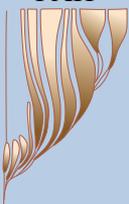




РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И. Д. ПАПАНИНА
РАН



ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ
ЭКОЛОГИИ И
ЭВОЛЮЦИИ
ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА
РАН



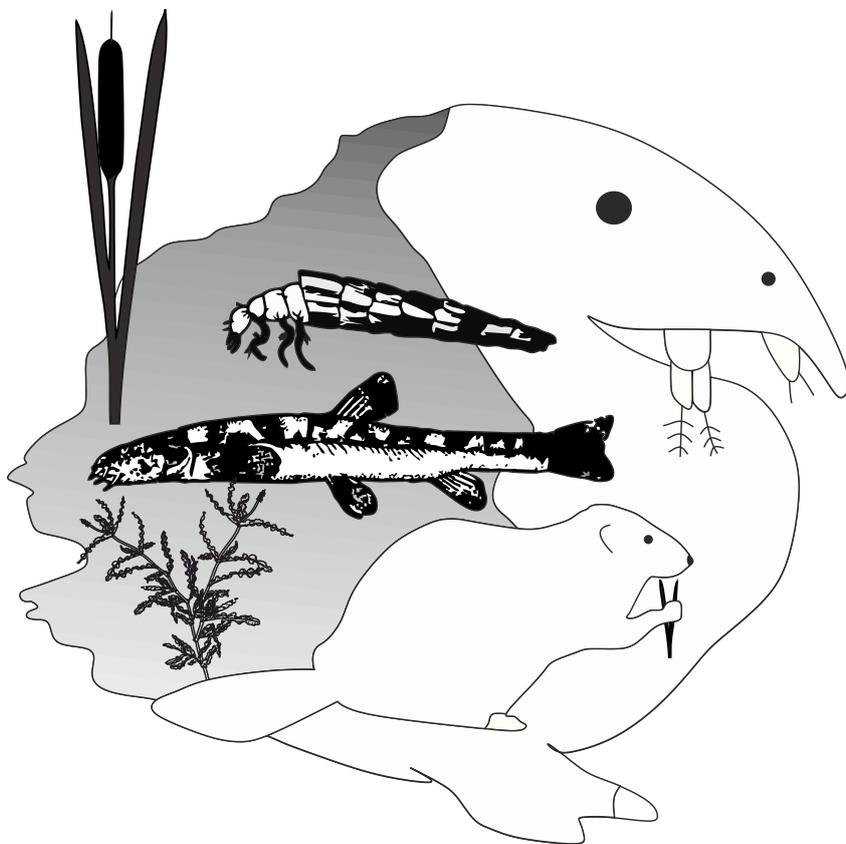
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО
ГИДРОБИОЛОГИИ И
ИХТИОЛОГИИ РАН



ЯРОСЛАВСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ
РГО



ДЕПАРТАМЕНТ
ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ
СРЕДЫ И
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ
ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ



ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И. Д. ПАПАНИНА РАН



РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ



ДЕПАРТАМЕНТ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ
ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА

МАТЕРИАЛЫ ЛЕКЦИЙ
II-Й ВСЕРОССИЙСКОЙ ШКОЛЫ-КОНФЕРЕНЦИИ

18 – 22 ноября 2014 г.

Том I

БОРОК,
2014

УДК 574.5(282.2)+502.52
ББК 2.26.28
Э 405

ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА. Материалы лекций II-й Всероссийской школы-конференции, 18 – 22 ноября 2014 г. / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. В двух томах. Том I. — Ярославль : Филигрань, 2014. — 136 с.

ISBN 978-5-906682-17-8

Редакционная коллегия:

академик РАН, доктор биологических наук, профессор *Ю. Ю. Дгебуадзе*
кандидат биологических наук *А. А. Прокин*
научный сотрудник ИБВВ РАН *А. И. Цветков*
доктор биологических наук *А. В. Крылов* (отв. редактор)

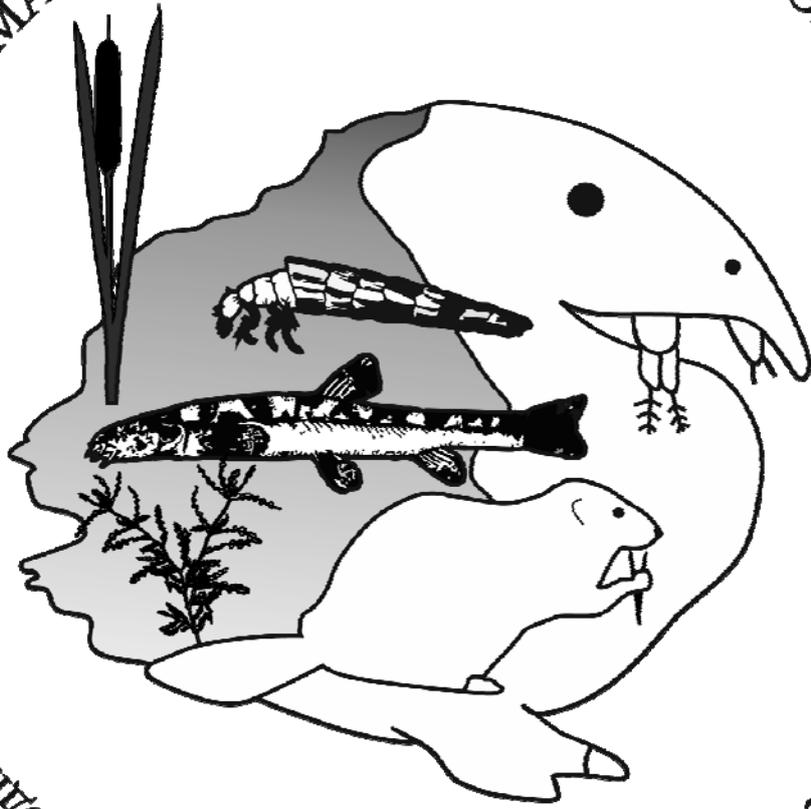
Во втором томе сборника представлены материалы докладов участников II-й Всероссийской школы-конференции, касающиеся основных вопросов гидрологического, химического и биологического режима малых и средних рек России и стран СНГ, а также пойменных водоемов.

Для гидробиологов, экологов, зоологов, преподавателей и студентов ВУЗов.

Издание осуществлено при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-04-20028-г) и Департамента охраны окружающей среды и природопользования Ярославской области.

ISBN 978-5-906682-17-8

* ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА * II Всероссийская школа-конференция с международным участием



Материалы

лекций

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение биоразнообразия, структуры и функционирования экосистем малых рек, закономерностей реакции их гидрологического, гидрохимического и биологического режимов на влияние ведущих факторов среды — антропогенного и зоогенного воздействия, метеорологических аномалий и глобального изменения климата и пр. — имеет непреходящее теоретическое и практическое значение.

Еще в конце прошлого и в начале нынешнего века применительно к малым водотокам совершенно справедливо писалось «... по сравнению с большими реками, озерами и водохранилищами малые реки до сих пор остаются наименее исследованными водными объектами ...». Но на современном этапе все, что касается недостатка внимания исследователей к малым водотокам, потеряло свою актуальность, о чем свидетельствует возросшее количество монографий и публикаций в журналах, а также количество заявленных на настоящую конференцию докладов. Необходимо сказать, что среди участников школы-конференции — представители 55 городов России, а также четырех стран бывшего СССР — Азербайджана, Армении, Беларуси и Казахстана.

Однако то, что касается несовершенства большинства существующих методологических подходов к организации исследований и методов сборов первичных материалов, равно как и критериев оценки экологического состояния малых рек — остается актуальным и требует скорейшего решения.

Для частичного решения этих вопросов в 21-м веке были проведены аналогичные конференции (в 2001 и 2011 гг. — в Тольятти, в 2004 и 2008 гг. — в Борке). Настоящая — II-я Всероссийская школа-конференция «ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ОХРАНА» — организована комитетом, включившим специалистов разных областей и организаций:

Ю. Ю. Дгебуадзе, академик РАН, профессор, ИПЭЭ РАН (председатель)

С. А. Поддубный, д.г.н., директор ИБВВ РАН

Н. И. Алексеевский, д.г.н., профессор, МГУ им. М.В. Ломоносова

Ю. В. Герасимов, д.б.н., профессор, зам. директора ИБВВ РАН

А. В. Головкин, директор Хоперского государственного природного заповедника

М. В. Ермохин, к.б.н., Саратовский государственный университет

Н. А. Завьялов, к.б.н., зам. директора Рдейского государственного природного заповедника

Т. Д. Зинченко, д.б.н., профессор, ИЭВБ РАН

В. П. Иванчев, к.б.н., зам. директора Окского государственного биосферного заповедника

С. И. Игнатьев, директор департамента охраны окружающей среды и природопользования Ярославской области

А. А. Прокин, к.б.н., ИБВВ РАН

Ю. В. Слынько, к.б.н., ИБВВ РАН

А. И. Цветков, ИБВВ РАН (отв. секретарь)

О. Л. Цельмович, ИБВВ РАН

И. В. Чалова, ИБВВ РАН

А. В. Крылов, д.б.н., профессор, ИБВВ РАН (сопредседатель)

Цель школы-конференции — обмен опытом специалистов, изучающих разные стороны жизни малых рек — гидрологический режим, гидрохимический режим, биологическое разнообразие гидробионтов, влияние ключевых факторов среды на структурно-функциональные показатели сообществ водных растений, беспозвоночных и позвоночных животных, экологическое состояние водотоков и т.д.

В рамках школы-конференции прозвучат лекции ведущих специалистов. Часть из них опубликована в первом томе материалов. Также на заседаниях будут озвучены доклады участников, основные положения которых представлены во втором томе сборника.

Организаторы намеренно не отклоняли материалы, в которых отражены результаты исследований средних водотоков, а также комплекса пойменных водоемов крупных рек. Это поможет лучше понять, существуют ли какие-либо принципиальные отличия структурно-функциональной организации экосистем в зависимости от их морфометрических характеристик.

В рамках секции «Гидроэкологические исследования водотоков и пойменных водоемов на особо охраняемых территориях» организаторы и участники намерены обсудить еще два важных аспекта. Во-первых, особое внимание уделить результатам изучения рек на заповедных территориях. Во-вторых, лентической части речных систем, включающей комплекс водоемов поймы. Все это может позволить ознакомиться с фоновыми показателями абиотических и биотических характеристик малых водотоков. Кроме того, важно рассмотреть вопросы об основных отличиях и сходствах пойменных и надпойменных водоемов, о роли пойменных водоемов в жизни рек, а также о роли рек в жизни водоемов. Очевидно, что развитие биоты пойменных озер определяется периодичностью затопления водами половодий, т.е. поемностью. Из концепции пульса половодья следует, что увеличение водотока до размеров поймы является главной силой, определяющей состояние биологических ресурсов в ее водоемах. Показано влияние поемности на урожай трав в поймах рек, указывалось, что чем интенсивнее и регулярнее разливы, тем моложе средний сукцессионный возраст растительных сообществ, богаче видовой состав планктонных и бентосных сообществ ... Следовательно, затопление способствует продвижению экосистем в сторону увеличения трофности. Можем ли считать, что затопление пойменных озер способствует их «старению» в рамках концепции олиготрофно-эвтрофной сукцессии? Или половодье в этом случае выступает в роли импульсно-стабилизирующего фактора, поддерживающего экосистемы пойменных водоемов на высокопродуктивной стадии (рецидивного субклимакса)? Что происходит с сообществами гидробионтов озер в отсутствие затопления речными водами?

Оргкомитет надеется, что знакомство с двумя томами материалов лекций и докладов позволит читателю найти ответы на часть имеющихся вопросов, поставить перед собой новые цели и задачи, выработать стратегию и тактику дальнейших исследований.

А. Крылов

МЕТОДЫ СТАТИСТИКИ И ТЕОРИИ ХАОСА-САМООРГАНИЗАЦИИ В ОПИСАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА (на примере устьевой области притока равнинного водохранилища)

С. Э. Болотов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: alhimikhmu@yandex.ru*

На основе методов многомерной статистики и теории хаоса-самоорганизации проанализирован гидробиологический режим устьевой области малого притока равнинного водохранилища, охарактеризованы структурные изменения зоопланктона в условиях погодного-климатических аномалий. Количественно показано, что в устьевой области притока, по сравнению со смежными участками реки и водохранилища, происходит значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона, устойчиво регистрируется более высокое видовое богатство, возрастают значения параметров хаотических аттракторов сообществ. Под влиянием погодных термических аномалий нарушается фоновая структура сходства видового состава зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижается их фаунистическое своеобразие и биоценотическая специфика. В условиях термического эвтрофирования включается буферная система экотона фронтальной зоны устьевой области, а параметры хаотических аттракторов сообществ сигнализируют о серьезных функциональных нарушениях в зоопланктоне и переходе его в состояние патологии.

Ключевые слова: зоопланктон, малая река, устьевая область, водохранилище, статистика, хаос, квазиаттрактор.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие пресноводная гидробиология переживает драматическую революцию в связи со значительным ростом накопленной экосистемной информации. Большие массивы гидробиологических данных, полученные традиционными и новейшими высокотехнологичными методами (например, проточная цитометрия, метагеномика и др.), часто очень неоднородны и разрозненны, а возможности содержательного анализа таких массивов данных без применения современных количественных методов значительно ограничены.

Применение математического инструментария к сложным массивам гидроэкологических данных обеспечивает не только лучшую идентификацию свойств исследуемых объектов, но и позволяет вскрыть неочевидные паттерны их структуры и динамики, оценить роль факторов окружающей среды в их формировании. При этом методы статистического анализа могут выступать вспомогательным инструментом решения сложных экологических вопросов биоиндикации (Шитиков и др., 2003; Шитиков и др., 2011) и оценки качества воды (Baginova et al., 2006; Potapova, Charles, 2003), диагностики экологических последствий влияния природных и антропогенных факторов (Ter Braak, Verdonschot, 1995; Legendre, Legendre, 1998). Однако этот потенциал до сих пор недоиспользуется исследователями, особенно отечественными.

Методы интеллектуального анализа данных особенно полезны в работе со сложными биологическими системами (популяции, сообщества, биогеоценозы). Примером такой сложной системы является сообщество зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища, обладающей в пределах устьевой области сильной пространственно-временной неоднородностью.

Системный анализ и синтез экологической динамики зоопланктона устьевой области притока на основе методов многомерной статистики и теории хаоса и самоорганизации позволяет комплексно охарактеризовать поведение вектора состояния зоопланктоценозов и прогнозировать развитие патогенетических состояний, связанных с нарушениями в системе гомостаза сообществ, в изменяющихся условиях среды.

Цель работы — анализ экологической структуры зоопланктона устьевой области малого притока равнинного Рыбинского водохранилища методами многомерной статистики и теории хаоса-самоорганизации, а также оценка изменений сообществ в условиях погодного-климатических аномалий жарких лет.

МЕТОДЫ СБОРА И АНАЛИЗА ДАННЫХ

Сборы зоопланктона проводили 1–2 раза в месяц с мая по октябрь 2009–2011 гг. в зоне свободного течения р. Ильдь, ее устьевой области и Волжском плесе Рыбинского водохранилища (рис. 1). Зоопланктон собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных — планктобатометром объемом 5 л в столбе воды от поверхности до дна. Через газ (размер ячеек — 64 мкм) процеживали 20–60 л воды, пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике.

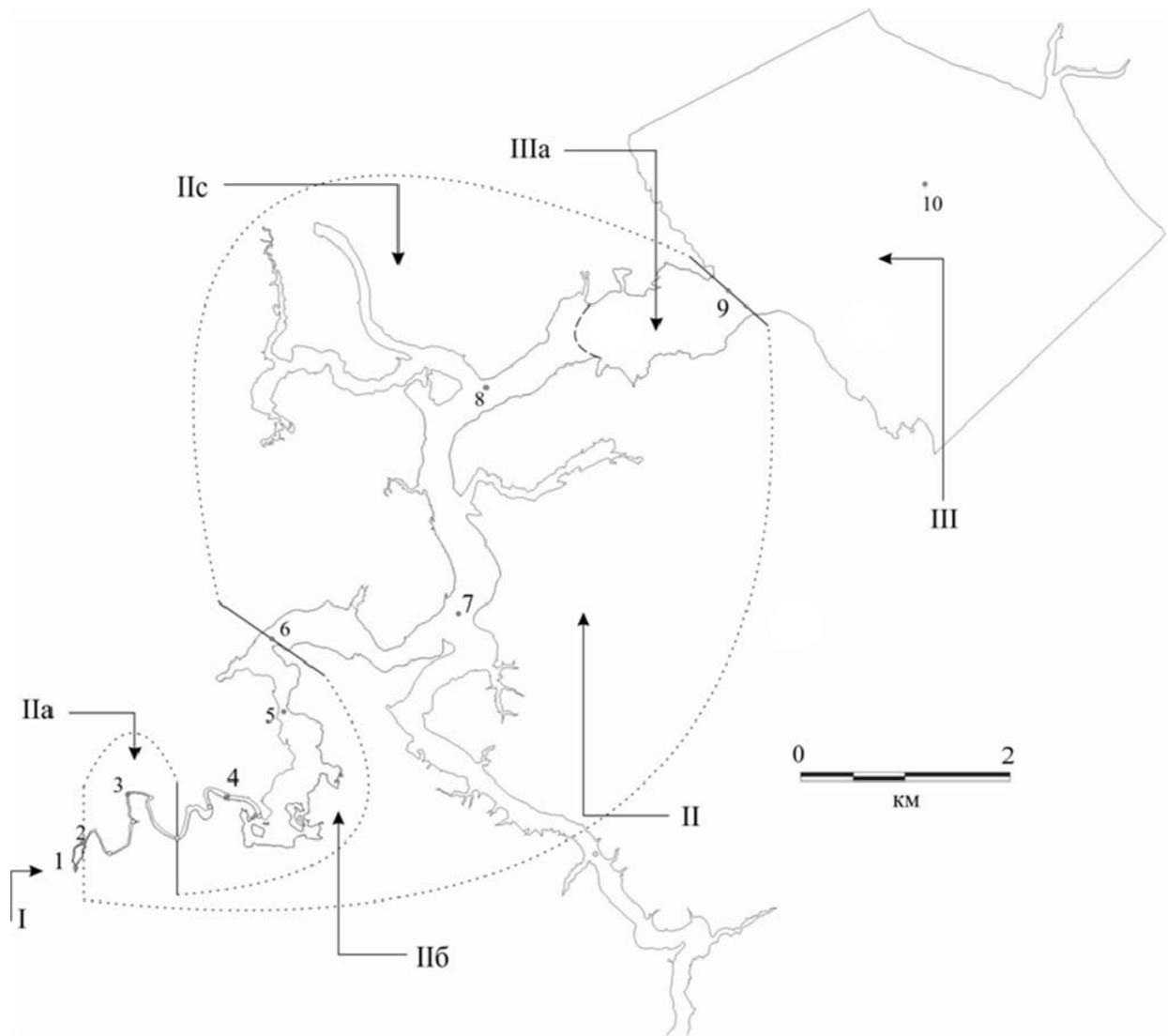


Рис. 1. Схема исследованной акватории и районирование устьевой области р. Ильдь. I — зона свободного течения притока; II — устьевая область: IIa — переходная зона притока; IIб — фронтальная зона; IIв — переходная зона приемника; III — водохранилище.

Расчеты ансамбля 54-х экологически значимых параметров развития сообществ зоопланктона выполнены с применением компьютерной программы «FW-Zooplankton», разработанной в Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН (Болотов, 2012).

Для оценки статистической значимости различий количественного развития сообществ зоопланктона использовали однофакторный дисперсионный анализ. Однородность дисперсий в дисперсионном комплексе оценивали с помощью теста Левене, проверку на нормальность распределения остатков проводили с применением критерия Колмогорова-Смирнова. В случае если распределение остатков отлично от нормального — данные трансформировали степенным преобразованием Бокса-Кокса. Апостериорные сравнения средних значений в ходе дисперсионного анализа проводили с использованием LSD-теста Снедекора-Фишера. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Классификация сообществ зоопланктона выполнена путем иерархического кластерного анализа методом Варда, реализующим элементы дисперсионного анализа. Надежность кластерных решений оценивали процедурой бутстрепа: кластеры признавали значимыми при уровне бутстреп-поддержки ≥ 70 (Hillis, Bull, 1993). Статистическую оценку значимости выделенных таким образом кластеров проводили с использованием R-статистики в рамках процедуры анализа группового сходства ANOSIM.

Непрямую многомерную ординацию сообществ осуществляли методами неметрического шкалирования (nMDS). Этот метод позволяет проецировать сообщества в некотором пространстве малой размерности (в нашем случае — двумерном), так, чтобы попарные расстояния между ними в этом пространстве как можно меньше отличались от реальных мер близости сообществ. Качество ординации характеризовали на основе нормализованной величины стресса, показывающей меру искажения при проецировании исходной матрицы дистанций между сообществами на плоскость. Адекватными

считали результаты шкалирования с функцией стресса < 0.1 (10%). Считается, что этот метод дает наиболее адекватные результаты, особенно для больших биогеографических матриц с сильными шумами и не требует от исходных данных никаких априорных предположений о характере статистического распределения (Шитиков и др., 2011).

В качестве формальных показателей сложности таксономической структуры сообществ применяли индексы средней таксономической отличительности Δ^+ и вариабельности таксономической отличительности Λ^+ . Первый, характеризующий таксономическое разнообразие, есть средняя длина пути ω , который необходимо преодолеть для того, чтобы достичь таксономического ранга общего для двух видов i и j , вычисленная для всех возможных пар видов в сообществе, сложенном S элементами (видами):

$$\Delta^+ = \left[\sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / \left[\frac{S(S-1)}{2} \right], \quad \Lambda^+ = \left[\sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2 \right] / [S(S-1)]$$

Второй — Λ^+ , по существу являет собой дисперсию парных длин связи, и может рассматриваться как индекс сложности иерархического древа. Значимость рассчитанных индексов Δ^+ и Λ^+ оценивали процедурой рандомизации.

Экологическую приуроченность видов для фонового или аномально жаркого периода характеризовали на основе коэффициента индикаторных значений *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценотическую роль вида (Dufřene, Legendre, 1997), а их статистическую значимость оценивали пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками.

Анализ экологической структуры сообществ в градиенте абиотических факторов среды проводили с помощью канонического анализа соответствий (ССА). Метод ССА обеспечивает поиск линейной комбинации экологических параметров среды, дающей максимальные расстояния между видами или местообитаниями в ординационном пространстве (Ter Braak, Verdonschot, 1995). Эта техника анализа хорошо работает в случаях оценки влияния на видовую структуру сообществ многих факторов, некоторые из которых могут быть зависимыми друг от друга (Шитиков и др., 2011). Силу связи видовой структуры сообществ с факторами среды оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло для 999 пермутаций.

В рамках системного анализа и синтеза при исследовании сообществ зоопланктона малого притока водохранилища наряду с методами многомерной статистики нами использованы подходы на основе теории хаоса-самоорганизации. Старшие показатели Ляпунова, указывающие на хаотические режимы функционирования биологических динамических систем, для исследованных зоопланктоценозов малого притока рассчитаны с применением программы «*Identity*» (НИИ биофизики и нейрокибернетики Сургутского госуниверситета, проф. В.М. Еськов). Расчеты параметров хаотических аттракторов поведения вектора состояния зоопланктоценозов выполнены с использованием авторского запатентованного компьютерного модуля «Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона» (Болотов, 2014 а), реализующей идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния биосистем в m -мерном фазовом пространстве, предназначенной для исследования систем с хаотической организацией. Производили расчет координат граней, их длины (D_i) и объема 23-х мерного параллелепипеда (vX), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого двигался (варьировал) вектор состояния зоопланктоценоза, а также показателя асимметрии между стохастическим и хаотическим центром квазиаттрактора (rX) (Eskov et al., 2012; Болотов и др., 2014 б).

Матрицы межаттракторных расстояний рассчитывались на основании экологических показателей развития зоопланктона, которые образовывали компартменты диагностических признаков в пределах одной фазовой координаты x_{ic} — из набора всех координат m -мерного фазового пространства. Каждая проба, характеризующая зоопланктонное сообщество, имеет свои компоненты вектора состояния и задается точкой в m -мерном фазовом пространстве состояний, а группа проб образует некоторый квазиаттрактор (облако состояний) зоопланктоценоза с геометрическим (статистическими математическими ожиданиями) и хаотическим центром. Полученные расстояния между геометрическими или хаотическими центрами k -го и f -го квазиаттрактора количественно представляют степень близости (или, наоборот, удаленности) этих сравниваемых квазиаттракторов в фазовом пространстве и являются интегративной мерой оценки изменения состояния сообществ зоопланктона.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В устьевой области притоков водохранилища происходит смешение речных и водохранилищных вод, по обеспеченности которыми нами выполнено районирование устьевой области р. Ильдь, в

ходе которого выделены три основные гидроэкологические зоны (Болотов и др., 2014 б): Па — переходная притока, Пб — фронтальная и Пв — переходная приемника (см. рис. 1).

Переходная зона притока отличалась максимальными в пределах устьевой области показателями электропроводности воды (в среднем 398.7 мкСм/см), но меньшими, чем в зоне свободного течения реки (в среднем 424.6 мкСм/см). Фронтальная зона характеризовалась меньшей, чем в переходной зоне притока, электропроводностью воды (в среднем 281.2 мкСм/см) и развитием значительного вертикального градиента с отчетливым расслоением более минерализованных речных и опресненных водохранилищных вод. Значимые отличия электропроводности воды (в среднем 229.2 мкСм/см) относительно данных, полученных во фронтальной зоне устьевой области с одной стороны, и в водохранилище (192.2 мкСм/см) — с другой, позволили определить эту зону как переходную приемника. Ее верхнюю границу определяли по 10%-му содержанию вод водохранилища. Нижней границей считали изобату, огибающую рельеф зоны обмеления прибрежной полосы водоема под влиянием выносов реки, и совпадающую с 90%-м содержанием вод водохранилища.

Исследование зоопланктона устьевой области притока в 2009 г. проходило в вегетационный период, который по метеорологическим условиям практически не отличался от среднесезонных значений, что позволило определить его как «фоновый». Вегетационный период 2010 г. по многим показателям, например, продолжительной летней жары, атмосферной и почвенной засухе, характеризовался как «аномально жаркий», а 2011 — как «жаркий».

Обобщение оригинальных данных и неопубликованных архивных материалов позволило установить, что зоопланктон водной системы участка нижнего течения р. Ильдь, ее устьевой области и Волжского плеса Рыбинского водохранилища сложен достаточно разнообразным составом и включает 238 видов (с учетом внутривидовых форм — 258), из которых коловраток — 144 (60.5%), ветвистоусых — 65 (27.3%) и веслоногих ракообразных — 29 (12.2%) видов.

Отмечены представители 24 семейств коловраток, из которых наибольшим богатством отличаются сем. Brachionidae — 31 вид и формы, сем. Trichocercidae — 21 вид и формы, сем. Synchaetidae — 17 видов, сем. Lecanidae — 15 видов и форм и сем. Notommatidae — 13 видов и форм. Ветвистоусые ракообразные представлены 11 семействами. Таксономическое богатство Cladocera формируют главным образом представители семейств Chydoridae (26 видов) и Daphniidae (18 видов); в меньшей степени — семейств Macrothricidae (5 видов), Bosminidae (4 вида) и Sididae (4 вида). Фауну веслоногих ракообразных составляют представители подсемейств Cyclopinae (17 видов) и Eucyclopinae (6 видов), семейств Temoridae (4 вида) и Diaptomidae (2 вида).

Оценка полноты выявленного видового богатства может быть охарактеризована степенью насыщения кумулятивной кривой изменения обнаруженного числа видов в зависимости от количества просмотренных проб. Полученная для изученной водной системы оценка полноты выявленного видового богатства зоопланктона аппроксимируется логарифмической функцией с асимптотическим насыщением при 210 видах (рис. 2).

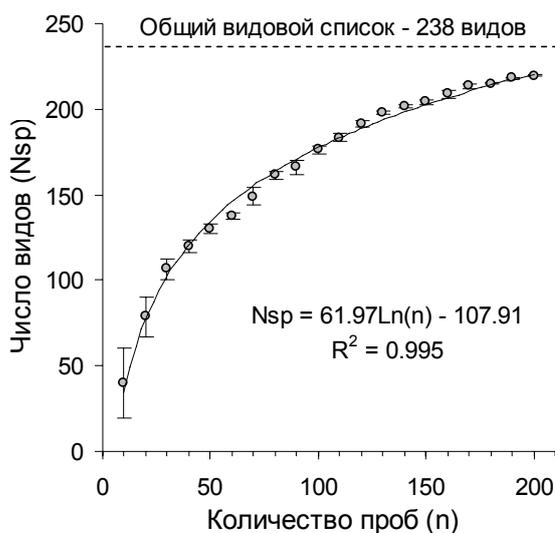


Рис. 2. Кривая зависимости числа обнаруженных видов зоопланктона в фаунистическом списке от объема наблюдений (по материалам интегральных проб за 2009–2011 гг.).

Учитывая, что общий список фауны зоопланктона водной системы притока и приемника включает 238 видов, а зона плато «кривой сборщика» устанавливается на 210 видах, можно говорить о том, что видовой состав зоопланктона выявлен достаточно полно, и значительного расширения фаунистического списка в ходе последующих исследований ожидать не следует.

За период изучения в 2009–2011 гг. зарегистрировано 220 таксонов в ранге вида, из которых коловраток — 135, ветвистоусых — 58 и веслоногих ракообразных — 27 видов.

Минимальные значения таксономического богатства и систематического разнообразия фауны зоопланктона наблюдали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (табл. 1).

Таблица 1. Показатели таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности фауны зоопланктона гидроэкологических зон водной системы притока и приемника

Показатель		I		IIa	IIб			IIв			III
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число видов		153		67	171			155			107
		117	123		149	112	103	114	131	111	
Число родов		69		41	72			65			52
		58	58		66	57	50	53	61	54	
Число семейств		32		24	32			30			27
		28	32		32	30	28	28	30	27	
Среднее число	видов в семействе	4.78		2.79	5.34			5.17			3.96
		4.18	3.84		4.66	3.73	3.68	4.07	4.37	4.11	
	родов в семействе	2.16		1.71	2.25			2.17			1.93
		2.07	1.81		2.06	1.90	1.79	1.89	2.03	2.00	
	видов в роде	2.22		1.63	2.38			2.38			2.06
		2.02	2.12		2.26	1.96	2.06	2.15	2.15	2.06	
AvTD Δ^+		77.67		80.90	80.77			81.40			81.12
		76.83	77.59		79.87	81.63	80.66	81.92	82.18	79.63	
VarTD (Λ^+)		557.19		525.94	505.51			505.34			520.11
		547.20	561.08		500.40	489.53	527.75	493.29	479.20	508.72	

Более высокими, по сравнению с водохранилищем, значениями параметров фауны зоопланктона характеризуется зона свободного течения притока, отличающаяся значительным разнообразием речных биотопов (наличие зарослей, различия в интенсивности водообмена, прогреваемости и др.) и видимым стоковым течением (0.3–0.7 м/с), обуславливающим обогащение фауны за счет дрефта планктона с территории водосбора.

Максимальное фаунистическое богатство и систематическое разнообразие формируется в устьевой области притока, и, главным образом, в ее фронтальной зоне, где происходит контакт разнотипных водных масс реки и водохранилища, и которая по совокупности признаков (проявление краевого эффекта) определена как экотон (Крылов и др., 2010).

Оценки таксономического разнообразия (AvTD) сообществ выделенных гидроэкологических зон близки к среднеожидаемым значениям (рис. 3).

Значения индекса VarTD, рассчитанные для исследованных сообществ, свидетельствуют о более высокой вариабельности иерархического дерева для таксоцена реки ($\Lambda^+ = 557.19$) и минимальной — для ее устьевой области ($\Lambda^+ = 505.43$). При этом сами индексы таксономического разнообразия связаны обратной зависимостью ($r = -0.82$, $p < 0.001$): чем выше таксономическое разнообразие сообщества, тем более выровненное таксономическое древо ему соответствует.

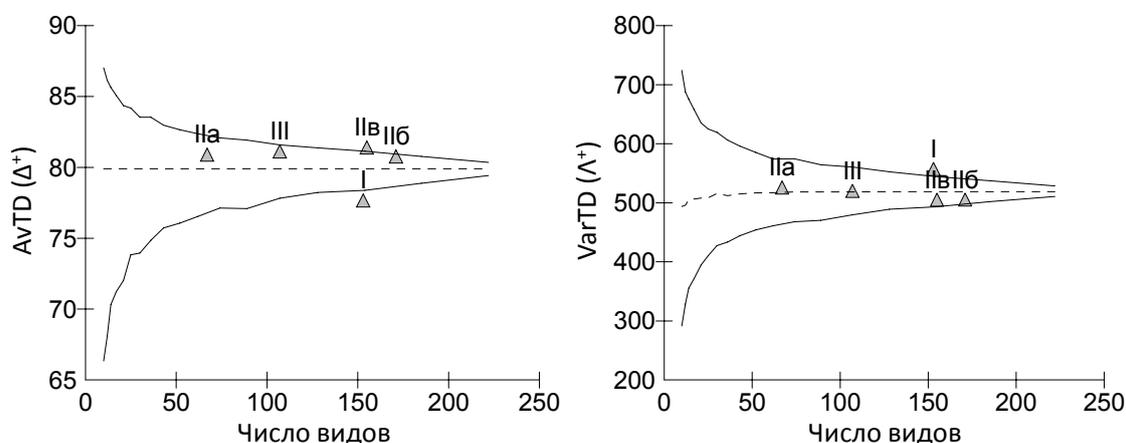


Рис. 3. Показатели таксономической сложности зоопланктона устьевой области притока, устьевой области и приемника и 95%-ные вероятностные воронки распределения индексов.

Наибольший уровень таксономического разнообразия регистрировали в устьевой области притока и, главным образом, переходной зоне приемника, где значения AvTD превышали статистически ожидаемые. Сравнительно низким разнообразием отличалось сообщество зоны свободного течения притока, зоопланктон которой характеризуется сильной неравномерностью таксономической структуры и преобладанием в иерархическом древе планктонного таксоцена моно- и олиговидовых ветвей. При этом величина таксономического разнообразия зоопланктона проточного участка реки лежит за пределами нижней кривой 95%-го доверительного интервала для исследованной водной системы притока и водоема-приемника.

Показатель $\Delta+$ значимо коррелирует с уровнем гидрогеоморфологической нестабильности участка, выражаемой числом Фруда ($r = 0.90, p < 0.05$), содержанием растворенного кислорода ($r = -0.78, p < 0.05$) и коэффициентом трофности Мяземса ($r = -0.49, p < 0.05$). Показатель $\Delta+$ значимо связан с температурой ($r = -0.63, p < 0.05$) и прозрачностью воды ($r = 0.90, p < 0.05$), коэффициентом трофности ($r = 0.48, p < 0.05$), концентрацией растворенного кислорода ($r = 0.85, p < 0.05$) и величиной БПК₅ ($r = -0.76, p < 0.05$).

В каждый из вегетационных периодов 2009–2011 гг. минимальное количество видов отмечалось в плесе водохранилища (от 49 до 77 видов) и проточном участке реки (62–88 видов). Наибольшее видовое богатство зоопланктона неизменно формируется в устьевой области реки: в 2009 и 2010 гг. во фронтальной (соответственно 90 и 125 видов), а в 2011 г. — переходной зоне приемника (100).

Зоопланктон водной системы притока в аномально жарких 2010 и 2011 гг. характеризовался своеобразным видовым составом, резко отличным от вегетационного периода 2009 г., соответствующего по метеорологическим условиям среднемноголетним значениям (рис. 4). При этом устьевая область притока устойчиво обособляется отдельным фаунистическим кластером.

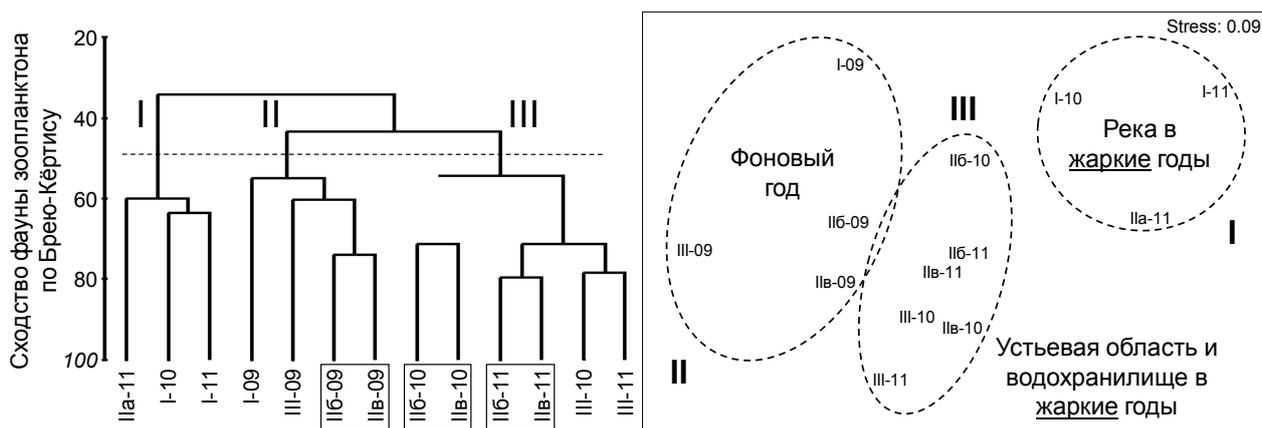


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава и nMDS-ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон водной системы малого притока и приемника.

По видовому составу локальные сообщества зоопланктона фонового 2009 г. разделяются в соответствии с принадлежностью к районированным гидроэкологическим зонам (рис. 5). Так, выделяется статистически значимый (значение бутстреп-поддержки — 100) кластер станций зоны свободного течения притока, фронтальной зоны (80) и смешанный кластер (80), объединяющий сообщества переходной зоны приемника и сходное с ними сообщество зоопланктона водохранилища.

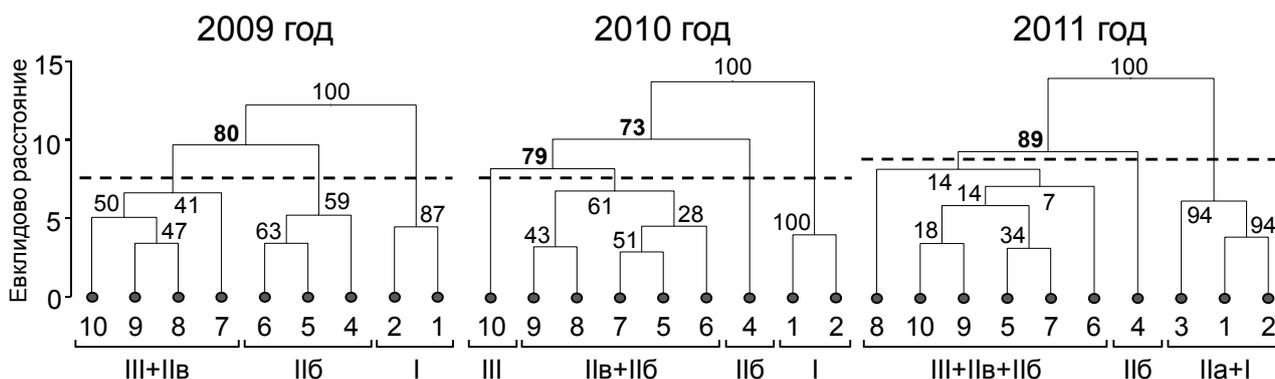


Рис. 5. Структура фаунистического сходства зоопланктона притока, его устьевой области и водохранилища в фоновом (2009) и жарких (2010, 2011) годах.

Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом происходят изменения кластерной структуры фаунистического сходства сообществ устьевой области притока. В частности, в аномально жарком 2010 г. отдельными кластерами (значение бутстреп-поддержки кластеров — 79) обособляется сообщество зоопланктона водохранилища и смешанный кластер сообществ переходной зоны приемника и фронтальной зоны. Прогрессирующая погодная аномалия жаркого 2011 г. ведет к стиранию фаунистических различий зоопланктона водохранилища, фронтальной и переходной зоны приемника (бутстреп-поддержка кластера — 89). Значимость выделенных фаунистических кластеров для фоновых и жарких периодов подтверждается также процедурой анализа группового сходства ANOSIM: $R_{2009} = 0.712, p = 0.001$; $R_{2010} = 0.982, p = 0.001$; $R_{2011} = 0.854, p = 0.002$.

Таким образом, в условиях продолжительной термической аномалии жарких лет нарушается фоновая структура сходства сообществ гидроэкологических зон, а их фаунистическое своеобразие стирается — происходит процесс биотической гомогенизации видового состава зоопланктона (рис. 6). Снижение водности реки и сокращение дрефта планктонных беспозвоночных с водосбора определяет развитие в зоне свободного течения притока процесса, обратного процессу гомогенизации фауны зоопланктона, а именно — ее дифференциации. Так, изменение среднего уровня фаунистического сходства (ΔJ) станций проточного участка реки в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом составило в среднем +1.0% в 2010 г. и 8.0% — в 2011 г.

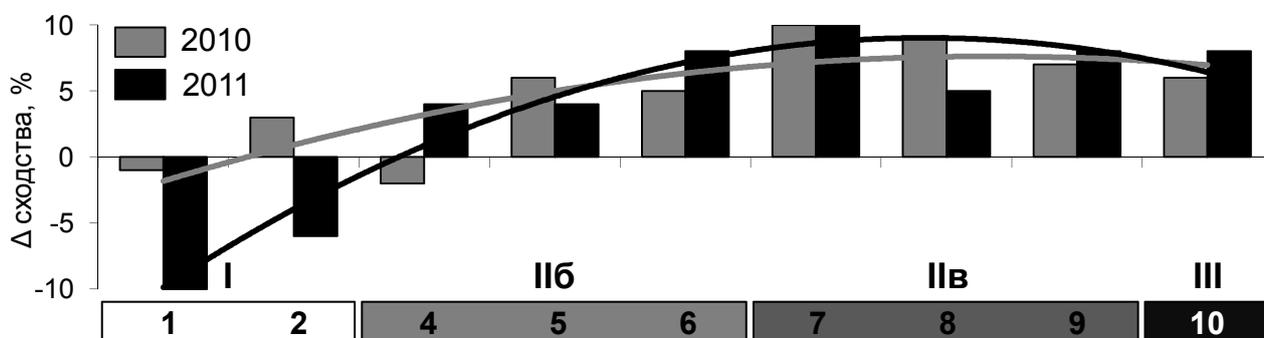


Рис. 6. Изменение средних значений сходства фауны (по Жаккару) зоопланктона реки в аномально жаркие годы по сравнению с фоновым периодом.

В устьевой области притока процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона наиболее выражен в переходной зоне приемника ($\Delta J_{2010} = +8.7\%$, $\Delta J_{2011} = +7.7\%$), сообщества которой взаимно обогащаются видами, равномерно расселяющихся из сопредельных зон — фронтальной и водохранилища.

В целом, для устьевой области процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона прогрессирует ($\Delta J_{2010} = +5.8\%$, $\Delta J_{2011} = +6.5\%$), а сходство между видовыми комплексами зоопланктона возрастает.

Минимальное число видов зоопланктона, обнаруженных в среднем за одну съемку, устойчиво регистрируется в проточном участке реки, максимальное — в ее устьевой области (табл. 2). При этом в 2009 г. наибольшее удельное видовое богатство отмечалось во фронтальной (25 видов), а в 2010–2011 гг. — переходной зоне приемника (в среднем 33–42).

Наибольшая численность планктонных животных в целом за вегетационный период и в каждую дату наблюдений устойчиво отмечается в устьевой области реки (табл. 2). Экстремумы численности (от 0.6 до 1.5 млн. экз./м³) формируются, как правило, во фронтальной зоне, но иногда (весной) регистрируются в переходной зоне притока. В среднем за вегетационный период во фронтальной зоне численность зоопланктона достоверно выше, чем в реке (в 70–825 раз) и в водохранилище (1.9–142 раза). При этом количество зоопланктона во фронтальной зоне значимо больше в 1.5–4 раза, чем в переходной зоне притока и приемника.

Наибольшая биомасса зоопланктона в течение вегетационного периода наблюдается, как правило, во фронтальной зоне, реже в переходной зоне приемника, единожды — в переходной зоне притока (табл. 3) с максимальными средними значениями 4.5–9.3 г/м³. Это превышает биомассу зоопланктона проточного участка реки в 155–1150 раз, а водохранилища — в 1.1–137 раз. В целом, биомасса сообщества фронтальной зоны выше, чем в переходной зоне притока (в 7.6–440 раз) и приемника (1.5–5 раз).

Весной и в первой половине лета, как по численности, так и по биомассе, лидирует зоопланктоценоз переходной зоны приемника, а во второй половине лета и осенью — фронтальной зоны. Ука-

занная картина сезонной динамики зоопланктона устьевой области может нарушаться под влиянием погодно-климатических аномалий. В частности, высокое обилие планктона в конце вегетационного периода аномально жаркого 2010 г. и значительный прогрев воды весной жаркого 2011 г. создают благоприятные стартовые условия для развития сообщества фронтальной зоны и его количественного преобладания практически на протяжении всего вегетационного периода в 2011 г.

Таблица 2. Основные показатели развития зоопланктона устьевой области и граничащих водных объектов в среднем за вегетационные периоды 2009–2011 гг.

Показатель развития	Год	Гидроэкологическая зона				
		I	IIa	IIб	IIв	III
Плотность, млн. экз./м ³	2009	<u>0.003±0.001</u> 0.002-0.005	—	<u>0.725±0.097</u> 0.518-0.931	<u>0.282±0.059</u> 0.156-0.409	<u>0.028±0.008</u> 0.009-0.048
	2010	<u>0.002±0.001</u> 0.001-0.002	—	<u>0.727±0.123</u> 0.474-0.980	<u>0.536±0.087</u> 0.359-0.713	<u>0.135±0.053</u> 0.018-0.252
	2011	<u>0.008±0.003</u> 0.001-0.015	<u>0.729±0.322</u> 0.000-1.623	<u>1.457±0.291</u> 0.829-2.085	<u>0.710±0.078</u> 0.542-0.878	<u>0.213±0.048</u> 0.080-0.346
Биомасса, г/м ³	2009	<u>0.010±0.003</u> 0.004-0.015	—	<u>2.767±0.434</u> 1.847-3.686	<u>1.150±0.189</u> 0.745-1.555	<u>0.231±0.116</u> 0.001-0.516
	2010	<u>0.004±0.001</u> 0.002-0.007	—	<u>2.609±0.449</u> 1.682-3.537	<u>2.267±0.301</u> 1.655-2.880	<u>0.876±0.375</u> 0.041-1.710
	2011	<u>0.022±0.006</u> 0.008-0.036	<u>2.347±1.342</u> 0.000-6.072	<u>4.620±1.115</u> 2.211-7.029	<u>3.027±0.584</u> 1.773-4.280	<u>0.892±0.283</u> 0.107-1.676
Удельное число видов, шт	2009	<u>18.2±1.8</u> 14.3-22.1	—	<u>26.1±1.7</u> 22.5-29.7	<u>22.8±1.3</u> 20.1-25.5	<u>19.6±2.1</u> 14.5-24.6
	2010	<u>13.5±1.6</u> 10.3-16.8	—	<u>34.2±2.4</u> 29.3-39.1	<u>33.5±1.2</u> 31.0-35.9	<u>26.4±2.3</u> 21.3-31.4
	2011	<u>15.9±0.8</u> 14.0-17.8	<u>25.6±3.7</u> 15.3-35.9	<u>38.9±2.0</u> 34.5-43.2	<u>43.3±1.8</u> 39.5-47.2	<u>33.6±4.2</u> 22.0-45.2
Суточная продукция, кал/(м ³ ×сут)	2009	<u>0.933±0.229</u> 0.438-1.428	—	<u>148.9±35.5</u> 73.5-224.2	<u>71.5±14.8</u> 39.7-103.3	<u>14.7±7.3</u> 0.001-32.5
	2010	<u>0.343±0.074</u> 0.190-0.496	—	<u>207.7±36.3</u> 132.8-282.6	<u>157.9±26.0</u> 104.9-210.9	<u>42.6±20.9</u> 0.001-89.1
	2011	<u>1.643±0.855</u> 0.001-3.577	<u>221.1±113.4</u> 0.0-536.1	<u>147.1±30.9</u> 80.4-213.7	<u>116.8±25.2</u> 62.8-170.8	<u>53.9±10.9</u> 23.6-84.3

Примечание. Над чертой — среднее ± стандартная ошибка среднего, под чертой — 95% доверительный интервал.

Таблица 3. Результаты сравнения межгодовой динамики основных показателей развития зоопланктона гидроэкологических зон в ходе дисперсионного анализа

Показатель	Источник изменчивости	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F-критерий	Оценка значимости P
Главные эффекты						
N	Зона	36.45	3	12.15	49.05	<0.0001
	Год	2.05	2	1.02	4.14	0.0180
B	Зона	464.64	3	154.88	40.37	<0.0001
	Год	22.75	2	11.37	2.96	0.0548
S	Зона	30745.43	3	10248.48	13.95	<0.0001
	Год	8137.71	2	4068.85	5.54	0.0048
P	Зона	1023985.96	3	341328.65	28.96	<0.0001
	Год	180281.94	2	90140.97	7.65	0.0007
Двухфакторные взаимодействия						
N	Зона × год	5.89	6	0.98	3.96	0.0011
B		66.02	6	11.00	2.87	0.0115
S		4698.62	6	783.10	1.07	0.3860
P		24578.11	6	4096.35	0.35	0.9103

Примечание. Здесь и далее жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты ($P \leq 0.05$).

В целом, уровень количественного развития зоопланктона устьевой области притока в жарком 2011 году в 1.5–2 раза превышает фоновый 2009 и аномально жаркий 2010 гг.

Применение перекрестно-иерархической схемы дисперсионного анализа позволило установить, что ключевым фактором, определяющим различия основных экологических показателей развития зоопланктона исследованной водной системы, выступает гидроэкологическая специфика районированных зон (табл. 3). Статистические эффекты влияния типа гидроэкологической зоны как экологического фактора развития сообществ сильны и высоко значимы. Меньшее, но статистически значимое влияние на экологическую динамику зоопланктона оказывает межгодовая погодноклиматическая изменчивость. При этом сила влияния фактора, описывающего гидроэкологическую специфику районированных зон, существенно выше, и превышает силу влияния межгодовой погодноклиматической изменчивости для численности в 11.8, биомассы — в 13.6, удельного числа видов — в 2.5 и суточной продукции — в 3.8 раза.

Значительная сезонная и межгодовая вариабельность динамики показателей развития зоопланктона затрудняет оценку количественных различий сообществ устьевой области, как между собой, так и относительно проточного участка реки и водохранилища. Для статистической оценки значимости различий показателей обилия зоопланктона устьевой области в рамках исследования дисперсионного комплекса применен апостериорный (post-hoc) тест множественного сравнения средних на основе критерия Снедекора-Фишера. Полученные оценки межгрупповых различий приведены в табл. 4, из которой видно, что зоопланктон устьевой области притока как по численности, так и по биомассе статистически значимо отличается от граничных систем реки и водохранилища. Значимые отличия проявляются также внутри устьевой области — между сообществами фронтальной и переходной зоны приемника. Однако в условиях сильного прогрева воды в аномально жарком 2010 г. эти различия выравниваются и оказываются статистически не значимыми.

Таблица 4. Апостериорные сравнения средних значений численности (над диагональю) и биомассы (под диагональю) в ходе дисперсионного анализа с использованием LSD-теста Фишера

Год / зона	2009				2010				2011				
	I	Пб	Пв	III	I	Пб	Пв	III	I	Пб	Пв	III	
2009	I	-	≤0.001	н/д	н/д	н/д	≤0.001	≤0.001	н/д	н/д	≤0.001	≤0.001	н/д
	Пб	≤0.001	-	<0.05	<0.01	≤0.001	н/д	н/д	<0.01	≤0.001	≤0.001	н/д	<0.05
	Пв	н/д	<0.05	-	н/д	н/д	<0.01	н/д	н/д	н/д	≤0.001	<0.05	н/д
	III	н/д	<0.01	н/д	-	н/д	<0.01	<0.05	н/д	н/д	≤0.001	<0.01	н/д
2010	I	н/д	≤0.001	н/д	н/д	-	≤0.001	≤0.001	н/д	н/д	≤0.001	≤0.001	н/д
	Пб	≤0.001	н/д	<0.05	<0.01	≤0.001	-	н/д	≤0.001	≤0.001	≤0.001	н/д	<0.05
	Пв	≤0.001	н/д	н/д	<0.05	≤0.001	н/д	-	<0.05	<0.01	≤0.001	н/д	н/д
	III	н/д	<0.05	н/д	н/д	н/д	<0.05	<0.05	-	н/д	≤0.001	<0.01	н/д
2011	I	н/д	≤0.001	н/д	н/д	н/д	≤0.001	<0.01	н/д	-	≤0.001	≤0.001	н/д
	Пб	≤0.001	<0.01	≤0.001	≤0.001	≤0.001	<0.01	≤0.001	≤0.001	≤0.001	-	≤0.001	≤0.001
	Пв	≤0.001	н/д	<0.01	<0.01	≤0.001	н/д	н/д	<0.01	≤0.001	<0.05	-	н/д
	III	н/д	≤0.001	<0.05	-								

Примечание. Приведены значения P для оценки статистической значимости межгрупповых различий — жирным выделены статистически значимые эффекты ($P < 0.05$), н/д — межгрупповые различия статистически не значимы ($P > 0.05$).

Анализ видовой структуры сообществ показывает, что зоопланктоценозы гидроэкологических зон устьевой области значимо различаются как между собой, так и в сравнении с граничными системами реки и водохранилища (рис. 7).

Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы стираются биоценотические различия зоопланктона устьевой области, в частности между фронтальной и переходной зоной приемника. При этом зоопланктон жаркого 2011 г. характеризуется своеобразной биоценотической структурой, значимо отличной от предшествующих лет.

На основе показателя индикаторной значимости *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценологическую роль вида, нами выполнена статистическая оценка экологической приуроченности видов планктонных беспозвоночных к районированным зонам.

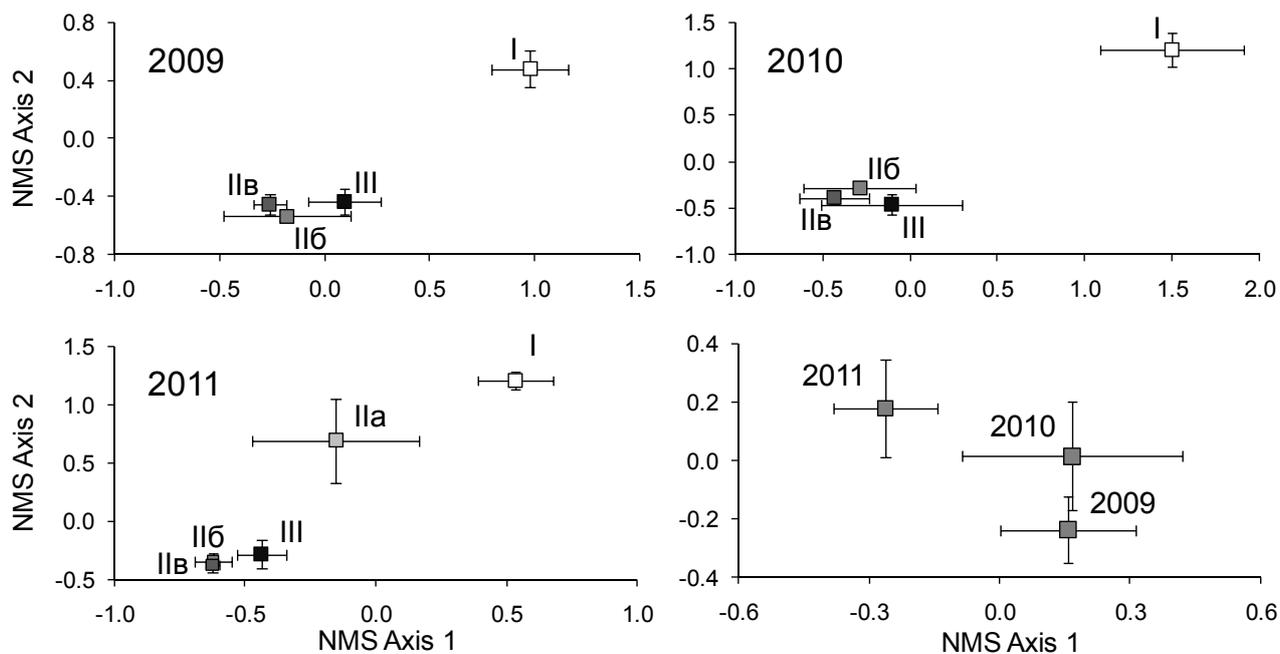


Рис. 7. Декомпозиция результатов неметрического шкалирования сообществ зоопланктона гидроэкологических зон по видовой структуре.

Например, к видам характерным для зоны свободного течения притока относятся *Acroperus harpae* (Baird) ($IndVal = 76.0, p < 0.05$) и *Lindia torulosa* Dujardin (40). К переходной зоне притока приурочены коловратки *Lecane luna* (O.F. Müller) ($IndVal = 74.7$), *Testudinella patina* (Hermann) (64.2), *Bdelloida* (62.2). Среди видов тяготеющих к фронтальной зоне выделяются коловратки *Polyarthra euryptera* (Wierzejski) ($IndVal = 68.5$), *Brachionus diversicornis* (Daday) (61.9), ракообразные *Leptodora kindtii* (Focke) (55.8), *Acanthocyclops americanus* (Marsh) (50.4) и *Diaphanosoma orghidani* Negrea (46.8). К видам зоопланктона, свойственным переходной зоне приемника, относятся *Daphnia galeata* Sars ($IndVal = 55.4$), *Bosmina coregoni* Baird (47.1), *Trichocerca (D.) tenuior* (Gosse) (45.4), *D. cucullata* Sars (43.9), *T. cylindrica* (Imhof) (43.9), *Conochilus unicornis* Rousset (42.4). Виды *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) ($IndVal = 52.8$) и *Synchaeta tremula* (O.F. Müller) (45) приурочены к водохранилищу.

Для зоопланктона устьевой области притока в фоновый по погодно-климатическим условиям период свойственны такие виды как *Synchaeta pectinata* Ehrenberg ($IndVal = 52.0, p < 0.05$), *Conochilus unicornis* Rousset (50.9), *Bosmina longispina* Leydig (48.2), *Polyarthra vulgaris* Carlin (47.1), *Alona affinis* (Leydig) (40.9), *Euchlanis lucksiana* Hauer (35.1), Nauplii Calanoida (34.4), *A. rectangularis* Sars (33.7), *Filinia major* (Colditz) (23.1). К видам характерным для жарких лет относятся преимущественно теплолюбивые формы — индикаторы мезо-эвтрофных вод, а именно *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) ($IndVal = 68.8, p < 0.05$), *Bdelloida* (65.8), *P. luminosa* Kutikova (61.1), *P. longiremis* Carlin (58.3), *Brachionus diversicornis* (Daday) (58.3), *Thermocyclops crassus* (Fischer) (57.8), *Ceriodaphnia pulchella* Sars (56.0), *Br. angularis* Gosse (49.1), *Trichocerca cylindrica* (Imhof) (48.8), *Colotheca* sp. (41.7), *Trichotria pocillum* (O.F. Müller) (37.6), *Lecane bulla* (Gosse) (27.8), *Platylabus quadricornis* (Ehrenberg) (27.8) и *Anuraeopsis fissa* Gosse (27.8).

В устьевой области экстремально высокий прогрев воды во второй половине лета аномально жаркого 2010 года оказывает наиболее сильное влияние на зоопланктон переходной зоны приемника, где отмечается увеличение его видового разнообразия и выравненности, наблюдается повышение обилия коловраток, происходит увеличение встречаемости и обилия мезо-эвтрофных видов, а плотность и биомасса сообществ возрастает в 2–3 раза, продукция зоопланктона — в 4–5 раз (табл. 5).

Аналогичные структурные изменения наблюдаются во фронтальной зоне, однако интегральные количественные характеристики сообщества — плотность, биомасса и продукция — по сравнению с фоновым годом практически не изменяются. Это может свидетельствовать о сильной «забуферности» фронтальной зоны, в результате чего здесь, по сравнению с водохранилищем и переходной зоной приемника, наблюдается ослабленная реакция зоопланктона на термическое эвтрофирование.

Выделение основных экологических факторов среды, определяющих развитие зоопланктона устьевой области притока, выполняли средствами экологического моделирования сообществ в рамках техник прямого градиентного анализа с помощью канонического анализа соответствий (ССА).

Полученная статистическая модель описывает около 16% изменчивости видовой структуры зоопланктона, а обусловленная влиянием факторов среды изменчивость сообществ составляет более 70% (табл. 6).

Таблица 5. Кратность изменений (раз) численности, биомассы и продукции зоопланктона притока, его устьевой области и водохранилища в аномально жарком 2010 г. по сравнению фоновым 2009 г.

Показатели	Весна				Лето-I*				Лето-II*				Осень			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>N</i>	-8.0	+1.2	-12	-34	+2.2	+1.5	-1.2	+2.3	-1.4	+1.1	+3.5	+10	-2.4	-1.8	+3.2	+8.4
<i>B</i>	-14	+1.6	-12	-35	+2.0	-1.3	+1.6	-1.0	-1.3	-1.1	+2.5	+9.3	-6.2	-1.9	+2.3	+7.9
<i>P</i>	-9.0	+1.5	-17	-63	+1.2	-1.1	+1.4	-5.1	-1.2	+1.0	+4.6	+8.4	-4.0	+1.2	+5.6	+9.5

Примечание. * — первая половина лета; ** — вторая половина лета.

Таблица 6. Результаты канонического анализа соответствий для зоопланктона устьевой области притока водохранилища

Показатели	Ось ССА				Общая инерция
	1	2	3	4	
Собственное число	0.220	0.148	0.132	0.099	3.799
Корреляция структуры сообществ с факторами среды	0.905	0.876	0.804	0.919	
Накопленная изменчивость, %					
- видовой структуры сообществ	5.8	9.7	13.2	15.8	
- видовой структуры, объясненной факторами среды	25.9	43.4	59	70.7	
Сумма собственных значений					3.799
Сумма канонических собственных значений					0.847

Первые две канонические оси не несут значительной нагрузки ($\lambda_{1,2} = 0.368$ при общей инерции 3.799), описывают около 10% видовой структуры зоопланктона и 43% его изменчивости, связанной с влиянием факторов среды.

Тестирование первой канонической оси методом Монте-Карло показывает, что главная каноническая ось не отличается статистически значимым экологическим градиентом: оценка уровня значимости p для упрощенной факторной модели составляет 0.053, а для полной модели — 0.122. Напротив, статистическое тестирование всех канонических осей обнаруживает значимый экологический градиент (для упрощенной факторной модели $p = 0.014$, для полной модели — $p = 0.036$). Это свидетельствует об отсутствии выраженного монолимитирования сообществ зоопланктона устьевой области и многофакторном воздействии, обуславливающим его видовую структуру и экологическую динамику.

Полученная статистическая модель ССА удовлетворительно воспроизводит сопряженность структуры сообществ зоопланктона с параметрами среды его обитания. Интеркорреляция канонических осей, рассчитанных по видовой структуре и переменным среды, сильны и достигают значений $r = 0.80 \div 0.92$. Первая каноническая ось связана главным образом с числом Фруда ($r = 0.657$) — показателем, отражающим гидроэкологическую специфику районированных зон и их гидрогеоморфологическую нестабильность (табл. 7).

Таблица 7. Коэффициенты корреляции Пирсона главных канонических осей с экологическими параметрами среды

Параметр среды	Видовая структура			Факторы среды		
	SpecAx1	SpecAx2	SpecAx3	EnvAx1	EnvAx2	EnvAx3
Число Фруда	0.657	0.153	0.208	0.727	0.175	0.259
Глубина	0.229	0.282	-0.372	0.253	0.322	-0.462
Прозрачность воды	0.611	0.270	0.054	0.676	0.309	0.067
Температура воды	-0.482	0.292	0.410	-0.533	0.333	0.510
Электропроводность	0.421	-0.104	0.065	0.465	-0.119	0.081
Растворенный кислород	0.113	-0.185	-0.045	0.125	-0.211	-0.056
БПК ₅	-0.404	0.165	0.235	-0.447	0.188	0.292
Сапробность	0.349	0.365	-0.166	0.386	0.417	-0.206
Индекс трофности	0.355	0.364	-0.184	0.393	0.416	-0.229

Вторая ось ординации описывает изменение сообществ и условий среды в градиенте сапробности ($r = 0.365$) и трофии ($r = 0.364$), характеризующем биопродуктивность водной системы, а третья ось в значительной степени связана градиентом температуры воды ($r = 0.510$).

В пределах устьевой области наибольшей изменчивостью структуры сообществ отличается переходная зона притока, которая весной и первой половине лета близка по обилию, составу и видовой структуре зоопланктона к устьевой области, а во второй половине лета и осенью – к проточному участку реки (рис. 8). Существенно меньшей вариабельностью, по сравнению с переходной зоной притока, отличается зоопланктон фронтальной и, особенно, переходной зоны приемника. Выделение областей ординационного пространства на основе 95%-го доверительного интервала для районированных зон позволяет в первом приближении выделить основные экологические факторы, определяющие развитие сообществ.

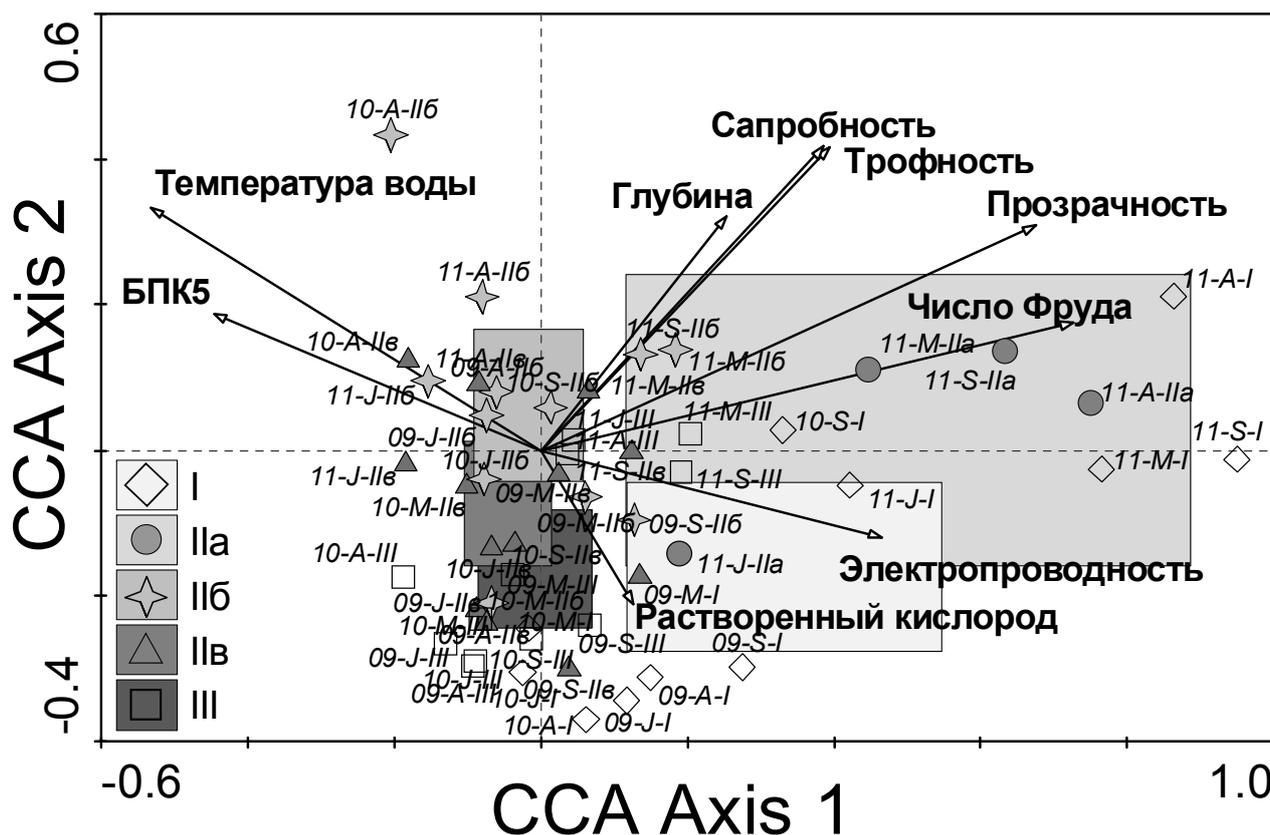


Рис. 8. Ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон в пространстве основных факторов среды. Прямоугольниками выделены области 95%-го доверительного интервала для каждой гидроэкологической зоны изученной водной системы.

