

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Чужекова Татьяна Александровна

**Структурно-функциональные свойства сообществ макрозообентоса родниковых ручьев
бассейна Средней Волги**

03.02.10 — гидробиология

диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

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

Санкт-Петербург

2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1 Ручьи и родники: основная терминология, обзор классификаций и методов сбора	8
1.2 Общая географическая характеристика Среднего Поволжья	17
1.3 История изучения родников в Поволжье.....	22
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	25
ГЛАВА 3. ОБЗОР ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВ И РОДНИКОВЫХ РУЧЬЕВ БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ	41
3.1 Общая характеристика макрозообентоса.....	41
3.2 Обзор основных таксономических групп в родниковых ручьях Среднего Поволжья	44
ГЛАВА 4. РОДНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ: КЛАССИФИКАЦИЯ, УСЛОВИЯ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ И СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ	53
4.1 Кренофильные сообщества	56
4.2 Лимно-реофильные и реофильные сообщества.....	69
4.3 Сообщества нарушенных местообитаний.....	71
4.4 Сообщества сероводородных источников	77
4.5 Структурные характеристики сообществ: обобщения и обсуждение	78
ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА	89
5.1 Кренофильные сообщества	89
5.2 Лимно-реофильные и реофильные сообщества.....	105
5.3 Сообщества нарушенных местообитаний.....	108
5.4 Сообщества сероводородных источников	115
5.5 Сравнительная характеристика трофической структуры и продукционных показателей групп сообществ. Обобщения и обсуждение.	116
ГЛАВА 6. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВЫХ РУЧЬЕВ	123
6.1 Динамика сообществ макрозообентоса и содержания органического вещества в грунте на примере ручья Железнодорожный в период 2006–2011 гг.	124
6.2 Динамика сообществ макрозообентоса при пересыхании водотока	128
6.3 Динамика сообществ макрозообентоса в условии образования нового биотопа и расселении вида внутри водотока на примере ручья по ул. Морквашинской (2006-2011гг.)	128
6.4 Динамика сообществ макрозообентоса ручья Винный ключ 2008–2011 гг.	133
6.5 Сукцессионные процессы в сообществах макрозообентоса родниковых ручьев: обобщение и обсуждение	135

ГЛАВА 7. НОВЫЕ ВИДЫ ИНДИКАТОРЫ САПРОБНОСТИ ДЛЯ БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ.....	144
7.1 Расчет индивидуальных сапробных характеристик для видов макрозообентоса 144	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	147
ВЫВОДЫ.....	153
БЛАГОДАРНОСТИ	153
ЛИТЕРАТУРА.....	156
СПИСОК ИЛЮСТРАЦИОННОГО МАТЕРИАЛА	178
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	186

ВВЕДЕНИЕ

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.

История изучения родниковых местообитаний восходит к работам Августа Тимеманна, опубликованным в начале двадцатого века [Lenz, 1924; Thienemann, 1924; Thienemann, 1926]. Это направление гидробиологии получило значительно более широкое распространение на Западе: в США, Канаде и Западной Европе. В шестидесятых годах двадцатого века исследование биоты родников было выделено в отдельный подраздел гидробиологии – кренобиологию [Illies, 1953; Illies, 1961; Illies, 1962; Minshall, 1967]. Этот факт послужил, в первую очередь, одной из причин для создания именно там значительных обобщений о функционировании водотоков, с учетом специфики всех выделяемых участков реки от истока до устья по гидрологическим критериям [Vannote и др., 1980]. В нашей стране исследования родников и родниковых ручьев имели эпизодический характер: так, лишь в 70–80-х годах несколько публикаций по данной теме вышло на Дальнем Востоке [Леванидов, 1976; Леванидов, Вшивкова, Кочарина, 1979; Чебанова, Николаева, 1981]. Однако за последние пятнадцать лет, после публикации в 1998 монографии «Studies in crenobiology», посвященной исследованиям родников, в значительной мере возрос интерес к данному вопросу не только за рубежом, но и в России. Польская исследовательница Дж. Галас характеризует современный период исследований как «Родниковый ренессанс» [Galas, 2005]. Активное изучение родников как специфических местообитаний началось в первое десятилетие XXI века, но эти исследования имели, в основном, частный характер [Чертопруд, 2002a]. В настоящее время существует ряд работ, посвященных непосредственно ручьям и родникам Московской, Ленинградской, Пензенской областей, Клинско-Дмитровской гряды, Бугульминско-

Белебеевской возвышенности и Южного Урала, Татарстана, Мордовии, Прибайкалья [Przhibogo, 2009; Боев, Островская, 1998; Галимзянова, Тахтеев, Окунева, 2008; Ивановский, 2006; Ивановский, 2010а; Каменев, 2002; Островская, 2005; Островская, 2006; Островская, 2009; Паньков, Крашенинников, 2012; Тахтеев, Галимзянова, 2009; Чертопруд, 2005; Чертопруд, 2006а; Шиляева, Артемьева, 2008].

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 на 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;
- продукционных показателей сообществ макробентоса,
- биоиндикационных свойств 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 характеризуются 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 были составлены списки донных беспозвоночных родников и родниковых ручьев национальных парков «Самарская Лука», «Хвалынский», «Бузулукский бор», курортов «Сергиевские минеральные воды» и «Ундоровские минеральные воды», г. Жигулевска. Рассмотрена таксономическая и трофическая структура донных сообществ и их продукционные характеристики в родниковых ручьях при различной антропогенной нагрузке. Охарактеризованы стадии восстановительной сукцессии беспозвоночных в родниках урбанизированных территорий. Рассчитаны индивидуальные индексы сапробности для 133 донных беспозвоночных.

Практическая значимость

Данные о составе макрозообентоса были включены в летописи природы национальных парков «Самарская Лука», «Хвалынский», «Бузулукский бор», а также включены в базу данных информационно-аналитической системы «Особо охраняемые природные территории России» (<http://oort.aari.ru>). Полученные данные могут быть использованы для проведения курсов «Гидробиология континентальных вод», «Региональная гидробиология», «Биогеография», а также для работ по экологическому мониторингу пресных вод на территории Европейской части России.

Апробация работы

Материалы, вошедшие в диссертацию, были представлены на 17 конференциях, в том числе региональной молодежной научной конференции «Экологическая школа в г. Петергофе – наукограде Российской Федерации: проблемы национального сектора балтийского региона и пути их решения» (СПб, 2007), XIII Международной школе-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2007); Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008), Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 70-летию кафедры зоологии и экологии ГОУ ВПО «Вологодский государственный педагогический университет» и 35-летию Вологодской лаборатории – филиала ФГНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства» (Вологда, 2008), региональной молодежной эколого-краеведческой конференции «2-я Экологическая школа в г. Петергофе – наукограде Российской Федерации: усадьба «Сергеевка» — территориальный эталон совмещения природного и

культурного наследия» (СПб, 2008), научной конференции «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий» (Жигулёвск, 2009), V Международной научной конференции «Zoocenosis» (Днепропетровск, 2009), IV Региональной молодежной экологической конференции «Экологическая школа в Петергофе – наукограде Российской Федерации: Биоразнообразие и биоиндикация в естественных и трансформированных экосистемах Северо-западного региона» (СПб, 2009), Международной конференции «Экология беспозвоночных», посвященной 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского (Борок, 2010), Всероссийской конференции с международным участием «Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем» (Тольятти, 2011), VII Международной научно-практической конференции Pontus Euxinus (Севастополь, 2011), XIII научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (СПб, 2011), XIV Международной школы-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2013), Международных конференция Joint Aquatic Sciences Meeting (Portland, 2014) и Kaamos Symposium 2014 (Oulu, 2014).

