний, соответствующий северному региону (Зверева, 1969; Шубина, 2006; др.).

Таблица 3. Биомасса макрозообентоса рек разных регионов

Район, река	Пороги, г/м <sup>2</sup>	Плесь, г/м <sup>2</sup>	Источник
Реки Восточной Фенноскандии	2,2–14,6 *	1,0–6,2 *	Наши данные
Р. Печора, Республика Коми	4,0–4,7	0,1–1,7	Зверева, 1969
Реки Тимана, Республика Коми	5,3–37,8	–	Шубина, 2006
Реки Приполярного Урала	4,3–13,9	–	Шубина, 2006
Р. Сьльва, Средний Урал	–	2,8–44,5	Паньков, 1992
Р. Ухта, Дальний Восток)	3,7–26,7	–	Богатов, 1994
Р. Кедровая, Дальний Восток	34,3±6,2	–	Кочарина и др., 1988
Р. Начилова, Камчатка	15,1	7,9	Чебанова, 2009
Шведская Лапландия	5,4–8,2	–	Ulfstrand, 1968
Шотландия	4,0	–	Bridcut, 2000
Север Канады	3,6–8,2	–	Clifford, 1972

\* – 25 и 75 % квартили

Основу численности и биомассы макрозообентоса в реках региона формируют представители Trichoptera, Chironomidae, Ephemeroptera и Bivalvia для порогов; Bivalvia, Trichoptera, Chironomidae и Odonata для плесов (табл. 4).

Таблица 4. Средние значения численности и биомассы основных таксонов макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии

Таксон	Пороги (n=659)				Плесь (n=106)			
	N	N%	B	B%	N	N%	B	B%
Oligochaeta	0,19	3,8	0,48	2,8	0,34	10,9	0,51	8,0
Bivalvia	0,23	4,6	2,51	14,5	0,16	5,2	1,48	23,0
Gastropoda	0,05	1,0	0,48	2,8	0,02	0,7	0,23	3,6
Odonata	0,00	0,1	0,25	1,5	0,01	0,2	0,72	11,1
Ephemeroptera	0,72	14,2	0,95	5,5	0,11	3,5	0,23	3,5
Plecoptera	0,22	4,3	0,37	2,2	0,07	2,1	0,07	1,0
Trichoptera	1,17	23,1	9,67	56,0	0,60	19,1	1,24	19,3
Simuliidae	0,50	9,9	0,69	4,0	0,05	1,5	0,06	0,9
Chironomidae	1,12	22,1	0,37	2,2	1,53	48,6	1,28	19,9
Diptera прочие	0,06	1,2	0,58	3,4	0,12	3,8	0,19	3,0
Прочие	0,80	15,7	0,91	5,3	0,14	4,4	0,42	6,5

N – численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; B – биомасса, г/м<sup>2</sup>; Bivalvia приведены без учета представителей сем. Unionidae и Margaritiferidae.

В составе макрозообентоса порогов наибольшей встречаемостью отличаются представители вторичноводных животных – личинки ручейников, поденок, веснянок и жуков, эти же виды доминируют в большинстве проб (табл. 5).

Таблица 5. Распространенные и доминирующие виды в макрозообентосе порогов

Вид	Встречаемость, %	% проб, в которых вид доминирует*	
		По численности	По биомассе
<i>Rhyacophila nubila</i>	52,2	8,9	28,4
<i>Baetis rhodani</i>	52,2	32,0	14,1
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	50,3	30,1	34,6
<i>Leuctra fusca</i>	42,2	16,2	7,6
<i>Elmis maugetii</i> , <i>E. aenea</i>	41,6	14,3	4,0
<i>Heptagenia sulphurea</i>	30,8	6,4	4,7
<i>Serratella ignita</i>	30,4	6,0	10,8
<i>Heptagenia dalecarlica</i>	29,5	8,9	11,0
<i>Baetis vernus</i>	28,3	15,8	3,9
<i>Baetis fuscatus</i>	24,9	9,8	1,7

\* – доминирует – составляет 5 и более %; n=482

Зообентос плесов отличается высоким обилием первичноводных животных – олигохет и двустворчатых моллюсков. Из вторичноводных многочисленны личинки хирономид подсемейств Chironominae и Tanypodinae (табл. 6).

Таблица 6. Распространенные и доминирующие виды в макрозообентосе плесов

Таксон	Встречаемость, %	% проб, в которых таксон доминирует*	
		По численности	По биомассе
Oligochaeta	70,7	50,1	44,3
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	60,9	-	-
<i>Lumbriculus variegatus</i>	47,8	-	-
<i>Spirosperma ferox</i>	39,1	-	-
Chironomidae	61,3	53,8	38,7
Подсем. Chironominae	51,1	42,5	42,1
Подсем. Tanypodinae	53,2	44,7	39,5
Подсем. Orthoclaadiinae	21,3	17,2	5,3
Sphaeriidae ( <i>Euglesa</i> spp.)	49,0	30,2	32,1

\* – доминирует – составляет 5 и более %; n=106

Крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae и Margaritiferidae выявлены в небольшой доле проб, однако из-за больших размеров они могут формировать биомассу, до трех порядков превышающую обилие остальных беспозвоночных (табл. 7). По этой причине мы рассматриваем их обилие отдельно и не учитываем при расчете средних значений численности и биомассы макрозообентоса.

Таблица 7. Встречаемость и обилие двустворчатых моллюсков сем. Unionidae и Margaritiferidae в реках Восточной Фенноскандии

Показатели	Пороги n=654	Плесь n=106
Доля проб с Unionidae или Margaritiferidae, %	0,6	11,3
Средняя биомасса Unionidae и Margaritiferidae (по участкам, где они выявлены), г/м <sup>2</sup>	574	720
Максимальная биомасса Unionidae и Margaritiferidae, г/м <sup>2</sup>	1417	3600

Обилие макрозообентоса значительно увеличивается в южной части региона по сравнению с северной (табл. 8). Выявленная тенденция существенно нарушается локальными флуктуациями. Отмечено отсутствие значительных различий между северной и центральной частями региона. Вероятно, это следствие относительно мягкого морского климата северной части Мурманской области, омываемой теплым течением Гольфстрим (Атлас Мурманской области..., 1971).

Таблица 8. Показатели обилия макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии с учетом широтной зональности

	Статистические показатели	Пороги			Плесь		
		>66*	66-64	<64	>66	66-64	<64
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	Среднее	2,5	2,7	6,7	1	0,9	4,1
	Медиана	1,8	1,8	3,8	0,5	0,8	1,3
	25 % квартиль	0,9	0,8	2,1	0,4	0,5	0,4
	75 % квартиль	2,9	2,8	6	0,8	1,2	3,8
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Среднее	4,5	6,2	28,9	2,8	1,9	8,5
	Медиана	2,4	2,8	9,5	1,8	1	3,5
	25 % квартиль	1,1	0,8	4	0,1	0,7	1,7
	75 % квартиль	4,7	8,7	27	4,7	3	8,1

\* – Широта географическая, °

В настоящее время для Фенноскандии фиксируют повышение среднегодовой температуры воздуха на 0,20–0,34°C/10 лет, увеличение сумм годовых осадков (до +50–70 мм/год) и продолжительности биологического лета на 10–24 суток (Филатов и др., 2012). Сравнение наших данных с материалами прошлых лет показало, что большая вариабельность показателей не позволяет сделать однозначный вывод о долговременных изменениях численности и биомассы донных сообществ в регионе (табл. 9). Состояние макрозообентоса, таким образом, следует оценить как стабильное в долговременной перспективе.

Таблица 9. Обилие макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии в разные годы

Район, река	Годы	Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Источник
Реки Восточной Фенноскандии	1996–2016	0,8 – 6,0	0,8 – 27,0	Наши данные
Умба, Варзуга (Кольский п-ов)	1936	–	0,6 – 3,6	Жадин, 1940
Порья, Кузрека (Респ. Карелия)	1976–1977	4,9–15,1	6,2–7,6	Хренников, Шустов, 1978
Реки Кольского п-ва и Респ. Карелия	1975–1981	4 – 30	3 – 16	Смирнов и др., 1982
Муткайоки (Респ. Карелия)	1991	3,3 – 36,3	2,3 – 7,3	Широков, Хренников, 1995

## 4.2 Трофическая структура

Трофическую структуру мы оценивали по соотношению пищевых функциональных групп (functional feeding groups), поскольку они отражают направления трансформации пищевых ресурсов и энергии в речном сообществе (Cummins, 1973, 1996; Богатов, Федоровский, 2017). В трофической структуре макрозообентоса рек преобладают коллекторы, а именно коллекторы-подбиратели и коллекторы-фильтраторы. Различия между населением порогов и плесов по соотношению трофических групп заключаются в большей доле коллекторов-фильтраторов в макрозообентосе порогов (табл. 10).

Таблица 10. Соотношение функциональных трофических групп в макрозообентосе

Пищевые функциональные группы	Пороги (n=425)		Плеса (n=106)	
	N%*	B%	N%	B%
Измельчители	4,2±0,37	4,3±0,52	5,5±1,22	5,5±1,25
Соскребатели	4,2±0,34	6,5±0,59	5,0±1,33	8,9±2,10
Коллекторы-собиратели	53,4±1,26	31,4±1,37	62,0±2,86	47,6±3,30
Коллекторы-фильтраторы	31,7±1,31	39,0±1,50	15,5±2,00	21,0±2,57
Хищники	6,5±0,37	18,9±1,03	11,9±1,57	17,0±2,39

\* N – численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; B – биомасса, г/м<sup>2</sup>.

Умеренная доля измельчителей и преобладание коллекторов (как собирателей, так и фильтраторов) указывают на то, что большая часть исследованных участков может быть классифицирована как ритраль в соответствии с зональностью водотока и концепцией речного континуума (Shies, 1961; Vannote et al., 1980). Обращает на себя внимание относительно небольшое отличие трофической структуры макрозообентоса плесов и порогов, что, вероятно, является следствием ведущей роли ландшафта в формировании донных сообществ.

## 4.3 Характеристика макрозообентоса отдельных водосборных бассейнов

В разделе представлены материалы по составу и обилию макрозообентоса водотоков основных водосборных бассейнов Восточной Фенноскандии (от северо-восточной части Мурманской области до южной части Республики

Карелия). Для отдельных речных систем региона в таксономическом составе донных сообществ выявлено от 57 до 115 видов беспозвоночных. Численность и биомасса макрозообентоса варьировали от 0,7 до 9,8 тыс. экз./м<sup>2</sup> и от 2,1 до 22,0 г/м<sup>2</sup> (табл. 11).

