

Чужекова Татьяна Александровна

Структурно-функциональные свойства сообществ макрозообентоса родниковых
ручьев бассейна Средней Волги

03.02.10 — гидробиология

автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2016

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии Биологического факультета Санкт-Петербургского Государственного университета

Научный руководитель:

Николай Владимирович Максимович профессор доктор биологических наук
зав. кафедрой ихтиологии и гидробиологии

Официальные оппоненты:

Крылов Александр Витальевич доктор биологических наук зав. Лаборатории
«Экологии водных беспозвоночных» ФГБУН Институт
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской
академии наук

Чертопруд Михаил Витальевич кандидат биологических наук, доцент кафедры
гидробиологии Биологического факультета МГУ им. М.В.
Ломоносова

Ведущая организация:

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт
Озероведения РАН**

Защита состоится 19.05.2016 в 13.00 часов на заседании диссертационного
совета Д.501.001.55 при Московском государственном университете имени М. В.
Ломоносова по адресу: 119899, Москва, Ленинские горы, дом 1, МГУ, корп. 12,
Биологический факультет, ауд. 389. Тел. +7(495)939-25-73, эл.почта:
dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова и на сайте
<http://www.bio.msu.ru/dissertations/view.php?ID=746>

Автореферат разослан « _____ » 2016 .

Ученый секретарь
диссертационного совета



кандидат биологических наук
Карташева Наталия Васильевна

Общая характеристика работы

Актуальность работы

В гидробиологических исследованиях континентальных водоемов внимание традиционно уделяется достаточно крупным водным объектам - озерам, рекам и водохранилищам. В то же время малые водотоки до последнего времени оказывались практически без внимания. При этом родники и родниковые ручьи составляют до 95% от общего числа постоянных водных объектов умеренной зоны [Allan, Castillo, 2007].

Своеобразие биотопов родниковых экосистем заключается в относительном постоянстве температурного режима и хороших кислородных условиях. Из-за небольшого объема водных масс водоемов кренали основная трансформация вещества и энергии в их экосистемах проходит исключительно через донные сообщества, в то время как планктонные организмы представлены лишь единичными особями. С другой стороны, небольшие размеры родниковых экосистем делают их уязвимыми по отношению к влиянию направленной и опосредованной деятельности человека.

В последние десятилетия подробные исследования сообществ кренали были выполнены в Западной Европе, США, Новой Зеландии [Erman, 2002; Gerecke и др., 2011; Gray, 2005]. Рост интереса к изучению водоемов кренали обусловлен не только их широкой представленностью в ландшафтах, но и тем, что структурно-функциональные свойства их экосистем интегрируют в себе процессы, происходящие одновременно и в подземных и поверхностных водах и в наземных экосистемах, что позволяет рассматривать их как экотоны. Такие условия обуславливают высокое видовое разнообразие беспозвоночных и быструю реакцию сообществ водоемов кренали на изменение условий среды.

В бассейне Средней Волги из-за развития карстовых форм рельефа родники и родниковые ручьи являются одним из наиболее обычных элементов ландшафта, как на особо охраняемых, так и урбанизированных территориях, а их общее число достигает почти 9000 [Папченков, 2008].

Основная идея данной работы – проведение комплексного исследования гидробиологического режима водоемов кренали как модельных объектов для выявления закономерных черт биоразнообразия и функционирования их экосистем в естественных и антропогенных градиентах биотопов относительно крупной территории.

Цель работы - исследование организации сообществ макробентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги.

В **задачи** работы входило изучение:

- структуры сообществ макробентоса;
- межгодовой динамики структуры сообществ макробентоса;
- биоиндикационных свойств сообществ макробентоса;
- продукционных показателей сообществ макробентоса,
- свойства биотопов кренали бассейна Средней Волги.

Положения, выносимые на защиту:

1. Доля кренофильных форм по численности в сообществах не одинакова и варьирует под влиянием абиотических и антропогенных фактов.
2. Макрозообентос кренали характеризуется относительно высокой биомассой по сравнению с сообществами малых рек бассейна Средней Волги.
3. Характерной чертой организации сообществ кренали бассейна Средней Волги является стабильность биомассы и продукции хищного зообентоса, как в естественных, так и в антропогенно-нарушенных биотопах. При этом соотношение величин продукции хищников к продукции собирателей, а также продукции измельчителей к продукции собирателей снижаются при возрастании антропогенной нагрузки.

Научная новизна и теоретическая значимость работы

Проведенные исследования значительно дополнили современные знания о таксономическом разнообразии бентофауны родников бассейна Средней Волги. Впервые составлены списки донных беспозвоночных родников и родниковых ручьев г. Жигулевска, национальных парков «Самарская Лука», «Хвалынский»,

«Бузулукский бор», курортов «Сергиевские минеральные воды» и «Ундоровские минеральные воды». Выявлена таксономическая и трофическая структура донных сообществ и их продукционные характеристики при различной антропогенной нагрузке. Описаны стадии восстановительной сукцессии в родниках урбанизированных территорий. Рассчитаны индивидуальные индексы сапробности для 135 видов донных беспозвоночных.

Практическая значимость

Таксономические списки макрозообентоса включены в летописи природы национальных парков «Самарская Лука», «Хвалынский», «Бузулукский бор» и базу данных информационно-аналитической системы «Особо охраняемые природные территории России» (<http://oopt.aari.ru>). Результаты исследования могут использоваться для биоиндикации при проведении экологического мониторинга пресных вод и природоохранных мероприятий на территории Европейской части России. Полученные данные могут применяться при проведении курсов «Гидробиология континентальных вод», «Региональная гидробиология», «Биогеография», «Функционирование водных экосистем».

Апробация работы

Материалы, вошедшие в диссертацию, были представлены на 15 конференциях, в том числе региональной молодежной научной конференции «Экологическая школа в г. Петергофе – наукограде Российской Федерации», (СПб, 2007, 2008, 2009), Международной школе-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2007, 2013); Всеросс. школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008, 2014), Всеросс. конференции с международным участием, посвященной 70-летию кафедры зоологии и экологии ГОУ ВПО «Вологодский государственный педагогический университет» и 35-летию Вологодской лаборатории – филиала ФГНУ «ГОСНИИОРХ» (Вологда, 2008); научной конференции «Актуальные проблемы ООПТ» (Жигулёвск, 2009); Всеросс. конференции с международным участием «Экология малых рек в XXI веке» (Тольятти, 2011); XIII научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (СПб, 2011); международных

конференциях «Zoocenosis» (Днепропетровск, 2009), «Экология беспозвоночных» (Борок, 2010), Pontus Euxinus (Севастополь, 2011), Joint Aquatic Sciences Meeting (Portland, 2014), Kaamos Symposium (Oulu, 2014).