Декларация личного участия автора

В основу работы положены материалы собранные и обработанные автором в период с 2006 по 2012 год. Доля участия автора в подготовке и написании совместных публикаций составляет 50–70%.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, 5 глав результатов, выводов, списка использованных литературных источников, списка иллюстративного материала и приложений. Каждая глава результатов составлена таким образом, что в последней подглаве дается обсуждение полученных данных. Работа изложена на 242 страницах машинописного текста с учетом списка литературы и приложений, суммарно включает 93 рисунка и 26 таблиц. Приложения содержат 13 таблиц и 17 рисунков. Список литературы состоит из 300 источников, в том числе 156 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Ручьи и родники: основная терминология, обзор классификаций и методов сбора

Родники и родниковые ручьи являются одним из наиболее распространенных элементов ландшафта в умеренной зоне. В данной главе рассматривается классификация родниковых местообитаний, наиболее часто применяемая гидробиологами.

Типы родников, терминология, общие представления о классификации водотоков

К первым публикациям об исследовании родников и родниковых ручьев относится вышедшие в начале XX века работы А. Тинеманна [Thienemann, 1924; Thienemann, 1926]. В них автор выделил семь типов родниковых биотопов, различающихся по гидрологическим и биологическим параметрам:

- 1) большие ручьи;
- 2) маленькие ручьи, стекающие с обрывистых берегов;
- 3) родники берегов;
- 4) холодные родники «внутренних земель»;
- 5) теплые родники в «ложбинах»;
- 6) родниковые луга;
- 7) холодные лесные ручьи.

Однако при дальнейшем анализе А. Тинеманн приводит это разнообразие к трем основным группам и вводит термины, применяющиеся в настоящее время для характеристики родников: *лимнокрен*, *реокрен* и *гелокрен* (Рисунок 1.1.1).

Лимнокрен (родник с выраженной чашей/ванной) – собственно место выхода родниковых вод. На дне ванны часто наблюдаются *грифоны* – выходы воды на поверхность, похожие на пузырьки кипящей воды.

Реокрен (родниковый ручей) – водоток с родниковым питанием, соединяющийся с водотоком следующего порядка или озером.

Гелокрен – место диффузной разгрузки подземных вод на относительно ровную поверхность, не сопровождающейся образованием родниковой чаши или постоянного русла, в результате чего образуется топкое, заболоченное место. Совокупность нескольких

близкорасположенных гелокренов составляет *кренополе* – родниковый луг. Обычно из гелокрена, или кренополя, берут начало один или несколько родниковых ручьев, скорость течения которых сравнительно невелика.

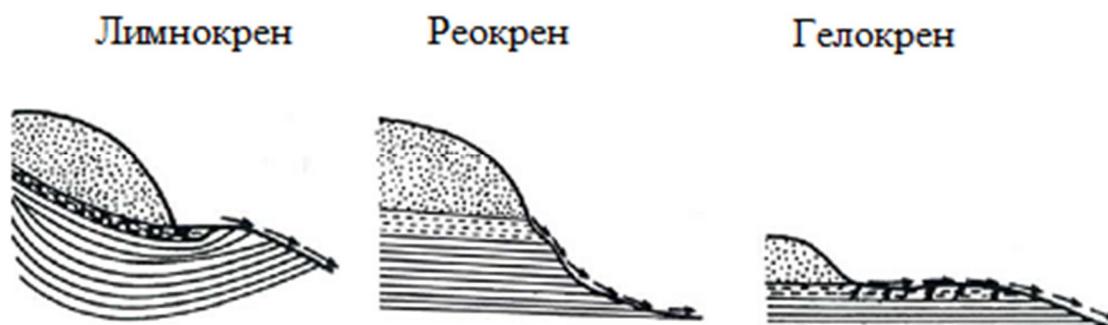


Рисунок 1.1.1. Типы родников. Стрелками показана разгрузка водоносного пласта [Жадин, 1950а]

В дополнение к терминам А. Тинеманна впоследствии было предложено несколько дополнительных терминов, позволяющих более детально описать конкретные гидрологические условия родников на отдельных территориях или промежуточные состояния между тремя базовыми типами.

Лентикрен («лососевый ключ» или сложная креналь) – система лимнокренов, соединенных короткими реокренами. Термин предложен для родниковых систем Российского Дальнего Востока [Леванидов, 1981].

Криокрен – родники Альпийских каменистых осыпей со слабо развитой растительностью; температура воды 0–3°C, функционируют только в теплые летние месяцы [Geissler, 1975].

Гело-реокрен – родниковый ручей, соответствующий промежуточному состоянию между активно текущим ручьем и родниковой топью, низким расходом воды обычно менее 2 л/с [Danks, Williams, 1991].

Макрореокрен – родниковый ручей с расходом воды 3–25 л/с и скоростями течения 0,2–0,7 м/с. Термин впервые применен для родниковых ручьев Московской области [Чертопруд, 2005].

Микрореокрен – родниковый ручей с расходом воды 0,1–3 л/с и скоростями течения 0,03–0,2 м/с. Термин впервые применен для родниковых ручьев Московской области [Чертопруд, 2005].

Потамо-креналь – родниковые ручьи равнинных территорий с низкими скоростями течения, мягкими донными отложениями, прогреваемые в летний период. Термин предложен для родниковых ручьев бассейна Верхней Волги [Schletterer, Füreder, 2010].

В.И. Жадин в качестве перевода терминов А. Тинеманна применял следующие русскоязычные аналоги: родники = реокрены, ключи = лимнокрены, топи = гелокрены [Жадин, 1950a]. Также В.И. Жадин полагал, что по морфологии дна и для термальных источников могут быть выделены те же группы, которые в силу высокой температуры и специфического химического состава традиционно рассматриваются отдельно [Жадин, 1950a].

В отечественной литературе существует ряд определений, применяемых к малым водотокам.

«Ручей – небольшой водоток, образованный выходом подземных вод или стеканием дождевых и снеговых вод, который имеет постоянный или временный характер» [Липин, 1950].

«Ручьи – это водотоки малых размеров, не вполне четко отделенные от рек и часто представляющие их истоки» [Чертопруд, <http://rheos.org.ru>].

В качестве отдельного направления гидробиологии *кренобиология* – наука о родниках – выделяется лишь в начале 60-х годов XX века, что было связано с развитием работ по зонированию рек. Так, Й. Иллиес и Л. Ботосанеану [Illies, Botosaneanu, 1963, цит. по Комулайнен, 2008] выделяют три основных зоны с различными биоценозами и гидрологическими характеристиками – креналь, ритраль, потамаль (Таблица 1.1.1). Функциональная приуроченность сообществ была разработана Р. Ваннотом с соавторами на двадцать лет позже [Vannote и др., 1980]. Река не всегда может иметь все три зоны. Так, например, реки, вытекающие из озер (Ангара, Нева, Луга), не имеют кренали, малые равнинные реки средней полосы с малым уклоном – ритрالي, а горные реки – потамали. Классическую картину континуума также могут нарушать озеровидные расширения геологического (озера, ламбы), антропогенного (водохранилища) и зоогенного (бобровые пруды) происхождения, так как в этих местах происходит замедление течения, что отражается на биоте водотока [Allan, Castillo, 2007; Жадин, 1950a; Жадин, Герд, 1961; Завьялов и др., 2005; Комулайнен, 2008].