Таблица 11. Характеристика макрозообентоса рек основных водосборных бассейнов Восточной Фенноскандии

Бассейн	Район	Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>
Баренцево море	Северо-восточная часть Мурманской области	1,5±0,25	2,1±0,50
Белое море	Бассейн р. Поной	0,7±0,82	3,4±0,67
	Терский берег	3,3±0,32	2,2±0,36
	Кандалакшский берег	8,9±1,10	6,7±0,74
	Карельский берег	5,2±0,97	8,2±1,13
	Поморский берег	3,5±0,32	7,4±1,60
Балтийское море	Бассейн Онежского озера	9,8±3,30	13,3±4,70
	Бассейн Ладожского озера	5,4±1,46	22,0±8,10

Наибольшая биомасса выявлена в реках бассейнов Онежского и Ладожского озер, находящихся в южной части региона.

#### 4.4 Кормовые условия для молоди лососевых рыб в реках

Для оценки состояния кормовой базы для молоди лососевых рыб по обилию макрозообентоса принята классификация Ю.А. Шустова (1983). В целом для региона характерен средний уровень корма для молоди лососевых рыб. Обеспеченность кормом увеличивается в южном направлении: от средней (на границе с низкой) в реках северо-восточной части Мурманской области до высокой в водотоках бассейнов Онежского и Ладожского озер на юге.

#### Основные итоги главы

Наибольшим распространением в макрозообентосе порогов отличаются вторичноводные животные (Trichoptera, Chironomidae, Ephemeroptera); плесов – вторичноводные (Chironomidae) и первичноводные Oligochaeta и Bivalvia. В трофической структуре преобладают коллекторы-подбиратели и коллекторы-фильтраторы, что указывает на большую роль ритрали в реках Восточной Фенноскандии. Численность и биомасса сопоставимы с таковыми в реках соседних территорий (Скандинавия, Урал) и могут быть оценены как средние и относительно высокие. Прослежена тенденция к увеличению обилия макрозообентоса в южной части региона. Количественные характеристики стабильны в долгосрочной перспективе и формируют кормовые условия среднего уровня для молоди лососевых рыб.

## ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА

В течение года происходят закономерные изменения состава и обилия макрозообентоса, связанные с особенностями жизненных циклов гидробионтов, годовой динамикой температуры, катастрофическими явлениями и др. (Зверева, 1969; Kownacka, 1971; Хренников, 1987; Fisher, Ineichen, 1988; Богатов, 1994; Robinson et al., 2004; Лоскутова, 2006; Шубина, 2006; Барышев, Веселов, 2007; Экосистема малой..., 2007; Кашеваров, Хабибулина, 2012; др.). Определение закономерностей сезонной динамики является важным компонентом гидробиологических исследований, который дает ключ к пониманию многих процессов в формировании макрозообентоса и расчета продукционных показателей (Illies, 1979; Venke, 1984; Алимов, 1989; Голубков, 2000; Алимов и др., 2013).

### 5.1 Сезонная динамика состава и обилия макрозообентоса

На примере двух рек (Шуя и Лососинка) в южной части региона (бассейн Онежского озера), которые отличаются длиной (272 и 23 км, соответственно), расходом воды (96,0 и 3,7 м<sup>3</sup>/с, соответственно) и сложностью гидрографической сети (озерность водосбора – 10,0 и 5,7 %, соответственно) показано, что в течение года имеют место значительные изменения структуры макрозообентоса. В течение года обилие макрозообентоса значительно изменялось – от 1,4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 2,4 г/м<sup>2</sup> до 7,4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 13,6 г/м<sup>2</sup> в р. Лососинка и от 0,5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 1,0 г/м<sup>2</sup> до 11,7 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 36,3 г/м<sup>2</sup> в р. Шуя (рис. 2).

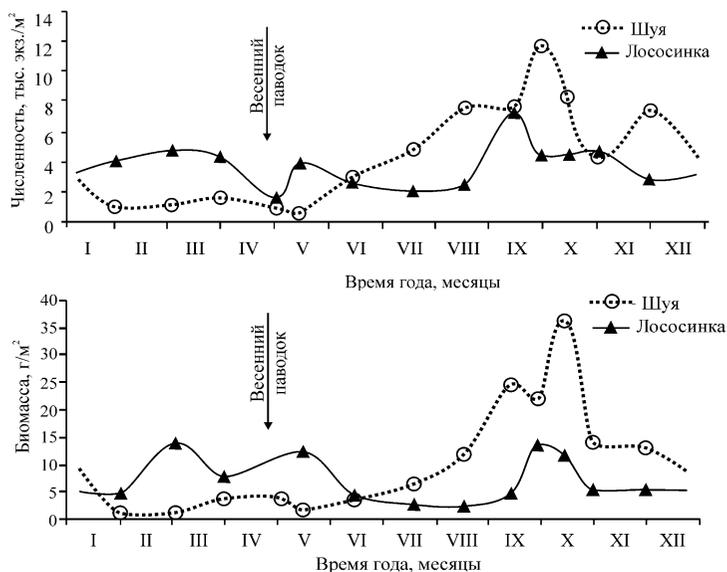


Рис. 2. Динамика обилия макрозообентоса в реках Лососинка и Шуя (1999–2000 гг.)

Основными характерными чертами сезонной динамики макрозообентоса являются снижение обилия весной в период весеннего половодья и повышение обилия осенью по окончании биологического лета. Близкие черты сезонной динамики обилия были выявлены в реках Северного Урала (Шубина, 1986).

Весной, в середине апреля в период половодья (при температуре воды около 4°C) обилие макрозообентоса резко снизилось, что обусловлено вылетом амфибиотических насекомых и катастрофическим дрейфом. Со снижением уровня воды численность и биомасса частично восстановились. Известно, что во время высокой воды организмы концентрируются на участках за изгибами русла, в ямах, за крупными валунами, а затем расселяются из этих рефугиумов на обычные места обитания (Townsend, 1989; Богатов, 1994).

В течение лета показатели донных сообществ относительно невелики, однако межсезонное снижение уровня воды не несет катастрофических последствий, как в реках некоторых других регионов (Богатов, 1994), что связано с присутствием озер на территории водосбора.

Осенью, при снижении температуры воды ниже 10°C в сентябре – октябре и низком уровне воды, численность и биомасса макрозообентоса достигали максимальных годовых значений. Увеличение обилия связано, вероятно, с прекращением вылета имагинальных форм беспозвоночных в осенний период.

Ранее было показано, что стабильная биомасса макрозообентоса в течение года поддерживается благодаря разнообразию видов с различными жизненными циклами, а численность и состав беспозвоночных могут значительно варьировать (Шубина, 2006). В макрозообентосе рек Восточной Фенноскандии в течение всего года доминируют личинки амфибиотических насекомых (хирономиды, поденки, ручейники и др.), но по сезонам их состав претерпевает существенные изменения (табл. 12).

Зимой в донных сообществах по численности преобладали личинки амфибиотических насекомых – хирономид, ручейников и поденок. Основу биомассы составляли личинки ручейников и брюхоногие моллюски. Весной наряду с личинками хирономид и олигохетами, доминировавшими в обеих реках, в крупной р. Шуя наиболее многочисленны личинки ручейников, а в малой р. Лососинка – личинки поденок. Основу биомассы составили олигохеты, личинки ручейников и поденок. Кроме них, в р. Лососинка значительная доля приходилась на личинок веснянок. Летом в макрозообентосе преобладали личинки амфибиотических насекомых – хирономид, ручейников и поденок. Осенью в обеих рек по численности доминировали личинки хирономид, в р. Шуя так же были многочисленны личинки ручейников, а в р. Лососинка – личинки поденок. Основу биомассы составляли ручейники и поденки, а в р. Лососинка еще и брюхоногие моллюски.

Сезонные изменения температуры и уровня воды, а так же ледовые явления протекают в реках не одинаково, что формирует различные условия

обитания гидробионтов. В крупной реке температура воды изменяется медленнее, а насыщенная озерами гидрографическая сеть обеспечивает стабильность уровня воды. Известно, что естественная зарегулированность рек с отсутствием резких сезонных колебаний уровня воды благоприятно сказывается на развитии донных беспозвоночных (Леванидова, 1982).

Таблица 12. Сезонные изменения средней численности и биомассы макрозообентоса в реках бассейна Онежского озера Лососинка (Л) и Шуя (Ш), (1999–2000 гг.)

Группа	Время года							
	Осень		Зима		Весна		Лето	
	Л	Ш	Л	Ш	Л	Ш	Л	Ш
Oligochaeta	<u>0,26*</u>	<u>0,12</u>	<u>0,36</u>	<u>0,11</u>	<u>0,44</u>	<u>0,31</u>	<u>0,06</u>	<u>0,36</u>
	0,53	0,12	0,48	0,13	1,26	1,34	0,03	0,50
Bivalvia	<u>0,03</u>	<u>0,22</u>	<u>0,00</u>	<u>0,13</u>	<u>0,00</u>	<u>0,04</u>	<u>0,00</u>	<u>0,26</u>
	0,03	0,42	0,01	0,09	0,01	0,01	0,01	0,33
Gastropoda	<u>0,84</u>	<u>0,01</u>	<u>0,24</u>	<u>0,07</u>	<u>0,18</u>	<u>0,07</u>	<u>0,11</u>	<u>0,04</u>
	3,61	0,05	2,54	0,27	1,90	0,17	0,92	0,05
Ephemeroptera	<u>1,92</u>	<u>0,93</u>	<u>0,64</u>	<u>0,55</u>	<u>0,77</u>	<u>0,06</u>	<u>0,76</u>	<u>0,55</u>
	1,24	2,58	0,40	1,28	1,21	0,28	0,85	1,19
Plecoptera	<u>0,19</u>	<u>0,08</u>	<u>0,08</u>	<u>0,04</u>	<u>0,20</u>	<u>0,01</u>	<u>0,09</u>	<u>0,22</u>
	0,17	0,30	0,16	0,02	1,23	0,05	0,03	0,24
Trichoptera	<u>1,05</u>	<u>3,71</u>	<u>0,75</u>	<u>0,81</u>	<u>0,49</u>	<u>0,05</u>	<u>0,38</u>	<u>1,25</u>
	0,89	19,27	0,70	4,07	2,89	0,21	0,88	3,10
Chironomidae	<u>0,65</u>	<u>2,40</u>	<u>0,99</u>	<u>2,08</u>	<u>1,22</u>	<u>0,43</u>	<u>0,63</u>	<u>2,26</u>
	0,12	0,25	0,09	0,51	0,43	0,43	0,16	0,37
Прочие	<u>0,40</u>	<u>0,43</u>	<u>0,33</u>	<u>0,36</u>	<u>0,32</u>	<u>0,08</u>	<u>0,31</u>	<u>0,52</u>
	2,38	1,20	0,75	0,56	0,81	0,14	0,22	1,71
Всего	<u>5,34</u>	<u>7,91</u>	<u>3,40</u>	<u>4,14</u>	<u>3,61</u>	<u>1,07</u>	<u>2,35</u>	<u>5,45</u>
	8,96	24,19	5,13	6,94	9,74	2,63	3,11	7,49

\* В числителе приведена численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>, в знаменателе – биомасса, г/м<sup>2</sup>.