Так, зоопланктон проточного участка реки формируется в условиях повышенной электропроводности воды и высокого содержания растворенного кислорода. Экологическая структура и динамика зоопланктона переходной зоны притока преимущественно связана с параметром гидрогеоморфологической нестабильности Фруда, прозрачностью воды и биопродуктивностью; фронтальной зоны — с повышенной прогреваемостью воды и высоким содержанием лабильного органического вещества; переходной зоны приемника — содержанием растворенного кислорода и величиной БПК₅. Основными факторами, описывающими видовую структуру зоопланктона водохранилища, выступают содержание растворенного кислорода и глубина.

Прямой градиентный анализ, выполненный методом ССА, позволяет охарактеризовать также экологические оптимумы конкретных видов животных к учтенным факторам среды. Примером такой ординации, выполненной для планктонных беспозвоночных устьевой области притока, может служить биplot, приведенный на рис. 9. На ординационном пространстве биplotа отмечены проекции видов, представляющих собой центры тяжести распределения их обилия. Так, с высокой гидрогеоморфологической нестабильностью речного тела и прозрачностью воды, свойственными переходной зоне притока, связаны коловратки *Euchlanis meneta* Myers, *Lecane pyriformis* (Daday), *Proales decipiens* (Ehrenberg), *Trichotria pocillum* (O.F. Müller), *Volga spinifera* (Western), ветвистоусые — *Picripleuroxus laevis* (Sars), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer) и веслоногие ракообразные — *Macrocyclus albidus*

(Jurine), *Megacyclops viridis* (Jurine). К фронтальной зоне, характеризующейся высокой прогреваемостью и повышенным содержанием лабильного органического вещества, тяготеют коловратки *Ascomorpha ecaudis* Perty, *Platyias quadricornis* (Ehrenberg), *Polyarthra eurypetra* (Wierzejski), *Pompholyx sulcata* (Hudson), *Trichocerca pusilla* (Lauterborn) и ракообразные *Diaphanosoma orghidani* Negrea, *Moina macrocopa* (Straus), *Ceriodaphnia rotunda* Sars, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Thermocyclops crassus* (Fischer). В условиях высокого содержания лабильного органического вещества при достаточном насыщении воды кислородом, что наблюдается в переходной зоне приемника, обитают, например, такие виды как *Synchaeta tremula* (O.F. Müller), *Bosmina coregoni* Baird, *Leptodora kindtii* (Focke), *Mesocyclops leucarti* (Claus).

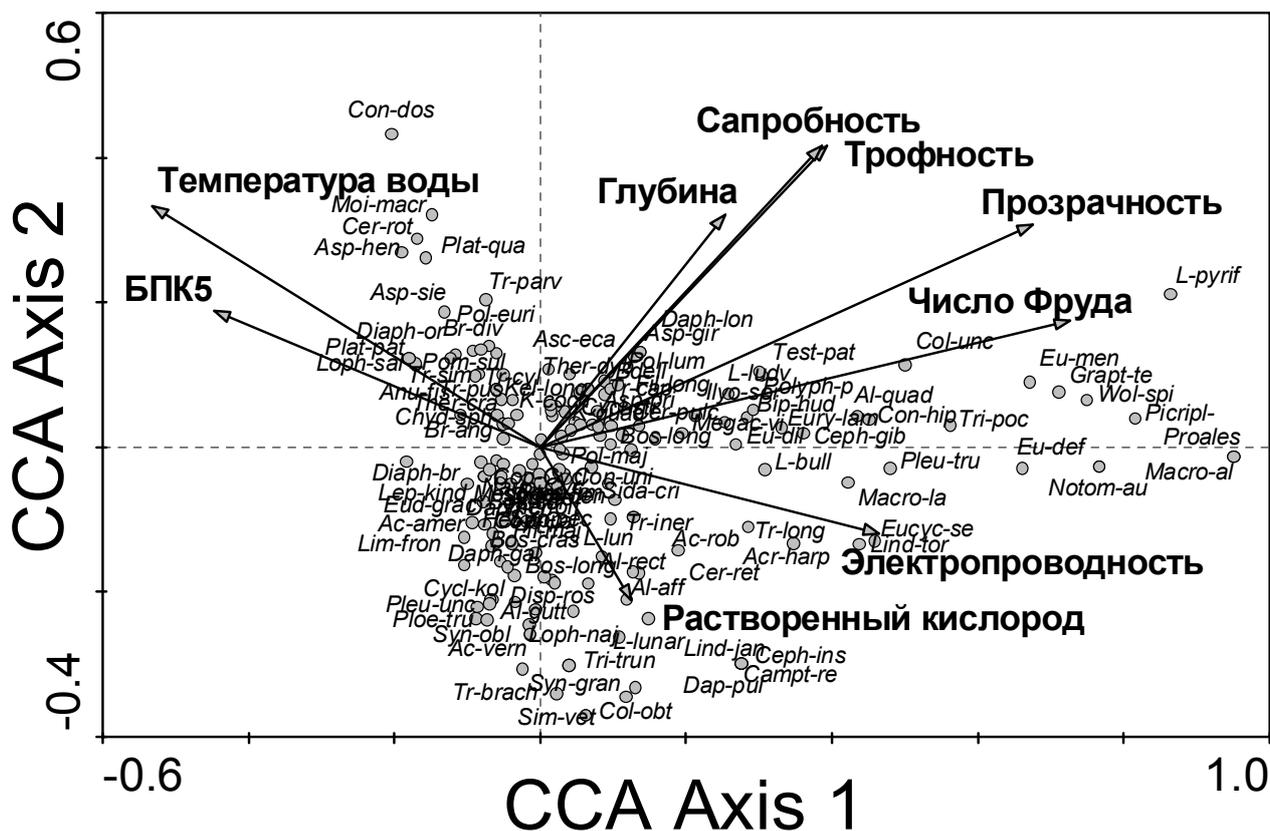


Рис. 9. Экологическая ординация видов животных зоопланктона реки, ее устьевой области и водохранилища в пространстве основных факторов среды.

Статистический анализ влияния экологических факторов среды показал (табл. 8), что видовая структура сообществ зоопланктона устьевой области притока определяется главным образом уровнем гидрогеоморфологической нестабильности районированных зон, выражаемой числом Фруда ($\lambda_A = 0.16, p = 0.002, F = 2.24$) и температурой воды ($\lambda_A = 0.15, p = 0.001, F = 2.01$); в меньшей степени связана с электропроводностью воды ($\lambda_A = 0.11, p = 0.020, F = 1.61$) и уровнем сапробности ($\lambda_A = 0.11, p = 0.049, F = 1.57$).

Таблица 8. Результаты пошагового регрессионного анализа объясняющих переменных среды методом Монте-Карло

Параметр среды	λ_A	$R^2, \%$	F	P
Число Фруда	0.16	18.82	2.24	0.002
Температура воды	0.15	17.65	2.01	0.001
Электропроводность	0.11	12.94	1.61	0.020
Сапробность	0.11	12.94	1.57	0.049
БПК ₅	0.11	12.94	1.64	0.060
Растворенный кислород	0.06	7.06	0.91	0.571
Прозрачность воды	0.07	8.24	0.91	0.530
Глубина	0.04	4.71	0.6	0.899
Индекс трофности	0.04	4.70	0.56	0.877

В общей сложности на переменные среды, влияние которых статистически значимо ($p < 0.05$), приходится более 60% учтенной моделью изменчивости структуры сообщества.

Хаотичность (по существу — вариабельность) динамики зоопланктона — это его внутреннее и естественное свойство (Beninca et al., 2006), используя которое можно охарактеризовать реализованный адаптационный потенциал сообщества (Eskov et al., 2012) через анализ многообразия его откликов в фоновых или нарушенных условиях (Болотов, 2014 а). Вариабельность жизненных параметров зоопланктона устьевой области притока может быть описана хаотическим квазиаттрактором — областью многомерного фазового пространства, в границах которой по каждой из 23 координат, соответствующих конкретным исследованным синэкологическим параметрам, задается облако состояний сообщества.

Для выявления экологических особенностей сообществ зоопланктона устьевой области притока на основе теории хаоса-самоорганизации выполнена идентификация параметров хаотических квазиаттракторов.

Предварительно для сообществ зоопланктона методом Нички (Nychka et al., 1992) выполнили оценку экспоненты Ляпунова как параметра, указывающего на присутствие в биосистеме динамического хаоса. Полученные оценки показателя Ляпунова робастно положительны (табл. 9), что может свидетельствовать о хаотической организации зоопланктона водной системы притока и водоема-приемника. При этом наиболее выраженной хаотической динамикой ($\lambda = 0.042 \text{ сут}^{-1}$) характеризуется зоопланктон устьевой области, а именно — переходной зоны приемника; в меньшей степени ($\lambda = 0.037 \text{ сут}^{-1}$) — водохранилища.

Таблица 9. Основные параметры хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона реки, ее устьевой области и водохранилища

Параметр	Река		Устьевая область				Вдхр-ще III	
	I		IIa	IIб		IIв		
	1	2	3	4	5	7		8
$\lambda, \text{сут}^{-1}$	0.029		0.023	0.031		0.042		0.037
	0.030	0.028		0.032	0.030	0.054	0.030	
rX, у.е.	15 522		267 857	1 400 658		335 507		105 185
	10 426	14 967		1 414 506	867 412	209 126	262 997	
vX, у.е.	1.3×10^{39}		1.4×10^{56}	5.2×10^{61}		2.0×10^{58}		1.1×10^{49}
	1.6×10^{28}	8.1×10^{29}		1.0×10^{61}	5.8×10^{58}	1.9×10^{57}	2.1×10^{56}	

Примечание. λ — экспонента Ляпунова; rX — асимметрия между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора; vX — суммарный объем хаотического квазиаттрактора.

Основные параметры квазиаттракторов, а именно величина асимметрии между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора (rX) и его объем (vX) удовлетворительно согласуются с данными о качественном и количественном развитии локальных сообществ зоопланктона и хорошо отражают различия, обусловленные принадлежностью к районированным гидроэкологическим зонам. Так, максимальные значения величины асимметрии центров квазиаттракторов и его объем, как правило, регистрируются во фронтальной зоне устьевой области ($rX = 14.0 \times 10^5$, $vX = 5.2 \times 10^{61}$), которую по совокупности признаков (повышенному видовому богатству и развитию краевого эффекта) мы определяем как зону напряжения — экотон. Минимальные значения параметров хаотических аттракторов наблюдали в зоне свободного течения притока ($rX = 0.2 \times 10^5$, $vX = 1.3 \times 10^{39}$) и водохранилище ($rX = 1.1 \times 10^5$, $vX = 1.1 \times 10^{49}$).

По сравнению с периодом климатической нормы 2009 г. в годы аномальной жары — 2010–2011 гг., когда наблюдали продолжительный (> 1.5 месяца) аномальный прогрев всей водной толщи до 29–33°C, глубокий дефицит растворенного кислорода (< 4 мг/л), гиперцветение синезеленых водорослей и катастрофическое ухудшение качества воды (Лазарева и др., 2012; Болотов и др., 2014 б), зоопланктон водной системы характеризовался сильнейшими структурными перестройками, необычно высоким уровнем количественного развития и пребывал на грани «функционального срыва». В этих условиях происходит увеличение значений параметров квазиаттракторов, расширение их границ (табл. 10). Это свидетельствует о неудовлетворительной адаптации сообществ зоопланктона к термическому эвтрофированию и сигнализирует об их переходе в область патологии.

Интересно, что интегративный параметр хаотического квазиаттрактора зоопланктоценоза фронтальной зоны, а именно его суммарный объем, в аномально жарком 2010 г. по сравнению фоновым 2009 годом практически не изменяется ($vX = 7.7 \times 10^{54}$ у.е.). Это также может свидетельствовать об активизации буферной системы экотона фронтальной зоны в ответ на аномальный прогрев воды.

Таблица 10. Параметры хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы малого притока в вегетационные периоды климатической нормы (2009 г.) и аномальной жары (2010–11 гг.)

Год	rX, y.e.					vX, y.e.				
	I	IIa	IIб	IIв	III	I	IIa	IIб	IIв	III
2009	420 330					2.8×10^{56}				
	508	-	102 960	208 569	9 094	4.1×10^{25}	-	7.7×10^{54}	9.4×10^{50}	8.2×10^{36}
2010	590 586					1.0×10^{58}				
	959	-	260 320	147 826	39 812	4.8×10^{21}	-	7.7×10^{54}	6.6×10^{51}	1.8×10^{43}
2011	1 758 065					1.1×10^{62}				
	10 313	267 857	593 589	121 033	21 941	3.3×10^{26}	1.4×10^{56}	5.3×10^{58}	3.9×10^{53}	1.6×10^{44}

Анализ фазовых портретов сезонной динамики зоопланктона свидетельствует о более выраженной хаотической динамике экотонного сообщества фронтальной зоны, отличающегося максимальной площадью квазиаттрактора (рис. 10). Меньший уровень хаотичности наблюдается в сообществе переходной зоны приемника и водохранилища, а минимальный — в зоопланктоценозе проточного участка реки, жестко стабилизированном высокой скоростью течения.

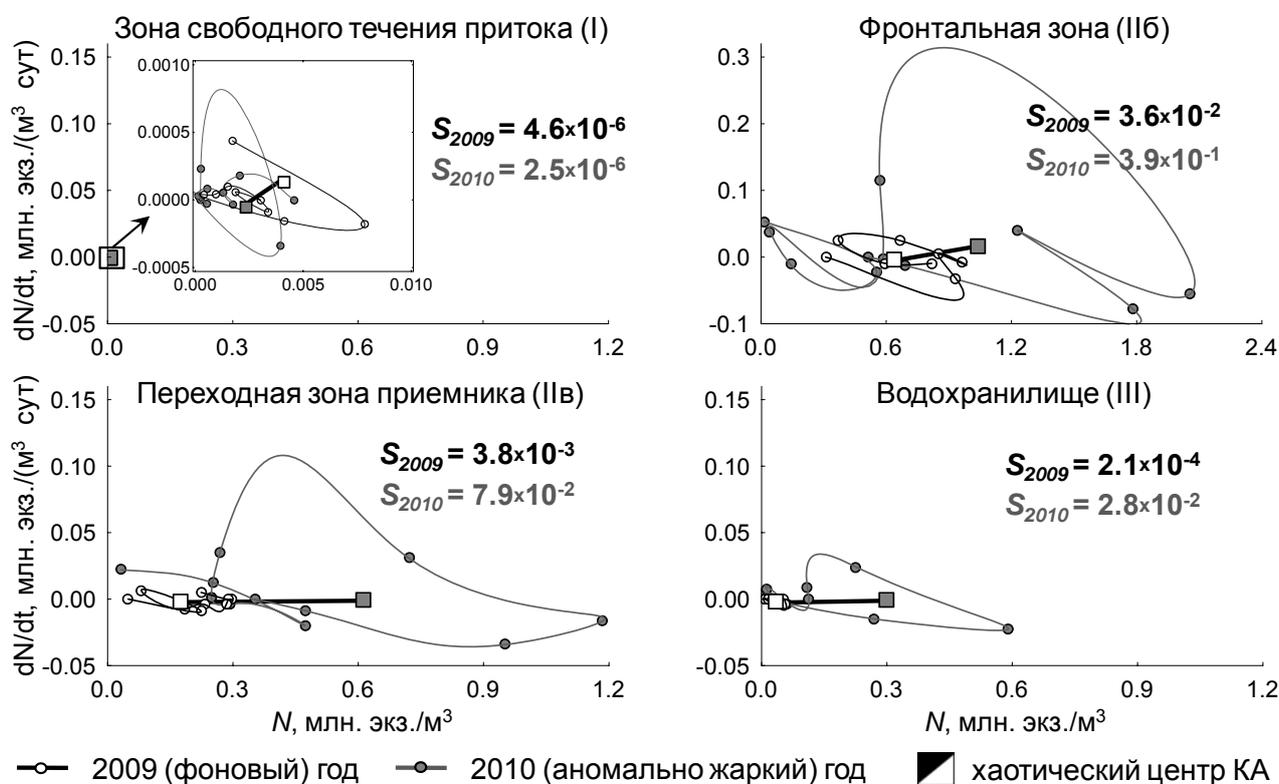


Рис. 10. Фазовые портреты сезонной динамики обилия зоопланктона гидроэкологических зон в фоновом и аномально жарком годах.

Относительно фоновой области в аномально жаркий год повышается вариабельность поведения вектора состояния сообществ, увеличивается площадь их хаотических аттракторов. Наиболее значительные экологические модификации сообществ зоопланктона, выражаемые отклонением хаотических центров аттракторов для фоновой и жаркой области, регистрируются в устьевой области притока (0.402 и 0.436 у.е. для фронтальной и переходной зоны приемника соответственно).

Идентификация межаттракторных расстояний свидетельствует о своеобразии устьевой области, которая обособляется отдельным кластером. При этом различия между хаотическими центрами квазиаттракторов выражены значительно сильнее, чем между геометрическими центрами.

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития сообществ, свидетельствует о существенных отличиях в показателях количественного развития зоопланктона устьевой области притока по сравнению с граничными водными системами. Однако оценка межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует более выраженную экологическую специфичность зоопланктона устьевой области, и особенно ее фронтальной зоны, обособляющейся отдельным класте-

ром и отличающейся более выраженной хаотической динамикой. Это также может свидетельствовать о хаотической организации зоопланктона фронтальной зоны.

По сравнению с фоновым периодом в жаркие годы увеличиваются межаттракторные расстояния, происходит экологическая дифференциация сообществ. При этом наиболее сильно от референсных состояний удаляются аттракторы сообществ фронтальной зоны. Таким образом, несмотря на ослабленную реакцию зоопланктона на аномальный прогрев воды в жаркие годы, исследование его хаотической динамики позволяет выявить нарушения в системе гомостаза сообществ гидробионтов фронтальной зоны в изменяющихся условиях среды.

Параметры аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон ($rX - F_{[3;9]} = 119.1, p < 0.001$; $vX - F_{[3;9]} = 402.1, p < 0.001$) и межгодовой погоднo-климатической изменчивостью ($rX - F_{[2;9]} = 10.4, p < 0.01$; $vX - F_{[2;9]} = 8.7, p < 0.01$), обнаруживают тесную ($r > 0.7$) статистическую связь с элементами экологической структуры зоопланктона и приоритетными факторами среды, а именно таксономическим разнообразием и вариабельностью таксономической структуры, биоценотической структурой, числом Фруда, температурой воды, содержанием растворенного кислорода и величиной БПК₅.

На основании изложенного можно заключить, что зоопланктон водной системы притока, его устьевой области и водохранилища сложен весьма богатым фаунистическим комплексом. Наибольшее видовое богатство, таксономическая сложность и специфическая биоценотическая структура характерны для устьевой области притока и, особенно, ее фронтальной зоны. По сравнению с сообществами граничащих водных объектов — рекой и водохранилищем — устьевые области притоков характеризуются наиболее высокими величинами удельного числа видов, численности, биомассы и продукции зоопланктона. Погодные термические аномалии приводят к нарушению фоновой структуры сходства видового состава зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижению их фаунистического своеобразия и биоценотической специфики.

Благодаря буферным свойствам экотона во фронтальной зоне устьевой области наблюдается ослабленная, по сравнению переходной зоной приемника и водохранилищем, реакция зоопланктона на аномально высокие температуры воды.

Хаотические аттракторы показательны при описании структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона малого притока равнинного водохранилища. Параметры квазиаттракторов достигают максимальных значений в устьевой области притока, и особенно ее фронтальной зоне, зоопланктон которой отличается ярко выраженным хаотическим режимом функционирования, и которую мы определяем как экотон. Параметры хаотических аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон и межгодовой погоднo-климатической изменчивостью, и в условиях погоднo-климатических аномалий жарких лет сигнализируют о серьезных функциональных нарушениях комплексного характера, свидетельствуют о значительных отклонениях от состояния равновесия, нарастании хаотичности зоопланктоценозов и переходе сообществ в область патологии.

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам ИБВВ РАН — А.И. Цветкову, М.И. Малину, Н.Н. Жгаревой, Е.М. Коргиной, О.Д. Жаворонковой и, особенно, А.В. Крылову за всестороннюю помощь в проведении исследований, ценное обсуждение работы, сотрудникам ИЭВБ РАН (г. Тольятти) — О.В. Мухортовой и Н.Г. Тарасовой за полезные советы и замечания.

Исследования проведены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

Список литературы

- Болотов С.Э. Модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона «FW-Zooplankton» // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2009617238 от 18.08.2012 г. Оpubл. 2012 г., Эл. бюл. РОСПАТЕНТа № 4(81). С. 357–358.
- Болотов С.Э. Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) №2014613776 от 07.04.2014 г. Оpubл. 2014 а. Эл. бюл. РОСПАТЕНТа № 5. 1 с.
- Болотов С.Э. Изменения структуры и параметров хаотических аттракторов сообществ зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в условиях погоднo-климатических аномалий // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Матер. Междунар. науч. конф. М.: ИВП РАН. 2014 б. С. 108–111.

- Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськов В.М., Козлова В.В., Мухортова О.В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014 а. Т. 16, № 1. С. 223–226.
- Болотов С.Э., Романенко А.В., Цветков А.И., Отюкова Н.Г., Соколова Е.А., Крылов А.В. Бактерио- и зоопланктон устьевой области притока равнинного водохранилища в аномальный по климатическим условиям период // Биология внутренних вод. 2014 б. № 1. С. 41–51.
- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И., Романенко А.В., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутренних вод. 2010. № 1. С. 65–75.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 394–407.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anisimova O.V. Diversity of algal indicators in the environmental assessment. *Pilies Studio*, Tel Aviv. 2006. 498 p.
- Benincà E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K.D., Branco P., Van Nes E.H., Scheffer M., Ellner S.P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community // *Nature*. 2006. Vol. 451. P. 822–825.
- Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological monographs*. 1997. Vol. 67. P. 345–366.
- Eskov V.M., Gavrilenko T.V., Kozlova V.V., Filatov M.A. Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems // *Measurement techniques*. 2012. Vol. 55, Issue 9. P. 1096–1101.
- Hillis D.M., Bull J.J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*. 1993. Vol. 42. P. 182–192.
- Legendre P., Legendre L. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. 1998. 853 p.
- Nychka D., Ellner S., Gallant A. R., McCaffrey D. Finding chaos in noisy systems. *Journal of the Royal Statistical Society*. 1992. B 54. P. 399–426.
- Potapova M., Charles D. Distribution of benthic diatoms in U.S. rivers in relation to conductivity and ionic composition // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48, Iss. 8. P. 1311–1328.
- Ter Braak C.J., Verdonschot P.F. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology // *Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 57, iss. 3. P. 255–289.

STATISTICAL AND SELF-ORGANIZATION-CHAOS THEORY METHODS IN THE DESCRIPTION ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE ZOOPLANKTON OF MOUTH AREA OF SMALL FLOW OF FLATLAND RESERVOIR

S. E. Bolotov

Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

On the basis of multivariate statistical methods and chaos-self-organization theory, analyzed hydrobiological regime of the mouth area of in mouth region of small flow of flatland reservoir, described structural changes of zooplankton in abnormally hot period. It is shown, that in the mouth area of small flow comparison with the adjacent sites of the river and the reservoir there is an increase of abundance, biomass taxonomic richness, systematic diversity and taxonomic complexity of zooplankton, steadily observed higher species richness, increasing values of chaotic attractors communities.

Under the influence of weather thermal anomalies weather disrupted background structure similarity of the species composition of zooplankton hydroecological zones mouth area, reduced their faunal originality and biocenotic specificity. Under the influence of thermal eutrophication included buffer system of in ecotone frontal zone of in mouth area of tributary and parameters of chaotic attractors communities indicate serious functional disorders of in zooplankton, and its transition into a state of pathology.

Keywords: zooplankton, small river, mouth, reservoir, water temperature, statistic, chaos, quasi-attractor.

ЗАГРЯЗНЕНИЕ И САМООЧИЩЕНИЕ МАЛЫХ РЕК: ПРОЦЕССЫ, МОНИТОРИНГ, ОХРАНА

Е. В. Веницианов, Г. В. Аджиенко, Н. М. Щеголькова

Институт водных проблем РАН, Москва 117333, ул. Губкина, 3, eugeny.veniysianov@gmail.com

Малые реки имеют ключевое гидролого-экологическое значение и составляют основу гидрографической сети. Они являются более уязвимыми, чем средние и крупные реки. Выделены приоритетные группы малых рек, имеющих общие типологические особенности и представляющих особый интерес:

- реки, имеющие индикаторное фоновое значение;
- реки в условиях интенсивного неконтролируемого воздействия диффузного стока;
- реки в крупных агломерациях;
- реки, ставшие приемником больших объемов сточных вод.

Представлены подходы к изучению состояния малых рек, а также к проблеме регулирования при их использовании, изложенные в следующих разделах:

1. Общие подходы к изучению экологического статуса малых рек.
2. Самоочищение и проблемы «фоновых состояний».
3. Проблема диффузного стока.
4. Малые реки в городе.
5. Малые водные объекты – коллекторы сточных вод.
6. Оценка самоочищения малых водных объектов при поступлении коммунально-бытовых сточных вод.

Малые реки, характеристики состояния, оценка экологического состояния, самоочищение, регулирование

Принято считать малыми реки, которые расположены в одной географической зоне, с длиной не более 100 км и площадью водосбора не более 2000 км². В Российской Федерации насчитывается более 2.5 млн. малых рек. Они имеют ключевое гидролого-экологическое значение и составляют основу гидрографической сети. На долю малых рек приходится около 99% общего числа рек и около 93% их протяженности. Заметим, что на долю малых рек приходится значительная часть среднего объема речного стока: от 10 до 85% в разных регионах, или около 50% в среднем по стране. Суммарный сток малых рек превышает 1000 км³ в год. В их бассейнах проживает почти 44% всего городского и почти 90% сельского населения.

Уровень антропогенной нагрузки на них во многих случаях превышает допустимый, что приводит к деградации водных экосистем и снижению качества воды при относительно меньших значениях антропогенных нагрузок, чем у более крупных рек. Это, в значительной мере, связано с их большей уязвимостью, что связано с особенностями гидрометрии и гидрологии, в частности большими значениями вариации стока, меньшим отношением длины береговой линии к площади водной поверхности, чем у более крупных рек и др.

Ухудшение экологического состояния водных объектов выражается в таких процессах, как эвтрофирование, загрязнении воды, заиливание русла и загрязнение донных осадков, прежде всего, тяжелыми металлами.

Основные проблемы малых рек являются схожими с проблемами более крупных водотоков:

- сброс коммунально-бытовых и промышленных сточных вод, не соответствующих установленным нормативам качества;
- поступление загрязненного поверхностного стока с городских и сельскохозяйственных территорий;
- нарушение естественных гидрологических и гидрохимических режимов при строительстве гидротехнических сооружений;
- потери стока при изъятии на питьевые, сельскохозяйственные и прочие нужды.

Основными загрязняющими веществами малых рек являются соединения металлов, фосфаты, сульфаты, фенолы, аммонийный и нитритный азот, органические вещества.

Следует выделить несколько приоритетных групп малых рек, имеющих общие типологические особенности и представляющих особый интерес:

- реки, имеющие индикаторное фоновое значение;
- реки в условиях интенсивного неконтролируемого воздействия диффузного стока;
- реки в крупных агломерациях;
- реки, ставшие приемником больших объемов сточных вод.

Каждая из групп имеет не только специфические природные особенности, но и важную роль в водохозяйственном отношении, в том числе при их регулировании.

Например, т.н. фоновые участки рек рассматриваются как репер при разработке нормативов допустимых воздействий (НДВ), а также (в перспективе) для разработки региональных нормативов качества воды. В сельскохозяйственных регионах России за последние 50 лет было утеряно большое (до сих пор неизвестное) число малых рек, а сохранившиеся реки находились и находятся под мощным антропогенным. В связи с ростом строительства объектов рекреации, в том числе коттеджной застройки, увеличилась степень деградации расположенных в этих зонах водных объектов, прежде всего малых рек.

Отдельная проблема связана с состоянием малых рек в больших городах. Многие из них давно потеряли не только статус природных объектов, но канализованы, в том числе в подземных коллекторах. Отсутствует стратегия охраны таких водных объектов. Каждый крупный город решает проблемы водоохраны по-своему, чаще всего исходя из финансовых возможностей властей.

Наконец, следует обратить внимание на проблемы водотоков, которые используются для сброса больших объемов сточных вод, причем не всегда сильно загрязненных. Заметим, что до сих пор нормативная база регулирования водоотведения рассматривает эти водные объекты, как имеющие рыбохозяйственное значение.

Таким образом, следует дифференцировать подходы к изучению состояния малых рек, а также к проблеме регулирования при их использовании.

Статья состоит из следующих разделов:

1. Общие подходы к изучению экологического статуса малых рек.
2. Самоочищение и проблемы «фоновых состояний».
3. Проблема диффузного стока.
4. Малые реки в городе.
5. Малые водные объекты — коллекторы сточных вод.
6. Оценка самоочищения малых водных объектов при поступлении коммунально-бытовых сточных вод.

1. Оценка экологического состояния водного объекта и его водосборной территории

Антропогенная нагрузка на природные экосистемы (водные или сухопутные) является непреложным фактом, поэтому возникает вопрос: существует ли уровень допустимой нагрузки. Прежде всего, обсудим само это понятие — «допустимой антропогенной нагрузки». Ключевым здесь является понятие «условной нормы» при антропогенной нагрузке на экосистему водного объекта. На рис. 1 представлена обобщенная схема реакции экосистемы на внешнюю нагрузку. В пределах ОА нагрузка не выходит за границу обратимых изменений в экосистеме, которая связана с естественными колебаниями абиотических факторов (температура, влажность, освещенность и пр.). Эти колебания находятся в пределах фоновых колебаний.

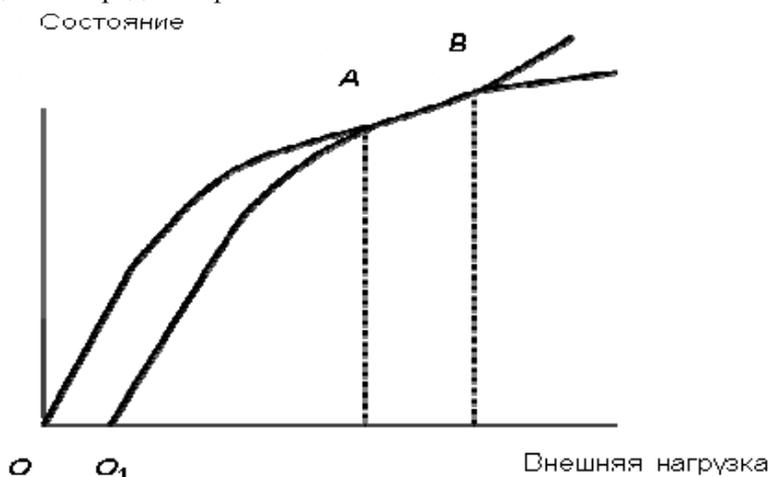


Рис. 1. Качественный вид зависимости «нагрузка – реакция экосистемы».

Участок АВ относится к режиму условной нормы, когда под действием внешней нагрузки экосистема не выходит за пределы своей устойчивости, хотя в ней происходят изменения: изменяется продуктивность, происходят изменения в численности популяции. Однако сохраняется гомеостазис экосистемы и при снятии внешней нагрузки возможен возврат к естественной норме (участку ОА).

За пределами состояния «условной нормы» происходят необратимые изменения в экосистеме («экологический регресс», по терминологии В.А. Абакумова). На участке ВС происходит изменение

видового состава, снижение уровня биоразнообразия, изменение биологической продуктивности. Таково, например, состояние эвтрофикации водных объектов.

Критерием выхода экосистемы за пределы устойчивости является невозможность ее возвращения в исходное состояние даже при полном снятии внешней нагрузки: произошла утрата некоторых видов или экологические ниши были заполнены другими видами. В качестве примера можно привести изменение естественного гидрологического режима Волги при строительстве каскада водохранилищ. Даже при снятии внешней нагрузки возврат к прежнему состоянию экосистемы невозможен. Утеряна возможность воспроизводства ряда гидробионтов.

Наконец, в точке *C* происходит катастрофа в экосистеме, т.е. резкое ее изменение. Обычно невозможно предсказать ее состояние после критической точки *C*, которую иногда называют точкой бифуркации (Н.Н. Моисеев), что не вполне верно, так как траекторию деградации экосистемы невозможно прогнозировать. В каком-то виде экосистема продолжает существовать, но полностью трансформируется. Проблема, следовательно, заключается в том, чтобы уровень антропогенной нагрузки соответствовал **условной норме**. Чтобы найти такую норму, надо рассмотреть детально характеристики состояния водного объекта и факторы антропогенного воздействия на него.

Характеристики состояния водного объекта и факторы антропогенного воздействия. Антропогенное воздействие на водный объект разнообразно. Классификация форм воздействия обычно увязывается с характеристиками состояния водного объекта, т.е. его морфометрией, гидрофизическими, гидрологическими, гидрохимическими и гидробиологическими параметрами.

В табл. 1 представлена **классификационная система**, которая касается **характеристик состояния** водного объекта и его водосборной территории.

Таблица 1. Система показателей, характеризующих состояние водного объекта (факторы состояния)

1. Гидрофизические параметры
<p><i>1.1. Температурный режим</i></p> <p>1.1.1. Среднегодовое сезонная (или месячная) температура воды,</p> <p>1.1.2. Характеристики ледотермического режима.</p> <p><i>1.2. Режим динамики наносов.</i></p> <p>1.2.1. Мутность воды средняя.</p> <p>1.2.2. Мощность донных осадков.</p> <p>1.2.3. Скорость взмучивания осадков.</p>
2. Гидрологические параметры
<p><i>2.1. Гидрография и морфометрия</i></p> <p>2.1.1. Протяженность реки (площадь зеркала озера или водохранилища при НПУ).</p> <p>2.1.2. Средняя (годовая, сезонная, месячная) глубина реки, глубина озера или водохранилища (минимальная, максимальная, средняя).</p> <p>2.1.3. Характеристики перекатов, плесов реки; относительная площадь мелководий водохранилища.</p> <p>2.1.4. Характеристики меандрирования реки; параметры и изрезанность береговой линии водохранилища.</p> <p>2.1.5. Характеристики приточности (модули поверхностного и подземного стока).</p> <p>2.1.6. Прочие.</p> <p><i>2.2. Режим течения и уровенный режим</i></p> <p>2.2.1. Скорость течения и объем речного стока (минимальный, максимальный, среднегодовое — сезонный, месячный или декадный, кривая обеспеченности).</p> <p>2.2.2. Мертвый, полный и полезный объемы водохранилища.</p> <p>2.2.3. Кривые паводков. (посторонно — среднегодовое, при минимальном и максимальном паводке).</p> <p>2.2.4. Среднегодовое, максимальный и минимальный уровень в меженьные периоды.</p> <p>2.2.5. Диапазон колебаний уровня водохранилища (сработка).</p> <p>2.2.6. Прочие.</p> <p><i>2.3. Волновой режим</i></p>
3. Гидрохимические параметры
<p><i>3.1. Физические параметры качества воды (кроме температуры):</i></p> <p>3.1.1. Прозрачность.</p> <p>3.1.2. Цветность.</p> <p>3.1.3. Радиоактивность.</p> <p><i>3.2. Химические параметры качества воды:</i></p> <p>3.2.1. Макрокомпоненты.</p> <p>3.2.2. Биогенные компоненты.</p> <p>3.2.3. Органические вещества.</p> <p>3.2.4. Тяжелые металлы.</p> <p>3.2.5. Прочие.</p>

4. Гидробиологические параметры

4.1. Продукционно-деструкционные характеристики:

- 4.1.1. Первичная продукция органического вещества.
- 4.1.2. Скорость деструкции органического вещества.

4.2. Биотические характеристики:

- 4.2.1. Видовое разнообразие планктонных, донных, околоводных растительных и животных сообществ.
- 4.2.2. Состав, численность, биомасса, запасы, уловы рыбного населения.
- 4.2.3. Характеристики сообщества водных млекопитающих.
- 4.2.4. Характеристики особо охраняемых и/или ценных видов.

4.3. Санитарно-эпидемиологические параметры:

- 4.3.1. Микробиологические показатели.
- 4.3.2. Паразитологические показатели.
- 4.3.3. Прочие.

Система показателей, характеризующих виды и уровень антропогенной нагрузки на водный объект и его экосистему, т.е. факторы воздействия, обобщенно представляет различные виды хозяйственной и иной деятельности, которые наносят ущерб водному объекту и изменяющие количественные значения факторов состояния водного объекта. Ниже предложена классификация, которая позволит связать показатели антропогенного воздействия на водный объект и его экосистему с конкретными видами хозяйственной и иной деятельности (табл. 2).

Таблица 2. Система показателей, характеризующих виды антропогенной нагрузки на водный объект и его экосистему (факторы нагрузки)

1. Факторы воздействия, изменяющие гидрофизический режим

1.1. Изменение теплофизического режима:

- 1.1.1. Сброс тепла в водный объект.
- 1.1.2. Изменение гидрологических условий, приводящие к изменению гидротермического режима (строительство плотин и других ГТС).

1.2. Изменение ледового режима:

- 1.2.1. Вскрытие льда техническими средствами.
- 1.2.2. Изменение теплофизических и гидрологических условий, приводящие к изменению ледового режима.

1.3. Шумовые, вибрационные, электромагнитные и пр. воздействия

2. Факторы воздействия, изменяющие гидрологический режим

2.1. Изменение объема стока:

- 2.1.1. Водозабор.
- 2.1.2. Водоотведения из точечных и распределенных источников.
- 2.1.3. Переброски воды в другие бассейны.

2.2. Изменение режима стока:

- 2.2.1. Водозабор, водоотведение, переброска воды.
- 2.2.2. Строительства гидротехнических сооружений (плотины, дамбы каналы и пр.).

2.3. Изменение гидрометрических параметров реки:

- 2.3.1. Спрявление, углубление русла.
- 2.3.2. Разрушение берегов и пойм.
- 2.3.3. Изменение гидрометрических параметров вследствие изъятия из русла нерудных материалов, строительства плотин, дамб, каналов, трубопроводов, мостов и пр.
- 2.3.4. Другие.

2.4. Изменение волнового режима

3. Факторы воздействия, изменяющие гидрохимический режим

3.1. Поступление растворенных и взвешенных загрязняющих веществ (ЗВ) непосредственно в водный объект:

- 3.1.1. Водоотведение из точечных источников (промышленные, хозяйственно-бытовые предприятиями, коллекторно-дренажных воды, от животноводческих предприятий и др.) и притоки.
- 3.1.2. Распределенный сток ЗВ.
- 3.1.3. Проведение работ в русле реки.

3.2. Поступление ЗВ с водосборной территории:

- 3.2.1. Атмосферный перенос.
- 3.2.2. Поверхностный сток с селитебных территорий, промплощадок, сельскохозяйственных угодий, дорог и пр.
- 3.2.3. Подземный сток.

3.3. Засорение водного объекта

4. Факторы воздействия, изменяющие гидробиологический режим

4.1. Изменение гидробиологических характеристик водного объекта вследствие изменения гидрофизических, гидрологических, гидрохимических и гидробиологических условий.

4.2. Изъятие биоресурсов вследствие хозяйственной деятельности.

4.3. Изменение видового состава гидробиоты (перелов или отстрел, разведения некоторых видов биоресурсов в хозяйственных целях, появление «вселенцев», рекреационная нагрузка и пр.).
4.4. Прочие.
5. Факторы воздействия, изменяющие состояние водосборной площади
5.1. Изменение гидрологической структуры водосборной территории (устройство водохранилищ, прудов, строительство каналов, спрямление рек и пр.).
5.2. Изменение площади и структуры растительного покрова (образование площадей с твёрдым покрытием; складирование твёрдых бытовых и промышленных отходов, организация шламохранилищ, накопителей, резервуаров технологических жидкостей и пр.; распашка территории, вырубка лесов, добыча ископаемых и пр.; урбанизация, строительство дорог, строительство коттеджей, зон отдыха и пр.).
5.3. Изменение гидрогеологической структуры

Антропогенная нагрузка на водный объект влечет за собой воздействие факторов, указанных в табл. 2. Некоторые виды хозяйственной и иной деятельности на водном объекте и (или) его водосборной территории, а также сопутствующие им факторы воздействия представлены в табл. 3.

Таблица 3. Виды хозяйственной и иной деятельности, возможные негативные последствия и показатели антропогенной нагрузки на водные объекты

Виды хозяйственной и иной деятельности	Показатели антропогенной нагрузки *
Хозяйственная деятельность на водном объекте	
Гидроэнергетика и гидротехническое строительство	Масса химических растворенных и взвешенных веществ; количество поступающего тепла, водного и биологического ресурса; площадь изымаемых под строительство участков суши; степень изменения объема стока и водного режима, гидрологических, морфометрических характеристик
Добыча нерудных полезных ископаемых, проведение строительных и иных работ, связанных с использованием дна водных объектов	Масса химических растворенных и взвешенных веществ; площадь изымаемых участков; степень изменения водного режима, гидродинамических, морфометрических характеристик; уменьшение количества биоресурса;
Водный транспорт	Масса растворенных и взвешенных веществ; уровень шума, вибрации, электромагнитных излучений; степень изменения гидродинамических характеристик и водного режима уменьшение количества биоресурса
Лесосплав	Масса химических растворенных и взвешенных минеральных веществ; масса топляка, площадь изымаемых участков, уменьшение количества биоресурса
Рекреация	Масса химических, биологических, веществ; численность растений, животных, микроорганизмов, несвойственных экосистеме
Рыбное хозяйство (рыбоперерабатывающая промышленность, рыболовство, товарное рыбоводство)	Масса химических, биологических веществ; изменение видового состава и количества биоресурса
Хозяйственная деятельность на водосборе	
Промышленная деятельность	Масса растворенных и взвешенных веществ; количество тепла, водного, биологического ресурса; степень изменения объема и режима стока, степень изменения гидродинамических, морфометрических характеристик; уровень шума, вибраций, электромагнитных излучений; площадь изымаемых участков суши.
Коммунальное хозяйство	Количество тепла, водного (забор, отведение), биологического ресурса; площадь изымаемых участков; степень изменения водного режима
Сельскохозяйственная деятельность	Масса химических, биологических веществ; уменьшение количества биоресурса, площадь изымаемых участков; степень изменения водного режима
Наземный транспорт	Масса химических веществ; степень изменения морфометрических характеристик
Лесосведение	Масса химических растворенных и взвешенных минеральных веществ; степень изменение водного режима; уменьшение количества биоресурса
Урбанизация территории	Масса растворенных и взвешенных веществ; количество тепла, степень изменения водного режима и биологического ресурса

*Перечень показателей антропогенной нагрузки может быть сокращен или дополнен в зависимости от конкретных природных условий и особенностей хозяйственной деятельности на данном водном объекте.

Можно выделить два подхода к описанию экологического состояния водных объектов: компонентный и индикаторный. Компонентное описание состоит в построении полных списков переменных состояния — концентраций химических компонентов, численности видов гидробионтов, которые составляют базу числовых данных и используются для оценки состояния качества воды и компьютерного моделирования происходящих в экосистемах процессов. Индикаторный подход предполагает выделение немногих, но отражающих сущность системы характеристик, иногда называемых макроскопическими (Федоров и др., 1982).

Компонентный подход принят в сети наблюдений ОГСНК, где используются 174 химических показателя, относящиеся к восьми группам. В реальной ситуации в сети ОГСНК качество воды оценивают по определенным видам программ, которые сформированы в зависимости от категории пункта наблюдений (Справочник по ..., 1989). При выборе программы учитывается целевое использование водного объекта, вероятный состав сбрасываемых сточных вод, требования потребителей информации.

Полная программа наблюдений за состоянием поверхностных вод по гидробиологическим показателям предусматривала также исследование гидробионтов: простейших, фито- и зоопланктона, зообентоса, перифитона, характеристику фотосинтетической активности фитопланктона и деструкции органического вещества, исследование макрофитов (Руководство по ..., 1983). В сумме анализируется не менее трехсот показателей.

Теоретически, при условии доступности всех сведений как гидрохимического, так и гидробиологического характера, эту информацию можно представить в виде многомерного пространства состояний. Численное значение каждой химической или биологической характеристики в простейшем виде должно удовлетворять критерию: меньше и больше некоторого норматива. Для химических компонентов в качестве такого норматива выступает ПДК — предельно допустимая концентрация конкретного вещества (или значение показателя) в зависимости от определенных требований к использованию воды (в России — для рыбохозяйственных целей и хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования).

Однако анализ состояния водного объекта по N параметрам допускает 2^N вариантов, или в данном случае 10^{90} , т.е. представляет собой абсурдную задачу.

В реальной ситуации число измеряемых переменных, которые принимаются во внимание для описания системы, значительно меньше. В программах ОГСНК в большинстве случаев ежемесячно определяется 20–25 химических параметров. Однако и это число велико.

Чтобы сконцентрировать объем полученных данных используются разнообразные сводки, резюме, индексы и пр., например, химические и биотические индексы (Жукинский, и др., 1983). При свертке объединяются показатели, оказывающие различное воздействие на экосистемы или здоровье человека (например, в виде лимитирующего показателя вредности ЛПВ). Строго говоря, интегральные или индикаторные индексы носят, прежде всего, описательный, качественный характер.

В ряду индикаторных характеристик состояния можно условно выделить дескрипторы и маркеры. Дескрипторы определяются через всю совокупность измеренных параметров компонентного состояния; наиболее типичный способ их вычисления — это усреднение специального вида.

К категории наиболее часто используемых дескрипторов следует отнести индекс загрязнения воды **ИЗВ** (гидрохимический) и индекс сапробности **S** (гидробиологический). Индекс загрязнения воды, как правило, рассчитывают по шести-семи показателям, относящихся к категории гидрохимических; часть из них (концентрация растворенного кислорода, водородный показатель **pH**, биологическое потребление кислорода **БПК₅**) является обязательной (ГОСТ 17.1.1.01-77):

$$\text{ИЗВ} = \sum [C_i / \text{ПДК}_i] / 6 \quad (i=1 \dots 6)$$

где C_i — концентрация компонента (или значение параметра), ПДК_i — нормативная величина для соответствующего типа водного объекта.

Величина индекса загрязнения нормирована, и эта норма является экспертной оценкой; в зависимости от величины **ИЗВ** участки водных объектов подразделяют на классы.

Используются и другие дескрипторы, например, удельный комбинаторный индекс загрязненности воды (Комплексные оценки ..., 1984), основанный на повторяемости случаев превышения ПДК.

Среди гидробиологических дескрипторов в России наибольшее применение нашел так называемый индекс сапробности **S** водного объекта, который рассчитывают, исходя из индивидуальных характеристик сапробности видов, представленных в различных водных сообществах (фитопланктоне, перифитоне) (Щеголькова и др., 2008):

$$S = \sum (s_i h_i) / \sum h_i \quad (i=1 \dots N),$$

где s_i — значение индивидуального индекса сапробности i -го гидробионта, которое задается специальными таблицами; h_i — относительная встречаемость индикаторных организмов (в поле зрения микроскопа); N — число выбранных индикаторных организмов (обычно более 30).

Значение индивидуального индекса сапробности s_i отражает совокупность физиолого-биохимических свойств гидробионта, обуславливающих его способность обитать в воде с тем или иным содержанием органических веществ (Руководство по ..., 1983). Таким образом, индекс характеризует трофический статус водоема и не отражает другие экологические особенности, например, токсичность, которые могут быть существенными в отношении использования воды для хозяйственных целей. В соответствии с численным значением индекса сапробности нормируется качества воды.

Общий недостаток дескрипторов — их нацеленность на ограниченный набор характеристик состояния и классов. Поэтому использование дескрипторов оправдано при сравнении качества воды различных участков одного водного объекта или различных водных объектов одной физико-географической зоны с одинаковыми фоновыми условиями. В этих случаях важны относительные отличия в значениях индексов. Однако, когда используются абсолютные значения, возможны грубые ошибки в оценке качества вод.

Рассмотрим в качестве примера сведения о состоянии левого притока р. Оки — р. Пры, которая является одной из наименее антропогенно измененных рек Центрального района России и протекает по территории двух Национальных парков — «Мещера» и «Мещерский». Антропогенное воздействие на бассейн незначительно и включает торфоразработки, сбросы коммунально-бытовых сточных вод от небольших городов в бассейне и производственных сточных вод ватного предприятия ОАО ВАТИЗ.

В то же время по данным наблюдений Росгидромета (Ежегодник качества ..., 1996; Ежегодник качества ..., 1995) р. Пра является наиболее тяжело загрязненным левым притоком Оки. Так, в 1994 г. вода в верхнем течении реки была описана как чрезвычайно грязная (ИЗВ=22.2, 7 класс), в 1995 г. — как грязная (5 класс). Заметим, что по определению (Толковый словарь ..., 1995) химическое загрязнение представляет собой изменение естественных химических свойств воды в результате увеличения содержания в ней вредных неорганических или органических примесей.

Проанализируем концентрации компонентов, вносящих основной вклад в эту оценку (приведены $C_{ср}$ в отношении к рабочехозяйственным ПДК): нефтепродукты — 5, аммонийный азот — 3, БПК₅ — 5, железо (общ) — 50, медь — 3, марганец — 67.

Вероятнее всего, химические показатели качества воды р. Пры определяются природными факторами. В реке присутствуют малопроточные, старичные участки с чрезвычайно низким содержанием кислорода в зимний период, что периодически приводит к заморам рыбы. Кислородный режим тесно связан с присутствием органических веществ торфяного генезиса, которые аналитически могут идентифицироваться как нефтепродукты. Река вбирает углеводороды дистрофных Клепиковских озер, находящихся в настоящее время на стадии эвтрофикации, а также многочисленных торфяников водосборов притоков. Собственно, нефтепродуктов в воде р. Пры чрезвычайно мало.

Избыточное содержание ионов аммония связано с разложением мортмассы гидробионтов и сбросами хозяйственно-бытовых вод и сточных вод животноводческих комплексов.

Высокое содержание железа и марганца в воде р. Пры также связано с естественными процессами (болотная подпитка, оглеение почв водосбора, разложение синезеленых водорослей, жизнедеятельность микроорганизмов). Повышенного содержания меди можно объяснить широким (в прошлом) применением медьсодержащих пестицидов, иммобилизацией меди из грунтов гумусовыми веществами торфа.

Для некоторых участков р. Пры (озеровидные расширения) отмечается повышенное содержание фенолов, которые могут образовываться в процессах метаболизма водных организмов и при биохимическом распаде мортмассы.

Таким образом, использование ПДК и дескрипторного показателя — индекса загрязнения воды — не отражает факторов и закономерностей антропогенного воздействия на состояние реки и приводит к ложным заключениям в отношении экологического состояния водных объектов.

Более адекватным для мало нагруженных рек является индекс сапробности S. Проведенные в 1996–1997 гг. экспедиционные исследования перифитонных сообществ показали, что величина S находится в пределах 1.5–2.0 (умеренно загрязненные воды).

Более эффективным методом оценки состояния водных объектов являются маркерные показатели. Цель их установления состоит в поиске региональных, надежно определяемых и отражающих существенные природные и антропогенные процессы характеристик, по изменению которых можно было бы судить о мере происходящих в системе изменений и о необходимости принятия компенса-

рующих мер. При этом следует устанавливать, когда это возможно, исторические нормы — типичные для всего периода документированных наблюдений интервалы значений маркеров.

Наиболее существенными этапами установления маркерных показателей для системы мониторинга качества вод являются (Гусева и др., 2001):

- составление перечня характеристик, критически важных для оценки состояния водного объекта;
- составление кадастра и картирование наиболее значимых точечных и диффузных источников воздействия;
- установление характеристик факторов воздействия на основании анализа информации о сырье, продукции, технологических процессах;
- выделение из всего массива характеристик состояния маркерных показателей, с наибольшей полнотой описывающих изменение состава воды в зонах влияния источников воздействия, а также существенные изменения в состоянии экосистем водного объекта;
- нормирование маркерных показателей (желательно – для различных участков водосбора);
- установление корреляционных связей (на основе фондовых материалов и дополнительных натуральных исследований) между маркерными показателями и прочими приоритетными характеристиками качества воды.

Показателями, наиболее устойчиво характеризующие состояние водной массы, на водохранилищах Верхней Волги являются гидрокарбонаты, жесткость, электропроводность и цветность (Тихомиров и др., 1997).

Для воды р. Пры установлены представительные корреляционные зависимости электропроводности с концентрациями сульфатов, жесткостью. Другим маркерным показателем является цветность, для которой существуют устойчивые связи с ХПК. Для оценки процессов эвтрофирования в качестве маркерного показателя может быть использовано увеличение концентрации хлорофилла *a*.

Маркерный подход можно рекомендовать и при установлении региональных показателей качества воды.

2. Самоочищение и проблемы «фоновых состояний»

Малые реки формируют фоновый уровень характеристик средних и крупных рек, т.е. они играют роль своеобразной капиллярной системы бассейна в целом.

Малые водные объекты вследствие отмеченных особенностей являются весьма уязвимыми к антропогенной нагрузке. Это, прежде всего, связано с изменением ландшафтного характера водосборной территории: вырубкой лесов, осушением болот, распашкой, а также выпрямлением русел, добычей нерудных ископаемых в русле реки. Большой ущерб экологическому состоянию наносят сбросы сточных вод, причем это относится не только к сосредоточенному стоку (от промышленных предприятий, ливневые водостоки), но и распределенный — с застроенных территорий, дорог, промплощадок, а также от ферм (типичная ситуация — складирование навоза вблизи водотоков с тем, чтобы очистить эти накопители во время весеннего половодья), с сельскохозяйственных угодий, особенно если происходит распашка в пределах водоохранной зоны и ведется она поперек склона. При осушении болот обычно создается дренажная сеть, при этом с дождевыми и талыми водами происходит вынос захороненных в болотах органических веществ, некоторых микроэлементов. В местах добычи ископаемых происходит нарушение покрова водосборной территории, что также изменяет природный состав воды.

Отметим, что естественный, или фоновый, состав воды в малой реке — важный показатель экологического состояния водного объекта. Состав воды зависит от природных условий, состояния водосбора и пр. Часто этот естественный фон не соответствует нормативам качества, которые определяются ПДК. Однако экосистема водного объекта находится в единстве с его абиотическими характеристиками, в том числе с составом воды. Поэтому попытки «улучшить» состояние водного объекта, как правило, безуспешны. Современная экологическая позиция — сохранение природного качества воды и других фоновых природных условий.

Любая экосистема обладает способностью к самоочищению, которую определяет совокупность естественных процессов (био- и геохимических), ведущих к восстановлению качества естественной среды и количественного состава организмов после неблагоприятных воздействий загрязняющих веществ.

Самоочищение водной среды является естественным природным процессом, в ходе которого, под действием химических, биологических и физических факторов, происходит снижение концентраций загрязняющих веществ в воде до уровня, не представляющего угрозы для нормального функционирования водной экосистемы. Фактически, самоочищение происходит благодаря частичному или полному включению загрязняющих веществ в биохимический цикл водной экосистемы с участием биоты и физико-химических факторов (Набеева, 2010).

Самоочищающая способность водных объектов в первую очередь определяется природой загрязняющих веществ, уровнем их концентраций в абиотических компонентах экосистем, их токсичностью для гидробионтов, функционированием микробиоценоза, гидробионтов-фильтраторов и зависит также от гидрологических и природно-климатических условий.

Факторы самоочищения. Выделяются три основные группы факторов, влияющих на самоочищение реки: физические, химические и биологические (рис. 2).

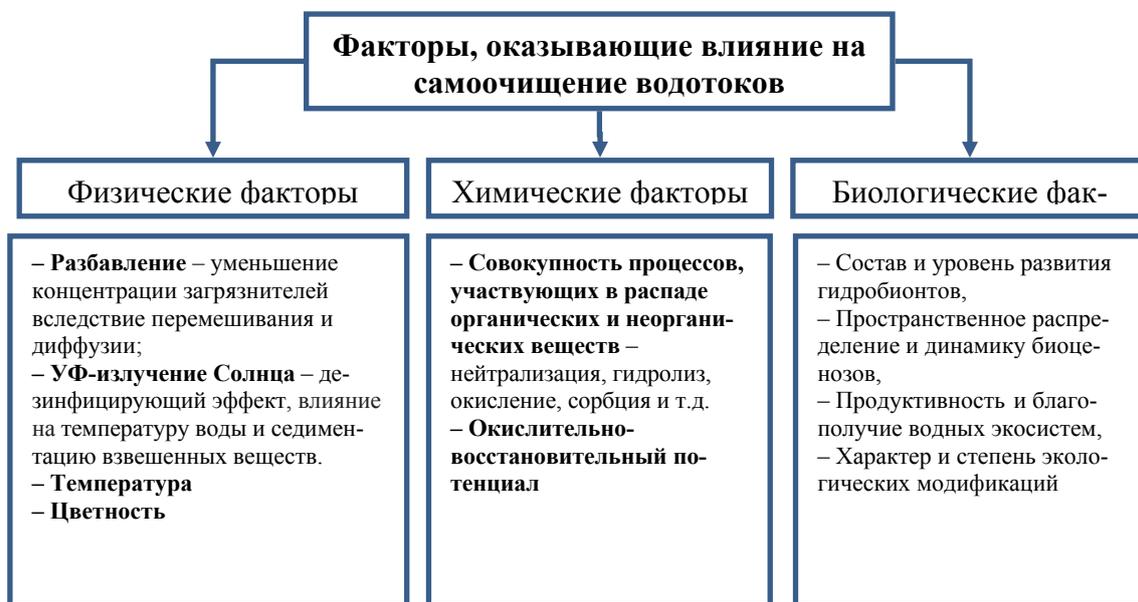


Рис. 2. Факторы, влияющие на самоочищение водотоков.

Физические факторы зависят от гидрологических свойств водного объекта. К физическим факторам самоочищения можно отнести воздействие разбавление/перемешивание вод, температуру, интенсивность УФ-излучения, цветность и расход воды.

Химическое самоочищение в основном определяется окислительными свойствами растворенного в воде кислорода, но в целом состоит из комплекса химических процессов — окисления, нейтрализации, гидролиза, сорбции и т.д.

Биологические факторы определяются степенью развития, активности и видового разнообразия гидробиоценоза водотока — планктона и бентоса. Они зависят в первую очередь от сезонных переменных — кислородного и температурного режима водного объекта, а также от уровня загрязнения СПАВ, органическим веществом, токсическими тяжелыми металлами.

При рассмотрении биологических факторов самоочищения можно оперировать термином трофности (Кириллов и др., 2010), как характеристики уровня развития гидробиоценоза, интенсивности потока поступлений вещества и энергии на всей протяженности реки. Из этого следует, что для олиго-, мезо- и эвтрофных участков водотока характерны свои диапазоны скоростей самоочищения, изменяющиеся при поступлении в реку тех или иных веществ. При изменении трофности изменяется и биологический потенциал самоочищения.

Физические факторы. Важнейшее значение в процессе самоочищения водных объектов играет температура как фактор, определяющий протекание биохимических и химических реакций, интенсивность жизнедеятельности планктонных и бентосных сообществ. С повышением температуры возрастает активность бактерий (нитрификаторов, денитрификаторов, фосфораккумулялирующих бактерий и т.д.), что приводит к ускорению процессов ассимиляции органического вещества, его окисления и минерализации. Повышение температуры приводит к росту скорости ассимиляции органического вещества водной растительностью (Вега, 2005).

Разбавление. Высокая степень разбавления сточных вод в водоеме-приемнике препятствует резкому снижению уровня растворенного кислорода до критических значений, а значит благоприятствует протеканию биохимических процессов окисления органического вещества. Разбавление приводит к пропорциональному снижению концентраций всех компонентов, содержащихся в сточной воде.

Скорость потока / расход воды. Высокие скорости течения способствуют тщательному перемешиванию сточных вод в водоприемнике, препятствия осаждению взвесей. Низкие скорости тече-

ния не препятствуют осаждению взвешенных веществ в осадочный слой. Органическое вещество подвергается разложению в осадке, что приводит к уменьшению уровня растворенного кислорода.

Температура. Температура влияет на содержание в воде растворенного кислорода — Концентрация насыщения кислорода повышается с уменьшением температуры. Повышение температуры (более +8, +10) способствует росту биохимической активности бактериальных сообществ, а соответственно приводит к интенсификации процессов самоочищения.

Инсоляция. Обилие солнечного света (высокий коэффициент инсоляции) способствует повышению фотосинтетической активности сообществ высшей растительности и водорослей, что сопровождается синтезом кислорода в водную среду.

Скорость окисления. Скорость окисления органических веществ зависит от их структурного и химического состава, температуры среды, структурного состава бентосных и планктонных сообществ и т.д.

В механизме самоочищения водных объектов от органических загрязнений также имеют место следующие процессы:

- сортировка твердых частиц по их удельному весу (оседание их на дно);
- распределение загрязнения в массе воды водоема за счет гидродинамических факторов (адвекции и дисперсии), что ведет к улучшению кинетики окисления загрязнений, что является одним из существенных факторов минерализации органического вещества.

Биологические процессы. Протекание процессов самоочищения в водных экосистемах зависят от скорости биохимических и гидрохимических процессов трансформации органических и неорганических загрязнителей и ассимиляции структурных элементов (N, P, K, C, S, Fe и микроэлементов) сообществами микроорганизмов, а именно планктонного, бентосного и перифитонного бактериоценозов. Селективными условиями развития таких сообществ являются: доступность в свободной или связанной форме необходимых элементов питания, кислородный режим, кислотность водной среды, наличие в воде токсичных элементов, слабый или сильный промывной режим зоны роста биомассы сообщества, поступление бактериальной биомассы из иных источников в зону сообщества. Конечными продуктами распада органического вещества в биохимических процессах в водоеме является ряд конечных соединений, в т.ч. продуктов метаболизма естественных микроорганизменных сообществ: свободной угольной кислоты и её солей, азотистых, сернокислых и фосфорнокислых соединений, вновь вовлекаемых во внутриводоемные процессы круговорота вещества.

В табл. 4 представлены группы организмов, участвующих в процессах самоочищения водных объектов.

Таблица 4. Биоценозы, участвующие в самоочищении водных экосистем

Биоценоз	Группа организмов	Функция
Планктон (фито-; зоо-)	Ультрапланктон (бактерии)	Микроорганизмы, сорбируемые на взвешенных частицах, извлекают из воды растворенные органические вещества и биогенные элементы
	Карликовый планктон (низшие растения и простейшие)	
	Микропланктон (водоросли, инфузории, коловратки, мелкие ракообразные)	Ассимиляция органического вещества фитопланктоном.
Бентос	Бактериобентос (аэробные и анаэробные сапрофиты)	Задержание и поглощение части биогенных элементов и загрязняющих веществ, мигрирующих на границе раздела вода/донные осадки. Бентосные денитрификаторы ответственны за удаление до 80% нитратов.
	Макробентос (коловатки, олигохеты, нематоды, личинки насекомых, моллюски)	
	Фитобентос (водоросли)	
Перифитон	Зеленые водоросли, диатомеи, ресничные и сосущие инфузории, коловратки, олигохеты, некоторые виды моллюсков	
Высшая растительность	Погруженные и взвешенные в толще вод — рдесты, роголистник, элодея; растения с плавающими листьями — горец земновидный, ряска; надводные растения — тростник, рогоз, камыш.	Задержание части органических и неорганических веществ, (в т.ч. биогенных элементов, токсичных веществ и т.д.), поступающих в водную экосистему с водосборной территории.

Химические процессы. Для нормального протекания биохимических процессов, участвующих в самоочищении, прежде всего, необходимо наличие в водоеме определенного запаса растворенного

кислорода. Концентрации растворенного кислорода менее 4–5 мг/л приводят к сокращению жизнеспособности большинства форм высшей гидробиоты, а концентрации менее 2 мг/л являются фатальными для всех форм высшей гидробиоты.

На величину концентраций растворенного кислорода влияет ряд факторов (рис. 3). В реках, протекающих по урбанизированным территориям, испытывающих дополнительную нагрузку от сброса сточных вод и поверхностного стока с территории водосбора, количество растворенного кислорода сильно изменяется в зависимости от объемов поступлений органического вещества. Концентрации растворенного кислорода зависят от функционирования бентосных и планктонных (в особенности фитопланктонных) форм. Сезонная динамика оказывает влияние на количество растворенного кислорода — повышение температуры ведет к уменьшению растворимости кислорода в летнее время. Гидрологические характеристики реки также влияют на концентрации растворенного кислорода — высокие скорости потока способствуют перемешиванию и увеличивают количество растворенного кислорода (Ghangrekar и др.).

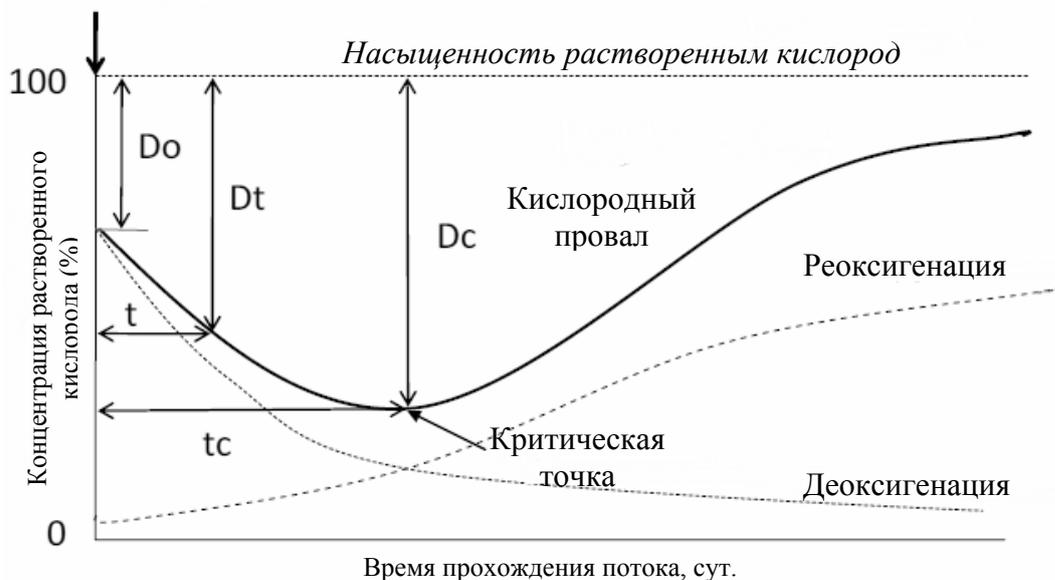


Рис. 3. Кривые реоксигенации, деоксигенации и кислородного провала.

При сбросе в водоем сточных вод происходит деоксигенация, т.е. уровень растворенного кислорода начинает падать. Скорость деоксигенации зависит от количества органического вещества, поступившего водоем, скорости его окисления в единицу времени и температуры среды.

Напротив, скорость реоксигенации, т.е. восстановления нормального уровня кислорода зависит от следующих факторов (Ghangrekar и др.):

- глубины водоема — реоксигенация быстрее происходит не мелководе;
- скорости течения — реоксигенация увеличивается с ростом скорости;
- дефицита кислорода ниже предела насыщения растворенного кислорода — скорость растворения зависит от разницы между концентрацией насыщения и текущей концентрацией растворенного кислорода;
- температуры воды — растворимость и концентрация насыщения ниже при высоких температурах

Биохимическое потребление кислорода (БПК), равное количеству кислорода, поглощаемого при окислении конкретного вещества в определенный отрезок времени позволяет оценить суммарное количество загрязнений в воде по поглощению кислорода. Наряду с БПК используется показатель химического (бихроматного) потребления кислорода (ХПК) — количество кислорода, потребляемого при химическом окислении содержащихся в воде органических и минеральных веществ под действием окислителей.

Важным свойством водной среды, влияющим на процесс самоочищения, является реакция среды, выражаемая показателем рН. Изменение реакции среды влияет на форму нахождения многих токсичных металлов. Реакция среды изменяется в зависимости от ряда параметров, среди которых, прирост фито- и бактериопланктона, ввиду смещения карбонатно-гидрокарбонатного равновесия, разложения органического вещества, в связи с образованием органических кислот, протеканием нитрификации, из-за образования нитритов и нитратов и т.д. (Щеголькова и др., 2008).

Скорость самоочищения зависит от ряда гидрологических характеристик — скорости течения, температуры, глубины потока. Она обратно пропорциональна расходу воды в реке. Чем больший

объем воды способен пройти через поперечное сечение водотока в единицу времени, тем меньшее количество вещества может быть ассимилировано биологическими сообществами ввиду ряда объективных факторов. При возрастании скорости течения уменьшается степень осаждения взвешенных веществ. Высокие скорости течения препятствуют осаждению биогенных элементов, что приводит к сокращению их скорости удаления, так как большинство процессов их окисления происходят в слое осадка (Bere, 2005). Кроме того, высокие скорости течения реки отрицательно влияют на интенсивность развития растительных сообществ береговой линии, принимающих непосредственное участие в самоочищении. Наоборот, при снижении скорости течения снижается транспортирующая способность потока, что приводит к выпадению большей части взвешенных веществ, вместе с которыми оседают и сорбированные ими загрязнения.

Некоторые компоненты водной среды могут как положительно, так и отрицательно влиять на процесс самоочищения. Снижение концентраций тяжелых металлов (ТМ) в водных объектах происходит за счет процессов массопереноса, сорбции и бионакопления, физико-химических процессов комплексообразования (Набеева, 2010).