Таблица 1.1.1. Сопоставление зонирования рек по Й. Иллиесу и речного континуума по Р. Ванноту

Illies, Botosaneanu, 1963 по [Комулайнен, 2008]		[Vannote и др., 1980]	
Зона реки	Биоценозы	Характеристики текучих вод	Доминирующие функциональные группы:
Истоки рек (<i>креналь</i>) – в целом малых размеров (т.е. ручьи), с холодной чистой водой (особенно при родниковом или ледниковом питании), относительно слабым течением, преобладанием аллохтонного питания и соответствующим (олигосапробным, холодноводным и довольно бедным) бентосом.	Кренон	<u>Водотоки 1–3 порядка</u> Небольшие истоки: родники и ручьи с доминированием наземного окружения; гетеротрофные – зависящие от приноса крупнодисперсного материала, мало света и питательных веществ, слабые флуктуации температуры, в субстрате преобладает крупнодисперсное вещество.	Измельчители, собиратели в узком смысле
Среднее течение рек (<i>ритраль</i>) – течение быстрое, турбулентное, значительные амплитуды среднемесячных температур, преобладают каменистые грунты.	<i>Эпиритрон</i> – верхнее течение форелевого региона. <i>Метаритрон</i> – среднее течение форелевого региона. <i>Гипоритрон</i> – нижнее течение форелевого региона (зона стрекоз семейства Aeschnidae)	<u>Водотоки 4–6 порядка</u> Реки среднего размера, зависящие в меньшей степени от вклада наземных сообществ, часто автотрофны – зависят от водорослей и сосудистых растений, много света и питательных веществ, большие флуктуации температуры, преобладают более мелкодисперсные фракции органических веществ.	Соскребатели, собиратели – пассивные фильтраторы

Таблица 1.1.1. (продолжение)

Ilies, Botosaneanu, 1963 по [Комулайнен, 2008]		[Vannote и др., 1980]	
Зона реки	Биоценозы	Характеристики текучих вод	Доминирующие функциональные группы:
Нижнее течение рек (<i>потамаль</i>) – летние среднемесячные температуры могут превышать 20°, замедленное ламинарное течение, преобладают мягкие отложения – пески и илы, имеют большое значение ежегодные колебания проточности, на глубине могут происходить заморы из-за накопления органических веществ.	<i>Эпипотамон</i> – верхнее течение карпового региона (зона распространения усача <i>Barbus barbuis</i>). <i>Метанотамон</i> – нижнее течение карпового региона (зона леща <i>Abramis brama</i>). <i>Гунопотамон</i> – регион ерша (<i>Gymnocephalus cernua</i>) и речной камбалы (<i>Platichthys flesus</i>).	<u>Водотоки 712 порядка</u> Большие реки, зависящие от продукции проточной системы, обычно гетеротрофны, часто со значительной органической нагрузкой, мало света и много питательных веществ, меньшие флуктуации температуры, преобладают мягкие отложения.	Собиратели, Собиратели – активные фильтраторы

Гидробиологические классификации ручьевых и родниковых сообществ Европейской части России

Разнообразные классификации родников были разработаны для родников Западной Европы на основе экоморфологических особенностей ландшафта, химических факторов и связи физико-химических параметров вод, таксономического состава и трофической структуры сообществ макрозообентоса [Fumetti von, Nagel, 2012; Hahn, 2000]. Для территории Восточной Европы также было предложено несколько классификаций родникового макрозообентоса исследователями из Московского Государственного Университета М.В. Чертопрудом [Чертопруд, 2005; Чертопруд, 2006а; Чертопруд, 2006b; Чертопруд, 2011] и А.А. Ивановским [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]. Исследования были проведены на родниках с минимальной антропогенной нагрузкой (менее 200 человек/км² водосбора). Согласно А.А. Ивановскому, «существуют два основных подхода к рассмотрению родниковых сообществ: в первом из них обитатели родника рассматриваются как единое сообщество, в другом в роднике может быть найдено не одно сообщество, а ассамблея сообществ, каждое из которых приурочено к своему макробиотопу» [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]. Родниковые местообитания могут обладать значительной мозаичностью субстратов на относительно небольшой площади, что способствует доминированию в сообществах собирателей и измельчителей, которые могут быть представлены различными таксонами [Allan, Castillo, 2007; Cushing, Allan, 2001; Fumetti von, Nagel, 2012]. Таким образом, в настоящий момент для территории Европейской части России известно 18 типов сообществ с различными доминантами (Таблица 1.1.2).

Таблица 1.1.2. Типы сообществ родников и родниковых ручьев Европейской части России по литературным данным

№	[Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]		[Чертопруд, 2011]	
	Доминанты	Описание биотопа/водного объекта	Доминанты	Описание биотопа/водного объекта
1	<i>Nemurella pictetii</i> – <i>Pisidium</i> spp.	Лимнокрены маловодные, глубина 0–5 см, водорасход стремится к нулю, листовой опад, детрит.	<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>branickii</i> – <i>Nemurella pictetii</i> – <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Pisidium eihwaldi</i>	Лимнокрены и реокрены с замедленным течением, иногда слабой заболоченностью, мягкие грунты.
2	<i>Pisidium</i> spp.	Глубина 0–5 см, водорасход 0,5–1 л/с, ил, заиленный детрит, почва.	<i>Parathion picicornis</i> – <i>Elodes</i> – <i>Pedicia rivosa</i>	Гелокрены.
3	<i>Dicranota bimaclata</i> – <i>Tipula</i> spp. – <i>Prodiamesa olivacea</i>	Родниковые ручьи, глубина 10–20 см, расход воды 16 л/с.	<i>Nemoura cinerea</i> – Limnephilidae	Лесной ручей в суглинистом овраге со смешанным (грунтово-болотным) питанием.
4	<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>branickii</i> – <i>Brillia bifida</i> – <i>Micropsectra</i> gr. <i>junci</i>	Родниковые ручьи, расход воды 2–3 л/с, заиленный песок с примесями.	<i>Siphonurus aestivalis</i> – <i>Nemoura cinerea</i> – <i>Leptophlebia vespertina</i> – <i>Nemurella pictetii</i> – <i>Cloeon dipterum</i> – <i>Aplexa hypnorum</i>	Ручьи с заболоченной долиной с сильным заилением субстратов, летним прогревом воды, резким ослаблением течения в летнюю межень (вплоть до распадаения ручья на серии луж и болот).
5	<i>Beraea</i> spp. – <i>Ptychoptera</i> spp. – <i>Pisidium</i> spp. – <i>Nemurella pictetii</i> – <i>Elodes</i> sp.	Биотопы соответствуют классическому описанию гелокренов по А. Тинеманну. Для этих сообществ характерны кренобионтные и кренофильные роющие формы.	<i>Zavreliomyia</i> – <i>Nemurella pictetii</i> – <i>Siphonurus aestivalis</i> – <i>Stenophylax</i>	Ручьи, не имеющие стабильных источников питания и полностью пересыхающие летом.
6	<i>Asellus aquaticus</i> – <i>Telmatopelopia</i> sp.	Многоводные лимнокрены	<i>Synurella meschtscherica</i> – <i>Asellus aquaticus</i>	Родники и родниковые ручьи Мещёрской низменности (наибольшее их число известно из низовьев р. Ялма).

Таблица 1.1.2. (продолжение)

№	[Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]		[Чертопруд, 2011]	
	Доминанты	Описание биотопа/водного объекта	Доминанты	Описание биотопа/водного объекта
7	<i>Rhyacophila fasciata</i>	Родниковые ручьи, с каменистыми субстратами	<i>Oxycera pseudoamoena</i> – <i>Thaumalea testacea</i> – <i>Elodes</i>	Смачиваемые водой известняковые склоны, иногда покрытые мхом.
8	<i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Pisidium</i> spp.	Родниковые ручьи, расход воды 3–4 л/с, грубый детрит		
9	<i>Potamophylax nigricornis</i> – <i>Baetis rhodani</i> – <i>Cnetha</i> spp. – <i>Nemoura cinerea</i>	Родниковые ручьи, расход воды 0,5–14 л/с, различные субстраты	<i>Potamophylax nigricornis</i> – <i>Nemurella pictetii</i> – <i>Baetis</i>	Ручьи с родниковым питанием, обычно по склонам долин рек.
10	<i>Cnetha</i> spp. – <i>Baetis rhodani</i> – <i>Orthocladiinae</i> gen. spp.	Родниковые ручьи с различным расходом воды и скоростями течения		
11	<i>Stenophylax lateralis</i>	Родниковые ручьи, расход воды 1,8 л/с, скорость течения 0,1 м/с		
12	<i>Apatania</i> spp. – <i>Orthocladiinae</i> gen. spp.	Родниковые ручьи с каменистыми субстратами		

Обзор методов сбора проб макробеспозвоночных в родниках и родниковых ручьях

За некоторым исключением родники и родниковые ручьи представляют собой достаточно мелководные местообитания, что, в свою очередь, требует модификации применяемых к ним методик отбора проб. В ряде случаев инструменты, используемые для работы на озерах и реках, оказываются «слишком громоздкими» для родников (например, если речь идет о драгах), или оказываются неприменимы из-за малой глубины (ковшевые и коробчатые дночерпатели). Основной из общих рекомендаций при сборе проб в родниковых местообитаниях, как и при работе на более крупных водных объектах, является охват максимального числа доступных субстратов [AQEM Consortium, 2002; Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007; Reiss, 2013]. В общем случае рекомендуется делать не менее двух проб на родник – в зоне эукренали (в месте выхода

подземных вод и/или в радиусе 5 метров от него) и в зоне гипокренали (непосредственно родникового ручья), а если длина водотока позволяет, то ниже истока на 50–100 м [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007]. Тем не менее, следует отметить, что В.И. Жадин рассматривал первые 200 метров водотока как зону, где влияние собственно подземных вод является наиболее выраженным [Жадин, 1950а].