Публикации по теме диссертации

Материалы диссертации отражены в 21 публикациях с 2007 по 2015 год, из них 5 статей. В журналах списка ВАК вышли 3 статьи.

Структура и объём диссертации

Диссертация изложена на 241 странице (с учетом приложений) и состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, 5 глав результатов, выводов и приложений. Работа содержит - 23 таблиц и 88 рисунков. В библиографическом списке 300 источников, из них 156 на иностранном языке.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю проф. зав. кафедрой ихтиологии и гидробиологии д.б.н. Н.В. Максимовичу; людям помогавшими ценными советами и замечаниями на разных этапах Н.В. Поляковой, к.б.н. Е.А. Новиковой, к.б.н. П.П. Стрелкову, д.б.н. Анцулевичу А.Е., к.б.н. Е.В. Балускиной, д.б.н. С.М. Голубкову; людям способствовавших выполнению работы на разных этапах: за разрешение проведения полевых сборов на ООПТ - А.Е. Губернаторову (НП «Самарская Лука»), Г.Ф. Сулеймановой (НП «Хвалынский»), Г.И. Струговой (НП «Бузукский бор»); за помощь в сборе материала своей семье А.С. Чужекову, Н.М. Чужековой, С.А. Чужекову, В.В. Ясинскому и друзьям - М.В. Полетаевой, М.И. Плещёву, А.А. Афанасьевой, А.Г. Журавлевой, Н.Н. Ворожейкиной, К.Г. Рубан, Ю.А. Яшиной, Е.М. Майорову, С.В. Литовкину, Н.Д. Мингазову, С.В. Баранову; за консультации по отдельным таксономическим группам - Н.Ю. Филимонову, М.О. Сону, И.Г. Циплёнкиной, В.Г. Дядичко, А.С. Сажневу, М.А. Грандовой, А.А. Пржиборо, Н.А. Березиной, а также за общие консультации на ранних этапах исследования А.И. Старкову и Е.А. Мовчан; за моральную поддержку своим друзьям Д.А. Двирнику, Е.В. Рыбкиной, Ю.Ю. Тамберг, М.В. Суслову и всей семье Шатских.

Глава 1. Обзор литературы

Глава состоит из 6 подразделов, в которых рассматриваются общая географическая характеристика региона исследования, общая терминология и классификации, методы сборы макрозообентоса в родниковых местообитаниях, история исследования родников Поволжья.

Глава 2. Материал и методы исследований

Материалом исследования послужили пробы макрозообентоса, собранные с 2005 по 2012 год на территории бассейна Средней Волги в 6 основных районах исследования: 1) г. Жигулевск и национальный парк «Самарская Лука» (Самарская область), где изучалась сезонная (2007, 2009 г.) и многолетняя динамика (2006-2011 гг.); 2) НП «Хвалынский», Саратовская область (2010 г.) 3) НП «Бузулукский бор», Оренбургская область (2010 г.); 4) Сергиевский р-н Самарской области, включая курорт «Сергиевские минеральные воды» (2011 г.); 5) окрестности г. Казани, Татарстан (2012 г.); 6) курорт «Ундоровские минеральные воды», Ульяновская область (2012 г.). Зообентос отбирали зубчатым водолазным дночерпателем Грузова с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$ (2006-2009 гг.), модифицированным дночерпателем типа «Surber» площадью $1/100 \text{ м}^2$ (2009-2012), скребком шириной 25 см (2009-2012 гг.). На каждой станции определялись скорость течения, расход воды, характер грунта. Отобрано 907 проб, из них 854 количественных. Пробы фиксировали 4% раствором формалина или 70% этанолом. Пробы просматривали целиком под биноклем МБС-10 и микроскопом Микмед-1 В. Взвешивание организмов проводили на электронных весах Adventurer OHAUS (0,0001 г). Содержание органического вещества в грунте определялось сжиганием в муфельной печи. Уровень антропогенной нагрузки (АН) на ценозы ручьев определялся по их местоположению: высокая (город, трасса), умеренная (поселок, поле, курорт), низкая (национальный парк).

Для выявления комплексов доминирующих видов рассчитывали модифицированный индекс плотности Арнольди [Шитиков, Розенберг, Зинченко,

2003; Щербина 2009] по формуле: $A = \sqrt[3]{PN\%B\%}$, где P – встречаемость, доля организмов по численности N% и биомассе B%.

Для анализа структуры сообщества использовали индекс Шеннона (H), параметр организации системы Фон Ферстера - $F=1-H/H_{\max}$. Для оценки вклада отдельных таксономических и экологических групп использовались олигохетный индекс Пареле (D_1), хирономидный индекс Балушкиной (Kch), ЕРТ-индекс (доля Ephemeroptera+Plecoptera+Trichoptera), доля кренофилов по численности (Кф%). Названия функционально-трофических групп даны согласно классификации К.В. Камминса [Cummins, 1973], принадлежность беспозвоночных к которым дана согласно базе Asterics 3.31. Продукция насекомых рассчитана с помощью Р/В-коэффициентов с учетом среднегодовой температуры [Голубков, 2000], Р/В-коэффициенты таксонов не-насекомых взяты из работ по водотокам с близким температурным режимом [Mortensen, 1982; Buffagni, Comin, 2000; Holopainen, Jónasson, 1983 и др.]. Траты на обмен оценивались по коэффициентам скорости потребления кислорода [Алимов, Богатов, Голубков, 2013]. Сапробиологическая оценка сообществ макрозообентоса проводилась по индексу Панти-Букк (S) в модификации Сладечека с учетом сапробных валентностей, рассчитанных для Европейской части России. Сапробные характеристики новых индикаторных видов вычислялись по формуле, предложенной П.Я. Цимдиным [Цимдинь, 1979 по Щитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]. Кластерный анализ проводился с использованием расстояний Эвклида и расстояния Брея-Куртиса. Для расчетов использовались программы MS Excel, Biodiversity Pro, Statistica 7, PAST 2.18.