Таким образом, численность и биомасса основных групп макрозообентоса в различных по гидрологии реках Восточной Фенноскандии изменяются в течение года в значительных пределах. Основную роль в формировании динамики состава донных сообществ играют весеннее половодье, ледостав, сезонные колебания температуры и уровня воды, а также особенности жизненных циклов гидробионтов.

## 5.2 Перемещение гидробионтов по руслу при изменении уровня воды

Сезонная динамика уровня воды в реках обуславливает существенные изменения глубины, скоростей течения и площади русла рек, что может вызывать перемещение гидробионтов между участками (Богатов, 1994). На примере малой реки с простой гидрографической сетью (Большая Уя, длина 15 км, озёрность водосбора – 3 %) нами прослежено перемещение организмов макрозообентоса по руслу и существенные изменения структуры донных сообществ от весеннего половодья до летней межени. В течение весенне-

летнего сезона 2005 г. были отобраны 6 серий по 5 проб с постоянных станций, расположенных на линии, пересекающей русло (табл. 13).

Таблица 13. Гидрологические характеристики обследованных станций (1–5) в течение весенне-летнего сезона в р. Большая Уя (бассейн Онежского озера)

Дата	Темп. воды, °С	Глубина, м					Скорость течения, м/с				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
04.05.2005	1,5	0,10	0,05	0,20	0,25	0,30	0,30	0,25	0,25	0,50	0,80
17.05.2005	10,5	0,10	0,05	0,20	0,25	0,30	0,30	0,25	0,30	0,50	0,60
23.05.2005	11,5	0,05	0,02	0,15	0,20	0,30	0,20	0,15	0,15	0,30	0,40
07.06.2005	11,7	0,02	0,01	0,10	0,10	0,20	0,15	0,10	0,15	0,30	0,40
29.06.2005	15,0	0,00	0,00	0,03	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,10	0,20
18.08.2005	14,2	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01	0,10

За период исследований уровень воды снизился с 0,30 до 0,02 м в самом глубоком месте. К концу июля под водой осталось менее трети площади русла. Скорость течения уменьшалась вслед за глубиной – с 0,8 м/с в самом глубоком месте в начале мая до 0,1 м/с в оставшемся ручье в конце июля. Температура воды возрастала, максимум отмечен в конце июля (15 °С).

Весной, при высокой воде, организмы разных групп относительно равномерно распределены по руслу. По мере обмеления происходит смещение гидробионтов от осушаемых мест в зону основной струи, а также концентрирование в оставшихся протоках и изолированных лужах (табл. 14).

Таблица 14. Обилие макрозообентоса обследованных станций (1–5, аналогично табл. 13) в течение весенне-летнего сезона в р. Большая Уя (бассейн Онежского озера)

Дата	Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>					Биомасса, г/м <sup>2</sup>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
04.05.2005	0,23	0,18	0,45	0,48	0,23	0,50	0,90	0,28	2,79	1,07
17.05.2005	0,25	0,48	1,55	0,98	0,33	1,78	0,43	10,05	6,01	0,12
23.05.2005	0,98	2,28	2,15	1,13	1,20	0,28	3,36	3,95	0,30	1,12
07.06.2005	2,53	2,53	1,48	4,20	3,35	0,42	0,79	4,36	2,31	1,97
29.06.2005	2,90	3,23	14,35	2,98	2,00	8,23	11,10	11,72	1,55	4,47
18.08.2005	2,20	2,20	2,20	15,45	4,33	3,38	3,38	3,38	10,64	20,68

Перемещение гидробионтов вслед за отступающей водой отмечали и ранее, в частности, в реках Кедровая (Приморский край) и Амур (Боруцкий и др., 1952, Богатов, 1994). В некоторых регионах, тем не менее, наблюдали массовую гибель гидробионтов при осушении обширных площадей в зонах кренали и эпиритрали (Delucchi, 1988; Богатов, 1994).

В реке Большая Уя к концу июля полностью обсохли две из пяти станций, а к середине августа – три. Исследование грунта показало, что в глубине камни и песок влажные. На этих участках обнаружены как гидробионты, оставшиеся после отступления воды, так и беспозвоночные организмы, нехарактерные для донных сообществ рек. Средняя численность на обсушенных участках составляла 2,8 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 7,6 г/м<sup>2</sup>. Половину (48 %) организмов по численности формировали крупные олигохеты, личинки двукрылых (*Chironomidae* – 22 %, *Ceratopogonidae* – 3 %, *Limoniidae* – 1 %, другие двукрылые – 4 %), нематоды (16 %), представители наземной фауны (4 %). Единично отмечены личинки *Ephemeroptera*, куколки *Chironomidae* и *Bivalvia*. Большую часть биомассы составляли организмы,

прибывшие после осушения: почвенные олигохеты (91 %) и наземные членистоногие (4 %).

Сезонное изменение уровня воды оказывает существенное влияние на распределение гидробионтов по руслу реки. Уменьшение глубины и осушение части речного дна приводит к миграции бентосных организмов на глубокие участки. В оставшихся к периоду межени ручьях наблюдается концентрирование донного населения. Часть гидробионтов остается на осушенных участках во влажном грунте и продолжительное время сохраняет жизнеспособность.

### **Основные итоги главы**

Сезонные изменения структуры макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии связаны с жизненными циклами гидробионтов, динамикой уровня воды и локальными особенностями прохождения половодья и ледостава. Массовый вылет амфибиотических насекомых весной обуславливает минимальные значения обилия макрозообентоса в это время (май). Максимальное обилие наблюдается осенью (сентябрь-октябрь), по окончании биологического лета, когда вылет насекомых прекращается. Большое влияние на макрозообентос оказывает сезонное снижение уровня воды, приводящее к сокращению площади залитого речного дна. Значительная часть гидробионтов при этом перемещается на подходящие им участки; часть остается и способна пережить неблагоприятное время во влажном грунте. Стабильный водный режим, связанный с естественной зарегулированностью многих рек Восточной Фенноскандии, является важным фактором сезонной динамики макрозообентоса.

## **ГЛАВА 6. ДРИФТ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Дрифт – перемещение организмов в речном потоке вниз по течению (Waters, 1972; Смирнов и др., 1978; Шубина, 2006; Богатов, Федоровский, 2017). Дрифт беспозвоночных наблюдается постоянно и является характерной чертой для рек любого типа (Hynes, 1970; Шустов, 1983; Богатов, 1995; Барышев, Веселов, 2007; Астахов, 2014; Кашеваров, Яковлев, 2015). Перемещение гидробионтов с водной массой является важным фактором расселения водных организмов, внутривидовых связей и взаимодействия между сообществами отдельных участков (Леванидов, Леванидова, 1981; Богатов, 1988; Allan, 1995; Elliot, 2002; Robinson et. al. 2004; Лоскутова, 2006; Чебанова, 2009; Яныгина, 2014; Кашеваров, Яковлев, 2015; Богатов, Федоровский, 2017).

### **6.1 Состав дрефта беспозвоночных**

В реках Восточной Фенноскандии в составе дрефта нами выявлены представители Nematoda, Oligochaeta, Hydracarina, Crustacea, Collembola, Odonata, Coleoptera, Simuliidae, Chironomidae, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и наземных членистоногих. Видовой состав в значительной степени повторяет фауну макрозообентоса. Преобладают в дрефте в течение года личинки хирономид, поденок и ручейников (табл. 24).

Таблица 24. Относительный состав дрефта в реках бассейна Онежского озера, средние годовые значения за 1999–2000 гг.

Группа	Р. Шуя, n=54		Р. Лососинка, n=54	
	*N%	В%	N%	В%
Oligochaeta	4,4	1,5	0,8	0,4
Ephemeroptera	15,6	15,6	38,2	23,5
Plecoptera	1,4	4,7	1,2	3,4
Trichoptera	10,3	23,3	11,7	23,4
Chironomidae	47,3	23,1	27,1	9,9
"Воздушная фракция"	7,2	17,3	6,4	13,4
Прочие	13,8	14,4	14,7	0,4

\* N% – процент по численности; В% – процент по биомассе

Различия состава дрефта рек Шуя и Лососинка относительно невелики. В р. Лососинка в дрефте большую роль играют поденки (Ephemeroptera), а в р. Шуя хирономиды (Chironomidae).

## 6.2 Обилие дрефта беспозвоночных

Количественные характеристики летнего дрефта в толще и по поверхности в 10 водотоках бассейна р. Варзуга (Кольский полуостров) исследованы нами в июне 2002 г. Численность организмов дрефта в толще составляла в среднем  $0,55 \text{ экз./м}^3$ , биомасса —  $0,22 \text{ мг/м}^3$ , у поверхности эти показатели составляли в среднем  $0,27 \text{ экз./м}^2$  и  $0,12 \text{ мг/м}^2$  соответственно. Выявленные значения близки к установленным ранее в р. Порья (Хренников и др., 1977) и существенно ниже, чем в реках Камчатки, где обилие дрефта может достигать  $10 \text{ экз./м}^3$  и  $10 \text{ мг/м}^3$  (Чебанова, 2009).