Считается, что тяжелые металлы оказывают ингибирующее воздействие на процесс самоочищения. Однако экспериментальные исследования (Mala и др., 2009) показывают, что значимое воздействие ТМ наблюдается лишь при высоких концентрациях, аномальных для типичных водоемов и водотоков. Тем не менее, ТМ способны оказывать определенные воздействия на процессы самоочищения:

- в определенных концентрациях и времени воздействия ТМ способны препятствовать биологическому окислению органического вещества;
- токсический эффект ТМ обычно уменьшается с увеличением времени воздействия;
- наиболее значимое воздействие на биологическое окисление органического вещества оказывают Ag, Be, Hg и Cu;
- напротив, As, Se, и Mn не оказывают ингибирующий эффект на биологическую активность в концентрациях менее 5 мг/л.
- особое значение оказывает компонентный состав водной среды. Токсичность металлов в речной воде намного выше, нежели в сточных водах.

Поступление очищенных бытовых сточных вод в водоемы, в той или иной степени, оказывает влияние на гидрохимические, гидрологические и гидробиологические параметры водоприемных бассейнов. Влияние на каждую из совокупностей данных параметров может быть прямым и косвенным. К примеру, прямое влияние на гидробиологические параметры может проявляться через поступление организменных сообществ остаточного активного ила и их смешения с нативным (живым) сообществом приемного бассейна (реки), а косвенное влияние — через стимулирование биологических процессов при поступлении биогенных элементов.

Сбросы сточных вод, изменяют видовой состав бактериопланктона, динамику его биомассы и опосредованно влияют на содержание всех форм азота, а также на содержание взвешенных веществ, их качественный состав, а, значит, и седиментационные свойства. В период летней межени участок реки протяженностью около 1 суток движения воды ниже выпуска характеризуется:

- максимальной скоростью самоочищения от избыточного азота;
- трансформацией трудноокисляемого органического вещества в биодоступную форму (Щеголькова и др., 2008).

Так как процессы самоочищения в эвтрофных водных объектах зависят от природы приоритетного загрязнителя, который определяет характер процессов самоочищения, нами разработаны критерии выбора этого вещества (Злышко, 2013).

Для выбора приоритетного загрязнителя водного объекта нами предлагаются следующие критерии:

- 1) вклад в величину ИЗВ более 25%;
- 2) токсичность вещества для гидробионтов;
- 3) трансформация в водном объекте с образованием токсичных продуктов;
- 4) возможность поступления вещества как из антропогенных источников, так и за счет внутри-водоемных процессов;
- 5) вклад загрязнителя в трофический статус водного объекта.

Методические указания к расчету биологической активности биоценозов, участвующих в процессах самоочищения. Для оценки активности биоценозов рек экспертным путем был выбран ряд наиболее информативных индексов, способных адекватно отразить состояние биологических со-

обществ: индекс видового разнообразия Маргалефа, индекс общности видового состава Съернсена и индекс Съернсена-Чекановского.

Индекс видового разнообразия Маргалефа. Данный индекс отражает степень биологического разнообразия сообществ, и рассчитывается из соотношения общего числа видов к логарифму суммы общего числа особей данных видов.

$$d = \frac{S-1}{\lg N} \quad (1)$$

где S — число видов, N — число особей.

Индекс общности видового состава Съернсена. Индекс Съернсена отражает уровень общности видового состава заданных экосистем. Данный индекс видового сходства основывается на общих положениях теории множеств, которая может быть интерпретирована в виде диаграммы Венна (рис. 4).

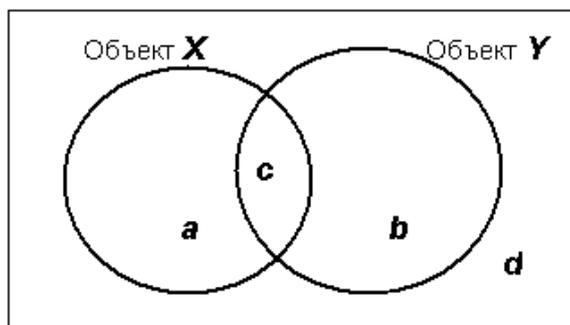


Рис. 4. Интерпретация составляющих подмножеств признаков для видового состава разных экосистем a и b .

В данном случае, для выражения коэффициента подобия в формулу подставляется число элементов a, b, c, d для оценки “отсутствие / наличие” вида. В общем виде формула Съернсена представлена:

$$Ks = 2c/(a + b) \quad (2)$$

где a — множество видов X ; b — множество видов Y ; c — множество видов, общих для X и Y ; d — множество видов, отсутствующих в X и Y .

Индекс Съернсена-Чекановского. Индекс Съернсена-Чекановского является наиболее универсальным и удобным для оценки степени сходства двух или более местообитаний по видовому составу. Индекс рассчитывается по аналогии с индексом Съернсена по следующей формуле:

$$Ks = 2c/[(a + c) + (b + c)] \quad (3)$$

где a, b, c, d — те же обозначения, как в (2).

4. Малые реки в городе

Сток малых рек формируется, в основном, за счет грунтового питания и меняется во время появления поверхностного стока при снеготаянии и обильных дождевых осадках. Изменчивость стока малых рек свидетельствует о более высокой уязвимости малых рек и водных объектов к антропогенной нагрузке.

Рассмотрим это на примере г. Москвы. В прошлом территория Москвы имела разветвленную сеть (118) рек и ручьев бассейна р. Москвы, общей протяженностью 515 км.

Уже в XIX в. ряд рек и ручьев были заключены в трубы: Бубна, Кабаниха, Пресня, Неглинная, Непрудная, Рачка и др., в начале XX в. с поверхности земли исчезли Кукуй, Сара, Чичера и др.

По данным института “МосводоканалНИИпроект” в настоящее время на территории Москвы насчитывается менее 100 малых рек и ручьев общей протяженностью 493 км. Из них 314 км закрытые участки (речные коллекторы) и 179 — открытые. Осталось всего 9 рек и ручьев, имеющих полностью открытые русла, а 57 водотоков полностью заключены в коллекторы. Количество открытых рек неуклонно сокращается.

Построена коллекторная водосточная сеть, длина которой в настоящее время более 2000 км. За последние пять лет официально учитываемая площадь водных поверхностей на территории города снизилась на 0.8 тыс. га за счет исключения водоемов и водотоков, заключенных в трубы и исключения части прудов в связи с их переводом в категорию прудов-отстойников.

В результате сооружения канала им. Москвы, а также ряда водохранилищ в верхней части бассейна р. Москва пополнилась водами Волги и ее сток был зарегулирован (бытовой сток составляет $5 \text{ м}^3/\text{с}$, обводнение из канала им. Москвы — $30 \text{ м}^3/\text{с}$).

Таким образом, в течение 200 лет радикально изменилась гидрографическая сеть г. Москвы.

Большие и малые реки, ручьи с расположенными на них водоемами выполняют огромную роль в жизни города — собирают и отводят поверхностный и дренажный сток с загрязненной территории, очищая ее и оберегая от подтопления и затопления. Сохранившиеся долины рек — “Зеленые артерии” города, а для многих городских микрорайонов — единственные зоны отдыха. Например, в Москве около 65 рек и прудов расположены на территориях архитектурно-парковых ансамблей, имеющих историко-культурное значение. Долины 12 рек и 13 водоемов города сами являются уникальными памятниками природы.

Проблема малых водотоков на территории населенных пунктов актуальна в настоящее время и имеет весьма древнюю историю. Одно название древнеримской речки — Клоака — стало нарицательным на многие поколения.

С другой стороны, естественные водотоки, дизайнерски «вписанные» в ландшафт крупных населенных пунктов, являются их лучшим украшением.

Однако эти украшения весьма дороги, и надо очень ответственно относиться к вопросам выбора и сохранения естественных водотоков.

Необходимо подчеркнуть, что урбанизация и техногенез могут существенно влиять не только на гидрохимический режим водотока, на что обращается внимание в первую очередь, но и гидрологический режим из-за существенного изменения факторов подстилающей поверхности.

Данная проблема усугубляется тем что действующем Водном кодексе нет четко определения такого центрального понятия как «водный объект» с указанием количественных параметров. Предполагалось, что из-за большой территории страны, разнообразия ее почвенно-климатических условий такие количественные определения будут даны позднее отдельно для каждой территории. К сожалению, этого не произошло.

Малые естественные водотоки на территории населенных пунктов и тем более крупных промышленных агломераций являются сосредоточием не только эколого-экономических интересов, но и проблем санитарно-гигиенической безопасности и технической реализуемости каких-либо проектов, а также эстетической привлекательности.

В характеристике видов водопользования, представленных в Водном кодексе, нет тех видов, кроме приема сточных вод, которые бы могли формально оправдать существование малых рек на территории населенных пунктов. Естественно, данные водотоки, в силу их малых размеров принципиально не могут быть источником водоснабжения или объектом рыбного хозяйства, или представлять интерес для гидроэнергетики. Следует понимать, что на территории крупных промышленных агломераций малые реки не несут и не могут иметь какую-либо утилитарную ценность как объект водопользования. Остается значение малого водотока как эстетически значимого фактора украшения города.

Естественные водотоки очень легко становятся символами, как загрязнения городов, так и их экологического и экономического благополучия населенного пункта.

Так же как дорогих украшения не может быть слишком много, иначе их приобретение становится слишком обременительным для бюджета семьи, так и к количеству неканализованных водотоков на территории городов надо подходить очень ответственно. Если нет средств для превращения не только самого водотока, но и прилегающей к нему территории в зону рекреации, то более оправдано, на наш взгляд, его закрытие и превращение коллектор.

Однако следует также иметь в виду, что со временем и развитием экономики и менталитета населения города могут меняться и потребности в развитии гидрографической сети. Не удивительно, например, создание искусственной реки на Манежной площади вблизи русла Неглинки. Понятно, что вернуть на поверхность канализованные много лет назад реки невозможно хотя бы по причине застройки территории, но возврат на поверхность некоторых из них уже ставится, например, заточенной в трубу Лихоборки.

Понятно также, что реабилитация водных объектов в городе должна рассматриваться в комплексе с развитием городской среды: размещением жилых и офисных зон, парков. Пример такого подхода — строительство в 1964 г. оз. Burley Griffin в центре Канберры.

Абсурдно говорить, исходя из формальной экономики водопользования, о какой-либо оптимизации водного хозяйства малых городских рек. Если ставится задача достижения высокого качества воды таких рек, то следует учитывать, что максимальные потери по рыбопроизводству составляют нескольких тысяч рублей, а затраты на дополнительную очистку сточных вод — десятки, если не сотни миллионов рублей.

Поэтому примат экономики на практике приводит к тому, что малые реки часто превращаются в каналы транспортировки сточных вод, повторяя участь р. Клоаки.

Следовательно, для малой реки на территории промышленного и культурного центра есть варианты:

- превратиться в закрытый канализационный коллектор;
- стать эффективным, но дорогостоящим ландшафтным украшением города;
- быть грязной сточной канавой формально оставаясь рекой.

Поэтому только население города совместно с администрацией должны решать: какие реки необходимо облагородить, возродить и превратить в эффективные ландшафтные зоны, имеются ли на это необходимые финансовые ресурсы и как это будет вписываться в общую концепцию развития городской агломерации.

Надо серьезно и ответственно подходить к определению судьбы водотока. Если в городе нет соответствующих денежных средств или в районе водотока бесперспективно создавать зону рекреации (например, если водоток протекает по территории крупного промышленного предприятия), то честнее и лучше такой водоток канализовать и закрыть в подземный коллектор. Соответственно направить сэкономленные деньги на решение других актуальных социальных задач, стоящих перед городом.

В настоящее время практически нет технологий, обеспечивающих очистку сточных вод по широкому кругу компонентов не только до норм рыбохозяйственных ПДК, но даже до санитарно-гигиенических нормативов. Практически единственным способом достижения нормального качества воды в малых водотоках является полное прекращение сброса в них загрязненных сточных вод.

При этом необходимо учитывать — достаточно часто техногенный сброс является доминирующим источником питания данных водотоков, а естественный сток настолько мал, что не может представлять интереса ни при решении рекреационных задач, ни в рамках ландшафтного дизайна.

Очевидно, что для предприятий, расположенных в черте города экологические задачи стоят гораздо острее, чем для «загородных» предприятий. Нельзя также сводить все экологические проблемы только к очистке сточных вод.

В этой связи перспективным являются имеющая в развитых странах многолетнюю историю проблема перехода нормирования, основанная на принципе наилучших доступных технологий (НДТ), а также повсеместное внедрение принципов экологического менеджмента. Суть этих подходов состоит в том, что недостаточно построить «замечательный» фильтр на сточной трубе, а чтобы осуществить переход к более высокому технологическому уровню производства, что обеспечит и постепенное решение экологических проблем малых водных объектов.

Поэтому необходимо выработать четкие формальные критерии, которые давали бы возможность на законных основаниях канализовать водоток. На наш взгляд, необходим принцип двойного ключа: если критерий по качеству сточных вод выполнен, может ставиться вопрос о судьбе водного объекта: канализовании или преобразовании в ландшафтную зону, которая решается на основе открытых экологических слушаний.

При рассмотрении вопроса малых водотоков на территории промышленных агломераций необходимо учитывать не только изменения химического состава воды, его гидробиологического режима, но и режима стока. Характерной особенностью малых водотоков являются их относительно малые размеры, и, соответственно, в уравнении баланса начинает играть все большую роль факторы, связанные, в первую очередь, с особенностями подстилающей поверхности водосбора.

Урбанизация и техногенез могут существенно влиять на гидрологический режим водного объекта:

1. Создание твердых, водонепроницаемых покрытий (асфальтирование, бетонирование) существенно снижает подземную составляющую стока за счет роста поверхностной составляющей, для которой происходит значительное уменьшение времени добегающего в связи с существенным увеличением скорости поверхностного стока в условиях созданной ливневой канализации.

2. Аккумуляция, перераспределение стока вследствие создания отрицательных форм рельефа.

Ситуация значительно осложнена тем, что на малых водотоках, расположенных на территории крупных мегаполисов, нет, как правило, регулярных наблюдений за изменением как гидрологического, так и гидрохимического режима водотока. Поэтому оценка «масштабов» изменений не может быть проведена на основе традиционных схем статистического анализа. Необходимы другие, в первую очередь, косвенные методы оценки.

5. Малые водные объекты — коллекторы сточных вод

Прямо противоположная ситуация возникает, когда водоток используется как канал транспортировки сточных вод. Наиболее типичны такие ситуации, когда водоотведение является неизбежным вследствие строительства крупных предприятий, потребляющих и отводящих большие объемы сточ-

ных вод. При этом создание водооборотных систем невозможно вследствие либо технологических, либо экономических причин.

Первая ситуация имеет место при строительстве очистных сооружений коммунальной канализации крупных городов, например, в г. Москве. Вторая ситуация — в горнодобывающей промышленности, где образуются большие объемы сильно загрязненных промывных вод, например, в районе Соликамско-Березниковского промузла.

Для очистки сточных вод г. Москвы, в мегаполисе функционируют одни из крупнейших очистных сооружений коммунальной канализации Европы — Курьяновская (КОС) и Люберецкая (ЛОС) станции аэрации. Обе станции отводят до 3 млн. м³ сточных вод в сутки. Водоотведение района Южное Бутово и города-спутника Зеленограда осуществляется отдельными очистными сооружениями каждый. Южно-Бутовские (ЮБОС) и Зеленоградские (ЗОС) очистные сооружения имеют проектные мощности 80 и 140 тыс. м³/сут соответственно, и в настоящее время работают примерно на 2/3 заложенной мощности. Поступающие сточные воды подлежат механической очистке (решетки, песколовки, первичные отстойники), вторичной очистке (аэротенки с активным илом или коагуляционное осаждение, вторичные отстойники), а в случае Люберецкой станции — третичной очистке. Очищенные сточные воды сбрасываются в близлежащие водотоки — КОС и ЛОС №1 в Москву-реку, ЛОС № 3 в р. Пехорку, ЮБОС в р. Десну, ЗОС в р. Сходню. Основные гидрологические характеристики этих рек приведены в таблице 5.

Таблица 5. Общие гидрологические характеристики рек — приемников сточных вод

Название реки	Протяженность (км)	Площадь водосборного бассейна (км ²)	Расход воды (м ³ /с)
Десна	91	1 363	0,4
Пехорка	42	513	0.8–1.3
Сходня	47	259	1.8

Очищенные сточные воды Курьяновских и Люберецких (№ 1) очистных сооружений сбрасываются в р. Москву, практически вдвое (1.7 раза) увеличивая ее расход. Иная ситуация обстоит с Пехоркой, Десной, Сходней являющимися малыми реками. Выпуски очистных сооружений кардинально влияют на расход малых рек-приемников. Так, расход р. Сходни после выпуска сточных вод ЗОС увеличивается в полтора раза, расход р. Десны после выпуска сточных вод ЮБОС — в 1.8 раза, а отведение сточных вод ЛОС № 3 в р. Пехорка увеличивает её расход ниже места сброса в 8.3 раза (табл. 6).

Таблица 6. Влияние сбросов бытовых сточных вод московских очистных сооружений на расход воды в реках Десна, Сходня, Пехорка, Москва тыс. м³/сут

Название реки	Сходня	Пехорка	Десна
Очистные сооружения	ЗОС	ЛОС №3	ЮБОС
Расход реки выше впадения очистных сооружений, тыс. м ³ /сут.	160	100	80
Выпуск очистных сооружений тыс. м ³ /сут.	72,9	730	63.3
Расход реки ниже впадения очистных сооружений, тыс. м ³ /сут.	232.9	830	143.3

Происходит существенное изменение качества речной воды и состава биологических сообществ ниже сбросов сточных вод.

Река Пехорка. Многократное увеличение концентраций в водах р. Пехорки после сброса сточных вод от ЛОС № 3 наблюдается по нитратам (в 10 раз) и фосфатам (в 16 раз). Снижается количество биоокисляемого органического вещества, происходит увеличение ХПК на треть, уменьшается более чем в 2 раза количество взвешенных веществ. Концентрации практически всех металлов — Fe, Cr⁺³, Cu, Ni, Cd, Mn, Al, Pb, Sr уменьшаются в разы, что объясняется меньшим содержанием данных элементов в СВ выпуска ЛОС № 3, и восьмикратным разбавлением вод р. Пехорки.

Река Сходня. После выпуска ЗОС концентрация аммонийных солей и нитритов возрастает в 3 раза, ХПК возрастает в 2.5 раза, концентрация фосфатов после выпуска сточных вод увеличивается в 8 раз и продолжается в устье, где отличается уже в 14 раз от концентрации в точке выше выпуска. Наблюдается четырехкратное превышение ПДК нитритов. Концентрации Cr⁺³, Cu, Ni, Cd, Mn, Pb уменьшаются в разы после сброса очищенных сточных вод ЗОС.

Река Десна. Содержание различных форм азота после выпуска ЮБОС в р. Десне заметно снижается, концентрации фосфатов увеличиваются втрое, концентрация взвешенных веществ увеличивается после выпуска в 1.5 раза. Превышение ПДК наблюдается по нитратам (в 2.5 раза) и биоокисляемому органическому веществу в устье. Наблюдается снижение концентраций железа, хрома, марганца и стронция сразу после выпуска ЮБОС. Концентрации цинка и меди возрастают в два раза после выпуска СВ.

Таким образом, если для р. Москвы, не являющейся малой рекой, проблема реабилитации заключается в безусловном приоритете развития новых технологий водоотведения, то для рек Десны, Сходни, Пехорки, являющихся малыми реками, необходимо изменение самого подхода к понятию «малый водный объект».

Для Соликамско-Березниковского промузла водоотведение происходит в р. Каму и ее малые притоки. Для Камы — большой реки, водоотведение может осуществляться путем использования накопительных емкостей (водохранилищ) и регулирования сброса: когда расход минерализованной воды резко увеличивается в паводок и соответственно снижается в межень. Этим обеспечивается поддержание качества воды в реке. Однако для малых притоков Камы такой подход не годится.

Основными загрязняющими компонентами этих водотоков являются хлориды, калий, натрий, магний, характерные для предприятий калийной промышленности. Это связано с поступлением в р. Каму и в ее малые притоки значительного количества избыточных рассолов, связанных с деятельностью предприятий калийной промышленности.

Наиболее просто и эффективно проблема избыточной минерализации решается на месторождениях, расположенных вблизи морских побережий, путем сброса на глубину. В настоящее время, не только в районе СБП, но и в Европе, когда расстояние до моря большое, несмотря на развитие технологий обогащения и очистки отводимых стоков, сброс рассолов в поверхностные водные объекты является наиболее приемлемым вариантом.

За долгие годы описанные малые реки безвозвратно потеряли свой естественный статус. Использовать при регулировании сточных вод обычного подхода не превышения ПДК является нереалистичным. Поэтому необходимо введение в законодательство нового понятия водотока как канала транспортировки сточных вод и соответственно разработать для них иные правила регулирования сбросов, в том числе нормативов допустимых сбросов и тарифов платежей.

В качестве критериев допустимости рассмотрения водотока как канала транспортировки сточных вод может рассматриваться совокупность следующих условий:

- фактический регламентный расход сточных вод в несколько раз (2 и более) превышает среднегодовой расход водотока;
- в русловой части водотока проводятся руслорегулирующие мероприятия, связанные как с удалением формирующихся осадков, так и созданием искусственных русел;
- водосборная территория подвержена существенным преобразованиям, связанным с процессами техногенеза. Соответственно сток с данной территории существенно отличается от естественного стока;
- водоток не представляет какой-либо значимой ценности как для рыбного хозяйства, так и культурно-бытового и других видов водопользования, кроме водоотведения;
- отводимые сточные воды не могут повторно использоваться в каких-либо технологических процессах.

Необходимо разработать регламент изменения статуса водного объекта, что включает ряд мероприятий.

Водопользователь, при принятии решения об использовании водотока в качестве канала транспортировки сточных вод, должен взять землю под водотоком и прилегающие к нему территории, необходимые для обеспечения функционирования канала транспортировки сточных вод, в долгосрочную аренду.

Водопользователь должен обустроить русло канала и прилегающую территорию для предотвращения аварийных ситуаций, доступа населения к воде и использования реки для купания или ловли рыбы (например, путем строительства соответствующих защитных сооружений, предотвращающих доступ к воде).

По окончании срока аренды, при прекращении сброса сточных вод водопользователь должен обеспечить реабилитацию водотока до экологически безопасного состояния.

6. Оценка самоочищения малых водных объектов при поступлении коммунально-бытовых сточных вод

Сбросы сточных вод в малые реки оказывают значимое влияние на водный режим водотока, приводя до 200–300% расхода реки ниже сброса. Отсюда проистекает ряд иных факторов, оказывающих влияние на функционирование экосистем водотока. Коммунально-бытовые сточные воды, прошедшие биологическую очистку на очистных сооружениях коммунальной канализации, содержат остаточные количества сообществ активного ила, приводящие к диверсификации нативного сообщества реки, а также некоторое количество органических веществ и соединений биогенных элементов, становящихся дополнительным источником питания для гидробиоценозов.

Экспериментальные исследования по определению влияния сбросов биологически очищенных сточных вод (БОСВ) на скорости самоочищения рек Десна, Пехорка, Сходня были проведены в летний период 2012 г. (табл. 7).

Таблица 7. Основные закономерности влияния очищенных сточных вод на гидробиоту

Показатель	Десна	Пехорка	Сходня
Разбавление стоками биомассы фитопланктона	1	1	1
Разбавление стоками биомассы зоопланктона	0	0	0
Прирост биомассы фитопланктона ниже выпуска	0	0	0
Прирост биомассы зоопланктона ниже выпуска	1	0	1
Увеличение числа видов фитопланктона ниже выпуска	1	1	0
Увеличение числа видов зоопланктона ниже выпуска	0	1	0
Увеличение размера особей фитопланктона на участке ниже выпуска	0	1	0
Увеличение размера особей зоопланктона на участке ниже выпуска	1	0	1
Изменение структуры фитопланктона на участке ниже выпуска (по Съерсену)	0	0	0
Изменение структуры зоопланктона на участке ниже выпуска (по Съерсену)	1	0	1
Самоочищение по БПК	0	1	1
Самоочищение по ХПК	0	1	1
Самоочищение по азоту общему	1	1	1

Примечание. 1 — выявлена положительная закономерность, 2 — выявлена отрицательная закономерность.

Результатом работы стала формулировка основных закономерностей влияния очищенных сточных вод на гидробиотические сообщества рек Десны, Пехорки и Сходни.

Существенными выводами являются прирост видового разнообразия и биомассы зоопланктона после сброса сточных вод, явный эффект очищения воды по органическому веществу (БПК) и общему азоту, что свидетельствует о существенности учета эффекта самоочищения при оценке допустимых нагрузок на водосборы рек – приемников биологически очищенных сточных вод.

Проведенные исследования позволили выделить ряд общих свойств, характерных для всех водоемов-приемников очищенных сточных вод.

1. Низкое содержание биомассы фитопланктона в активном иле обуславливает её низкое содержание в очищенной сточной воде. Поступление очищенных сточных вод, формирующих значительную часть речного потока, приводит к его разбавлению, а соответственно снижению концентрации биомассы фитопланктона.

2. Происходит увеличение биомассы зоопланктона. Значительная остаточная концентрация активного ила, сформированного преимущественно сообществами зоопланктона, в очищенной сточной воде примерно пропорциональна её объему. Следовательно, поступающая в водоприемник сточная вода увеличивает и биомассу зооценоза, и его видовое разнообразие.

3. Целесообразным представляется использовать для оценки состояния сообщества зоопланктона не индексы биоиндикации, а индексы самоочищения, что позволит прогнозировать в дальнейшем расположение выпусков очищенных вод.

Таким, образом, имеется возможность влиять на скорость самоочищения путем регулирования состава поступающей в реку очищенной сточной воды путем ряда специальных технологических приемов (Щеголькова и др., 2011).

Список литературы

- ГОСТ 17.1.1.01-77. Охрана природы. Гидросфера. Использование и охрана вод. Основные термины и определения.
- Гусева Т.В., Молчанова Я.П., Веницианов Е.В. Маркерные показатели оценки состояния водных объектов при малой антропогенной нагрузке (на примере р. Пры) // Водные ресурсы. 2001. Т. 28. № 31.
- Ежегодник качества поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГМС за 1994 год. Н. Новгород, 1995.
- Ежегодник качества поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГМС за 1995 год. Н. Новгород, 1996.
- Жукинский В.Н., Оксий О.П. Методологические основы экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1983. Т. 19, № 2. С. 59–67.
- Злышко А.С. Исследование загрязнения и самоочищающей способности экосистем малых водотоков урбанизированных территорий. Автореферат, 2013 г. 23 с.
- Кириллов В.В., Безматерных Д.М., Яныгина, Л.В., Третьякова Е.Ж., Кириллова Т.В. Котовицков А.В., Ермолаева. Факторы и показатели самоочищения реки Оби // Мат. Третьей Всерос. конф. «Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов», секция «Актуальные проблемы гидрологии, гидрофизики, гидрохимии, экологии и пути их решения», 2010 г. С. 137–140

- Комплексные оценки качества поверхностных вод / Под ред. А.М. Никанорова. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 139с.
- Набеева Э.Г.* Оценка восстановления и самоочищения разнотипных водных экосистем по показателям макрозообентоса. Автореферат, 2010 г. 24 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239с.
- Справочник по гидрохимии / Под ред. А.М. Никанорова. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 391 с.
- Тихомиров О.А., Тихомирова А.К., Киртичникова Н.В., Федорова Л.П., Сидорова Н.К.* Современное состояние аквальных комплексов заливов Иваньковского водохранилища // В сб.: Экологические аспекты изучения природной среды Тверской области. Тверь: Изд. Тверского госуниверситета, 1997. С. 16–32.
- Столковый словарь по охране природы / Под ред. В.В. Снакина. М.: Экология, 1995.
- Унифицированные методы исследования качества вод. М.: Изд-во СЭВ, 1977. Часть 3. С. 3–91.
- Федоров В.Д., Сахаров В.В., Левич А.П.* Количественные подходы к проблеме оценки нормы и патологии экосистем // Человек и биосфера. Вып. 6. 1982. С. 3–45.
- Щеголькова Н.М., Веницианов Е.В.* Охрана загрязненной реки: интенсификация самоочищения и оптимизация водоотведения. М.: РАСХН, 2011. 388 с.
- Щеголькова Н.М., Криксунов Е.А., Пушкарь В.Я.* Роль биологически очищенных вод в самоочищении городской реки (на примере р. Москвы). 2008. 8 с.
- Bere T.* The impact of sewage effluent and natural self-purification in the upper chinyika river below Hatcliffe sewage works, Harare, 2005. 52 p.
- Ghangrekar, Kharagpur.* Self purification of natural streams. Module 12, Lecture Number 15.
- Mala J., Maly J.* Effect of heavy metals on self-purification processes in rivers // Applied ecology and environmental research. 2009. 7(4). P. 333–340.

CONTAMINATION AND SELF-PURIFICATION OF SMALL RIVERS: PROCESSES, MONITORING AND CONSERVATION

E. Venitcianov, G. Adgienko, N. Shegolkova

Water problem institute of Russian academy of sciences, Moscow 117333, 3 Gubkina, eugen.y.venitsianov@gmail.com

Small rivers form the basis of hydrographic system and have a key hydro-ecological value. They are more vulnerable than medium and big rivers. In this article it is determined and described the priority groups of small rivers having the common typological features and representing the special interest:

- Rivers with indicating background value;
- Rivers under the intensive uncontrolled impact of runoff;
- Rivers of huge urban areas;
- Rivers receiving high volumes of wastewater discharges;

It is represented some approaches for studying of minor rivers conditions and also for the problem of their regulation during the exploitation. They are defined in the following parts:

1. General approaches for studying of minor rivers environmental status.
2. Self-purification and the problem of “background condition”.
3. Runoff problem.
4. Small rivers of urban zones.
5. Minor water bodies as receiving streams for wastewater.
6. Evaluation of self-purification of minor water bodies receiving domestic wastewater.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ ЖИВОТНЫМИ МЕЖДУ ВОДНЫМИ И НАЗЕМНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ В ДОЛИНАХ РЕК

М. В. Ермохин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: ecoton@rambler.ru*

В статье описываются основные методы для количественного измерения роли околоводных, гетеротопных и амфибиотических животных в переносе вещества и энергии из водных и наземных экосистем через границы вода – суша в долинах рек. Дана характеристика основных этапов исследования двух типов таких потоков между речными и наземными экосистемами: в системах ядро речного биоценоза — виды-сателлиты (крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae — ондатра и кулик-сорока) и вылет имаго гетеротопных насекомых (на примере стрекоз). Отдельное внимание уделено методам изучения потоков вещества и энергии, связанных с репродуктивной биологией амфибий в пойменных озёрах. Показаны методы выявления фенологических закономерностей процессов переноса вещества, методики количественных учётов организмов, пересекающих границу вода – суша, способы определения плодовитости амфибий и расчета массы половых продуктов, вносимых в водные экосистемы.

Ключевые слова: потоки вещества и энергии, фенология, динамика, методы, ондатра, кулик-сорока, Unionidae, стрекозы, амфибии.

Потоки вещества и энергии между водными и наземными экосистемами составляют важный элемент их функционирования. Эти обменные процессы протекают как правило через различные типы контурных участков биоценозов, через границы раздела вода – суша, вода – воздух, вода – дно и т.д. Кроме пассивного поступления вещества в водоёмы из наземных экосистем существуют не менее выраженные процессы его переноса в обратном направлении и рассеяния в наземных экосистемах. Несмотря на увеличивающийся интерес к таким взаимодействиям до настоящего времени относительно немного работ, посвященных их количественному измерению. Отчасти это обусловлено методическими проблемами, высокой стоимостью и трудоёмкостью при проведении полевых исследований.

Во второй половине XX в. были сформирован и активно реализуется методический аппарат по исследованию потоков вещества и энергии через границу раздела «вода – воздух» в различных типах пресноводных экосистем. Большинство публикаций по этой проблеме посвящено переносу вещества имаго гетеротопных насекомых, проходящих метаморфоз на поверхности воды озёр, рек и водохранилищ. В меньшей степени разработана методика количественного измерения процессов переноса вещества и энергии через границу вода – суша. Это обусловлено бóльшим биологическим разнообразием организмов, реализующих такой перенос, и необходимость специфических методов для каждого типа таких процессов.

Страйер с соавт. (2003), анализируя разнообразие функциональных возможностей экологических границ биоценозов, свел все их к шести типам взаимодействий: перенос (частичный), трансформация, абсорбция, отражение, нейтральные взаимодействия и амплификация (рис. 1). Применительно к рассматриваемым потокам вещества и энергии, формируемым животными между водными и наземными экосистемами, реально существующие и наиболее распространенные взаимодействия могут быть сведены к трем основным вариантам.

Наиболее широко распространенным, очевидно, следует признать частичный перенос вещества через границы вода – суша и вода – воздух. По такому принципу происходит поток вещества, возникающий при вылете из водоёмов имаго гетеротопных насекомых. Осуществляя метаморфоз на границе раздела сред, они, как правило, оставляют непосредственно на границе, либо вблизи нее, часть вещества, которое оказывается заключенным в экзувии личинки последнего возраста (у насекомых с неполным превращением) и (или) куколки (у насекомых с полным превращением). Причем это вещество не включается в поток, направленный в наземные экосистемы. Оно либо захоранивается в грунте вблизи уреза воды, либо возвращается в водную экосистему и включается в круговорот вещества внутри нее.

Второй тип взаимодействия на границах водных и наземных биоценозов — адсорбция — также достаточно широко распространен. Типичным примером такого функционирования границ можно при-

знать питание околотоводных хищных позвоночных гидробионтами. Такие хищники извлекают пищевые объекты из водной экосистемы, потребляют наиболее питательную (калорийную) часть вещества из их тел, но оставляют в прибрежной зоне скелетные структуры. Например, значительную часть рациона ондатры и кулика-сороки в весенне-летний период составляют крупные двустворчатые моллюски из семейства Unionidae. Полностью поедая мягкое тело моллюсков, эти хищники оставляют на берегу их раковины. Зимородок обыкновенный в период выкармливания птенцов добывает значительное количество молоди рыб, головастиков и сеголеток амфибий, насекомых и их личинок, обитающих в водных экосистемах. Непереваренные остатки (глочные зубы карповых рыб, относительно крупные кости рыб и амфибий, головные капсулы и другие сильно склеротизированные части тела насекомых и т.п.) отторгаются птенцами в виде погоек и накапливаются на дне гнездовой камеры.

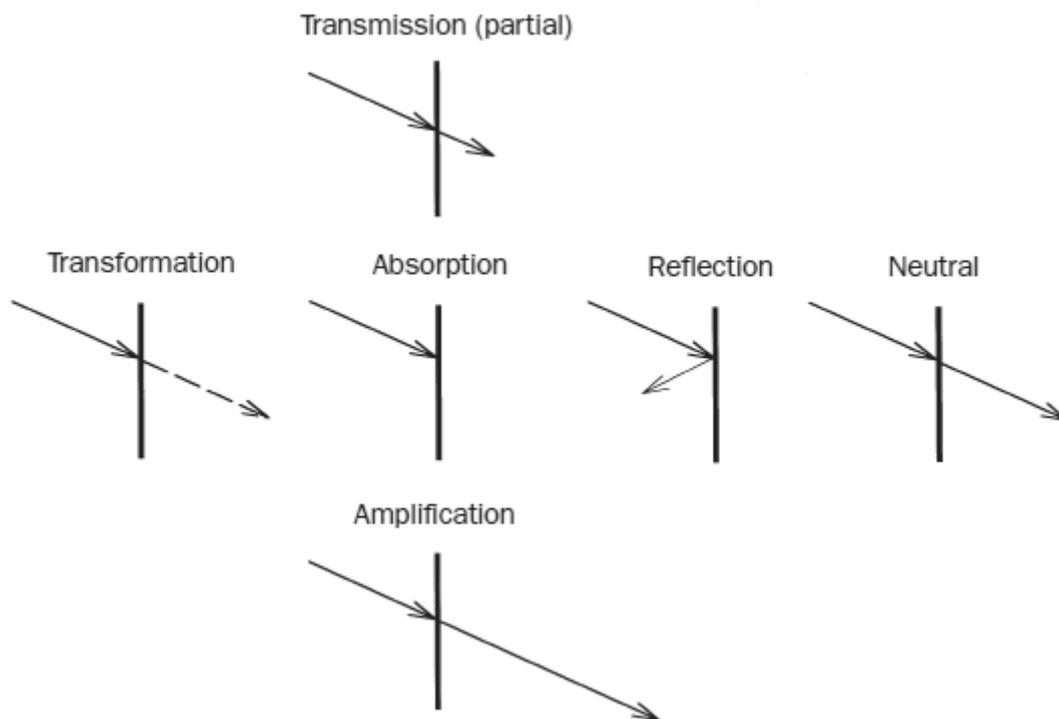


Рис. 1. Возможные виды активности организмов на экологических границах. Жирная вертикальная линия — граница; тонкие стрелки — через, в или из границ биоценозов. Длина стрелки указывает на величину потока (по Strayer et al., 2003).

Нейтральное перемещение вещества через границу вода-суша распространено реже и менее выражено количественно. Типичный пример такого перемещения — преднерестовая миграция зеленых лягушек из рода *Rana* (*Pelophylax*) от мест зимовки в руслах малых и средних рек к нерестовым водоемам в долине реки (к пойменным озёрам) и обратная миграция от нерестовых водоемов к зимовальным биотопам. Однако такие перемещения, как правило, не сопровождаются изменением количественных характеристик вещества и вряд ли могут быть существенной основой при построении балансовой модели взаимодействия между водными и наземными экосистемами.

Трансформация и амплификация, как типы функционирования границ, более характерны для гидрологических и геохимических взаимодействий водных экосистем и их окружения. Отражение проявляется в основном при перемещениях гидробионтов между ядром водной экосистемы и прибрежной зоны и обусловлено их биологическими ограничениями, отсутствием адаптаций к заселению биотопов за пределами водоёма (моллюски, рыбы и др. настоящие гидробионты) (Power, 1984, 1987; Power et al., 1989).

В данном сообщении будут рассмотрены методические основы количественного измерения потоков вещества и энергии между речными и наземными экосистемами, формируемые околотоводными хищниками (ондатрой *Ondarta zibethica* и куликом-сорокой *Haematopus ostralegus*) при питании их крупными двустворчатыми моллюсками семейства Unionidae), а также потоков, возникающих при вылете имаго стрекоз, проходящих метаморфоз на границе вода – суша. Кроме того, особое внимание будет уделено методам расчета внесения вещества в пойменные озёра амфибиями в период нереста и его выноса при расселении их сеголеток после прохождения метаморфоза.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗМЕРЕНИЕ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ АМФИБИЯМИ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

Количественный анализ роли амфибий в формировании потоков вещества и энергии между водными и наземными экосистемами относительно новое направление исследований. Всплеск интереса к данной проблеме произошел в середине прошедшего десятилетия (Beard et al., 2001; Regester et al., 2005, 2006, 2010; Semlitsch, 2008; Earl et al., 2011a, b; Earl, Semlitsch, 2012, 2013), а до этого было опубликовано всего четыре статьи по данной проблеме (Regester et al., 2005). В большинстве указанных выше исследований обращается внимание на необходимость сопряженного анализа как процессов выноса вещества амфибиями при расселении сеголеток после прохождения метаморфоза, так и процесса внесения вещества в водные экосистемы. Построение баланса между этими противоположно направленными процессами позволяет делать заключения о преобладании импорта вещества и энергии в наземные экосистемы или их поступления в водные, т.е. субсидирования (Romero, Strivastava, 2010).

Рассмотрим методические особенности исследований на основных этапах полевого сбора материала и его последующей камеральной обработки.

1. Выявление фенологических закономерностей в период нерестовых миграций наиболее массовых видов амфибий

Данный этап исследования включает прогнозирование календарной даты начала нерестовых миграций от мест зимовки половозрелых особей вида к нерестовым водоёмам. Для надежного прогноза необходимо знание фундаментальных термобиологических характеристик изучаемых видов, которые, как правило, постоянны и устойчиво воспроизводятся в течение ряда лет и, по сути, представляют собой константы. К таким константам относят значение биологического нуля, т.е. температуры среды (воды, почвы), при которой эти пойкилотермные животные выходят из состояния оцепенения после окончания зимовки.

В наших исследованиях такие величины были рассчитаны для каждого вида по исходным эмпирическим данным как средняя температура воздуха за предыдущие 10 сут. Как правило, полученная величина оказывается очень близка или даже совпадает с температурой в поверхностном слое воды (до глубины 0.5 м) в нерестовых биотопах амфибий, а также с температурой почвы на глубине зимовки наземных видов амфибий (у *P. fuscus* — на глубине 2–2.5 м) (Ермохин и др., 2013а).

Нерестовые миграции амфибий в водоёмы Саратовской области начинаются обычно в первой декаде апреля (табл. 1) (Ермохин и др., 2013б). Однако, учитывая погодно-климатические тренды первого десятилетия XXI в. (Коломыц, 2003; Левицкая и др., 2009; Araujo et al., 2006; Corn, 2003, 2005; Hartel, 2008) возможен сдвиг этой фенологической фазы на более ранние сроки. Последовательность прибытия отдельных видов определяется их термобиологическими особенностями в период выхода из гибернационного состояния.

Таблица 1. Даты, продолжительность и температурные условия в начале нерестовых миграций массовых видов бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская обл.)

Параметры	Популяции		
	оз. Садок (2010–2013)	оз. Лебяжье (2009, 2010, 2012, 2013)	оз. Кругленькое (2011–2013)
<i>Pelobates fuscus</i>			
Дата начала миграции	<u>9.04 ± 5</u> 2.04–15.04	<u>7.04 ± 5</u> 31.03 – 11.04	<u>11.04 ± 3</u> 9.04–14.04
Температура воздуха, °С	<u>9.4 ± 1.2</u> 8.3 – 11.5		
Температура воды, °С	<u>4.5 ± 1.6</u> 2.0 – 6.1	<u>4.7 ± 0.7</u> 4.0 – 5.3	<u>3.7 ± 0.9</u> 2.5 – 4.6
Продолжительность, сут.	<u>30 ± 2</u> 28 – 31	<u>36 ± 8</u> 28 – 47	<u>28 ± 2</u> 27 – 31
<i>Rana ridibunda</i>			
Дата начала миграции	<u>20.04 ± 6</u> 14.04 – 25.04	<u>30.04 ± 1</u> 28.04 – 1.05	<u>1.05 ± 2</u> 29.04 – 4.05
Температура воздуха, °С	<u>8.9 ± 5.4</u> 3.8 – 16.3		
Температура воды	<u>8.9 ± 5.4</u> 3.8 – 16.3	<u>10.7 ± 1.5</u> 9.9 – 12.4	<u>13.3 ± 3.4</u> 9.3 – 16.6
Продолжительность, сут.	<u>21 ± 3</u> 18 – 23	<u>12 ± 2</u> 10 – 14	<u>10 ± 3</u> 6 – 12

Таблица 1. (продолжение)

<i>Bombina bombina</i>			
Дата начала миграции	19.04 ± 3 16.04–23.04	20.04 ± 2 18.04 – 22.04	17.04 ± 1 16.04–18.04
Температура воздуха, °С	8.6 ± 3.5 4.6 – 11.4		
Температура воды, °С	8.8 ± 2.8 5.6 – 10.9	16.3 ± 1.6 15.3 – 18.1	15.1 ± 2.3 12.9 – 18.2
Продолжительность, сут.	18 ± 4 13 – 22	20 ± 3 17 – 23	20 ± 4 17 – 24

Примечание. В числителе — средняя арифметическая и стандартное отклонение, в знаменателе — размах варьирования (min – max).

Исходные данные для приближенных расчетов могут быть получены из архивов погоды по ближайшей к месту проведения исследований метеорологической станции (см., например, базу данных сайта «Расписание погоды»: <http://rp5.ru>). Более надежные результаты даёт измерение температуры воздуха непосредственно вблизи исследуемых водоёмов с помощью автоматических устройств (логгеров), регистрирующих температуру и влажность воздуха через заданные промежутки времени. В наших работах измерения проводили 8 раз в сутки с интервалом в 3 ч и были синхронизированы по времени с ближайшей метеостанцией. Температуру почвы на глубине ниже границы промерзания почвы и воды в нерестовом водоёме на глубине откладки икры можно измерять с помощью портативных устройств — термохроноров, устанавливая настройки этих приборов, синхронизированные с логгерами и с ближайшей метеостанцией.

Точный прогноз даты начала нерестовых миграций массовых видов амфибий важен для определения сроков установки ловушек, предназначенных для их количественного учёта. Ловчие устройства должны быть установлены вокруг исследуемого водоёма не позднее, чем за 2–3 сут. до начала миграции, что позволит избежать существенных искажений в определении количества вещества, вносимого в нерестовый водоём с половыми продуктами амфибий.

2. *Второй этап исследования заключается в учёте численности половозрелых особей в период миграции от мест зимовки в нерестовый водоём (с учётом транзита видов, зимующих в реках, в удалённые от русла пойменные озёра)*

Стандартным для количественного учёта амфибий, мигрирующих в нерестовые водоёмы, в умеренных широтах Евразии и Северной Америки, считается метод прямолинейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003). Заборчик представляет собой короткое ограждение, возвышающееся над поверхностью субстрата не менее, чем на 0.4–0.5 м. Это ограждение направляет животных, передвигающихся по поверхности почвы в ловушки, расположенные на его концах.

В качестве ловушек обычно используют ловчие цилиндры глубиной не менее 0.5 м. Существуют различные способы их изготовления, но наиболее дешёвым и приемлемым по трудоёмкости можно считать изготовление их из ведер объёмом не менее 10 л или двух полиэтиленовых бутылок объёмом 5 л каждая. В последнем случае, у одной из бутылок обрезается вершина и дно, а у второй только вершина. После этого полученный из первой бутылки цилиндр и «стакан» из второй бутылки соединяются между собой клейкой лентой. Затем от вершины одной из бутылок отрезается её верхняя часть. Полученный усечённый конус вставляется сверху цилиндра таким образом, чтобы его узкая часть была направлена вниз, а край широкой части располагался на 3–5 см ниже края цилиндра; в таком положении деталь закрепляется клейкой лентой. Таким образом в ловчём цилиндре создаётся вкладыш-ограничитель, который, с одной стороны, препятствует выползанию из ловушки амфибий, способных подниматься по его стенкам, а с другой ограничивает возможности хищных млекопитающих к использованию амфибий, попавших в ловушку в качестве кормовых объектов. Вершину второй бутылки лучше сохранить с навинченной на неё пробкой для использования в качестве крышки в период, когда ловушки не используются. Например, между датой окончания нерестовых миграций и до начала выхода и расселения из водоёма сеголеток после метаморфоза.

В качестве материала для изготовления заборчика обычно используют полиэтилен, который закрепляют на колышках высотой, по крайней мере, на 0.2 м больше, чем ширина ленты материала, из которого он изготовлен. Заборчики устанавливают в канавку глубиной 0.2 м вырытую в почве лопатой или мотыгой. После установки канавку закапывают, грунт выравнивают, убирают препятствия для перемещения животных (крупные камни, коряги, старую траву и т.д.) на расстоянии 0.5 м с каждой стороны заборчика. При установке линий заборчиков вокруг нерестового водоёма важно учиты-

вать уровень воды в период его максимального наполнения. Заборчики должны быть установлены выше уровня этой линии, для того, чтобы избежать затопления паводковыми водами.

Ловчие цилиндры устанавливаются у края заборчика без зазора между их краем и поверхностью полиэтилена. На каждый заборчик обычно используется четыре ловчих цилиндра (по два с каждой стороны). Однако для учёта сеголеток достаточно и двух цилиндров на заборчик, установленных со стороны водоёма.

В период учёта амфибий ловушки осматривают ежедневно до полудня, чтобы избежать гибели животных от обезвоживания или перегрева. Однако весной при дневной температуре воздуха ниже +20°C этот промежуток времени может быть увеличен до 2–3 сут., но не более. В период эксплуатации ловушек необходимо регулярно или по мере необходимости удалять со дна воду после ливней, а также насекомых и др. животных, случайно попавших в них.

Отловленных амфибий обрабатывают в день отлова, желательно непосредственно вблизи водоёма. При необходимости транспортировки в лабораторию их помещают в закрывающиеся крышкой пластиковые боксы и транспортируют в условиях, не допускающих их перегрева.

Продолжительность учётов в период нерестовых миграций в европейской части РФ у большинства видов обычно охватывает период от 2 до 7 недель (см. табл. 1). Учёты заканчивают через неделю после прохождения последней самки с икрой в нерестовый водоём.

В большинстве современных руководств по учётам амфибий в нерестовый период в качестве стандартного метода рекомендуется полное огораживание заборчиками с ловчими цилиндрами нерестового водоёма (Корн, 2003). Данная рекомендация вполне реализуема для небольших водоёмов в условиях низкой численности популяций большинства видов амфибий, которая, как правило, наблюдается в ландшафтах со значительной антропогенной трансформацией, характерных для многих регионов Западной Европы и Северной Америки (Hels, 2002; Eggert, 2004; Džukić et al., 2005; Eggert et al., 2006). В условиях европейской части России многие виды бесхвостых амфибий до сих пор сохранили очень высокий уровень численности (Банников, Денисова, 1956; Елисеева, 1967; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999; Шляхтин и др., 2005; Вершинин, 2007; Пестов и др., 2007; Ермохин, Табачишин, 2010; Корзиков, Ручин, 2013). Поэтому возникает ряд существенных проблем, трудно разрешимых при использовании полного огораживания водоёма. Например, в пределах юго-востока европейской части России, популяции многих видов бесхвостых амфибий характеризуются относительно высокой численностью. Так, например, чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*), лягушка озёрная (*Rana ridibunda*), жерлянка краснобрюхая (*Bombina orientalis*), нерестящиеся даже в небольших пойменных озёрах (площадью 1–3 га) в долинах рек бассейна Дона, достигают численности в тысячи половозрелых особей на водоём. Тогда как сеголетки этих видов, мигрирующие из нерестового водоёма в наземные биотопы после прохождения метаморфоза, могут достигать численности уже несколько десятков тысяч особей на водоём (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011). Полное огораживание нерестового водоёма в таких условиях, особенно в период прохождения пика миграции сеголеток, приводит к получению гигантских выборок. Такой объём материала не позволяет проводить его полноценную обработку в полевых условиях (минимально включающую подсчет числа особей, определение видовой принадлежности, измерение линейных размеров и весовых характеристик, индивидуальное мечение). Оптимально возможный объём обрабатываемого в течение светового дня материала по данным авторов составляет не более 300 особей на одного исследователя.

Второе обстоятельство, ограничивающее применение полного огораживания нерестовых водоёмов, — высокая стоимость и трудоемкость изготовления, установки и эксплуатации линий заборчиков с ловчими цилиндрами. Данная особенность ведет, по крайней мере, к двум следствиям: 1) исследователь вынужден ограничить количество водоёмов, изучаемых в течение конкретного сезона; 2) на стадии планирования работ из рассмотрения оказываются исключенными нерестовые водоёмы с большим периметром (от нескольких сотен метров и более). Такой, очевидно, «искусственный» подход к выбору модельных водоёмов и ограничение их количества, не обусловленные биологическими критериями, могут привести к получению искаженной оценки состояния исследуемых популяций, их репродуктивного потенциала и особенностей воспроизводства. Поэтому представляется необходимым произвести оптимизацию метода полного огораживания нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами.

Поэтому в таких условиях целесообразно использование метода частичного огораживания водоёма (Ермохин, Табачишин, 2011б). Реализация этого метода включает расчёт абсолютной численности размножающейся части популяции (или сеголеток, расселяющихся в наземные биотопы после прохождения метаморфоза) на основании учётных данных по части популяции, прошедшей через

створы заборчиков. Расчетная величина абсолютной численности может быть получена как сумма площадей фигур, заключенных на графике динамики интенсивности миграции амфибий по контуру нерестового водоёма (рис. 2).

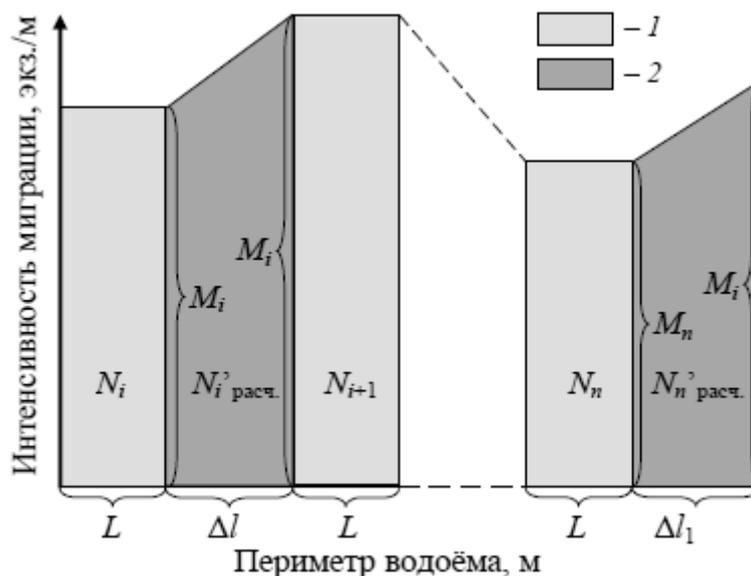


Рис. 2. Геометрический метод расчета численности взрослых земноводных, мигрирующих в нерестовый водоём и сеголеток, расселяющихся из нерестового водоёма в наземные биотопы, при использовании стандартных заборчиков: 1 — площадь прямоугольника со сторонами — длина заборчика (L , м) и интенсивности миграции (M_i, M_{i+1}, \dots, M_n , экз./м) (= численности сеголеток, прошедших через створ заборчика и учтенных в ловчих цилиндрах (N_i, N_{i+1}, \dots, N_n , экз.)); 2 — площадь трапеции, высота которой — шаг установки заборчика (Δl , м), а основания — интенсивность миграции сеголеток через створы соседних заборчиков (= расчетной численности сеголеток, прошедших между заборчиками ($N_i^{\text{расч.}}, \dots, N_n^{\text{расч.}}$, экз.))

Этот метод обладает уровнем точности сопоставимым с результатами абсолютного учета при полном огораживании водоёма, но при значительно меньших материальных затратах. Сравнительный анализ этих двух методов позволяет сформулировать следующие рекомендации по его использованию: Наиболее высокий уровень сходимости результатов расчета численности с истинными значениями достигается при использовании стандартных заборчиков длиной 10 м. Увеличение длины заборчика заметно снижает уровень точности учета, а также значительно увеличивает стоимость и трудоемкость полевых работ.

Относительная погрешность учета численности не более 5% по сравнению с истинными значениями достигается при критической величине шага установки стандартных заборчиков равной 40 м, а 10% — при 60 м.

Количество заборчиков минимально необходимое для проведения учетов земноводных на малых нерестовых водоёмах (с периметром менее 150–200 м) составляет 5 штук. Уровень относительной погрешности учета численности не более 5 и 10% от истинных значений достигается при облавливаемой стандартными заборчиками доле периметра водоёма не менее 20 и 15% соответственно.

Временная динамика интенсивности миграции сеголеток амфибий из нерестовых водоёмов наиболее точно отражается при проведении анализа суммарных значений численности особей с временным шагом 10 сут. или, в крайнем случае, 7 сут. Абсолютная сходимость расчетных результатов численности с истинными достигается при установке стандартных заборчиков с шагом 10 м. При данном варианте установки заборчиков допустимо представление учетных данных с любым временным шагом в диапазоне от 1 до 10 сут.

3. Определение соотношения полов в исследуемых локальных популяциях и средних размерно-весовых характеристик самок (в т.ч. выявление доли самок, не выметавших половые продукты)

Определение пола взрослых амфибий в период размножения обычно не вызывает серьезных трудностей, поскольку в это время в наибольшей степени проявляются их вторичные половые признаки (развитие брачных мозолей и т.п.). Анализ соотношения полов и определение доли самок в популяции необходимо для корректного расчета их общей численности при частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками. Не менее важен этот показатель для определения условий, в кото-

рых существовала популяция до начала периода исследований, поскольку при отклонении этих условий от нормы для вида возникает дисбаланс полов. У амфибий, в таких условиях, как правило, преобладает пол отличающийся большими размерами (у большинства видов бесхвостых амфибий — самки). В феминизированных популяциях дисбаланс полов ведет к тому, что часть самок покидают водоём, не выметав икру. В изученных нами популяциях чесночницы обыкновенной доля таких самок невелика и составляет не более 2–3%. Однако для построения баланса между процессами поступления и выноса вещества из водоёмов эта особенность должна быть учтена при расчетах.

Для проверки гипотезы о различии соотношении полов в популяции от 1 : 1 обычно требуется выборка около 100 экз. каждого вида в сутки. Если отловлено меньшее количество особей, то для анализа используются все особи. Кроме определения пола устанавливают также длину тела особи от кончика морды до отверстия клоаки (SVL, мм). Длину измеряют штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Массу тела половозрелых определяют с точностью до 0.1 г.

4. Определение плодовитости самок (число яиц в кладке или в яичниках на момент прибытия в нерестовый водоём) и расчет количества сухого вещества и энергии, вносимых в водную экосистему с половыми продуктами

Плодовитость самок амфибий отличается значительной вариабельностью и может в локальных популяциях конкретного вида и в различные годы существенно отличаться. Ключевыми факторами, которые оказывают влияние на число яиц в кладке, считаются размерно-весовые параметры самки, условия зимовки, а также погодные условия года, предшествующего нересту. Стандартными методами определения плодовитости самок амфибий считаются полный подсчет числа яиц в кладке уже отложенной в нерестовом водоёме, а также полный подсчет числа яиц в яичниках самки. Обе методики имеют преимущества и недостатки. В первом случае редко удается установить параметры самки, отложившей кладку. Это ограничивает возможности дальнейшего использования материала для выявления закономерностей определения плодовитости. При использовании второй методики неизбежна гибель особи, которая нежелательна, особенно при низкой численности популяции и планировании долговременных исследований.

Обычно при определении плодовитости самок амфибий производят полный подсчет числа яиц в кладке или в яичниках. Однако у видов с «взрывным» типом нереста неплохие результаты дает также частичный подсчет фрагмента половых продуктов, содержащего 25–50 яиц с определением сухого веса одного яйца в этом фрагменте, сухого веса всей кладки (яичников) и последующим расчетным определением числа яиц во всей кладке. Относительное отклонение результатов такого метода с контрольными значениями, получаемыми при полном подсчете, составляет в среднем 1.5% (не более 4.5%) (Ермохин и др., 2014).

Для снижения ущерба численности популяции целесообразна разработка расчетного метода определения плодовитости самок амфибий на основе регрессионных моделей. Такие модели, очевидно, должны включать как размерно-весовые параметры самки, так и параметры, описывающие зависимость активности данного вида от погодных условий года, предшествующего нересту (количество суток с условиями температуры и влажности пригодными для активной жизнедеятельности и питания амфибий). Для наземных видов (чесночницы, жабы, бурые лягушки, тритоны и т.д.) погодные условия в теплое время года, а также условия зимовки, могут оказывать существенное влияние на число яиц в кладке и массу половых продуктов.

5. Установление фенологических закономерностей в период метаморфоза и расселения сеголеток (разработка методики прогнозирования даты начала выхода сеголеток)

Прогнозирование календарной даты начала расселения сеголеток амфибий из водоёма в наземные биотопы или миграции их к местам зимовки также важно для планирования их учёта. Она определяется, как и у многих других пойкилотермных животных, температурными условиями, в которых происходит развитие головастика. Для её корректного определения необходима информация о значении биологического нуля. Эта константа требуется при расчете суммы эффективных температур, требующихся для развития головастика до стадии метаморфоза. Эффективная температура рассчитывается как разность между фактической среднесуточной температурой воды в местах развития головастика и значением биологического нуля. Наиболее точно на начальном этапе исследований эта величина может быть определена для видов, ведущих преимущественно наземный образ жизни и характеризующихся «взрывным» типом нереста (explosive breeders). К таковым относятся чесночницы, жабы, бурые лягушки. Для них характерен относительно компактный по времени период размножения в водоёме, после которого они возвращаются в наземные экосистемы. Сумма эффективных температур обычно варьирует в небольших пределах и в некоторой степени зависит от погодных усло-

вий конкретного года. Например, у чесночницы обыкновенной она составляет в среднем около 900 градусо-сутки и достигается за период развития от 82 до 104 сут.

6. Учёт численности сеголеток амфибий

Учёт численности сеголеток амфибий, покидающих нерестовый водоём, производится также методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами. Однако следует отметить, что в отличие от периода весенних нерестовых миграций они должны быть установлены не далее 1.5–3 м от уреза воды. Это необходимо, чтобы исключить закапывание сеголеток некоторых наземных видов амфибий (например, чесночниц) вблизи водоёма и избежать их недоучёта. Ловушки следует осматривать ежедневно. Все отловленные сеголетки должны быть подсчитаны. Выборка около 100 особей каждого вида в сутки должна быть отобрана, а все особи из нее измерены и взвешены с точностью до 0.01 г. У видов с половым диморфизмом по размерно-весовым характеристикам должен быть определен пол. Отловленных особей после подсчета и взятия необходимых выборок выпускают на противоположную сторону заборчика.

7. Разработка методики неинвазивного определения пола сеголеток различных видов амфибий, развивающихся в исследуемом водоёме

На начальном этапе исследований целесообразна разработка неинвазивной методики определения пола. В дальнейшем это позволит избежать влияния исследователя на численность популяции. Обычно для разработки такой методики требуется использование статистических методов распознавания образов, например, дискриминантного анализа.

На основании проведенных исследований представляется очевидным следующий алгоритм проведения исследования динамики половой структуры сеголеток *P. fuscus*, включающий несколько этапов. На первом этапе из популяции берется небольшая выборка (25–30 сеголеток), которая выступает в качестве обучающей. Пол этих особей определяется на основании анализа структуры гонад при вскрытии.

Затем, на основе длины и массы тела особей из обучающей выборки рассчитываются параметры дискриминирующих функций для самцов и самок. Данные функции могут быть использованы для диагностики пола последующих выборок сеголеток, отловленных в течение следующей недели. У сеголеток из этих выборок пол определяют, решая канонические уравнения, подставлением в них значений длины и массы тела конкретных особей. Например, полученная нами каноническая функция для сеголеток *P. fuscus* из популяции озера Кругленькое имела вид:

$$D_3 = 34.509 - 0.718 SVL - 1.623 W \quad (R = 0.82; \chi^2 = 24.50, P < 0.001; \text{контрольная точка } 0.40), \text{ где } SVL \text{ — длина тела, } W \text{ — масса тела.}$$

Пол сеголеток устанавливается по величине апостериорной вероятности (необходимые процедуры расчета по известным параметрам классифицирующих функций реализованы в пакете MS Excel (модуль Attestat) (Гайдышев, 2001)). В редких случаях при уровне апостериорной вероятности ниже 0.65 надежное неинвазивное определение пола данной особи не представляется возможным, поэтому для таких экземпляров требуется вскрытие и анализ структуры гонад (необходимость применения анатомических методов при данном подходе возникает только для 7–14 особей из 100) (табл. 2).

Таблица 2. Оценка качества дискриминации одномерных и двумерных функций при определении пола сеголеток *P. fuscus* популяции озера Кругленькое методами самопроверки и кросс-проверки

Показатели и функции	Лямбда Уилкса	Качество дискриминации, %						
		F	Самопроверка			Кросс-проверка		
			Пол		Все	Пол		Все
			♂♂	♀♀		♂♂	♀♀	
SVL	0.41	$F_{1,23}=33.05, P<0.001$	100	88	92	$\frac{78}{67-89}$	$\frac{91}{87-100}$	$\frac{86^*}{80-96}$
W	0.44	$F_{1,23}=28.81, P<0.001$	78	88	84	$\frac{91}{78-100}$	$\frac{82}{97-94}$	$\frac{85}{72-96}$
D	0.32	$F_{2,22}=22.50, P<0.001$	89	88	88	$\frac{92}{78-100}$	$\frac{88}{87-89}$	$\frac{89}{84-92}$

Примечание: * — N = 100 экз. (4 контрольных выборки по 25 экз.); в числителе — средняя доля правильно классифицированных особей, в знаменателе — размах варьирования этого показателя в различных контрольных рандомизированных выборках.

По истечении недели с начала миграции сеголеток *P. fuscus* из нерестового водоема необходима повторная выборка, характеризующая вторую временную страту, для которой рассчитываются

параметры отдельных классифицирующих функций. Учитывая высокую межгодовую и межпопуляционную вариабельность размерно-весовых характеристик сеголеток *P. fuscus* может быть рекомендовано только интерполяционное использование полученных ранее классифицирующих функций (относительно диапазона длины и массы тела сеголеток).

Использование дискриминантного анализа для неинвазивной диагностики пола сеголеток *P. fuscus* имеет определенные перспективы. Очевидные преимущества, возникающие при реализации этого методического подхода, особенно важны при проведении многолетних мониторинговых исследований на конкретных популяциях и позволяют снизить искажающее воздействие изъятия больших выборок на численность модельных популяций.

8. Анализ половой и размерно-весовой структуры когорты сеголеток в период выхода из нерестового водоёма необходим в течение всего периода их расселения из водоёма

Поскольку отмечаются существенная вариация этих параметров. Так, например, длина тела сеголеток чесночницы обыкновенной варьирует в различных локальных популяциях варьирует в широком диапазоне от 10 до 44 мм, а масса тела — от 0.5 до 9 г.

9. Получение модели зависимости сухого веса тела сеголеток от их размерно-весовых характеристик в живом состоянии

Данная процедура требует взятия небольшой выборки из популяции (30–50 особей каждого пола при наличии полового диморфизма). Сухой вес определяют общепринятыми методами, высушивая в сушильном шкафу при температуре не более 90°C до постоянного веса. Анализируют корреляцию между размерными и весовыми характеристиками, а затем рассчитывают параметры регрессионного уравнения. В дальнейшем используют полученное уравнение для определения сухого веса сеголеток.

10. Расчёт потока вещества и энергии из нерестового водоёма в наземные биотопы

Величину потока вещества получают, рассчитывая ежесуточное его внесение в систему в период нереста. Для этого используют полученную ранее информацию о количестве самок, пришедших на нерест в течение суток, их средней длине и массе тела. Размерно-весовые параметры подставляют в регрессионное уравнение зависимости плодовитости от длины (массы) тела самки.

Следует отметить, что для всех вычислений используют только значения сухого веса половых продуктов, поскольку живой вес амфибий подвержен существенным колебаниям из-за потерь воды через кожные покровы (прижизненные колебания могут достигать 30% от массы тела). Поскольку средние размеры самок, приходящих на нерест могут варьировать, лучше использовать этот параметр, рассчитанный посуточно.

Сухой вес сеголеток также определяют либо, исходя из среднесуточных значений, полученных из взятых при учёте выборок, либо решая соответствующие регрессионные уравнения, подставляя в них среднюю длину тела особей, прошедших через створ заборчиков в течение суток. При наличии полового диморфизма (обзор методов оценки дан в нескольких публикациях (Lovich, Gibbons, 1992; Monnet, Cherry, 2002)) создают независимые уравнения для каждого пола).

11. Построение балансовой модели соотношения вещества и энергии, поступивших в водоём с половыми продуктами и вынесенных из него с расселяющимися сеголетками

Баланс между этими двумя потоками вещества может существенно различаться в годы с различными погодными условиями. Так, выход сеголеток может полностью отсутствовать из водоёмов с гидропериодом, недостаточным для завершения головастики. При пересыхании озёр в первой половине лета наблюдается исключительно субсидирование водной экосистемы органическим веществом и энергией. Кроме того, заметно меньшие количественные характеристики выхода сеголеток амфибий наблюдаются в водоёмах, имеющих сформированный ихтиоценоз. Массовая гибель отложенной амфибиями икры происходит также в мелководных водоёмах при позднем и продолжительном с ночными атмосферными заморозками (с температурой воздуха в приземном слое ниже –5°C) во второй половине апреля – начале мая.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗМЕРЕНИЕ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ В СИСТЕМАХ ВИДЫСАТЕЛЛИТЫ (ОНДАТРА, КУЛИК-СОРОКА) – КРУПНЫЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ

Околоводные хищники в речных экосистемах относительно немногочисленны, но могут оказывать значительное влияние на ход обменных процессов между экосистемами. Для обозначения роли таких организмов С.С. Шварцем (1971) было предложено понятие «вид-сателлит». Они не входят в функционально единое ядро биоценоза, которое состоит из немногих видов, определяющих его место и сущность в биосфере. Изменение численности или состава таких видов не изменяет облик биоцено-

за и функциональный статус, но само их существование повышает эффективность биогеохимической работы, суть которой определяется свойствами конкретного биогеоценотического ядра.

В пресноводных экосистемах ядро биогеоценозов часто составляют седиментаторы взвесей, в том числе крупные двусторчатые моллюски из семейства Unionidae (Жадин, 1933, 1952; Алимов, 1982). К наиболее значимым потребителям унионид в реках юго-востока европейской части России относятся ондатра (*Ondatra zibetica* L.) и кулик-сорока (*Haematopus ostralegus longipes* Buturlin). При этом пищевые предпочтения обоих видов хорошо известны и сходны в пределах всего ареала (Лавров, 1957; Goss-Custart, Sutherland, 1984; Ондатра ..., 1993; Чашухин, 1997 и мн. др.), однако количественных исследований роли моллюсков в их питании ранее не проводилось.