Глава 3. Обзор таксономического состава макрозообентоса родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги

Таксономический состав макрозообентоса родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги достаточно разнообразен. В родниках обнаружены 447 таксонов ранга вида и выше, что составляет 20-25% от всего списка таксонов, известного для бассейна Волги по различным оценкам (Рисунок 1). Число видов на пробу обычно составляет от 8 до 13. При многолетних наблюдениях число видов, найденных в одном родниковом ручье, составляет от 90 до 120, что

сопоставимо с данными, указанным для малых рек региона. Максимальное число видов отмечено для Diptera – 230, Coleoptera – 61, Trichoptera – 36, Oligochaeta – 22 и Gastropoda – 20. Наиболее разнообразно представлено семейство Chironomidae – 107 видов, из которых 35 (преимущественно кренофильные и холодноводные формы) впервые отмечены для региона. Однако, вклад подсемейств хирономид более характерен для водотоков с замедленным течением (Chironominae – 42,0%, Orthoclaadiinae – 29,1%, Tanypodinae – 19,6%, Diamesinae – 6,5%, Prodiamesinae – 2,8%), нежели для родников, где на долю Orthoclaadiinae обычно приходится до 70% от общего числа видов Chironomidae.

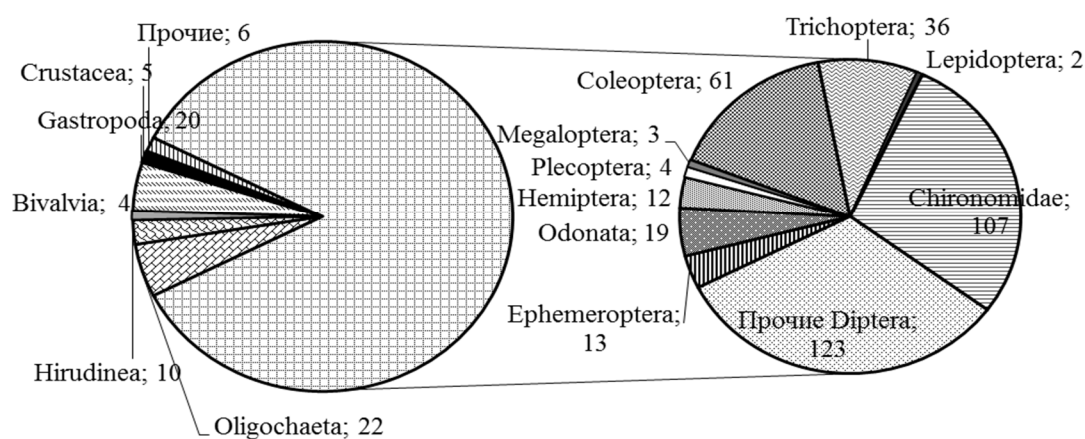


Рисунок 1 Таксономический состав макробеспозвоночных родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги.

В связи с тем, что большинство исследованных водных объектов имеют невысокие скорости течения (ниже 0,25-0,30 м/с), в зообентосе в равных пропорции представлены лимнофильные, лимно-реофильные и кренофильные формы (приблизительно по 20% от общего числа найденных таксонов), вклад реофильных форм и убиквистов составляет 8 и 13%, соответственно.

Глава 4. Родниковые сообщества бассейна средней Волги: классификация, структурные характеристики и условия формирования

Величины обилия сообществ в исследованных родниках и ручьях обычно определяют 3-5 видов со сходными экологическими характеристиками, при этом

только 11% видов хотя бы раз выступали в роли доминантов (индекс Арнольди >15). Сходные варианты сообществ могут формироваться в ручьях, географически удаленных друг от друга. Виды, являющиеся доминантами в одних сообществах, часто оказываются в составе субдоминантов в других. Состав субдоминантов оказывается более стабилен на родовом уровне, чем на видовом, поскольку одни виды могут заменяться другими, входящими в ту же функционально-трофическую группу. По составу доминирующих форм макрозообентоса были выявлены 15 наиболее распространенных сообществ, что подтверждено результатами кластерного анализа (далее нумерация сообществ приведена согласно их расположению в дендрограмме при проведении кластерного анализа на основе доминирующих родов с использованием расстояния Брея-Куртиса).

1. Сообщество *Pseudodiamesa* – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* – *Tanytarsini* формируется преимущественно в ручьях глубиной 3–5 см, расходом воды $1,8 \pm 0,2$ л/с и диапазоном скоростей течения 0,12–0,25 м/с обычно в условиях низкой и умеренной антропогенной нагрузки (АН).

2. Сообщество *Chaetocladius* spp. Состав субдоминантов варьирует в зависимости от субстрата. На гравийно-галечных субстратах при скорости течения 0,25 м/с *Chaetocladius* gr. *piger* – *Eiseniella tetraedra* (при высокой АН) и *Chaetocladius* gr. *acuticornis* – *Pseudodiamesa* spp. – *Gammarus lacustris* (при низкой и умеренной АН); на мягких грунтах при скоростях течения ниже 0,1 м/с *Chaetocladius* gr. *piger* – *Orthetrum cancellatum* – *Procladius* spp..

3. Сообщество *Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula* формируется в ручьях глубиной 2–6 см и расходом воды $1,4 \pm 0,5$ л/с при скоростях течения $0,12 \pm 0,03$ м/с в родниках со слабой АН на различных субстратах (гравий, листовая опад).

4. Сообщество *Tipula* spp. формируется в гелокренах и по урезу воды в реокренах со средним расходом воды $18,1 \pm 8,7$ л/с и со скоростью течения $0,07 \pm 0,02$ м/с, преимущественно на заиленных песках и обводненной почве.

5. Сообщество *Pisidium* spp. формируется при различных условиях как в гелокренах и по урезу воды, так и в реокренах со средним расходом воды $11,1 \pm 4,4$ л/с, средней скоростью течения $0,15 \pm 0,03$ м/с. Состав субдоминантов варьирует в зависимости от скорости течения и субстрата: в гелокренах и по урезу воды *Eloeophila maculata*, *Eloeophila mundata*, *Tipula* spp.; на смешанных субстратах с присутствием листового опада – ручейники сем. Limnephilidae (рода *Anabolia*, *Chaetopteryx*, *Halesus*, *Limnephilus*); на заиленных песках – *Prodiamesa olivacea* – *Dicranota bimaculata*; на твердых субстратах (камни, гравий, погруженные ветки) при скоростях течения выше 0,25 м/с – *Hydropsyche angustipennis*.

6. Сообщество *Elodes* – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii* формируется в реокренах с низкой и умеренной антропогенной нагрузкой, средним расходом воды $9,6 \pm 4,3$ л/с и скоростью течения $0,15 \pm 0,03$ м/с на смешанных субстратах (ил, листовой опад).

7. Сообщество *Dicranota bimaculata* – *Tipula* – Tubificidae varia формируется на илах по урезу воды и в родниковых ручьях с расходом воды 1-2 л/с и скоростях течения 0,05–0,1 м/с.

8. Сообщества *Baetis rhodani* с различными ко-доминантами формируются в водотоках 1-3 порядков при средней скорости течения $0,26 \pm 0,02$ м/с.