Изменения обилия дрефта в течение года изучены нами на примере двух рек бассейна Онежского озера, одна из которых (Лососинка) – малая с простой гидрографической сетью, а вторая (Шуя) – среднего размера, со сложной разветвленной сетью и большим количеством проточных озер. Состав и количественные характеристики дневного дрефта беспозвоночных значительно изменяются в течение года – в пределах двух порядков (рис. 3).

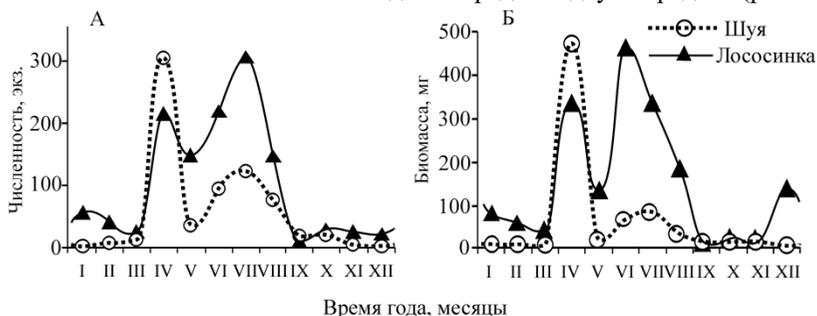


Рис. 3. Средняя численность (А) и биомасса (Б) дневного дрефта в реках Лососинка и Шуя (1999–2000 гг.). Приведен средний улов за 15 мин.

Максимальное обилие дрефта наблюдалось в весеннее половодье при подъеме уровня воды в период массового вылета амфибиотических насекомых. В зимние месяцы интенсивность дрефта в обеих реках низка. Выявленные нами закономерности сезонной динамики дрефта беспозвоночных – резкое возрастание количественных характеристик весной (в период половодья) и снижение осенью (по окончании биологического лета) ранее отмечали и в реках других регионов, в частности, Камчатки и Урала (Шубина, 2006; Чебанова, 2009). Низкую численность дрефта в течение зимы отмечали и другие исследователи (Шустов, 1978; Богатов, Астахов, 2011; Кашеваров, Яковлев, 2015).

### 6.3 Суточная ритмика дрефта беспозвоночных

Описывая суточную периодичность дрефта в реках, многие авторы указывают на наличие ночного пика, который менее выражен в высоких широтах (Waters, 1962; Шустов, 1983; Богатов, 1994; Самохвалов, 1995; Кашеваров, Яковлев, 2015). В связи с этим в рамках данного исследования были прослежены особенности суточной ритмики интенсивности дрефта беспозвоночных в условиях светлых (белых) ночей приполярной области. В реке Индера, расположенной на широте полярного круга, в начале июня, когда вода еще не прогрелась до 10 °С, а на почве в ночное время наблюдались заморозки, наиболее обильный дрефт приходился на дневное время при повышении температуры воды до 9,5 °С (табл. 25).

Таблица 25. Характеристика обилия дрефта, температуры воды и освещенности в июне-июле в р. Индера (Кольский п-ов)

Дата	Параметр	Время суток, ч											
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
11.06.2003	Освещенность, кЛк	0,2	1,0	11,0	28,0	19,0	21,0	20,0	51,0	30,0	6,0	2,0	0,4
	Температура воды, °С	7,0	6,5	7,5	8,5	9,0	9,5	9,0	9,5	9,5	9,0	8,0	7,0
	Численность, экз./м <sup>2</sup>	0,6	0,5	0,4	1,0	1,7	0,9	1,3	1,1	1,9	1,3	0,6	0,7
	Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	0,3	0,2	0,2	0,4	0,8	0,3	0,4	0,3	0,6	0,4	0,2	0,3
1.07.2003	Освещенность, кЛк	0,5	1,4	11,0	27,0	40,0	48,0	52,0	51,0	34,0	19,0	2,5	0,8
	Температура воды, °С	12,7	12,2	12,5	13,8	14,8	16,4	16,7	17,0	16,7	16,0	14,8	13,7
	Численность, экз./м <sup>2</sup>	0,8	0,8	1,2	1,3	1,1	1,0	1,2	1,3	1,1	1,2	1,0	0,9
	Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	0,3	0,4	0,3	0,4	0,3	0,4	0,5	0,4	0,6	0,4	0,4	0,6

В начале июля, когда температура воды превысила 10 °С, обилие дрефта в течение суток не претерпевало значительных изменений. Количественные характеристики поверхностного дрефта в течение суток изменялись от 0,20 до 1,16 экз./м<sup>2</sup> и от 0,06 до 0,42 мг/м<sup>2</sup>; дрефта в толще — от 0,45 до 1,93 экз./м<sup>3</sup> и от 0,26 до 0,67 мг/м<sup>3</sup>. По сравнению с июнем исчезло дневное повышение обилия, однако и ночной активности гидробионтов в дрефте, как в реках умеренных широт, не наблюдалось. Похожие выводы были получены на одной из лососевых рек южной части Дальнего Востока России: в июне

наибольшее количество беспозвоночных дрейфовало в светлое время суток, а в июле выявлен дневной максимум активности (Астахов, 2014).

### **Основные итоги главы**

Состав, суточная и сезонная динамика дрейфа беспозвоночных в реках Восточной Фенноскандии, формируются под влиянием относительно бедного видового состава макрозообентоса, особенностей температурного и ледового режима водотоков, светлых ночей и короткого биологического лета. Основу дрейфа составляют амфибиотические насекомые, преобладающие в макрозообентосе. Сезонная динамика отличается четко различающимися летним и зимним периодами, максимальные значения приходятся на весеннее половодье и летнюю межень, минимальные – на период ледостава. Относительно долгий период ледостава и короткое биологическое лето обуславливают резкое возрастание дрейфа в апреле и резкое сокращение в конце сентября. Суточная ритмика дрейфа в реках региона относительно сглажена. В условиях полярного дня ночное повышение активности в целом не выражено, а конце весны – начале лета максимум дрейфа приходится на дневное время.

## **ГЛАВА 7. ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА**

Структура макрозообентоса формируется в условиях кумулятивного влияния множества факторов, важнейшие из которых – скорость течения и характер грунтов, водная растительность, прозрачность воды и состав растворенных веществ (Shelford, 1911; Жадин, 1940; Burton, Odum, 1945; Slack, 1955; Minshall, 1968; Леванидов, 1969; Hynes et al., 1970; Cummins, 1975; March Brigitte, 1976; Swanston et al., 1977; Platts, 1979; Шустов, 1983; Fisher et al., 1983; Townsend et al., 1983; Giller et al., 1998; Thorp, Covich, 2001; Шубина, 2006; Протасов, 2011; Богатов, Федоровский, 2017; и др.).

### **7.1 Ведущие факторы формирования структуры макрозообентоса**

Применение анализа соответствия с удаленным трендом позволило нами выделить основные направления изменчивости структуры донных сообществ (оси ординации) и сопоставить с ними основные факторы и параметры среды. Существенная доля объясненной дисперсии (42 %) приходится на первую ось, на вторую – 6 %. Первая ось отражает совокупное влияние климатических условий, близости проточных озер, плесов и населенных пунктов (табл. 15).

Таблица 15. Корреляция (по Пирсону) осей ординации с факторами среды

Параметр	Ось	
	1	2
Температура воздуха в июле	-0,57	0,54
Географическая широта	0,58	-0,45
Длина речной системы (Lg)*	-0,30	-0,36
Расстояние от проточного озера (Lg)	0,32	-0,43
Расстояние от плеса (Lg)	0,45	-0,29
Расстояние от населенного пункта	0,44	0,11
Ширина водотока (Lg)	-0,22	-0,41
Озерность водосбора	-0,37	0,07
Глубина	-0,39	0,11
Скорость течения	-0,24	-0,13

Факторы, связанные с первой осью, в значительной степени определяют продукционные характеристики донных сообществ и трофность водотоков (Винберг, Бауэр, 1971; Oswood, 1979; Китаев, 1984). В связи с этим можно утверждать, что основной тренд изменчивости структуры макрозообентоса порогов связан с продукционными и трофическими характеристиками водотоков, зависящими от климатических условий, а также от количества органического вещества и биогенных элементов, поступающих из проточных озер и населенных пунктов.

На основе результатов кластерного анализа станций по составу макрозообентоса нами выделено четыре группы водотоков, которые в пространстве осей ординации сформировали частично перекрывающиеся поля (рис. 4).

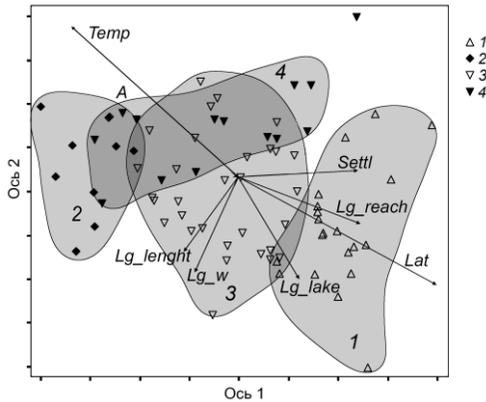


Рис. 4. Расположение выделенных типов водотоков в ординационном пространстве. Группы 1–4 – пояснения в тексте. Факторы среды: *Lg\_lenght* – логарифм длины водотока, *Lg\_w* – логарифм ширины, *Lg\_lake* – логарифм расстояния от озера, *Lat* – географическая широта, *Lg\_reach* – логарифм расстояния от плеса, *Sett1* – расстояние от населенного пункта, *Temp* – средняя температура воздуха в июле

Анализ гидрологических и гидрографических характеристик, а также особенностей ландшафта каждой из групп речных участков позволил интерпретировать полученные типы: 1 – реки тундровых ландшафтов; 2 – водотоки в нижнем течении озерно-речных систем; 3 – водотоки таежных ландшафтов на удалении от проточных озер и населенных пунктов; 4 – участки водотоков, находящиеся ниже проточного озера или на урбанизированной территории. Выделенные типы различаются как составом доминирующих беспозвоночных, так и обилием макрозообентоса. Наименьшие значения биомассы ( $2,3 \pm 0,29$  г/м<sup>2</sup>) характерны для рек первой группы, а наибольшие ( $64,1 \pm 19,16$  г/м<sup>2</sup>) – для второй.