Для качественных сборов чаще всего применяются следующие орудия:

- *Гидробиологический сачок* и его модификации. Отбор качественных проб в русле осуществляют с помощью гидробиологического сачка против направления течения. В общем варианте может быть применен сачок диаметром от 25 см с глубиной ловчего конуса не менее 25–30 см [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007]. Московские гидробиологи успешно применяют для решения этой задачи сачки диаметром 15 см с укороченной ручкой (15 см) и глубиной ловчего конуса 10 см [Ивановский, 2010а; Чертопруд, 2005].

- *Смыв* – рекомендован в случае работы на крупнокаменистых грунтах, в зарослях мхов и высших сосудистых растений; смыв проводят в ведре или в тазу с последующим процеживанием через сито [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007],

- *Вынужденный дрейф (kink sampling)* – методика, основанная на установке сачка или дрейфтерной ловушки на расстоянии около 1 м от места, где производится ворошение грунта с помощью сапога или специальных граблей [AQEM Consortium, 2002; Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007].

- *Естественный дрейф*, при котором пробу отбирают с помощью специализированных ловчих конусов, частично или полностью погруженных в воду [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007]. Однако этот метод малоэффективен для родников с малой глубиной и низкими скоростями течения.

- *Прямой сбор пинцетом* отдельных крупных организмов (например, Gastropoda, некоторые Trichoptera, Plecoptera, Ephemeroptera) с различных субстратов.

- *Ловушки типа «верша»* – используются для лова активно передвигающихся организмов с низкой встречаемостью (Coleoptera) в случае если глубина превышает 4-5 см [Дядичко, 2009; Прокин, 2008].

Отбор количественных проб является проблематичным в случае применения методик, широко используемых для малых рек, где площадь орудия сбора составляет 1/10–1/20 м², поэтому рекомендуют применять орудия меньшей площади [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007; Reiss, 2013]. Ниже приведены несколько вариантов орудий отбора по мере уменьшения их площади:

- *Зубчатый водолазный дночерпатель Грузова* площадью 1/40 м² (диаметр 17,8 см, глубина ловчего конуса – 35 см), показавший себя как эффективное орудие лова для работы на песчаной

и илистой литорали Белого моря при работе на глубинах от 0,5 до 50 см. Эти характеристики позволяют применять его на различных субстратах (от гравия до илов) в родниках и ручьях, ширина которых превышает диаметр орудия [Чужекова, Полякова, 2008].

– *Модифицированная версия ловушки «Surber»* площадью 1/100 м² [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007].

– *Рамки с высокими бортиками и ловчим конусом* с площадью 1/100 м² [Gerecke, Maiolini, Cantonati, 2007].

– *Штанговый коробчатый дночерпатель* с площадью захвата 1/400 м² [Абросимова, Головатюк, 2010].

По мнению М. Рисса, оптимальным является взятие 5 проб (подпроб) площадью 1/100 м² с каждого биотопа в роднике [Reiss, 2013].

1.2 Общая географическая характеристика Среднего Поволжья

В данной главе приводятся характеристики региона исследования. Обсуждаются расположение границ региона и физико-географические особенности.

Границы региона исследования

Волгу и ее бассейн традиционно разделяют на участки — Верхнюю, Среднюю и Нижнюю Волгу [Вагнер, Гайворон, 2009; Салимов, 1994; Соколов, 1952]. Согласно некоторым источникам, разделение Волги имеет скорее исторический, нежели географический (геологический и климатический) характер. Границами региона являются расположение таких опорных крепостных пунктов в устьях крупных притоков, как Ока и Кама [Салимов, 1994] (Таблица 1.2.1). Естественными географическими границами Среднего Поволжья могут считаться повороты реки на границе Приволжской Возвышенности [Вагнер, Гайворон, 2009; Соколов, 1952]. На наш взгляд, наиболее удачной точкой зрения является проведение северной и южной границ региона по границам лесной и лесостепной зон на севере и лесостепной-степной зон на юге. На севере это соответствует приблизительно широте Казани (Татарстан, 55°47'),

Таблица 1.2.1. Различные представления о границах регионов Поволжья

Границы региона			Источник
Верхняя Волга	Средняя Волга	Нижняя Волга	
От истока до Нижнего Новгорода (или до устья Оки)	От Нижнего Новгорода (или устья Оки) до Жигулевских гор	От Жигулевский гор до впадения в Каспийское море	[Вагнер, Гайворон, 2009]
От истока до г. Рыбинска	От г. Рыбинска до устья Камы	От устья Камы до впадения в Каспийское море	[Соколов, 1952]
От истока до устья Суры (оконечность Приволжской возвышенности)	От устья Суры до Самарской Луки	От южной оконечности Самарской Луки до впадения в Каспийское море	[Дедков, 1991; Салимов, 1994]
От истока до Казани	От Казани до Вольска	От Вольска до впадения в Каспийское море	Мельниченко, 1941 по [Салимов, 1994]
Кировская и Нижегородская области, республики Марий Эл, Удмуртия и Чувашия	Ульяновская, Пензенская и Самарская области, республики Татарстан и Мордовия	Астраханская, Волгоградская и Саратовская области	http://wikitravel.org/ru/Поволжье
	Костромская, Горьковская, Кировская, Пензенская, Ульяновская и Куйбышевская области, Мордовия и Татарстан		[Милюков, 1953]
	Кировская, Самарская, Ульяновская области, Республики Марий-Эл, Татарстан, Удмуртия, Чувашия		[Переведенцев и др., 2011]
	От Н. Новгорода и Пензы до Перми и Уфы и до южных границ Оренбургской и Саратовской областей		[Жадин, Герд, 1961]

а на юге – широте города Вольска (Саратовская область, 52°03'). Практически те же северные и южные границы региона приводит А.П. Дедков, [Дедков, 1991] руководствуясь геоморфологическими характеристиками: «Средней Волгой можно считать отрезок реки между границами максимального оледенения и районом наибольшего распространения ингрессии Каспия в четвертичный период: <...> от устья Суры до южного края Самарской Луки». Восточные и западные границы в таком случае соответствуют водоразделам Волга–Дон и Волга–Урал. Таким образом, в состав Среднего Поволжья входят юго-восточная часть Нижегородской области, южные части Чувашии и Татарстана, восточная часть Мордовии, вся территория Ульяновской и Самарской областей, восточная часть Пензенской области, западная часть Оренбургской области и северная часть Саратовской области. Практически те же границы приводит С.В. Герд [Жадин, Герд, 1961] при выделении Средневожской озерной области по гидробиологическим показателям.