9. Сообщества с доминированием малощетинковых червей семейства Tubificidae (*Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*) формируется в родниках и родниковых ручьях, подверженных сильной АН, в широком диапазоне условий: при расходе воды от 1,5 до 180 л/с, скоростях течения 0,01–0,25 м/с, на всех возможных субстратах (ил, гравий, заиленный песок, глина).

10. Сообщества с доминированием *Chironomus* spp. Формируются при выраженной антропогенной нагрузке в широком диапазоне условий: при расходе воды от 1 до 150 л/с, скоростях течения от 0,01 до 0,2 м/с, преимущественно на мягких грунтах (илы, заиленные пески, гравийные грунты с листовым опадом).

11. Сообщества с доминированием *Prodiamesa olivacea* развиваются на илах и заиленных песках с содержанием органического вещества в грунте 4–7% при расходе воды от 0,4 до 26,7 л/с при скоростях течения от 0,01 до 0,22 м/с.

12. Сообщества с доминированием *Radix labiata* – *Physella acuta* – Chironominae в родниковых ручьях с разной АН - на илах и заиленных песках при расходе воды от 0,4 до 328 л/с и средней скорости течения $0,19 \pm 0,05$ м.

13. Сообщества с доминированием *Galba truncatula* - при расходе воды $1,1 \pm 0,5$ л/с. Состав субдоминантов варьирует в зависимости от субстрата: в реокренах на илах и обводнённой почве - *Thienemannia gracilis*; в лимнокренах в зарослях макрофитов - *Odontomyia tigrina*, *Stratiomys longicornis*.

14. Сообщество *Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus* отмечено на погруженных корнях и ветках в единственном ручье (руч. Черталык) с расходом воды 327 ± 30 л/с при скорости течения $0,4 \pm 0,05$ м/с в условиях низкой антропогенной нагрузки.

15. Сообщества с доминированием личинок сем. Syrphidae формируется в сероводородных источниках на илах и камнях.

Все сообщества можно объединить в 4 группы в зависимости условий формирования и экологических характеристик доминирующих форм:

- Собственно кренофильные сообщества (№ 1-7, 13) сходные с известными из реокренов и гелокренов других регионов.

- Лимно-реофильные и реофильные сообщества (№ 8, 14), сходные с таковыми, известными из малых рек.

- Сообщества нарушенных местообитаний (№ 9-12), формирующиеся в водоемах различного типа при антропогенной нагрузке и соответствующие β-мезо- (№11, 12) и α-мезо- и полисапробной зонам (№9-10).

- Специфические сообщества серных источников № 15.

Кренофильные сообщества

Основу обилия формируют кренофильные и оксифильные формы. Наибольшей встречаемостью обладают: *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*, *P.* gr. *branickii*, *Dicranota bimaculata*, *Prodiamesa olivacea*, *Chaetocladius* gr. *piger*, *Ch.* gr. *acuticornis*, *Ch.* gr. *acuticornis*, *Tanytarsus* spp., *Micropsectra* gr. *junci*,

Plectrocnemia conspersa, *Nemurella pictetii*, *Nemoura cinerea*, *Tipula* spp. *Eiseniella tetraedra*, *Pisidium* spp., *Elodes* spp., *Galba truncatula*. Доля кренофилов по численности превышает 40%. По показателям биотических индексов (индексы Пантле-Букк, Балушкиной, Пареле) состав сообществ соответствует олигосапробной зоне. Численность макрозообентоса варьирует в широких пределах от 0,1 до 95 тыс. экз./м², но в среднем близка к 2 тыс. экз./м². Биомасса в 70% случаев варьирует от 10 до 35 г/м² и в среднем составляла 29±3 г/м², что соответствует эвтрофному уровню по классификации С.П. Китаева.

Лимно-реофильные и реофильные сообщества

По своему таксономическому составу они близки к сообществам малых рек, формируемых при сходных условиях. Основу сообщества составляют оксифильные формы и формы, индифферентные к скорости течения. Наибольший вклад в формирование структуры сообществ вносят *Cnephia* sp., *Baetis rhodani*, *Dicranota bimaculata*, *Atherix ibis*, *Eukiefferiella gracei*, *Hydropsyche angustipennis*, *Anabolia laevis*, *Halesus* spp., *Glossiphonia* spp. По показателям биотических индексов (индексы Пантле-Букк, Балушкиной, Пареле) состав сообществ соответствует олигосапробной зоне. Для этих сообществ характерна наиболее высокая доля Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera от 42 до 100%. Средние показатели обилия составляют 1,3±0,6 тыс. экз./м² и 18±6 г/м².

Сообщества нарушенных местообитаний

Величины обилия преимущественно определяются видами с широкой экологической валентностью – *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Chironomus* spp., *Radix* spp., *Psectrotanypus varius*, *Helobdella stagnalis*, *Dina lineata*, при этом из оксифильных и кренофильных форм были обычны *Prodiamesa olivacea*, *Macropelopia nebulosa*, *Pisidium personatum*. В пределах этой группы сообществ выделяются подгруппы, характерные для α-мезосапробной зоны (доля кренофилов обычно не превышает 5%) и для β-мезосапробной зоны (доля кренофилов 12±5%), при этом в разные годы они могут формироваться последовательно на одних и тех же участках. Показатели обилия

варьируют в широких пределах от 0,3 до 120 тыс. экз./м² и от 2 до 1000 г/м² со средними значениями $8,0 \pm 1,2$ тыс. экз./м² и 27 ± 4 г/м².

Сообщества сероводородных источников

Сообщества состоят из личинок *Stratiomys longicornis*, *Eristalinus* sp., *Eristalis* sp., *Helophilus pendulus*, *Dichaeta caudata*, толерантных к низкому содержанию кислорода в воде. Специфику сообществ сероводородных источников подчёркивает отсутствие не только кренофильных форм, но даже типично пресноводных. Для сообщества характерны очень низкая численность $0,3 \pm 0,1$ тыс. экз./м² и относительно высокая биомасса 38 ± 16 г/м².

Сравнительная характеристика структурных показателей сообществ макрозообентоса родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги

Сообщества макрозообентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги характеризуются высоким таксономическим разнообразием, но при этом многие виды имеют низкую встречаемость. Обычно основу сообщества составляют 2-5 видов со сходными экологическими характеристиками, определяющие до 70–90% величин обилия. Наибольшая средняя численность характерна для сообществ нарушенных местообитаний. Как сообщества, так и группы сообществ достоверно не отличаются по биомассе, средние значения которой, близки к 30 г/м², что соответствует эвтрофным водоемам. При увеличении АН от низкой к умеренной и от умеренной к высокой доля кренофильных форм в сообществе снижалась в 1,5-2 раза. В отдельных случаях наблюдалось полное выпадение видов Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и даже кренофильных Diptera.