Выявленные нами группы водотоков близки к классификации рек, выработанной для Западной Фенноскандии на основе преобладающей растительности водосборов (Petersen et al., 1995). Полученные результаты подчеркивают большую роль ландшафта в формировании структуры макрозообентоса, тесной связи реофильных сообществ с территорией водосбора и указывают на уязвимость экосистем водотоков при природной или антропогенной трансформации речных бассейнов.

## 7.2 Проточные озера как фактор формирования структуры макрозообентоса

Специфическую структуру макрозообентоса на речных участках, расположенных ниже озер, не раз отмечали как в реках Фенноскандии, так и в других регионах (Hynes, 1970; Хренников, 1978, 1998; Oswood, 1979; Круглова, 1981; Richardson, Mackay, 1991; Барышев, Кухарев, 2011). Реакция речных донных сообществ на поступление зоопланктона из проточного озера изучена на примере ряда рек бассейнов Балтийского, Баренцева и Белого морей. Переходная зона между озером и рекой в полной мере может считаться экотонном, для которого свойственна особая структура сообществ, отличная и от реки, и от озера.

В реке Лижма (басс. Онежского озера) обследован участок ниже оз. Кедрозеро (станции 1–7, рис. 5) и пороги в верхнем течении (контрольные точки, ст. 8, 9).

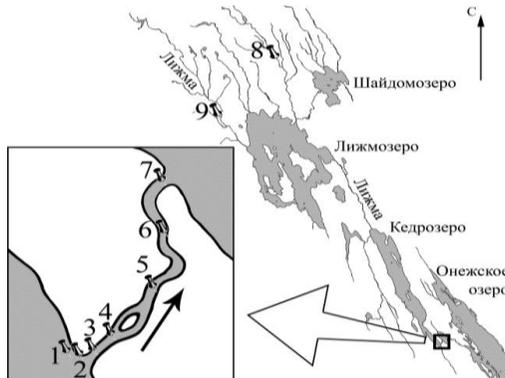


Рис. 5. Схема расположения станций отбора проб (1–9). Река Лижма, август 2007 г.

Количество зоопланктона в воде контрольных станций (8, 9) относительно невелико –  $0,01 \text{ г/м}^3$ . Вместе с тем, из озера в реку поступало на два порядка большее количество зоопланктона ( $1,63 \text{ г/м}^3$  на ст. 1). В реке ниже озера (ст. 1–7) выявлена интенсивная элиминация лимнического зоопланктона, которого практически не остается в потоке уже на удалении 300–500 м. Обилие реофильного макрозообентоса многократно увеличено в истоке (ст. 3, 4), а по мере удаления от озера постепенно снижается вплоть до значений, близких к контрольным, на расстоянии 600–700 м (табл. 16).

Таблица 16. Обилие макрозообентоса на различном удалении от озера (приведены средние, максимальные и минимальные значения). Река Лижма, 2007 г.

Станции*	От озера, м	Расположение	Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>
1, 2	0–25	Граница озеро – река	14,5 (0,5–52,0)	9,8 (3,6–16,1)
3, 4	66–103	Первый порог ниже озера	52,6 (7,1–205,5)	66,0 (30,0–134,0)
5	270	Ниже первого порога	15,0 (3,9–37,6)	28,3 (13,1–55,3)
6, 7	556–732	На удалении от озера	5,9 (1,0–18,2)	8,9 (4,0–16,9)
8, 9	–	Верховье, без озер	2,2 (1,1–3,1)	2,4 (1,0–3,9)

\* Расположение станций в соответствии с рис. 5.

Отмечено значительное влияние проточного озера на трофический состав реофильного макрозообентоса. В истоке (ст. 3, 4) многократно возрастает доля коллекторов-фильтраторов (*Neureclipsis bimaculata*, *Hydropsyche pellucidula*, *Hydropsyche siltalai*, *Wilhelmia equina*), способных улавливать сносимый планктон. Ниже по течению их доля постепенно снижается до контрольных значений (рис. 6).

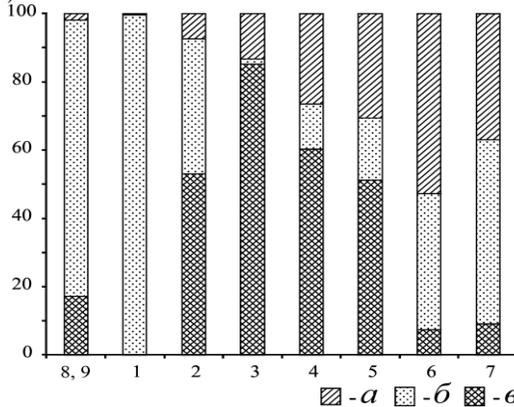


Рис. 6. Соотношение трофических групп в макрозообентосе по биомассе (р. Лижма, август 2007 г.). *a* – хищники, *b* – коллекторы-собиратели и соскребатели, *v* – коллекторы-фильтраторы; по оси ординат – доля, %, по оси абсцисс – номера станций в соответствии с рис. 4.

На материале сборов 2008–2015 гг. нами прослежено влияние проточных озер на обилие реофильного макрозообентоса в ряде рек бассейнов

Баренцева, Белого и Балтийского морей. Во всех рассмотренных случаях биомасса донных сообществ в зоне истока из озер (в пределах 1 км) превышает таковую на речных участках без проточных озер (табл. 17).

Таблица 17. Сравнение обилия макрозообентоса участков рек, находящихся вблизи проточных озер и вне их влияния

Район, бассейн	Реки	Вне влияния озера	В зоне влияния озера
Северо-западная часть Мурманской области, басс. Баренцева моря	Печенга, Титовка, Западная Лица, Ура, Кола	$\frac{1,1 \pm 0,20^*}{1,9 \pm 0,63}$	$\frac{2,7 \pm 0,42}{2,7 \pm 0,66}$
Горный массив Хибинь, басс. Белого моря	Белая, Малая Белая, Вудъяврийок	$\frac{1,6 \pm 0,20}{2,7 \pm 0,25}$	$\frac{1,6 \pm 0,50}{7,7 \pm 2,63}$
Кандалакшский берег Белого моря	Умба, Канда, Лувеньга, Порья	$\frac{11,6 \pm 0,32}{8,4 \pm 1,56}$	$\frac{5,0 \pm 1,34}{35,6 \pm 8,68}$
Карельский берег Белого моря	Пулоньга, Нильма, Кереть, Кузема, Поньгома, Кемь	$\frac{1,8 \pm 0,41}{4,1 \pm 1,25}$	$\frac{3,9 \pm 0,61}{11,3 \pm 2,76}$
Реки Заонежского полуострова, басс. Онежского озера	Уница, Муна, Мягрека, Косморекка, Падма, Яндомма	$\frac{4,7 \pm 1,49}{8,3 \pm 2,34}$	$\frac{6,8 \pm 1,28}{36,0 \pm 7,83}$

\* – над чертой численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; под чертой биомасса, г/м<sup>2</sup>

Можно заключить, что проточные озера, характерные для ландшафтов Фенноскандии, оказывают большое влияние на формирование речных экосистем. В переходной зоне озеро-река формируются особые экотонные сообщества. Выносимый из озера зоопланктон представляет собой доступный источник пищи для фильтрующей реофильной фауны и может обуславливать ее массовое развитие. В истоке из озера многократно возрастает биомасса и меняется состав макрозообентоса.

### 7.3 Продольная динамика структуры макрозообентоса рек

Продольную динамику макрозообентоса в реках связывают в первую очередь с градиентом условий обитания беспозвоночных от истока к устью. В «классической» схеме речного континуума изменения направлены от мелководных быстротекущих и затененных к глубоководным медленнотекущим и открытым участкам (Illies, 1961; Illies, Votosaneanu, 1963; Vannote et al., 1980). Однако реки молодых ландшафтов Фенноскандии отличаются невыработанным профилем, что обуславливает расположение порогов от истока до самого устья. Нами прослежено, как отсутствие однонаправленных изменений условий обитания влияет на формирование продольной динамики структуры макрозообентоса.

Реки, впадающие в Белое море в районе Карельского берега (Пулоньга, Нильма, Кереть, Кузема, Поньгома, Кемь), протекают по территории Прибеломорской низменности. Их гидрографическая сеть отличается большим количеством проточных озер, основное падение приходится на нижнее течение. Особенностью продольной динамики макрозообентоса

порогов рек Карельского берега Белого моря является относительно небольшое изменение структуры (соотношения трофических групп и обилия), что объясняется малыми изменениями в характере биотопов от истока к устью и влиянием проточных озер. Также выраженные однонаправленные изменения от истока к устью не выявлены нами на примере рек северно-западной части Мурманской области (Печенга, Ура, Кола, Титовка, Западная Лица), относящиеся к бассейну Баренцева моря, где порожистый характер русла сохраняется до устьевых участков. Вместе с тем, реки Кандалакшского берега Белого моря (Канда, Рябина, Нива, Малая Белая, Вудъяврйок, Белая, Лувеньга, Порья, Умба, Кузрека) берут свое начало в горных массивах, протекают по предгорьям и спускаются на равнину. На примере рек этой территории нами прослежено формирование черт «классического» речного континуума. Верхнее течение отличается большой долей измельчителей. Наибольшее таксономическое разнообразие и максимальная доля коллекторов-собираателей приходится на среднее течение. От истока к устью возрастает обилие макрозообентоса.

Таким образом, продольная динамика структуры макрозообентоса наблюдается в реках, имеющих градиент условий обитания беспозвоночных от истока к устью. В реках, где градиент условий незначителен, или нарушается проточными озерами и другими локальными факторами, продольные изменения структуры макрозообентоса не выражены. Выявленные нами закономерности еще раз указывают на то, что объяснение происходящих в реках процессов возможно только при синтезе представлений о непрерывности изменений от истока к устью (концепция речного континуума) и о дискретности и обособленности отдельных участков (концепция динамики пятен, теория разрушений). Этому требованию вполне соответствует ряд современных подходов, в частности Комбинированная концепция речных экосистем, Концепция синтеза речных экосистем (Богатов, 1995; Thorp et al., 2006).

### **Основные итоги главы**

Особенности структуры макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии обусловлены воздействием комплекса взаимосвязанных факторов разного уровня. Большое влияние оказывают дефицит тепла, связанный с северным расположением региона и низкая минерализация поверхностных вод. Эти факторы определяют низкую трофность водотоков, которая объясняет высокую чувствительность речных экосистем к локальным поступлениям органических и биогенных веществ из проточных озер и с территории водосбора. Молодые ландшафты Восточной Фенноскандии с неразвитостью речных русел, где пороги относительно равномерно распределены от истока до устья, и с большим количеством проточных озер, обуславливают фрагментированную продольную организацию речных экосистем с наличием многочисленных экотонных зон.