Исследование потоков вещества и энергии, возникающих при питании околотовдными хищниками, например, ондатрой и куликом-сорокой, включает реализацию следующих этапов.

1. Картирование семейных (гнездовых) участков исследуемых видов в русле реки (Карасева, Телицына, 1996).
2. Очистка берегов на модельных участках от остатков раковин моллюсков на прошлогодних (или многолетних) кормовых столиках.
3. Взятие выборки из популяций моллюсков за пределами исследуемых участков (из лакун между ними) для получения модели зависимости сухого веса мягкого тела моллюсков от длины раковины (хотя бы на уровне рода).
4. Определение сроков начала питания хищников моллюсками (определяется датами установления порогового значения температуры воды, при котором моллюски появляются на поверхности грунта после зимы; обычно после окончания паводка, реже раньше)
5. Учёт и сбор раковин моллюсков на кормовых столиках (еженедельно, еженедекадно или ежемесячно), сопровождающийся измерением параметров столиков (протяжённость вдоль уреза воды участков, на которых собственно происходил вынос моллюсков из водной экосистемы на берег).
6. Видовое определение моллюсков по раковинам (у перловиц для этого достаточно левой створки раковины), установление возраста (линии остановки роста на наружной поверхности раковины и на поверхности отпечатков мускулов замыкателей).
7. Создание моделей зависимости массы мягкого тела моллюсков от длины раковины на основании анализа выборок моллюсков из биотопов близких к кормовым объектам исследований.
8. Расчёт потока вещества и энергии при выносе моллюсков хищниками из русла реки.

Картирование семейных участков ондатры и кулика-сороки проводят по изолированным группам кормовых столиков (Карасева, Телицына, 1996). В апреле с берега удаляют все пустые раковины моллюсков во избежание учета особей, потребленных в предыдущие годы. Кормовые столики удобнее регистрировать и наносить на карту при перемещении по руслу реки с лодки. Раздельно собирают все раковины моллюсков, съеденных ондатрой и куликом-сорокой. Для последующих расчетов интенсивности потока вещества и энергии измеряют протяжённость кормовых столиков вдоль берега с точностью до 0.1 м. Для идентификации видов моллюсков сохраняют левую створку перловиц (родов *Crassiana*, *Tumidiana* и *Unio*) и обе створки беззубок (*Pseudanodonta*, *Anodonta*, *Colletopterum*). Сухой вес мягкого тела моллюска рассчитывают по длине раковины, используя регрессионные уравнения, связывающие данный показатель с длиной раковины (табл. 3) (Ермохин, 2008). Данные уравнения применимы только для реконструкции веса тела среднестатистического моллюска при выборке не менее 10 экз. Ошибка вычислений в этом случае не превышает 5–10%, что вполне допустимо в биологических исследованиях.

Таблица 3. Регрессионные уравнения зависимости сухого веса (W_d) мягкого тела перловиц и беззубок от длины раковины (L)

Таксон	N, экз.	lim, мм	Уравнение	R^2	r	p
<i>Crassiana</i>	104	32–88	$W_d = -3.0417 + 0.0789 * L$	0.866	0.93	<0.00001
<i>Tumidiana</i>	58	33–103	$W_d = -3.3514 + 0.074 * L$	0.697	0.84	<0.00001
<i>Unio</i>	38	48–106	$W_d = -4.177 + 0.0844 * L$	0.667	0.82	<0.00001
<i>Colletopterum</i>	31	62–128	$W_d = -3.0873 + 0.068 * L$	0.548	0.74	0.000002
<i>Pseudanodonta</i>	38	44–100	$W_d = -1.4682 + 0.051 * L$	0.488	0.75	0.05
Сем. Unionidae	269	32–128	$W_d = -2.5094 + 0.066 * L$	0.672	0.82	<0.00001

Калорийность мягкого тела принимают равной 5 ккал/г сухого вещества (Алимов, Шадрин, 1977). Вес раковины при расчете потоков вещества и энергии не учитывают, поскольку они после съедания мягкого тела моллюска возвращаются в водоем во время паводка.

Для оценки потоков вещества и энергии применяют три способа расчета. Отношение числа особей, веса и потока энергии к единице протяженности кормового столика (экз./м, г сухого вещества/м, ккал/ м соответственно) позволяет количественно характеризовать процесс лишь на тех участках границы вода-суша, где он реально происходит. Величина вещественно-энергетических показателей, отнесенная к одному семейному или гнездовому участку, дает представление о внутривидовых различиях пищевой активности. Величина потока, отнесенная к единице протяженности русла реки (экз./км русла, г/км русла и ккал/км русла), позволяет сравнивать различные потоки вещества и энергии между речными и наземными экосистемами (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика трансграничных потоков вещества и энергии в системах вид-сателлит (ондатра и кулик-сорока) — ядро речного биоценоза (Unionidae)

Год	Количество исследованных семейных участков	N			B (сух. вес)			E		
		экз./м кормового столика	экз./участок	экз./км русла	г/м кормового столика	г/участок	г/км русла	ккал/м кормового столика	ккал/участок	ккал/км русла
ондатра на р. Медведица										
2003	20	214±23	283±34	164	398±56	493±74	286	1990±278	2457±364	1424
2004	16	264±38	375±27	174	412±62	579±54	269	2058±309	2888±272	1339
2005	18	386±46	585±82	305	765±84	973±95	508	3825±463	4864±562	2538
ондатра на р. Терешка										
2005	7	44±12	110±42	31	75±18	177±70	50	374±91	884±349	247
кулик-сорока на р. Медведица										
1997	1	7	428	61	6	348	50	28	1742	249
1998	3	6±2	1924±1722	56	15±4	1914±1239	56	75±16	9572±6194	280
2005	2	5±2	540±339	16	10±4	1256±743	36	43±14	5530±2964	160

Численность ондатры и кулика-сороки в период исследований может существенно варьировать. На изменения численности оказываются влияние в том числе доступность белковых кормов и плотность размещения участков в русле реки. Последний фактор создает основу для возникновения эпизоотий. Поэтому плотность ондатры в русловых биотопах конкретной реки может обличаются в различные годы почти в 10 раз. В 2000-х гг. в среднем течении р. Медведицы численность ондатры составляла 4.6–5.2 пар/10 км русла, а в начале 2010-х гг. упала до 0.5 пар/10 км. Реки со стабильно низкой численностью крупных двустворчатых моллюсков, например, р. Терешке (правый приток Волги, Саратовская обл.) численность стабильно низка — только 2.8 пары/10 км русла. Количество гнездящихся пар кулика-сороки обычно не превышает 1 пары на 10 км русла, что сопоставимо с данными В.П. Белика (1998) в нижнем течении Медведицы.

Биотопическая приуроченность кормовых столиков ондатры и кулика-сороки, позволяет дифференцировать их, причем потоки вещества и энергии полностью разобщены в пространстве, а участков с совместным питанием не обнаружено. Кормовые столики ондатры располагаются на участках берега, защищенных от доступа хищников со стороны суши (под комлем дерева, у выхода из нор бобров, под нависающими над водой ветвями кустарников). Кулик-сорока предпочитает длинные открытые песчаные косы на русловых островах-осередках, реже на береговых песчаных косах, лишенных растительности. Общая протяженность кормовых столиков кулика-сороки составляет более 200 м, причем они приурочены только к гнездовому участку, за его пределами встречены единичные раковины. Кулики неравномерно используют прибрежную полосу. Они способны добывать моллюсков только в более мелководных протоках с глубины не более 8 см, ондатра способна облавливать все существующие в средних реках глубины (иногда более 10 м в условиях паводка).

Сезонная динамика доли унионид в рационе ондатры обусловлена особенностями их пространственного распределения на поверхности и в толще грунта в течение года, а для кулика-сороки — фенологией гнездового периода. В начале сентября при снижении температуры воды до 18°C происходит массовое закапывание моллюсков в толщу грунта на глубину 10–15 см, где они остаются в течение холодного периода года до прогревания воды в середине апреля до 12°C. Сходные результаты получены Швальбом и Пушем (2007) для р. Шпрее. В таком состоянии перловицы и беззубки недоступны для потребления хищниками в течение большей части года. Поэтому крупные двустворчатые моллюски составляют основу рациона ондатры с последней декады апреля до конца августа, а у кулика-сороки — с конца апреля до конца июля (в начале августа кулики покидают гнездовые участки).

Анализ материала кормовых столиков ондатры и кулика-сороки представляется весьма перспективным для мониторинга состояния популяций массовых видов перловиц и беззубок, а также таксоценоза унионид в целом. Причем особенно ценные данные могут быть получены при послышной разборке многолетних кормовых столиков ондатры, в

которых моллюски, съеденные в разные годы, разделены прослойками наилка и растительных остатков, образованных в течение весенних паводков.

Полученные данные о потоках вещества в системах вид-сателлит (ондатра и кулик-сорока) – крупные двустворчатые моллюски в дальнейшем могут быть использованы для количественной оценки роли этих видов в биогенной миграции различных химических элементов и реконструкции круговорота вещества и энергии между речными и наземными экосистемами. Кроме того, количественные данные о роли моллюсков в питании видов-сателлитов позволяют прогнозировать состояние как популяции хищника (De Szalay et al., 2001), так потенциальное влияние его на популяции кормового объекта (Hanson et al., 1989; Jokela, Muticainen, 1995; Tirrell, Hornbach, 1998; Diggins et al., 2000; Zahner-Meike, Hanson, 2001; Owen et al., 2011).

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗМЕРЕНИЕ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ ПРИ ВЫЛЕТЕ ИМАГО ГЕТЕРОТОПНЫХ НАСЕКОМЫХ ЧЕРЕЗ ГРАНИЦУ ВОДА–СУША (НА ПРИМЕРЕ СТРЕКОЗ)

Методика измерения потоков этого типа основана на данных, получаемых при количественном учете вылета стрекоз по экзувиям личинки последнего возраста. Экзувий после вылета имаго остаётся некоторое время достаточно хорошо закрепленным на стеблях прибрежных растений, вертикально ориентированных участках берега, корягах и др. предметах на берегу. Эти сухие экзувии могут быть собраны количественно, определены до вида.

Кроме того, параллельно должен вестись сбор материала индивидуального выведения имаго. Он производится в утренние часы в период с 9 до 14 ч (в дни с дождливой погодой вылет может приостанавливаться на несколько суток).

1. Выявления основных типов границ характерных для переходной зоны вода-суша реки (типология таких участков проанализирована автором ранее (Ермохин, 1998; 2000; 2008), определение соотношения между ними (доля от протяженности исследуемого участка русла). Далее производят рандомизированный выбор модельных участков и их разметку. Оптимальная протяженность модельного участка, дающая, как правило, достаточный объём выборки составляет 2.5 м берега.
2. Установление фенологических особенностей вылета имаго доминирующих видов стрекоз (особенно важна дата начала вылета). В условиях северной части Нижнего Поволжья вылет имаго стрекоз начинается во второй – третьей декаде мая после установления меженного уровня воды и начала её прогрева.
3. Взятие с прибрежных растений выборки личинок стрекоз последнего возраста, готовых к метаморфозу, индивидуальное выведение имаго. Данная выборка объемом 30–50 экз., выполненная по каждому виду позволит перейти к следующему этапу.
4. Получение данных о средних размерно-весовых характеристиках стрекоз в момент вылета из водоёма. У большинства видов стрекоз половой диморфизм по длине и массе тела выражен слабо, поэтому для получения представления о среднем весе тела имаго могут быть использованы нестратифицированные по полу выборки. Для последующего расчёта потока вещества и энергии необходимы данные по сухому весу имаго перед первым полётом. Использование живого веса или фиксированного веса крайне нежелательно, поскольку подобные замеры трудно стандартизировать. Имаго стрекоз перед первым полетом активно «откачивают» через кишечник воду из организма, подсыхают их крылья и покровы тела, поэтому наблюдается существенная динамика веса, создающая неустранимый источник дисперсии данных. Высушивание образцов производят в сушильном шкафу при температуре около 80–90°C.
5. Сбор личиночных экзувиев производят с прибрежных растений на размеченных ранее модельных участках. Периодичность сбора: оптимально — ежедневно, допустимо — ежедекадно. При выборе последнего варианта периодичности сбора материала необходимо следить за данными прогноза погоды и при высокой вероятности прохождения грозных фронтов, сопровождающихся ливневыми осадками и сильным ветром, необходимо собрать экзувии не менее, чем за сутки до этого. Собранные экзувии сохраняют либо в сухом состоянии на ватных матрасиках, либо фиксируют 70% спиртом.
6. Анализ видовой структуры выборок экзувиев и расчёт потока вещества и энергии перемещенных из водной в наземные экосистемы. Производят для каждой видовой популяции отдельно на основе учетных данных экзувиев личинок последнего возраста и значений среднего сухого веса имаго.

Количественный анализ выноса вещества гетеротопными насекомыми из речных в наземные экосистемы позволяет установить закономерности его рассеяния и включения в пищевые цепи (Bilton et al., 2001).

Список литературы

- Алимов А.Ф., Шадрин Н.В. Калорийность некоторых представителей пресноводного бентоса // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 3. С. 80–86.
- Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 2. С. 7–18.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: Изд-во «АВФ», 1998. 576 с.
- Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. М.: Гос. учеб.-пед. изд-во М-ва просвещения РСФСР, 1956. 168 с.
- Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 172 с.
- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.
- Елисеева В.И. Фауна низших наземных позвоночных Центрально-Чернозёмного заповедника // Тр. Центрально-Чернозёмного гос. заповедника. М., 1967. Вып. 10. С. 83–87.
- Ермохин М.В. Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода – суша. Дисс. ... канд. биол. наук. Саратов, 2000. 192 с.
- Ермохин М.В. Экологическая типология маргинальных структур речных биоценозов в пограничных зонах вода – суша малых рек и водоемов речных долин // Вопросы биоценологии. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. С. 71–79.
- Ермохин М.В. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейобентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 101–129.
- Ермохин М.В. Трансграничные потоки вещества и энергии в системах ядро речного биоценоза – вид-сателлит в переходной зоне вода суша // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Мат. 2-й Всерос. науч. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 32–36.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) на озерах поймы р. Медведицы // Совр. герпетология. 2010. Т. 10, вып. 3/4. С. 101–108.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Зависимость репродуктивных показателей самок *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) от размерных и весовых характеристик // Совр. герпетология. 2011а. Т. 11, вып. 1/2. С. 28–39.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Совр. герпетология. 2011б. Т. 11, вып. 3/4. С. 121–131.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г., Богословский Д.С., Иванов Г.А. Неинвазивная диагностика пола сеголеток чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) по размерно-весовым характеристикам // Совр. герпетология. 2012. Т. 12, вып. 1/2. С. 40–48.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г., Богословский Д.С., Иванов Г.А. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Совр. герпетология. 2013а. Т. 13, вып. 1/2. С. 22–26.
- Ермохин М.В., Иванов Г.А., Табачишин В.Г. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Совр. герпетология. 2013б. Т. 13, вып. 3/4. С. 101–111.
- Ермохин М.В., Табачишин В.Г., Иванов Г.А. Сходимость результатов определения плодовитости *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) методами полного и частичного подсчёта яиц // Совр. герпетология. 2014. Т. 14, вып. 1/2. С. 14–18.
- Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР. Л., 1933. 232 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М., Л., 1952. 376 с.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с.
- Корзинов В.А., Ручин А.Б. Зависимость плодовитости травяной лягушки – *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) от размерно-возрастной структуры // Совр. герпетология. 2013. Т. 13, вып. 1/2. С. 71–73.
- Корн П.С. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. С. 117–127.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
- Лавров Н.П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Изд-во Центросоюза, 1957. 531 с.
- Левицкая Н.Г., Шаталова О.В., Иванова Г.Ф. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века // Аграрный вестник Юго-Востока. 2009. № 1. С. 30–33.
- Ондатра. Морфология, систематика, экология. М. Наука, 1993. 542 с.
- Пестов М.В., Бабка С.В., Киселева Н.Ю., Манпанова Е.И., Калинина О.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области / Междунар. социально-экологический союз. Н. Новгород, 2007. 66 с.
- Чащухин В.А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 133 с.
- Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1971. № 4. С. 485–494.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 116 с.

- Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 268 с.
- Araújo M.B., Thuiller W., Pearson R.G. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe // J. of biogeography. 2006. Vol. 33. P. 1712–1728.
- Beard K.H., Vogt K.A., Kulmatiski A. Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics // Oecologia. 2002. Vol. 133. P. 583–593.
- Bilton D.T., Freeland J.R., Okamura B. Dispersal in freshwater invertebrates // Ann. Rev. of Ecol. and Syst. 2001. P. 159–181.
- Corn P.S. Amphibian breeding and climate change: importance of snow in the mountains // Conservation Biol. 2003. Vol. 17. P. 622–625.
- Corn P.S. Climate change and amphibians // Animal Biodiversity and Conservation. 2005. Vol. 28. P. 59–67.
- De Szalay F.A., Cassidy W. Effects of muskrat (*Ondatra zibethicus*) lodge construction on invertebrate communities in a Great Lakes coastal wetland // The American Midland Nat. 2001. Vol. 146. P. 300–310.
- Diggins T.P., Stewart K.M. Evidence of large change in Unionid Mussel abundance from selective muskrat predation, as inferred by shell remains left on shore // Internat. Rev. Hydrobiol. 2000. Vol. 85. P. 505–520.
- Džukić G., Beškov V., Sidorovska V., Cogălniceanu D., Kalezić L.M. Historical and contemporary ranges of the spadefoot toads *Pelobates* spp. (Amphibia: Anura) in the Balkan Peninsula // Acta zoologica Cracoviensia. 2005. Vol. 48A, Iss. 1–2. P. 1–9.
- Earl J.E., Luhring T.M., Williams B.K., Semlitsch R.D. Biomass export of salamanders and anurans from ponds is affected differentially by changes in canopy cover: Salamanders, anurans and canopy cover // Freshwater Biology. 2011. Vol. 56. P. 2473–2482.
- Earl J.E., Semlitsch R.D. Reciprocal subsidies in ponds: does leaf input increase frog biomass export? // Oecologia 2012. Vol. 170. P. 1077–1087.
- Earl J.E., Semlitsch R.D. Spatial subsidies, trophic state, and community structure: examining the effects of leaf litter input on ponds // Ecosystems. 2013. Vol. 16. P. 639–651.
- Eggert C. Sex determination: the amphibian models // Reprod. Nutr. Dev. 2004. Vol. 44. P. 539–549.
- Eggert C., Cogălniceanu D., Veith M., Džukić G. The declining spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Pelobatidae): paleo and recent environmental changes as a major influence on current population structure and status // Conservation Genetics. 2006. Vol. 7. P. 185–195.
- Goss-Custurd J.D., Sutherland W.J. Feeding specialization in oystercatchers *Haematopus ostralegus* // Anim. Behav. 1984. Vol. 32, № 1. P. 299–301.
- Hanson J.M., Mackay W.C., Prepas E.E. Effect of size-selective predation by muskrats (*Ondatra zibethicus*) on a population of unionid clams (*Anodonta grandis simpsoniana*) // Journal of Animal Ecology. 1989. P. 15–28.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. 9 p.
- Hartel T. Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from central Romania // The Herpetol. J. 2008. Vol. 18. P. 40–44.
- Hels T. Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus* // Ecography. 2002. Vol. 25, № 3. P. 303–313.
- Jokela J., Mutikainen P. Effect of size-dependent muskrat (*Ondatra zibethica*) predation on the spatial distribution of a freshwater clam, *Anodonta piscinalis* Nilsson (Unionidae, Bivalvia) // Canadian J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 1085–1094.
- Lovich J., Gibbons J.W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // Growth, Development and Aging. 1992. Vol. 56. P. 269–281.
- Monnet J.-M., Cherry M.I. Sexual size dimorphism in anurans // Proc. R. Soc. Lond. B. 2002. Vol. 269. P. 2301–2307.
- Owen C.T., McGregor M.A., Cobbs G.A., Alexander Jr. J.E. Muskrat predation on a diverse unionid mussel community: impacts of prey species composition, size and shape: Mussel predation by muskrat // Freshwater Biology. 2011. Vol. 56. P. 554–564.
- Power M.E. Depth distributions of armored catfish: Predator-induced resource avoidance? // Ecology. 1984. Vol. 65. P. 523–528.
- Power M.E. Predator avoidance by grazing fishes in temperate and tropical streams: Importance of stream depth and prey size. // Kerfoot WC, Sih A, eds. Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic – Communities. Hanover (NH): University Press of New England, 1987. P. 333–351.
- Power M.E., Dudley T.L., Cooper S.D. Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream // Environmental Biology of Fishes. 1989. Vol. 26. P. 285–294.
- Regester K.J., Lips K.R., Whiles M.R. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Oecologia. 2005. Vol. 147. P. 303–314.
- Regester K.J., Whiles M.R., Lips K.R. Variation in the trophic basis of production and energy flow associated with emergence of larval salamander assemblages from forest ponds // Freshwater Biology. 2008. Vol. 53. P. 1754–1767.
- Regester K.J., Whiles M.R., Taylor C.M. Decomposition rates of salamander (*Ambystoma maculatum*) life stages and associated energy and nutrient fluxes in ponds and adjacent forest in southern Illinois // Copeia. 2006. P. 640–649.
- Romero G.Q., Srivastava D.S. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies // J. of Anim. Ecol. 2010. Vol. 79. P. 1122–1131.

- Schwalb A.N., Pusch M.T.* Horizontal and vertical movements of unionid mussels in a lowland river // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2007. Vol. 26, № 2. P. 261–272.
- Semlitsch R.D.* Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians // *J. of Wildlife Manag.* 2008. Vol. 72. P. 260–267.
- Strayer D.L., Power M.E., Fagan W.F., Pickett S.T.A., Belnap J.* A classification of ecological boundaries // *BioScience.* 2003. Vol. 53. P. 723–729.
- Tyrrell M., Hornbach D.J.* Selective predation by muskrats on freshwater mussels in 2 Minnesota rivers // *J. of the N.-Am. Benthol. Soc.* 1998. Vol. 17. P. 301–310.
- Zahner-Meike E., Hanson J.M.* Effect of muskrat predation on naiads // *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida.* Springer, 2001. P. 163–184.

METHODS FOR STUDIING THE FLOWS OF MATTER AND ENEGRY FORMED BY ANIMALS BETWEEN AQUATIC AND TERRESTIAL ECOSYSTEMS IN THE RIVER VALLEYS

M. V. Yermokhin

*N.G. Tchernyshevskiy Saratov State University
410012, Saratov, Astrakhanskaya St., 83; e-mail: ecoton@rambler.ru*

This article describes the basic methods for the quantitative measurement of the role of inshore, heterotopic and amphibiotic animals in the transfer of matter and energy from aquatic to terrestrial ecosystems across borders water — land in the river valleys. The characteristics of the main stages of the study of two types of flows between the river and terrestrial ecosystems: systems core river biocenosis — species–satellites (large clams fam. Unionidae — muskrat and oystercatcher) and emergence amphibiotic insects imago (for example, Odonata). Special attention is paid to the methods of studying the flows of matter and energy, associated with the reproductive biology of amphibians in floodplain lakes. The methods of detection of phenological patterns of transport processes of matter, methods of quantitative accounting organisms crossing the water — land borders, methods of determining the fertility of amphibians and calculate the mass of cluthes introduced into aquatic ecosystems.

Keywords: matter and energy flows, phenology, dynamic, methods, muskrat, oystercatcher, Unionidae, Odonata, amphibia.

СТРУКТУРА И ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛЫХ И СРЕДНИХ РЕК ЦЕНТРА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

В. П. Иванчев, Е. Ю. Иванчева

*Окский государственный природный биосферный заповедник,
пос. Брыкин Бор Рязанской области, 391072. E-mail: ivanchev.obz@mail.ru*

Проведен анализ закономерностей формирования рыбного населения равнинных рек центра Восточно-европейской равнины. Показано, что орографическая область с присущим ей рельефом определяет структуру рыбного населения. Выявлены индикаторные (наиболее значимые) виды как для рек 5 орографических областей, так и для Восточно-европейской равнины в целом. Установлено, что в каждом орографическом районе бассейнов рек Оки и Дона действие факторов среды проявляется по-разному, поэтому связь обилия индикаторных и доминантных видов с факторами среды имеет разную силу, что свидетельствует о различной приоритетности воздействия факторов в различных орографических регионах. Ихтиофауны различных орографических районов достаточно близки между собой. Наиболее значительные отличия по фауне рыб наблюдаются между станциями разных бассейнов рек, как при сравнении их на равнине, так и на возвышенности. Также значительные различия наблюдаются в Донском бассейне между станциями равнины и возвышенности. Меньше всего отличий выявлено между станциями равнины и низменности Окского бассейна.

Установлено, что для малых рек характерна сезонная однородность рыбного населения, а межгодовая структура обнаруживает стабильность при отсутствии выраженного изменения биотопной структуры водотока.

В многолетнем аспекте относительная стабильность рыбного населения средней реки обеспечивается высокой толерантностью и экологической пластичностью видов, способностью их обитать в водотоке даже при наличии небольших по площади благоприятных биотопов.

Устройство плотин отрицательно воздействует на встречаемость реофильных видов — ельца и обыкновенного голяна и положительно — на лимнофильных, прежде всего, обыкновенную верховку. При спрямлении русел малых рек в Мещерской низменности реофилизации рыбного населения не происходит. Наибольшие изменения в структуре рыбного населения выражаются в уменьшении видового богатства и видового разнообразия.

Средопреобразующая деятельность речного бобра путём постройки плотин оказывается существенным зоогенным фактором по изменению биотопной структуры малой реки. С потерей ею реофильных свойств происходят изменения в рыбном населении, выражающиеся в уменьшении видового богатства, видового разнообразия и лимнофилизации рыбного населения как всей реки, так и её отдельных участков. Наибольшие изменения происходят в «бобровых прудах», как наиболее модифицированных участках реки.

Экологическая структурированность фауны по продольному профилю рек происходит в соответствии с требованиями видов к факторам среды. Выявлены четыре типа распределения рыбного населения в малых реках: нормальное — от верховьев к низовьям снижается количество реофилов и увеличивается количество лимнофилов; распределение по «обратной схеме» — от верховьев к низовьям увеличивается количество реофилов и уменьшается количество лимнофилов; преобладание лимно-реофильного комплекса на всём протяжении водотока и преобладание лимнофильного комплекса на всём протяжении водотока. Самая высокая плотность рыбного населения наблюдается в средних течениях или в низовьях рек.

Система придаточных водоёмов и водотоков средней реки обеспечивает наиболее благоприятные условия для существования только лимнофильного комплекса видов.

Ключевые слова: рыбное население, структура, доля в населении, индикаторные и доминантные виды, малые и средние реки, бассейн, верхнее течение Дона, среднее течение Оки.

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени наиболее изученным в системе пресных вод представляется рыбное население озёр, водохранилищ, крупных рек, а также «лососевых» рек. Малые же и средние реки, играющие решающую роль в формировании водных ресурсов на Восточно-Европейской равнине (на них приходится около 80% среднего многолетнего стока), до сих пор малоизучены, хотя интерес к ним в последнее время явно усилился (Соколов и др., 2001; Решетников и др., 2004, 2012; Крылов, 2005; Дгебуадзе и др., 2007, 2009). Фундаментальной задачей экологии и ихтиологии является выявление закономерностей распределения видов рыб и их сообществ по водотокам и внутри них.

Структурные особенности и параметры биологического разнообразия любых экологических систем определяются двумя основными составляющими — числом видов и характером распределения их популяционной плотности (Шитиков и др., 2011). Оценка видового богатства в различных пространственных масштабах является краеугольным камнем изучения биологического разнообразия (Ricklefs, Schluter, 1993) и наиболее существенным параметром контроля экологических изменений (Karr, 1991; Rosenberg, Resh, 1993). Видовое богатство многих пространственных структур является не только прямым следствием различий физических условий, но и связано (по крайней мере, частично) со стохастической природой процессов видообразования и уникальными событиями истории (Ricklefs, 1987; Ricklefs, Schluter, 1993; Акатов, Чефранов, 2007).

Общепринятые понятия пространственной организации текучих водных экосистем были сформулированы и представлены в виде концепций речного континуума (Vannote et al., 1980) и динамики пятен (Townsend, 1989), а также синтетической моделью этих концепций Богатова (1995).

В верховьях рек, протекающих в лесистой местности, преобладают крупные частицы аллохтонного органического вещества (листовой опад) и в сообществах гидробионтов преобладают первичные консументы, относящиеся к «механическим разрушителям». Отношение продукции (P) к тратам на обменные процессы (R) в этой части экосистемы значительно меньше 1, что указывает на её гетеротрофность. Ближе к ритралу (среднее течение) увеличивается поступление энергии с солнечной радиацией, а в потоке начинает преобладать тонко измельченное органическое вещество. Первичную продукцию на этих участках обеспечивают водоросли и водные макрофиты, а в сообществе консументов – фильтраторы, собиратели и хищники. Считается, что система здесь автотрофна, а отношение P/R обычно выше 1. На нижних равнинных участках рек течение замедляется, вода становится мутной, что затрудняет фотосинтез. На большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается, и сообщество вновь становится гетеротрофным (Шитиков и др., 2011). Поэтому в любых реках условия существования в верхнем, среднем и нижнем течении совершенно различны (Алимов, 2001).

Виды, составляющие рыбное население реки, живут в определенных сообществах соответственно различным биотопам. Как биотопы в пространстве и времени непрерывно изменяются и переходят в следующие, также и сообщество рыб в том или ином объеме пространства и времени — другое, чем в предыдущем и последующем. Существует огромное количество факторов, влияющих на формирование биотопов, как зональных, так и азональных. К зональным относятся температурный режим, осадки, испарение и т.д., а азональным – рельеф местности, типы подстилающих почв, степень сельскохозяйственного освоения территории и другие антропогенные факторы (Богословский, 1974; Чернышев, 2011).

В своей работе, при отловах рыб мы руководствовались понятием «реобиом» (Богатов, 1995) пытаясь охватить все составляющие его экосистемы в верхнем, среднем и нижнем течениях рек.

Понятием «малая река» в нашем исследовании охвачен диапазон рек длиной до 100 км, при этом мы придерживаемся тех воззрений на классификацию водотоков по размеру, которые основаны на экосистемных составляющих. Принципиальным в них является рассмотрение соотношения потоков энергии через экологические группировки толщи воды (зоо-, фито-, бактериопланктон и нектон и т.п.) и поверхности раздела твердой и жидкой фаз (бентос и перифитон). В больших реках с большой высотой столба воды основные потоки энергии в экосистеме проходят через сообщества в толще воды. В типично малых реках соотношение обратное — основную роль в экосистеме играют сообщества донных и перифитонных организмов (Трылис, 2001). В верхних участках речной сети среди живых бентоса преобладают соскребатели, а ниже они замещаются собирателями.

По наиболее распространенной в научных исследованиях классификации малой рекой считается водный объект длиной 10–200 км и площадью водосбора 10–10000 км² (Алексеевский и др., 1998). Но по формальным характеристикам под это определение попадают и средние реки, поэтому в своих расчетах мы оперировали материалами и по малым, и по средним рекам длиной до 200 км, специально оговаривая о каком типе рек идет речь.

Цель работы — выявить видовой состав и структуру рыбного населения малых рек центра Восточно-европейской (Русской) равнины и определить факторы, влияющие на их формирование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на 172 станциях 74 малых и средних рек бассейнов Средней Оки и Верхнего Дона, расположенных в 7 регионах (Воронежская, Курская, Липецкая, Рязанская, Орловская, Тамбовская и Тульская области).

Среднее течение Оки — это участок от устья Москвы-реки до впадения р. Мокша (Бакастов, 1964). Малые и средние реки — притоки Оки этого участка расположены в трёх орографических районах: Мещёрской низменности, Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнине.

Мещёра — это сниженная и низменная очень мелко расчленённая террасированная озёрно-аллювиальная равнина. Для неё характерны обширные бессточные участки с крупными озёрно-болотными массивами и хвойными лесами, реки с развитыми поймами или имеющие общую пойму с материнской рекой Окой. Минимальные отметки Мещёрской низменности находятся в долине Пры и Оки (84–95 м).

Для Среднерусской возвышенности характерны наибольшие для Окского бассейна абсолютные высоты междуречий, наиболее интенсивное эрозионное расчленение, преобладание пологоувалистых и холмисто-увалистых междуречий. Абсолютные высоты междуречий снижаются с юго-

запада на северо-восток от 236 м в верховьях р. Ранова до 170 м в бассейнах рек Истья и Рака. Максимальная отметка — 245 м — располагается на левобережье р. Вожа. Для долин малых рек характерны сегментные поймы, отсутствие или слабая морфологическая выраженность надпойменных террас, часто слабая выраженность склонов (Кривцов и др., 2008).

Окско-Донская равнина характеризуется сравнительно меньшей изрезанностью рельефа, по сравнению со Среднерусской возвышенностью. Средняя густота эрозионной сети 0.54 км/км². Междуречья здесь более широкие, преимущественно плоские и плоскоувалистые. Вблизи крупных рек, где увеличивается глубина и густота эрозионного расчленения, они приобретают облик пологих увалов. Отметки поверхностей междуречий окской покатости равнины вблизи её северной границы 135–165 м, на Окско-Донском водоразделе от 150 до 180 м, редко более. Максимальная отметка водораздела в пределах Рязанской области — 198 м (верховья р. Вёрдица). Долины основных водотоков (Цна, Пара, Ранова, Проня) на Окско-Донской равнине хорошо разработаны и террасированы.

Дон берёт своё начало в северной части Среднерусской возвышенности, на высоте 180 м над уровнем моря, у г. Новомосковск Тульской области. Границы бассейна Верхнего Дона заканчиваются при впадении в него р. Воронеж (Ковалёв, 1960; Мильков (ред.), 1982). Правые притоки Дона, расположенные на сильно рассечённой глубокими оврагами Среднерусской возвышенности, имеют узкие поймы и высокие скорости течения (Мильков, 1964). Значительная часть левых притоков, протекающих по Окско-Донской равнине, имеют развитые поймы и низкие скорости течения.

Малые реки бассейна маловодны, поскольку верхнее и среднее течение Дона расположены, соответственно, в лесостепной и степной географических зонах, характеризующихся умеренными атмосферными осадками и высокой величиной испарения (Близняк и др., 1945; Мильков (ред.), 1982). На их водность существенно влияет и высокий процент пашен на водосборной территории (Дорожкин, 2007). Вероятно, вследствие этого, одна из характерных особенностей малых рек Верхнего Дона в летнее время — бочажный или прерывисто-бочажный тип русел.

Реки каждого бассейна рассматривались отдельно. С помощью дендрограмм сходства и подсчета евклидовых расстояний между реками определялась близость между реками, принадлежавшими к одной орографической области. С помощью дендрограмм сходства анализировались также станции рек внутри орографической области.

В анализе использовался метод главных компонент. Число главных компонент выбирался при помощи графика «каменистой осыпи», для чего использовалась точка перегиба к выполаживанию графика. При этом считалось, что последняя из главных компонент должна суммарно иметь не менее 70% дисперсии, а различие между последующей (не главной) менее 10%. При помощи метода главных компонент выделялись индикаторные виды для орографических областей, вносящие наибольший вклад в разнообразие. Считалось, что сумма модулей собственных векторов индикаторных видов по главным компонентам составляет не менее 0.4 ед.

Описание видовой структуры рыбного населения основано на анализе доминирующего комплекса и интегральных показателей — видового богатства (n) и индексов биологического разнообразия (H), основанных на формуле Шеннона. Применялся ранговый коэффициент Спирмена для установления связи между индикаторными видами, генеральными (структурными) показателями и физико-гидрологическими факторами.

Для анализа влияния физико-гидрологических факторов, влияющих на состав и структуру рыбного населения малой реки, были взяты 5 параметров водотоков: ширина русла, ширина поймы, степень зарастания высшей водной растительностью, скорость течения, характер грунта. Скорость течения измеряли с помощью секундомера, поплавка и рулетки, ширину реки — 30-м рулеткой, а ширину поймы — по карте масштаба 1:200000 миллиметровой линейкой. Зарастание оценивали по доле площади, занятой макрофитами от общей площади водного зеркала реки на станции: 0 — растительности нет, 1 — проективное покрытие растительностью до 10%, 2 — до 50%, 3 — до 80%, 4 — до 100%. Характер грунта ранжировали по 6 градиентным баллам: 1 — каменистый, 2 — каменистый с илом, 3 — песчаный, 4 — песчаный с илом, 5 — глинистый с илом, 6 — сильно заиленный.

Кроме того, с помощью диаграмм размаха было проанализировано влияние на рыбное население наличия бочагов и плотин при помощи. Наличие бочагов фиксировали по трехбалльной системе: 0 — бочага нет, 1 — бочаг с протокой, 2 — бочаг прерывает русло. Для плотин принята следующая система: 0 — плотин нет, 1 — станция — выше плотины, 2 — станция ниже плотины, 3 — пруд перед плотинной.

Для сравнения фаун по бассейнам рек и по орографическим районам мы использовали индекс Серенсена–Чекановского (Песенко, 1982): $K_s = 2c / (a + b)$, где: a — количество видов в первом сообществе, b — количество видов во втором и c — количество видов, общих для двух сообществ.

Этот коэффициент равен 1 в случае полного совпадения видов сообществ и равен 0, если выборки совершенно различны и не включают общих видов. Было прослежено распределение рыб по продольному профилю рек, а на 4 реках, принадлежащих бассейнам Дона (Сухая Лубна, Паника и Свишня) и Оки (Ламша) исследовано влияние средообразующей деятельности бобра на рыбное население. На двух реках — Совка и Белая (притоки Пры, бассейн Оки) исследовано влияние мелиорации (спрямление русел) на рыбное население.

Названия рыб приводятся по «Атласу пресноводных рыб России» (2002) с учётом последних таксономических и номенклатурных изменений (Рыбы в заповедниках России, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Стабильность и изменчивость рыбного населения в малых и средних реках

1.1. Сезонная изменчивость численности и населения рыб в малых и средних реках

Представления о сезонной изменчивости численности и населения рыб малых и средних рек наибольший интерес представляют в методологическом отношении, так как отловы рыб, проведённые в разные фенологические периоды, возможно, могут давать сильно различающиеся характеристики.

Исследование сезонной динамики населения рыб **в малой реке** проведено в нижнем течении р. Кочуровка (бассейн Дона). В течение сезона (май–сентябрь) число видов рыб в уловах изменялось незначительно, причём в основном за счёт редких и малочисленных видов. Во все периоды облова в качестве вида-доминанта отмечался обыкновенный горчак, но наибольшим его участие в населении было в июле и особенно — в августе. В мае и сентябре в составе доминирующего комплекса отмечались уклейка, обыкновенный елец и плотва. Индекс видового разнообразия Шеннона наибольшим был в сентябре. В это же время отмечена наибольшая выравненность рыбного населения. Таким образом, в целом рыбное население в малой реке демонстрирует сезонную однородность. Некоторые различия в уловах (доминантной структуре и видовом разнообразии) связаны с миграциями рыб для размножения весной (украинская минога, уклейка, плотва, обыкновенный голянь) в малую реку или на зимовку (обыкновенный елец, плотва) в материнскую реку.

В средней реке (р. Пра, бассейн Оки) сезонная динамика рыбного населения также достаточно стабильна. Наибольшую долю в рыбном населении составляют плотва, густера и лещ. Перед ледоставом основу активного населения рыб составляют язь, белопёрый и обыкновенный пескари, елец, ёрш, окунь и щука, т.е. преимущественно холодолюбивые виды — представители бореального равнинного и амфибореального фаунистических комплексов. При этом в реке в ямах на зиму остаётся значительное количество других видов рыб — плотвы, леща, густеры и т.д. Плотность скопления рыб наибольшая в период интенсивного ската (октябрь), перед ледоставом (начало декабря) наблюдается наименьшая плотность, а в период нагула (июнь–сентябрь) плотность варьирует.

1.2. Межгодовая изменчивость рыбного населения малых и средних рек

Оценка межгодовой изменчивости рыбного населения малых рек проведена на основе данных по отловам на одних и тех же станциях в июле–августе в трёх реках: Кочуровка, Паника и Воргол бассейна Верхнего Дона.

В нижнем течении р. Кочуровка в 2007, 2011–2012 гг. число видов рыб по годам варьировало от 12 до 15 (всего выявлено 17 видов), причём в отдельные годы в уловах отсутствовали не только редкие или малочисленные виды, но и обычные. Даже у видов-супердоминантов, например, у уклейки в 2011 и 2012 гг., доля в общем населении достигала почти 20-ти кратной изменчивости. У других видов она варьировала в менее широком диапазоне — в 2–4-х кратной изменчивости. Но при этом в течение всех трёх лет наблюдений в доминирующем комплексе отмечался обыкновенный горчак, но в 2012 г. видом-супердоминантом стала уклейка.

Попарное сравнение относительной численности видов по двум годам показало относительную стабильность многих видов рыбного населения в этой реке: при сравнении смежных лет различия касались лишь 1 или 2 видов из 17 (5.9 и 11.8%), составляющих сообщество, а при сравнении удалённых друг от друга лет — 4 видов (23.5%).

В р. Паника в 2002, 2010–2012 гг. отмечено 18 видов рыб и миног, а по годам их число изменялось в пределах 12–15 видов. В этой реке структура доминирующего комплекса по годам сильно изменялась и только в течение трёх последних лет один вид — плотва — стал отмечаться в нём постоянно как доминант.

При попарном сравнении численности видов выявилось, что в смежных годах число видов с изменившейся численностью несколько меньше, чем в более удалённых друг от друга годах. В первой группе их число составляло 4–5 видов, в среднем — 4.3, а во второй — 4–7, в среднем — 5.7 ви-

дов. В процентном выражении в среднем для обеих групп эти показатели оказались близки — 33.6 в соседствующих годах и 35.5% — в удалённых друг от друга годах.

В р. Паника в 2010–2011 гг. в нижнем течении поселились речные бобры, что привело к изменению в видовой структуре рыбного населения, её дестабилизации. Возможно, этим обстоятельством вызвано резкое уменьшение численности в реке бычка-цуцика и появление обыкновенного ерша.

Только у сравнительно небольшого числа видов — украинской миноги, серебряного карася, голавля, язя, обыкновенного ельца, рыбца, обыкновенной щиповки и обыкновенной щуки, все эти годы численность не изменялась.

В нижнем течении р. Воргол в 2005, 2007 и 2010 гг. обнаружено 12 видов рыб, а по годам их число варьировало в пределах 8–11. Во всех случаях среди не выявлявшихся видов оказывались малочисленные виды. При попарном сравнении численности видов рыб в двух годах установлена очень высокая её стабильность. В течение всех трёх лет отловов супердоминантом был обыкновенный голянь, а изменения статуса отмечены только для одного вида — обыкновенного горчака. В р. Воргол отловы рыб проводились эпизодически, поэтому при сравнении удалённых друг от друга лет различия либо вообще не были отмечены, либо касались только одного вида из 12 (8.3%), составляющих сообщество.

Таким образом, в трёх рассмотренных реках число выявленных видов рыб на одном и том же участке реки в различные годы варьирует в пределах 12–33%, причём даже в реке без видимого изменения биотопической структуры различия могут достигать 29%.

Структура рыбного населения в малых реках довольно стабильна при отсутствии выраженного изменения биотопической структуры водотока. При сравнении смежных лет различия в них касаются только 5.9–11.8% от общего числа видов, составляющих рыбное население, а при сравнении удалённых друг от друга лет — 23.5% видов.

В реках с нарушенной биотопической структурой различия в рыбном населении в близких между собой годах и удалённых друг от друга имеют практически одинаковую величину — 33.6–35.5%.

В средней реке — р. Пра в 2002–2009 гг. видовое обилие варьировало от 14 до 21, составляя в среднем 17 видов. Структура ихтионаселения практически все годы была сравнительно стабильной. Комплекс доминантов составляли плотва, лещ и густера. Только в отдельные годы уровня доминирующих видов достигали обыкновенный пескарь и язь. Однако язь практически во все годы входил в категорию многочисленных видов. Также многочисленными в отдельные годы были синец, ёрш, елец, обыкновенный пескарь и верховка.

Варьирование доли различных экологических групп рыб по годам незначительно — основу во все годы составляли лимнофилы. Их доля варьировала от 65.7 до 89.9%

Представленность отдельных видов рыбного сообщества по годам варьировала значительно и в целом для разных категорий видов имела следующий характер. У доминантных видов (лещ, плотва и густера) межгодовая вариабельность составляла 1.7–3.6 крат, в среднем — 2.7, у многочисленных и обычных (щука, синец, обыкновенный и белопёрый пескарки, язь, елец, ёрш) видов — 5.0–20.5 крат, в среднем — 11.8; у малочисленных (белоглазка, уклейка, обыкновенная щиповка, речной окунь) — 11.1–99.0 крат, в среднем — 37.4. Значительное число видов (7) выявлялись неежегодно. При этом из 8 лет контрольных отловов только в течение 4-х в уловах присутствовала краснопёрка, в течение 3-х лет — налим, в течение 2-х лет — вьюн, обыкновенный судак и головёшка-ротан и по одному — чехонь и обыкновенный сом.

1.3. Многолетняя динамика фауны и населения рыб средней реки

Корректно проведённого анализа многолетней (более 50 лет) изменчивости рыбного населения малых рек нам к настоящему времени не известно. Такой анализ нам удалось провести для средней реки — Усмани — левостороннего притока р. Воронеж (приток Дона второго порядка).

Оценку динамики фаунистического состава рыб р. Усмань проводили путём сопоставления литературных и оригинальных сведений, сгруппировав всю существующую информацию по составу рыбного населения в реке в 4 временных периода: 1946–1947 гг., 1949–1957 гг., 1986–1990 гг., 2011 г.

Общее число видов рыб и миног, выявленных в р. Усмань за период с 1946 по 2011 гг., составляет 35 видов. В настоящее время в реке стандартными методами ихтиологических отловов установлено обитание 17 видов. Обитание еще 10 видов подтверждается опросными сведениями. По сравнению с предыдущими исследованиями в составе ихтиофауны не отмечены синец, волжский подуст, сазан, голавль, обыкновенный елец, елец Данилевского, донской ёрш. Возможно, численность их очень низка или они исчезли полностью. Впервые для р. Усмань отмечен новый вид рыб — белопёрый пескарь. В качестве случайного вида отмечался белый амур и, по опросным сведениям, появился головёшка-ротан.

Изменения в структуре рыбного населения характеризуются уменьшением численности леща, язя и речного окуня, увеличением — обыкновенного пескаря. Численность осталась без изменений у обыкновенной щуки, уклейки, густеры, верховки, горчака, плотвы, красноперки, усатого гольца, обыкновенной и балтийской щиповок и бычка-цуцика.

Несмотря на значительное увеличение антропогенного воздействия на биоценозы реки на её контрольных участках при одинаковых приложенных в 1957 и 2011 гг. рыболовных усилиях выявлено близкое число видов. Относительная стабильность рыбного населения обеспечивается высокой толерантностью и экологической пластичностью видов, способностью их обитать даже при наличии небольших по площади благоприятных биотопов.

2. Влияние физико-гидрологических свойств малых рек центра Восточно-европейской равнины на структуру их рыбного населения

Всего на Восточно-европейской равнине в 7 регионах обследовано 74 малых реки, в которых обнаружено 43 вида рыб и миног, в том числе в бассейне Оки обследовано 37 рек и найдено 36 видов, в бассейне Дона также обследовано 37 рек и найдено 37 видов (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав рыб в реках бассейнов Дона и Оки

Виды рыб	Бассейн Оки			Бассейн Дона	
	Мещёрская низменность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность
Украинская минога – <i>Eudontomyzon mariae</i> (Berg, 1931)	-	-	-	+	+
Синец – <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-
Лещ – <i>A. brama</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-
Белоглазка – <i>A. sapa</i> (Pallas, 1814)	+	+	-	-	-
Быстрянка – <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Block, 1782)	+	+	+	-	-
Уклейка – <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Черноморская шемая – <i>Chalcalburnus chalcoides</i> (Güldenstädt, 1772)	-	-	-	-	+
Обыкновенный жерех – <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+
Густера – <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-
Серебряный карась – <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Золотой карась – <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	+	+
Волжский подуст – <i>Chondrostoma variable</i> Jakowlew, 1870	-	-	+	-	+
Обыкновенный пескарь – <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Обыкновенная верховка – <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	+	+	+	+	+
Головлень – <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Елец Данилевского – <i>L. danilewskii</i> (Kessler, 1877)	-	-	-	+	+
Язь – <i>L. idus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Обыкновенный елец – <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Обыкновенный голец – <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	+
Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	-	-	-	-	+
Обыкновенный горчак – <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	+	+	+	+	+
Белоперый пескарь – <i>Romanogobio albipunctatus</i> (Lukasch, 1933)	+	+	+	+	+
Вырезуб – <i>Rutilus frisii</i> (Nordmann, 1840)	-	-	-	-	+
Плотва – <i>R. rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Красноперка – <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Линь – <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	+	-
Рыбец – <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	+
Усатый голец – <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сибирская щиповка – <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925	+	+	+	-	+
Обыкновенная щиповка – <i>C. taenia</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Балтийская щиповка – <i>Sabanejewia baltica</i> Witkowski, 1994	-	+	-	+	+
Вьюн – <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Обыкновенный сом – <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	-	+	-	-	-
Обыкновенная щука – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Налим – <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-
Обыкновенный покаменщик – <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	-	-	+	-	-

Таблица 1. (продолжение)

Виды рыб	Бассейн Оки			Бассейн Дона	
	Мещёрская низменность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность
Обыкновенный ерш – <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Судак – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+
Ротан – <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	+	+	-	+	+
Бычок-кругляк – <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	-	+	+	-	-
Бычок-песочник – <i>N. fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	-	-	-	+	+
Бычок – цуцик – <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	+	-	-	+	+

Анализ рыбного населения малых рек региона проводили отдельно для Окского и Донского бассейнов, поскольку в этом случае удалось в наибольшей степени избежать воздействия различных стохастических процессов.

2.1 Бассейн Оки

Реки Окского бассейна по структуре рыбного населения достаточно близки между собой и при кластерном анализе евклидово расстояние между большинством из них не более 35 единиц. Тем не менее, наименьшее расстояние наблюдается между теми реками, которые принадлежат к одной орографической области. Так, реки 1 кластера расположены на Среднерусской возвышенности, 2 кластера — на Мещерской низменности, а 3 и 4 кластера — на Окско-Донской равнине (рис. 1).

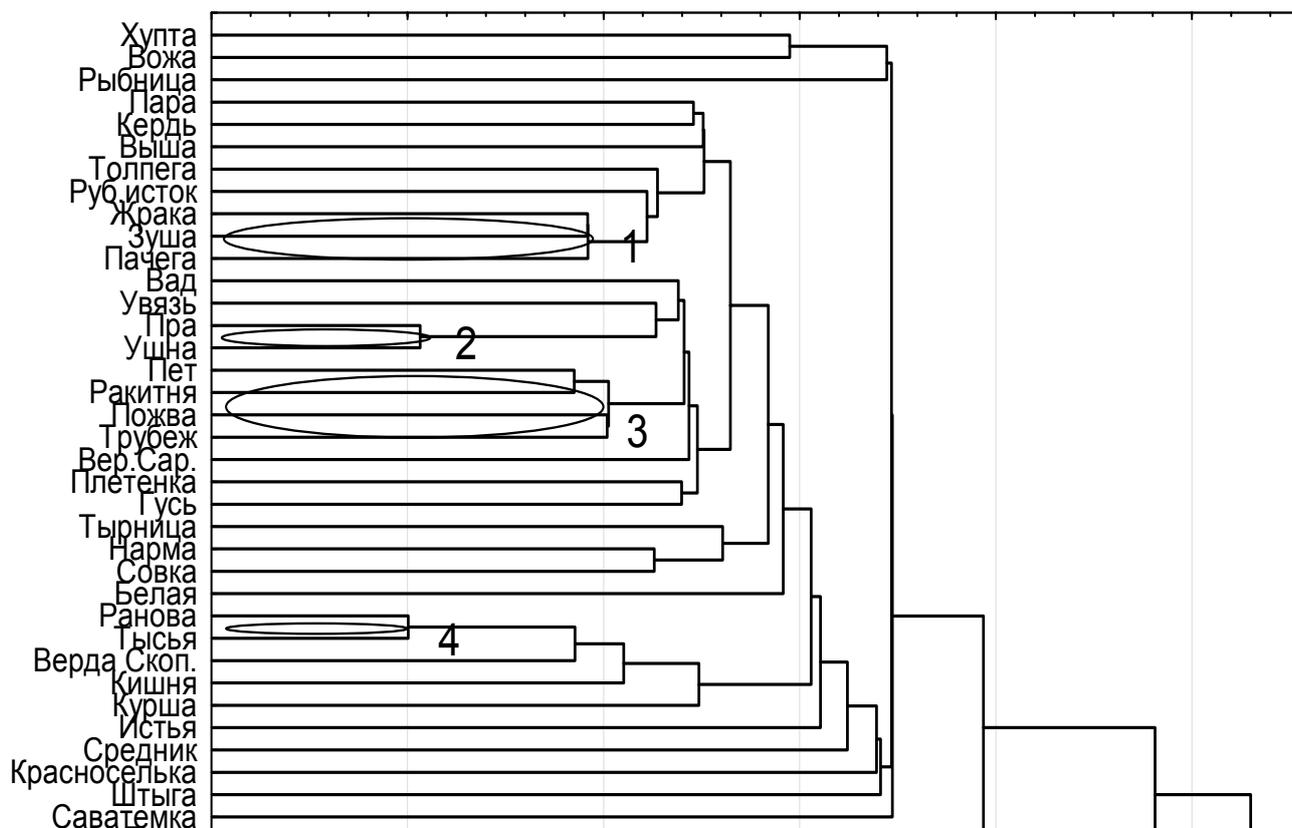


Рис. 1. Дендрограмма структуры уловов рыб малых рек Окского бассейна.

Средние евклидовы расстояния между каждой рекой и всеми обследованными реками, а также между каждой рекой и реками, протекающими по той же орографической области, достоверно отличаются между двумя рядами данных по критерию Вилкоксона. Таким образом, местоположения рек на определенной орографической области с присущим ей рельефом — основной фактор схожести их

по структуре рыбного населения и наоборот. Следующая группа факторов — местные гидрологические условия, которые создают своеобразие биотопов той или иной реки.

Влияние факторов обеих групп удобно рассматривать по орографическим областям. В дальнейшем анализе рассматривались станции наиболее репрезентативных 31 реки.

2.1.1. Мещерская низменность

Всего в 12 реках Мещерской низменности отмечено 30 видов рыб (табл. 1). Видовое богатство на 31 станции изменяется от 2 до 22, в среднем 9.88, а видовое разнообразие от 0.6 до 3.23, в среднем — 1.89 бит. Анализ показал, что пять первых компонент являются главными и определяют 90.5% разнообразия станций по структуре рыбного населения. Выделено 9 видов, вносящих наибольший вклад в разнообразие: щука, лещ, уклейка, горчак, плотва, речной окунь, обыкновенный пескарь, верховка и густера. Эти виды являются индикаторными и определение связи этих видов с факторами среды позволяет понять значение исследуемых факторов для формирования структуры рыбного населения Мещерской низменности. Кроме этих видов мы рассмотрели корреляционную связь факторов среды с видами-доминантами (табл. 2).

Таблица 2. Связь относительного обилия индикаторных и доминантных видов рыб с параметрами водотока на станциях малых рек Мещерской низменности бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Виды рыб	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Обыкновенная щука	-	-	-	-	-
Лещ	-	-	0.63	-	-
Уклейка	-	0.44	-	-	-
Обыкновенный пескарь	0.43	0.37	-	-0.58	-0.44
Обыкновенная верховка	-	-	-0.56	-	-
Обыкновенный горчак	-	-	-	-	-
Плотва	-	-	-	-	-0.37
Речной окунь	-	-	0.58	-	-
Густера	-	0.61	0.52	-	-
Синец	-	0.36	0.47	-	-
Обыкновенный елец	0.41	-	-	-0.44	-
Усатый голец	0.47	-	-	-	-
Обыкновенный ерш	-	0.52	-	-	-0.39

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, 8 и 10 полужирным шрифтом выделены индикаторные виды.

Все рассматриваемые факторы оказались значимыми как для индикаторных видов, так и для доминантных: скорость — для реофильных видов (обыкновенного пескаря, обыкновенного ельца и усатого гольца), ширина русла — для синца, обыкновенного пескаря, густеры, обыкновенного ерша и уклейки, ширина поймы — для фитофильного леща, густеры, синца, а также для речного окуня, который считается индифферентным к выбору нерестового субстрата, но тем не менее предпочитает для нереста растительность пойм. Кроме того, ширина поймы оказывается в отрицательной зависимости к доле обыкновенной верховки. Характер грунта имеет большое значение для обыкновенного ельца и обыкновенного пескаря: эти виды предпочитают твердые грунты. Относительная доля макрофитов отрицательно действует на обыкновенного пескаря, обыкновенного ерша и плотву.

На интегральные показатели станций значимо влияют ширина русла (на количество видов) и ширина поймы (на количество и разнообразие видов) (табл. 3).

Таблица 3. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов с параметрами водотока на станциях малых рек Мещерской низменности бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Число видов	-	0.42	0.5	-	-0.19
Индекс Шеннона	-	-	0.43	-0.36	-0.19

Станции объединяются в кластеры соответственно развитости их пойм (выделено 4 кластера. При этом в первом и втором кластерах объединились станции с развитой широкой поймой, где в доминирующем комплексе встречаются фитофильные длинноцикловые виды, предпочитающие пойму для нереста — лещ, речной окунь, плотва, щука, а также густера, во втором кластере на станциях больше (около 40%) речного окуня. Станции третьего кластера имеют перекаты и доминируют здесь

реофильные виды — пескарь, уклейка, усатый голец, а на станциях четвертого, имеющих достаточно спокойное течение — верховка.

Таким образом, с шириной поймы и шириной русла связано большее количество видов, а также интегральные индексы, следовательно, они являются ведущими гидрологическими факторами на станциях Мещерской низменности.

2.1.2. Окско-Донская равнина

Всего на 19 обследованных станциях 8 рек Окско-Донской равнины обитает 29 видов рыб (табл. 1). Видовое богатство на станциях изменяется от 3 до 19, в среднем — 10.6 видов, а видовое разнообразие от 0.04 до 3.13, в среднем — 1.9 бит. Методом главных компонент выяснено, что пять первых главных компонент определяют 95% разнообразия станций по структуре рыбного населения. Выявлено 7 видов, вносящих наибольшее разнообразие в структуру рек Окско-Донской равнины: уклейка, верховка, горчак, плотва, речной окунь, обыкновенный пескарь и усатый голец. Кроме того, в доминирующем комплексе станций отмечены: густера, голавль и красноперка.

При проведении корреляционного анализа значимыми для индикаторных видов и доминантных видов оказались все 5 факторов. (табл. 4). Несмотря на то, что обилие растительности оказалось незначимым фактором для большинства видов, несомненно, что для фитофагов обыкновенного горчака, красноперки большое значение имеет наличие растительности, но не ее количество. Доля густеры значимо связана с обилием растительности.

Таблица 4. Связь относительного обилия индикаторных и доминантных видов рыб с параметрами водотока на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Виды рыб	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Уклейка	-	-	-	-0.51	-
Обыкновенная верховка	-	-	-	-	-
Горчак	-	-	-	-	-
Плотва	-	0.52	0.58	-	-
Усатый голец	-	-	-	-	-
Речной окунь	-	0.5	0.7	-	-
Обыкновенный пескарь	0.71	-	-	-	-
Красноперка	-	0.82	0.8	-	-
Голавль	-	-	-	-0.53	-
Густера	-	0.69	0.86	-	0.58

Скорость течения актуальна для реофильного пескаря, ширина русла — для плотвы, красноперки, речного окуня, густеры, ширина поймы — для фитофильных длинноцикловых видов — плотвы, красноперки, речного окуня, густеры; голавль и уклейка предпочитают твердые грунты.

На интегральные показатели станций значимо влияют как ширина русла, так и ширина поймы (табл. 5).

Таблица 5. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов с параметрами водотока на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Число видов	-	0.82	0.79	-	-
Индекс Шеннона	-	0.68	0.76	-	-

Деление на кластеры произошло в зависимости от развитости пойм: в 1 кластере ширина ее минимальная, в третьем кластере — пойма средне развита (до 0.3 км), а во втором — поймы станций широкие. В результате рыбное население распределилось следующим образом: в 1 кластере в доминирующем комплексе — уклейка и обыкновенный пескарь (скорость течения 0.4–0.5 м/с), во втором кластере — обыкновенная верховка и плотва, в третьем — помимо короткоцикловых реофильных видов — присутствуют фитофильные длинноцикловые виды, нуждающиеся в пойме виды: плотва, красноперка, густера.

Таким образом, на равнине, также, как и на низменности, ширина поймы и ширина русла являются основными факторами, связанными как с обилием видов, так и со структурными индексами.

2.1.3. Среднерусская возвышенность

Всего на 26 обследованных станциях 11 рек Среднерусской возвышенности обитает 27 видов рыб (табл. 1). Видовое богатство на станциях изменяется от 2 до 15, в среднем — 8.9 видов, а видовое разнообразие от 0.22 до 2.99, в среднем — 1.81 бит. Оба показателя меньше, чем в двух предыдущих орографических районах. При проведении анализа главных компонент, выяснилось, что первые четыре главные компоненты определяют 85% разнообразия. Выявлено, что уклейка, обыкновенная верховка, обыкновенный пескарь, обыкновенный горчак, обыкновенный елец и плотва являются индикаторными видами и, следовательно, вносят наибольшее разнообразие в структуру рек Среднерусской возвышенности. Кроме того, в доминирующем комплексе станций отмечены виды: быстрянка, серебряный карась, язь, усатый голец и речной окунь.

При проведении корреляционного анализа значимыми для индикаторных и доминантных видов оказались 4 из рассматриваемых факторов: скорость течения, характер грунта, ширина русла и доля проекционного покрытия растительностью (табл. 6). Для обыкновенного ельца отмечена положительная корреляция со скоростью течения и отрицательная с проекционным покрытием растительностью. Верховка предпочитает заиленные грунты. Плотва отрицательно реагирует на величину площади зарастания. Для доминантного вида — усатого гольца значимой оказалась также ширина русла: как правило, этот вид предпочитает водотоки ручьевого типа.

Таблица 6. Связь относительного обилия индикаторных и доминантных видов рыб с параметрами водотока на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Виды рыб	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Уклейка	-	-	-	-	-
Обыкновенная верховка	-	-	-	-0.59	-
Обыкновенный горчак	-	-	-	-	-
Обыкновенный елец	0.53	-	-	-	-0.4
Плотва	-	-	-	-	-0.52
Обыкновенный пескарь	-	-	-	-	-
Быстрянка	-	-	-	-	-
Серебряный карась	-	-	-	-	-
Язь	-	-	-	-	-
Усатый голец	-	-0.55	-	-	-
Речной окунь	-	-	-	-	-

Таблица 7. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов с параметрами водотока на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна Оки (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Ширина русла	Ширина поймы	Характер грунта	Обилие макрофитов
Число видов	0.41	0.44	0.41	-	-
Индекс Шеннона	0.50	-	-	-	-

При проведении кластерного анализа образовалось четыре кластера, при этом они по составу рыбного населения близки между собой: различия между ними не превышает 35 эвклидовых единиц. Кластеры формируются по доминирующему комплексу рыбного населения соответственно гидрологическим факторам.

Таким образом, общими индикаторными видами бассейна Оки на Русской равнине являются обыкновенная верховка, уклейка, обыкновенный горчак, обыкновенный пескарь и плотва. Речной окунь — общий индикаторный вид для низменности и равнины. Только для низменности — развитых пойм ее рек — характерны в качестве индикаторных видов длинноцикловые фитофилы — обыкновенная щука, густера и лещ. Только для рек равнины, где часто встречаются станции ручьевого типа характерен в качестве индикаторного вида усатый голец и только для возвышенности, где преобладают станции с реофильными биотопами — обыкновенный елец.

2.2. Бассейн Дона

Всего в бассейне Дона обследовано 37 рек. Дендрограмма не дает однозначных представлений о сходстве рек. Четко выделены два кластера (рис. 2): в первом из которых все реки довольно схожи между собой (около 30 единиц Эвклидова расстояния), в структуре рыбного населения наблюдаются различные комбинации долей уклейки, горчака, верховки, плотвы, гольяна, реке красноперки, щуки и язя, а во втором кластере собраны реки возвышенности с супердоминантом гольяном. Подсчитав

средние евклидовы расстояния между каждой рекой и всеми обследованными реками и между каждой рекой и реками, протекающими по той же орографической области, мы получили достоверное отличие между двумя рядами данных. Дальнейшему анализу станции рек подвергались отдельно по Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнине.

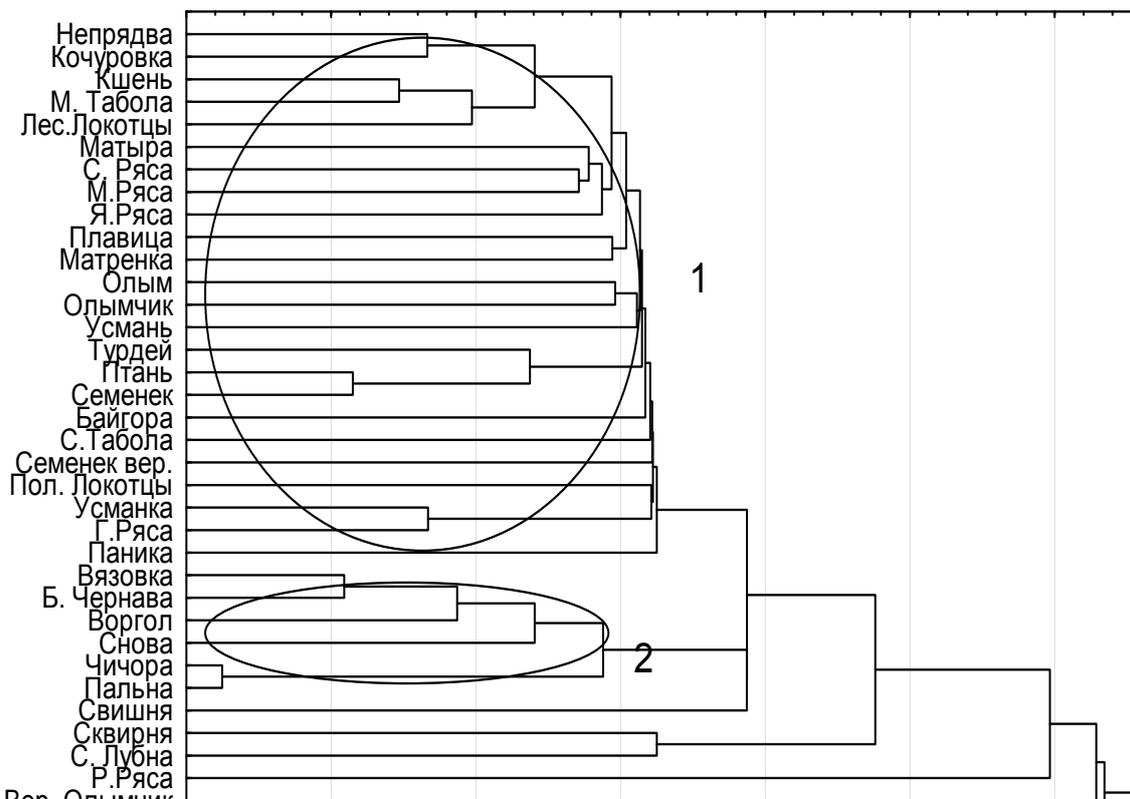


Рис. 2. Дендрограмма структуры уловов малых рек Донского бассейна.

2.2.1. Окско-Донская равнина

На 32 станциях 12 малых рек, протекающих по Окско-Донской равнине, обнаружено 28 видов круглоротых и рыб (табл. 1). Видовое богатство в среднем по станциям — 7.59, колеблется от 1 до 15 видов; видовое разнообразие в среднем по станциям — 1.71, изменяется от 0.36 до 2.63 бит.

Методом главных компонент выяснили, что первые пять компонент определяют около 77.4% разнообразия. Выявлены одиннадцать видов, вносящих наибольший вклад в разнообразие: щука, уклейка, серебряный карась, обыкновенная верховка, голавль, обыкновенный горчак, обыкновенный елец, плотва, красноперка, обыкновенный пескарь и речной окунь и, следовательно, вносят наибольшее разнообразие в структуру станций рек Окско-Донской равнины. Кроме того, в доминирующем комплексе станций отмечены виды: усатый голец, густера и язь.

Для станций малых рек Окско-Донской равнины отмечена достоверная связь (при уровне значимости $p < 0.05$) относительного обилия индикаторных видов со всеми рассматриваемыми факторами, кроме ширины поймы (табл. 8). Так, отмечена положительная связь скорости течения реки с относительным обилием в уловах уклейки и голавля. С характером грунта отрицательно связано относительное обилие уклейки, обыкновенного ельца, донского пескаря и усатого гольца. С обилием макрофитов отрицательно связано относительное обилие в уловах ельца, с шириной русла обилие серебряного карася и красноперки. Для остальных доминантных видов наблюдается корреляция их обилия с характером грунта и шириной русла, а для обыкновенного пескаря также со скоростью течения.