Глава 5. Трофическая структура и продукция сообществ макрозообентоса

Известно, что в водотоках 1-3 порядков преобладает аллохтонное органическое вещество, способствующее формированию детритных пищевых цепей, доминированию собирателей и измельчителей в сообществах макробеспозвоночных [Allan, Castillo, 2007; Vannote и др., 1980]. В данной главе рассматривается вклад различных трофических групп в структуру сообщества и их продукционные показатели.

Таблица 1 Характеристики сообществ макрозообентоса бассейна Средней Волги

Группа сообществ	Кф								Лрф –Рф		НМ				H ₂ S
Номер сообщества	1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Общее число видов	145	189	23	63	83	54	28	16	154	2	174	88	163	67	7
Среднее число видов в пробе	10±1	8±1	9±1	7±1	13±2	13±2	6±2	5±2	10±1	2±0	5±1	6±1	7±1	9±1	3±1
Численность, тыс. экз./м ²	5,4±0,9	4,7±0,7	1,3±0,7	2,0±0,7	2,1±0,6	1,9±0,9	0,9±0,3	0,6±0,2	1,9±0,3	0,3±0,2	20,5±7,4	14,2±3,9	2,7±0,3	1,4±0,3	0,3±0,1
Биомасса, г/м ²	35±6	32±5	20±9	20±6	21±6	20±8	11±5	24±5	16±7	22±17	26±6	47±14	29±8	11±4	38±16
ЕРТ %	6±2	<2	38±20	3±2	11±4	18±5	13±8	9±8	42±9	100	<0,2	<0,2	2±1	5±4	–
Доля кренофилов Кф%	56±4	47±2	41±16	22±6	52±6	39±8	54±14	52±17	18±3	—	<1,5	5±1	13±1	13±5	–
Индекс сапробности S	1,3±0,1	1,0±0,2	1,0±0,3	0,7±0,2	0,6±0,1	0,7±0,2	0,4±0,1	1,2±0,4	1,0±0,1	0,9±0,2	3,0±0,1	2,7±0,2	1,9±0,2	1,6±0,3	H ₂ S
Индекс Балушкиной Kch	0,8±0,2	1,3±0,2	4,1±3,7	6,1±1,2	2,1±1	5,8±1,7	3,3±3,2	0,10±0,05	5,7±0,5	—	7,5±0,7	5,6±0,3	2,3±0,3	4,5±1,6	—
Олигохетный индекс D1	4±1	13 ±1	–	16±5	3±1	3±2	5±4	4±2	7±1	—	90±4	16±3	16±2	7±4	—
Индекс Шеннона H _{числ}	2,2	2,1	2,8	2,3	2,8	3,3	2	1,5	2,6	0,9	1,5	1,4	1,9	2,4	1
Параметр Фон Ферстера Fn	0,27	0,27	0,2	0,17	0,23	0,09	0,1	0,27	0,24	0,09	0,39	0,5	0,22	0,24	0,14
Р _{соскребателей} Г/м ² год ⁻¹	30±10	53±15	15±10	3±2	10±4	11±7	2±1	9±6	10±3	21±15	7±2	121±56	22±12	8±3	47±30
Р _{измельчителей} Г/м ² год ⁻¹	25±8	23±8	32±15	43±19	25±8	36±15	28±15	3±2	11±4	112±86	4±1	8±3	15±11	10±4	12±12
Р _{собирателей} Г/м ² год ⁻¹	172±45	169±43	25±15	31±13	21±7	38±15	12±7	8±5	73±60	—	127±27	328±138	133±38	24±5	167±119
Р _{фильтраторов} Г/м ² год ⁻¹	11±4	21±16	2±1	13±12	13±5	8±7	0±0	3±3	10±5	—	15±4	173±82	44±20	2±1	15±9
Р _{хищников} Г/м ² год ⁻¹	51±10	48±12	22±10	37±16	19±7	36±13	29±19	3±3	32±14	37±28	20±6	43±15	61±30	37±25	55±41
Р _{суммарная беспозвоночных} Г/м ² год ⁻¹	291±58	315±65	96±43	126±47	87±22	129±47	71±36	27±19	139±79	170±130	173±33	675±281	277±78	82±35	300±205
Р _{сообщества} Г/м ² год ⁻¹	206±49	223±68	54±31	56±46	49±14	63±27	15±13	22±16	82±61	103±81	136±27	596±275	167±65	14±13	209±147
Р/В сообщества	5,2±0,8	5,3±1,1	1,1±0,8	2,8±1	1,9±0,6	2,1±0,9	0,6±0,5	0,8±0,1	2,2±1,2	4,5±0,2	5,7±0,8	8,8±2,1	6±1,5	5,1±3,8	3,8±1,7

Примечание: Кф – кренофильные сообщества, Лрф-Рф – лимно-реофильные и реофильные, НМ – нарушенных местообитаний, H₂S – сообщества сероводородных источников

Кренофильные сообщества

Основными функционально-трофическими группами в кренофильных сообществах являются собиратели, продукция которых достигает $85 \pm 25 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, хищники ($43 \pm 6 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$), измельчители ($26 \pm 4 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$) и соскребатели ($28 \pm 10 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$). Преобладание в продукции именно этих групп соответствует наиболее распространенному варианту согласно концепция речного континуума [Vannote и др., 1980]. Основной вклад в продукцию вносят представители двукрылых (сем. Chironomidae, Tipulidae, Pedicidae, Stratiomyidae) и ручейников (сем. Polycentropidae, Limnephilidae, Hydropsychidae). Незначительный вклад в продукцию двустворчатых моллюсков рода *Pisidium*, обычных для родниковых сообществ, связан с их низкими скоростями роста. Вторичная продукция кренофильных сообществ варьирует от 15 ± 13 до $223 \pm 68 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, а Р/В-коэффициент сообщества составлял $4,2 \pm 0,6$. Соотношение функционально-трофических групп и продукционные характеристики вполне обычны для водных объектов такого типа из других регионов.