## ГЛАВА 8. ФОРМИРОВАНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ

Антропогенная трансформация пресноводных экосистем стала практически повсеместным явлением, приводящим к изменениям и нарушениям биоценозов, уменьшению видового разнообразия, снижению способности экосистем к самоочищению и их постепенной деградации (Алимов, Финогорова, 1976; Зинченко, 1989; Балущкина, 2004; Шуйский и др., 2004; Яковлев, 2005; Водные ресурсы России..., 2008; др.). В главе рассмотрены изменения в структуре макрозообентоса рек Восточной Финноскандии под влиянием антропогенных факторов: установлены фоновые значения индекса сапробности в реках региона, проанализированы особенности формирования структуры макрозообентоса рек в условиях влияния стоков с сельскохозяйственных и городских территорий, поступления отходов ферелеводческих хозяйств, загрязнения тяжелыми металлами.

### **8.1 Фоновые значения индекса сапробности по макрозообентосу как основа для мониторинга речных экосистем**

Одной из распространенных методик для оценки качества вод и уровня антропогенной нагрузки на водные объекты является система сапробности, использование которой требует знания фоновых значений индекса для региона исследований (Sladeczek, 1973; Макрушин, 1974; Moog..., 1995; Семенченко, 2004; Безматерных, 2007; Головатюк и др., 2008; др.). На основе анализа 444 проб нами установлено, что для рек Восточной Финноскандии характерны относительно низкие значения индекса сапробности, находящиеся в олигосапробной и  $\beta$ -мезосапробной зоне. Средние значения индекса для Восточной Финноскандии с учетом широтной зональности представлены в табл. 18.

Табл. 18. Средние значения индекса сапробности рек Восточной Финноскандии по макрозообентосу

Район	Индекс сапробности	n
Северо-запад Мурманской области	1,32±0,172	9
Кольский п-ов	1,72±0,043	66
Центральная и северная части Республики Карелия	1,59±0,024	129
Южная часть Республики Карелия	1,70±0,011	240

Известно, что значения индекса сапробности для речных экосистем возрастают с севера на юг (Чертопруд, 2007). Полученные нами данные по отдельным районам в целом соответствуют этой закономерности, однако в реках Кольского п-ва обнаружены высокие значения, сопоставимые с южной частью региона. Вероятно, локальные условия Кольского п-ва вносят интразональные флюктуации, которые требуется учитывать при интерпретации результатов работ по оценке уровня антропогенного влияния по значениям индекса сапробности.

## 8.2 Макрозообентос рек при сельскохозяйственном освоении водосборных бассейнов

Шуя – одна из крупных рек (озерно-речных систем) южной части Восточной Фенноскандии. Территория её водосбора относительно плотно заселена, вдоль берегов расположены сельскохозяйственные угодья. Хозяйственная и бытовая деятельность обуславливает существенное поступление биогенных элементов в водоток (Лозовик, Бородулина, 2009). В период с 1974 по 1982 гг. исследования донных сообществ реки Шуя и её притока Сяпся проводили сотрудники Карельского Филиала АН СССР (Широков, Хренников, Круглова, 1983; Смирнов и др., 1990). В настоящее время (1998 по 2007 гг.) исследования продолжены, что позволило сравнить современное состояние макрозообентоса с тем, что было 30 лет назад по десяти станциям.

Всего в макрозообентосе рек Шуя и Сяпся выявлено 79 видов и таксонов надвидового ранга. В период 1974–1982 гг. было обнаружено 37 видов, в 1998–2007 гг. – 72 вида. Вместе с тем, выявленное существенное увеличение в значительной степени может быть связано с более подробным видовым определением в настоящем исследовании. За прошедшие между сериями исследований 30 лет существенно возросла как суммарная биомасса макрозообентоса (в среднем с 28 до 45 г/м<sup>2</sup>), так и обилие практически всех групп организмов (табл. 19).

Таблица 19. Средние значения численности (N, тыс. экз./м<sup>2</sup>) и биомассы (B, г/м<sup>2</sup>) макрозообентоса исследованных водотоков в разные периоды исследований

Группа	1974 по 1982 гг.		1998 по 2007 гг.	
	N	B	N	B
Oligochaeta	0,29	0,35	0,41	0,55
Hirudinea	0,02	0,53	0,04	1,75
Bivalvia	0,14	5,42	0,28	4,26
Gastropoda	0,00	0,00	0,06	1,09
Ephemeroptera	0,27	1,05	1,03	1,71
Plecoptera	0,25	1,01	0,68	0,43
Trichoptera	1,61	18,73	5,70	32,00
Hemiptera	0,01	0,09	0,07	0,78
Chironomidae	0,70	0,28	2,00	0,86
Diptera прочие	0,09	0,74	0,19	1,47
Прочие	0,10	0,08	0,33	0,25
Всего	3,5±0,50	28,3±4,90	10,7±1,95	45,2±8,40

Безусловно, к оценке изменений в структуре донных сообществ с 1974 по 2007 гг. следует подходить осторожно, принимая во внимание возможность методических причин выявленных различий. Однако можно предположить, что существенное увеличение биомассы макрозообентоса, которое в условиях северных водотоков обычно связано с эвтрофированием, является следствием, дальнейшего хозяйственного освоения территории и поступления биогенных элементов и органических веществ в водоток.

### 8.3 Макрозообентоса рек в условиях влияния стоков с форелеводческих хозяйств

Производством радужной форели в Республике Карелия начали заниматься в 1980-е годы, и к настоящему времени его объемы на 57 форелевых хозяйствах на внутренних водоемах превысили 23 тыс. тонн в год (Стерлигова и др., 2018). Поступающие в водоемы остатки корма, продукты метаболизма и биогенные элементы (азот и фосфор) оказывают значительное влияние на озерные экосистемы и приводят к их перестройке (Рыжков, 2002; Китаев и др., 2006; Стерлигова и др., 2018). Исследование влияния форелеводческих хозяйств на экосистемы вытекающих из озер рек проведено нами на примере р. Сяпса, рядом с истоком которой из озера Сямозеро расположена форелевая ферма. Нами обследованы две станции. Одна из них (I) находится в 1 км, а другая (II) – на расстоянии 7 км от озера. Анализ состава и обилия макрозообентоса обследованных участков показывает, что поступающие в реку вещества оказывают значительное влияние на донное население участка I. Доминирование одного вида (ручейники *Brachycentrus subnubilus* на участке I в июле формировали 83 % численности и 70 % биомассы) является существенным нарушением структуры донного сообщества. Численность и биомасса макрозообентоса этого участка в несколько раз превышают средние для рек региона значения, что часто наблюдается при поступлении биогенных элементов в олиготрофные водоемы Севера (табл. 20).

Таблица 20. Обилие и состав макрозообентоса р. Сяпса на различном удалении от оз. Сямозеро

Таксон	Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>				Биомасса, г/м <sup>2</sup>			
	27.07.2005		10.10.2005		27.07.2005		10.10.2005	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Oligochaeta	0,18	0,83	1,83	0,15	0,75	0,35	1,57	1,18
Ephemeroptera	0,23	1,41	2,62	1,88	1,50	0,97	1,17	3,39
Plecoptera	0,45	0,46	0,71	3,63	0,74	0,27	0,73	1,47
Trichoptera	12,26	0,34	17,46	8,18	31,00	1,20	73,32	32,53
Chironomidae	0,86	0,56	13,21	2,03	2,07	0,12	7,25	0,45
Athericidae	0,00	0,24	0,01	0,23	0,00	0,82	0,69	10,43
Прочие	2,03	0,51	2,51	0,12	4,9	0,88	12,69	0,2
Всего	16,0	4,4	38,4	16,2	41,1	4,6	97,5	51,6
	±4,66	±0,10	±8,15	±2,87	±3,94	±0,51	±22,40	±5,31

Состав макрозообентоса участка II сопоставим с таковым в других реках бассейна Онежского озера, что указывает на то, что по мере протекания по серии плесов и порогов вода очищается. Однако обнаруженная в октябре биомасса (51,6 г/м<sup>2</sup>) значительно превышает обычные для рек южной части Восточной Фенноскандии. Это свидетельствует о том, что на расстоянии 6 км от источника загрязнения очищение воды происходит не полностью.

#### 8.4 Макрозообентос рек урбанизованных территорий

Урбанизация водосборов несет значительную угрозу речным экосистемам из-за поступления загрязненных сточных вод промышленного и хозяйственно-бытового характера (Куприянов, 1973; Савичев, 2005; Никаноров, Брызгалов, 2006, 2009; Щеголькова, 2007; Тихонова, 2011). Для городских рек различных регионов показано изменение структуры донных сообществ, заключающееся в снижении количественных показателей, упрощении структуры и смене доминирующих видов (Батурина, Фефилова, 2005; Яковлев, 2005; Баканов, 2006; Зинченко и др., 2007; Алимов, 2010). Влияние урбанизованных территории на структуру макрозообентоса водотоков Восточной Фенноскандии рассмотрено нами на примере р. Лососинка (бассейн Онежского озера), протекающей в нижнем течении через центральную часть г. Петрозаводска. В 1996–1997 гг. материал собирали на станциях, расположенных вдоль городского участка реки. Для анализа станции были объединены в группы – выше города, в его центральной части и в нижнем течении (табл. 21).

Таблица 21. Обилие макрозообентоса и индексы качества воды р. Лососинка (г. Петрозаводск) на участках с разной интенсивностью антропогенного воздействия

Показатель	Выше города	Центр города	Устье
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	16±12,1	20±4,3	10±2,6
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	9±3,9	10±2,9	4±1,2
Индекс сапробности	1,5	2,3	2,9
Индекс Вудивиса	12	9	5
Индекс Кинга и Балла	9,7	3,4	2,6

Выше города по течению системы биоиндикации (индексы сапробности, Вудивиса, Кинга и Балла) указывают на высокое качество вод. В центральной части города река загрязнена незначительно, но уже имеют место первые этапы деструкции макрозообентоса. В приустьевой зоне донные сообщества подвергаются значительному воздействию, приводящему к исчезновению организмов ряда систематических групп. Суммарное обилие макрозообентоса снижается в устьевой, наиболее загрязненной зоне. Значительные изменения выявлены и в составе макрозообентоса (табл. 22).