В результате кластерного анализа выделилось три кластера станций: первый — с доминированием плотвы и в меньшей степени — усатого гольца, красноперки, уклейки, обыкновенного горчака, обыкновенного пескаря, обыкновенного ельца, ельца Данилевского, обыкновенной верховки, щуки и язя. Плотва — наиболее распространенный вид на Окско-Донской равнине. Многочисленные станции, объединенные в кластере 1, несмотря на некоторые различия в физико-гидрологических показателях, вероятно, находятся в границах нормы реакции этого очень пластичного вида-убикувиста (Кулиев, Багирова 1979; Касьянов, Изюмов, 1995 и др.). Станции характеризуются низкими или умеренными скоростями течения (0–0.4 м/с), дно обычно заиленное, ширина русла от 4 до 20 м, размеры поймы варьируют от слабо до умеренно-развитых. На станциях второго кластера практически отсут-

ствует течение, сильно заиленное дно и обилие высшей водной растительности. Здесь преобладают обыкновенный горчак и обыкновенная верховка. Третий кластер объединяет станции, на которых в уловах встречена только обыкновенная щука, обитающая в сильно заросших бочагах.

Таблица 8. Связь относительного обилия индикаторных и доминантных видов рыб с параметрами водотока на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна Дона (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Виды	Скорость течения	Характер грунта	Обилие макрофитов	Ширина русла	Ширина поймы
Обыкновенная щука	-	-	-	-	-
Уклейка	0.34	-0.42	-	-	-
Серебряный карась	-	-	-	0.38	-
Обыкновенная верховка	-	-	-	-	-
Обыкновенный елец	-	-0.40	-0.34	-	-
Обыкновенный горчак	-	-	-	-	-
Плотва	-	-	-	-	-
Краснопёрка	-	-	-	0.51	-
Речной окунь	-	-	-	-	-
Голавль	0.42	-	-	-	-
Обыкновенный пескарь	0.61	-0.49	-	-	-
Усатый голец	-	-0.35	-	-	-
Густера	-	-0.37	-	0.47	-
Язь	-	-	-	-	-
Елец Данилевского	-	-	-	-	-

Таблица 9. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов с параметрами водотока на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна Дона (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Характер грунта	Обилие макрофитов	Ширина русла	Ширина поймы
Число видов	-	-0.52	-	-	-
Индекс Шеннона	-	-0.39	-	-	-

2.2.2. Среднерусская возвышенность

На 64 станциях 23 обследованных рек, протекающих по Среднерусской возвышенности обнаружено 33 вида рыб (табл. 1). Видовое богатство в среднем по станциям — 8.48, колеблется от 1 вида до 17 видов; видовое разнообразие в среднем по станциям — 1.21, изменяется от 0.1 до 3.00.

Для того чтобы оценить какие виды имеют наибольшее значение в формировании рыбного населения мы проанализировали вклад видов в видовое разнообразие с помощью метода главных компонент. Четыре первых главных компоненты определяют 79% разнообразия станций по структуре рыбного населения.

Таким образом, выделено шесть видов, вносящих наибольший вклад в разнообразие. Их ранговые корреляции с рассматриваемыми факторами приведены ниже (табл. 10).

Таблица 10. Связь относительного обилия индикаторных и доминантных видов рыб с параметрами водотока на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна Дона (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Виды	Скорость течения	Характер грунта	Обилие макрофитов	Ширина русла	Ширина поймы
Уклейка	0.38	-0.39	-0.28	0.32	-
Обыкновенная верховка	-0.56	0.32	0.28	-0.43	-
Обыкновенный голянь	0.30	-0.38	-	-	-
Обыкновенный горчак	-	-	-	-	-
Плотва	-	-	-	-	-
Обыкновенный пескарь	0.44	-	-0.28	-	-
Обыкновенный елец	0.50	-0.44	-0.29	0.29	-
Щука	-	-	-	0.34	-
Жерех	-	-	-	0.34	-
Серебряный карась	-	0.35	-	-	-
Голавль	0.50	-0.43	-0.29	0.29	-
Рыбец	0.29	-0.29	-0.28	0.41	-
Усатый голец	-	-	-	-0.34	-
Ерш	-	-	-	-	-
Речной окунь	-0.32	-	-	-0.33	-

Один из важнейших факторов, влияющих на обилие трех индикаторных видов – скорость течения, причем положительная корреляция обнаруживается по отношению к реофильным видам: уклейка, и обыкновенный голянь, а отрицательная — с лимнофильной верховкой. Значима скорость также по отношению к доминантным видам — голавль и рыбац. Второй фактор – характер грунта – важен для трех индикаторных вида и четырех доминантных, причем 4 вида предпочитают более твердые грунты (уклейка, обыкновенный пескарь, обыкновенный елец и голавль), а 2 вида — илистое дно — верховка и серебряный карась. Два индикаторных вида (уклейка, обыкновенный пескарь) отрицательно реагируют на изобилие макрофитов, а один (верховка) — положительно. Также отрицательно на обилие макрофитов реагируют доминантные виды обыкновенный елец, голавль и рыбац. Ширина русла способствует увеличению доли доминантных видов — щуки, жереха, уклейки, а также уменьшению одного индикаторного – обыкновенной верховки. Зависимость от ширины поймы не обнаружена.

Таблица 11. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов с параметрами водотока на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна Дона (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Характер грунта	Обилие макрофитов	Ширина русла	Ширина поймы
Число видов	-	-0.3	-	-	-
Индекс Шеннона	-	-	-	-	-

При выполнении кластерного анализа подтверждаются вышеприведенные закономерности: на объединяющихся станциях отмечены доминирующие комплексы из видов, приведенных в табл. 10, при этом наиболее явные кластеры станций имеют наиболее выраженные гидрологические условия.

Общими индикаторными видами бассейна Дона на Восточно-европейской равнине являются обыкновенная верховка, уклейка, обыкновенный горчак и плотва. Только для рек возвышенности, где преобладают станции с реофильными биотопами, характерен обыкновенный голянь, а для рек равнины, где более разнообразен набор станций — щука, серебряный карась, голавль, обыкновенный елец, красноперка, обыкновенный пескарь и речной окунь.

Таким образом, индикаторными видами всей Восточно-европейской равнины можно считать плотву, горчача, верховку и уклейку (табл. 12). Возможно к ядру стоит отнести и обыкновенного пескаря: этот вид имеет суммарное значение собственного вектора в главных компонентах более 0.4 во всех орографических образованиях, кроме станций Донского бассейна Среднерусской возвышенности, хотя это значение здесь также достаточно велико и составляет 0.3 единицы. Несомненно, все эти широко распространенные виды имеют высокую экологическую пластичность. Горчак — вид с наибольшей экологической валентностью. Не отмечено влияния на его обилие ни одного из всех рассматриваемых гидрологических факторов. Однако наличие растительности для фитофага горчача необходимо, хотя с ее обилием доля горчача не связана. Плотва также ярко выраженный вид-убиквист и встречается при различных гидрологических условиях. Тем не менее, как все длинноцикловые фитотилы, плотва тяготеет к выраженным поймам, широким руслам (Окский бассейн, равнина), а также отрицательно коррелирует с обилием растительности на станциях рек возвышенности Окского бассейна. Верховка тяготеет к биотопам с невысокой скоростью течения, заиленным грунтам, нешироким руслам, достаточно заросшими макрофитами. Уклейка положительно реагирует на скорость течения, ширину русла, а отрицательно — на обилие макрофитов, предпочитает твердые грунты. Обыкновенный пескарь положительно связан со скоростью течения, отрицательно — с обилием макрофитов, предпочитает твердые грунты.

Таблица 12. Количество и распределение индикаторных видов по орографическим районам и по бассейнам рек

Бассейны	Возвышенность	Равнина	Низменность
Ока	Я+обыкновенный елец (6 видов)	Я+Р+усатый голец (7 видов)	Я+Р+обыкновенная щука+лещ+густера (8 видов)
Дон	Я+обыкновенный голянь (5 видов)	Я+Р+обыкновенный елец+обыкновенная щука+серебряный карась+красноперка+голавль (11 видов)	

*Здесь и далее: Я — виды ядра, Р — вид равнины (речной окунь).

В Окском бассейне на станциях возвышенности к «ядру» индикаторных видов добавляется реофильный вид обыкновенный елец, предпочитающий твердые грунты, высокую скорость течения и невысокое обилие растительности. На станциях равнины, кроме видов «ядра» наблюдаются речной

окунь и усатый голец. Речной окунь, как длинноплавый фитотил, тяготеет к пойме и широкому руслу (хотя может встречаться и других биотопах). Усатый голец — ручьевый вид и встречается в биотопах с неширокими руслами, предпочитает выраженную скорость течения. На станциях низменности к «ядру» видов присоединяется лещ, густера и щука. Лещ и густера тесно связаны с шириной поймы. Щука не связана с гидрологическими параметрами. Однако этот вид встречался в биотопах с наличием растительности, т.к. для осуществления охоты щука нуждается в зарослях, хотя обилие их для нее не имеет значения.

В Донском бассейне на станциях возвышенности кроме «ядра» видов прибавляется обыкновенный голяк. Обыкновенный голяк имеет положительную корреляцию со скоростью течения и отрицательную с характером грунта. На станциях равнины кроме видов, обнаруженных на равнинных реках бассейна Оки, наблюдаются также щука, красноперка, обыкновенный елец, голавль и серебряный карась. Серебряный карась и красноперка положительно связаны с шириной русла, а голавль со скоростью.

Таким образом, наибольшее количество индикаторных видов наблюдается на равнинных станциях малых рек Донского бассейна, но при этом большее видовое богатство и большее видовое разнообразие наблюдается на равнине и низменности Окского бассейна (табл. 13) за счет большей выровненности в структуре населения станций и более жесткого доминирования в бассейне Дона. Жесткое доминирование на станциях Донского бассейна обусловлены особенностями биотопов: на возвышенности — это биотопы предгорных рек с высокой скоростью и каменистым дном, которые «отсекают» лимнофильный комплекс видов, на равнине часты запруженные станции и станции с бочагами, которые избегают реофильные виды. В результате мы могли наблюдать станции с минимальным количеством видов: на возвышенности — 1 станция с одним видом, 3 станции с двумя видами и 5 станций с тремя видами; на равнине — 2 станции с одним видом, 2 станции с двумя видами и 2 станции с тремя видами.

Таблица 13. Средние значения структурные индексов орографических районов двух бассейнов

Структурные индексы	Окский бассейн			Донской бассейн	
	Возвышенность	Равнина	Низменность	Возвышенность	Равнина
N	9.18	10.56	10.16	8.36	7.72
H	1.80	1.90	1.92	1.50	1.67
R	0.42	0.44	0.38	0.71	0.67

Ихтиофауны различных орографических районов достаточно близки между собой (табл. 14). Наиболее значительные отличия по фауне рыб наблюдаются между станциями разных бассейнов рек, как при сравнении их на равнине, так и на возвышенности (табл. 14). Также значительные различия наблюдаются в Донском бассейне между станциями равнины и возвышенности. Меньше всего отличий между станциями равнины и низменности Окского бассейна.

Таблица 14. Сравнение ихтиофаун двух бассейнов и орографических областей по коэффициенту Серенсена — Чекановского

Донской бассейн	Окский бассейн			Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность
Равнина – возвышенность	Равнина-возвышенность	Равнина – низменность	Низменность – возвышенность	Окского и Донского бассейнов	Окского и Донского бассейнов
0.75	0.85	0.88	0.81	0.74	0.70

III. Влияние антропогенных, зоогенных и прочих факторов на структуру рыбного населения малых и средних рек центра Восточно-европейской равнины

3.1. Влияние бочагов и плотин

Многие реки Донского бассейна достаточно маловодны как из-за климатических условий, так и вследствие высокой распаханности земель (Близняк и др., 1945; Мильков, 1982; Дорожкин, 2007). В результате одна из характерных особенностей малых рек Верхнего Дона в летнее время — бочажный или прерывисто-бочажный тип русел. Кроме того, многие реки запружены. Хотя основные гидрологические характеристики, изменившиеся под влиянием образования бочагов и сооружения пло-

тин, были учтены при корреляционном анализе, был дополнительно проведен анализ влияния различных стадий бочаговости и плотин на рыбное население, а именно на индикаторные виды.

В уловах станций малых рек Окско-Донской равнины при отсутствии бочага наблюдались супердоминанты серебряный карась, голавль, обыкновенный елец, плотва, краснопёрка, и речной окунь. Обыкновенная щука же была в уловах супердоминантом на станции с бочагом с протокой и бочагом, прерывающим русло, а уклея — только на станции с бочагом с протокой. При отсутствии бочага относительное обилие серебряного карася, обыкновенного ельца, обыкновенного горчак и краснопёрки было выше, чем при его наличии, а для обыкновенной щуки — ниже.

На наличие бочага достаточно определенно реагируют три вида: отрицательно — елец, и серебряный карась, а положительно — щука.

Серебряный карась, краснопёрка, и речной окунь достигают максимального обилия на участках перед плотиной, обыкновенная щука — за плотиной. Относительное обилие остальных доминантных видов на станции при отсутствии плотины было больше, чем при ее наличии.

На Среднерусской возвышенности стараются избежать бочагов, особенно их последней стадии — при прерывании русла — рео- лимнофильная уклея и реофильные виды — обыкновенный голяк, елец, а также лимнофильный горчак. Верховка, наоборот, даже увеличивает свою численность в бочажных образованиях.

Проведенный анализ показал, что наличие плотин отрицательно воздействует на встречаемость реофильных видов: ельца и голяка. Обыкновенный пескарь снижает свое обилие в прудах перед плотинами, зато самое высокое его обилие наблюдается на стациях, находящихся под воздействием плотин выше прудов. Несколько неожиданный результат получен в случае с лимнофильным горчаком, который в очень незначительном количестве встречался на стациях, находящихся перед плотинами по сравнению со станциями без плотин или стациями после плотин. На станциях, более всего подверженным влиянию плотин — на прудах перед плотинами — широко представлена обыкновенная верховка.

3.2. Влияние спрямления русел малых рек на структуру их рыбного населения

Спрявление русел рек относится к одному из видов мероприятий осушительной мелиорации, наибольшие масштабы которой в Рязанской области приняли в 1950–1970-х гг. на территории Мещёрской низменности (Кривцов и др., 2008). Помимо Рязанской области осушительной мелиорации подверглись значительные территории Архангельской, Псковской, Смоленской, Московской, Владимирской, Тверской и других областей Российской Федерации, а также бывших союзных республик — Украины, Белоруссии и Молдавии. Спрявление русел оказалось возможным и достаточно удобным проводить на малых реках из-за их размеров. Работ по оценке воздействия мелиорации на рыбное население очень мало, а представленная в них информация носит схематический характер (Дёжкин, Лихацкий, 2005; Шилин, 2006).

Для оценки этого фактора в августе-сентябре 2002–2012 гг. на территории Спасского, Рязанского и Клепиковского районов Рязанской области были проведены исследования на реках Белая и Совка, у которых спрямлены русла на всём их протяжении, и, для сравнения, на реках Курша и Кишня, у которых спрямлению подверглись только самые верхние участки русел. На каждой реке отловы рыб проводили на 3 станциях, расположенных в верхнем, среднем и нижнем течениях. Также для сравнения — в качестве крайних вариантов спрямления русел — использовали данные по населению рыб различных типов мелиоративных канав: центральной магистральной с отводом воды в р. Оку, накопительной с отводом воды в оз. Лакашинское и замкнутой накопительной канавы в ур. Ковяжи близ с. Ижевское Спасского р-на.

В подвергшихся спрямлению русел реках отмечено уменьшение и видового богатства, и видового разнообразия рыб. По сравнению с ненарушенными реками для них отмечено меньшее число видов рыб как в целом для водотока, так и для отдельных станций. Основная причина этого явления — уменьшение разнообразия биотопов, прежде всего уничтожение перекатов, плёсов и омутов вследствие выравнивания ложа реки, уничтожение заливов и меандр при спрямлении берегов.

Реофилизация рыбного населения в наибольшей степени выражена на отдельных станциях рек Курша и Кишня и магистральной мелиоративной канаве. Максимальный показатель — 73.6%, отмечен в нижнем течении р. Курша. В реках со спрямленным руслом виды реофильного экологического комплекса рыб либо вообще не были отмечены (р. Совка), либо, как в среднем и нижнем течениях р. Белая, были очень малочисленны, и их доля составляла 0.83–1.48%. В мелиоративных канавах накопительного типа реофильные виды рыб не встречены.

В центральной магистральной канаве отмечено наибольшее видовое богатство как на отдельных станциях, так и в целом для водотока. В ней сложились условия, в результате которых сформирова-

ровался наиболее полный видовой комплекс рыб по сравнению со всеми рассматриваемыми в данной разделе реками и мелиоративными канавами. Объясняется это особым её расположением. ЦМК впадает в р. Оку, а в весенний период полностью оказывается под полой окской водой. В неё впадает протока из оз. Лакашинское, по которой происходят перемещения рыб как в весенне-летне-осенний период, так и во время зимних заморов. Кроме того, в ней сильно развито биотопическое разнообразие: имеются ручьевидные и непроточные с застойной водой участки, бобровые пруды и обширные открытые плёсы.

Мелиоративные каналы накопительного типа представляют собой крайний вариант лимнофильных водоёмов. Они, как правило, сильно зарастают водной и прибрежно-водной растительностью, течение в них отсутствует, вследствие чего в них обитает ограниченное число видов рыб.

Подводя общий итог оценке влияния на рыбное население малых рек спрямления русел, можно отметить следующее.

- 1) Априори ожидаемой реофилизации рыбного населения при спрямлении русел малых рек не происходит.
- 2) Наибольшие изменения в структуре рыбного населения выражаются в уменьшении видового богатства и видового разнообразия. Это является следствием уменьшения биотопического разнообразия за счёт уничтожения в водотоках различных топических элементов — перекатов, плёсов, омутов, заливов и т.д.
- 3) При определённых условиях магистральные мелиоративные каналы могут выступать наравне с малыми реками в качестве самостоятельных водотоков с высоким видовым богатством и биологическим разнообразием рыб.

3.3. Распределение и структура рыбного населения в малых реках центра Восточно-европейской равнины, находящихся под воздействием средообразующей деятельности бобров

Речной бобр *Castor fiber* интенсивно расселяется в европейской части России, в том числе и на реках бассейна Верхнего Дона. Если в 1930–1950-е гг. это в основном происходило за счёт реакклиматизационных мероприятий, то в 1990-е гг., в связи с потерей к нему интереса как объекту мехового промысла, — путём саморасселения (Лавров, 1975; Завьялов, 2008; Борисов, 2011; Гревцев, 2011). На малых реках шириной 6–8 м для поддержания уровня воды он строит плотины. При этом происходит кардинальное изменение режима водотоков: снижается скорость течения, образуются малопроточные «бобровые пруды», заболачиваются прибрежья, в воде снижается уровень растворённого кислорода, повышается кислотность воды (Завьялов и др., 2005; Дгебуадзе и др., 2007; Завьялов, 2008). Таким образом, условия обитания для рыб существенно изменяются.

3.3.1. В бассейне верхнего Дона

3.3.1.1. Река находится под интенсивным воздействием бобров (река Сухая Лубна)

Река Сухая Лубна, из рассматриваемых в данном разделе трёх рек, к настоящему времени наиболее плотно заселена речным бобром. Бобры на ней появились в начале 2000-х гг., первые плотины были построены в среднем течении в 2005–2006 гг., а наиболее интенсивное строительство плотин было в 2009–2010 гг. К настоящему времени плотины имеются от истоков до устья. Русло на всём этом протяжении на 80–90% превратилось в плёсы, где течение почти отсутствует, перекаты с каменисто-песчаным дном почти исчезли и сохранились только ниже плотин на протяжении в несколько десятков метров (далее вода подпирается нижерасположенной плотиной).

Отловы рыб в р. Сухая Лубна проводили в 2010 и 2012 гг. В качестве сравнительного материала для выяснения изменения фаунистического состава рыб при средообразующем воздействии бобров использовали отловы, проведённые в 2004, 2005 и 2007 гг. (Сарычев и др., 2007а, 2010), при ещё слабом развитии бобровых поселений. В 2010 и 2012 гг. рыб облавливали на 8 станциях реки, которые можно сгруппировать в 3 основных блока: 1) «бобровые пруды» — участки реки, расположенные выше бобровых плотин; 2) участки русла реки, расположенные по течению сразу за бобровыми плотинами и 3) участки русла реки, не испытывающие видимого воздействия от жизнедеятельности бобров. Число станций на этих участках составляло соответственно в 2010 г. — 3, 3 и 2, а в 2012 г. — 4, 3 и 1. Всего в р. Сухая Лубна было добыто 5147 экз. рыб и миног 14 видов.

В 2007 и 2010 гг. отмечено двукратное уменьшение числа видов рыб и миног по сравнению с 2004–2005 гг., но в 2012 г. было выявлено 11 видов, что близко к изначальному числу. Индекс видового разнообразия Шеннона наиболее высоким был в 2004–2005 гг., также в эти годы в реке было более выравненное население. Таким образом, при увеличивающемся средообразующем воздействии речного бобра в реке происходит уменьшение видового богатства и видового разнообразия рыб, хотя линейной зависимости не наблюдается.

Индекс доминирования отражает по периодам обилие 1–3 наиболее приспособленных к новым условиям видов рыб. Доля видов-реофилов в рыбном населении по исследуемым периодам значительно колеблется, что по-видимому связано с двумя разнонаправленными процессами — весенними миграциями с паводковыми водами и бобровой деятельностью, приводящей к лимнофильным условиям в реке. Однако в период 2007–2012 гг., обилие реофильных видов образует выраженную тенденцию к уменьшению.

Необходимо отметить сильное варьирование доли плотвы от доминантного положения при отсутствии бобров до почти полного исчезновения при их деятельности.

Суммируя представленные выше данные, можно отметить, что влияние бобров на видовую структуру рыбного населения при различных гидрологических явлениях, таких как уровни половодья, скорость схода внешних вод, уровни воды в меженный период, может существенно изменяться. Тем не менее, очевидна тенденция к лимнофилизации рыбного населения, уменьшение доли плотвы, уменьшение видового богатства и разнообразия.

3.3.1.2. Сравнительная оценка изменений в рыбном населении малой реки при динамичном поселении бобров (на примере р. Паника)

Пример с р. Паника показателен в том плане, что на ней были проведены обловы рыб при существующем поселении бобров (2011 г.) и на тех же участках при исчезновении бобрового поселения (2012 г.). Протяжённость всего участка составляла около 1 км. Впервые бобры здесь поселились в 2010 г. Построенная в этот год плотина была очень низкой и не перекрывала всю реку. В 2011 г. бобровая плотина была значительно большей по размерам. Её длина составляла 5 м, она перекрывала всю реку, а выше её сформировался «бобровый пруд».

12–13/VII 2011 г. были проведены обловы рыб в «бобровом пруду» (1), на нижерасположенном участке русла сразу за бобровой плотиной (2), непосредственно в предустьевом участке реки (3) и на участке реки, расположенном выше всех предыдущих пунктов облова на 300 м (4).

В 2011 г. в нижнем течении р. Паника было обнаружено 13 видов, а на станциях отлова их число варьировало от 4 до 9. Меньше всего видов рыб обнаружено в «бобровом пруду» (ст. № 1). На более нижних участках реки, а также верхних, число выявленных видов рыб гораздо большее. Также обращает на себя внимание и существенно меньшая доля в рыбном населении видов реофильного комплекса, при этом стоит, заметить, что и на самой верхней станции (№ 4) доля реофилов меньше, чем на более нижних станциях № 2 и 3. Индекс видового разнообразия Шеннона наименьшее значение имел в «бобровом пруду», а на всех остальных участках был более чем в два раза выше и сравнительно близким — 2.72–2.78. Индекс доминирования наибольшим был в «бобровом пруду».

Таким образом, в данном случае постройка бобрами плотины и образование выше её пруда привели к уменьшению в этом биотопе числа видов рыб и формированию в нём комплекса лимнофилов. Отмечено уменьшение видового разнообразия. Уменьшения числа видов рыб в более верхних участках реки не отмечено.

Весной 2012 г. во время половодья бобровая плотина в нижнем течении р. Паника была разрушена. Причём на том месте, где она располагалась, вообще ничто не напоминало о её существовании в предыдущий год. Высота потока воды в русле превышала меженный уровень на 2 м (судя по остаткам ветоши на ветках и стволах деревьев). Однако выше прошлогоднего контрольного участка на 500 м была обнаружена новая плотина бобров, сбоку от которой был проход и сформировался довольно выраженный поток воды. Отлов рыб был проведён 16–17/V и 7–8/VIII 2012 г. на тех же самых участках, что и в предыдущем году, а также во вновь образовавшемся бобровом пруду (ст. № 5).

Видовое богатство рыб на всех участках сравнительно одинаковое, причём на ст. № 1 (бывшего бобрового пруда) оно даже несколько выше, чем на более нижних. Во вновь образовавшемся «бобровом пруду» (ст. № 5) число выявленных видов рыб не отличалось от других участков реки.

Доля реофильных видов на станции № 1 существенно возросла, а на станциях № 2–4 осталась практически прежней. В новом «бобровом пруду» отмечена очень низкая доля видов-реофилов — 6.95%. Индекс видового разнообразия рыб на всех станциях был высоким, особенно на №1 — в бывшем «бобровом пруду», а индекс доминирования — сравнительно низким.

Таким образом, можно заключить следующее:

- при разрушении бобровых плотин происходит восстановление структуры рыбного населения;
- участки реки при образовании молодых «бобровых прудов», располагающиеся ниже и выше их по течению, не претерпевают сколько-нибудь существенных изменений;
- во вновь образующихся «бобровых прудах» происходит лимнофилизация рыбного населения; в них отмечено уменьшение числа видов рыб.

3.3.1.3. Сравнительная оценка изменений в рыбном населении малой реки после поселения на ней бобров (на примере р. Свишня)

Исследования на р. Свишня позволяют провести оценку воздействия на рыбное население средообразующей деятельности бобра в случае, когда была известна структура рыбного населения в реке до его поселения.

Обследование р. Свишня было проведено 28/VII 2004 г. в 1 км ниже с. Стегаловка (Долгоруковский р-н Липецкой обл.) в её среднем течении. Ширина реки составляла 5–15 м, глубина — 0.5–2.0 м. На реке не было отмечено каких-либо следов деятельности речного бобра.

Повторное обследование реки в этом же месте было проведено 18/IX 2012 г. Ширина реки составляла 8–10 м, глубина — 1.0–1.5 м. Скорость течения составляла 0.2 м/сек. На реке была построена бобровая плотина длиной 15 м, перепад воды составлял 30 см. Отловы рыб были проведены в «бобровом пруду» и на участке сразу за бобровой плотиной.

Суммарно в реке Свишня в 2004 и 2012 гг. было выявлено 9 видов рыб (1152 экз.).

Общее число видов в реке до и после поселения бобров не изменилось, но при этом несколько изменился видовой состав. После поселения бобров в реке были отмечены два новых вида — обыкновенная верховка и речной окунь, но не были встречены ранее обитавшие плотва и обыкновенная щука.

После поселения в реке бобров произошло частичное изменение структуры доминирующего комплекса, при сохранении обыкновенным гольяном позиции вида-супердоминанта. При отсутствии в реке бобров в доминирующий комплекс у рыб входил обыкновенный горчак, а после поселения бобров — обыкновенная верховка. Видовое разнообразие в реке после поселения бобров уменьшилось, особенно на участке ниже бобровой плотины. В бобровом пруду и ниже его возрос индекс доминирования.

3.3.2. В бассейне Средней Оки

Для малых рек Мещёрской низменности, типичным представителем которых является р. Ламша (Спасский р-н Рязанской обл.), свойственен длительный полойный режим. Общая протяжённость р. Ламша составляет 25 км, ширина на большей части 6–12 м, глубина 0.5–1.4 м, течение слабо выражено. Во время половодья под водой оказывается большая часть русла р. Ламша, в том числе и бобровые плотины. Рыбы в это время имеют возможность свободного перемещения по всему пространству.

Река Ламша обследована в 2009 г. на 4 станциях, на трёх из которых обловы рыб были проведены дважды: в июле и сентябре. Всего в р. Ламша отмечено 10 видов рыб, среди которых доминантами (доля в населении составляла более 10%) были речной окунь, головешка-ротан и обыкновенная щука, субдоминантом — обыкновенная верховка, обычными — усатый голец, язь и вьюн.

Видовое обилие на разных станциях различалось. Обследованные нами станции сгруппированы в 3 основных блока: 1) участки русла реки, не испытывающие видимого воздействия от жизнедеятельности бобров; 2) «бобровые пруды» — участки реки, расположенные выше бобровых плотин и 2) участки русла реки, расположенные по течению сразу за бобровыми плотинами. Нами обследовано 2 станции, отнесённых к первому блоку: в самых верховьях реки (на ней было отмечено 2 вида рыб) и в среднем течении реки — отмечено 3 и 6 видов (соответственно, в июле и сентябре). В бобровом пруду в июле было 3 вида рыб, в сентябре — 2. На участке реки, расположенном ниже бобровой плотины, в июле было отмечено 8, а в сентябре 5 видов.

Таким образом, в бобровом пруду при обоих отловах отмечено меньшее число видов рыб, чем на участках, расположенных ниже его или на которых не отмечено видимого воздействия деятельности бобров. При этом в обоих случаях в бобровых прудах отмечались виды рыб, устойчивые к недостатку кислорода — щука, головешка-ротан, верховка и краснопёрка. Малое число видов рыб в верхнем течении реки, видимо, не связано с жизнедеятельностью бобров, так как для верховий рек в целом свойственно обитание малого числа видов рыб (Иванчева и др., 2008).

На станции у с. Ламша, расположенной в среднем течении реки и выше бобровых плотин на несколько километров, при облове в сентябре среди прочих рыб был добыт налим. С учётом этого факта, а также случаев поимки в реке выше плотины окуня, щуки, усатого гольца и др., воздействие бобров в виде постройки плотин на рыбное население не проявляется в виде физической преграды их перемещениям. Это воздействие, по нашим данным, в большей мере определяется изменением биотопической структуры водотока, лимнофилизацией большей его части, в том числе созданием участков со стоячей водой (бобровых прудов).

Таким образом, подводя общий итог анализа распределения рыб по различным участкам рек с имеющимися на них поселениями речного бобра, можно заключить следующее. Средообразующая деятельность речного бобра путём постройки плотин оказывается существенным зоогенным фактором по изменению биотопической структуры реки. С потерей ею реофильных свойств происходят

определённые изменения и в рыбном населении, выражающиеся в уменьшении видового богатства, видового разнообразия и лимнофилизации рыбного населения как всей реки, так и её отдельных участков. Наибольшие изменения происходят в «бобровых прудах», как наиболее модифицированных участках реки. Как правило, в них происходит увеличение индекса доминирования в силу увеличения присутствия 1–2 наиболее приспособленных к новым условиям видов.

На малых реках бассейна Верхнего Дона, расположенных на Среднерусской возвышенности, весеннее половодье проходит в сравнительно короткие сроки. При этом бурным потоком полной воды разрушаются все бобровые плотины. Примером может служить исчезновение бобровой плотины на р. Паника. Однако на реках, плотно заселённых бобром, их средообразующая деятельность оказывает влияние и на прохождение весеннего половодья. Развитый каскад плотин препятствует проявлению разрушительной деятельности полной воды. Бобровые плотины оказываются разрушенными незначительно и быстро восстанавливаются.

Независимо от плотности заселения бобрами реки во время половодья рыбы имеют возможность расселения по ней, вплоть до самых верхних участков. На реках, относительно слабо преобразованных строительной деятельностью бобров, река даже на выше расположенных участках сохраняет свойственный ей состав рыбного населения. Таким образом, строительная деятельность бобра в большей мере оказывает воздействие на рыб не в качестве физической преграды для их прохода в верховья реки, а изменением среды обитания (биотопной структуры водотока) (Иванчев и др., 2011).

Несмотря на специфичность малых рек Среднерусской возвышенности основные изменения в структуре рыбного населения в них повторяют отмеченные в других регионах. Так, в реках Рыбинского водохранилища установлено существенное уменьшение числа видов после заселения их бобрами. Особенно мало видов рыб обитает в «бобровых прудах» (Дгебуадзе и др., 2001, 2007). Участки, расположенные ниже всех бобровых плотин оказываются в большей степени заселёнными рыбами.

В малой реке бассейна Балтийского моря относительная плотность рыб на единицу рыболовного усилия в незатронутых деятельностью бобров местообитаниях была гораздо выше, чем в «бобровых прудах» (Дгебуадзе и др., 2009).

В малых реках заповедника «Приволжская лесостепь» деятельность бобра приводит к уменьшению видового разнообразия и лимнофилизации рыбного населения (Осипов, 2011).

По нашим наблюдениям, при заселении реки бобрами и постройки ими плотин в первую очередь начинают исчезать наиболее выраженные виды-реофилы, такие как обыкновенный пескарь, обыкновенный елец, голавль, рыбец, бычок-цуцик. Значительно уменьшается численность обыкновенной и балтийской щиповок. Украинская минога из-за деградации нерестилищ, скрывшихся под «бобровыми прудами», также оказывается на грани исчезновения. Плотва может оставаться в составе населения лишь в сравнительно молодых «бобровых прудах» (этот вид наблюдался нами лишь на р. Паника), а в р. Сухая Лубна, в р. Свишня, подверженных более длительному воздействию бобров, она не найдена. Интересно, что реофильный обыкновенный гольян обладает достаточным диапазоном толерантных свойств для обитания в «бобровых прудах» (Петлина и др., 2000). Этим и объясняется его высокая численность в р. Свишня при начальном поселении бобров. Также этот вид отмечен во многих «бобровых прудах» в заповеднике «Приволжская лесостепь» (Осипов, 2008, 2011). Но, как показывают наши исследования в р. Сухая Лубна и В.В. Осипова (2011) в р. Сура, при дальнейшем увеличении степени преобразования бобрами биотопов, его численность начинает резко уменьшаться.

Поскольку местообитания этого вида в бассейне Верхнего Дона в значительной мере имеют олиготрофный характер, то на первых этапах деятельности бобров происходит даже увеличение его численности. Например, в р. Свишня при проведении отловов в 2004 г. и в 2012 г. в «бобровом пруду», т.е. фактически на одном и том же участке реки, в последнем случае число пойманных обыкновенных гольянов было более чем в 5 раз больше (86 экз. в 2004 г. и 454 экз. в 2012 г. при одинаковом рыболовецком усилии). Подобная тенденция отмечена нами и для р. Паника, за которой наблюдения проводятся с 2001 г. (Иванчев, Иванчева, 2010). В 2001–2002 гг. в нижнем течении этой реки было добыто всего 9 экз. обыкновенного гольяна, а в 2010–2012 гг. — 162 экз. (соответственно 0.72 и 12.21% от числа всех рыб).

Усатый голец, не смотря на то, что в большей мере может считаться видом-реофилом, обладает дуалистическими свойствами. Нами многократно отмечалось обитание взрослых голецов на перекатах с очень высокой скоростью течения и в тоже время ему свойственно подниматься для нереста в самые верховья рек со сравнительно слабым течением, но с большими накоплениями аллювия на дне. Это постоянно отмечается в р. Сухая Лубна.

Повсеместно распространённой при заселении рек бобрами остаётся обыкновенная щука, подтверждая ежегодно недейственность принципа физической преграды бобровой деятельности для рассе-

ления рыб. В основном нами отлавливались сеголетки, изредка — особи в возрасте 1+ и 2+. Видимо, из-за чрезвычайно ранних сроков нереста, приходящихся на пик половодья, щуки имеют возможность подниматься по малым рекам в самые их верховья. Основная часть маточного поголовья успевает даже спуститься после нереста вниз, но часть особей всё же остаётся на различных участках реки.

Положительный эффект средообразующая деятельность бобра оказывает на обыкновенную верховку. Она увеличивает численность в малых реках бассейна Верхнего Дона при заселении их бобрами.

IV. Распределение рыб в малой реке по длине водотока от верховий к устью

Считается, что наиболее обычное, нормальное распределение рыбного населения для равнинных рек по длине водотока, когда от верховий к устью к реофильным видам постепенно добавляются лимнофилы (Никольский, 1974; Слынько, Кияшко, 2003).

Общий характер изменения рыбного населения по разным участкам реки, выражающийся в преобладании реофильных видов в верхнем течении и добавлении лимнофилов в среднем и нижнем течении рек сохраняется только при типичном строении рек: при совпадении деления реки на участки верхнего, среднего и нижнего течений с экологическими зонами, а также при условии антропогенного невмешательства. Экологическая структурированность фауны по продольному профилю рек происходит в соответствии с требованиями видов к факторам среды. Нами на территории Рязанской области обнаружены четыре типа распределения рыбного населения в малых реках: нормальное распределение — от верховьев к низовьям снижается количество реофилов и увеличивается количество лимнофилов; распределение по «обратной схеме» — от верховьев к низовьям увеличивается количество реофилов и уменьшается количество лимнофилов; преобладание лимно-реофильного комплекса на всём протяжении водотока и преобладание лимнофильного комплекса на всём протяжении водотока. Самая высокая плотность рыбного населения наблюдается в средних течениях или в низовьях рек.

Наиболее значимыми факторами в распределении ихтиофауны нам представляются следующие: соотношение плёсов и перекатов, скорость течения реки, грунт, содержание кислорода, извилистость русла, обилие высшей водной растительности, величина поймы и длительность её функционирования. Из антропогенных факторов наиболее существенны на наш взгляд зарегулирование русла, стоки предприятий и акты браконьерского вандализма с использованием электроудочек.

V. Распределение рыб по придаточным водоемам малой реки (на примере р. Пра)

В ряде случаев река представляет собой сложную геоморфологическую систему, имеющую в своём составе как лотические элементы — притоки и протоки, так и лимнические — затоны, старицы и различной величины озёра, соединяющиеся с рекой на разные периоды времени при половодье. Все эти образования имеют большое значение в функционировании реки как экосистемы, поскольку предоставляют совершенно различный комплекс условий для жизнедеятельности рыб и других гидробионтов.

Примером такой речной системы может служить р. Пра. На пространстве своего прохождения по Мещёрской низменности она образовала массу придаточных водоёмов и водотоков, сильно различающихся между собой по продолжительности связи с рекой, размерам, форме и т.д. Получены и проанализированы сведения по рыбному населению следующих придаточных водоёмов и водотоков: протоки, притоки, затоны, старицы и озёра средней величины, мелкие пойменные озёрки.

Протоками называются водоёмы, соединённые в течение всего года с рекой обоими концами и имеющие явно выраженное течение (Липин, 1933).

В протоках по сравнению с руслом отличается не только состав уловов, но и состав доминирующего комплекса. Так, в протоке, находящейся в верхнем течении р. Пра группу доминантных видов составили окунь, плотва и лещ, а в основном русле — плотва и окунь. В протоке условия обитания для рыб менее разнообразны и оптимальны, чем в русле реки. В качестве экологической основы этому можно привести замедление скорости течения (с 0.4 до 0.2 м/с), соответственно, большую эвтрофикацию данного участка реки и заселение его преимущественно лимнофильной группой рыб.

Притоками являются речки и ручьи, впадающие в материнскую реку (Липин, 1933). Структура рыбного населения притоков представляет собой обеднённый вариант русла р. Пра. В период нагула число видов рыб здесь незначительно. Скорее всего, это связано с общей застойностью водотоков — сильно заиленными грунтами и малым содержанием кислорода в воде. Вместе с тем, притоки в зимнее время выполняют существенную роль в качестве биотопов переживания рыбы во время заморозов в р. Пра.

Затоны представляют собой придаточные водоёмы, соединённые одним концом с рекой. Они относятся к числу наиболее многочисленных в системе р. Пра. В силу постоянного сообщения с рекой затоны имеют огромное значение в формировании ихтиологического облика реки, так как пре-

доставляют условия для обитания лимнофильным видам на всех наиболее важных этапах жизненного цикла — нереста, роста молоди, нагула производителей. В затонах наблюдается самая высокая плотность поверхностного скопления рыб.

Старицы и озёра средней величины. К этому типу водоёмов относятся сравнительно небольшие озёра с площадью водного зеркала 1–2 га, расположенные в низкой пойме и потому ежегодно заливаемые во время половодья. Они сильно различаются между собой по глубине, толщине донных отложений органических остатков, зарастаемости водной растительностью. Как правило, все они заморные.

Структура ихтиокомплексов этих озёр различна. Значительная доля леща и густеры в некоторых озёрах свидетельствует о их важной роли для этих видов в качестве места нереста. Большая часть их молоди, видимо, уходит вместе с поймой водой, а оставшиеся обречены на гибель при зимних заморах. Однако, в годы с высоким уровнем воды в водоёмах и р. Пра, признаков заморных явлений в этих озёрах не отмечали. Поэтому они наряду с затонами и притоками также могут рассматриваться в качестве важного звена в формировании ихтионаселения р. Пра. Другим важным аспектом значимости этих озёр служит их роль как местообитания для таких видов, как линь, вьюн, краснопёрка, золотой и серебряный караси. Они способствуют стабилизации населения этих видов, их сохранению в регионе и, таким образом, формированию биоразнообразия.

Мелкие пойменные озера. Площадь водного зеркала в мелких озёрах колеблется от 0.1 до 0.5 га. Водоёмы этого типа имеют наиболее нестабильную структуру рыбного населения, которая зависит от структуры оставшихся после половодья видов. Как и предыдущая категория водоёмов, мелкие озера служат одним из основных мест обитания для видов рыб, выдерживающих очень низкое (до 0.5 см³/л) насыщение воды кислородом — золотого карася, вьюна и головешки-ротана. Также они служат местом нереста фитофильных видов рыб, но их значение может быть существенным только лишь в годы с высоким уровнем половодья и медленными темпами ухода полых вод.

Таким образом, система придаточных водоёмов и водотоков р. Пра обеспечивает наиболее благоприятные условия для существования только лимнофильного комплекса видов. Даже протоки р. Пра, практически не отличающиеся от основного русла по строению и относящиеся к лотическим водоёмам, имеют более лимнофильный характер ихтиофауны, чем русло. Система придаточных водоёмов и водотоков в ещё большей степени способствует его доминированию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В малых и средних реках Восточно-европейской равнины обнаружено 43 вида миног и рыб, в том числе в бассейне Оки — 36 видов и в бассейне Дона — 37 видов.

Индикаторными видами всей Русской равнины можно считать плотву, горчача, верховку, обыкновенного пескаря и уклейку — широко распространенные виды с высокой экологической пластичностью.

Для Окского бассейна речной окунь — общий индикаторный вид для низменности и равнины. Только для низменности — развитых пойм ее рек — характерны в качестве индикаторных видов длинноцикловые фитофилы — обыкновенная щука, густера и лещ. Только для рек равнины, где часто встречаются станции ручьевого типа характерен в качестве индикаторного вида усатый голец и только для возвышенности, где преобладают станции с реофильными биотопами — обыкновенный елец.

Для бассейна Дона в реках возвышенности, где преобладают станции с реофильными биотопами, характерен обыкновенный голяк, а для рек равнины, где более разнообразен набор станций — щука, серебряный карась, голавль, обыкновенный елец, краснопёрка и речной окунь.

По своим природным условиям регионы сильно различаются. Реки Среднерусской возвышенности характеризуются глубоко врезанными долинами, практически полным отсутствием или слабым развитием пойм, широким распространением каменисто-гравийных участков дна и быстрым течением. Напротив, у рек Окско-Донской равнины поймы развитые, дно часто заиленное, скорость течения — умеренная. Реки Мещёрской низменности в дополнение к этому имеют длительный пойменный режим. Ввиду этого сила влияния различных экологических факторов на видовую структуру рыбного населения на различных станциях в рассмотренных районах различна (табл. 15).

В каждом из орографических районов бассейна Дона и Оки среди индикаторных видов выделяются те, которые в этих районах не обнаруживают связи ни с каким из анализируемых факторов, что по-видимому, отражает уровень эврибионтности видов. С учётом их встречаемости по орографическим районам по градиенту убывания эврибионтности они образуют следующий ряд: 1 — обыкновенный горчак; 2 — обыкновенная верховка, язь, плотва и обыкновенная щука; 3 — обыкновенный пескарь, усатый голец и речной окунь.

Таблица 15. Факторы среды, имеющие статистически значимую роль в распределении индикаторных и доминантных видов рыб, по малым и средним рекам различных орографических районов Восточно-европейской равнины

Виды	Бассейн Оки			Бассейн Дона	
	Мещерская низменность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность	Окско-Донская равнина	Среднерусская возвышенность
Обыкновенная щука	-			-	ширина русла
Синец	ширина русла, ширина поймы				
Лещ	ширина поймы				
Уклейка	ширина русла	-характер грунт	-	скорость течения, характер грунта	скорость течения, -характер грунта, -обилие макрофитов, ширина русла
Быстрянка			-		
Жерех					ширина русла
Серебряный карась			-	ширина русла	характер грунта
Густера	ширина русла, ширина поймы	ширина русла, ширина поймы, обилие макрофитов		-характер грунта, ширина русла	
Обыкновенный пескарь	скорость течения, ширина русла, -характер грунта, -обилие макрофитов	скорость течения	-	скорость течения, -характер грунта	скорость течения, -характер грунта, -обилие макрофитов, ширина русла
Обыкновенная верховка	-ширина поймы	-	-характер грунта	-	-скорость течения, характер грунта, обилие макрофитов, -ширина русла
Голавль		-характер грунта		скорость течения	скорость течения, -характер грунта, -обилие макрофитов, ширина русла
Обыкновенный елец	скорость течения, -характер грунта		скорость течения, -обилие макрофитов	-характер грунта, -обилие макрофитов	скорость течения, -обилие макрофитов
Елец Данилевского				-	
Язь			-	-	
Обыкновенный горчак	-	-	-	-	-
Обыкновенный голянь					скорость течения, -характер грунта
Плотва	-обилие макрофитов	ширина русла, ширина поймы	-обилие макрофитов	-	-
Краснопёрка		ширина русла, ширина поймы		ширина русла	
Рыбец					скорость течения, -характер грунта, -обилие макрофитов, ширина русла
Усатый голец	скорость течения	-	-ширина русла	-характер грунта	-ширина русла
Обыкновенный ёрш	ширина русла, -обилие макрофитов				-
Речной окунь	ширина поймы		-	-	-скорость течения, -ширина русла

Примечание. — отмечен среди индикаторных или доминантных видов, но достоверной связи не обнаружил ни с одним из факторов; пробел означает, что этот вид отсутствовал в числе индикаторных и доминантных видов.

Для малых рек характерна сезонная однородность рыбного населения. В модельной реке (бассейн Дона) различия в доминантной структуре и видовом разнообразии были связаны с миграциями рыб на зимовку (обыкновенный елец, плотва) в материнскую реку или для размножения (уклейка) в малую реку.

Число видов рыб на одном и том же участке реки в различные годы варьирует в пределах 12–33%. В реке без видимого изменения биотопической структуры различия могут достигать 29%.

Относительная стабильность рыбного населения средней реки (бассейн Дона) в многолетнем аспекте обеспечивается высокой толерантностью и экологической пластичностью видов, способностью их обитать в водотоке даже при наличии небольших по площади благоприятных биотопов.

Наличие плотин отрицательно воздействует на встречаемость реофильных видов: ельца и обыкновенного голяна. Обыкновенный пескарь снижает свое обилие в прудах перед плотинами, но наиболее высоких значений оно достигает на станциях, находящихся под воздействием плотин выше прудов. Обыкновенный горчак в очень незначительном количестве встречался на станциях, находящихся перед плотинами, по сравнению со станциями без плотин или станциями после плотин. На станциях, более всего подверженным влиянию плотин — на прудах перед плотинами — широко представлена обыкновенная верховка.

При спрямлении русел малых рек реофилизации рыбного населения не происходит. Наибольшие изменения в структуре рыбного населения выражаются в уменьшении видового богатства и видового разнообразия. Это является следствием уменьшения биотопического разнообразия за счёт уничтожения в водотоках различных топических элементов — перекатов, плёсов, омутов, заливов и т.д.

При определённых условиях магистральные мелиоративные каналы могут выступать наравне с малыми реками в качестве самостоятельных водотоков с высоким видовым богатством и биологическим разнообразием рыб.

Средопреобразующая деятельность речного бобра путём постройки плотин оказывается существенным зоогенным фактором по изменению биотопной структуры малой реки. С потерей ею реофильных свойств происходят изменения в рыбном населении, выражающиеся в уменьшении видового богатства, видового разнообразия и лимнофилизации рыбного населения как всей реки, так и её отдельных участков. Наибольшие изменения происходят в «бобровых прудах», как наиболее модифицированных участках реки. Как правило, в них происходит увеличение индекса доминирования в силу увеличения присутствия 1–2 наиболее приспособленных к новым условиям видов. Для средней реки деятельность бобра не имеет средопреобразующего значения, вследствие ее полноводности, в результате чего бобры плотины не строят.

Экологическая структурированность фауны по продольному профилю рек происходит в соответствии с требованиями видов к факторам среды. На территории Рязанской области обнаружены четыре типа распределения рыбного населения в малых реках: нормальное распределение — от верховьев к низовьям снижается количество реофилов и увеличивается количество лимнофилов; распределение по «обратной схеме» — от верховьев к низовьям увеличивается количество реофилов и уменьшается количество лимнофилов; преобладание лимно-реофильного комплекса на всём протяжении водотока и преобладание лимнофильного комплекса на всём протяжении водотока. Самая высокая плотность рыбного населения наблюдается в средних течениях или в низовьях рек.

Система придаточных водоёмов и водотоков средней реки обеспечивает наиболее благоприятные условия для существования только лимнофильного комплекса видов.

Список литературы

- Акатов В.В., Чифранов С.Г.* Локальное видовое богатство древесного яруса лесов о. Мадагаскар и Западного Кавказа: опыт тестирования исторической гипотезы путем анализа структуры распределения обилия видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 1. С. 65–71.
- Алексеевский Н.И., Евстигнеев В.М., Коронкевич Н.И., Ясинский С.В.* Малые реки как объект исследования // Малые реки Волжского бассейна. М.: 1998. С. 7–20
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Т-во научн. изд. КМК. 2002. Т. 1. 379 с.; Т. 2. 253 с.
- Бакастов С.С.* Некоторые данные по гидрологии реки Оки от Калуги до устья // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука. 1964. С. 11–23.
- Близняк Е.В., Овчинников К.М., Быков В.Д.* Гидрография рек СССР. М.: Наука. 1945. 616 с.
- Богатов В.В.* Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.
- Богословский Б.Б.* Основы гидрологии суши. Минск: Изд-во Белорусск. гос. ун-та. 1974. 214 с.
- Борисов Б.П.* Бобр // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информац.-аналитич. мат. / Охотн. животн. России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). М., 2011. Вып. 9. С. 86–90.
- Гревцев В.И.* Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии: сб. научн. тр. Вып. 1. Киров, 2011. С. 35–39.

- Дёжкин В.В., Лихацкий Ю.П. Легенды и были Усманского бора (хроника уникального заповедника). М.: НИИ-Природа, 2005. 307 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в «бобровых реках» Дарвинского государственного заповедника // Тр. Первого Евро-Американского конгресса по бобру / Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001. Вып. 4. С. 140–151.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Рыбное население // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 267–279.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Тр. гос. природн. заповедника «Рдейский». Великий Новгород: без изд-ва, 2009. Вып. 1. С. 173–186.
- Долина Дона: природа и ландшафты. Под ред. Ф.Н. Милькова. Воронеж: Центрально-Черноземн. кн. изд-во, 1982. 159 с.
- Дорожкин Е.В. Управление природно-технической системой бассейна малой реки / Автореф. диссерт на соиск. уч. степени канд. биол. наук. Екатеринбург, 2007. 23 с.
- Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Лекции и мат-лы докл. I Всеросс. школы-конф. Ярославль: Изд-во ООО «Принтхаус», 2008. С. 4–24.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Т-во научн. изд. КМК. 2005. 186 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: НП «Голос губернии», 2010. 292 с.
- Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. Особенности распределения рыб в малой реке бассейна Верхнего Дона, заселённой речным бобром (на примере реки Сухая Лубна в Липецкой области) // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем / Тез. докл. Всерос. конф. с международн. участием (г. Тольятти, 5-8 сентября 2011 г.). Тольятти: Кассандра, 2011. С. 71.
- Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П., Терещенко В.Г. Особенности распределения рыбного населения по продольному профилю малых рек в Рязанской области // Естественные и технические науки. 2008. № 2 (34). С. 154–159.
- Ковалев Я.К. Физико-географическая и гидрологическая характеристика естественных водоемов Воронежской области // Рыбы и рыбн. хоз-во Воронежской области. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1960. С. 12–36.
- Кривцов В.А., Ананьева С.И., Бабушкин Г.М., Водорезов А.В., Давыдова И.Ю., Зацаринный И.В., Казакова М.В., Клопотов В.И., Комаров М.М., Кривцова Л.Д., Лобов И.В., Тобратов С.А., Усков В.А., Фиолина Е.А., Хлебосолова О.А., Юхина И.Н. Природа Рязанской области. Рязань: Рязан. гос. уг-т им. С.А. Есенина, 2008. 407 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. XXI. Т. 1. Воронеж: Центрально-Черноземн. кн. изд-во, 1975. С. 4–17.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. М.: Наука, 1964. 324 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. школа, 1974. 366 с.
- Осипов В.В. Предварительные данные о влиянии деятельности бобра на биоразнообразие и численность рыбного населения верховьев р. Суры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана / Лекции и мат-лы докл. I Всеросс. школы-конф. Ярославль: Изд-во ООО «Принтхаус», 2008. С. 206–208.
- Осипов В.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* L. на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» // Поволжский экологический журн. 2011. № 3 С. 378–385.
- Петлина А.П., Юракова Т.В., Залозный Н.А., Бочарова Т.А., Лукьянцева Л.В., Брусьянина Т.А., Шаманцова Н.А., Поджунас С.С. Гидробионты малых водотоков нижней Томи и их значение в оценке экологической ситуации водоёмов // Сибирский экол. журн. 2000. № 3. С. 323–335.
- Решетников Ю.С., Королёв В.В., Попова О.А. Малые реки Калужской области в условиях ре-олиготрофирования водоёмов // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Тез. докл. II Всерос. конф. Борок: ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН, 2004. С. 71–72.
- Решетников Ю.С., Дякина Т.Н., Королёв В.В. Изменения в составе рыбного населения водоёмов Калужской области за последние десятилетия // Экология. 2012. № 1. С. 55–64.
- Рыбы в заповедниках России. В 2 томах (Под ред. Ю.С. Решетникова). Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во научн. изд. КМК. 2010. 627 с.
- Сарычев В.С., Гладких К.К., Волков И.В. Ихтиофауна водоёмов заповедника «Галичья гора» и сопредельных территорий // Экологические исследования в заповеднике «Галичья Гора». Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. Вып. 1. С. 72–79.
- Сарычев В.С., Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Материалы к изучению ихтиофауны Липецкой области // Экологические исследования в заповеднике «Галичья Гора». Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2010. Вып. 2. С. 127–131.

- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Ихтиофауна малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 134–186.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Шатуновский М.И. Верховья рек как рефугии для некоторых видов рыб // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2001. С. 196.
- Трылис В.В. Структурно-функциональные характеристики экологических группировок как критерий типологизации речных экосистем // Малые реки: Современное состояние, актуальные проблемы. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 204.
- Чернышев А.В. К вопросу оптимизации способов выделения границ водоохранных зон в бассейнах рек // Известия Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1(6). С. 1485–1491.
- Шилин Н.И. Рыбы // Природа Егорьевской земли / Отв. ред. Д.М. Очагов, В.Н. Коротков. М.: ВНИИ Природа, 2006. 440 с.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Hutchinson G.E., MacArthur R.H. A theoretical ecological model of size distributions among species // Amer. Nat. 1959. V. 93. P. 117–125.
- Karr J.R. Biological integrity: a long-neglected aspect of water resource management // Ecol. Appl. 1991. V. 1. P. 66–84.
- Kassen R., Buckling A., Bell G., Rainey P.B. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm // Nature. 2000. V. 406. P. 508–512.
- Partel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // Oikos. 1996. V. 75. P. 111–117.
- Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. V. 235. P. 167–171.
- Ricklefs R.E., Schluter D. Species diversity: regional and historical influences // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Chicago Univ. Press, 1993. P. 350–362.
- Rosenberg D.M., Resh V.H. (eds.). Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. London: Chapman and Hall, 1993. 488 p.
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North Amer. Bentholo- gical Soc. 1989. V. 8. P. 36–50.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquatic Sci. 1980. V. 37. P. 130–137.

STRUCTURE AND FORMATION OF THE FISH POPULATION OF THE SMALL AND AVERAGE RIVERS OF THE CENTER OF THE EAST EUROPEAN PLAIN

V. P. Ivanchev, E. Yu. Ivancheva

Okskii Biosphere State Nature Reserve, Brykin Bor, Ryazan oblast, Russia, 391072

The analysis of regularities of formation of the fish population of the plains rivers of the center of the East European Plain is carried out. It is shown that the orographic area with a relief inherent in it defines structure of the fish population. Indicator (most significant) species both for the rivers of 5 orographic areas and for the East European Plain as a whole are revealed. It is established that in each orographic area of basins of the Oka and Don Rivers action of factors of the environment is shown differently therefore communication of an abundance of indicator and dominant species with factors of the environment has different force that testifies to various priority of influence of factors in various orographic areas. Fish faunas of various orographic areas are close among themselves. The most considerable differences on fauna of fishes are observed between stations of different basins of the rivers, both at their comparison on the plain, and on a height. Also considerable distinctions are observed in the Don basin between plain and height stations. Least differences it is revealed between stations of the plain and the lowland of the Oka basin.

It is established that for the small rivers seasonal uniformity of the fish population is characteristic, and the interannual structure is stable in the absence of the expressed change of biotope structure of a waterway.

In long-term aspect relative stability of the fish population of the average river is provided with high tolerance and ecological plasticity of species, their ability to live in a waterway even in the presence of small on the area of favorable biotopes.

The device of dams negatively influences occurrence of rheophil species — *Leuciscus leuciscus* and *Phoxinus phoxinus* and is positive — on limnophil, first of all, an *Leucaspisus delineatus*. At a cut-off the small rivers in the Meshchera lowland share of reophil species don't increase. The greatest changes in structure of the fish population are expressed in reduction of species richness and a species variety.

The environmental activities of a river beaver by construction of dams appears an essential zoogenic factor on change of biotope structure of the small river. To loss of reophil properties changes in the fish population, being expressed in reduction of species richness, a species variety and an increase in a share of limnophil species both river in general, and its separate sites occur by it. The greatest changes occur in «beaver ponds», as the most modified sites of the river.

Ecological structure of fauna on a longitudinal profile of the rivers occurs according to requirements of types to environment factors. Four types of distribution of the fish population in the small rivers are revealed: the normal - from upper to lower reaches decreases quantity reophils and the quantity limnophils increases; distribution according to «the

return scheme» - from upper to lower reaches increases quantity reophils and the quantity limnophils decreases; prevalence of a limno-reofil complex on all an extent of a waterway and prevalence limnophil complex on all extent of a waterway. The highest density of the fish population is observed in middle or in lower reaches of the rivers.

The system of additional reservoirs and water currents of the average river provides optimum conditions for existence of only a limnophil complex of species.

Keywords: fish population, structure, share in the population, indicator and dominant species, small and average rivers, basin, Don, Oka.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СРЕДНИХ И МАЛЫХ РЕК СЕВЕРО-ВОСТОКА ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. В. Печенюк

ФГБУ «Хоперский государственный природный заповедник»

397418, Воронежская обл., Новохоперский р-н, п. Варварино, ул. Лесная, д. 65, epchenyuk@yandex.ru

Рассмотрены особенности русел (морфометрические показатели, уклоны русла, наличие осушенных участков) нескольких средних и малых рек северо-востока Воронежской области. Средние реки Савала и Елань имеют длину 168,4 и 145 км на территории области, ширину на плесах до 60–65 м, глубину до 10–12 м, уклон русла 0.099–0.097 м/км. Малые реки, протекающие по днищам степных балок, имеют длину до 36 км, ширину не более 30 м (р. Калмычок — до 45 м), глубину до 2–4 м, заметно больший уклон русел: от 0.884 до 1.539 м/км. Выявлен растительный покров русел, видовой состав растительности. Растительный покров представлен ценозами, относящимися к 35 формациям. В обследованных реках обнаружено 53 вида высших водных (гидрофитов) и прибрежно-водных (гелофитов) растений. Наибольший видовой состав в средних реках: 44 и 38 видов, в малых реках — 36–24 вида гидрофитов и гелофитов. Наибольшее сходство видового состава отмечено между флористическими комплексами рек Савала и Елань (коэффициент сходства Сьеренсена 0.90). Между флористическими комплексами рек Пыховка и Калмычок выявлено наименьшее сходство (коэффициент сходства Сьеренсена 0.62). Тем не менее, при совершенно разных условиях существования этих рек (р. Пыховка располагается в долине степной балки, часто среди сплавины *Phragmites australis*, а р. Калмычок течет по террасе и в пойме р. Хопер в высоко обводненных черноольшаниках), флористическое сходство их растительного покрова следует считать достаточно высоким. Малые и средние реки образуют гидрологический каркас местности, обеспечивающий существование в степных участках гидрофильной и гелофильной растительности, увлажнению прилегающей территории. Река Калмычок как лесная река служит фактором дренирования высоко обводнённых пойменных черноольшаников.

Ключевые слова: средние и малые реки, морфометрия рек, высшие водные (гидрофиты), прибрежно-водные (гелофиты) растения, ценозы, формации.

Основой речной сети северо-востока Воронежской области является участок русла р. Хопер (206 км), а также 11 притоков Хопра первого порядка, из которых самые крупные реки Ворона и Савала. В целом на территории Воронежской области р. Хопер имеет развитую речную систему, состоящую из 181 водотока, но густота речной сети в бассейне р. Хопер низка — 0.20 км/км². Малые реки являются притоками р. Хопер первого, второго и третьего порядков (Дмитриева, 2008).

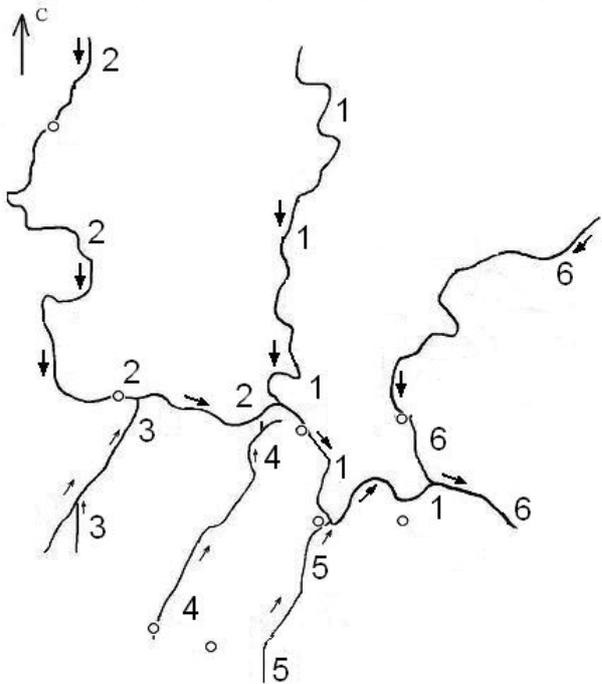


Рис. 1. Схема размещения рек на северо-востоке Воронежской области: 1 — р. Савала, 2 — р. Елань, 3 — р. Паника, 4 — р. Татарка, 5 — р. Пыховка, 6 — р. Хопер.

Малые реки в настоящее время привлекают внимание гидрологов по причине происходящего осушения верховий и общего сокращения гидрографической сети в Воронежской области в связи с глобальным изменением климата и антропогенным влиянием предшествующих лет: осушением пойм, спрямлением русел, прокладкой дренажных канав (Дмитриева, 2009). Планируемая добыча медно-никелевых руд на северо-востоке Воронежской области неизбежно приведёт к существенному снижению водности рек, соответственно, гибели в них флоры и фауны (Питьева, 2012).

Целью работы было выявление современного состояния русел, флоры и растительности нижнего течения двух средних и русел четырех малых рек Воронежской области (рис. 1).

Собраны сведения о состоянии и зарастании средних рек Савала и Елань, малых, степных рек Паника, Татарка, Пыховка (рис. 1) и р. Калмычок, расположенной на первой террасе и в пойме р. Хопер

на расстоянии около 50 км к северо-востоку от указанных степных рек. Общие сведения о реках получены из публикации (Дмитриева, 2008) и дополнены собственными и опросными данными. Обследование растительного покрова малых рек и их долин проводилось нами периодически с 1980-х годов, результаты прежних лет опубликованы (Нескрябина и др., 2005). Сбор сведений о высшей водной и прибрежно-водной флоре и растительности продолжался и в последующие годы, включая 2014 г.

При осмотре рек применялся маршрутный метод: реки Савала, Елань и Калмычок осмотрены с использованием лодки и с берега, реки Паника, Татарка и Пыховка — с берега, подходом к руслу в доступных местах. Измерялась или оценивалась глазомерно ширина реки, глубина определялась при описании растительности, использованы сведения о глубинах рек Савала и Елань, полученных экспедициями МКОУ ДОД СЮН г. Новохоперска. На всех осмотренных участках выявлялся видовой состав растительного покрова с оценкой обилия видов по трехбалльной шкале: 1 — вид присутствует единично; 2 — вид образует небольшие скопления или заросли; 3 — вид обилен и занимает все благоприятные для его произрастания местообитания (табл. 1). Проводилось описание высшей водной растительности в русле реки и прибрежно-водной растительности граничащей с руслом. Использована классификация растительности на основе доминантно-детерминантного принципа, применяемого для рек Средней Волги (Папченков, 2001).

Реки Савала и Елань протекают по северо-востоку Воронежской области в направлении с севера на юг и только в низовьях отклоняются к востоку. Протекая по широким поймам доледникового стока, в пределах Воронежской области они занимают лишь небольшую часть долин. Например, современная ширина пояса меандрирования русла р. Савала между селами Троицкое и Красное составляет 19.5% при ширине поймы 3.1 км; выше с Каменка-Садовка — 11.4% при ширине поймы 3.5 км. Пояс меандрирования русла р. Елань между селами Знаменка и Абрамовка составляет 23.5% при ширине поймы 4.25 км. Многие участки пойм Савалы и Елани подтоплены грунтовыми водами и зарастают плавнями формации *Phragmiteta australiae* с присутствием ценозов формаций *Schoenoplecteta lacustris*, *Schoenoplecteta tabernaemontanae*, *Typheta angustifoliae*, *Typheta latifoliae*, *Sparganieta erecti*, *Glycerieta maximae*, *Polygoneta amphibii* и др. Местами поймы Савалы и Елани зарастают кустарниковыми ивами и лесами из ольхи черной (*Alnus glutinosa*), есть участки небольшого засоления.

Русло р. Савала в пределах Воронежской области (рис. 1) имеет длину 168.4 км, отметка уреза воды при входе в Воронежскую область 92.6 м, недалеко от устья — 76.0 м, уклон русла составляет 0.099 м/км. Русло то сужается до 2–3 м, то образует длинные плесы шириной до 50–60 м, местами многоорукавное, с многочисленными излучинами, в том числе имеются макроизлучины. Глубина реки достигает 7–10 м, прозрачность — 4.5–5 м (по данным промеров экспедиций МКОУ ДОД СЮН г. Новохоперска). В узких участках реки растительность часто занимает всю ширину русла и образует подводные заросли до глубины 2–2.5 м (ценозы формаций *Butometa umbellate*, *Potameta natantis*, *Potameta perfoliati*, *Ceratophylleta demersi*, *Ceratophylleta submersi*, *Nupharetta luteae*). Кубышка желтая в подобных местообитаниях формирует только погруженные листья, но сохраняет способность к цветению, вынося цветки на поверхность водотока. Эти же сообщества с ценозами формаций *Nymphaeeta candidae*, *Potameta lucentis*, *Myriophylleta verticillati*, *Myriophylleta spicati*, образуют пятнистый покров на мелководьях плесов. Около глубоководной границы тростниковых зарослей, часто на глубине около 2 м, присутствуют только узкие (до 1.5–2 м) пояса *Nuphar lutea* или *Utricularia vulgaris*.

По границе русла и зарослей тростника южного, который достигает на реках Савала, Елань и Татарка очень крупных размеров: высоты до 3.5–4 м, ширины листьев до 4.6 см, и образует густые заросли, часто встречаются узкие полосы *Mentha aquatica*, *Cicuta virosa*, *Teucrium scordium*, *Berula erecta*, побеги которых наплывают на поверхность воды. Ложась на воду стебли тростника служат основой для формирования покрова свободноплавающих видов: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*. На минеральном грунте (заиленном песке, глине) вдоль уреза воды развиваются сообщества формаций *Typheta angustifoliae*, *Sparganieta erecti*, *Butometa umbellate*, *Schoenoplecteta lacustris*, *Schoenoplecteta tabernaemontanae*, *Glycerieta maximae*, реже — *Sparganieta emersi*, *Sagittarieta sagittifoliae*, редко — *Nyppurieta vulgaris*. Н.Ю. Хлызова (2010) упоминала о развитии в 2009 г. вблизи устья р. Савала сообществ ассоциаций *Caulinietum minoris* и *Najadetum majoris*, но на обследованных нами участках мы не обнаружили этих видов. Флористический состав и бальная оценка обилия видов растений, выявленных при исследовании рек, приведены в табл. 1.