Лимно-реофильные и реофильные сообщества

Сообщества, вошедшие в эту группу, отличались по составу доминирующих функционально-трофических групп. В сообществах с доминированием *Baetis rhodani* преобладают хищники и собиратели, дающие в сумме 70% биомассы и продукции), вклад других составляет по 10%. В сообществе *Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus* преобладают измельчители и хищники. Средние показатели продукции хищников составляют $44 \pm 19 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ и собирателей $27 \pm 14 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Несмотря на то, что поденки обладают высокой встречаемостью в сообществах этой группы, их вклад в продукцию был незначительным. Основной вклад в продукцию сообществ вносят представители личинки Chironomidae и ручейников сем. Hydropsychidae и Limnephilidae. Вклад поденок в продукцию незначителен, несмотря на их высокую встречаемость. В целом вторичная продукция сообществ составляет $109 \pm 38 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, а Р/В-коэффициент $2,8 \pm 0,6$.

Сообщества нарушенных местообитаний

В сообществах этой группы основной вклад в показатели обилия и продукции (40-70%) вносят собиратели, представленные преимущественно личинками Chironomidae – *Chironomus* spp., *Procladius* olivacea, малощетинковыми червями сем. Tubificidae и моллюсками родов *Lymnaea* и *Physella*. Значения продукции основных функционально-трофических групп составляют для собирателей - 151 ± 35 г/м²год⁻¹, хищников - 43 ± 11 г/м²год⁻¹, фильтраторов - 4 ± 20 г/м²год⁻¹. Вторичная продукция сообществ составляет от 14 ± 13 до 596 ± 275 г/м²год⁻¹, а Р/В-коэффициент – $6,5 \pm 0,7$. Соотношение функционально-трофических групп характерно для водоемов с мягкими грунтами и замедленным течением.

Сообщества сероводородных источников

Основной функционально-трофической группой являются собиратели, на долю которых приходится до 90% численности и 50% продукции и биомассы. Суммарная продукция сообщества 300 ± 205 г/м²год⁻¹ полностью сформирована представителями отряда Diptera. Рацион хищников составляет до $30 \pm 22\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества 209 ± 147 г/м²год⁻¹. Р/В-коэффициент сообщества составляет $3,8 \pm 1,7$.

Сравнительная характеристика трофической структуры и продукционных показателей групп сообществ

Средние величины общей продукции исследованных нами сообществ варьируют в широких пределах от 27 ± 19 до 675 ± 281 г/м²год⁻¹, но в большинстве случаев оказываются в диапазоне от 130 до 200 г/м²год⁻¹. Полученные результаты вполне соответствуют утверждению Дж. Аллана, что суммарная продукция беспозвоночных в ручьях обычно не превышает 250 г/м²год⁻¹ сырого веса и в большинстве случаев варьирует от 50 до 150 г/м²год⁻¹ [Allan, Castillo, 2007; Wallace, Eggert, 2009]. Наиболее высокие средние показатели суммарной продукции беспозвоночных отмечены для группы сообществ нарушенных местообитаний – 293 ± 69 г/м²год⁻¹, наиболее низкие для лимно-реофильных и реофильных – 109 ± 37 г/м²год⁻¹, величины продукции других групп сообществ

достоверно не отличаются и занимают промежуточное положение. Абсолютные значения продукции отдельных функционально-трофических групп, например, собирателей отличаются в 2-7 раз, в то время как относительные величины изменяются не более чем в 1,5-3 раза между группами сообществ (Рисунок 2). Продукция хищного бентоса составляет $50 \pm 4 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ во всех группах сообществ, хотя относительная доля может отличаться в 2 раза. На долю рациона хищного бентоса приходится от 20 до 100% продукции макробеспозвоночных. Таким образом, вторичная продукция большинства сообществ составляет от 50 до 150 $\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$.

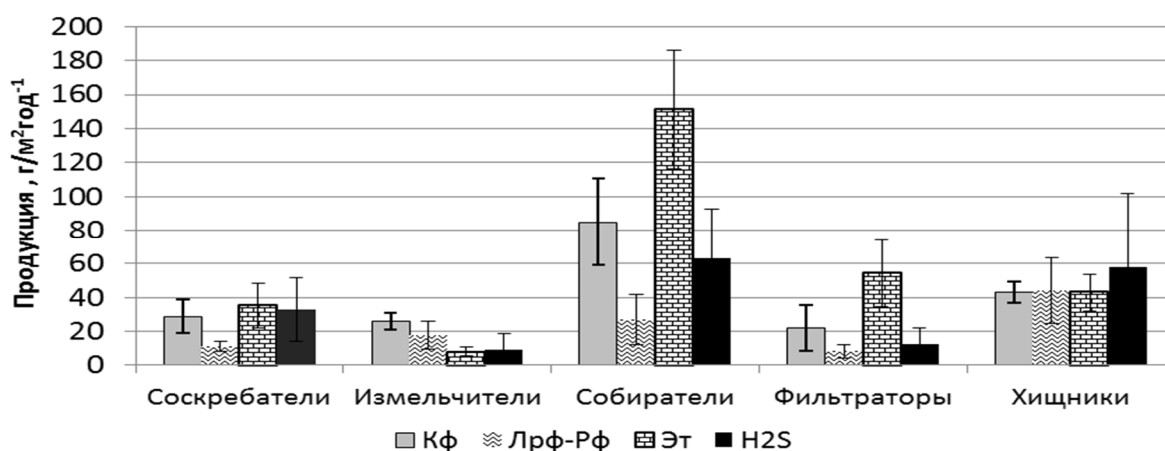


Рисунок 2 Средние значения продукции функционально-трофических групп в различных группах сообществ.

При низкой и умеренной АН соотношение продукции функционально-трофических групп достоверно не отличается (отношение вторичной продукции сообщества к биомассе сообществ составляло $3,6 \pm 0,4$ и $3,3 \pm 0,3$). При высокой АН возрастает отношение вторичной продукции сообщества к биомассе до $6,9 \pm 0,9$, при этом доля собирателей увеличивается (при этом абсолютные величины возрастали в 3-4 раза), и снижается доля соскребателей и хищников (абсолютные величины не изменялись).

Глава 6. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса родниковых ручьев

Поскольку в литературе мало данных о межгодовых изменениях сообществ макрозообентоса и возможности направленных сукцессий в родниковых ручьях, этот вопрос остается открытым и представляет интерес для изучения.

Рассмотрение многолетней динамики структуры макрозообентоса на территории г. Жигулевска и его окрестностей показало неоднородность в прохождении межгодовых изменений. Асинхронность в изменении состава доминантов отмечена не только между ручьями, но и на разных субстратах внутри одного ручья. Все рассмотренные изменения структуры сообществ могут быть уложены в общую схему (Рисунок 3), поскольку совокупность внешних факторов и внутренних процессов может направить сукцессию в любом из рассмотренных направлений: (ДОВ) группа изменений связана с динамикой содержания органического вещества в грунте, вторая (ДП) – с экспансией вида во все возможные субстраты при расселении из «рефугиума», третья (ПВ) – с пересыханием водотока, четвертую (УС) группу формировали водотоки национального парка с относительно стабильной структурой сообществ.