Таблица 22. Соотношение численности (в %) групп макрозообентоса р. Лососинка на участках с разной интенсивностью антропогенного воздействия

Таксоны	Выше города	Центр города	Устье
Oligochaeta	3,9	11,6	25,0
Mollusca	0,3	8,7	4,3
Ephemeroptera	43,7	3,3	2,3
Plecoptera	3,8	0,8	0,9
Trichoptera	6,2	2,4	2,5
Chironomidae	27,6	69,0	58,9
прочие	14,4	4,3	6,1

На урбанизованной территории уменьшается доля реофильных насекомых – мошек (Simuliidae), веснянок (Plecoptera), поденок

(Ephemeroptera), ручейников (Trichoptera) вплоть до полного их исчезновения. Возрастает доля видов, индикаторов загрязнения – олигохет, хирономид подсемейств Tanypodinae и Chironominae. Таким образом, на урбанизированной территории нами выявлена значительная деградация макрозообентоса.

### 8.5 Особенности макрозообентоса рек в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов

Водные экосистемы водотоков северо-западной части Мурманской области испытывают техногенную нагрузку со стороны горнодобывающих, перерабатывающих, химических и энергетических предприятий. Наибольшие концентрации Ni и Cu, до 380 раз превышающие фоновые, обнаружены в радиусе до 10–30 км от источников загрязнения (Ежегодники..., 1960–1992; Моисеенко, 1997; Яковлев, 2005; Дауальтер, Канишев, 2008; Кашулин и др., 2012). Основные характеристики макрозообентоса рек северо-западной части Мурманской области на различном удалении от источников загрязнения приведены в табл. 23.

Таблица 23. Характеристики макрозообентоса рек северо-западной части Мурманской области в зоне влияния выбросов металлургических предприятий

Характеристика	Печенга	Титовка	Западная Лица	Кола	Ура
Расстояние от источника загрязнения, км	15	40	60	60	90
Число таксонов в макрозообентосе	32	20	30	36	38
Число видов, чувствительных к загрязнению тяжелыми металлами *	10	9	12	16	18
Доля видов, чувствительных к загрязнению тяжелыми металлами, %*	31,3	45,0	40,0	44,4	47,4
Доля организмов, чувствительных к загрязнению тяжелыми металлами по численности, %*	28,1	22,3	29,7	46,8	40,5
Относительная биомасса хищников	0,12	0,10	0,31	0,12	0,39
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	1,9	0,7	1,2	0,58	2,1
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	3,7	0,5	1,2	1,2	2,6
Число проб (n)	5	4	3	6	9

\* Чувствительными к загрязнению тяжелыми металлами являются поденки, веснянки и моллюски (Яковлев, 2002).

Вблизи источников загрязнения (15–40 км) обнаружены изменения состава макрозообентоса – снижение общего числа видов и доли чувствительных к тяжелым металлам организмов. Сравнение обилия макрозообентоса рек ( $1,5 \pm 0,25$  тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $2,1 \pm 0,50$  г/м<sup>2</sup>) с таковым соседних территорий, не подверженных загрязнению тяжелыми металлами (Кольский п-в, северная части Республики Карелия,  $3,3–8,9$  тыс. экз./м<sup>2</sup>,  $2,2–6,7$  г/м<sup>2</sup>), показало скудность донных сообществ рек северо-западной части Мурманской области. Однако, в настоящее время не представляется возможным однозначно утверждать, связаны ли низкие значения обилия

макрозообентоса региона с загрязнением территории тяжелыми металлами или являются следствием природно-климатических особенностей региона.

Отмеченные нами нарушения структуры макрозообентоса рек северо-западной части Мурманской области не так значительны, как выявленные ранее для озёр этой территории В.А. Яковлевым (2002). Возможно, это связано с тем, что содержание металлов в толще воды невелико, в основном они концентрируются в донных отложениях (Даувальтер, Канищев, 2008). По этой причине сообщества порожистых рек, где накопление донных отложений и осаждение тяжелых металлов незначительно, менее подвержены их влиянию.

### **8.6 Макрозообентос рекультивированных после лесосплава порогов рек**

Сплав древесины, который широко практиковался на реках Севера в XX веке, также является негативном фактором антропогенного воздействия на экосистемы, последствия которого наблюдаются вплоть до настоящего времени (Хренников и др., 1988; Козьминский, 2017). Исследование состава и обилия макрозообентоса рекультивированных после лесосплава порогов проводили на примере рек Суна и Сяпся, относящихся к бассейну Онежского озера, в октябре 2007 г. Выявлено 50 видов беспозвоночных. Установлено, что доминируют характерные для водотоков региона реофильные личинки амфибиотических насекомых. Рекультивационные работы в значительной степени вернули основные гидрологические черты типичных порогов и перекатов. Однако формирование литореофильного биоценоза до настоящего времени не завершено. На рекультивированных грунтах снижена доля видов, характерных для литореофильных сообществ (*Ancylus fluviatilis*, *Chimarra marginata*, *Hydropsyche pellucidula*, *H. borealis*, *Cheumatopsyche lepida*, *Rhyacophila nubila*, *Brachycentrus subnubilus*, *Elmis maugetti*, Simuliidae spp.) и увеличилось количество типичных обитателей плёсов (*Potamanthus luteus*, *Ephemera danica*, *Gomphus vulgatissimus*, *Oligochaeta* spp., др.).

### **Основные итоги главы**

Чувствительные к поступлению органических и биогенных веществ речные экосистемы Восточной Фенноскандии уязвимы к антропогенным воздействиям разного рода. При проведении мониторинговых исследований следует учитывать низкие фоновые значения индекса сапробности (1,44–1,77) в реках Фенноскандии и возрастание этого показателя к югу. Умеренное влияние хозяйственного освоения территории (стоки с полей, отходы животноводческих и ферелевых хозяйств) проявляется в эвтрофикации и ведет к увеличению биомассы макрозообентоса. Интенсивное антропогенное воздействие, в частности на урбанизированных территориях, обуславливает значительную деградацию донных сообществ, при которой снижается доля реофильных видов и биологическое разнообразие, возрастает доля видов – индикаторов загрязнения. Поступление токсичных веществ, таких как тяжелые металлы, ведет к значительным изменениям (деградации) в структуре макрозообентоса рек и снижению его обилия. К особому типу антропогенного воздействия на макрозообентос рек можно отнести

механическое разрушение сложившихся донных субстратов в ходе хозяйственных работ, в частности при проведении лесосплава.

### Основные выводы

1. Северное расположение и каменистые ландшафты Фенноскандии, а также короткий постледниковый период обуславливают формирование относительно бедной фауны речных донных сообществ. Основу макрозообентоса рек создают 280 видов и таксонов (217 для порогов и 150 для плесов), в том числе 6 охраняемых. В видовом списке доминируют амфибиотические насекомые, доля которых составляет 75% (80% для порогов и 70% для плесов). В южной части Восточной Фенноскандии число видов существенно возрастет по сравнению с севером региона. Преобладают виды с европейским, европейско-сибирским и транспалеарктическим распространением (по 25%). Низкая самобытность фауны связана с недолгой историей заселения.

2. Численность и биомасса макрозообентоса в реках Восточной Фенноскандии многократно варьируют по участкам, что связано со ступенчатым профилем и множеством проточных озер. Средние значения обилия макрозообентоса порогов составляют 5,1 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 17,3 г/м<sup>2</sup>; макрозообентоса плесов – 3,1 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 6,6 г/м<sup>2</sup>. Обилие в целом можно оценить как среднее с локальными повышениями до двух порядков, приуроченными к зонам экотонов. Показатели значительно увеличиваются в южном направлении, что связано с температурным фактором. Наибольшей встречаемостью в макрозообентосе порогов отличаются вторичноводные представители насекомых Trichoptera, Chironomidae, Ephemeroptera; плесов – вторичноводные личинки Chironomidae, а также первичноводные Oligochaeta и Bivalvia. Порожистый характер рек региона определяет преобладание коллекторов-подбирателей (33% для порогов и 48% для плесов) и коллекторов-фильтраторов (25% для порогов и 21% для плесов), типичных для макрозообентоса ритрали. Количественные характеристики макрозообентоса стабильны в долговременной перспективе и формируют кормовые ресурсы среднего уровня для молоди лососевых рыб.

3. В течение года структура макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии существенно меняется как следствие особенностей жизненных циклов гидробионтов, динамики уровня воды и ледовых явлений. Короткое биологическое лето обуславливает быструю смену жизненных стадий амфибиотических насекомых, вылет которых оказывает большое влияние на соотношение биомассы таксонов в макрозообентосе. Минимальное обилие донных сообществ выявлено после весеннего половодья (май), когда значительная часть насекомых покидает водную среду. Максимальное обилие наблюдается осенью (сентябрь-октябрь), по окончании биологического лета, когда вылет насекомых прекращается. Показано, что сезонные изменения уровня воды приводят к перемещению гидробионтов по руслу. Естественная зарегулированность рек, характерная для озерно-речных систем региона, –

важный фактор стабильности водного режима и сезонной динамики макрозообентоса.

4. Видовой состав дрефты беспозвоночных в реках Восточной Фенноскандии, сезонная динамика с четко различающимися летним и зимним периодами, а также сглаженная суточная ритмика формируются под влиянием относительно бедного состава макрозообентоса, особенностей температурного и ледового режима водотоков, светлых ночей и короткого биологического лета. В течение года количественные характеристики дрефты варьируют в пределах двух порядков. Долгий период ледостава и короткое биологическое лето обуславливают резкое возрастание дрефты в апреле и его резкое сокращение в конце сентября. Максимальные значения отмечены в весеннее половодье и летнюю межень, минимальные – в период ледостава. В условиях полярного дня в суточной динамике дрефты не выражено ночное повышение активности, наблюдаемое в умеренных широтах.