Русло р. Елань (рис. 1) в Воронежской области имеет длину 145 км, отметки уреза воды — от 96.6 м до 82.5 м, уклон русла невелик — 0.097 м/км. Русло р. Елань, также, как и русло р. Савала, очень извилистое, часто многоорукавное и представляет собой то узкие протоки в тростниковых плавнях, то плесы шириной до 65 м, длиной до нескольких километров и глубиной (по данным промеров

экспедиций МОУ ДОД СЮН г. Новохоперска) до 12 м. Прозрачность воды в р. Елани достигает более чем 4.5 м.

Таблица 1. Флористический состав растительного покрова русел средних и малых рек

Название реки	Савала	Елань	Паника	Татарка	Пыховка	Калмычок
Гидрофиты						
<i>Ceratophyllum demersum</i>	3	3	3	2	1	2
<i>Ceratophyllum submersum</i>	2	0	0	0	1	2
<i>Elodea canadensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	2	2	0	1	1	1
<i>Lemna gibba</i>	2	2	1	1	2	3
<i>Lemna minor</i>	1	1	1	2	2	3
<i>Lemna trisulca</i>	3	3	3	2	2	0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2	1	1	1	0	0
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	1	2	0	1	1	0
<i>Nuphar lutea</i>	3	3	0	2	2	2
<i>Nymphaea candida</i>	3	3	1	1	1	2
<i>Polygonum amphibium</i>	1	1	1	0	0	1
<i>Potamogeton bercholdii</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Potamogeton crispus</i>	0	1	2	1	0	2
<i>Potamogeton lucens</i>	2	1	0	0	0	0
<i>Potamogeton natans</i>	2	0	0	1	0	0
<i>Potamogeton pectinatus</i>	1	1	1	1	0	1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2	1	0	0	0	0
<i>Potamogeton trichoides</i>	0	0	1	1	0	1
<i>Ranunculus circinatum</i>	1	2	2	0	0	0
<i>Ranunculus eradicatedum</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus rionii</i>	0	0	2	0	0	0
<i>Ranunculus trichophyllum</i>	0	0	0	2	0	0
<i>Salvinia natans</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	1	1	0	2	0	1
<i>Stratiotes aloides</i>	1	1	0	0	0	1
<i>Utricularia vulgaris</i>	2	2	1	1	0	0
<i>Wolffia arrhiza</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Zannichellia repens</i>	0	0	1	1	0	1
Гелофиты						
<i>Alisma gramineum</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1	1	1	2	2	1
<i>Berula erecta</i>	2	2	1	2	2	0
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	1	1	1	0	1	2
<i>Bolboschoenus planiculmis</i>	1	1	2	2	1	0
<i>Butomus umbellatus</i>	2	1	1	2	1	1
<i>Eleocharis mamillata</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Eleocharis palustris</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Eleocharis uniglumis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Equisetum fluviatile</i>	1	0	0	0	0	2
<i>Glyceria fluitans</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Glyceria maxima</i>	1	1	1	2	1	2
<i>Glyceria notata</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Hyppuris vulgaris</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Oenanthe aquatica</i>	1	1	2	1	2	0
<i>Phragmites australis</i>	3	3	3	3	3	2
<i>Rorippa amphibia</i>	1	1	1	2	0	0
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	2	2	1	0	0	1
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	2	1	1	1	0	1
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	2	1	1	1	1	0
<i>Sparganium emersum</i>	1	1	0	1	0	1
<i>Sparganium erectum</i>	3	1	2	2	2	2
<i>Typha angustifolia</i>	2	3	3	3	1	2
<i>Typha latifolia</i>	1	1	3	2	2	2

Мелководные и узкие участки русла зарастает почти полностью у берегов сообществами формаций *Typheta latifoliae*, *Sparganieta erecti*, *Sagittarieta sagittifoliae*, в центре — *Nuphareta luteae*, *Nym-*

phaeeta candidae, небольшими зарослями *Ranunculus circinatum*, *Potamogeton perfoliatus*. На глубоководных плесах растительность, как и в р. Савала, представлена узкими полосами кубышки желтой или пузырчатки обыкновенной вдоль тростниковых зарослей. По краю тростниковых зарослей часто развиваются сплавины *Berula erecta*. Изредка встречаются сообщества с доминированием *Bolboschoenus planiculmis*, *Hyppuris vulgaris*. Не найдены в р. Елань ценозы формации *Ceratophylleta submersi*, довольно обычные в р. Савала.

Река Паника (рис. 1) наиболее нарушенный гидростроительством приток р. Елани, начинается слиянием балки Садовая (длиной 3.5 км, с одним прудом в верховье) и балки Гадючка (длиной 4.3 км, с несколькими прудами). Река Паника от истока, вместе с прудами в балке Гадючке до устья имеет длину 24.5 км. Ниже слияния балок есть ещё 2 пруда общей длиной 2.2 км, зарастающих по бережьям сообществами формаций *Phragmiteta australiae*, *Typheta latifoliae*, на глубоких участках — *Lemneta trisulcae*, *Ceratophylleta demersi*. В верховье с правого берега в реку впадает небольшой водоток из балки Каменной, в настоящее время в устье зарастающий *Typha angustifolia*. Отметка уреза воды во втором снизу пруду — 123 м. Участок русла, сохранившего форму близкую к естественной, от системы прудов в верховье до прудов в низовье реки имеет длину 10.9 км. Долина р. Паники ниже прудов в верховье занята плавнями, в основном с доминированием *Phragmites australis* и *Typha latifolia*. В 4.9 км от прудов с правого берега в долину р. Паника впадает крупная балка Максина (высота уровня воды р. Паника при впадении — 104 м), зарастающая, в основном, тростником южным, но имеющая в верховье пруд с ценозами формаций *Typheta latifoliae*, *Bolboschoeneta planiculmis*, *Alismateta graminei*. Плоды двух последних видов, клубни *Bolboschoenus planiculmis* при наполнении пруда весной, могут поступать в долину р. Паника. Заросли тростника южного тянутся вдоль русла р. Паника вниз по течению на несколько километров. Местами русло среди тростниковых сплавин образует плесы шириной до 30 м, глубина которых прямо у тростниковых зарослей достигает 1.5 м, а в центре, судя по присутствию пятен *Nymphaea candida*, не превышает 2–2.5 м. Вдоль пояса тростника южного располагаются ценозы формации *Lemneta trisulcae*.

Далее участок русла имеет твердые берега высотой до 1–1.5 м, ширину в начале июня от 5 до 15 м, глубину до 1.5 м, зарастает небольшими по площади и быстро сменяющимися на протяжении русла сообществами, относящимися к формациям *Typheta angustifoliae*, *Alismateta plantago-aquaticae*, *Sparganieta erecti*, *Schoenoplecteta tabernaemontanae*, *Sagittarieta sagittifoliae*, *Potameta crispae*, *Ranunculeta Rionii*, *Ranunculeta circinatis*. Пояса *Oenanthe aquatica* и *Rorippa amphibia* вдоль берегов свидетельствуют о пересыхании этих местообитаний. С большим обилием встречается *Veronica anagallis-aquatica* — гигрогелофит, широко распространенный по осмотренным средним и малым степным рекам.

В нижнем течении русло реки превращено в систему прудов рыбопродуктивного хозяйства, лишенных высшей водной растительности. На бережьях развиты пятна *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*. Ниже прудов русло представляет собой водоток шириной около 6 м в берегах, заросших тростником южным и лишенный собственно водных видов растений. Ближе к устью водоток сужается и растекается по тростниковым зарослям. Р. Паника впадает в отмерший рукав р. Елань, отметка уреза воды рукава — 85.3 м. Уклон русла р. Паника, рассчитанный для участка от впадения балки Максина до устья составляет 1.427 м/км, для всей реки с учетом уровня пруда — 1.539 м/км.

Река Татарка (рис. 1) располагается в 12–14 км восточнее р. Паника, считается притоком р. Елань. Длина реки составляет около 36 км. Река протекает в балке Татарка, начинается от урочища Ержовка, выше с. Михайловка. Отметка уреза воды в верховье 125 м. В верхней части русло имеет вид узкой, залитой водой ложбины, шириной около 10 м, зарастающей по дну рогозом узколистным и рогозом широколистным, по нижней части склона — узким поясом тростника южного и кустарниковых ив. В нижней половине села имеется небольшой пруд с сообществами формаций *Typheta latifoliae*, *Phragmiteta australiae* и *Nuphareteta luteae*. В среднем течении реки чередуются участки узкого русла в тростниковых зарослях, с довольно широкими (до 12–15 м), глубоководными (до 3–4 м) плесами, часть из которых вероятно, являются небольшими искусственными прудами, с высоким обилием *Lemna trisulca*. Ниже с. Бурляевка река сужается, русло местами пересыхает. Заросли *Phragmites australis* сокращаются по площади, появляются небольшие фрагменты ценозов формаций *Typheta latifoliae*, *Sparganieta erecti* с присутствием *Alisma plantago-aquatica*, встречаются пятна *Veronica anagallis-aquatica*, *Catabrosa aquatica* с высоким проективным покрытием. Такой растительный покров, перемежающийся зарослями тростника южного, занимает около 3.5 км русла.

Затем водность реки увеличивается, русло расширяется до 15–18 м, на участке длиной около 1 км русло образует 2 рукава. Берега большей частью заняты зарослями тростника южного, с полосой *Berula erecta* по границе с водой. На открытом участке реки, нарушенном строительством дороги и переезда через русло по железобетонным трубам, образовалось мелководное расширение, развились

ценозы формаций *Bolboschoeneta planiculmis*, *Ranunculeta trichophylli*, *Beruleta erecti*, *Typheta latifoliae* и др. При приближении к пойме р. Елань русло снова становится мелководным и теряется в зарослях гелофитов.

По карте начала XX века из книги В.П. Семенова-Тян-Шанского «Город и деревня в Европейской России», изданной в 1910 г. (Полян, 1989) видно, что русло р. Татарка в низовье разделялось надвое и не достигало р. Елань. Осмотр в июле 2014 г. показал, что современное русло также разделено на две части. Западное русло р. Татарка не имеет выраженного в рельефе водотока, представляет собой ложбину шириной около 10–15 м, летом 2014 г. осушенную, с влажным грунтом в округлых понижениях. Русло зарастает сообществами формаций *Glycerieta maximae*, *Alismateta plantago-aquaticae*, *Typheta angustifoliae* с клонами *Schoenoplectus lacustris*. Вероятно, воды по западному руслу р. Татарка доходят до р. Елань только весной. Отметка уреза воды р. Елань, приблизительно в месте впадения западного ответвления русла — 83.0 м. Разница высот истока и устья р. Татарки составляет 42 м, уклон русла 1.167 м/км.

Восточное русло низовья р. Татарка, имеет ширину менее 1 м, частично обводнено, большей частью высохшее, располагается в узкой пойменной ложбине шириной до 20–40 м, зарастающей ценозами формаций *Typheta angustifoliae*, *Phragmiteta australiae*, *Sparganieta erecti*, зарослями *Salix fragilis*. Восточное русло изгибается к востоку и, возможно, впадает не в р. Елань, а в старицу р. Савала.

Река Пыховка (рис. 1) начинается восточнее и несколько южнее с. Централь, в долине одноименной балки, имеет длину 19.6 км. Отметки уреза воды по всему руслу отсутствуют. В верховье р. Пыховка представляет собой узкую ложбину, видимо, только весеннего стока, почти не выраженную в рельефе. После впадения балки с правого берега, днище балки Пыховка становится более влажным и зарастает по мере увеличения увлажнения фрагментами ценозов *Typheta latifoliae*, *Scirpeta sylvaticus*, с присутствием *Bolboschoenus planiculmis*, *Eleocharis uniglumis*, *Alisma plantago-aquatica*. На уровне урочища Рожновка тальвег балки занимают обводнённые заросли тростника южного, в которых русло труднодостижимо из-за высокого обводнения. Ниже по течению русло входит в небольшой участок черноольхового леса. Ширина русла в лесу в августе 2013 г. изменялась от 4–5 м в расширении выше бобровой плотины, до 1 м и менее, местами превращаясь в ручей шириной 0.3 м и глубиной 0.1 м. В бобровом пруду отмечены заросли *Ceratophyllum demersum*, *Ceratophyllum submersum*, *Lemna trisulca*, ручей и более широкие участки русла, несмотря на затенение деревьями ольхи черной, зарастали *Nuphar lutea* с присутствием у берегов *Sparganium erectum*, *Alisma plantago-aquatica* и др. Присутствие роголистников и кубышки желтой свидетельствуют о достаточно устойчивом уровне обводнения, которое, вероятно, увеличивается осенью из-за осадков. Из ольшаника русло вновь выходит в заросли тростника. Ниже по течению в долину р. Пыховка впадает балка с прудом, зарастающим в верховье *Bolboschoenus planiculmis*, ниже плотины которого днище балки занято тростником южным. Местами р. Пыховка пересыхает или становится очень мелководной. На мелководьях, где тростниковые заросли отсутствуют, побережье и днище реки почти полностью зарастают ценозами формаций *Typheta latifoliae*, *Sparganieta erecti*, *Beruleta erecti*, *Scirpeta sylvaticus* и др. В нижнем течении в с. Пыховка русло, окруженное тростниковыми плавнями, расширяется до 5–6 м, становится более глубоководным: глубина около края сплавины достигает более 1.5 м. В русле вдоль сплавины отмечены пояса *Lemna trisulca* с *Hydrocharis morsus-ranae*. В приустьевой части узкое русло протекает по зарослям тростника южного до впадения в р. Савала. Выше и ниже устья р. Пыховка р. Савала имеет отметки уреза воды 79.8 и 78.9 м.

Река Калмычок располагается почти в 50 км к северо-востоку от описанных выше малых рек. Исток р. Калмычок находится в Воронежской области в 9.4 км к юго-востоку от центра с. Октябрьское, представляет собой узкую балку в полях, заросшую кустарниковыми ивами, тростником южным, рогозом широколистным. Верховье реки запружено, превращено в пруд длиной более 3 км, шириной до, приблизительно, 80 м, зарастающий по берегам ценозами формаций *Phragmiteta australiae*, *Typheta angustifoliae*, *Typheta latifoliae* с единичными зарослями *Nymphaea candida*. В верховье пруда есть заросли *Bolboschoenus maritimus*. Ниже пруда река около 8 км протекает по границе Воронежской и Волгоградской области вдоль п. Уваровский и представляет собой водоток шириной 2–3 м в узкой пойме, заросшей высоко обводненным черноольшаником. На освещенных участках русло зарастает рясками. Далее р. Калмычок поворачивает на север и вновь выходит в Воронежскую область. В 2.1 км выше с. Октябрьское отметка уреза воды 94.2 м. Русло р. Калмычок проходит по сырому ольшанику, в русле присутствуют фрагменты сообществ формаций *Nupharetta luteae*, *Sparganieta emersi*, *Sparganieta erecti*. Ширина русла от 3–5 м увеличивается до 10 м в с. Октябрьское, берега его повышаются до 1 м, часто становятся обрывистыми, зарастают одиночными деревьями ольхи черной или полосами влажных черноольшаников. Растительность русла в местах затенения ольхами пред-

ставлена редкими и малыми по размерам пятнами ежеголовника прямого, рясок и *Elodea canadensis*, на берегах в освещенных местах развиты обширные заросли *Scirpus sylvaticus*.

При входе в Хоперский государственный природный заповедник (ХГПЗ) ширина русла составляет около 10 м, глубина 0.5–1 м, дно реки илистое на побережьях и песчаное в центре. Хорошо освещенные побережья зарастают сообществами формаций *Typheta latifoliae*, *Phragmiteta australiae*, *Sparganieta erecti*, *Equiseteta fluviatilis*, центральная часть — *Nuphareteta luteae*, *Potameta crispae*, *Ceratophylleta demersi*. Местами развивается покров *Lemna gibba* и *L. minor*. На протяжении менее 1 км вниз по течению ширина русла не превышает 15–20 м, глубина увеличивается до 1.5–2 м, водную растительность составляют фрагменты сообществ кубышки желтой, скопления рясок; прибрежно-водную — немногочисленные пятна ежеголовника прямого. Далее на протяжении около 3 км ширина русла увеличивается до 35–45 м, глубина до 4 м, центральную часть закрывает покров рясок малой и горбатой, местами с роголистником погруженным в нижнем ярусе. У берегов встречаются пятна *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*, фрагменты ценозов ежеголовника прямого, тростника южного и рогоза узколистного. Только в одном месте узкая заросль кубышки желтой занимает всю ширину реки. Русло р. Калмычок на описанном отрезке в ХГПЗ почти прямое, слабо изогнутое, берега не выражены, представляют собой высокие пристволовые повышения (коблы) ольхи черной и узкие заливы между повышениями.

Ниже по течению р. Калмычок разделяется на два рукава: левый водоток уходит в тростниковое болото, а затем в мокрые черноольховые леса; правый, шириной 8–12 м, длиной 2.4 км и глубиной менее 1 м, заметно меандрирующий, протекает по черноольховому лесу и впадает в оз. Юрмище. Правое русло зарастает небольшими пятнами сообществ с доминированием *Sparganium emersum*, *Potamogeton crispus* и фрагментами ценозов, присутствующих выше по течению. В нижней части ширина русла уменьшается до 4–5 м, далее — до 2 м, глубина — до 0.5 м, местами полностью зарастает кубышкой желтой, на мелководьях образующей наземную форму. Уровень воды в русле р. Калмычок осенью повышается, что позволяет кубышке желтой перезимовывать на мелководных участках. Приустьевая часть русла на протяжении около 100 м расширяется до 20–25 м, глубина остается около 0.8 м, на побережьях развиты сообщества формаций *Glycerieta maximae*, *Sparganieta erecti*, *Phragmiteta australiae*, в центре — *Nuphareteta luteae*, *Ceratophylleta demersi* и *Ceratophylleta submersi*, пятна рясок с высоким обилием *Wolffia arrhiza*. Устье р. Калмычок зарастает *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Nuphar lutea* и *Stratiotes aloides*. Отметка уреза оз. Юрмище ниже устья р. Калмычок — 83.5. Уклон русла от границы Воронежской области до оз. Юрмище — 0.884 м/км.

Ранее существовавшее мнение, что р. Калмычок «пересекает оз. Юрмище ... расширяется в оз. Стержневое, затем течет в оз. Малое Осиновское и в р. Хопер ...» (Шурыгина, 1944, с. 12–13), почти буквально повторяется в материалах лесоустройств ХГПЗ, вплоть до 2003 г. (Пояснительная записка ..., 2004). Но его нельзя считать верным. В гидрологической литературе (Дмитриева, 2008) уже сказано об отсутствии связи р. Калмычок с р. Хопер. Но ниже написано, что р. Калмычок протекает через Юрмище «и далее впадает в старицу, которая раньше была протокой, но обособилась и отделилась от реки, а вместе с ней и Калмычок» (Дмитриева, 2008, с. 171). Проведенное нами обследование местности показало, что протока к оз. Стержневое (которую считали продолжение р. Калмычок), отходящая от берега оз. Юрмище противоположного устью р. Калмычок, имеет антропогенное происхождение: частично или полностью прокопана до естественного понижения в конце оз. Стержневое. На противоположном берегу оз. Стержневое также выкопана глубокая канава, соединяющая оз. Стержневое с естественной рытвиной на пойме до оз. Малое Осиновское. Вероятно, это было сделано в конце 19 – начале 20-го века, когда рядом располагалось большое село Никандровка, для хозяйственных целей.

Можно считать, что связь р. Калмычок с руслом р. Хопер прекратилась при отделении макроизлучины, частью которой является оз. Юрмище. Тем не менее, естественные размыты на пойме и созданная система канав во время половодья и в начале лета служат ложбинами стока вод оз. Юрмище вместе с водами р. Калмычок в Хопер. Однако, нет сомнения и в том, что воды р. Калмычок, смешиваясь с водами оз. Юрмище, текут к нижнему концу оз. Юрмище, откуда поступают по низинам в другие водоемы или в заболоченные черноольшаники. Кроме того, воды левого рукава р. Калмычок, уходящего в высоко обводнённые черноольховые леса, участвуют в формировании стока из черноольшаников по старице Безымянка, далее по протоке (ерик) в оз. Майорское, по ерикам в озера Калмычок, Кутиха, в оз. Новая Старица и в русло р. Хопер.

Таким образом, русла средних рек Савалы и Елани на северо-востоке Воронежской области близки как по характеру пойм, по форме русел, по малому уклону русел, так и по растительному покрову. Общим является полное зарастание узких мест с образованием погруженных форм видов расте-

ний (кроме совсем затенённых тростником южным, где водная растительность отсутствует), высокое разнообразие сообществ мелководных расширений и низкое разнообразие в широких и глубоководных плесах.

Русла малых степных рек, формирующихся в балках, менее извилисты, имеют более заметные уклоны, представляют собой сочетание довольно глубоких, постоянно обводнённых участков и мелководных местообитаний, пересыхающих летом или к осени. Низовья малых рек лежат в поймах рек-приемников. Растительный покров на большом протяжении русел представлен ценозами формаций гелофитов, в основном формацией *Phragmiteta australiae*. На пересыхающих участках русла и на местах слабого антропогенного нарушения, лишенных зарослей тростника южного, растительный покров более разнообразен. Растительность прудов значительно беднее растительности естественных участков русел.

Флора средних и малых рек включает 53 вида: 29 видов гидрофитов (высших водных растений) и 24 вида гелофитов (прибрежно-водных растений). Наибольший видовой состав выявлен в р. Савала (44 вида) и р. Елань (38 видов), наименьшее число видов — в р. Пыховка (24 вида). Тринадцать видов произрастают во всех реках, 6 видов встречаются только в одной из осматриваемых рек: *Ranunculus eradicaum*, *Eleocharis mamillata*, (р. Савала), *Ranunculus rionii* (р. Паника), *Ranunculus trichophyllum* (р. Татарка), *Eleocharis uniglumis* (р. Пыховка), *Wolffia arrhiza* (р. Калмычок). Только в степных средних и малых реках присутствует *Berula erecta*, только в реках Савала и Елань обнаружен *Hippuris vulgaris*, вид, не найденный в других малых реках, и отсутствующий в русле и пойме р. Хопер. Наибольшее сходство видовой состав отмечено между флористическими комплексами рек Савала и Елань (коэффициент сходства Сьеренсена 0.90), наименьшее сходство — между флористическими комплексами рек Пыховка и Калмычок (коэффициент сходства Сьеренсена 0.62). Река Калмычок отличается от степных, малых рек размещением на первой террасе и в пойме р. Хопер, среди высокообводнённых и переувлажнённых ольшаников.

Малые и средние степные реки Воронежской области образуют гидрологический каркас местности, способствующий существованию в степных участках гидрофильной и гелофильной растительности, увлажнению прилегающей территории.

Список литературы

- Дмитриева В.А. Гидрологическая изученность Воронежской области. Каталог водотоков. Воронеж: ИПЦ Воронеж. гос. ун-та, 2008. 225 с.
- Дмитриева В.А. Трансформация речной сети и речного стока: причины и следствия // Вестник ВГУ. Сер. География, геоэкология. 2009. Вып. 1. С. 84–92.
- Крылов А.В., Прокин А.А., Хлызова Н.Ю., Болотов С.Э., Петрухин Ю.К. Заращение, зоопланктон и макрозообентос низовьев притоков Дона и Хопра и зон смешения их вод (Воронежская область) // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Сборник научных работ, посвященный 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 203–244.
- Нескрябина Е.С., Печенюк Е.В., Печенюк А.Д. Малые степные реки северо-востока Воронежской области // Сохранение особо охраняемых природных территорий Европейской части России. Воронеж, 2005. С. 48–54.
- Папченко В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Питьева К.Е. Гидрогеология района: ожидаемые последствия планируемых разработок Еланского и Елкинско-го медно-никелевых месторождений в Воронежской области // Комплексная экспертная оценка целесообразности и возможных последствий планируемых разработок медно-никелевых месторождений в Воронежской области. М.: 2012. С. 52–71.
- Полян П.М. Вениамин Петрович Семенов-Тянь-Шанский. М.: Наука, 1989. 126 с.
- Пояснительная записка к проекту организации и ведения лесного хозяйства Хоперского государственного природного заповедника. 2004. 187 с. Рукопись, архив ХГЗ. Рег. № 109.
- Шурыгина К.И. «Водный фонд» Хоперского государственного заповедника. 1944. 93 с. Рукопись, архив ХГЗ. Рег. № 51.

VEGETATION COVER OF THE MIDDLE AND SMALL RIVERS OF THE NORTH-EAST OF THE VORONEZH REGION

E. V. Pechenyuk

FSBI "Khopersky State Nature Reserve" 397418, Russia, Voronezh region, Novochopersk district, v. Varvarino, Lesnay st., 65, epchenyuk@vandex.ru

The features of river-streams, (such as morphometric parameters, stream gradients, the presence of drained lands) of some middle and small rivers of the north-east of the Voronezh region were examined. The mean rivers of Savala and Elan are 168.4 и 145 km long on the territory of the region, the width of the deeps is up to 60–65 m, the depth is up to 10–12 m, the stream gradient is 0.099–0.097 m/km. Small rivers, flowing on the talwegs of steppe small flat-bottom

valleys, are up to 36 km long, their width is not more than 30 m, their depth is up to 2–4 m, they have remarkably greater stream gradients: from 1.167 to 1.539 m/km. The width of the Kalmychok river is up to 45 m, the stream gradient is 0.884 m/km. The vegetation cover of the river streams and the floristical composition of the vegetation were identified. The vegetation cover is represented by plant communities of 35 plant formations. In the investigated rivers 53 species of higher aquatic plants (hydrophytes) and littoral-coastal plants (helophytes) were found. The greatest floristic composition, 44 and 38 species of hydrophytes and helophytes, were found in the middle rivers, the small rivers have 36–24 species of hydrophytes and helophytes. The greatest similarity of floristic compositions is noticed between the floristic composition of the Savala and Elan rivers (the Sorensen's coefficient of floristic similarity is 0.90). The least similarity is noticed between the floristic compositions of the Pyhovka and Kalmychok rivers (the Sorensen's coefficient of floristic similarity is 0.62). Nevertheless, taking into consideration completely different natural conditions the rivers flow, that is the fact that the river Pyhovka flows at the steppe small flat-bottom valley and often having floating bogs of *Phragmites australis*, and the Kalmychok river flows at the fluvial terrace above the flood-plain and in the flood-plain of the river Khover, in high flooding alder forests, the floristic similarity of their vegetation covers should be considered rather high. The small and middle rivers form hydrological framework of the place, that contributes to the existence of hydrophytes and helophytes in steppe areas, as well as for the humidification of surrounding areas. The Kalmychok river, being a forest river, acts as a factor of draining of high flooding alder forests on flood-plains.

Keywords: middle and small rivers, morphometry of rivers, higher aquatic plants (hydrophytes), littoral-coastal (helophytes) plants, coenoses, formations.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕЗОННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОД МАЛЫХ РЕК ДЛЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ ГИДРОГРАФА

М. Ю. Семенов*, Е. А. Зимник**, В. А. Снытко**

*Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук

664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3; smi@mail.ru

**Институт географии им. В. Б. Сочавы Сибирского отделения Российской академии наук

664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1

Предложен способ построения модели химического состава речных вод, основывающийся исключительно на данных о свойствах вод в выбранном створе. В качестве универсального маркера источников вещества — поверхностного, грунтового и почвенного стока — использовано отношение концентраций органического углерода и суммы катионов щелочных и щелочноземельных металлов. Рассчитанные с использованием предложенного подхода концентрации отдельных компонентов раствора хорошо коррелируют с реальными концентрациями этих компонентов в речных водах. Подход опробован на данных по восьми притокам оз. Байкал. Полученные результаты подтвердили его применимость к водотокам горных ландшафтов в условиях резко континентального климата.

Ключевые слова: органический углерод, катионы щелочных и щелочноземельных металлов, гидрограф, поверхностный сток, почвенный сток, грунтовый сток.

ВВЕДЕНИЕ

Знание о соотношении составляющих речного стока в различные фазы гидрологического цикла является основой для прогнозирования изменений химического состава речных вод. Особенно важным оно становится в условиях меняющегося климата и усиления антропогенного воздействия на природу. В настоящее время существует две группы методов выявления составляющих речного стока: гидрологические и химические.

Основой гидрологических методов является гидрограф — временной график изменчивости расхода воды в реке. Гидрологическое расчленение гидрографа сводится к выделению подземной составляющей из общей кривой стока. Выделение может производиться либо графическим, либо «математическим» способом. При использовании графического способа величина стока грунтовых вод в реки оценивается по наклонной прямой, соединяющей расход предпагодочной межени с расходом послепаводочной межени (Куделин, 1966; Попов, 1968; Гидродинамические ..., 1977). Математический способ основан на выделении периодов «независимого спада» расхода воды в реке путем решения уравнения Буссинеска-Майэ, аналогично тому, как это делается для скважин (Hall, 1968; Nathan, McMahon, 1990). Гидрологические методы используются, главным образом, в инженерных изысканиях. Будучи основанными на анализе изменений количества воды, они не могут дать результатов, в достаточной мере объясняющих изменения ее химических свойств (Hewlett, Hibbert, 1967; Freeze, 1972).

Химические методы расчленения гидрографа основаны на использовании растворенных в воде веществ в качестве маркеров (трассеров) составляющих стока (Dincer et al., 1970). Предполагается, что никакого химического взаимодействия между растворенными компонентами различных составляющих не происходит (Christophersen et al., 1990; Wels et al., 1991). Концентрация трассера в речной воде, таким образом, является результатом простого смешивания нескольких растворов разного объема и концентрации. Трассерами могут быть макрокомпоненты раствора, такие как Si, Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Na⁺, SO₄²⁻, NO₃⁻, Cl⁻ или Alⁿ⁺ (Christophersen et al., 1990; Ladouche et al., 2001; Inamdard et al., 2006) и микрокомпоненты, такие как Sr или Rb (Petelet-Giraud and Negrel, 2007). Ими также могут служить отношения растворенных компонентов — Ca/Sr, Ba/Sr (Land et al., 2000) и Ge/Si (Derry et al., 2006), в том числе и стабильных изотопов — ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr (Negrel et al., 1997) и ¹⁸O/¹⁶O (Hogan, Blum, 2003). На сегодняшний день существует два основных подхода к «химическому» расчленению гидрографа. Первый подход основан на рассмотрении речной воды в качестве двухкомпонентной смеси (LaSala, 1967; Pinder, Jones, 1969), второй — в качестве многокомпонентной (Hooper et al., 1990; Christophersen et al., 1990).

При двухкомпонентном расчленении в качестве составляющих обычно выступают грунтовый и поверхностный сток. Под поверхностным стоком в данном случае подразумевается классический поверхностный сток, образующийся в результате жидких осадков и снеготаяния и, включающий в себя, непосредственно поверхностный (стекающий по склону) и почвенный стоки. Связь между ними описывается системой двух уравнений:

$$\begin{cases} f_{\Gamma} + f_{\Pi} = 1 \\ C_{\Gamma}f_{\Gamma} + C_{\Pi}f_{\Pi} = C_{\Phi} \end{cases} \quad (1)$$

где C_p , C_r , C_n — концентрации трассера в речной воде, грунтовом и поверхностном стоке, соответственно; f_r и f_n — доли грунтового и поверхностного стока в речном.

Концентрация трассера в грунтовом стоке принимается равной его концентрации в речной воде при минимальном расходе, а концентрация трассера в поверхностном стоке — концентрации трассера на пике половодья (Pinder, Jones, 1969). Естественно, что разделение речного стока на две составляющие является значительным упрощением механизма его формирования. Как уже упоминалось выше, «поверхностный» сток на самом деле состоит из двух, значительно различающихся по условиям формирования и химическому составу — собственно поверхностного стока и почвенного. Грунтовый сток также не является чем-то единым и может быть разделен по глубине залегания или времени обновления вод на несколько составляющих. Неопределенность в выборе составляющих стока, наряду с ошибками в выборе трассеров, часто приводит к несоответствию между реальными концентрациями компонентов в речной воде и рассчитанными на основе величин f_r и f_n , являющихся решением системы (1) (Hinton et al., 1994).

Расчленение гидрографа на три и более составляющие, по сути, является расширенным вариантом вышеописанного расчленения на две, с той лишь разницей, что не все составляющие стока можно опробовать в русле реки. Например, для отбора атмосферных осадков или подкрановых вод необходима установка осадкосборников, для отбора проб почвенного стока — установка лизиметров и так далее. Количество неизвестных и количество уравнений в системе многокомпонентного смешения равно количеству составляющих стока, а количество трассеров — на единицу меньше (DeWalle et al., 1988; Yang et al., 2012). Теоретически, количество составляющих может быть бесконечным, однако, случаи, когда удается рассчитать доли более чем трех, достаточно редки (Barthold et al., 2011). Расчленение гидрографа путем решения уравнений многокомпонентного смешения часто называют End-Member Mixing Analysis (EMMA) (Hooper et al., 1990; Christophersen et al., 1990).

Особняком стоит вариант EMMA, использующий в качестве трассеров комплексные переменные, выделяемые методом главных компонент (МГК; в англоязычной литературе - PCA) из матрицы исходных гидрохимических данных (Christophersen, Hooper, 1992; Brown et al., 1999; McHale et al., 2002; Liu et al., 2004; Inamdar, Mitchell, 2006 и др.). Метод рассматривает матрицу исходных данных в качестве системы координат, в которой количество осей равно количеству переменных (растворенных веществ). В этой системе точки, соответствующие образцам, образуют облако. Суть метода заключается в определении направлений простираения этого облака и длины линий (новых переменных или главных компонент — ГК), проходящих в этих направлениях через его центр на минимальном удалении от всех точек. Вклад длины каждой линии в их сумму определяет долю вариабельности исходных данных, объясняемой данной компонентой. Обычно считают, что суммарная вариабельность подлежащих обязательному учету главных компонент (в ряду убывания объясняемой вариабельности), должна быть не менее 90%. На самом деле, число учитываемых главных компонент в каждом конкретном случае определяется «правилом единицы» (Rule of One). Правило гласит: последняя, подлежащая учету компонента в ряду, должна объяснять не менее $1/n$ (одной энной) вариабельности всего массива данных, где n — общее число всех ГК (Joreskog et al., 1976).

Впрочем, в большинстве описанных в литературе исследований, для визуализации картины смешения достаточно координатной плоскости, образованной первыми двумя компонентами, объясняющими наибольший процент вариабельности (ГК1) и (ГК2). Как мы уже говорили, поскольку, главные компоненты являются трассерами, число учитываемых ГК также указывает на число составляющих стока: последнее должно быть на единицу больше числа ГК, то есть три. В этом случае, диаграмма смешения должна представлять собой поле проекций точек образцов, ограниченное сторонами треугольника, в вершинах которого лежат составляющие стока. Связь между химическим составом проб речной воды и составом трех ее составляющих будет описываться системой трех уравнений:

$$\begin{cases} f_n + f_r + f_{пв} = 1 \\ GK1_n \cdot f_n + GK1_r \cdot f_r + GK1_{пв} \cdot f_{пв} = GK1_p \\ GK2_n \cdot f_n + GK2_r \cdot f_r + GK2_{пв} \cdot f_{пв} = GK2_p \end{cases} \quad (2)$$

где f — доля составляющей стока, GK1 — координата точки по оси, GK1 и GK2 — координата точки по оси GK2; n — поверхностный, r — грунтовый, $пв$ — почвенный и p — речной сток — соответственно.

Если понижение размерности массива данных методом МГК не производится, в качестве координат выступают не значения главных компонент, а концентрации трассеров (растворенных веществ).

Проблема в том, что абсолютно во всех случаях использования всех вариантов ЕММА, часть точек проб воды не попадает внутрь области смешения (в данном случае — треугольника). Нахождение точки (выброса или «аутлаера») за пределами области смешения может быть обусловлено массой причин. Это, неверный выбор составляющих стока, нерепрезентативность их проб, промышленное загрязнение, выход вод, генетически не связанных с данным ландшафтом, реакции между растворенными компонентами, ошибки химического анализа и т.д. Для решения этой проблемы существует геометрический подход к определению долей составляющих стока в точках-выбросах. Согласно ему, доля источника - вершина треугольника, противоположная стороне, вдоль которой расположены точки, приравнивается нулю. Доли источников — вершин, прилежащих к этой стороне — пропорциональны расстояниям между перпендикуляром, опущенным из искомой точки на сторону треугольника и упомянутыми вершинами (Liu et al., 2004). Однако, несмотря на кажущуюся логичность такого подхода, всегда следует помнить о том, что выброс является результатом какой-то ошибки.

Очевидно, что описанные выше подходы к расчленению гидрографа не идеальны, но каждый имеет свои достоинства. Известно, что репрезентативность образцов в отношении составляющей стока является ключевым моментом методов химического расчленения гидрографа в целом, и метода ЕММА в частности (Ogunkoya, Jenkins, 1993). Тем не менее, о свойствах водосборных бассейнов площадью в сотни и тысячи квадратных километров мы часто судим по данным, полученным с площади в несколько квадратных дециметров, например, площади лизиметра (Hooper, 2001). Поэтому, несомненным достоинством расчленения гидрографа на две составляющие является использование в их качестве речных вод в различные фазы гидрологического цикла. Это позволяет избежать ошибок, связанных с пространственной вариабельностью свойств грунтового и поверхностного стока. Достоинством РСА-ЕММА являются комплексные трассеры — главные компоненты. Использование таких трассеров позволяет минимизировать влияние поступления отдельных веществ извне (сбросы сточных вод, разгрузка межпластовых вод и т.д.) и влияние реакций между растворенными компонентами.

Целью настоящей работы является обоснование способа построения модели химического состава речных вод, объединяющего в себе достоинства обоих подходов. Основой для построения модели могут служить данные о составе речной воды в периоды абсолютного преобладания какой-либо составляющей стока над другими — весеннее половодье, летняя межень, зимняя межень. В качестве трассеров могут быть использованы отношения суммарных концентраций органических и неорганических компонентов раствора (Semenov, Zimnik, 2009; Semenov et al., 2012; Семенов, Снытко, 2013). Подход не требует полевых изысканий, проведение которых в полном объеме часто невозможно ввиду большой площади или труднодоступности районов исследования. Это, также, исключает ошибки, связанные с нерепрезентативностью проб, делает возможным прогноз на основе эпизодических наблюдений в устьевых участках и удешевляет работы.

КРАТКАЯ ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ

Природные условия бассейна оз. Байкал (рис. 1) характеризуются значительным разнообразием. Почвы юго-западного побережья, в частности почвы Олхинского плато, развиты на кислых изверженных и метаморфических породах (Кузьмин, 1988). Благодаря этому сумма ионов в р. Олга круглый год находится в пределах $40\text{--}50\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Почвы северо-западного побережья развиты преимущественно на осадочных породах, причем ближе к Ангаре они не содержат легкорастворимых солей (карбонатов, сульфатов, хлоридов), а уже в 100 км к северо-востоку содержат их в значительных количествах. Это находит свое отражение в химическом составе вод (Кузьмин, 1998). Так, воды р. Крестовка, бассейн которой расположен у истока Ангары, характеризуются концентрацией суммы ионов в пределах от 40 до $60\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, при этом концентрация сульфата достигает $14\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (Semenov et al., 2006). Воды рек, удаленных от Ангары на 100–200 км вдоль побережья — Бугульдейки и Голоустной, характеризуются суммой ионов, достигающей до $280\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ в подледный период (Вотинцев и др., 1965). Особенностью их состава являются высокие концентрации ионов магния — в среднем $17\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ в период открытой воды и $30\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ — в подледный. Концентрация сульфат-иона в них достигает $19\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ и $30\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно.

Почвы восточного побережья развиты на кислых интрузивных и метаморфических породах (Кузьмин, 1988) обуславливают сходный химический состав и невысокую минерализацию вод. Летние концентрации преобладающих ионов — гидрокарбоната и кальция в реках Верхняя Ангара, Баргузин и Селенга варьируют в пределах $51\text{--}68$ и $14\text{--}27\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно (Вотинцев и др., 1965).

Особое место в горном обрамлении озера занимает хребет Хамар-Дабан. Большое количество осадков (1000 мм в год и более), выпадающих на его северо-западный макросклон, обуславливает крайне низкую минерализацию рек (Семенов и др., 2005). В период открытой воды сумма ионов в

реках Хара-Мурин, Утулик и Снежная не превышает $30 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. Максимальные зимние концентрации ионов HCO_3^- и Ca^{2+} составляют 60 и $17 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ соответственно, а минимальные летние — всего 16 и $4 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. Исключением является р. Слюдянка. Повышенная, по сравнению с другими Хамардабанскими реками, минерализация вод Слюдянки, обусловлена наличием карбонатных пород в ее водосборном бассейне.

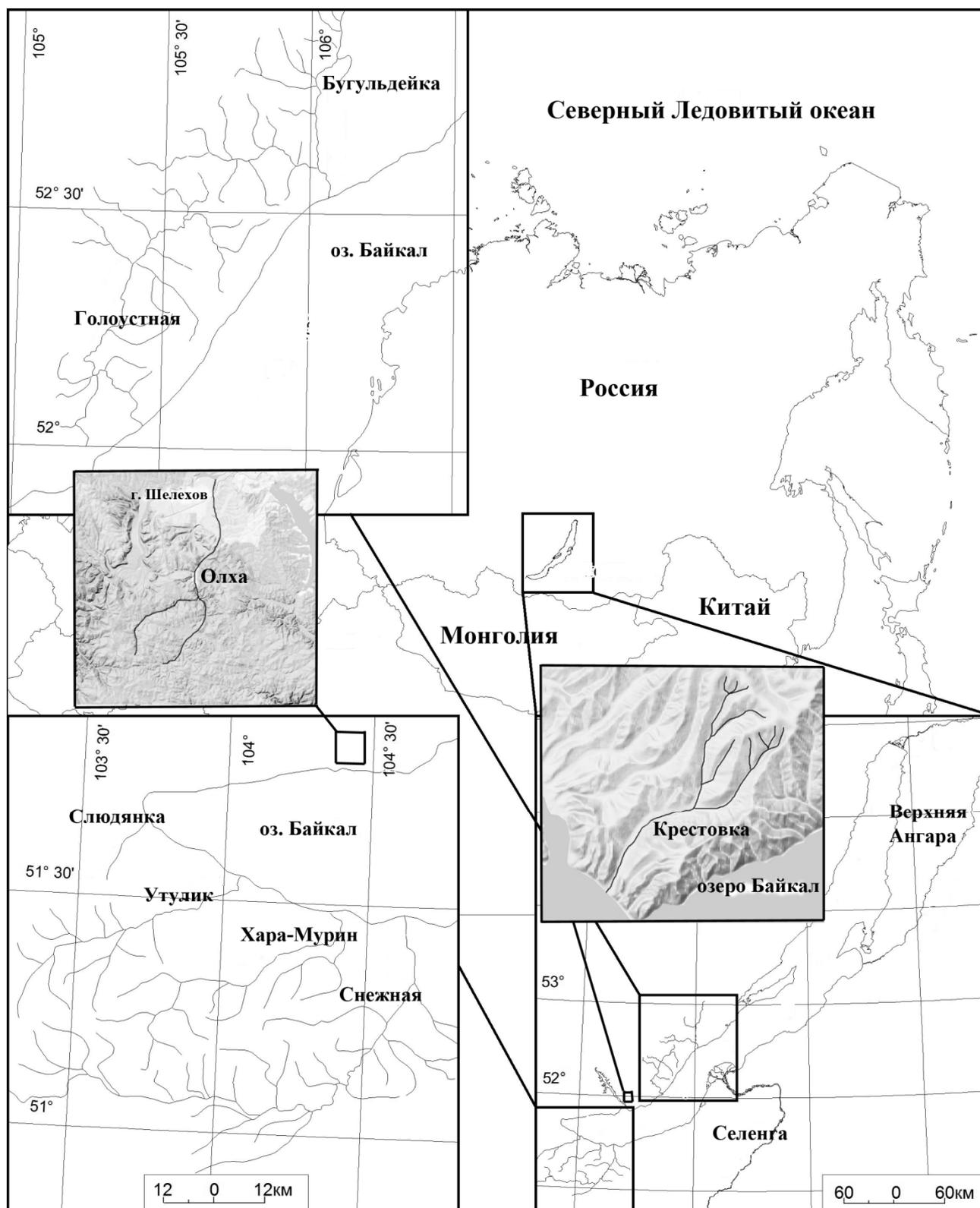


Рис. 1. Район исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Непосредственной основой для построения модели послужили данные трехлетних (2009–2012 гг.) наблюдений за составом рек Крестовка и Олха. Крестовка — приток оз. Байкал длиной 13 км с

водосборным бассейном 60 км², Олха — правый приток р. Иркут (которая является левым притоком р. Ангара) длиной 53 км с водосборным бассейном 590 км² (рис. 1). Бассейны обеих рек расположены в гористой местности. Относительные высоты в бассейне Крестовки не превышают 400 м, в бассейне Олхи — 200 м. Древесная растительность в обоих бассейнах представлена елью (*Pinus Sylvestris*) и лиственницей (*Larix Sibirica*). Климатические условия также сходны: среднегодовая температура составляет -3°C, среднегодовое количество осадков в бассейне Крестовки — 415 мм, в бассейне Олхи — 356 мм. Подледный период длится с ноября по март, весеннее половодье наблюдается в апреле–мае.

Помимо речных вод были опробованы воды колодцев, скважин, ручьев, лизиметрических вод из-под органогенных горизонтов почв и из-под почвенного профиля. Пробы вод отбирали с двухнедельным интервалом. Ионный состав определялся согласно руководству по химическому анализу поверхностных вод суши (Семенов, 1977). Катионы определялись методом фотометрии пламени на спектрофотометре ААС-30, анионы — методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе Милихром-02. Качество данных анализа ионного состава оценивалось путем сведения баланса зарядов ионов. Содержание органического углерода определялось методом высокотемпературного сжигания и последующего каталитического окисления на приборе Vario TOC Cube Analyzer (Elementar Analysensysteme GmbH).

Для оценки применимости подхода к водотокам, функционирующих в других природных условиях, использованы данные по химическому составу притоков Байкала, приведенные в работе К.К. Вотинцева с соавторами (Вотинцев и др., 1965). Из всех притоков выбраны девять, наблюдения за которыми были регулярны: Слюдянка, Хара-Мурин, Утулик, Снежная, Селенга, Баргузин, Верхняя Ангара, Бугульдейка и Голоустная.

Для идентификации составляющих стока использован метод главных компонент (МГК) (Эсбенсен, 2005; Christophersen, Hooper, 1992). Идентификация осуществлялась путем сопоставления состава природных вод, присутствующих в водосборном бассейне и состава, предсказанного МГК-диаграммой (вершины треугольника).

Верификация модели производилась путем сопоставления расчетных концентраций с действительными концентрациями растворенных компонентов в речной воде. В качестве меры сходства использовался коэффициент корреляции (*r*). Кроме того, для рек Крестовка и Олха, параллельно с отбором проб, производились замеры расхода воды. Это, впоследствии, позволило сопоставить гидрометрические и гидрохимические наблюдения и проверить правильность расчленения гидрографа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты МГК-анализа показали, что, несмотря на различия в химическом составе двух рек (табл. 1), его вариабельность на 90% объясняется двумя факторами, обуславливающими пропорции смешения трех источников.

Таблица 1. Средний химический состав речных вод и предполагаемых составляющих стока, мг/л

	C _{орг.}	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁿ⁺
Крестовка								
Летняя межень	4.02	16.37	1.09	4.52	0.74	15.08	4.60	24.94
Весеннее половодье	17.38	2.76	1.06	1.66	1.97	2.60	1.10	7.33
«Почвенный сток»	6.30	11.88	0.28	2.75	0.36	5.40	1.75	10.26
Воды скважин	3.24	14.15	1.12	3.79	0.75	15.95	3.23	23.72
Воды колодцев	7.26	36.71	39.70	13.14	3.67	50.94	15.17	82.92
Фильтрат из верхних горизонтов	12.04	12.74	0.65	2.20	0.97	5.18	1.40	9.75
Фильтрат из почвенного профиля	10.12	19.76	0.61	3.37	0.69	9.23	2.52	15.81
Олха								
Летняя межень	1.18	4.63	2.64	3.53	0.86	7.58	2.00	13.97
Весеннее половодье	12.43	2.82	0.72	1.36	1.57	3.28	1.00	7.21
«Почвенный сток»	4.35	3.24	0.76	2.60	0.61	5.80	1.24	10.25
Воды скважин	0.78	3.65	0.96	3.08	1.15	4.79	3.10	12.12
Воды колодцев	5.75	7.04	2.39	3.42	1.51	10.01	1.53	16.47
Фильтрат из верхних горизонтов	10.89	2.96	0.49	1.33	1.90	1.40	0.98	5.61
Фильтрат из почвенного профиля	6.96	19.76	1.15	3.90	0.83	7.10	1.70	13.53

В наибольшей степени варьирование состава вод (рис. 2) проявляется в изменении соотношения между количествами органического углерода (C_{орг.}) и катионов щелочных и щелочноземельных металлов (Kⁿ⁺). Образцы вод, расположенные вдоль отрицательной полуоси ГК1, характеризуются высокими концентрациями катионов и низкими концентрациями органического вещества (рис. 3). Образцы, расположенные вдоль положительной полуоси ГК1 — наоборот, обогащены органическим

веществом и обеднены катионами (рис. 3). Наиболее богатые катионами воды отобраны из-под льда зимой, а наиболее богатые органическим веществом — весной, в период снеготаяния. По-видимому, изменение соотношения между количествами органического и минерального вещества, обусловлено изменением соотношения между грунтовой (подземной) и поверхностной составляющими стока. Вдоль оси ГК2 происходит изменение соотношения между содержанием $C_{орг.}$ и K^{n+} — с одной стороны, и содержанием остальных веществ (сульфат, хлорид, калий) — с другой (рис. 2). Поскольку, пробы, располагающиеся вдоль ГК2 отобраны в летне-осенний период (рис. 3), когда весь почвенный профиль гидрологически активен, резонно предположить, что сульфаты, хлориды и калий привнесены в реку стоком из средней части почвенного профиля.

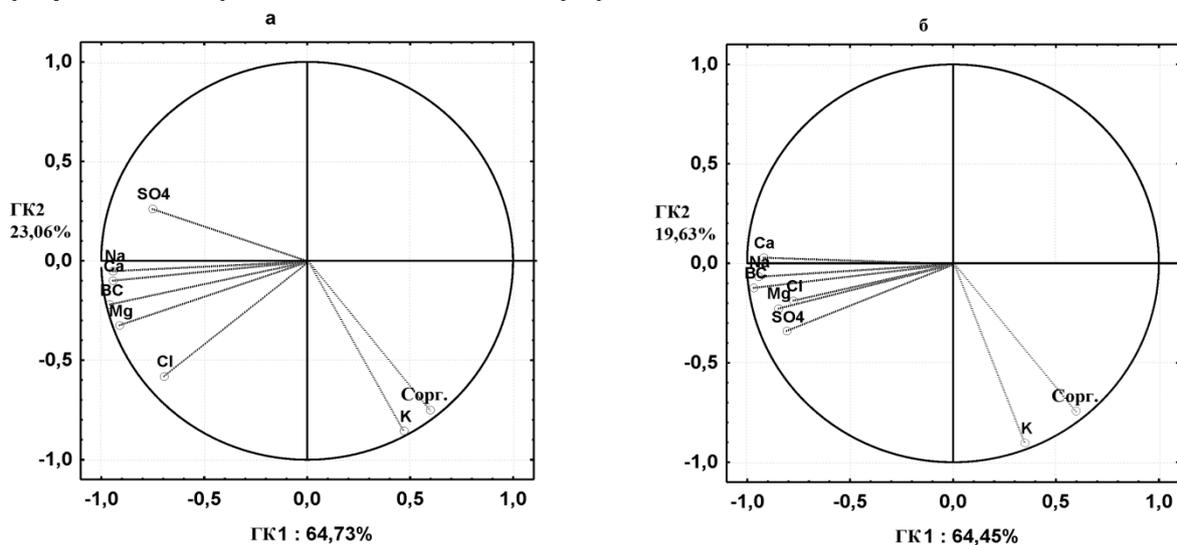


Рис. 2. Факторы, обуславливающие химический состав рек Крестовка (а) и Олха (б).

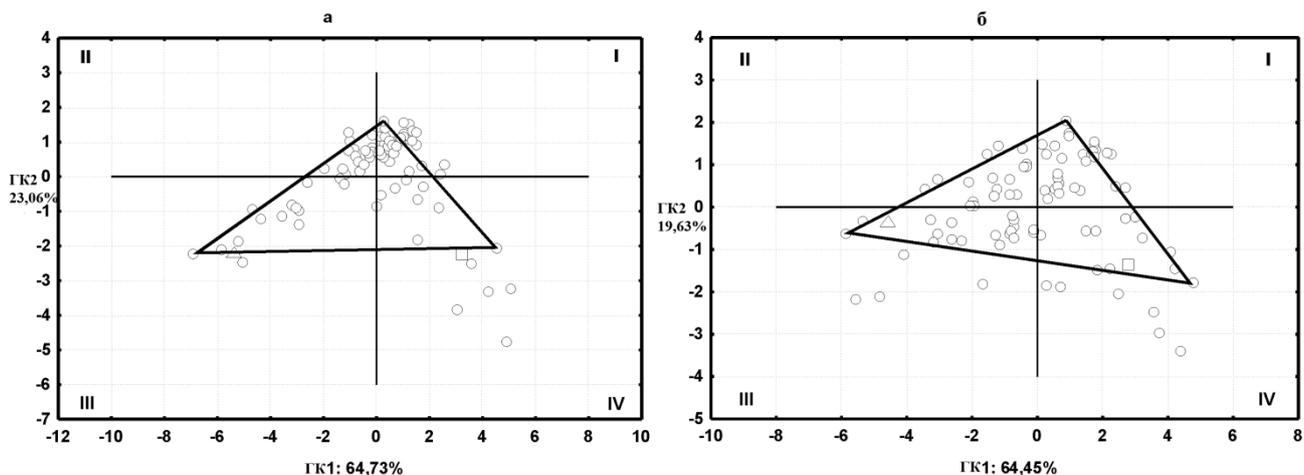


Рис. 3. Факторы, обуславливающие соотношение составляющих стока рек Крестовка (а) и Олха (б); треугольник — скважины, квадрат — фильтрат из органогенных горизонтов.

Таким образом, физический смысл ГК1 состоит в изменении положения питающего реку слоя относительно поверхности земли, а ГК2 — в изменении его мощности или уровня зеркала грунтовых вод. Так, в подледный период, когда уровень грунтовых вод минимален (рис. 3, квадрант III) и грунтовой сток является единственным источником воды, она характеризуется максимальным содержанием K^{n+} и минимальным содержанием $C_{орг.}$. В период снеготаяния, когда уровень грунтовых вод также низок, но основным источником воды является поверхностный сток (рис. 3, квадрант IV), речная вода характеризуется максимальным содержанием $C_{орг.}$ и минимальным содержанием K^{n+} . Летом (рис. 3, квадрант I) и осенью (рис. 3, квадрант II), когда высокий уровень грунтовых вод обуславливает большую долю почвенных вод в речном стоке, речная вода характеризуется промежуточными, по отношению к зимним и весенним, концентрациями $C_{орг.}$ и K^{n+} (табл. 1).

Нанесение на МГК-диаграмму предполагаемых составляющих стока не принесло желаемого результата: точки, представляющие пробы речных вод, не попали внутрь треугольника, образованно-

го составляющими стока. Более того, не получилось и самого треугольника. Как уже говорилось, в качестве грунтового стока были опробованы воды колодцев и скважин, в качестве поверхностного — воды ручьев и воды из-под органогенных горизонтов почв, в качестве почвенного стока — воды из-под почвенного профиля (табл. 1). Оказалось, что, хотя фильтрат из органогенных горизонтов и сходен с водами весеннего половодья, а воды неглубоких скважин — с водами зимней межени, на роль источников они не подходят, так как сами, пусть и в небольшой степени, являются смесями. Воды колодцев и лизиметрические воды из-под почвенного профиля оказались еще более сложными смесями, усредненными по вкладам всех вышележащих горизонтов. При наличии нескольких точек отбора проб для точного установления источников питания мы могли бы воспользоваться методом Хупера (Ноорег, 2003), основанном на анализе матриц остатков, получающихся при разложении матриц исходных данных, наряду с матрицами нагрузок (координаты вкладов исходных осей растворенных компонентов в ГК) и счетов (координаты проб воды в пространстве ГК). За неимением лучшего, в качестве составляющих стока пробовали использовать воды, соответствующие точкам, максимально удаленным от начала координат вдоль осей. Например, в качестве грунтовых вод использовали воду, отобранную из-под льда в конце зимы, в качестве поверхностных — воду весеннего половодья и в качестве почвенных — воды летней межени (рис. 3). Однако и они не позволили охватить весь массив данных. Точки, лежащие за пределами треугольника, характеризовались отрицательными значениями вкладов некоторых составляющих стока.

Чтобы избежать влияния погрешностей измерений, неучтенных процессов и ограничений, накладываемых математическими процедурами, и, как следствие — выбросов, при построении модели необходимо основываться на интегральных показателях соотношения составляющих стока, выявленных с помощью МГК — концентрациях $[K^{n+}]$ и $[C_{орг.}]$. Увеличение $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ (уменьшение $[K^{n+}]/[C_{орг.}]$) от зимы к весне пропорционально разбавлению минерального грунтового стока органогенным поверхностным, а уменьшение от весны к зиме — разбавлению менее органогенным почвенным.

С целью подтверждения выявленной зависимости величины $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ от соотношения между составляющими стока нами были проанализированы данные по притокам озера Байкал, представленные в работе К.К. Вотинцева с соавторами (1965). Обнаружено, что в течение периода открытого русла максимальные величины отношений $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ наблюдаются в мае–июне. Для половины исследованных рек наблюдается также и второй максимум — в июле–августе (рис. 4а, б). Первый максимум совпадает с максимальной долей поверхностного стока в период снеготаяния, второй — с максимальным содержанием органогенного вещества в период выпадения наибольшего количества осадков. На восточном побережье оз. Байкал максимум осадков совпадает с наибольшей водностью рек. Другими словами, максимальные величины отношения наблюдаются во всех реках в периоды преобладания поверхностного стока. Различия в величинах $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ между реками обусловлены условиями формирования стока.

Так, высокие величины $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ характерны для рек (см. рис. 4а), бассейны которых имеют малую площадь, обуславливающую малое время добегания вод до основного русла и к тому же характеризуются значительными перепадами высот, обеспечивающими большую долю латерального стока и, соответственно, концентрацию органогенного вещества. Наличие в водосборных бассейнах легкорастворимого минерального вещества, по-видимому, имеет второстепенное значение. Так, Голоустная и Утулик, минерализация вод которых в 2–3 раза выше, чем Снежной, и в 5–6 раз, чем Хара-Мурина, характеризуются сходными величинами $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$.

Низкими величинами $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ характеризуются реки, имеющие большие водосборные бассейны (см. рис. 4б). Большая протяженность основного русла и впадающих в него дрен способствует уменьшению содержания органического вещества в результате его разложения микроорганизмами, фотоминерализации, сорбции на взвешенном веществе с последующим осаждением и т.д. (Stephens et al., 2010). В пользу второстепенности химического состава почв и пород дренируемой территории говорят и более высокие, по сравнению с Верхней Ангарой, величины $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$, полученные для рек Селенга и Баргузин. В бассейнах этих рек значительно распространены осадочные и метаморфические карбонатные породы.

Колебание величин $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ и их амплитуда в период открытой воды, по-видимому, обусловлены интенсивностью выпадения осадков и поэтому подвержены значительной межгодовой изменчивости. Наблюдаемые в течение подледного периода изменения $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ (рис. 4в), по нашему мнению, отражают структуру водовмещающей толщи. Неизменная для большинства рек величина отношения или ее последовательное уменьшение свидетельствует о единообразии строения толщи и ее значительной мощности в пределах большей части водосбора, то есть о широкой речной долине и/или глубоком врезе русла. Волнообразные же изменения, характерные для Хамар-Дабанских рек с

их неглубоким врезом, по-видимому, свидетельствуют о смене областей питания, происходящей в результате неодновременного истощения запасов воды в разных высотных поясах.

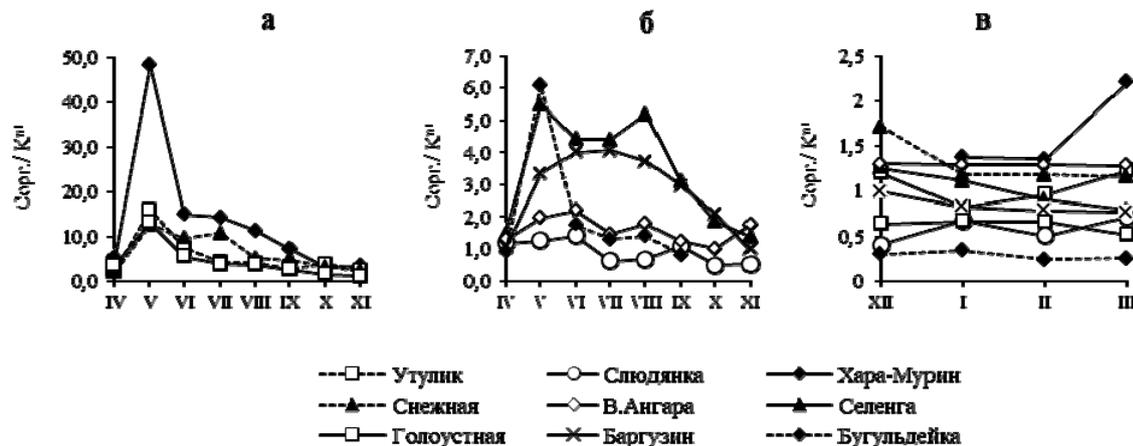


Рис. 4. Изменение величины соотношения органических и минеральных компонентов в период открытой воды (а, б) и в подледный (в).

Таким образом, полученные результаты подтвердили, что хотя сама величина отношения $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ и обусловлена физико-географическими и геологическими условиями водосборного бассейна, ее изменения зависят исключительно от соотношения составляющих стока. Поэтому, вклады поверхностного и грунтового стока можно приблизительно оценить, сопоставив отношения величин $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ в любой период времени и в фазы гидрологического цикла, когда одна из составляющих стока абсолютно преобладает над другими (Семенов, 2008; Семенов, Снытко, 2013):

$$f_{Г} \cong \frac{[C_{орг.}]_{Г}/[K^{n+}]_{Г}}{[C_{орг.}]_{Ф}/[K^{n+}]_{Ф}} \quad (3)$$

ИЛИ

$$f_{П} \cong \frac{[K^{n+}]_{П}/[C_{орг.}]_{П}}{[K^{n+}]_{Ф}/[C_{орг.}]_{Ф}} \quad (4)$$

В качестве характеристики грунтового стока может быть использована наименьшая в ряду наблюдений величина отношения $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$, в качестве характеристики поверхностного стока — наименьшая величина $[K^{n+}]/[C_{орг.}]$. Вклады остальных составляющих стока можно найти, подставив известные величины $f_{Г}$ и $f_{П}$ в системы уравнений 5 и (или) 6:

$$1) \begin{cases} f_{П} + f_{Г} + f_{Б} = 1 \\ \frac{[C_{орг.}]_{П}}{[K^{n+}]_{П}} \cdot f_{П} + \frac{[C_{орг.}]_{Г}}{[K^{n+}]_{Г}} \cdot f_{Г} + \frac{[C_{орг.}]_{Б}}{[K^{n+}]_{Б}} \cdot f_{Б} = \frac{[C_{орг.}]_{Ф}}{[K^{n+}]_{Ф}} \end{cases} \quad (5)$$

$$2) \begin{cases} f_{П} + f_{Г} + f_{Б} = 1 \\ \frac{[K^{n+}]_{П}}{[C_{орг.}]_{П}} \cdot f_{П} + \frac{[K^{n+}]_{Г}}{[C_{орг.}]_{Г}} \cdot f_{Г} + \frac{[K^{n+}]_{Б}}{[C_{орг.}]_{Б}} \cdot f_{Б} = \frac{[K^{n+}]_{Ф}}{[C_{орг.}]_{Ф}} \end{cases} \quad (6)$$

В качестве характеристики почвенного стока может быть использовано медианное значение величины отношения $[C_{орг.}]/[K^{n+}]$ за период открытой воды. В отличие от системы уравнений, основанной на данных МГК-анализа, предложенные системы решаются методом подстановки, что позволяет вычислять вклады источников независимо друг от друга и приравнивать отрицательные доли составляющих стока к нулю.

Наилучшие результаты были получены в результате расчета по формулам 3 и 5. Рассчитанные вклады поверхностной, почвенной и грунтовой составляющих в сток Крестовки и Олхи находятся в соответствии с существующими представлениями о внутригодовой динамике химического состава и водном режиме рек в условиях резко-континентального климата. Так, максимальный вклад грунтового стока (~100%) наблюдается в конце подледного периода — в марте (рис. 5). Наибольший вклад поверхностного стока (90–95%) приходится на апрель. В течение периода открытой воды наибольшая доля поверхностного стока (до 45%) приходится на июль–август.

Для оценки правильности произведенных вычислений был также проведен корреляционный анализ связи между величинами вкладов составляющих стока и расходом воды в реках. Он показал, что вклад грунтового стока отрицательно коррелирует с расходом воды (рис. 5), причем теснота этой обратной связи весьма высока ($r = -0.9$). Величины вкладов почвенного и поверхностного стока, на-

оборот, с расходом воды коррелируют положительно: коэффициенты корреляции равны 0.7 и 0.9 соответственно.

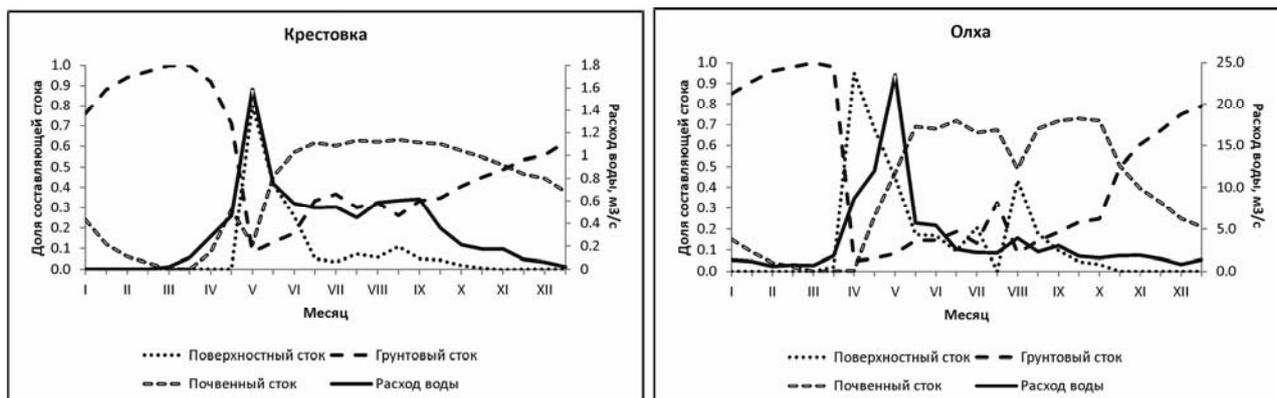


Рис. 5. Доли составляющих стока и их связь с расходом воды.

Чтобы окончательно убедиться в правомочности предложенного подхода, нами была решена обратная задача. На основе концентраций компонентов в водах, использованных в качестве составляющих стока и полученных вкладов, нами были рассчитаны концентрации этих компонентов в речной воде. Расчетные величины концентраций довольно тесно ($r = 0.6-0.97$) коррелируют с непосредственно измеренными (рис. 6).