Физико-географическая характеристика Среднего Поволжья

Вся территория Среднего Поволжья является частью огромной Русской равнины. Общие черты рельефа – широкие плоские водоразделы чередуются с неглубокими выработанными долинами рек – обусловлены принадлежностью территории Поволжья к древней докембрийской платформе, не испытывавшей процессов горообразования в течение длительного геологического времени [Мильков, 1953]. В северной части на рельеф территории повлияло оледенение, в южной части — речная эрозия. Максимальные высоты приурочены к Приволжской возвышенности. Таким образом, правый берег Волги оказывается более высоким по сравнению с левобережьем [Мильков, 1953; Раковская, Давыдова, 2001]. Основные подстилающие породы в бассейне Средней Волги представлены легкорастворимыми карбонатами (доломиты, известняки, мел), что обуславливает развитие карстовых форм. Наличие карстовых форм рельефа характерно для Алатырского и Жигулевского районов, а также Предволжья Татарстана [Переведенцев и др., 2011]. По крутым склонам правобережья распространены оползневые процессы. Максимальные высоты в пределах 300–400 м: Приволжская возвышенность – 375 м, Верхневятская возвышенность – 300 м, Бугульминско-Белебеевская возвышенность – 372 м. Долины рек врезаны глубоко: так, высота береговых обрывов (яров) может достигать 100 м, а положение самого водотока над уровнем моря оказывается около 20 м [Захаров, Горелов, 1995; Переведенцев и др., 2011].

Климат Среднего Поволжья умеренно-континентальный, с отчётливо выраженными сезонами года [Мильков, 1953]. Расположение внутри материка приводит к тому, что влияние западного переноса воздушных масс выражено слабо. Как следствие наблюдается широкий диапазон температур в течение года. Средне-зимние температуры находятся в пределах от $-11,5^{\circ}$ до $-15,0^{\circ}$ (абсолютный минимум, отмеченный на востоке региона, достигал -50°). Средне-летние температуры колеблются в пределах от $+18^{\circ}$ до $+21^{\circ}$, наиболее высокие летние температуры наблюдали в 2010 году – до $+40,9$ [[http://ru.wikipedia.org/wiki/Аномальная_жара_в_России_\(2010\)](http://ru.wikipedia.org/wiki/Аномальная_жара_в_России_(2010))]. Количество ежегодных осадков максимально на севере региона в лесной зоне (к северу от Казани) – 500-600 мм в год, при этом осадки преобладают над испарением. В лесостепной зоне (на юг до устьев рек Чагра и Чапаевка) годовая норма осадков составляет 400–500 мм, что примерно соответствует величине испаряемости. На юге Среднего Поволжья, в степной зоне, годовая сумма осадков снижается до 400–350 мм в год. Частный баланс влаги в системе «осадки – испарение» – резко отрицательный [Мильков, 1953; Переведенцев и др., 2011].

В пределах Русской равнины выделяются семь провинций грунтовых вод [Мильков, 1953; Переведенцев и др., 2011]. Грунтовые воды Среднего Поволжья относятся к двум областям:

1) Грунтовые воды аллювиальных и флювиогляциальных равнин (Марийское полесье). Для этой зоны характерны обильные, залегающие близко к поверхности (0 – 3 м) слабоминерализованные грунтовые воды. Зона полесий сильно заболочена.

2) Грунтовые воды районов с маломощным четвертичным покровом и большими по площади выходами дочетвертичных коренных пород (Высокое Заволжье, Приволжская возвышенность). Водоносные коренные породы, литология и возраст коренных пород различны. Грунтовые воды обычно залегают глубже 20 м.

Температура воды источников является «функцией региона», т. е. примерно отражает среднегодовую температуру воздуха в данной местности [Gray, Harding, 2007; McCabe, 1998; Тахтеев, Галимзянова, 2009; Чертопруд, 2005]. Некоторыми авторами отмечается не однородность температурного режима подземных вод залегающих на одинаковой глубине, относящихся по происхождению к разным водоносным пластам [Fischer и др., 1998; Абросимова, 2010]. Однако температура даже в холодноводных родниках на территории Самарской области оказывается несколько выше среднегодовой для воздушной среды: $7-8,7^{\circ}\text{C}$ против $4,9^{\circ}\text{C}$ [Рощевский, 1991]. Такая ситуация сопоставима с тем что наблюдается в других регионах [Hoffsten, Malmqvist, 2000; Lenz, 1924; Жадин, 1950a; Тахтеев, Галимзянова, 2009]. Так Фишером с соавторами [Fischer и др., 1998] при исследовании родников рейнского метаморфического щита в земле Гессен (Германия) также было выделено две группы по их термическим характеристикам со среднегодовыми температурами более 12°C и менее 5°C .

Таким образом, на территории Среднего Поволжья по температурным показателям можно выделить две группы родников. К первой группе относились родники, которые можно охарактеризовать как умеренно-холодные по классификации П.Ф. Домрачева со среднегодовой температурой, не превышающей +15°C и максимальными значениями +19-+21°C отмеченными в августе, ко второй группе относились родники среднегодовой и максимальной температура не превышали +10°C.

Химический состав грунтовых вод на территории Среднего Поволжья обычен для территорий с карбонатно-кальциевыми подстилающими породами: Обычно такие воды характеризуются электропроводностью 300-800 мкСм/см, щелочностью более 25 мг/л, умеренной жесткостью (в среднем около 5-6 мг-экв/л), слабощелочной реакцией среды (рН=7,3-8,6) [Ефимов, ; Физико-химические свойства Ундоровской минеральной воды, ; Летопись природы Национального парка «Хвалынский», Книга 2: «Исходные данные (продолжение). Исходные данные полевого сезона 2007 года», 2008]. Отдельно следует отметить источники на северо-востоке Самарской области, где весьма высока концентрация соединений серы ($H_2S=52,9$ мг/л, $SO_4^{2-}=1292,4$ мг/л), что способствовало развитию бальнеологических курортов на этой территории [Краснова, Уманская, Горбунов, 2008].

Почвы Среднего Поволжья имеют ряд особенностей по сравнению с другими участками Русской равнины, главной из которых является высокая гумусность (9-15%) не только черноземов, но и серых лесных почв [Абакумов и др., 2008; Мильков, 1953]. При этом мощность этих слоев меньше, чем у черноземов Украины, что обусловлено климатическими характеристиками региона – более коротким летом и более суровой зимой.

Для территории Среднего Поволжья характерна малая озерность, слабая представленность болот и высокая плотность искусственных водоемов. Площадь мелководий последних равна 26 450 га, из них 40% приходится на малые водохранилища и пруды преимущественно речного происхождения [Соловьева и др., 2009]. По данным В.Г. Папченкова [Папченков, 2008], на территории Среднего Поволжья протекают 11,6 тысяч водотоков, из них 8,8 тысяч (75,9%) являются ручьями, 1,5 тысяч (13,0%) – речками, 1,25 тысяч (10,8%) – малыми реками, 39 (0,3%) – средними реками и 2 (>0,1%) – большими реками (Самара, Ик). Это реки, бассейны которых целиком входят в территорию Среднего Поволжья; кроме того, несколько рек протекают по ней частично. Общая протяженность речной сети региона равна 62,2 тысяч км, в том числе 1,7 тысяч км (2,7%) – большие реки, 8,4 тысяч км (13,5%) – средние реки, 26,5 тысяч км (42,6%) – малые реки, 10,7 тысяч км (17,2%) – речки и 14,9 тысяч км (24,0%) – ручьи.

1.3 История изучения родников в Поволжье

Изучение родников и их биоты в Поволжье началось относительно недавно. Большинство работ о родниках и родниковых ручьях, их гидрологических и гидробиологических характеристиках относятся к началу XXI века. Однако упоминания о святых и целебных источниках этого региона известны уже по документам XVIII–XIX веков. Например, упоминания Сергиевских минеральных вод приводятся в материалах экспедиции П.С. Палласа: «Чуваши и другие жители употребляют сию и другие нижеописанные серные воды с хорошим успехом в банях для прогнания коросты и другой сыпи на теле. Кажется, что сии воды превосходно могут служить к наружному и внутреннему употреблению во время всяких болезней на теле, да может быть и внутренне подавать немалую пользу во многих долговременных и почти неисцелимых болезнях» [Ерофеев, <http://gubernya63.ru/dostoprimechatelnosti/nature/sernoe-ozero.html?template=95>]. К вышеуказанному периоду относится начало организации курортов под покровительством местного купечества и дворянства, приуроченное к выходам минеральных вод в Ундорах (Ульяновская область) и серных вод в Сергиевском районе Самарской области [Захаров, 1971; Кривошеина, 2007; Рядченко, 2011; Яковлев и др., 1990]. Значительный вклад в изучение лечебных свойств вод Ундоровских источников в XX веке внес ульяновский врач Е.М. Чучкалов, обосновавший их положительное влияние при болезнях желудочно-кишечного тракта [Ефимов, <http://ulobl.ucoz.ru/index/0-164>]. Существуют несколько работ специалистов по туризму, в которых родники Поволжья рассмотрены как рекреационные объекты, а также места религиозного поклонения и системообразующие элементы внерелигиозных культурных ландшафтов [Асташин, Февралёва, 2012; Бедула, 2010; Любичанковский, 2009]. Однако в этих случаях чаще всего происходит лишь перечисление водных объектов, иногда с краткой характеристикой их местоположения и целебных свойств, что не многим отличает информативность данных источников от кадастров водных объектов региона [Водные объекты Республики Татарстан, 2006; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007].