5. Структура макрозообентоса рек Восточной Фенноскандии определяется комплексом взаимосвязанных факторов глобального (климатические изменения), регионального и локального масштаба. По территории исследования проходит северная граница распространения многих видов и потепление, фиксируемое в последние годы, вызывает смещение границ ареалов гидробионтов к северу. Одним из ведущих факторов формирования структуры макрозообентоса является трофность водотока, которая определяется как региональными температурными условиями, так и локальными факторами – поступлением сестона из проточных озер и органических и минеральных веществ с территории водосбора. Выделены основные типы водотоков в регионе, различающиеся по составу и обилию макрозообентоса: реки тундровых ландшафтов; таежные реки без антропогенного воздействия и влияния озер; участки водотоков, находящиеся ниже проточного озера или на урбанизированной территории; водотоки, расположенные в нижнем течении озерно-речных систем. Реки, протекающие по каменистым изрезанным ландшафтам Восточной Фенноскандии, имеют порожистый характер русла на всем протяжении, что обуславливает относительно небольшое изменение структуры макрозообентоса от истока к устью. Формирование речного континуума прерывается многочисленными проточными озерами. На локальном уровне большое значение имеют морфометрические и гидрологические особенности участка водотока: макрозообентос плесов и порогов в реках Восточной Фенноскандии существенно различается как по таксономическому составу, так и по обилию.

6. Низкая минерализация и олиготрофный характер поверхностных вод Восточной Фенноскандии обуславливают высокую чувствительность речных экосистем и, в частности, макрозообентоса к поступлению органических и биогенных веществ антропогенного происхождения. Реки Восточной Фенноскандии характеризуются низкими фоновыми значениями индекса сапробности (1,44–1,77), для которых свойственна широтная зональность (возрастание к югу). Умеренная антропогенная эвтрофикация (стоки с полей, отходы животноводческих и ферелевых хозяйств) приводит к увеличению

биомассы макрозообентоса. В реках урбанизированных территорий наблюдается деградация донных сообществ. Уменьшается доля реофильных видов, увеличивается доля индикаторов загрязнения, относящихся к группам Oligochaeta и Chironomidae. Возрастает индекс сапробности (с 1,5 до 2,9). Разнообразие донных сообществ снижается. Загрязнение территории водосбора тяжелыми металлами, имеющее место вокруг металлодобывающих предприятий, вызывает значительные изменения (деградацию) структуры макрозообентоса и снижение обилия.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК:

1. **Барышев, И. А.** Методики изучения дрефта гидробионтов в малых реках: обзор / **И. А. Барышев** // Биология внутренних вод. Борок. – 2006. – № 3. – С. 91–96.
2. **Барышев, И. А.** Сезонная динамика бентоса и дрефта беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера / **И. А. Барышев, А. Е. Веселов** // Биология внутренних вод. – 2007. – № 1. – С. 80–86.
3. **Барышев, И. А.** Питание молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. в реках бассейна Онежского озера в осенний период / Ю. А. Шустов, А. Е. Веселов, **И. А. Барышев** // Экология. – 2008. – № 2. – С. 130–133.
4. **Барышев, И. А.** Суточная динамика вылета ручейников *Agapetus ochripes* Curt и *Hydroptila tineoides* Dalm. в условиях Крайнего Севера (р. Индера, Кольский полуостров, Россия) / **И. А. Барышев** // Экология. – 2008. – № 5. – С. 398–400.
5. **Барышев, И. А.** Распределение организмов зообентоса при снижении уровня воды в малой реке / **И. А. Барышев** // Биология внутренних вод. – 2008. – № 4. – С. 81–85.
6. **Барышев, И. А.** Первая находка ручейника *Chimarra marginata* (L.) (Trichoptera, Insecta) в бассейне Онежского озера и рекомендация по включению его в Красную книгу республики Карелия / **И. А. Барышев** // Труды Карельского научного центра РАН. – 2009. – № 1. – С. 98–100.
7. **Барышев, И. А.** Формирование зообентоса пороговых участков рек Северо-запада Мурманской области в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов / **И. А. Барышев** // Труды Карельского научного центра РАН. – 2010. – № 1. – С. 105–112.
8. Круглова, А. Н. Элиминация лимнического зоопланктона в порожистой реке (на примере оз. Кедрозеро и р. Лижма, бас. Онежского озера) / А. Н. Круглова, **И. А. Барышев** // Гидробиологический журнал. – 2010. – Т. 46, № 6. – С. 15–23.
9. **Барышев, И. А.** Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) / **И. А. Барышев, В. И. Кухарев** // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2011. – № 6 (119). – С. 16–19.

10. **Шустов, Ю. А.** Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольской полуостров) / Ю. А. Шустов, **И. А. Барышев**, Е. Н. Белякова // Биология внутренних вод. – 2012. – № 3. – С. 66–70.

11. Комулайнен, С. Ф. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря / С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев** // Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. – 2012. – Вып. 1. – С. 109–125.

12. **Барышев, И. А.** Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова / **И. А. Барышев**, Е. Н. Белякова, А. Е. Веселов // Биология внутренних вод. – 2013. – № 4. – С. 43–51.

13. Комулайнен, С. Ф. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища / С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев** // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 3. – С. 261–270.

14. **Барышев, И. А.** Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии / И. А. Барышев // Журнал общей биологии. – 2014. – Т. 75, № 2. – С. 124–131.

15. **Барышев, И. А.** Особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря / **И. А. Барышев** // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экологические исследования». – 2015. – № 1. – С. 29–36.

16. **Барышев, И. А.** Оценка экологического состояния рек северного побережья Ладожского озера по химическим показателям и структуре гидробиоценозов / С. Ф. Комулайнен, П. А. Лозовик, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев**, Н. А. Галибина // Водные ресурсы. – 2016. – Т. 43, № 3. – С. 1–10.

17. Веселов, А. Е. Полиморфизм поклатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) / А. Е. Веселов, Д. С. Павлов, **И. А. Барышев**, Д. А. Ефремов, А. Г. Потуткин, М. А. Ручьев // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 56, № 5. – С. 571–576.

18. **Барышев, И. А.** Количественная характеристика макрозообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря как основы кормовой базы для молоди лососевых рыб / **И. А. Барышев**, В. В. Хренников // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 255–262.

19. **Барышев, И. А.** История изучения макрозообентоса рек Карелии и Мурманской области / **И. А. Барышев** // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экологические исследования». – 2016. – № 4. – С. 3–20.

20. **Барышев, И. А.** О коллекции мошек (Simuliidae, Diptera) Института биологии Карельского научного центра РАН / И. А. Барышев, С. В. Айбулатов, Л. А. Беспятова // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Биогеография». – 2017. – №6. – С. 95–100. DOI: 10.17076/bg366

21. **Baryshev, I. A.** Benthic Disturbance-Recovery Dynamics after Construction Impact in Mountain River Mzymta (Sochi, Black Sea Basin). / **I. A. Baryshev**, A. E. Veselov, D. A. Efremov, M. A. Ruch'ev, D. S. Pavlov // Turkish

Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2017. – V. 17. – P. 1245–1251. DOI: 10.4194/1303-2712-v17\_6\_17

22. Комулайнен, С. Ф. Современное состояние реки Сюскюняйоки (бассейн Ладожского озера, Республика Карелия) / С. Ф. Комулайнен, П. А. Лозовик, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев**, Ю. Л. Сластина, Н. А. Галибина // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2017. – № 7. – С. 19–33. DOI: 10.17076/bg597

23. **Барышев, И. А.** Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области / **И. А. Барышев** // Биология внутренних вод. – 2017. – № 4. – С. 50–60. DOI: 10.7868/S0320965217040064

24. **Барышев, И. А.** Зообентос реки Кемь, бассейн Белого моря (состав, обилие и трофическая структура) / **И. А. Барышев** // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экологические исследования». – 2018. – № 10. – С. 70–83. DOI: 10.17076/eco908

25. **Барышев, И. А.** Макрозообентос притоков нижнего течения реки Поной (Кольский п-ов, Россия) на участках обитания молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) / **И. А. Барышев**, А. В. Ткаченко, А. Е. Веселов, А. П. Шкателов // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экологические исследования». – 2018. – № 10. – С. 84–95. DOI: 10.17076/eco842

26. Мурзина, С. А. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб рек бассейна Онежского озера / С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, С. Н. Пеккоева, А. Е. Веселов, **И. А. Барышев**, П. О. Рипатти, Н. Н. Немова // Биология внутренних вод. – 2019. – № 1. – С. 65–72. DOI: 10.1134/S0320965219010157

### Монография

27. Стерлигова, О.П. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках / О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст, Я.А. Кучко, С.Ф. Комулайнен, Е.С. Савосин, **И. А. Барышев** – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. – 127 с.

### Статьи в прочих научных журналах и сборниках

28. **Барышев, И. А.** Количественная характеристика зообентоса некоторых рек бассейна Белого моря (Карельский, Терский и Архангельский берега) / **И. А. Барышев**, А. Е. Веселов // В сб. «Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. – С. 23–30.

29. **Барышев, И. А.** Беспозвоночные организмы возрастных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуги / **И. А. Барышев**, А. Е. Веселов, А. В. Зубченко, С. М. Калюжин // В кн. «Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова». Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. – С. 21–30.

30. Комулайнен, С. Ф. Гидробиоценозы р. Сяпся (бас. Онежского озера) в условиях воздействия стоков форелевой фермы / С. Ф. Комулайнен, А. Н.

Круглова, **И. А. Барышев** // Рыболовство и рыбное хозяйство. – 2007. – № 2. – С. 17–23.

31. **Барышев, И. А.** Дополнение к фауне амфибиотических и водных насекомых заповедника «Кивач» / **И. А. Барышев** // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». – 2008. – Вып. 4. – С. 147–149.

32. Комулайнен, С. Ф. Структура гидробиоценозов некоторых водоёмов заповедника «Кивач» / С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев**, Ю. Л. Сластина // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». – 2011. – Вып. 5. – С. 155–165.

33. Комулайнен, С. Ф. Гидробиологические особенности водоемов и водотоков / С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, **И. А. Барышев**, А. В. Рябинкин, Т. П. Куликова, Т. А. Чекрыжева // В кн. Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2013. – С. 139–147.

34. **Барышев, И. А.** Водные макробеспозвоночные литорали, заболоченного берега и луж острова Кижы / **И. А. Барышев**, В. Г. Дядичко, Е. С. Савосин // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». – 2016. – Вып. 7. – С. 85–88.

35. **Барышев, И. А.** Зообентос водотоков бассейна реки Ковда (состав, обилие, оценка разнообразия и сапробности) / **И. А. Барышев** // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2019. – № 85 (88). – С. 59–68.