При отсутствии дополнительного органического воздействия (регулярное поступление сточных вод) в сообществах родниковых ручьев начинают преобладать оксифильные формы и структура сообществ становится близка к таковой при низкой и умеренной антропогенной нагрузке. На основе полученных многолетних данных о составе макрозообентоса выявлены стадии восстановительной сукцессии:

- ранние стадии сукцессии: «*Tubifex tubifex* – *Limnodrilus* spp.», «*Chironomus* spp.». Превалируют эврибионтные формы с высокими показателями обилия (до 600 г/м²), кренофильные формы отсутствуют.

- средние стадии сукцессии: “*Chironomus* ssp. – *Prodiamesa olivacea*” – “*Prodiamesa olivacea*” – “*Prodiamesa olivacea* – *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*”. Эврибионтные формы сменяются оксифильными, и величины обилия варьируют в обычных для родниковых ручьев пределах, возрастает доля кренофилов.

- поздняя стадия сукцессии: “*Pseudodiamesa* spp.”. Обычно не формируется в условиях высокой антропогенной нагрузки, состав доминирующих форм обычен для кренофильных сообществ.

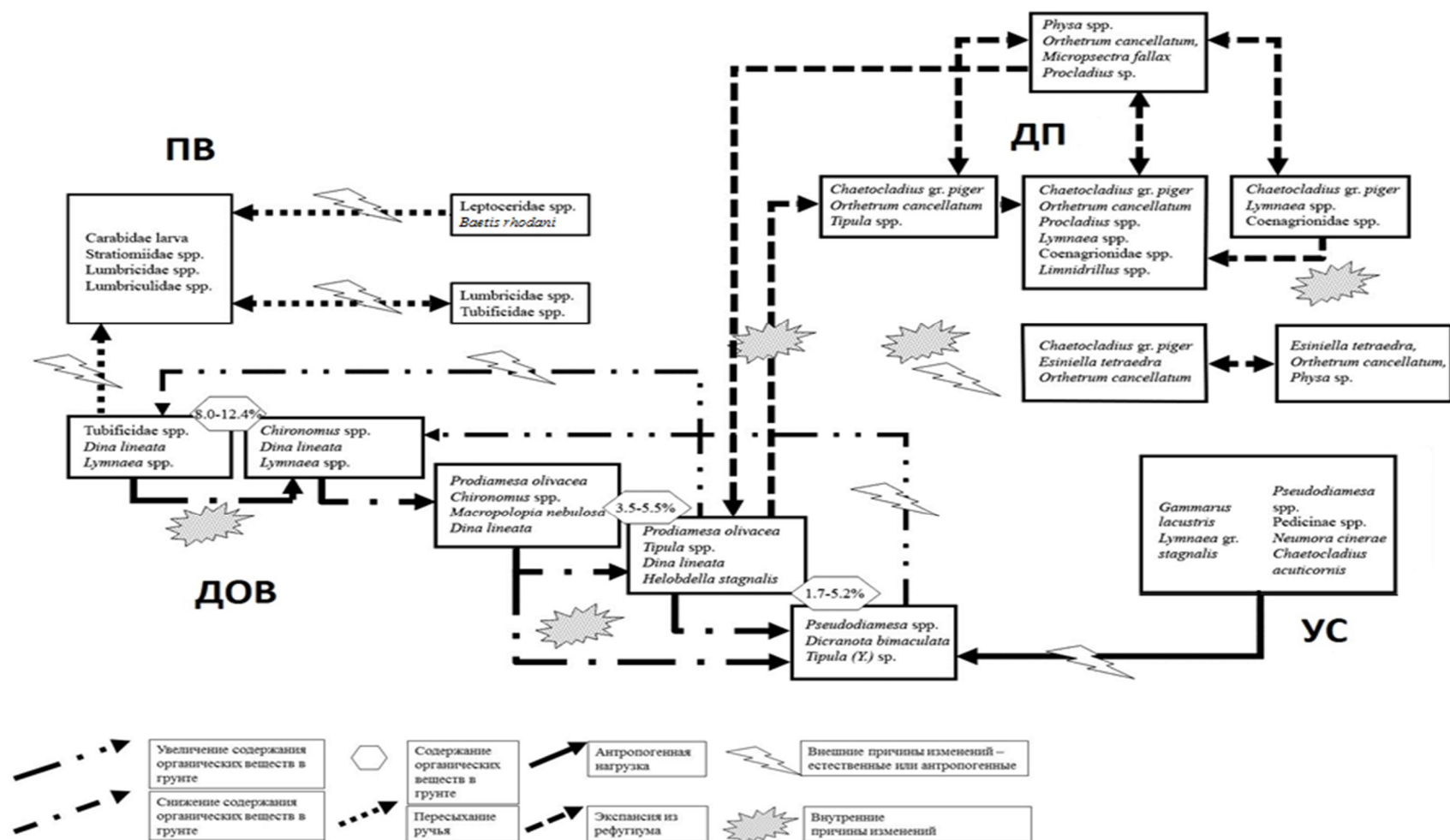


Рисунок 3. Общая схема межгодовых изменений в родниковых ручьях г. Жигулевска и его окрестностях

Глава 7. Новые виды индикаторы сапробности для бассейна Средней Волги

Из 907 проб только 756 были пригодны для расчета сапробных характеристик макробеспозвоночных (из них к ксеносапробной зоне относилось - 19, к олигосапробной зоне -137, к β -мезосапробной – 272, α -мезосапробной – 244, к полисапробной – 86). Для пополнения регионального списка индикаторных организмов нами были рассчитаны сапробные характеристики для 135 видов макрозообентоса, в том числе 77 видов двукрылых, 26 видов жуков, 16 видов ручейников, 6 – стрекоз, по 3 вида чешуекрылых и поденок, по 1 виду из олигохет, пиявок, ракообразных, клопов, отвечающих следующим критериям: высокая встречаемость в разных пробах, предпочтение видом определенных зон сапробности, относительно легкое определение до вида (Таблица 2)

Таблица 2. Сапробные характеристики новых индикаторных видов зообентоса Среднего Поволжья (фрагмент)

Вид	a_x	a_o	a_β	a_α	a_p	S	J
<i>Eukiefferiella gracei</i>	0	10	0	0	0	1	5
<i>Oecetis furva</i>	0	8	2	0	0	1,4	4
<i>Tipula luna</i>	0	7	3	0	0	1,6	4
<i>Pedicia straminea</i>	0	7	3	0	0	1,6	4
<i>Ptychoptera lacustris</i>	0	5	5	0	0	2	3
<i>Dixa maculata</i>	0	1	9	0	0	2	5
<i>Physa skinneri</i>	0	0	9	1	0	2,2	5
<i>Nebrioporus assimilis</i>	0	0	9	1	0	2,2	5
<i>Dina lineata</i>	0	0	3	6	0	2,7	3
<i>Limnophora riparia</i>	0	0	2	7	0	2,7	3
<i>Eloeophila mundata</i>	0	0	0	10	0	3	5
<i>Odontomyia tigrina</i>	0	0	3	6	1	3,1	3

Примечания: a_i – сапробные валентности, S – индивидуальный индекс сапробности, J - индикаторный вес.