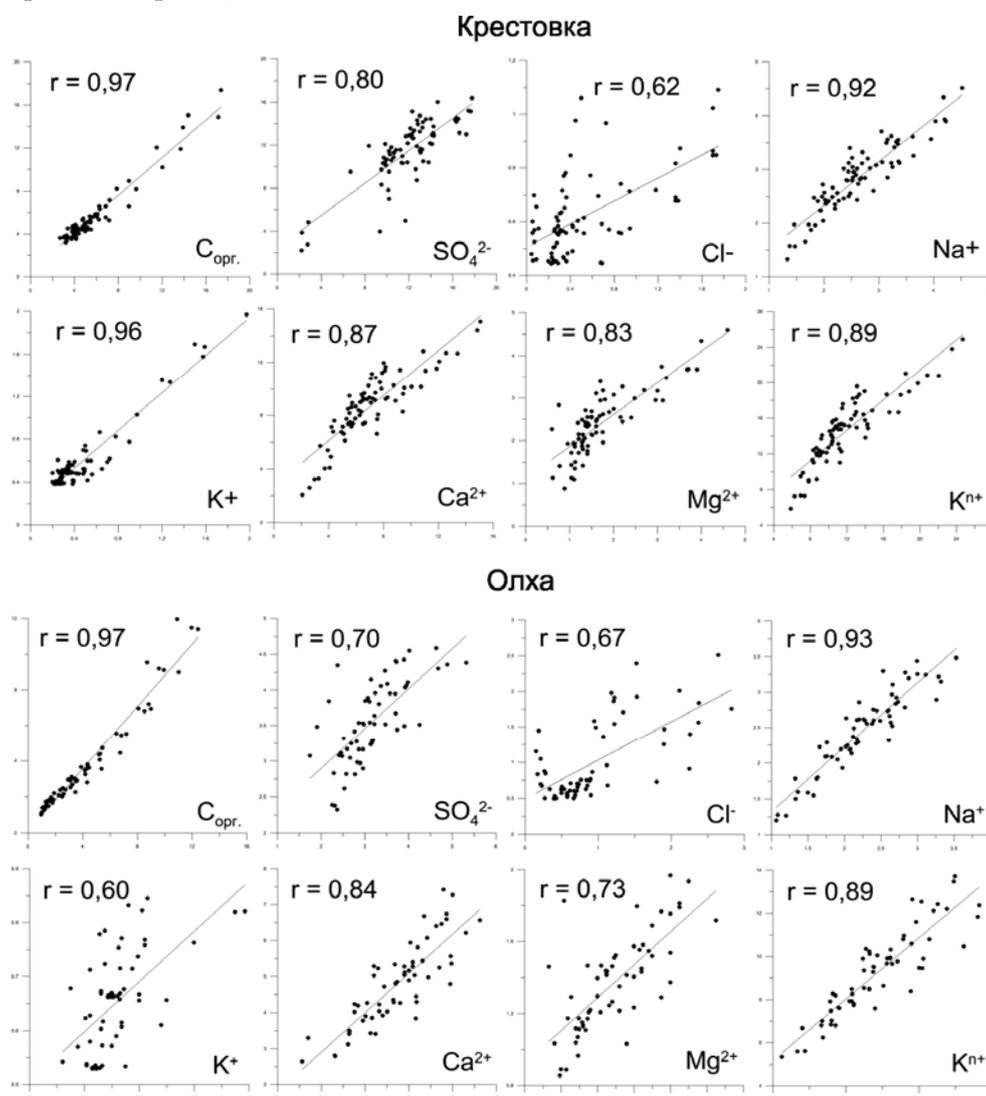


Рис. 6. Связь между модельными и измеренными концентрациями растворенных компонентов.

Недостаточная теснота связи, в целом, может быть обусловлена нерепрезентативностью величины $[C_{опр.}]/[K^{n+}]$, выбранной в качестве характеристики почвенного стока. Что же касается отдель-

ных компонентов, то тут причины несоответствия могут различаться. Наименьшая корреляция между рассчитанными и измеренными величинами наблюдается для хлорида и калия. В случае хлорида, несоответствие объясняется значительной межгодовой вариабельностью концентраций Cl в грунтовом стоке и, по-видимому, в почвенном.

Причина вариабельности, возможно, кроется в непостоянстве доли регионального стока, богатого легкорастворимыми солями, в локальном грунтовом (Писарский, 1987). Непостоянство доли, в свою очередь, может быть обусловлено межгодовыми колебаниями количества осадков, выпадающих непосредственно в водосборных бассейнах рек. Эта причина несоответствия может быть справедлива и для сульфата, и для калия. Однако, различия между расчетными и измеренными концентрациями калия в Олке, скорее всего, имеют другую причину. Напомним, что в качестве химического состава поверхностного стока нами был использован состав речных вод во время снеготаяния. Наличие крутых (почти отвесных) склонов в бассейне Олки обуславливает наличие плоскостного склонового стока в период открытой воды, который, судя по лизиметрическим водам из органогенных горизонтов, значительно отличается от полых вод по содержанию калия (табл. 1).

ВЫВОДЫ

Основная проблема химических методов расчленения гидрографа сводится к тому, что расчленения стока на две составляющие далеко не всегда достаточно для описания временной вариабельности химических свойств вод, а для расчленения на три и более составляющие — не хватает данных. Предложенный нами подход восполняет пробел, имеющийся между этими двумя широко распространенными подходами. Несмотря на то, что нам пришлось пользоваться весьма приблизительными характеристиками почвенного стока, благодаря «эмпирически» определенной доле поверхностного стока и интегральному трассеру $[C_{\text{орг.}}]/[K^{n+}]$, расчленение гидрографа на три составляющие стало возможным на основе только лишь данных о составе речной воды. Более того, рассчитанные на основе полученных долей составляющих стока концентрации растворенных веществ в речной воде тесно коррелируют с их реальными концентрациями. Будучи основанным на использовании речной воды в различные фазы гидрологического цикла в качестве суррогатов составляющих стока, метод наиболее пригоден для водосборных бассейнов, характеризующихся контрастностью гидрологических условий в течение года.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российской академии наук, проект № VIII.76.1.5.

Список литературы

- Вотинцев К.К., Глазунов И.В., Толмачева А.П. Гидрохимия рек бассейна озера Байкал. М.: Наука, 1965. 494 с.
- Гидродинамические и физико-химические свойства горных пород. М.: Недра, 1977. 271 с.
- Куделин Б.И. Принципы региональной оценки естественных ресурсов подземных вод. М.: Изд-во МГУ, 1960. 344 с.
- Кузьмин В.А. Почвы Предбайкалья и Северного Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1988. 173 с.
- Кузьмин В.А. Химический состав вод притоков Юго-Западного и Южного Байкала и его связь с природной обстановкой // География и природные ресурсы. 1998. 1. С. 70–77.
- Писарский Б.И. Закономерности формирования подземного стока бассейна озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1987. 154 с.
- Попов О.В. Подземное питание рек. Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1968. 289 с.
- Семенов А.Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 541 с.
- Семенов М.Ю., Сандимирова Г.П., Коровякова И.В., Троицкая Е.С., Храмова Т.И., Донская Т.В. Сравнительная оценка скоростей внутрипочвенного выветривания в ландшафтах северного макросклона хребта Хамар-Дабан // Геология и геофизика. 2005. № 1. С. 50–59.
- Семенов М.Ю. Использование некоторых параметров цикла углерода для оценки уровней функциональной организации ландшафтов (на примере бассейна озера Байкал) // География и природ. ресурсы. 2008. № 3. С. 47–56.
- Семенов М.Ю., Снытко В.А. Оптимизация подходов к моделированию химического состава речных вод // ДАН. 2013. № 455(6). С. 686–689.
- Эбсенсен К. Анализ многомерных данных. Черноголовка: Изд-во ИПФХ РАН, 2005. 157 с.
- Barthold F.K., Tyralla C., Schneider K., Vache K.B., Frede H.G., Breuer L. How many tracers do we need for end member mixing analysis (EMMA)? A sensitivity analysis // Water Resources Research. 2011. № 47. W08519.
- Brown V.A., McDonnell J.J., Burns D.A., Kendall K. The role of event water, a rapid shallow flow component, and catchment size in summer stormflow // Journal of Hydrology. 1999. № 217. P. 171–190.
- DeWalle D.R., Swistock B.R., Sharpe W.E. Three-component tracer model for stormflow on a small Appalachian forested catchment // Journal of Hydrology. 1988. № 104. P. 301–310.
- Christophersen N., Hooper R.P. Multivariate analysis of stream water chemical data: The use of principal component analysis for the end-member mixing problem // Water resources Research. 1992. № 28. P. 99–107.

- Christophersen N., Neal C., Hooper R.P., Vogt R.D., Andersen S. Modelling streamwater chemistry as a mixture of soilwater end-members — a step towards second-generation acidification models // *Journal of Hydrology*. 1990. № 116 (1–4). P. 307–320.
- Derry L.A., Pett-Ridge J.C., Kurtz A.C. Ge/Si and Sr-87/Sr-86 tracers of weathering reactions and hydrologic path ways in a tropical granitoid system // *Journal of Geochemical Exploration*. 2006. № 88 (1–3, SI). P. 271–274.
- Dinser T., Payne B.R., Florkowski T., Martinec J., Tongiorgi E. Snowmelt runoff from measurements of tritium and oxygen-18 // *Water Resources Research*. 1970. № 6 (1). P. 110–119.
- Freeze R. Role of subsurface flow in generating surface runoff – 1. Base flow contributions to channel flow // *Water Resources Research*. 1972. № 8(3). P. 609–623.
- Hall F.R. Baseflow recessions – a review // *Water Resources Research*. 1968. № 4(5). P. 973–983.
- Hewlett J.D., Hibbert A.R. Moisture and energy considerations within a sloping soil mass during drainage // *Journal of Geophysical Research*. 1963. № 64. P. 1081–1087.
- Hinton M.J., Schiff S.L., English M.C. Examining the contributions of glacial till water to storm runoff using 2-component and 3-component hydrograph separations // *Water Resources Research*. 1994. № 30(4). P. 983–993.
- Hogan J.F., Blum J.D. Tracing hydrologic flow paths in a small forested watershed using variations in (87)Sr/(86)Sr, [Ca]/[Sr], [Ba]/[Sr] and delta O-18 // *Water Resources Res.* 2003. № 39 (10). 1282.
- Hooper R.P., Christophersen N., Peters N.E. Modelling streamwater chemistry as a mixture of soilwater end-members – an application to the Panola mountain catchment, Georgia, U.S.A. // *Journal of Hydrology*. 1990. № 116. P. 321–343.
- Hooper R.P. Applying the scientific method to small catchment studies: a review of the Panola Mountain experience // *Hydrological Processes*. 2001. № 15. P. 2039–2050.
- Hooper R.P. Diagnostic tools for mixing models of stream water chemistry // *Water Resources Research*. 2003. № 39. 1055.
- Inamdar S.P., Mitchell M.J. Hydrologic and topographic controls on storm-event exports of dissolved organic carbon (DOC) and nitrate across catchment scales // *Water Resources Research*. 2006. № 42. W03421.
- Inamdar S.P., O'Leary N., Mitchell M.J., Riley J.T. The impact of storm events on solute exports from a glaciated forested watershed in western New York, USA // *Hydrological Processes*. 2006. № 20(16). P. 3423–3439.
- Joreskog K.J., Klován J., Reymont R. Geological factor analysis (Methods in Geomatematics, Volume 1). Amsterdam: Elsevier, 1976. 190 c.
- Ladouche B., Probst A., Viville D., Idir S., Baque D., Loubet M., Probst J.-L., Bariac T. Hydrograph separation using isotopic, chemical and hydrological approaches (Strengbach catchment, France) // *Journal of Hydrology*. 2001. № 242(3–4). P. 255–274.
- Land M., Ingri J., Andersson P.S., Ohlander B. Ba/Sr, Ca/Sr and Sr-87/Sr-86 ratios in soil water and groundwater: implications for relative contributions to stream water discharge // *Applied Geochemistry*. 2000. № 15 (3). P. 311–325.
- LaSala A.M. New approaches to water-resources investigations in upstate New York // *Ground Water*. 1967. № 5(4). P. 6–11.
- Liu F, Williams M, Caine N. Source waters and flowpaths in a seasonally snow-covered catchment, Colorado Front Range, USA // *Water Resources Research*. 2004. № 40. W09401.
- McHale M.R., McDonnell J.J., Mitchel M.J., Crimo C.P. A field-based study of soil water and groundwater nitrate release in an Adirondack forested watershed // *Water Resources Research*. 2002. № 38(4). 1031.
- Nathan R.J., McMahon T.A. Evaluation of automated techniques for base flow and recession analyses // *Water Resources Research*. 1990. № 26(7). P. 1465–1473.
- Negrel P., Fouillac C., Brach M. A strontium isotopic study of mineral and surface waters from the Cezallier (Massif Central, France): implications for mixing processes in areas of disseminated emergences of mineral waters // *Chemical geology*. 1997. № 135 (1–2). P. 89–101.
- Ogunkoya O.O., Jenkins A. Analysis of storm hydrograph and flow pathays using a three-component hydrograph separation model // *Journal of Hydrology*. 1993. № 142. P. 71–88.
- Petelet-Giraud E., Negrel P. Geochemical flood deconvolution in a mediterranean catchment (Herault, France) by Sr isotopes, major and trace elements // *Journal of Hydrology*. 2007. № 337 (1–2). P. 224–241.
- Pinder G.F., Jones J.F. Determination of ground-water component of peak discharge from chemistry of total runoff // *Water Resources Research*. 1969. № 5(2). P. 438–445.
- Semenov M.Y., Zimnik E.A. Surface water chemistry: the key to partitioning dissolved matter sources and assessing carbon cycle parameters // *Chemistry and Ecology*. 2009. № 25(5). P. 325–336.
- Semenov M.Y., Zimnik E.A., Khodzher T.V. Revealing the origin of solutes in surface water using the relationship between organic and inorganic component concentrations // *Environmental Forensics*. 2012. № 13. P. 154–163.
- Stephens B.M., Minor E.C. DOM characteristics along the continuum from river to receiving basin: a comparison of freshwater and saline transects // *Aquatic Sciences*. 2010. № 72. P. 403–417.
- Wels C., Cornett R.J., Lazerte B.D. Hydrograph separation: a comparison of geochemical and isotopic tracers // *Journal of Hydrology*. 1991. № 122. P. 253–274.
- Yang Y., Xiao H., Zou S., Zhao L., Zhou M., Hou L., Wang F. Hydrochemical and hydrological processes in the different landscape zones of alpine cold region in China // *Environmental Earth Sciences*. 2012. № 65(3). P. 609–620.

USING THE SEASONAL VARIATIONS IN STREAM WATER CHEMISTRY FOR HYDROGRAPH SEPARATION

M. Yu. Semenov¹, E. A. Zimnik², V. A. Snytko³

*Limnological institute of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,
Ulan-Batorskaya st. 3, 664033 Irkutsk, Russia, E-mail: smu@mail.ru
Institute of Geography of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,
Ulan-Batorskaya st. 1, 664033 Irkutsk, Russia, E-mail: zimnik81@mail.ru
Institute of Geography of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,
Ulan-Batorskaya st. 1, 664033 Irkutsk, Russia, E-mail: vsnytko@yandex.ru*

The new approach to hydrograph separation is proposed. The approach is based on using the dissolved organic carbon (DOC) to base cations (BC) ratio (DOC/BC) values typical for hydrological periods, when one of the sources absolutely predominated over the others were used as end-member signatures. The end-member water sources, such as groundwater, surface flow, and interflow were identified using principal component analysis. The solute concentrations calculated using discharge fractions derived from mixing equations were highly correlated to those measured in riverine water. The approach was applied to the data for eight tributaries of the Lake Baikal. The obtained results showed its applicability to streams under the wide range of environmental conditions.

ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ МАЛЫХ РЕК ПАВЛОДАРСКОГО ПРИИРТЫШЬЯ

А. Г. Царегородцева

Павлодарский государственный университет им. С. Торайгырова,
140008, Республика Казахстан, ул. Ломова, 64; tsaregorodtseva@mail.ru

К природным особенностям малых рек относятся сравнительно небольшие объемы стока, невысокие пределы процессов самоочищения и существенная зависимость от состояния водосборной территории. В этой связи экосистемы малых рек характеризуются повышенной чувствительностью к антропогенному воздействию. Превышение пределов экологически допустимого антропогенного воздействия ведет к снижению и утрате природно-антропогенных, а в дальнейшем и природно-естественных функций малой реки. Малые реки, формируя сток средних и больших рек, играют важную роль в формировании качества их воды. Небольшая по расходу воды, но сильнозагрязненная, малая река влияет на качество воды принимающей ее реки в среднем в 10 раз сильнее, чем на ее количество. Павлодарская область, в целом бедна проточными водами. Малые реки Павлодарской Прииртышья изученные в меньшей степени, чем крупная трансграничная р. Иртыш, находящиеся в состоянии снижения их природно-антропогенных и природно-естественных функций, требуют и подлежат восстановлению и охране их водных ресурсов. В настоящей статье приводятся краткая характеристика и материалы исследования природных комплексов малых рек на примере Шидертинско-Олентинской природной зоны, имеющей большое значение для сельскохозяйственного обеспечения региона.

Ключевые слова: река, малые реки, природная зона, пойма, водосбор, лиман, ландшафтное картирование, деградация рек, водная экосистема, загрязнение.

Павлодарская область занимает северо-восточную часть Республики Казахстан. На севере она граничит с Омской, на северо-востоке — с Новосибирской областями, на юго-востоке с Алтайским краем Российской Федерации, на юге — с Восточно-Казахстанской, а на западе — с Акмолинской и Северо-Казахстанской областями (рис. 1, 2).



Рис. 1. Республика Казахстан.

Из 130 малых рек и временных водотоков области наибольшее значение имеют Шидерты, Оленты, Селеты, Ащису, Тундык, Карасу (рис. 2), которые характеризуются кратковременным весенним стоком с расходом до 0.1–0.5 м³/с. Минерализация воды рек увеличивается от 0.5–0.8 г/л — в весенне-летний период, до 1.0–3.0 г/л и более — в зимний. К осени (иногда и летом) малые реки, как правило, пересыхают и представляют собой цепочку плесов с солоноватой или соленой водой.

Гидрографическая сеть Казахского мелкосопочника заходящая своей северо-восточной частью в пределы Павлодарской области развита слабо и представлена малыми реками казахстанского типа: Ащису (рис. 3), Аксары, Мерген; ручьями Аулиебулак, Рыбный ключ и др.

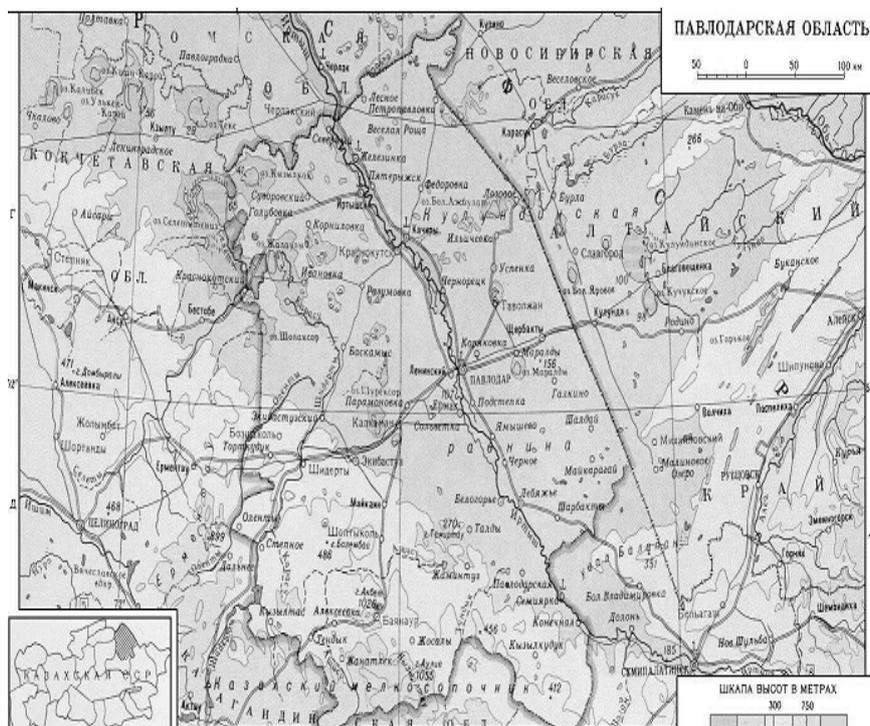


Рис. 2. Павлодарская область.



Рис. 3. Река Ащису (аэрофотоснимок).

Русла рек извилистые и очень узкие в поперечном сечении 1–4 м. Все реки заканчиваются в бессточных озерах или иссыкают, теряясь в собственных наносах. Питание рек, в основном, снеговое, поэтому весной они отличаются довольно бурным паводком, а летом сток прекращается, и вода сохраняется лишь в отдельных редких плесах. Река Ащису длиной 348 км, площадью бассейна 7420 км², протекает по северной окраине Казахского мелкосопочника и впадает в оз. Алкамерген. Питание снеговое. Пересыхает на значительном протяжении.

Среди рек равнинной части региона, левобережья трансграничной р. Иртыш, наиболее крупная — р. Шидерты, сохраняющая сток в течение года (рис. 4). Ее общая длина 502 км, в том числе она протекает по территории Карагандинской области 113 км, по границе вдоль границы между Карагандинской и Павлодарской областями она течет на протяжении 64 км, Павлодарской области ее длина составляет 325 км. Высота ее истока по сравнению с отметкой местности, где она впадает в озеро Жалаулы составляет 465 м. Водосборная площадь реки составляет 15900 км². Наибольшая часть водосборной площади реки расположена в Карагандинской области, что объясняется с особенностями геоморфологии местности, по которой протекает.



Рис. 4. Река Шидерты.

Большая часть водосборной площади реки расположена в горных местностях, на некоторой части ширина ее достигает до 100 км и, начиная с местности, где приток Бала-Шидерты впадает в р. Шидерты, водосборные площади реки сужаются. Но зато пойменные земли, где весенняя паводковая вода разливается, расположены в основном в Павлодарской области и занимает здесь 24–28 тыс. га. Средний многолетний годовой сток р. Шидерты составляет 72.5 млн. м³ при этом 70–90% годового стока приходится на весенний паводок. Паводковые воды реки пресные, меженные — солонцеватые.

Для р. Шидерты характерно ярко выраженное весеннее половодье, во время которого протекает преобладающая часть объема годового стока (82–90%), что составляет 40 млн. м³, а на долю летнего периода (лето, осень, зима) приходится около 10 млн. м³ водного стока (лето, осень — 15%, зима — 3%) (Альмишев, Бондаренко, 2006).

В связи со строительством в 60–70-х годах канала Иртыш — Караганда в пределах Экибастузского района Павлодарской области был нарушен естественный сток р. Шидерты, что привело к снижению продуктивности сенокосных угодий в хозяйствах, прилегающих к Шидертинской пойме. В русле реки были построены дамбы и шлюзы для регулирования стока воды поступающей с р. Иртыш (рис. 5).



Рис. 5. Река Шидерты.

До строительства лиманной системы р. Шидерты формировала годовой водоток в период весеннего снеготаяния. Роль дождевых осадков в питании невелика — 3–5%. Почвы пойменно-лугового комплекса сформировались на участках, где ближе к поверхности под слоем суглинисто-

глинистых отложений залегают крупнозернистые пески и песчано-галечниковые отложения, обладающие повышенной фильтрационной способностью. В результате выщелачивания верхних глинистых и суглинистых отложений и выноса через русло р. Шидерты по естественной «дрене» древней террасы их продуктов и сформировались почвы пойменно-лугового комплекса, залегающие по рельефу в слабо выраженных мезо-микронижениях.

На участках, где по геологическим условиям верхний слой покровных засоленных суглинисто-глинистых отложений более мощный и отсутствовал или был слабо выражен отток грунтовых вод, в аридных условиях сформировались почвы солончаково-солонцового комплекса. Во время весенних паводков р. Шидерты полые воды затопляли в первую очередь микро понижения (почвы пойменно-лугового комплекса), и в зависимости от обилия паводковых вод почвообразовательный процесс протекал в сторону рассоления в обильный паводок и засоления — в более скудный, а в связи с этим и менялся урожай сенокосов от высшего к низшему. Минерализованные грунтовые воды к концу вегетации (сентябрь) опускались на глубину 3–5 м от дневной поверхности.

Лиманное орошение способствовало общему поднятию уровня минерализованных грунтовых вод. Это вызвало вторичное засоление и осолонцевание почв и частичное заболачивание.

Сезонное кратковременное опреснение верхних слоев почв пресными оросительными водами очень незначительное ввиду близкого залегания минерализованных грунтовых вод. По степени минерализации грунтовые воды варьируют от слабосоленых до соленых (сухой остаток 1.8–2.8 г/л). Качественный состав засоления опресненных грунтовых вод сульфатно-бикарбонатный и бикарбонатно-хлоридно-сульфатный, более минерализованных — бикарбонатно-сульфатно-хлоридный и сульфатно-хлоридный.

Река Оленты также относится к категории малых рек (до 200 км), её общая длина составляет 273 км и протекает она через территории Акмолинской (91 км), Карагандинской (103 км) и Павлодарской (79 км) областей. Среднегодовая норма объема водного стока р. Оленты более 23-х млн. м³, глубина русла составляет 7–8 м (рис. 6).



Рис. 6. Река Оленты.

Водосборная площадь занимает 4230 км², охватывает территории между водосборными ландшафтами рек Шидерты и Силеты, имеет крупнохолмистый рельеф. Тип питания реки снежный, основная масса водотока протекает весной (до 80%). Суммарная продолжительность боковых притоков 87 км: Шарахты, Каратал, Тургумбай, Карасу, Карабука, Тасбулак. Среднемноголетняя норма годового объема водного стока реки 23.7 млн. м³ (по створу 95 км от устья). Впадает река в оз. Тай (Шыганак), расположенное в сельской зоне города Экибастуза. На низовьях реки имеются пресноводные озера, которые имеют с рекой гидрологическую связь: Аулиеколь, Басентин, Тасколь, Бозайгыр, Омирзак, Кылдыколь, Коктобе. Так в былые многоводные годы, отмеченные выше озера пополняли свои запасы за счет талой воды, стекаемой с водосборных площадей озера, а также сформированной из излишков паводковой воды р. Оленты. При этом сначала заполнялось водой оз. Аулиеколь, а затем водные потоки пополняли чаши остальных шести озера. В настоящее время водный сток р. Оленты по всей ее протяженности перекрыт мощными самодельными (глухими) плотинами (рис. 7).

Из всех малых рек чуть более изучены реки Шидерты и Оленты, которые образуют Шидертинско-Олентинской природную зону и по берегам которых имеется пойма, предоставленная лиманными землями используемые под сенокосы.



Рис. 7. Дамба в русле реки Оленты.

Для оценки современного состояния, Шидертинско-Олентинской природной зоны, возраст литогенной и биогенной составляющих которой совпадает (поздний голоцен), на основе полевых исследований проведено картографирование. Основным методом исследования является ландшафтный или ландшафтно-динамический подход, позволяющий выявить механизмы внутриландшафтных и межландшафтных связей. Суть его заключается в том, что все живые и неживые материальные объекты изучаемой территории рассматриваются как самостоятельные равноправные взаимосвязанные элементы природного комплекса.

Суть ландшафтного подхода примененного к картографированию ПТК сводится к следующему:

1. выделение контуров однородных природно-территориальных комплексов (ПТК) на топографической основе;
2. классификация ландшафтов "сверху-вниз";
3. корректировка на основе этой классификации выделенных контуров ПТК и отнесение их к тем или иным классификационным единицам;
4. корректировка этой классификации с учетом выделенных на карте контуров.

Выделение ПТК на топографической основе производилось по следующим определяемым признакам:

1. характер рельефа и литологические особенности отложений;
2. особенности почвенного и растительного покровов;
3. особенности морфологической структуры ландшафта.

При составлении классификации ландшафтов Шидертинско-Олентинской природной зоны, основанной на историко-генетическом и структурном принципе, производилась систематизация ПТК от более простых к изображению на карте более сложных комплексов. В процессе картографирования, исходя из масштаба карты и разработки легенды к ней, нами принята следующая система ландшафтной дифференциации: класс (подкласс) — урочище — тип — вид. За основную иерархическую единицу экосистемы на ландшафтной карте взяты урочища мозаичного и линейного взаиморасположения. Все урочища по признаку общности расположения, одной почвенной и геоботанической разности, характера увлаженности объединены в группы урочищ.

За основную иерархическую единицу природно-территориального комплекса взяты урочища мозаичного и линейного взаиморасположения (М 1:100000, 1:200000). Всего выделены 3 класса ландшафтов, состоящих из 3-х групп урочищ, которые объединяют 18 природно-территориальных комплексов (ПТК) данного морфологического уровня.

Доминантной группой урочищ, является нерасчлененная пойма Шидертинско-Олентинской зоны на остепненных пойменных почвах слабовозвышенных и выровненных участках. Это наиболее продуктивная часть поймы, представленная злаково-разнотравной растительностью (пырей ползучий, мятлик луговой, девясил британский). Группа состоит из 8 характерных для нее урочищ. Фоновым урочищем является участок поймы кратковременных пастбищно-сенокосных угодий со злаково-разнотравной растительностью, с группировками кустарников на пойменных луговых остепненных слаборазвитых почвах.

Сухостепной ландшафт опущенных равнин рассматриваемого региона представлен озерно-аллювиальной слаборасчлененной равниной, фоновым урочищем которой является нерасчлененные две надпойменные террасы с злаково-полынной растительностью на лугово-степных солонцах слабо-выраженных понижений равнины.

Структура урочищ озерно-аллювиальной равнины носит как линейно, так и линейно-меридиальный характер, что связано с историей развития Шидертинско-Олентинской зоны. В самостоятельный класс выделен аквальный ландшафт (р. Оленты, Шидерты, озера, протоки) с характерными для него морфологическими и биоценозными данными (Царегородцева, 2003).

Определенная особенность геоэкологического функционирования малых рек наблюдается при их расположении в городской черте. Административный промышленно развитый г. Павлодар расположен на правом берегу главной водной артерии Павлодарской области — р. Иртыш. С юго-западной части непосредственно к г. Павлодару примыкает Усольский массив. Вблизи исследуемого массива, в 700 м к западу протекает р. Иртыш, на расстоянии 50–150 м к юго-востоку находится гребной канал, соединяющий Иртыш с р. Усолка (рис. 8).



Рис. 8. Схема застройки правобережной части поймы р. Иртыш между коренным берегом Иртыша и протокой Усолка: 1 — пойма в междуречье Иртыша и Усолки; 2 — микрорайоны Усольского жилого массива; 3 — историческая застройка г. Павлодара.

Исследования позволили выделить наличие следующих факторов антропогенной деятельности приводящих к дестабилизации природной среды объекта исследования: наличие гидротехнического сооружения (дамба), перекрывающего протоку, засорение бытовым мусором, евтрофикация водотока, разрушение береговой линии (рис. 9а, б, в).

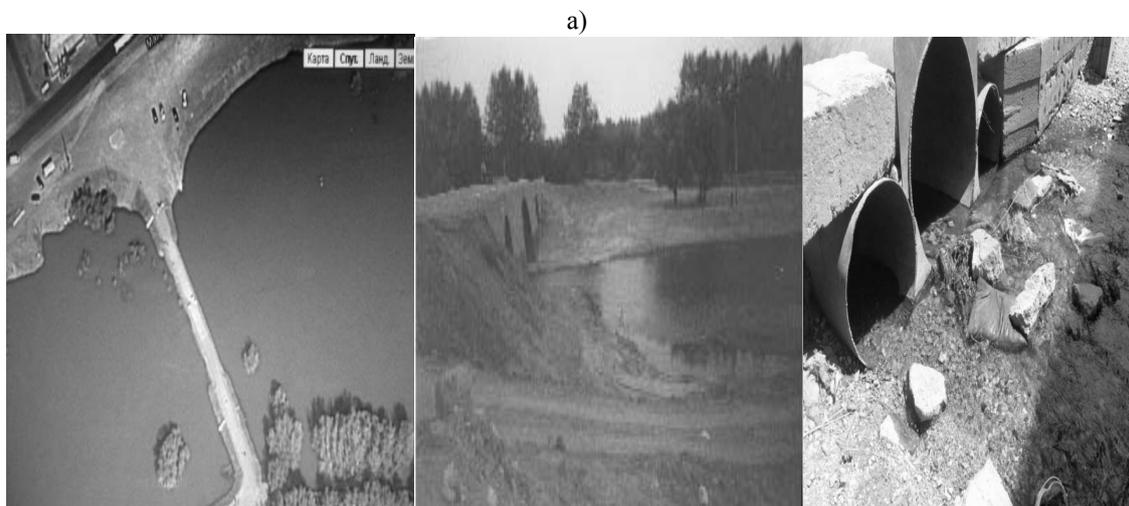




Рис. 9. Геоэкологические проблемы реки Усолка (а — дамба, б — оврагообразование, в — процесс евтрофикации).

Дамба прорыта выше по рельефу местности и поэтому через нее вода практически не поступает в нижележащую часть протоки, тем самым нарушила естественный сток и вызвала подпор грунтовых вод.

Результаты исследования позволили систематизировать проявление физико-геологических процессов, проявляющиеся на береговой линии Усольского массива (табл. 1).

Таблица 1. Физико-географические процессы проявляющиеся на береговой линии Усольского микрорайона

Процессы	Явления	Формы выражения
Деятельность по- верхностных вод	Подмыв откосов намывного песка. Плоскостной смыв и перенос глинистых частиц.	Изменения рельефа, заливания искусственных водотоков и водоемов. Сезонное затопление территории.
Деятельность под- земных вод, родни- ков.	Механическая суффозия. Выход грунтовых вод на поверхность.	Перемещения и переотложение мелких частиц, грунтов.
Антропогенные процессы	Гидротехнические (намыв песков) и строительные работы, накопление бытовых и сельскохозяйственных отходов, пастьба скота на пойменных участках.	Вытаптывание скотом естественной растительности поймы, изменение береговой линии.

Проведенный химический анализ показал повышение ионов аммония и сероводорода в летний период. Это связано с более активным использованием населения протоки — сброс и плоскостным

смывом бытового мусора, недостаточного промыва поверхностной воды протоки атмосферными осадками (недостаточный объем воды).

Для улучшения экологической стабильности необходима разработка мероприятий по улучшению геоэкологического состояния протоки Усолка, в том числе пойменного комплекса в целом: биологическая очистка сточных вод, прочистка русла р. Усолка, постоянный мониторинг за чистотой воды, обследование реки на всем протяжении, рекультивация почв, благоустройство набережной в Усольском микрорайоне, повышение административной ответственности за причиненный ущерб природной среде (Царегородцева и др., 2011).

Формирование современного состояния малых рек в промышленно развитых регионах в существенной мере обусловлено комплексом техногенных факторов, среди которых первостепенную роль играют поступление загрязняющих веществ со сточными водами предприятий. Техногенные продукты, поступаая в реки, включаются в существующие миграционные циклы, распространяются и накапливаются во всех компонентах речной системы — воде, взвеси, донных отложениях.

Среди предприятий преобладающее воздействие на загрязнение природной среды оказывают предприятия металлургического комплекса и ТЭС, стоящие, как правило, на берегах малых рек и искусственно сделанных из них водохранилищ. При использовании водных ресурсов и антропогенном освоении водосборов малых рек не обеспечивается поддержание экологически полноценного состояния. В результате этого многие малые реки утрачивают свои естественно-природные качества и нуждаются в восстановлении их природных комплексов.

Деградация малых рек проявляется, прежде всего, в заилении, истощении и загрязнении, в частности несанкционированные свалки мусора в водоохраных зонах. Под стихийные свалки мусора обычно используются земли, непригодные для сельского хозяйства, чаще всего — овраги; распашка пойм под огороды. Механический и бытовой мусор, не влияющий на русловые процессы на крупных и средних реках, приобретает иное значение на малой реке. Любая свалка на ее берегах может стимулировать аккумуляцию наносов и отмирание русла.

Каждый из этих факторов негативно влияет на процессы обмена веществ между гидробионтами и средой их обитания. Нарушения процессов метаболизма, в свою очередь, ведут к усилению процесса загрязнения водной среды и, как следствие, к резкому снижению полезной биопродуктивности водной экосистемы. В целом, катастрофически убыстряется жизненный цикл реки, что ведет к ее преждевременному старению за несколько десятилетий и превращению в очаг инфекции и источник заболеваемости населения по водному фактору (Акпамбетова и др., 2004; Лилейкина, 2000; Никора, 1992).

В последние десятилетия, в связи с усиливающимся антропогенным прессом и разнообразием экологических проблем, касающихся устойчивости и сохранения биоразнообразия малых рек, при изучении прилегающих к ним природно-территориальных комплексов возникла потребность проведения более глубоких, детальных исследований внутриландшафтных и межландшафтных связей ПТК в условиях экологически дестабилизированной природной среды.

Для восстановления чистоты и полноводности малых рек необходимо принятие таких природоохранных мер, как: ограничение сброса неочищенных стоков в малые реки; ликвидация неорганизованных свалок твердых бытовых отходов по берегам и в русле рек; контроль за выпасом скота в поймах; за технологией и сроками внесения удобрений и ядохимикатов в бассейнах малых рек; изучение и учет процесса самоочищения сточных вод при выпуске их в водоемы.

Список литературы

- Акпамбетова К.М., Воронкова Д.Н., Александрова Н.В. Малые реки бассейна реки Нуры // Актуальные проблемы экологии: Мат. 3 Междунар. науч.-практ. конф. Караганда: Изд-во КарГУ, 2004. Ч. 1. С. 6–9.
- Альмишев У.Х., Бондаренко А.П. Улучшение лугов и комплексная уборка: учебное пособие. Павлодар, 2006. С. 95–97.
- Лилейкина В.А. Изучение основных видов антропогенной нагрузки на водосборы малых рек и озер // Мат. общест.-науч.конф. Псков, 2000. С. 182–184.
- Никора В.И. Русловые процессы и гидравлика малых рек. Кишинев: «Штиинца», 1992. 140 с.
- Царегородцева А.Г. Анализ геоэкологического состояния лиманов Шидертинско-Олентинской природной зоны // Мат. междунар. конф «Современные проблемы гидроэкологии внутриконтинентальных бессточных бассейнов Центральной Азии. Алматы, 2003. С. 55–57.
- Царегородцева А.Г., Каирова С.А., Никифорова О.А. Современные проблемы состояния природной среды Усольского массива // Мат. Междунар. конф. "11-ые Сатпаевские чтения". Павлодар, 2011. С. 66–68.

HYDROECOLOGICAL MONITORING OF SMALL RIVERS IN PAVLODAL IRTYSH REGION

A.G. Tsaregorodtseva

*S.Toraigyrov Pavlodar State University,
140008, Republic of Kazakhstan, Lomov street, 64; tsaregorodtseva-mail.ru*

The natural characteristics of small rivers are relatively small amounts of runoff, low pre-ly self-purification processes and substantial dependence on the state of the catchment area. In this regard, the ecosystem of small rivers are characterized by increased sensitivity to human impacts. Pre-elevated ecologically permissible limits of human exposure leads to a reduction and loss of natural-antropogenous, and later natural functions of the small river. Small rivers, forming the stock of medium and large rivers play an important role in shaping the quality of their water. Small in its water flow, but heavily soiled, small river affects the water quality of the river receiving its average 10 times more than its quantity. Pavlodar region, in general, poor in flow waters. Small rivers of Pavlodar Irtysh region studied lesser than the largest cross-border river Irtysh, which are able to reduce their natural-antropogenous and natural functions, and require to be protect their water resources. This article presents a brief description of the materials and the exploration of natural systems on the example of the small rivers of Shidertinsko-Olentinskoy natural area of great importance to ensure for the agricultural using of the region.

Keywords: river, small rivers, natural area, floodplain, watershed, estuary, landscape mapping, degradation of river water ecosystem, pollution.

РАЗНООБРАЗИЕ РЕОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА

М. В. Чертопруд

*Кафедра гидробиологии Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет МГУ, E-mail: lymnaea@yandex.ru*

Работа представляет собой обзор типов сообществ макрозообентоса, населяющих текущие воды, выделяемых автором на базе собственных данных, главным образом на примере Палеарктики. Все многообразие сообществ предлагается разделить на пять основных классов: **креналь** (сообщества малых водотоков с доминированием детритофагов эпифауны, главным образом Limnephilidae, Nemouridae, Gammaridae), **ритраль** (сообщества плотных субстратов на быстром течении с доминированием Hydropsychidae, Heptageniidae, Baetidae, Simuliidae), **фиталь** (сообщества густых зарослей водных растений с доминированием моллюсков Lymneidae, Planorbidae, Bithyniidae), **пелаль** (сообщества мягких грунтов с доминированием инфауны, главным образом Chironomidae, Tubificidae, Bivalvia) и **рипаль** (сообщества береговых субстратов со смешанным составом доминантов). В пределах каждого класса выделяется несколько (всего — 46) типов сообществ со своими комплексами доминантов и биотопической приуроченностью. В разных регионах эти типы, как правило, представлены сериями параллельных сообществ, укомплектованных близкородственными видами. Обсуждаются разные стратегии формирования сообществ личинками насекомых (хорошо расселяющихся и более строго приуроченных к определенным биотопам) и жаберными моллюсками и высшими ракообразными (расселенными спорадично, но более эврибионтных и достигающих огромного обилия).

Ключевые слова: пресноводные беспозвоночные, макрозообентос, сообщество, водоток, классификация.

ВВЕДЕНИЕ: ИСТОРИЯ КЛАССИФИЦИРОВАНИЯ РЕОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Биотические сообщества чрезвычайно разнообразны — настолько, что практически любые две собранные в природе пробы чем-то различаются между собой. Однако, их изменчивость до сих пор описана весьма фрагментарно, а ее закономерности выявлены лишь в самом общем виде. Наиболее логичный подход в работе с изменчивостью объектов — их классификация, позволяющая прогнозировать свойства выделенных типов; но и здесь синэкология делает лишь первые и довольно противоречивые шаги, резко отставая, в частности, от биологической систематики, классифицирующей сами живые организмы.

Первая, насколько нам известно, типология пресноводных (как и наземных) сообществ животных принадлежит Виктору Шелфорду (Shelford, 1913) и была основана на натуралистических наблюдениях, а не количественных данных. Тем не менее, отголоски идей Шелфорда о разнообразии сообществ и его причинах пронизывают всю экологию сообществ, вплоть до современности. Например, наблюдение о структурном сходстве (при фаунистическом различии) сообществ сходных биотопов в разных регионах также опубликовано Шелфордом (хотя и не факт, что впервые). С тех пор, однако, в плане систематизации сообществ гидробиологами сделано на удивление немного (по сравнению, например, с геоботаниками). Более или менее общепринята только грубая схема разбивки сообществ водотоков на пелагические, донные и зарослевые, а донных сообществ — по типу донного грунта, на лито-, псаммо- и пелофильные (Жадин, 1940). Более того, в современной экологии возобладал континуальный подход, рассматривающий многообразие ценозов как спектр плавно переходящих друг в друга единиц в градиенте разных факторов среды, без выделения отдельных типов и, соответственно, без возможности прогнозирования их свойств. Однако, на наш взгляд, даже если континуализм прав и сообщества не дискретны, их систематизация все равно требуется для многих практических задач.

Для речных донных сообществ, помимо разделения по типу донного грунта, существует система продольной зональности (Illies, 1961), дополненная так называемой концепцией речного континуума (Vannote et al., 1980), выделяющая зоны кренали, ритрала и потамали со своими структурными и трофическими свойствами сообществ. Но даже эта относительно простая конструкция имеет региональную привязку, то есть не является универсальной и часто подвергается критике (Паньков, 2004; Statzner, Higner, 1985). В последние десятилетия, при огромном количестве частных работ по влиянию на сообщества отдельных факторов среды, серьезных классификационных построений практически не известно. Последние обзоры по экологии речных сообществ (Шитиков и др., 2011; Thorp et al., 2006) посвящены анализу и формализации подходов к изучению их экологии, но не установлению каких-либо закономерностей.

Автор на протяжении последних двадцати лет (1994–2014 гг.) проводит попытку собственной реконструкции картины разнообразия реофильных сообществ, формируемых беспозвоночными животными. Значительная часть результатов к настоящему времени опубликована (Палатов, Чертопруд, 2012; Чертопруд, 2010, 2011; Чертопруд, Палатов, 2013, и др.). Данная работа — попытка популярно-

го изложения этой картины, складывающейся на данный момент, и в первую очередь — обзор выделяемых нами типов сообществ.

В основе описываемой здесь картины легли результаты нескольких десятков крупных и сотен малых поездок, собравших примерно 7000 проб макробентоса в ручьях и реках из многочисленных регионов Евразии — от Кольского полуострова до Малакки. Однако далеко не все из этих данных полностью обработаны, осмыслены и опубликованы, и вклад их в формулируемый ниже текст неравнозначен. Кроме того, сбор и анализ новых данных постоянно продолжаются. Поэтому описываемые ниже результаты — не истина в последней инстанции, а лишь текущее описание мира автором. Вполне вероятно, что уже через год автор, надеющийся за этот год поработать, в числе прочего, в Чили и на Шпицбергене, заметно расширит свой кругозор и будет представлять картину разнообразия сообществ существенно иначе. С другой стороны, уже имеющиеся у нас данные охватывают почти все типичные ландшафтно-климатические зоны Земли и, при всех локальных эффектах, основные закономерности разнообразия сообществ можно считать устоявшимися. Нет никаких причин ожидать, что на других материках все будет как-то иначе, поэтому мы будем говорить о разнообразии сообществ без географических привязок, хотя главным образом на примере Палеарктики.

К настоящему времени построены и опубликованы региональные классификации реофильных сообществ для семи регионов: Центр Европейской России (514 описаний, 36 типов сообществ), Северо-Западный Кавказ (197 описаний, 15 типов сообществ), Новосибирское Приобье (87 описаний, 17 сообществ), Кольский п-ов (90 описаний, 20 типов сообществ), Южный Ямал (69 описаний, 17 сообществ), Байкальский хребет (48 описаний, 9 сообществ) и Юго-Западная Турция (71 описание, 10 сообществ). Именно эти данные играют ключевую роль при построении итоговой системы.

ОСОБЕННОСТИ СБОРА И АНАЛИЗА ДАННЫХ

Существенной деталью при описании любых биологических сообществ является масштаб их рассмотрения — в первую очередь размер пятна, которое мы готовы трактовать как сообщество. Подходы к этому могут быть весьма различны — от изучения сообществ в сантиметровом масштабе до рассмотрения в этом качестве целых регионов (Жирков, 2010). Понятно также, что для микро-, мейо- и макробентоса, воспринимающих среду в разных масштабах, пробы одного и того же размера должны нести различную смысловую нагрузку (Азовский, 2001). Мы остановили выбор на размере пятен примерно от одного до десяти метров, что соответствует термину мезобиотоп (*mesohabitat*) в понимании П. Парасевича (Parasiewicz, 2001), детально занимавшегося этим вопросом для текучих вод. На протяжении этого участка, при условии сохранения более или менее однородного биотопа, мы собираем несколько (обычно 5 или 10) подпроб, немедленно усредняемых в одну пробу, которая и служит для описания данного сообщества. Площадь пробоотборника обычно составляет 0.02 м² (круг диаметром 16 см), а площадь суммарной пробы — соответственно 0.1 или 0.2 м². В случаях линейного биотопа (например, при изучении береговой кромки водотока) подпробы располагаются вдоль образуемой субстратом линии, но также в пределах нескольких метров. Наконец, в случаях, когда биотоп не проявлял однородности даже в пределах пробоотборника (обычно в ручьях и родниках), он интерпретировался как смешанный. При этом мы допускаем существование нескольких типов биотопов и сообществ друг под другом, на разной глубине (например, сообщества зарослей макрофитов и донного пелофильного сообщества под ним).

В качестве основной меры обилия таксонов использовалась величина метаболизма, рассчитываемая на основе численности и биомассы каждого таксона по формуле: $D = k \cdot N^{0.25} \cdot B^{0.75}$, где N — численность вида, B — биомасса, k — специфичный для группы коэффициент. Считается, что этот показатель прямо отражает потребление животными пищи, а также их потребности в дыхании и, соответственно, более объективен для оценки роли организмов в сообществах (Алимов, 1979; Жирков, 2010). В сравнении с ним, оценка обилия по биомассе приводит к переоценке роли крупных организмов (например, двустворчатых моллюсков сем. Unionidae), а оценка по численности — наоборот, к переоценке роли мелких организмов (чаще всего хирономид). Для изучения структуры сообществ оценивался относительный метаболизм — доля каждого вида по метаболизму в %. Заметим, впрочем, что при работе с относительной биомассой результаты по типизации сообществ получались в общем сходные с результатами по метаболизму.

Для выделения типов сообществ мы применяли модифицированный нами для количественных данных (Чертопруд, 2011а) метод Браун-Бланке (выделение комплексов совместно встречающихся массовых видов), с последующей привязкой, насколько это оказывалось возможно, к типу биотопа и описанием действия других факторов, существенных для данной серии станций. Классификационные построения проводились раздельно в каждом из изученных регионов, а затем сопоставлялись для вы-

явления региональной специфики, общих закономерностей и построения, насколько это возможно, классификации, не привязанной к конкретному региону.

ОСНОВНЫЕ КЛАССЫ СООБЩЕСТВ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Уже поверхностный анализ данных, главным образом на уровне семейств и жизненных форм макробентоса, позволяет выделить четыре наиболее полярных варианта, к которым стремится большинство сделанных нами описаний сообществ. Это: станции плотных грунтов на быстром течении, с доминированием разнообразных поденок, ручейников, мошек и хирономид (литореофильные сообщества в понимании В.И. Жадина или комплекс ритрона по В.Я. Леванидову (1981), в нашем тексте — *ритраль*), станции песчано-илистых грунтов с доминированием двустворчатых моллюсков, хирономид и олигохет (пело- и псаммофильные сообщества в описании В.И. Жадина, далее — *пелаль*), станции густых зарослей макрофитов с преобладанием брюхоногих моллюсков (фитофильные сообщества по В.И. Жадину, далее — *фиталь*) и, наконец, станции ручьев и родников с доминированием ручейников-лимнефилид, веснянок-немурид и, в некоторых регионах, бокоплавов рода *Gammarus* (далее — *креналь*, примерно по описанию Д. Иллиеса). В равнинных регионах (как Подмосковье) все четыре варианта являются массовыми, в горах явно преобладают ритральные и кренальные типы сообществ.

Кроме того, большая группа данных не относится ни к одному из этих четырех вариантов, но включает элементы их всех, наряду с рядом специфичных таксонов. Как правило, это пробы из береговой полосы рек (рипали) со смешанными, в разной степени заиленными грунтами. Для них мы выделяем пятый класс сообществ — *рипаль*. Нужно признать, что все термины, предлагаемые нами для обозначения классов сообществ, ранее применялись разными авторами в различных значениях, что может создать известную путаницу. Тем не менее, нам представляется более правильным оккупировать уже известные и интуитивно понятные термины, чем вводить новые.

Второй важный для нас (хотя и довольно банальный) результат: как правило, отдельные типы сообществ более или менее соответствуют определенным комбинациям факторов абиотической среды (то есть биотопам в расширенном понимании этого слова, включающим не только тип донного субстрата, но и другие особенности среды). Из этого правила есть исключения, но они могут оговариваться отдельно. Соответствие (хотя бы и грубое) сообществ и биотопов позволяет нам дополнять биотическую классификацию биотопической, что резко упрощает нашу задачу.

Третий важный результат касается региональной изменчивости сообществ. Сопоставление региональных классификаций обнаруживает, что многие (возможно, почти все) типы сообществ повторяются в различных регионах вместе с биотопами, к которым они приурочены (хотя и встречаются в одних регионах часто, а в других — исчезающе редко). Структура сообществ одного типа в разных регионах обнаруживает значительное (хотя и не полное) сходство. Как правило, при смене региона меняется видовой состав сообщества, но сохраняется набор жизненных форм, семейств и, отчасти, родов (происходит замещение близкородственных видов). Помимо этого, в разных регионах может наблюдаться: изменение соотношений обилий в комплексе доминирующих таксонов; появление новых таксонов в ранге семейства и выше, модифицирующих комплекс доминантов в каких-то типах сообществ; изменение частоты встречаемости разных типов биотопов и соответствующих типов сообществ (одни сообщества встречаются часто, другие — редко или не встречаются вообще); изменение набора выделяемых нами сообществ.

Набор типов сообществ при добавлении новых регионов возрастает слабо и, видимо, вполне конечен. Более того, все больше косвенных данных указывает на то, что любой регион, включающий и горные, и равнинные ландшафты, с не очень суровым (засушливым или холодным) климатом, при тщательном изучении позволяет найти практически все типы выделяемых нами сообществ (кроме самых специфических). Большое структурное и биотопическое сходство сообществ разных регионов позволяет нам объединить региональные классификации и описать типы сообществ, общие для различных регионов. При этом комплекс доминантов определяется на уровне родов или семейств, поскольку видовой состав обычно меняется от региона к региону, а состав родов и семейств относительно стабилен. Соответственно, видовой состав сообщества не определяется его типом в нашей классификации; он связан с биогеографической спецификой каждого региона, то есть с локальной фауной.

Названия типов сообществ мы образуем бинарно: второй корень слова обозначает класс сообществ (креналь, ритраль, фиталь, пелаль, рипаль), а первый корень — основной фактор абиотической среды, определяющий данный тип, либо — сверхдоминирующий эврибионтный таксон (обычно род). Префикс эу- обозначает центральное сообщество данного класса, не связанное с особыми факторами.

Таким образом, мы употребляем для сообществ названия, связанные с характером биотопа, за исключением сообществ, связанных с отдельными эврибионтными таксонами. При этом возникает терминологическая тонкость, связанная с употреблением суффиксов «-аль» (бенталь, креналь, ритраль и т.п.) и «-он» (планктон, кренон, ритрон и др.). Первые, со времен работ Д. Иллиеса, обозначают соответствующие биотопы, а вторые — население этих биотопов (то есть совокупности видов). Биологическое сообщество, строго говоря, не является ни тем, ни другим — это не синоним его населения (суммы видов); и не синоним (тем более) своего биотопа. С этой точки зрения можно выделить для обозначения сообществ еще одну категорию терминов. Мы считаем эту операцию излишней и предпочитаем называть сообщества по названиям соответствующих биотопов, с суффиксом «-аль» (то есть, например, креналь = кренальное сообщество = сообщество кренали). Суффикс «-он» при этом сохраняется за населением этого сообщества (например, кренон — население сообщества кренали).

КРЕНАЛЬ

Основной фактор, определяющий специфику кренали как местообитания макробентоса — малый размер водотока (меженный водорасход примерно до 0.01 м³/с и ширина русла до 1–2 м). Этот фактор с большой вероятностью обуславливает комбинацию других существенных абиотических условий: малую глубину и скорость течения (обычно не более 0.1–0.2 м/с при любом уклоне русла), мелкокомозаичность субстратов с большой долей грубодисперсного детрита наземного происхождения (который и служит основным источником питания для зообентоса), затенение русла окружающей наземной растительностью, слабое развитие собственных продуцентов, слабое прогревание воды, отсутствие рыб. При этом стабильность биотопа варьирует, в зависимости от основного источника питания, от почти идеальной (в родниках) до полного межженного иссыхания водотока (в ручьях со снеговым питанием).

Точную границу размера водотока, при которой кренальные сообщества сменяются другими классами, установить, разумеется, нельзя. Она сдвигается вверх по ручью при наличии в нем запруд (и тем более — озер), уничтожении растительности по берегам, протекании по незадернованному аллювиальному грунту и в силу других причин. С другой стороны, кренальные сообщества проникают в более крупные водотоки вдоль береговой кромки и по скоплениям листового опада и детрита в водах.

Заметим, что полный комплекс кренальной специфики абиотических условий (и, соответственно, биоты) характерен для равнинной лесной умеренной зоны, где ручьи наиболее резко отличаются от рек по летней температуре, освещенности и преобладающим донным субстратам. В тундровой, степной и тропической зонах специфика кренали несколько сглажена.

В бентосе кренали доминируют детритофаги: немуроидные веснянки (в Палеарктике главным образом рода *Nemoura*) и ручейники сем. *Limnephilidae* (*Potamophylax*, *Stenophylax*, *Chaetopteryx* и другие рода). Типичные для кренали поденки *Paraleptophlebia* (в тропиках — другие лептофлебииды) по образу жизни также приближаются к щелевым веснянкам. Эти группы в целом неразборчивы в выборе субстратов и встречаются на песке разной заиленности, детрите, опаде, корягах и камнях. Сходный образ жизни ведут жуки *Elodes* (личинки) и *Hydraena* (имаго). Общий состав сообществ довольно пестр: здесь встречаются и роющие группы (хинономиды, болотницы, горошинки), и плавающие (поденки *Cloeon* и *Siphonurus*, плавунцы *Agabus* и *Platambus*), и почти всегда немало амфибиотических, приуроченных к береговой кромке и поверхности воды. Кроме того, сообщества кренали во многих регионах подвержены оккупации бокоплавами — причем как обычными ручьевыми (из рода *Gammarus*), так и троглофильными, выходящими в родники из подземных вод (в основном из родов *Niphargus*, *Stygobromus* и *Synurella*).

1. Гипокреналь (доминируют *Nemoura*, *Limnephilidae*, характерны также *Baetis*, *Leptophlebiidae*, *Ecdyonurus*, *Isoperla*, *Cnetha*, *Plectrocnemia*). Сообщество малых ручьев со смешанным (обычно грунтово-болотным) питанием. Встречается во всех регионах, особенно часто на равнинах Севера и средней полосы (например, в Подмосковье). В Южной Палеарктике, при массивном внедрении бокоплавов *Gammarus*, часто замещается сообществом гаммарокренали, но вполне характерно для низко- и среднегорий тропической Азии (доминирующий комплекс: *Indonemoura*, *Lepidostoma*, *Ecdyonurus*, *Leptophlebiidae*).

2. Ксилокреналь (доминируют *Limnephilidae*, характерны *Nemoura*, *Lype*, *Baetis*, *Chironomidae*). Сообщество мертвых древесных субстратов ручьев и малых рек. Встречается в различных лесных регионах, часто (в горах несколько реже, легко замещаясь вариантами сообществ ритрала). Нужно заметить, что древесные субстраты под водой несут комплекс специфических видов, минирующих коряги (ручейники рода *Lype*, ряд хинономид и т.п.), но доминируют в сообществе, смотря по общему характеру водотока, виды кренали или ритрала. Кроме того, этим сообществам

(ксилокренали и ксилоритрали) присуща своя внесезонная сукцессия, связанная с постепенным разложением древесины в воде.

3. Гелокреналь (характерны *Limnephilidae*, *Nemouridae*, *Beraea*, *Ernodes*, *Crunoecia*, *Elodes*, *Pedicia*, ряд *Chironomidae*). Сообщество, приуроченное к зоне высачивания грунтовых вод на поверхность (родники гелогренного типа, или родниковые топи). Доминируют, как правило, общекренальные формы, но среди второстепенных видов много специфических родниковых, в том числе региональных эндемиков. Встречается во многих регионах, особенно часто — во влажных лесистых низкогорьях Карпат, Кавказа, Балкан.

4. Троглокреналь (доминируют *Niphargus*, *Stygobromus*, *Synurella*, характерны *Asellidae*, *Nemoura*, *Limnephilidae*, *Leptophlebiidae*). Сообщество родников, сообщающихся с подземными водами и несущих специфическую троглофильную фауну слепых и обесцвеченных подземных ракообразных (бокоплавов и изопод). Биотопически сходно с гелокреналью. Характерно для гор Кавказа, Крыма, Карпат и Балкан, описаны единичные встречи для Центра Европейской России (с доминированием бокоплава *Synurella ambulans*).

5. Палудокреналь (доминируют *Siphonurus*, *Nemoura*, *Leptophlebia*, *Limnephilidae*). Сообщество ручьев с заболоченной долиной, слабым течением, сильным заилением субстратов, сильным летним прогревом воды, вероятной потерей проточности в межень. Подвержено резкой сезонной динамикой, при которой зимой и весной в нем обычно преобладают реофильные (кренальные) виды, а летом и осенью, при резком обеднении сообщества, остаются главным образом выходцы из луж и болот (плавунцы и водолюбы, легочные моллюски, пелофильные хирономиды и т.п.). Встречается главным образом в равнинных регионах, описано для Мурманской области, Подмосковья и Новосибирской области.

6. Реокреналь (доминируют *Potamophylax nigricornis*, *Nemurella pictetii*, *Baetis*, *Elodes*). Сообщество склоновых родниковых ручьев с пониженной температурой и стабильным гидрологическим режимом. Встречается изредка, описано только для Подмосковья, географическая изменчивость не изучена.

7. Мадикреналь (характерны *Nemoura*, *Gammarus*, *Oxycera*, *Thaumalea*, *Dixa*, *Elodes*, *Tipula*, *Hydrometra*, *Psychodidae*). Специфическое сообщество тонкослойных сливов на скалах в небольших, обычно родниковых ручьях, иногда ассоциированное также с нитчатыми водорослями и мхами на скалах. Особенно характерно для влажных субтропических лесов (в частности, Кавказа и Турции), описано также для Подмосковья.

8. Эфемерокреналь (доминируют *Stenophylax*, *Siphonurus*, *Nemouridae*, *Leptophlebiidae*, ряд *Chironomidae*). Эфемерное сообщество весенних ручьев, полностью пересыхающих летом, обычно существует 3–6 недель в году. Встречается в различных регионах с зимним снежным покровом и продолжительным летом (от Подмосковья до субтропиков Балкан и Турции). Структура доминирования неустойчива, сообщество часто бывает представлено всего 1–2 видами хирономид или ручейников.

9. Криокреналь (доминируют *Diamesa*, *Simuliidae*). Сообщество ручьев с экстремально низкой температурой воды (0–4°C), с родниковым или снежным питанием. Встречается в горах, главным образом в альпийской, тундровой и субнивальной зонах, нами описано для Хибинских тундр на Кольском полуострове, высокогорий Кавказа и Турции. Видимо, повсеместно имеет временный (летний) характер, слагающие его хирономиды и мошки зимуют в течение большей части года на стадии яиц.

10. Лимнокреналь (доминируют *Pseudodiamesa*, *Nemurella*, *Plectrocnemia*, *Euglesa*). Сообщество лимнокренов — холодноводных родниковых омутов с преобладанием детритноилистого грунта, встречается также в слаботекущих родниковых ручьях с мягким донным субстратом. Известно главным образом для центра и севера Европейской России; в Южной Европе и на Кавказе обычно замещается сообществом гаммарокренали, но встречается в высокогорьях.

11. Гаммарокреналь (доминирует *Gammarus*). Сообщество с резким преобладанием разных видов бокоплавов рода *Gammarus*, обычно достигающих очень высокой плотности. Характерно для ручьев и родников без быстрого течения на разнообразных субстратах, замещает на сходных биотопах сообщества гипо-, ксило-, гело- и лимнокренали. Типично для Кавказа, Крыма, Карпат, Балкан, Турции и Новосибирской области. Встречается также в береговой зоне и в толще гальки под камнями в малых реках тех же регионов. Различные виды рода *Gammarus* при этом сменяют друг друга в зависимости от региона, окружающего ландшафта, летней температуры воды и сапробности, и лишь изредка образуют смешанные скопления.

12. Фитокреналь (доминируют *Cnetha*, *Nemoura*, *Baetis*, *Limnephilidae*). Сообщество макрофитов (живых или мертвых, иногда полуназемных) в ручьях на относительно быстром течении. Отличается существенной ролью фильтраторов — личинок мошек, главным образом из рода *Cnetha* (в Пале-

арктике). Структурно является переходным типом между сообществами кренали и ритрали, особенно характерно для ручьев Севера и Сибири.

РИТРАЛЬ

Этот класс сообществ в основном связан с более или менее быстрым течением, и все его жизненные формы отличаются наличием приспособлений к течению, из которых основное — способность надежно прикрепляться к стабильному субстрату. Формирование типичных для ритрали субстратов также связано с течением, хотя сами они могут быть довольно разнообразны — это каменистые грунты (наиболее обычный вариант), скальный монолит, галечник, древесные объекты и даже макрофиты.

В сообществах ритрали, как правило, соседствуют малоподвижные пассивные фильтраторы (Hydropsychidae, Polycentropodidae, Simuliidae), альгофаги-соскребатели обрастаний (Heptageniidae, Baetidae, Ephemerellidae, Goeridae, Glossosomatidae, Blephariceridae, Ancylidae), щелевые детритофаги (Chironomidae, Limnephilidae, Elmidae, Gammaridae) и щелевые хищники (Rhyacophilidae, Perlidae, Perlodidae, Dugesiidae). Центральное, несущее наиболее полный набор жизненных форм сообщество ритрали — сообщество каменистых перекатов не крупных быстрых, чистых и прохладных рек (как и описана типичная ритраль у Иллиеса).

1. Эуритраль (доминируют *Hydropsyche*, *Ephemerella*, *Baetis*, характерны *Rhyacophila*, *Atherix*, Orthoclaadiinae, Perlidae, Perlodidae, Elmidae). Сообщество каменистых перекатов малых и средних рек (примерно соответствует зоне метаритрали по Иллиесу). Структура сообщества сложна, на разных сторонах камней и на камнях разной формы обычно доминируют различные жизненные формы, но в целом, как правило, доминируют фильтраторы (ручейники-гидропсихиды). Встречается в большинстве регионов, чаще в предгорьях и горах.

2. Эпиритраль (доминируют *Baetis*, *Rhyacophila*, Heptageniidae, Perlodidae, Hydropsyche). Сообщество каменистых грунтов крупных ручьев и малых рек (обычно с водорасходом до 0.3–0.5 м³/с и шириной русла до 3–5 м), примерно соответствует зоне эпиритрали по Иллиесу. По набору жизненных форм близко к предыдущему, но структура доминирования иная и еще более изменчива, так как фильтраторы здесь не имеют явного преимущества перед соскребателями, детритофагами и даже хищниками. Часто встречается во всех регионах; в горах, как правило, наиболее распространенное пресноводное сообщество.

3. Химароритраль (доминируют Simuliidae, характерны Blephariceridae, *Epeorus*, *Diamesa*). Сообщества валунного дна наиболее быстрых участков рек при течении 0.7–1 м/с и выше, с упрощенной структурой за счет элиминирования большинства жизненных форм. Плотность и доля личинок мошек могут быть очень высокими (до 100 тыс. экз./м² и 95–98% по метаболизму в сообществе). Характерно для горных и предгорных рек, где встречается часто, особенно типично для Сибири и Северной Европы. Впервые, видимо, описано К.А. Бродским (1976) для горных потоков Тянь-Шаня.

4. Фиторитраль (доминируют Simuliidae, *Baetis*, *Ephemerella*, Chironomidae). Сообщество мягких макрофитов, в реках на быстром течении (обычно 0.3–0.6 м/с). Структура сообщества также упрощена до 1–3 массовых таксонов и жизненных форм. При дальнейшем усилении течения (1 м/с и выше) сближается с сообществом химароритрали (сплошные щетки личинок мошек на макрофитах). Характерно в основном для равнинных регионов, встречается часто.

5. Лимноритраль (доминируют Limnephilidae, Glossosomatidae, Goeridae, *Ancylus*, характерны *Electrogena*, *Polycentropus*, *Apatania*, *Ameletus*, Perlodidae). Сообщество каменистых плесов и заводей, без существенного заиления, характерно для олигосапробных водотоков. По сравнению с сообществами эу- и эпиритрали отличается отсутствием фильтраторов и высокой ролью различных альгофагов-соскребателей (особенно панцирных). Встречается во многих регионах, но изредка.

6. Ксилоритраль (характерны *Hydropsyche*, *Rhyacophila*, Heptageniidae, Chironominae, *Lype*, *Halesus*, *Atherix*, Elmidae, Simuliidae). Сообщество древесных субстратов рек. Структура доминирования неустойчива, преобладают общеритральные формы. Комплекс преимущественно ксилофильных форм в Европе довольно богат и включает ручейников рода *Lype*, поденок *Heptagenia flava*, *Isonychia ignota*, *Oligoneuriella pallida*, хирономид из родов *Stenochironomus*, *Microtendipes*, *Polypedilum*, жуков *Potamophilus*, *Macronychus*, но практически всегда играет второстепенную роль в сообществе. Ксилоритраль характерна главным образом для равнинных регионов умеренной зоны, в горах и тропиках ее специфика снижается.

7. Гипоритраль (доминируют Orthoclaadiinae, Hydropsychidae, *Baetis*, *Psychomyia*). Сообщество каменистых перекатов крупных равнинных рек с мощными обрастаниями, обычно повышенной сапробностью, заилением и высокой летней температурой воды. На верхней стороне камней характерны червеобразные хирономиды и ручейники, живущие в толще обрастаний, а другие жизненные

формы оттесняются на боковые и нижние стороны. В холодных и олигосапробных реках может быть не выражено вообще. Сообщество описано для Центра Европейской России (реки Ока, Волга, Дон); во многих регионах соответствующие биотопы не найдены или труднодоступны. Характерно также внедрение сюда аллохтонных эврибионтных видов (в частности, понто-каспийских бокоплавов).

8. Креноритраль (доминируют *Epeorus*, *Rhyacophila*, *Baetis*). Сообщество быстрых холодно-водных склоновых ручьев с каменистым грунтом, обычно родниковых, с обедненным видовым составом. Биотопически близко к сообществу реокренали, но, при большей скорости течения, отличается преобладанием ритральных таксонов. Отмечено для Центра Европейской России и Кавказа.

9. Лимногеноритраль (доминируют Simuliidae, *Hydropsyche*). Сообщество плотных субстратов в водотоках на выходе из озер (обычно на протяжении нескольких сотен метров от истока), с огромным обилием и резким доминированием фильтраторов. Видимо, в зависимости от преобладающего типа выноса из озера планктона в макробентосе преобладают либо личинки мошек (фильтрующие микроскопический фитопланктон и сестон), либо ручейники-гидропсихиды (фильтрующие и собирающие зоопланктон и дрейф). Сообщество характерно для районов с высокой озерностью, особенно для Карелии и Кольского полуострова, но встречается и в других регионах, в литературе его свойства описаны для Скандинавии (Wotton, 1995).