В настоящий момент значительный вклад в изучение родников Поволжья вносят гидрогеологи и географы, работы которых связаны с оценкой запасов подземных вод, их районированием согласно химическому составу, антропогенной нагрузке и пригодности для водоснабжения. Такие работы проведены в бассейне Верхней Волги – в Ярославской и Калужской областях [Рохмистров, Колпаков, 2004; Семёнов и др., 2010], и в бассейне Средней

Волги – в Татарстане, Оренбуржье и Саратовской области [Мусин, Мусина, 2011; Мусин, Нуриев, 2009; Сивохип, 2005; Сивохип, Калмыкова, 2008].

Волга, как крупнейшая река России, изучается в гидробиологическом ключе достаточно давно. Первые подробные исследования реки были проведены еще в середине XIX века К.М. Бэрром и Н. Я. Данилевским [Чуйков, 2000]. В начале XX века была организована первая биологическая станция в Саратове, и исследования бассейна реки Волги приобрели систематический характер. С тех пор значительное число работ было посвящено непосредственно Волге и ее водохранилищам [Быкова, Жариков, 2003; Жадин, Герд, 1961; Романова, 2001; Волга-1, 1968]. В последние 20–30 лет Институт Экологии Волжского Бассейна и институт Биологии внутренних вод им. Папанина активно проводят исследования, связанные с придаточными системами Волги, концентрируя свое внимание на гидрологии, гидрохимии и биоте малых рек [Скальская, 2012; Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография, 2001; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007; Биоиндикация экологического состояния равнинных рек, 2007; Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейн, 2011].

В то же время родники и ручьи, общее число которых в Среднем Поволжье около 9 тысяч (75,9% всех водотоков), оказались практически не исследованными [Папченков, 2008]. Одно из первых описаний макрозообентоса родников на примере источника в окрестностях Самары и таких источников подземных вод, как колодцы, на территории Саратова было сделано А.Л. Бенингом [Бенинг, 1921; Бенинг, 1928]. Вплоть до начала XXI века родниковые сообщества бассейна Средней Волги практически не изучались, и родники могли быть упомянуты лишь как места сбора материала при исследовании отдельных таксономических групп. Сходная ситуация с изучением фауны родников и ручьев наблюдается и в других регионах России, за исключением Дальнего Востока, где ряд исследований водных объектов этого типа был проведен в 70–80-е годы в связи с изучением нерестилищ лососевых рыб [Леванидов, 1976; Леванидов, 1981; Леванидов, Вшивкова, Кочарина, 1979]. В период с 2006 по 2010 годы вышел ряд публикаций А.А. Ивановского, посвященных биоразнообразию и специфике структуры макрозообентоса родников Пензенской области и Мордовии [Ивановский, 2006; Ивановский, 2009]. В 2007 году выходят первые публикации Т.А. Чужековой и Н.В. Поляковой о макрозообентосе и зоопланктоне родниковых ручьев города Жигулевска и его окрестностей [Чужекова, Полякова, 2007а; Чужекова, Полякова, 2007б]. Впоследствии авторами были проведены оценка экологического состояния родниковых ручьев Самарской Луки, оценка сезонной динамики макробеспозвоночных, изучение роста и продукции некоторых массовых форм [Литовкин, Чужекова, Дядичко, 2011; Чужекова, 2009; Чужекова, 2010; Чужекова, 2011а; Чужекова, 2013а]. В 2010–2011 годах были опубликованы

данные Э.В. Абросимовой и Л.В. Головатюк о видовом составе макрозообентоса родников бассейна реки Сок (северо-восток Самарской области) [Абросимова, 2011; Абросимова, Головатюк, 2010]. В 2010 году Т. Чужековой были проведены исследования донных беспозвоночных национальных парков Бузулукский бор (Оренбургская область) и Хвалынский (Саратовская область) [Чужекова, 2011b; Чужекова, 2013b]. В 2015 году выходят работы посвященные родникам ООПТ Мордовии. На территории «Мордовского государственного заповедника имени П.Г. Смидовича» были изучены гидрологические и гидрохимические характеристики 7 родников, являющимися местами культурно-религиозного досуга населения [Гришуткин, 2015; Гришуткин, Баянов, 2015] и исследованию фитопланктона родников национального парка «Смольный» [Шабает, Орлова, 2015]. Тем не менее, до настоящего момента попыток обобщить гидробиологические данные по родникам бассейна Средней Волги не предпринималось.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Материалы исследования

Материалом диссертации послужили пробы макрозообентоса, собранные в с 2005 по 2012 годы на территории бассейна Средней Волги (Рисунок 2.2.1.). Основная часть сборов была проведена на территории г. Жигулевска и национального парка «Самарская Лука», где была изучена сезонная динамика (2007, 2009 г.) и проведены мониторинговые сборы (2005, 2006, 2008, 2010, 2011 гг.) структуры сообществ. В 2010 году были проведены разовые съемки материала на территории национальных парков «Хвалынский», «Бузулукский бор», в 2011 году на территории курорта «Сергиевские минеральные воды» и Сергиевского района Самарской области, в 2012 году в окрестностях г. Казани. В данной работе использован материал летних сборов. Общий объем материала составил **907** количественных и качественных проб.

2.2 Методы оценки абиотических показателей

Для исследования были выбраны не большие водотоки длиной (от 7 до 250 м), в этом случае ручьи обследовались на всем протяжении. Длина определялась от истока для точки, где ручей мог а) уходить карстовые воронки, б) иметь слепое устье, в) принудительно отведены в трубы г) впадать малые реки/озера. Если длина малого водотока превышала длину 250 м, то выбирались участки на расстоянии до 250 м от истока, также могла быть выбраны участки находящиеся дальше от истока, но на дне, которых находились грифоны, из которых происходило поступление родниковых вод. Предварительно проводили общий предварительный осмотр для выбора станций, соответствующих основным биотопам. На каждой станции визуально и органолептически оценивали субстраты (ил, песок, глина, опад, макрофиты, корни, водоросли, погруженные ветки/деревья) (Таблица А.2). В родниковых ручьях г. Жигулевска, Сергиевского района Самарской области, Ундоровских минеральных вод были отобраны пробы грунта для определения гранулометрического состава и содержания органического вещества. Определение органического вещества в грунте проводили путем сжигания в муфельной печи при температуре 550°C [Matisson, Lindén, 1983].