ВЫВОДЫ

1. Макрозообентосу кренали бассейна Средней Волги присуще высокое суммарное видовое разнообразие (общее число найденных таксонов рангом вида и выше - 447, что составляет около 20–25% от известного для региона числа водных макробеспозвоночных). Ему присущи следующие черты:

- преобладание насекомых (из них Diptera – 230, Coleoptera – 61, Trichoptera – 36 видов).

- низкий процент собственно кренофильных форм (17%, 80 видов).

2. Закономерности организации макрозообентоса крениц бассейна Средней Волги характеризуются следующими чертами:

- кренофилы примерно в два раза чаще доминируют в сообществах, по сравнению с неспецифическими для родников видами.

- разнообразие сообществ (всего 15) по составу доминантов представлено четырьмя группами:

а) Кренофильные сообщества (8) обычно формируются при расходе воды до 15 л (доля кренофилов от общей численности макробеспозвоночных – 40% и более);

б) Лимно-реофильные и реофильные сообщества (2) формируются при расходе воды выше 20 л и скоростях течения выше 0,15 м/с (доля кренофилов 15–20%);

с) Сообщества нарушенных местообитаний (4) чаще образуются в условиях высокой антропогенной нагрузки (доля кренофилов – менее 12%);

д) Сообщества сероводородных источников (1) — здесь отсутствуют кренофилы и типично пресноводные виды.

- динамика сообществ определяется общими для крениц внешними и внутренними условиями (климатические флуктуации, антропогенные воздействия, высокая мобильность организмов). При этом сообщества, образующиеся на одних и тех же участках в разные годы, могут достоверно отличаться по видовому составу и показателям обилия таксонов;

- после полного исчезновения кренофильных форм под воздействием сточных вод восстановление исходного сообщества при прекращении воздействия происходит в течение 3-5 лет

3. Для структурно-функциональной организации сообществ макрозообентоса крениц бассейна Средней Волги выделены следующие закономерности:

– продукционные показатели сообществ определяют собиратели, измельчители, хищники, что свойственно водоемам крениц вообще. Наиболее высокие показатели продукции отмечены для группы сообществ нарушенных

местообитаний – 261 ± 65 г/м²год⁻¹, для других групп сообществ этот показатель обычно не превышал 150 г/м²год⁻¹;

- при увеличении антропогенной нагрузки в водоемах возрастает продукция собирателей (2,5-3 раза до 180 ± 20 г/м²год⁻¹), а продукция хищников остается постоянной (50 ± 4 г/м²год⁻¹).

Список основных публикаций

В списках изданий, рекомендованных ВАК:

1. Чужекова Т.А. Мониторинг экологического состояния родниковых ручьев г. Жигулевска и его окрестностей по донным беспозвоночным в 2007–2011 // Вектор науки ТГУ. 2013. №4 (26) .- 2013 .- С. 30-34.

2. Чужекова Т.А. Гидрологический режим родниковых ручьев Самарской Луки // Вектор науки ТГУ. 2013. № 2 (24). С. 80–86.

3. Чужекова Т.А. Межгодовые изменения структуры макрозообентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги в условиях антропогенной нагрузки//Биология внутренних вод. 2015 . № 3. С. 39–48.

Chuzhekova T.A. Dynamics of macrozoobenthos structure in urban spring brooks of the Middle Volga basin // Intl. Water Biol. 2015. Т. 8. № 3. С. 259–268.

В периодических изданиях:

4. Чужекова Т.А., Полякова Н.В. Макрозообентос некоторых водоемов Самарской Луки // Бюлл. Самарская Лука. 2007. Т. 16. №3. С. 538–546.

5. Чужекова Т.А. Ручьевые сообщества макрозообентоса и оценка экологического состояния малых водотоков Самарской Луки // Бюлл. Самарская Лука. 2009. Т. 18. № 1. С. 167–175.

6. Литовкин С.В., Чужекова Т.А., Дядичко В.Г. Дополнения и исправления к списку водных жесткокрылых (Coleoptera, Adephaga, Polyphaga) Самарской Луки // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”. 2011. вып. XXV. С. 113–122.

В материалах конференций

7. Чужекова Т.А., Полякова Н.В. Структура макрозообентоса ручьев г. Жигулёвска и его окрестностей // Экология малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докладов Всеросс. школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Изд-во ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 341–344.

8. Чужекова Т.А. Сезонная динамика макрозообентоса родниковых ручьев города Жигулевск // Экология беспозвоночных, Сборник материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Борок. 2010. С. 356–360.

9. Чужекова Т.А. Гидробиологический режим родниковых ручьев Самарской Луки // Материалы XIII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина», Санкт-Петербург. 2011а. С. 31–55.

10. Chuzhekova T. Spatio-temporal structure of macro-invertebrate community in springs and spring brooks of middle Volga basin // 18th Kaamos Symposium. Oulu. 2014. <https://wiki oulu.fi/display/Kaamos/Timetable+2014>

11. Chuzhekova T., Polyakova N. Long term benthic community dynamics in urban spring brooks of Middle Volga basin // Joint Aquatic sciences meeting. Portland (Oregon). 2014. <http://www.sgmeet.com/jasm2014/viewabstract.asp?AbstractID=13223>

В прочих изданиях:

12. Вехник В.П., Головатюк Л.В., Гореславец И.Н., Дюжаева И.В., Жариков В.В., Кирилова Н.Ю., Краснобаев Ю.П., Краснобаева Т.П., Курочкин А.С., Курочкина А.А., Магдеев Д.В., Павлов С.И., Полякова Н.В., Романова Е.П., Сачков С.А., Сачкова Ю.В., Тилли А.С., Федотова З.А., Чужекова Т.А. Кадастр беспозвоночных животных Самарской Луки: учебное пособие/ Самара: ООО «Офорт», 2007. – 471 с.