10. Псефоритраль (доминируют *Baetis*, *Potamophylax*, *Dicranota*, *Hydropsyche*, Chironomidae). Сообщество галечного грунта малых водотоков без существенного заиления. Структура доминирования неустойчива, специфические доминанты отсутствуют, в работах разных авторов (Паньков, 2004; Шубина, 2006), даже в пределах Европы, для галечного дна рек указаны самые разные доминанты. Нами сообщество описано для Центра Европейской России; встречается относительно редко, легко замещается сообществами других типов.

11. Криоритраль (доминируют *Diamesa*, *Prosimulium*). Сообщество ультрахолодноводных (летняя температура 1–4°C) каменистых горных потоков. Видовой состав резко обеднен, в зависимости от скорости течения доминируют либо мошки, либо хирономиды. Описано нами для гор Кольского полуострова и альпийской зоны Кавказа, в литературе известно для ряда высокогорных зон (Milner, Pett, 1994; Milner et al., 2001).

12. Спонгоритраль (резко доминируют Spongillidae). Сообщество губок, развивается на камнях и корягах рек (обычно крупных и средних). Помимо губок, характерны обитающие внутри них личинки *Sysira*, *Ceraclea*, *Xenochironomus*, олигохеты рода *Nais* и другие, главным образом специфичные спонгофильные виды. Встречается спорадично, но в самых различных регионах, от Балкан до Кунашира.

ФИТАЛЬ

Класс фитальных (зарослевых) сообществ, строго говоря, является лимнофильным – его обитатели не имеют явных адаптаций к течению и часто встречаются в зарослях макрофитов стоячих водоемов. Сами макрофиты, растущие на слабом течении (примерно до 0.3 м/с) в равнинных реках, также, как правило, являются выходцами из стоячих водоемов. Их густые заросли, в свою очередь, еще больше ослабляют движение воды, модифицируя местообитание животных в сторону прудово-озерного типа. На быстром течении рек и ручьев макрофиты тоже иногда растут, но там их населяют, соответственно, ритральное или кренальное сообщества (см. выше). В умеренной и субарктической зонах фитальные сообщества являются в общем эфемерными (летними), а на зиму деградируют вместе с зарослями макрофитов. В тропиках зарослевым сообществам присущи более плавные циклы, связанные с сезонными муссонами и засухами. В приполярной зоне и в высокогорьях фиталь практически не развивается.

Доминирующая группа фитали — брюхоногие моллюски, представленные здесь большим числом семейств и родов. В Палеарктике, как правило, преобладают по биомассе и метаболизму прудовики (Lymnaeidae), битинии (Bithyniidae) и катушки (Planorbidae). Из других фито- и альгофагов характерны плавающие поденки (Baetidae), жесткокрылые (Chrysomelidae, Haliplidae, Hydrophilidae) и олигохеты (Naididae), а из хищников — стрекозы (Coenagrionidae, Calopterygidae, Libellulidae, Aeshnidae), клопы (Nepidae, Naucoridae, Notonectidae, Pleidae) и жуки (Dytiscidae), причем многие хищные формы ориентированы на питание также специфичным зарослевым зоопланктоном (клатоцеры из родов *Sida*, *Simocephalus*, *Eurycercus* и др.). Таксономическое разнообразие сообществ фитали довольно велико, а типов этих сообществ в водотоках выделяется всего два. Вероятно, еще несколько типов сообществ фитали характерно для стоячих водоемов, но мы не располагаем достаточными данными для их описания.

1. Эуфиталь (доминируют *Lymnaea*, *Radix*, *Bithynia*, характерны *Anisus*, *Physa*, *Cincinna*, *Cloeon*, *Laccophilus*, *Haliplus*, *Plea*). Сообщество густых зарослей макрофитов на замедленном течении в реках. Характерно для равнинных регионов, имеет все вышеописанные признаки класса.

2. Плейстофиталь (доминируют *Lymnaea*, Chrysomelidae, характерны *Anisus*, *Bithynia*, *Acroloxus*). Сообщество развивается на крупных плавающих листьях макрофитов, в первую очередь кувшинок и кубышек, без быстрого течения. В силу поверхностной специфики, лишено многих фитальных форм, но обогащено полувоздушными таксонами – в частности, жуками-листоедами (*Galerucella*, *Donacia*), иногда водомерками (*Gerris*, *Hydrometra*, *Mesovelina*, *Microvelia*) и даже коллемболами. Описано для Центра Европейской России.

ПЕЛАЛЬ

Комплекс сообществ мягких грунтов (ил, заиленный в разной степени песок, заиленный детрит) является господствующим (хотя довольно однообразным) в крупных равнинных реках и крупных стоячих водоемах, а с уменьшением размера водотока делится на большое количество обедненных и малостабильных модификаций, перемежающихся с сообществами других классов. В районах, не имеющих материала для формирования каменистого грунта, песчаный грунт и соответствующие ему сообщества занимают также участки с быстрым течением.

Практически во всех сообществах пелали преобладает роющая инфауна. Представляют ее (и доминируют по обилию) двустворчатые моллюски (Pisidiidae, Sphaeriidae, Unionidae), личинки двукрылых насекомых (Chironomidae, Ceratopogonidae, Limoniidae и другие), олигохеты сем. Tubificidae, несколько реже — роющие личинки поденок (Ephemeraeidae, Caenidae), ручейников (Sericostrimatidae), стрекоз (Gomphidae), вислокрылок (Sialidae) и даже жуки (Heteroceridae). Эпифауну эпизодически представляют плавающие поденки (Baetidae) и брюхоногие моллюски (Lymnaeidae, Viviparidae, Valvatidae, Lithoglyphidae и др.).

1. Эупелаль (доминируют *Pisidium*, Chironomidae, характерны Tubificidae, Ceratopogonidae, *Cincinna*, *Bithynia*, *Rivicoliana*, *Unio*). Сообщество илистых грунтов на замедленном течении относительно крупных равнинных рек. Описано для Европейской России, встречается и в других равнинных регионах.

2. Эпипелаль (доминируют Chironomidae, Pisidiidae, характерны Limoniidae, *Sialis*, Tubificidae). Сообщество илисто-песчаного грунта на замедленном течении в крупных ручьях и малых реках. Отличается от предыдущего выпадением некоторых таксонов (например, крупных двустворчатых и брюхоногих моллюсков) и иным составом хирономид (преобладают более холодноводные рода и виды). Встречается в различных регионах, обычно на равнинах.

3. Псаммопелаль (доминируют Chironominae, *Hexatoma*, характерны *Henslowiana*, *Macropiza*, *Limnodrilus*). Сообщество слабо заиленных песчаных грунтов рек различного размера при умеренном или быстром течении (0.3–0.7 м/с). Сложено в основном большим нестабильным комплексом специфических псаммофильных хирономид (в Европе — из родов *Beckidia*, *Chernovskia*, *Lipiniella*, *Cryptochironomus*, *Stictochironomus* и др.). Включает специфических, но редких роющих веснянок *Isoptena serricornis* и поденок *Ametropus fragilis*. Описано для Центра Европейской России, единичные встречи в других регионах.

4. Псаммоэпипелаль (доминируют поденки *Ephemera*, болотницы *Dicranota*, *Eloeophila*, горшинки *Pisidium*, *Euglesa*, хирономиды *Prodiamesa*, *Odontomesa* и др.). Сообщество песчаного грунта ручьев и малых рек. Распространено повсеместно, но крайне неустойчиво в пространстве и времени; в частности, подвержено почти полной элиминации паводками. Нередко после паводков в промытом песке малых водотоков макробентоса нет вообще.

5. Кренопелаль (доминируют Chironomidae, *Euglesa*, *Baetidae*, *Eloeophila*, характерны *Pisidium*, *Chrysops*, Limnephilidae, Tubificidae, Sericostrimatidae). Сообщество илисто-песчаного грунта (обычно с большим количеством детрита) в ручьях шириной до 1–2 м. Благодаря ручьевым эффектам имеет довольно пестрый таксономический состав; осенью, при заполнении ручьев свежим опадом, нередко на время смешивается с сообществами кренали (опад покрывает песок, а в него вселяются веснянки и ручейники-лимнефилиды). Известно для Центра Европейской России (где в число доминантов входит поденка *Cloeon luteolum*) и Кавказа (где их дополняет тубифицида *Embolocephalus velutinus*).

6. Псефопелаль (доминируют Sericostrimatidae, Odontoceridae, Chironomidae, Limoniidae, Ephemera). Сообщество галечно-гравийного грунта без существенного заиления, характерно для малых олигосапробных горных и предгорных рек. Как правило, доминируют роющие ручейники семейств Sericostrimatidae и Odontoceridae (иногда также Leptoceridae), сменяющие друг друга в разных регионах. На Балканах это обычно *Odontocerum albicorne* и *Oecismus monedula*, в Восточной Европе — *Sericostoma personatum* и *Notidobia ciliaris*, на Кавказе — *Schizopelex cachetica* и *Sericostoma*

grusiense, в тропической Азии — виды родов *Marilia* и *Psilotreta*. В качестве субдоминантов выступают хирономиды, а также болотницы *Hexatoma* spp и *Dicranota* spp., нередко также *Ephemera* и *Gammarus*. Сообщество распространено повсеместно, хотя на равнинах встречается нечасто.

7. Сапропелаль (резко доминирует *Tubifex*). Сообщество илов в полисапробных водотоках, обычно в черте крупных городов и в сточных водах сельскохозяйственных объектов, иногда также в заводях мезосапробных рек. Часто представлено одним видом олигохет при довольно высокой плотности, иногда включает примеси хирономид (в частности, рода *Chironomus*) или моллюсков (характерны субтропические физиды рода *Costatella*, из аквариумов проникающие в сточные воды городов). Описано для Подмосковья, но отмечалось и в других регионах, причем с минимальными фаунистическими отличиями.

8. Аргиллопелаль (резко доминирует *Polymitarcys*). Сообщество встречается в глинистых берегах рек и в комьях глины под ними. Описано для Центра Европейской России. Известны также описания подобного сообщества с доминированием других роющих поденок: *Palingenia* в Европейской России (Жадин, 1940), *Anagenesia* в Индокитае (наши данные). Присутствие второстепенных видов носит случайный характер: это могут быть хирономиды (в частности, рода *Glyptotendipes*), клопы *Aphelocheirus*, ручейники *Hydropsyche* и другие таксоны из разных жизненных форм. Сообщество жестко привязано к своему специфическому субстрату (глинистым обрывам и комьям), но далеко не всегда следует за ним: в значительной части наших сборов толща глинистых берегов оказалась вообще лишена инфауны, и пробы содержали лишь единичных ручейников и хирономид с поверхности грунта.

9. Аэропелаль (характерны *Heterocerus*, *Tipula*, *Limoniidae*, *Pisidiidae*, *Galba*). Сообщество илисто-песчаных отмелей чуть выше уреза воды, несущее, кроме водных, заметное количество наземных и почвенных таксонов. Образует собственную, пока не изученную, градиацию изменчивости, связанную со степенью заиленности грунта. Описано для равнинных регионов от Подмосковья и Южного Ямала до Индии (где включает также медведок и кобылок).

10. Униопелаль (резко доминируют *Unionidae*). Сообщество скоплений перловиц и беззубок (*Unio*, *Anodonta* и др.), достигающих огромной биомассы. Развивается на мягких грунтах равнинных рек, обычно в желобах вблизи берега. Второстепенные виды — общие с сообществами эу- или псаммопелали. Сообщество характерно для равнинных регионов, описано для Европейской России и Закавказья, но отсутствует в арктических и высокогорных районах.

11. Литоглифопелаль (резко доминируют гастроподы *Lithoglyphus*). Сообщество илистого дна рек (главным образом южной половины Восточной Европы), оккупированного понто-каспийской гастроподой *Lithoglyphus naticoides*, часто при этом достигающей огромной плотности и составляющей более 90% суммарного метаболизма сообщества. Единственный тип речных сообществ пелали с доминирующим представителем эпифауны. В Подмосковье подобные сообщества описаны для Волги близ Дубны, а в бассейнах Дуная, Дона, Днепра и Нижней Волги типичны для крупных и средних рек, а также водохранилищ.

РИПАЛЬ

Класс рипальных сообществ имеет некоторые черты сходства с сообществами кренали: он также формируется на неоднородных субстратах с существенной органической составляющей, и также включает наиболее эврибионтные элементы многих других классов сообществ. В некотором приближении можно сказать, что рипаль — это продолжение кренали в более крупных водотоках, оттесненное другими сообществами к береговой линии. Однако в кренали вполне выражен собственный комплекс доминантов, а доминанты рипали — именно смесь эврибионтов, присущих также ритрالي, фитали и пелали. Более или менее специфические рипальные таксоны есть, но это, как правило, второстепенные виды.

Этот класс сообществ можно было бы считать «сорным» и не рассматривать вообще, но во многих бедных субстратах водотоках рипаль определяет большую часть таксономического разнообразия макробентоса (хотя и занимает незначительную часть площади дна). Так, сообщества многих равнинных рек (особенно северных, в которых плохо развиваются макрофиты) представлены только классами пелаль и рипаль; во многих горных реках развиты только ритраль и рипаль. В первом случае рипаль является единственным местообитанием ритральных и фитальных форм, во втором случае — фитальных и пелальных. Поэтому при оценке общей продуктивности водотока игнорировать рипальные сообщества еще можно, но при изучении биоразнообразия — недопустимо.

Структура доминирования в рипали неустойчива, а ее разновидности сильно различаются между собой. Наиболее распространенные в рипали эврибионтные семейства — это *Baetidae*, *Leptophlebiidae*, *Limnephilidae* и *Hydropsychidae*. С другой стороны, известен целый ряд таксонов из различных

жизненных форм, характерных главным образом для рипальных сообществ. Это, например, поденки *Ameletus* на севере Европы и в Сибири, стрекозы *Somatochlora*, *Plathycnemis* и *Calopteryx* в Подмосковье, ручейники *Calamoceras* на Кавказе и многие другие формы. Часто рипальные сообщества содержат примесь подвижных организмов, перемещающихся вместе с урезом воды — это плавающие поденки *Baetis*, *Nigrobaetis* и *Cloeon*, клопы *Micronecta* и отчасти другие Corixidae, жуки *Haliphus*, ряд Hydrophilidae; в условиях быстро смещающегося уровня воды они становятся доминирующими.

Кроме того, для рипали характерно внедрение видов-сверхдоминантов — обычно крупных жабренных моллюсков (*Viviparus*) или высших ракообразных (как правило, бокоплавы или креветки), многократно повышающих общую биомассу сообщества и резко меняющих многие другие его свойства (Чертопруд, 2011а, в). Такие сообщества встречались нам и в других классах (гаммарокреналь, униопелаль и др.). Есть некоторые основания выделить все эти варианты в особый класс сообществ, но пока мы отказались от этого.

1. Эурипаль (характерны *Baetis*, *Cloeon*, *Ephemerella*, *Ameletus*, *Calopteryx*, *Plathycnemis*, Limnephilidae, Leptoceridae, Perlodidae, Chlogoperlidae). Сообщество затопленных древесных корней, макрофитов и затопленной наземной растительности вдоль береговой линии. Подвержено существенной изменчивости, связанной как с локальными и случайными причинами, так и с летней температурой воды (в холодноводных районах и водотоках Северной Европы и Сибири обычно доминируют поденки *Ameletus*, и повышается роль веснянок). Встречается в большинстве регионов, часто.

2. Псефориаль (характерны Chironomidae, Gammaridae, *Caenis*, *Erpobdella*, *Bithynia*, *Ephemerella*, *Potamanthus*). Сообщество заиленных каменисто-галечных грунтов на замедленном (0.1–0.2 м/с) течении у берегов, обычно в средних и крупных мезосапробных реках. Структура доминирования неустойчива. Сообщество известно для различных регионов, встречается нечасто.

3. Палудорипаль (характерны *Leptophlebia*, *Asellus*, *Cloeon*, *Glyphotaenius*, *Limnephilus*, Corixidae). Сообщество, населяющее различные прибрежные заиленные субстраты (затопленную траву, опад, детрит, иногда и макрофиты) в реках с заболоченными берегами, замедленным течением и обычно повышенной сапробностью, нередко также заводи без течения и бобровые пруды на ручьях. Известно для Центра и Севера Европейской России.

4. Эфемерорипаль (характерны *Cloeon*, *Micronecta*, *Siphonurus*, *Leptophlebia*). Сообщество заиленных макрофитов и затопленной наземной растительности на мелководьях и в заводях рек на участках временного (недавнего) затопления. Доминируют подвижные формы, главным образом поденки и клопы. Описано главным образом для равнинных регионов, особенно характерно для рек с изменчивым уровнем воды.

5. Сапрорипаль (доминируют *Erpobdella*, *Tubifex*, характерны *Costatella*, *Anisus*, *Lymnaea*, *Hydropsyche*, Coenagrionidae). Сообщество плотных прибрежных субстратов (ветки, корни, затопленная трава, мусор и т.п.) в полисапробных водотоках (обычно в черте больших городов). С минимальными изменениями в составе описано для Центра Европейской России (например, в г. Москва), Турции, Индии и даже Малайзии.

6. Вивипарорипаль (доминирует *Viviparus*). Сообщество, связанное с резким доминированием гастроподы *Viviparus viviparus*, распространено на различных заиленных, обычно прибрежных, субстратах — камнях, корнях, корягах, макрофитах, песке и иле. За счет высокой плотности достигает рекордных для реофильных сообществ показателей обилия — до 3 кг/м² (сопоставимых значений достигает также униопелаль с доминированием перловиц, хотя гораздо реже). Комплекс второстепенных видов определяется характером субстрата и может быть в целом рипальным, ритральным, фитальным или пелальным; его изменения при наложении свехдоминирующей живородки в общем невелики. Сообщество характерно для крупных и средних рек Восточной Европы, преимущественно в южной половине.

7. Каридорипаль (доминируют креветки). Сообщество с резким доминированием креветок, характерно для равнинных (хорошо прогреваемых и незамерзающих) субтропических и тропических водотоков с замедленным течением; встречается на различных субстратах. В Палеарктике встречается редко, описано для юго-западной Турции, где доминантом выступает *Palaemonetes turcarum* (сем. Palaemonidae) и для р. Тарим в Центральной Азии (*Exopalaemon xinjiangensis* из того же семейства). Очень характерно для тропиков Индии и Индокитая (доминанты — креветки *Macrobrachium* из сем. Palaemonidae и *Caridina* из сем. Atyidae).

8. Гаммарорипаль (доминируют бокоплавы семейств Gammaridae и Pontogammaridae). Довольно многообразное сообщество, формально сходное с сообществом гаммарокренали (где также доминируют гаммариды) и имеющее плавные переходы к нему. Может населять реки всех размерных классов, где тяготеет к прибрежной полосе более или менее мозаичных и заиленных грунтов. Распро-

странено пятнами, часто связано с недавними вселениями инвазивных эврибионтных видов бокоплавов, часто достигающих при этом очень высокой плотности. В частности, для Волги в районе Углича описано сообщество с доминированием завезенного из Байкала *Gmelinoides fasciatus*; этот же вид вкуче с *Gammarus balcanicus* доминирует в рипали р. Обь под Новосибирском. В Оке в Московской области в рипали часто доминирует понто-каспийский вид *Dikerogammarus haemobaphes*, в прибрежной полосе на смешанных грунтах; и целые комплексы понто-каспийских гаммарид доминируют в рипали крупных рек Причерноморья. На Ямале, на песчаных мелководьях р. Щучьей местами доминирует бокоплав *Pallasiola quadrispinosa*, практически при отсутствии других видов (возможно, выедаемых бокоплавами). Наконец, для малых равнинных рек некоторых регионов характерно доминирование в рипали аборигенных видов рода *Gammarus* — в Подмоскovie это спорадично распространенный *G. lacustris*, в Южной Европе и, как ни странно, в Новосибирском Приобье — *G. balcanicus*, местами и другие виды этого обширного рода.

9. Мизидорипаль (доминируют Mysidae). Сообщество описано для заиленных галечных грунтов мелководья р. Обь под Новосибирском. Доминирует интродуцированная с Дальнего Востока мизиды *Neomysis awatschensis*, из второстепенных видов характерна поденка *Ephemera lineata*. Других случаев доминирования мизид нам пока не известно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего на данный момент нами описано 46 типов реофильных сообществ макробентоса Палеарктики, из них по 12 относятся к ритралам и креналам, 11 — к пелалам, 9 — к рипалам и 2 — к фиталам. Большинство типов с различными модификациями повторяются в различных регионах Евразии.

Большинство выделенных нами типов сообществ явно обусловлены необычным действием одного, реже двух факторов среды (что и отражают названия типов). Видимо, это следствие принципа лимитирующих факторов Либиха, который в данном случае можно сформулировать так: структура и тип сообщества в основном определяются тем фактором, который действует наиболее жестко.

Тип сообщества в нашей классификации определяет набор характерных жизненных форм и родов (иногда семейств), обычно от трех до восьми таксонов, часть из которых специфична для данного типа сообщества, часть — более эврибионтны. Этот набор включает большинство возможных доминантов и, как правило, составляет более 70% суммарного обилия сообщества. В большинстве случаев тип сообщества однозначно связан с определенным биотопом и типом водотока.

Не стоит думать (и даже надеяться), что классификация реальных природных сообществ может отразить всю их изменчивость, и сообщества одного типа будут вполне однообразны. Изменчивость сообществ слишком сложна и многогранна. На практике лишь некоторые типы сообществ (главным образом — со сверхдоминированием одного вида имеют среднюю степень внутреннего сходства на уровне 0.6–0.8. Большинство других типов обладают внутренним сходством от 0.2 до 0.5 (в среднем для всех типов и регионов — 0.37, при оценке индексом Чекановского по относительному метаболизму таксонов).

Кроме того, отмечен важный синэкологический нюанс: в большинстве сообществ распределение доминирующих жизненных форм статистически независимо друг от друга. Следовательно, распределение реофильного макробентоса в большинстве случаев обусловлено абиотической средой, а биотические взаимодействия играют второстепенную роль. Таким образом, сообщества малых рек не являются сообществами в понимании структурализма. Это косвенно подтверждается наличием своеобразных сообществ со сверхдоминированием крупных моллюсков и ракообразных — за счет обилия сверхдоминанта суммарное обилие сообщества возрастает в несколько или даже в несколько десятков раз, при этом состав и структура исходных (теперь — второстепенных) видов при внедрении сверхдоминанта могут существенно не меняться. Всеядные бокоплавы и креветки, впрочем, все же накладывают свой отпечаток на остальное сообщество, выедавая из него более мелких и мягких насекомых (главным образом хирономид и поденок).

В целом можно говорить о двух разных стратегиях основных макротаксонов, формирующих изучаемые нами реофильные сообщества. Насекомые, с большими способностями к расселению, регулируются в первую очередь абиотической средой, формируемые ими сообщества имеют небольшое обилие и высокую изменчивость в пространстве и времени, но довольно четкую привязанность к определенным биотопам. Среди выделенных нами типов таких большинство (38 из 46), эти типы названы по ключевым для них факторам абиотической среды. Высшие ракообразные и жаберные моллюски, напротив, медленно расселяются из водоема в водоем и в большом масштабе распределены спорадично, зато более эврибионтны и способны накапливать огромную биомассу на широком диапазоне биотопов, независимо от обитающих там насекомых. Такие же свойства имеют и сообщества, где они доминируют, эти типы (пока их описано восемь) мы называем по доминирующему в них таксону.

Нужно заметить, что число достаточно специфичных биотопов и их сообществ явно ограничено, и большинство их явно учтено нашими материалами. Напротив, число таксонов, потенциально способных к сверхдоминированию, довольно велико, и в перспективе количество их сообществ может превысить таковое для сообществ насекомых. Уже сейчас нам известны (хотя бы на 1–2 пробах) несколько таких типов, главным образом из Южной Европы. Так, в горной части Сербии нами описана малая река предгорного типа, где практически на всех субстратах доминировала (при очень высоком обилии) редкая для Балкан гастропода *Holandriana holandrii* (сем. Melanopsidae). Также в Сербии на заиленном грунте крупных рек известно сообщество с доминированием субтропической двустворки *Corbicula fluminea*, интродуцированной из Восточной Азии. В Болгарии также найдена одна малая (но относительно тепловодная) предгорная река с доминированием на большинстве субстратов гидробиоидной улитки *Potamopyrgus antipodarum* (тоже недавно вселившейся в Европу). Южном Буге (крупная равнинная река на Украине) отмечены сообщества с резким доминированием двух довольно близких видов улиток-меланоцид: *Fagotia danubialis* и *Microcolpia canaliculata*. Известны также литореофильные сообщества Нижней Волги с доминированием неритид *Theodoxus pallasi*. Периодически (хотя чаще в водохранилищах, чем в реках) встречаются сообщества с резким доминированием *Dreissena polymorpha* — мелкой прикрепленной двустворки понто-каспийского происхождения. Наконец, в родниках Закавказья и Горного Крыма встречаются сообщества с доминированием очень мелких (1–1.5 мм длиной) улиток из сем. Belgrandiellidae.

Список литературы

- Азовский А.И. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. № 6. С. 451–459.
- Алимов А.Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. 1979. С. 5–20.
- Бродский К.А. Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк. Л.: Наука. 1976. 244 с.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. Вып. 3–4. М.; Л. 1940. С. 519–919.
- Жирков И.А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: КМК. 2010. 453 с.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 3–21.
- Палатов Д.М., Чертопруд М.В. Реофильная фауна и сообщества беспозвоночных тундровой зоны на примере Южного Ямала // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 23–32.
- Паньков Н.Н. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р.Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во Пермского ун-та. 2004. 162 с.
- Чертопруд М.В. Реофильные сообщества макробентоса Северо-Западного Закавказья. Материалы IV Всероссийского Симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым и X Трихoptерологического Симпозиума. Владикавказ: изд-во СОГУ, 2010. С. 131–135.
- Чертопруд М.В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России // Журн. общ. биологии. 2011а. Т. 72. № 1. С. 51–73.
- Чертопруд М.В. Реофильные сообщества макробентоса Байкальского хребта // Мат. Всерос. конф. «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования» (Томск, 19–21 апреля 2011 г.). 2011б. С. 141–144.
- Чертопруд М.В. Альтернативные стратегии формирования реофильных сообществ макробентоса // Тез. Всерос. конф. «Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем» (Тольятти, 5–8 сентября 2011 г.). 2011в. С. 84.
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. Реофильные сообщества макробентоса юго-запада Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013а. № 4. С. 34–42.
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. Фауна и сообщества реофильного макробентоса восточной части Новосибирской области: эффекты крупномасштабного экотона // Вестник МГУ. 2013б. Сер. 16. Биология. № 3. С. 33–38.
- Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.
- Illies J. Versucheinerallgemeinenbiozonotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1961. Bd. 46. № 2. S. 205–213.
- Milner A., Pett G. Glacial rivers: physical habitat and ecology // Freshwater Biol. 1994. V. 32. № 2. P. 295–307.
- Milner A., Brittain J., Castella E., Petts G. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis // Freshwater Biol. 2001. V. 46. № 12. P. 1833–1847.
- Parasiewicz P. MesoHABSIM – a concept for application of instream flow models in river restoration planning. Fisheries. 2001. V. 29. № 9. P. 6–13.
- Shelford V. Animal Communities of temperate America. Chicago: Univ. of Chicago Press. 1913. 319 p.
- Statzner B., Higler B. Questions and comments on the River Continuum Concept // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1038–1044.
- Thorp J., Thoms M., Delong M. The rivering ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time // River Res. Applic. 2006. V. 22. P. 123–147.

Vannote R., Minshall G., Cummins K., Sedell I., Cushing C. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37. № 1. P. 130–137.

Wotton R. Temperature and lake-outlet communities // J. Therm. Biol. 1995. V. 20. № 1–2. P. 121–125.

DIVERSITY OF THE RHEOPHILOUS MACROBENTHIC COMMUNITIES

M. V. Chertoprud

*Hydrobiology Dep., Biology Fac., M.V.Lomonosov Moscow State University,
Vorobyevy Gory, 119992 Moscow, Russia, E-mail: lymnaea@yandex.ru*

The paper is a review of macrozoobenthos community types inhabiting flowing water, which selected on the original data mainly for the Palearctic Region. All variety of communities is proposed to divide into five major classes: krenal (community of small streams with domination detritophages epifauna, mainly Limnephilidae, Nemouridae, Gammaridae), rhitral (community of hard substrates for rapid flow with the dominance of Hydropsychidae, Heptageniidae, Baetidae, Simuliidae), phytal (community of dense water plants with dominance of snails Lymneidae, Planorbidae, Bithyniidae), pelal (community of soft bottom with dominance of infauna mainly Chironomidae, Tubificidae, Bivalvia) and rhipal (coastal community substrates with mixed dominants). Within each class divided into several (total — 46) types of communities with own complexes of dominant taxons and biotopical confinement. In different regions these community types are usually represented by a series of parallel communities with closely related species. We discuss different strategies of community building by the insect larvae (with good dispersing and more strictly confined to certain habitats) and crustaceans and molluscs (with slow dispersing and sporadical distribution, but more eurybiontic and reach enormous abundance).

Keywords: freshwater invertebrates, macrozoobenthos, community, watercourse, classification.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК НИЖЕГОРОДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

Г.В. Шурганова¹, В.В. Черепенников¹, М.Л. Тарбеев², И.А. Кудрин¹, М.Ю. Ильин¹

¹Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Национальный исследовательский университет

603950 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1, e-mail: shurganova@bio.unn.ru

²Нижегородская лаборатория ГосНИОРХ

603116 г. Нижний Новгород, ул. Московское шоссе, д. 31

Приводятся результаты выделения и оценки пространственного размещения сообществ зоопланктона малых рек Нижегородского Поволжья. Выявлен характер изменений видовой структуры зоопланктона в «переходных» зонах между дискретными зоопланктоценозами.

Ключевые слова: зоопланктон, пространственное размещение, малые реки, Нижегородское Поволжье.

Проблемы выделения и оценки пространственного размещения сообществ гидробионтов по акватории водоемов и водотоков являются фундаментальными и традиционными в экологии. Очень важным представляется также выявление направленности изменений в «переходных» зонах между сообществами и решение связанных с этими проблемами задач на новом методическом уровне.

Известно, что одним из основных объектов экологических исследований является сообщество как составная часть, подсистема экосистемы (Розенберг, 2002). Чрезвычайно важно определить понятие сообщества, являющееся одним из наиболее важных понятий в экологической теории и практике. По Ю. Одуму (1975, с. 181) «Биотическое сообщество — это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп». Сообщество обладает некоторыми *особыми свойствами, не присущими слагающим его компонентам — особям и популяциям*. Сообщества *обладают функциональным единством* с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена, а также *композиционным единством*, обеспечивающим возможность сосуществования определенных видов.

В качестве основных критериев организации биотических систем с позиций системной экологии рассматривают «структуру» и «функционирование». Функции системы неразрывно связаны с ее структурой. Под *структурой* понимается упорядоченность и взаимосвязанность элементов, объединенных в определенную систему, целостность и устойчивость которой обуславливается функционированием ее элементов (Федоров, 1975), совокупность связей между компонентами (Федоров, Гильманов, 1980), расположение взаимосвязанных составных частей системы, совокупность связей, обеспечивающих целостность системы (Алимов, 2000), инвариантная во времени фиксация связей между элементами системы, формализуемая, например, математическим понятием «графа» (Розенберг, Рянский, 2004).

Внутренняя структура сообществ организмов может быть описана числом входящих в них видов организмов, их численностью, степенью доминирования, различного рода взаимоотношениями: трофическими, конкурентными, симбиотическими и т.д. Так, А.П. Левич (1980) выделяет 10 типов структур экологического сообщества: таксономическую, размерную, временную, пространственную и др. Структура сообществ организмов может меняться во времени и пространстве, а также под влиянием различных факторов среды, в том числе и антропогенных. При этом «взаимосвязь отдельных частей в рамках целого, соотношение двух или группы объектов в пределах целого, при котором изменение одного приводит к изменению другого, называют *функцией*. Динамическое взаимодействие потоков вещества, энергии и информации, обеспечивающее стабильность экосистемы во времени в конкретных условиях среды, и есть *функционирование*» (Алимов, 2000, с. 8).

Известно, что водные сообщества менее определены в пространстве, чем наземные, их труднее выделить, указать отличительные признаки, установить их границы и т.д. Следует учитывать, что под воздействием комплекса факторов, в том числе и антропогенных, водные сообщества меняют свою структуру и границы. Тем не менее, вопрос о реальном существовании дискретных сообществ, т.е. комплексов видов, не образующих переходных вариантов, обсуждался во многих работах, касающихся, в том числе, и сообществ гидробионтов (Несис, 1977; Уиттекер, 1980; Виноградов, Суханова, 1987; Бурковский и др., 1995; Азовский, Чертопруд, 1998; Лаврова, 2000; Голубков, 2001; Миркин, Наумова, Соломеш, 2001; Крылов, 2003, 2005; Sabater, Vila, 1991 и др.).

Чрезвычайно сложно установление и размещение границ между контактирующими сообществами, поскольку «... границы экосистемы подвижны и могут изменяться в зависимости от задачи ис-

следования» (Алимов, 2000, с. 9). Аналогичных взглядов придерживаются и другие исследователи (Богатов, 1994; Розенберг, 2002; Underwood, 1986 и др.).

Наиболее трудно определить границы экосистемы водотоков, в частности малых, средних и крупных рек, а также водохранилищ, которые многие авторы (Margalef, 1975; Ryder, 1978; Kimmel, Groeger, 1984 и др.) считают переходной ступенью между рекой и озером. Пространственная и структурно-функциональная организация экосистем водоемов разного типа имеет принципиальные различия. Для озер и эстуариев, по мнению С.М. Голубкова (2001), характерна дискретная структурно-функциональная организация экосистем.

Организация речных систем отражена в двух концепциях: речного континуума (Vannote et al., 1980) и динамики пятен (Townsend, 1989). В соответствии с концепцией речного континуума речная система рассматривается как некая целостность, непрерывно меняющаяся геоморфологическая и гидрологическая «основа», определяющая формирование биологических сообществ. Взаимодействие относительно изолированных сообществ в пределах реки формирует внутреннюю организованность речной системы, проявляющуюся в формировании речного континуума. При продвижении водной массы от истоков к устью реки происходят изменения среды обитания гидробионтов как за счет абиотических факторов, так и за счет жизнедеятельности гидробионтов. Концепция динамики пятен (рефугиумов) (Townsend, 1989) предполагает, что особую роль в поддержании сообществ гидробионтов играет система естественных рефугиумов, необходимых для переживания гидробионтами неблагоприятных условий среды. Поскольку «рефугиумы – пятна» расположены в пределах речной системы случайным образом, то и видовой состав гидробионтов формируется случайно. Наряду с этим, для объяснения динамики альгоценозов обрастаний в гетерогенных условиях речных систем используется теория разрушений (Комулайн, 2004; Lohman et al., 1992; Peterson, 1996). Распределение зоопланктона по продольному профилю равнинных медленнотекущих малых рек бассейна Верхней Волги описывается концепцией динамики пятен и в значительной мере определяется антропогенными и зоогенными нарушениями, способствующими образованию специфических биотопов (Крылов, 2005).

Необходимо отметить, что сообщества гидробионтов на каждом участке речного потока существуют достаточно автономно. Стабильное взаимодействие проходит через систему взаимодействий, следующих друг за другом по течению сообществ (Богатов, 1994). Такие структуры имеют высокую способность к выживанию, кроме того, известно, что сообщества водотоков, имея низкую резистентность к неблагоприятным факторам, обладают способностью быстро восстанавливаться (Крылов, 2005). Изменение же условий существования гидробионтов, например, обрыв связей в реке в результате гидростроительства приводит к существенным изменениям лотического сообщества на участке водотока как выше, так и ниже плотины (Hauer, Stanford, 1982; Ward, Stanford, 1983).

Концепции континуума и динамики пятен являются взаимодополняющими друг друга. Основанием для этого, по мнению В.В. Богатова (1994, 1995), служит следующее. Несмотря на расположение рефугиумов в реобиоме, определяющееся случайными факторами, при продвижении от истоков к рипали количество и разнообразие таких рефугиумов закономерно увеличивается и, таким образом, увеличивается и вероятность появления новых групп гидробионтов. В результате взаимодействия гидробионтов этих рефугиумов может возникать внутренняя организация речной системы, проявляющаяся в образовании континуума. В этих условиях формируется «диалектическое единство дискретности и непрерывности» (Протасов, 1994, с. 286). Объяснение происходящих в водоеме процессов возможно только при одновременном комбинированном использовании концепций речного континуума, динамики пятен и теории разрушений (Богатов, 1993; Комулайн, 2004; Lochman et al., 1992; Peterson, 1996).

На необходимость и важность оценки местообитаний по распределению самих организмов как бы с их собственной «точки зрения», а не с точки зрения исследователя подчеркивалось рядом исследователей еще в 70-х годах прошлого столетия (Сагайдачный и др., 1977; Гиляров, 1978). Однако, работы по точному выделению зоопланктоценозов водоемов и водотоков, основанные на анализе различий видовой структуры, в литературе практически отсутствуют. Для решения этой важной задачи в работе мы использовали метод многомерного векторного анализа.

Этот метод сходен с широко используемым в геоботанике методом Браун-Бланке. Однако, в отличие от последнего метод многомерного векторного анализа, используя первичную матрицу наблюдений, оперирует со *всеми* видами, не выделяя индикаторные подмножества и не исключая эвритопные виды. Кроме того, в отличие от метода Браун-Бланке, значения численности или биомассы отдельных видов не пересчитываются в баллы. В связи с развитием современной вычислительной техники работа с полным массивом данных с использованием современных стандартных пакетов

программ Excel, Statistica, и др., а также программ, написанных в среде Matlab, не вызывает затруднений.

Видовая структура планктонного сообщества в представлении многомерного векторного пространства численностей популяций видов его составляющих, сочетается с концепцией многомерной экологической ниши Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957). При этом используются определённые геометрические представления для описания видовой структуры, а также нишевой структуры сообществ гидробионтов. Эти представления, на наш взгляд, достаточно перспективны для выделения отдельных сообществ гидробионтов.

На основе применения метода многомерного анализа Г.В. Шургановой и В.В. Черепенниковым (2011) был разработан подход, позволяющий выделить, идентифицировать, оценить пространственное размещение зоопланктоценозов водохранилищ и установить их границы.

В предлагаемом методе использовалось *полное описание* отдельных проб, включающее численность (и биомассу, что вторично) всех идентифицированных в этих пробах видов зоопланктона. База данных представляет собой список видов зоопланктона с указанием численности и биомассы каждого вида в каждой из проб. Такой подход соответствует рекомендациям авторов книги «Количественная гидробиология»: «Каковыми бы сложными не были состав элементов, структура взаимосвязей или материально-энергетические процессы в реальной экосистеме, все они, в конечном итоге, сводятся для наблюдателя всего к двум показателям: численности и биомассе отдельных видов, измеренных в пространственно-временном аспекте. Роль гидробиолога состоит в том, чтобы по этим двум показателям восстановить всю сложность реального мира, используя свой опыт и «арсенал» математических формул» (Шитиков и др., 2003).

Малые реки, как правило, являются наименее изученными водными объектами в большинстве регионов (Комулайнен, 2004). Это касается и малых рек-притоков Чебоксарского водохранилища, вопрос о подъёме уровня воды которого остаётся до настоящего времени открытым. В ещё меньшей степени изучена организация биотических сообществ малых рек.

Чрезвычайно мало данных, содержащих сведения о пространственном размещении сообществ гидробионтов в малых реках, подкреплённых современными методами математической обработки. Подобные исследования способствовали бы решению фундаментальной проблемы континуальности и дискретности видовой структуры планктонных сообществ малых рек.

Метод многомерного векторного анализа использовался нами для оценки пространственного размещения зоопланктона малых рек Нижегородского Поволжья: Линды, Кудьмы — левого и правого притоков речной части Чебоксарского водохранилища, р. Сережа — притока второго порядка р. Оки, а также некоторых малых рек г. Нижний Новгород. Наряду с июльскими съёмками, проводились сезонные исследования пространственного размещения и видовой структуры зоопланктона рек Кудьма, Линда и Сережа.

Рассмотрим результаты выделения сообществ зоопланктона в малой реке с помощью метода многомерного векторного анализа на примере р. Кудьма.

На акватории р. Кудьмы (рис. 1) наибольшей степенью сходства видовой структуры отличались три пробы в нижнем течении — № 7–9 (табл. 1, рис. 2). Близость векторов численностей зоопланктона этих трех станций обусловлена тем, что единственным доминантом на них являлась коловратка *B. calyciflorus*. Среди субдоминантов преобладали *K. cochlearis*, *Nauplii Copepoda* и *B. angularis*. Таким образом, в устьевом участке р. Кудьмы выделялся обособленный по видовой структуре зоопланктоценоз.

Высокой степенью сходства видовой структуры зоопланктона характеризовались пробы 1–3 (участок от н.п. Митино до н.п. Кстово), и, следовательно, на данном участке реки также выделялся дискретный зоопланктоценоз с преобладанием науплиусов *Copepoda*, *Alona rectangula*, *Acroperus harpae* и *Asplanhna priodonta*.

Пробы № 4–6 характеризовались довольно низким сходством видовой структуры, и на данном участке не выделялось обособленное сообщество зоопланктона.

Таким образом, на обследованной акватории р. Кудьмы было выделено три участка. Первый включал в себя станции 1–3 и представлял собой дискретный зоопланктоценоз с обособленной видовой структурой. На станциях 4–6 наблюдалось континуальное распределение видовой структуры. И, наконец, на станциях 7–9 также присутствовал дискретный зоопланктоценоз с весьма большим сходством видовой структуры.

Дальнейшее развитие предложенных методов связано с анализом перестроек видовой структуры зоопланктона в так называемых «переходных» зонах. Покажем это на примере исследования зоопланктона малых рек Нижегородской области — Сережи и Линды. Для исследования переходной

зоны, которая, как правило, имеет меньшую протяженность, чем дискретные зоопланктоценозы, необходимы частые съемки по протяженности всех зон.

По продольному профилю р. Сережа можно выделить 3 участка (рис. 3).



Рис. 1. Карта-схема точек отбора проб на акватории р. Кудьма. 1 — н.п. Митино; 2 — н.п. Зеленый город; 3 — н.п. Кстово; 4 — выше устья р. Озерки; 5 — ниже устья р. Озерки; 6 — н.п. Ветчак; 7 — выше устья р. Шавы; 8 — ниже протоки, н.п. Ленинская слобода; 9 — выше устья.

Таблица 1. Значения косинусов углов между векторами численности проб зоопланктона р. Кудьма в 2012 г.

№ станции	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1.00	0.84	0.90	0.30	0.37	0.49	0.02	0.02	0.05
2	0.84	1.00	0.91	0.29	0.26	0.63	0.03	0.02	0.04
3	0.90	0.91	1.00	0.27	0.35	0.67	0.03	0.02	0.04
4	0.30	0.29	0.27	1.00	0.45	0.33	0.49	0.49	0.51
5	0.37	0.26	0.35	0.45	1.00	0.32	0.02	0.01	0.02
6	0.49	0.63	0.67	0.33	0.32	1.00	0.01	0.01	0.02
7	0.02	0.03	0.03	0.49	0.02	0.01	1.00	1.00	1.00
8	0.02	0.02	0.02	0.49	0.01	0.01	1.00	1.00	1.00
9	0.05	0.04	0.04	0.51	0.02	0.02	1.00	1.00	1.00

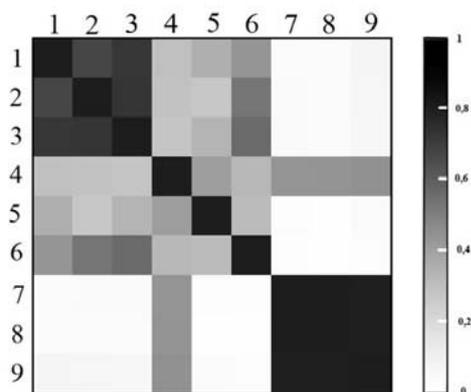


Рис. 2. Визуализация мер сходства проб зоопланктона р. Кудьмы в 2012 г. 1–9 — станции отбора проб зоопланктона (рис. 1); 0–1 — величина косинуса угла между векторами численностей зоопланктона.

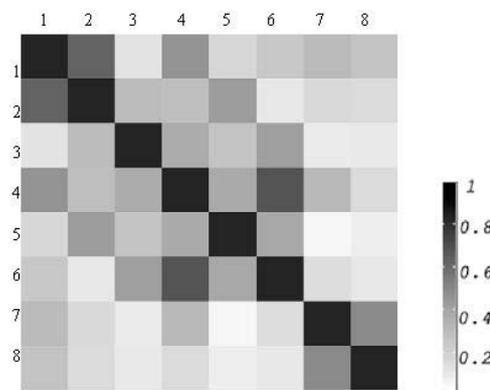


Рис. 3. Визуализация мер сходства видовой структуры зоопланктона по станциям отбора проб, р. Сережа. Условные обозначения: № станций: 1 — с. Павловка, 2 — с. Княгиновка, 3 — станция Сережа, 4 — с. Пошатово, 5 — Старая Пустынь, 6 — оз. Великое, 7 — с. Бочиха, 8 — с. Кистаново.

Участок верхнего течения: станции № 1 (с. Павловка) и 2 (с. Княгиновка) по видовой структуре зоопланктона обнаруживают значительное сходство между собой. Несмотря на значительное различие общей численности зоопланктона (5.8 тыс. и 0.5 тыс. экз./м³ соответственно), на обеих станциях преобладают коловратки за счет доминирования *Asplanchna priodonta*. Кроме того, общими на этих станциях были как реофильные виды коловраток: *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, так и лимнофильные: *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1932; ветвистоусые ракообразные: *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785), *Bosmina longirostris*, *Pleuroxus truncata* (O.F. Müller 1785) и др.; веслоногие ракообразные, в частности, науплиусы Copepoda.

На участке среднего течения — станции № 3 (ст. Сережа), 4 (с. Пошатово), 5 (с. Старая Пустынь) и 6 (оз. Великое), доминирующее положение от коловраток–реофилов *Brachionus urceus* на ст. Сережа переходит к науплиальным и копеподитным стадиям веслоногих рачков и ветвистоусых рачков на остальных станциях.

На соседних станциях № 3 (ст. Сережа), 4 (с. Пошатово), 5 (с. Старая Пустынь) и 6 (оз. Великое) сходство видовой структуры зоопланктона значительно меньше. На данном переходном участке были найдены векторы дискриминантных численностей (Черепенников и др., 2004) и проведено их сравнение на соседних станциях (табл. 2, рис. 4).

Таблица 2. Значения косинусов угла между векторами дискриминантной численности зоопланктона на станциях № 3 (ст. Сережа), № 4 (с. Пошатово), № 5 (с. Старая Пустынь) и № 6 (оз. Великое) в 2010 г.

	станции 3–4	станции 4–5	станции 5–6
станции 3–4	1	0.88	0.76
станции 4–5	0.88	1	0.72
станции 5–6	0.76	0.72	1

На основе сравнения направлений векторов дискриминантных численностей можно сделать вывод, что перестройки видовой структуры зоопланктона в среднем течении р. Сережа от ст. 3 (ст. Сережа) к ст. 4 (с. Пошатово) и от ст. 4 (с. Пошатово) к ст. 5 (с. Старая Пустынь) происходит в одном направлении т.е. имеет место последовательное накопление изменений видовой структуры.

Участок нижнего течения — станции № 6 (с. Бочиха) и 7 (с. Кистаново) — также образует зоопланктоценоз, который характеризуется доминированием таких лимнофильных видов как

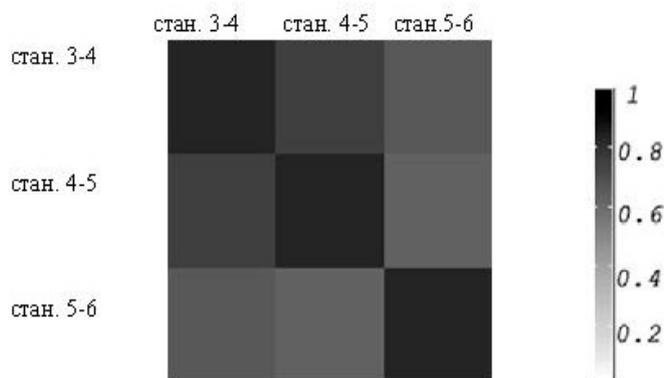


Рис. 4. Визуализация мер сходства векторов дискриминантных численностей зоопланктона р. Сережи по станциям отбора проб № 4–6.

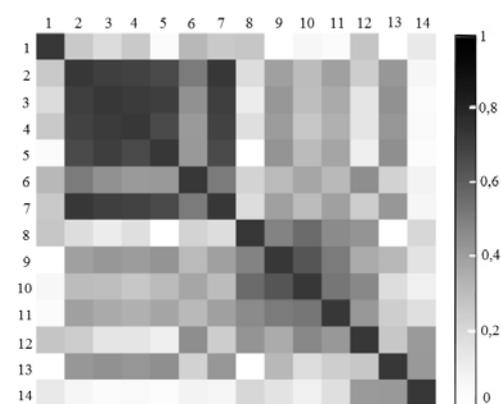


Рис. 5. Визуализация мер сходства проб зоопланктона р. Линды в 2012 г. 1–14 — станции отбора проб зоопланктона; 0–1 — величина косинуса угла между векторами численностей.

численности эврибионтной коловратки *Euchlanis lyra*, численность которой составляла 20–60% от общей численности зоопланктона на данных станциях. Однако в целом сходство видовой структуры зоопланктона было не велико, поэтому выделить дискретное сообщество зоопланктона на этом участке р. Линда не представлялось возможным. Для того чтобы определить, имеет ли место направленная перестройка видовой структуры на данном участке реки (№ проб с 8 по 13), был проведен анализ сходства векторов дискриминантной численности (Черепенников и др., 2004) (табл. 3, рис. 6).

Анализ показал, что направления данных векторов не сходны между собой. Следовательно, направленного, постепенного изменения видовой структуры зоопланктона на данном участке не на-

Eu. dilatata, *Ceph. gibba*, *Pl. truncata*.

На акватории р. Линда наибольшей степенью сходства видовой структуры отличались пробы со второй (д. Б. Дуброва) по седьмую (д. Тарасиха, ниже устья р. Ифтенка) (рис. 5). Исключение составляла только шестая проба (выше впадения р. Ифтенка), которая выделялась на фоне других проб, однако все упомянутые станции характеризовались численным преобладанием коловратки *Euchlanis dilatata*, а среди веслоногих ракообразных — науплиальных и копеподитных стадий *Sopropoda*. Станции со 2 по 7 также характеризовались малой представленностью ветвистоусых ракообразных.

Относительно высоким сходством обладала также видовая структура станций 9 (ниже устья р. Санда) и 10 (п. Железнодорожный). Менее четко выражено сходство между станциями 8 (д. Остреево), 11 (ст. Киселиха) и 12 (д. Линдо–Пустынь). Все пробы, отобранные на станциях 8–12, характеризовались значительным доминированием по

блюдалось, а, напротив, имели место ненаправленные, непоследовательные изменения видовой структуры.

Таблица 3. Значения косинусов угла между векторами дискриминантной численности зоопланктона на станциях № 8 (д. Остреево), № 9 (д. Зуево, ниже устья р. Санда), № 10 (п. Железнодорожный), № 11 (ст. Киселиха), № 12 (д. Линда-Пустынь)

	Станции 9–8	Станции 10–9	Станции 11–10	Станции 12–11	Станции 13–12
Станции 9–8	1	-0.88	-0.17	-0.33	0.16
Станции 10–9	-0.88	1	-0.03	0.36	-0.34
Станции 11–10	-0.17	-0.03	1	-0.55	0.14
Станции 12–11	-0.333	0.36	-0.55	1	-0.25
Станции 13–12	0.16	-0.34	0.142	-0.25	1

Таким образом, анализ перестроек видовой структуры зоопланктона в так называемых «переходных» зонах показал, что в них могут происходить как направленные, так и ненаправленные, хаотические изменения видовой структуры.

Полученные результаты существенно расширяют и детализируют наши представления, дают новые знания о видовой структуре переходных сообществ (Шурганова и др. 2012, 2014; Кудрин и др., 2013).

Метод многомерного векторного анализа может быть применен и при исследовании сезонной динамики зоопланктона. Рассмотрим сезонную динамику зоопланктона на акватории р. Линда в 2009 г. (рис. 7).

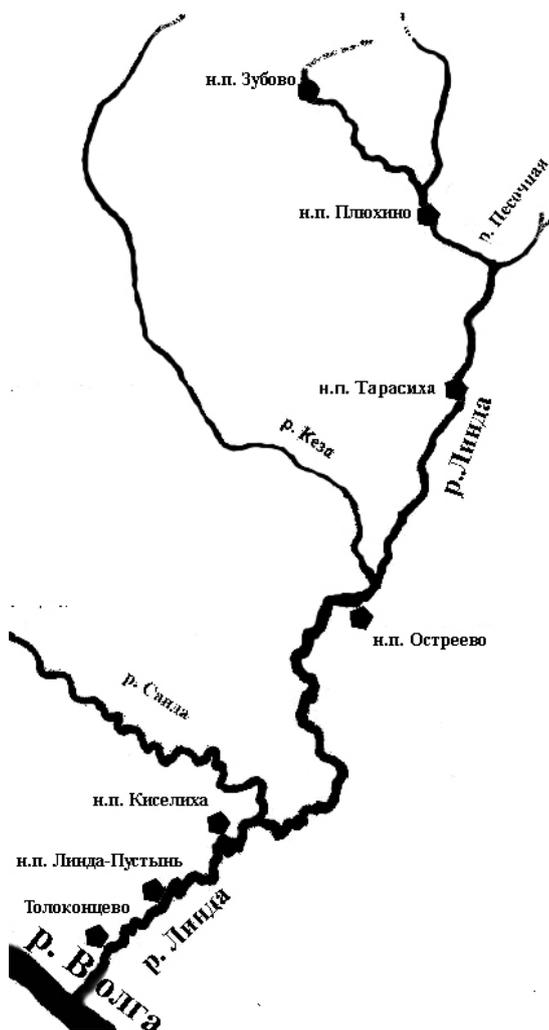


Рис. 7. Карта-схема точек отбора проб на акватории р. Линда в 2009 г.

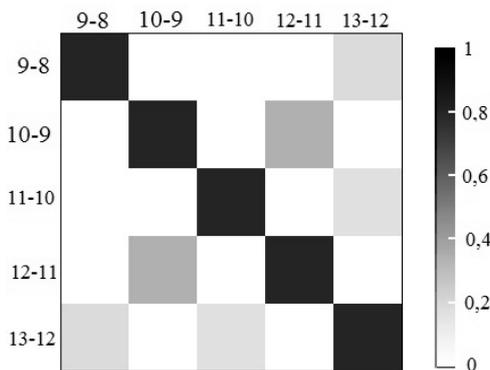


Рис. 6. Визуализация мер сходства векторов дискриминантных численностей зоопланктона р. Линда по станциям отбора проб № 8–13.

Весной зоопланктон всей реки представлял практически одно единственное сообщество, в котором отмечены два отдельных «пятна» (рис. 8) на станциях № 3 (н.п. Тарасиха) и 5 (н.п. Киселиха). На станциях № 1 и 2 численность и биомасса примерно совпадали (120 экз/м³, 0.001 г/м³ и 140 экз/м³, 0.002 г/м³). В первой ветвистоусые отсутствовали совсем, во второй в незначительном количестве присутствовали *Daphnia succulata*. И тут, и там доминантами выступали разновозрастные стадии Cyclopoida, в районе с. Плюхино также *Rotaria rotatoria*. По численности на станциях № 1 и 2 отбора проб р. Линды весной доминировали науплиусы Copepoda (58.3 и 35.7% соответственно) и Copepoda Juv. (16.7 и 28.6% соответственно). Отличия заключались в видовом составе коловраток, численность которых была невелика. Общие для двух станций виды — это коловратка *Colurella colurus* и разновозрастные стадии веслоногих *Eucyclops serrulatus*.

Станция № 3 имела меньшее сходство (33%) со ст. 1 (рис. 8). Здесь видовая структура менялась. Над коловратками начинали преобладать ветвистоусые ракообразные. При сохранении доминирующей роли веслоногих ракообразных в общей численности (65%), в доминанты вместе с *Eu. serrulatus* включился пелагический вид *Bosmina longirostris*. Число видов ветвистоусых, увеличилось до 3 (донные *Alona rectangula* и *A. quadrangularis*). Число коловраток сократилось до 1 (*Enteroplea*

lacustris). Включение в субдоминанты *B. longirostris* привело к тому, что пространственный вектор распределения сообщества изменяется, отделяя данную станцию в отдельное «пятно».

В дальнейшем, у ст. № 4 (Остреево), число видов ветвистоусых увеличилось до 5, число видов веслоногих ракообразных — до 3. На порядок изменились общие численность и биомасса зоопланктона. Вплоть до Толоконцево метод многомерного векторного анализа показывал высокое сходство сообществ зоопланктона почти всего среднего и нижнего течений. Исключение составляло сообщество зоопланктона ст. № 5 (рис. 8).

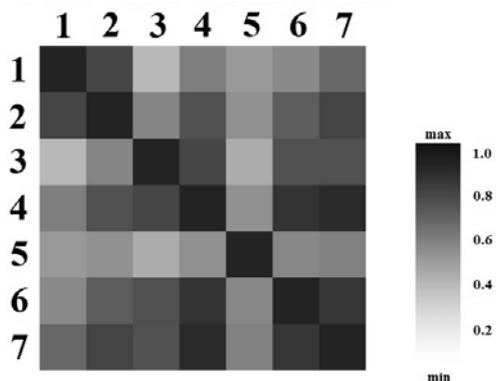


Рис. 8. Визуализация мер сходства пространственного размещения зоопланктона р. Линды по станциям отбора проб весной 2009 г.

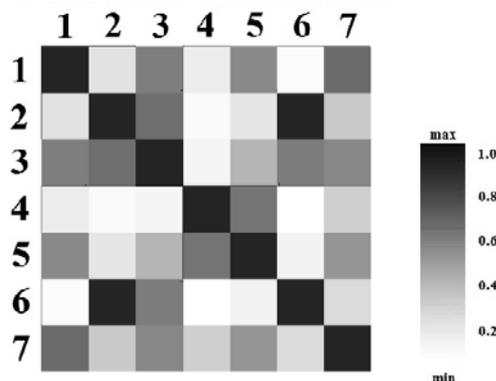


Рис. 9. Визуализация мер сходства векторов дискриминантных численностей зоопланктона р. Линды по станциям отбора проб летом 2009 г.

Таким образом, в период весеннего разлива р. Линда отдельные сообщества выделялись только в верховье реки. Причем они были обособлены друг от друга. Ближе к середине течения Линды границы между отдельными сообществами зоопланктона становятся «размытыми» на достаточно длинном протяжении. И лишь «вкраплениями» (участок Линда–Пустынь) они могут встречаться к периоду начала летней межени.

Летом картина изменилась (рис. 9). Здесь стало видно «мозаичное распределение» сообществ, что соответствует теории «динамики пятен» речных сообществ зоопланктона (Townsend, 1989).

Сменились доминанты по станциям. Если весной доминирующими формами являлись ювенильные стадии *Sopropoda*, то летом они преобладали по численности лишь на ст. № 1 (с. Зубово), на станциях № 2, 3 и 5 доминировали коловратки *Euchlanis dilatata*, на станциях № 3 и 4 — ветвистоусые ракообразные *Eurycercus lamellatus*, на ст. № 6 (Толоконцево) — ветвистоусый рачок *Chydorus sphaericus*. Это обусловлено увеличением видового богатства зоопланктонных организмов и разной выровненностью между ними.

Снижение скорости течения и, вследствие этого, обособление участков реки в период летней межени создавали условия для развития более разнотипных сообществ зоопланктона.

Осенью, вследствие осеннего паводка, в зоопланктонных сообществах снова наблюдалось перераспределение. В верхнем и среднем течении остались мозаично распределенные «пятна» зоопланктоценозов отдельных станций с доминированием ювенильных стадий *Sopropoda* (н.п. Зубово), *Eu. dilatata* (н.п. Плюхино) и *Pleuroxus trigonellus* (н.п. Тарасиха), а в нижнем течении сформировалось отдельное сообщество с доминантами *Acroperus harpae* и *Eurycercus lamellatus* (рис. 10).

С завершением периода летней межени, отдельные сообщества зоопланктона, что наблюдались в нижнем течении реки, подверглись перемешиванию и объединению в единое сообщество. В верхнем течении р. Линды наблюдалась обратная картина.

Итак, анализ сезонной динамики зоопланктона р. Линда с использованием многомерного векторного анализа показал, что на протяжении вегетационного сезона изменялись пространственное размещение и видовая структура планктонных сообществ. При этом в разные сезоны года на акватории р. Линда выделялись участки как со сходной видовой структурой, так и с мозаичной.

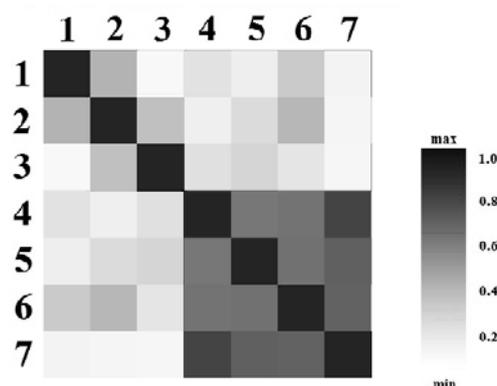


Рис. 10. Визуализация мер сходства пространственного размещения сообществ зоопланктона р. Линды по станциям отбора проб осенью 2009 г.

Список литературы

- Азовский А.И., Чертопруд М.В.* Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. С. 117–136.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. Сп–б.: Наука, 2000. 147 с.
- Богатов В.В.* Комбинированная концепция функционирования речных систем // Вестник ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.
- Богатов В.В.* Экология речных сообществ Дальнего Востока России: Автореф. дисс... д-ра биол. наук. Владивосток, 1993. 45 с.
- Богатов В.В.* Экология речных сообществ Российского Дальнего востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридко С.В.* Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Журн. общ. биологии. 1995, № 56(1). С. 59–70.
- Виноградов М.Е., Суханова И.Н.* Экосистемы пограничных фронтов антициклонального круговорота южной части Тихого океана // Морской и пресноводный планктон. Л. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1987. Т. 172. С. 83–106.
- Гиляров А.М.* Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85. № 3. С. 431–446.
- Голубков С.М.* Изменение пространственной и структурно–функциональной организации экологической систем водоемов разного типа под влиянием естественных и антропогенных факторов внешней среды // VIII Съезд Гидробиол. о-ва РАН. Тез. докл. Т. 1. Калининград, 2001. С. 5–6.
- Комулайнен С.Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финляндии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2004. 182 с.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 41 с.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Кудрин И.А., Ильин М.Ю., Шурганова Г.В., Тарбеев М.Л.* Видовая и пространственная структура зоопланктона малых рек–притоков Чебоксарского водохранилища // Биология внутренних вод: Материалы XV школы–конференции молодых ученых (Борок, 19–24 октября 2013 г). Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2013. С. 231–235.
- Лаврова Т.В.* Пространственная структура зоопланктона на акватории озерной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ, 2000. 17 с.
- Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 182 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Несис К.Н.* Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биол. океана: Т.2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 5–23.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Протасов А.А.* Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
- Розенберг Г.С.* Идеализированный объект и фундаментальные понятия современной экологии (с примерами из экологии растительности) // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 246–256.
- Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н.* Теоретическая и прикладная экология: Учебное пособие. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2004. 294 с.
- Сагайдачный А.Ю., Гиляров А.М., Матвеев В.Ф.* Исследование пространственного распределения зоопланктона методом главных компонент // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38. № 2. С. 218–227.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Федоров В.Д.* Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. Сов.–Амер. симпоз. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. С. 207–217.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: МГУ. 1980. 464 с.
- Черепеников В.В., Шурганова Г.В., Гелашвили Д.Б., Артельный Е.В.* Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Т. 6. № 2 (12). С. 328–333.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Ильин М.Ю., Черепеников В.В.* Характеристика пространственной и видовой структуры зоопланктона и оценка качества вод рек Кудьмы и Линды Нижегородской области // Вода: химия и экология. 2014. № 1(66). С. 28–35.
- Шурганова Г.В., Черепеников В.В.* Методы выделения и идентификации сообществ гидробионтов // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико–химического мониторинга. Часть VII: Учебное пособие под ред. проф. Д.Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2011. С. 121–155.
- Шурганова Г.В., Черепеников В.В., Тарбеев М.Л., Маслова Г.О.* Видовая структура зоопланктона р. Сережа Нижегородской области // Вестник ННГУ. 2012. № 3. С. 120 – 125.
- Hauer F.R., Stanford J.A.* Ecological responses of hydropsychid caddisflies to stream regulation // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1982. V. 39. P. 1235–1242.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415–427.
- Kimmel B.L., Groeger A.W.* Factor controlling primary production in lakes and reservoirs: a perspective // Proc. North Amer. Lake Management Soc. Washington. 1984. P. 277–281.

- Lohman K., Jones J.R., Perkins B.D.* Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in northern Ozark streams // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. № 49. P. 1198–1205.
- Margalef R.* Of reservoirs // *Verh. Jnt. Ver. Limnol.* 1975. V. 19. № 3. P. 1847–1848.
- Peterson C.G.* Response of benthic algal communities to natural physical disturbance // *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem.* London, 1996. P. 375–402.
- Ryder R.A.* Ecological heterogeneity between northtemperate reservoirs and glacial lake systems due to different succession rates and cultural uses// *Internat. Verein Theor. Und ang. Limnol. Verhand.* 1978. V. 20. P. 1568–1574.
- Sabater F., Vila P.B.* The hyporeic zone considered as an ecoton // *Oecologia aquatica.* 1991. V. 10. P. 35–43.
- Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 1989. V.8. № 1. P. 36–50.
- Underwood A.J.* What is a community? // *Patterns and Process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop, Berlin e.a.*, 1986. P. 351–367.
- Vannoote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E.* The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37. № 1. P. 130–137.
- Ward J.V., Stanford J.A.* The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of lotic ecosystems.* Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Science Publishers, 1983. P. 29–42.

SPATIAL STRUCTURE OF ZOOPLANKTON OF SMALL RIVERS IN NIZHNY NOVGOROD VOLGA REGION

G. V. Shurganova¹, V. V. Cherepennikov¹, M. L. Tarbeev², I. A. Kudrin¹, M. Yu. Ilyin¹

¹*Lobachevsky state university of Nizhny Novgorod, e-mail: shurganova@bio.unn.ru*

²*Nizhny Novgorod's laboratory of State Science Relation Institute of Lake & River Fishery (GosNIORCh)*

This paper presents the results of the selection and evaluation of the spatial configuration of zooplankton communities of small rivers in Nizhny Novgorod Volga region. The nature of changes of zooplankton species structure in "transitional" areas between discrete zooplankton communities was identified.

Keywords: zooplankton, spatial structure, small rivers, Nizhny Novgorod Volga region.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
<i>Болотов С.Э.</i> МЕТОДЫ СТАТИСТИКИ И ТЕОРИИ ХАОСА-САМООРГАНИЗАЦИИ В ОПИСАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА (на примере устьевой области притока равнинного водохранилища)	6
<i>Веницианов Е.В., Аджиев Г.В., Щеголькова Н.М.</i> ЗАГРЯЗНЕНИЕ И САМООЧИЩЕНИЕ МАЛЫХ РЕК: ПРОЦЕССЫ, МОНИТОРИНГ, ОХРАНА	23
<i>Ермохин М.В.</i> МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ФОРМИРУЕМЫХ ЖИВОТНЫМИ МЕЖДУ ВОДНЫМИ И НАЗЕМНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ В ДОЛИНАХ РЕК	42
<i>Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю.</i> СТРУКТУРА И ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛЫХ И СРЕДНИХ РЕК ЦЕНТРА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ	57
<i>Печенюк Е.В.</i> РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СРЕДНИХ И МАЛЫХ РЕК СЕВЕРО-ВОСТОКА ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ	83
<i>Семенов М.Ю., Зимник Е.А., Снытко В.А.</i> ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕЗОННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОД МАЛЫХ РЕК ДЛЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ ГИДРОГРАФА	91
<i>Царегородцева А.Г.</i> ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ МАЛЫХ РЕК ПАВЛОДАРСКОГО ПРИИРТЫШЬЯ	103
<i>Чертопруд М.В.</i> РАЗНООБРАЗИЕ РЕОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА	112
<i>Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Тарбеев М.Л., Кудрин И.А., Ильин М.Ю.</i> ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК НИЖЕГОРОДСКОГО ПОЛЖЬЯ	125

**ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК:
БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
ЭКОЛОГИЯ,
ОХРАНА**

Материалы лекций II-й Всероссийской школы-конференции

18 – 22 ноября 2014 г.

Том II

Подписано в печать 28.10.14. Формат 60x90 1/8.
Усл. печ. л. 17. Заказ № 1030. Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91.
тел. (4852) 98-27-05,
pechataet@bk.ru