Таблица 2.2.1 Структура материала

№	Район исследования	Тип	Краткое обозначение	Кол-во биотопов	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
I	Полуостров Самарская Лука, Самарская область											
IA	г. Жигулевск											
1	Родник на ул. Репина	лк	РР	1			21	6	37	6	2	
2	Реокрен без названия по ул. Морквашиной	рк	РПМ	4		2	44	12	99	6	9	
3	Реокрен без названия у Чилигиной горы	рк	РЧГ	2		2	44	пересох				
4	Реокрен Железнодорожный, ул. Никитина	рк	РЖД	1		2	24	6	41	3	3	
5	Реокрен без названия по ул. Жигулевской	рк	РПЖ	3	4	2	44	12	86	6	9	
6	Гелокрен без названия у конторы НП «Самарская Лука», ул. Ткачева	гк	НПпруд 1	1								2
7	Лимнокрен без названия у конторы НП «Самарская Лука», ул. Ткачева	лк	НПпруд 2	1								2
IB	Национальный Парк «Самарская Лука»											
IB-1	Зона традиционного природопользования											
8	Яблоневые родники, верховья Яблоневого оврага	рк	РЯБ	2				3	30	пересох		
9	Александровские родники, реокрен близ с. Александровка	рк	РАЛ	2				8	35			
IB-2	Зона регулируемой рекреации											
10	Родник Холодный, лимнокрен в овраге Холодный	лк	РХ	1	3	2	21	2	26	3	3	
11	Родник во имя иконы Божьей Матери «Всецарица»	рк	БРЯ1	1				3				
12	Родник во имя основателей русского монашества святых Антония и Феодосия	рк	БРЯ2	1				3				
IB-3	Заповедная зона											
13	Родник «Винный ключ» близ с. Ширяево	рк	РШИ	2				6	38		6	

Таблица 2.2.1 (продолжение)

№	Район исследования	Тип	Краткое обозначение	Кол-во биото-пов	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
III	Курорт «Ундоровские минеральные воды», Ульяновская область											
24	Реокрен без названия	рк	РУНД1	1								4
25	Гелокрен без названия	гк	РУНД2	1								3
26	Антониев родник	рк	РУНД3	2								4
27	Источник «Серебряный»	рк	РУНД4	2								5
IV	Национальный парк «Бузулукский бор», Оренбургская область											
28	Реокрен без названия	рк	ББ4	1						2		
29	Гелокрен без названия	гк	ББ3	1						2		
30	Ручей Холерный	рк	ББ5	4						6		
31	Ручей Черталык	рк	ББ7	3						8		
V	Национальный парк «Хвалынский», Саратовская область											
32	Родник Лавров	рк	РЛАВ	1						2		
33	Гелокрен без названия	гк	ГЕЛ1	1						2		
34	Родник Радищевский	рк	РРОД	1						2		
35	Реокрен без названия у дороги	рк	РКД	1						2		
36	Святой родник	рк, лк	РСВ	2						2		
37	Ручей Каменка	рк	РКА	1						2		
38	Родник Водопойный	рк	РВП	4						2		
39	Родник Благодатный	рк	РБЛАГ	2						2		
40	Ручей из озера без названия	рк	РОЗ	1						2		

Таблица 2.2.1 (продолжение)

№	Район исследования	Тип	Краткое обозначение	Кол-во биотопов	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
41	Родник Каменный	рк	РКАМ	2						2		
42	Родник Вишневый	гк	РВИШ	1						2		
43	Лимнокрен без названия	лк	ЛИМН	1						2		
VI I	Окрестности г. Казань, Татарстан											
44	Ручей (без названия) около населенного пункта «Калинино»	рк	РКАЛ	1								5
45	Верховья р. Киндерка	рк	РКИН	2								7
46	Ручей (без названия) на стыке дна оврагов «Кузьмин» и «Бол. Остров»	рк, гк	РПКИН	2								3
47	Ручей (без названия) у населенного пункта «Званка»	рк	РЗВА	1								3
48	Верховья р. Нокса (ручей без названия)	рк	РНОКС А	1								2
49	Верховья р. Сухая	рк	РСУХ	1								5
50	Ручей «Прорва» около н.п. «Татарское Бурнашево»	рк	РПРО	2								3
51	Ручей (без названия) около н.п. «Введенская Слобода»	рк	РВС	2								4
52	Верховья р. Морквашинка	рк	РМК	3								4
53	Верховья р. Сула	рк	РСУЛ	2								4
	Общее число проб				7	10	20	78	41	66	59	63

Примечание: рк – реокрен, гк – гелокрен, лк – лимнокрен

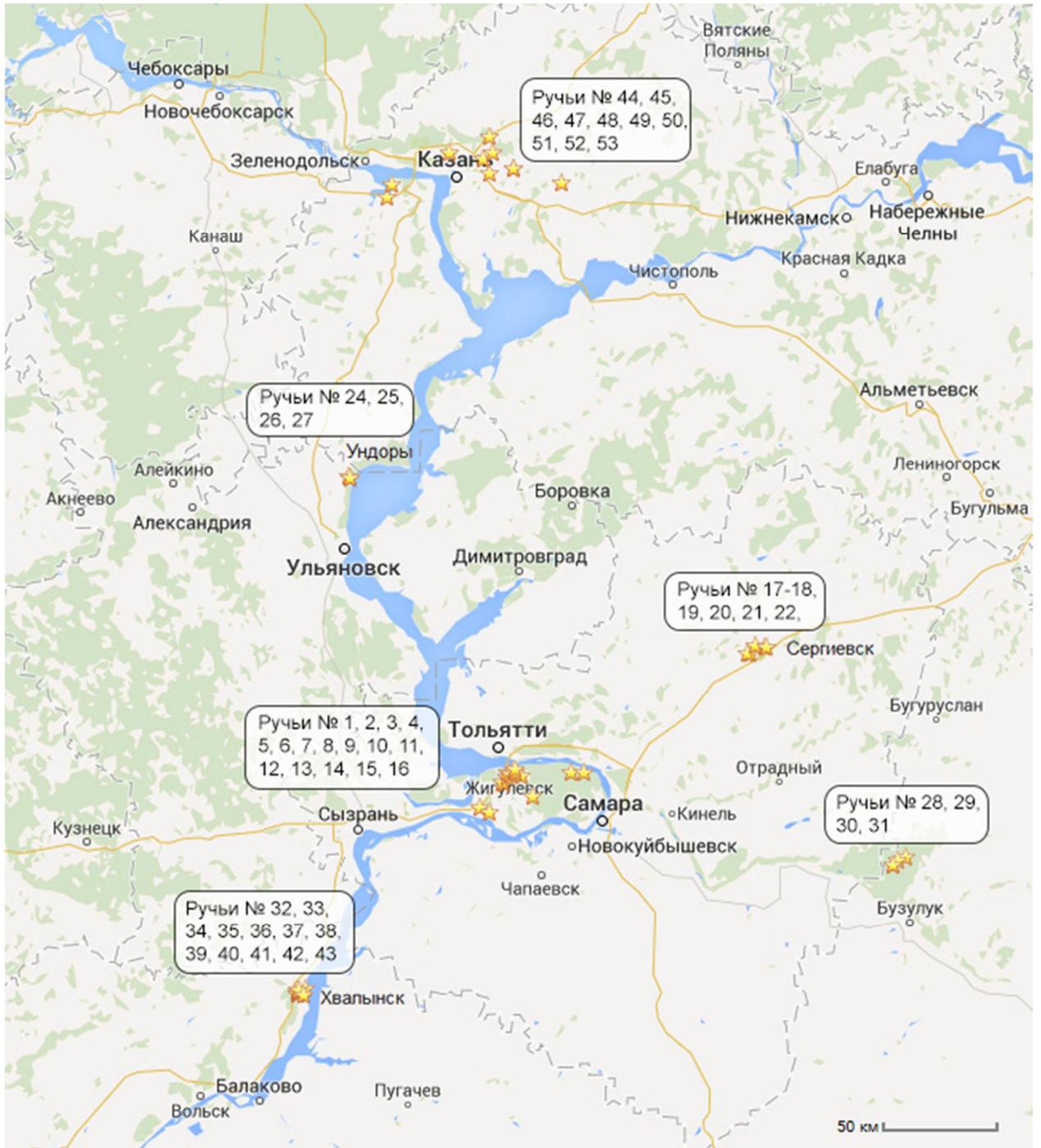


Рисунок 2.2.1. Карта-схема района исследований: бассейн Средней Волги.

Одновременно с отбором проб на станциях определялись морфометрические параметры: глубина и ширина (при помощи рулетки), температура (электронный термометр) и скорость течения ручья (при помощи округлого пенопластового поплавка диаметром 5 см, рулетки и секундомера) [Скворцов, Станиславская, Тысячнюк, 2001]. Среднегодовые температуры приведены по результатам собственных наблюдений

Расход воды оценивался по формуле: $Q=2/3vhl$,

где Q – расход воды (m^3), v – скорость течения (м/с), h – максимальная глубина на исследуемом профиле (м), l – ширина (м) [Аполлов, Ласточкина, 1963; Давыдов, Дмитриева, Конкина, 1973].

Антропогенную нагрузку на ручьи классифицировали согласно их расположению:

1) Высокая – ручей расположен близ трассы, вдоль улицы на территории города; как в самом ручье, так и на территории водосбора регулярно отмечается мусор, ручей может быть подвержен воздействию сточных вод.

2) Умеренная – родниковый ручей расположен на территории курорта, поселка, поля; часто используется как источник питьевой воды, высшая растительность на территории водосбора подвержена вытаптыванию.

3) Низкая – ручей расположен на территории ООПТ, посещение ограничено.

2.3 Методы сбора и камеральной обработки макрозообентоса

Количественные пробы зообентоса отбирали зубчатым водолазным дночерпателем Грузова $1/40 m^2$ в 2006-2009 гг.; модифицированным дночерпателем типа «Surber» площадью $1/100m^2$ с промывочным мешком глубиной 30 см (5 см плотной ткани + 25 см газа №33) в 2009-2012 гг. (Рисунок 2.3.1, Рисунок 2.3.2). Качественные пробы – скребком шириной 25 см (в 2009-2012 гг.). Таким образом, при единичном акте отбора проб на каждом биотопе общая площадь, с которой был собран материал, в среднем составляла $0,075 m^2$. Пробы фиксировали 4% раствором формалина или 70% этанола. Обработку материала проводили с помощью бинокуляра МБС-10, пробы просматривали целиком. Определение проводили под микроскопом «Микромед». В процессе определения использовались определители [Gelhaus, 2002; Wiederholm, 1983; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные., 1994; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые, 1997; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые:

двукрылые., 1999; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые, 2001]. Биомассу организмов зообентоса определяли непосредственно взвешиванием на электронных весах Adventurer OHAUS (0,0001 г). При составлении фаунистического списка обнаруженных видов придерживались системы и сокращений, изложенных в базе данных Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org>).



Рисунок 2.3.1. Зубчатый водолазный дночерпатель Грузова, площадь 0,025 м² (фото Герасимовой А.В.)

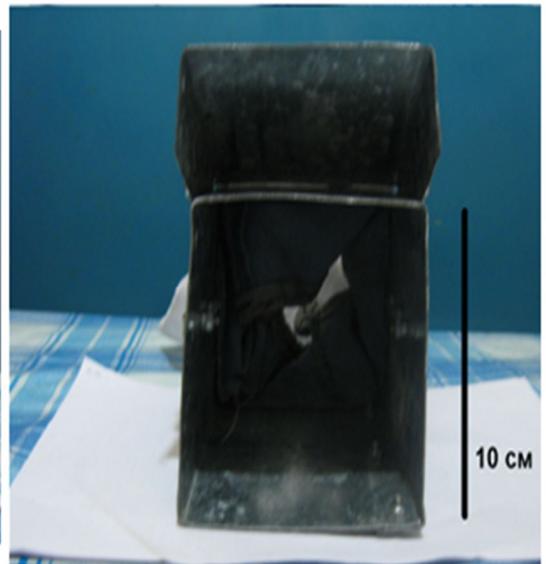


Рисунок 2.3.2. Модифицированный дночерпатель типа «Surber» площадью 0,01 м²

2.4 Методы оценки структурных показателей

Встречаемость видов определяли по формуле [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]:

$$P = \frac{m}{n} 100\%$$

где m – число станций, на которых был встречен вид, n – общее число станций. Для выделенных сообществ встречаемость видов рассчитывалась от общего числа проб, по которым оно описывались.

При выявлении комплексов доминирующих видов по данным применялся модифицированный индекс плотности Арнольди [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]:

$$A = \sqrt[3]{PN_{\%}B_{\%}}$$

где A – индекс плотности (%), P – встречаемость в пробах на точке отбора (%), $N_{\%}$ – доля численности вида в пробе (%), $B_{\%}$ – доля биомассы вида в пробе (%).

Для оценки структуры сообществ рассчитан индекс видового разнообразия Шеннона (H) и параметр организации системы фон Ферстера (F) [Foerster, 2003; Мэггаран, 1992; Прокин, Дубов, 2010]

Индекс Шеннона:

$$H = - \sum (N_i/N) \log_2 (N_i/N),$$

где N_i – численность i -того вида, N – общая численность организмов.

$$F = 1 - H/H_{\max}$$

где H – значение индекса Шеннона в пробе, H_{\max} – максимальное теоретически возможное значение индекса Шеннона. Параметр организации системы фон Ферстера отражает степень недоиспользования сообществом информационных ресурсов. Чтобы не возникало путаницы с обозначением параметра фон Ферстера и индекса Фишера, для параметра фон Ферстера использовались нижние индексы в зависимости от того, для каких величин он был рассчитан: $F_{\text{ч}}$ – по численности, $F_{\text{б}}$ – по биомассе, $F_{\text{тч}}$ – по численности трофических групп, $F_{\text{тб}}$ – по биомассе трофических групп.

Для оценки вклада отдельных таксонов в структуру сообщества использовались следующие индексы:

1) Хируномидный индекс Е.В. Балушкиной

$$K_{\text{ch}} = (\alpha_i + 0.5\alpha_{\text{ch}}) / \alpha_o,$$

где α_c , α_{ch} и α_o – вспомогательные величины для подсемейств Chironominae, Tanypodinae и Orthocladinae + Deamesinae + Prodiamesinae, при том $\alpha=N+10$, где N – численность всех видов данного подсемейства в процентах от общей численности хирономид) [Балушкина, 1976; Балушкина, 1987; Балушкина, 2004].

2) Олигохетный индекс Пареле.

$$D_1 = N_o / N_b,$$

где N_o – это общая численность олигохет в пробе, а N_b – сумма всех бентосных организмов пробы [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003; Основы геоэкологии, биоиндикации, биотестирования водных экосистем., 2004].

3) EPT-индекс – доля (%) по численности Ephemeroptera, Trichoptera и Plecoptera:

$$EPT = \frac{N_{EPT}}{N_b},$$

где N_{EPT} – численность всех организмов отрядов Ephemeroptera, Trichoptera и Plecoptera в пробе, а N_b – сумма всех бентосных организмов пробы [Семенченко, 2004].

Принадлежность организмов к экологическим группам (кренофилы, лимнофилы, лимно-реофилы и пр.) проводили с помощью базы данных Asterics 3.1.1 и по литературным источникам [Ferrington, 1998; Lindegaard, 1995; Orendt, 2000; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные., 1994; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые: двукрылые., 1999; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые, 2001]. Для каждого из сообществ определяли процентное соотношение кренофильных форм к общей численности макрозообентоса – Кф%.

2.5 Методы оценки трофической структуры и продукционных показателей

Оценка трофической структуры осуществлялась по классификации К. Камминса [Cummins, 1973] с помощью программы Asterics 3.1.1. Для тех видов, которые отсутствовали в базе данных, трофическая принадлежность определялась по литературным источникам [Arsuffi, Suberkropp, 1989; Cummins, Klug, 1979; Doyle et al., 2002; Fikáček, Trávníček, 2009; Roberts, 1971; Schmid-Araya, Schmid, 2000; Skidmore, 1985; Smith, Smock, 1992].

Продукции для насекомых проводили с использованием формул зависимости P/B-коэффициента от среднегодовой температуры T воды в водоеме [Голубков, 2000]:

$$P/B = ae^{bT} \text{ год}^{-1},$$

где a и b – коэффициенты, специфичные для разных таксонов, T – среднегодовая температура. Данные значения взяты из работы С.М. Голубкова [Голубков, 2000]. Значения среднегодовой температуры воды родниковых ручьев приводили по собственным и литературным данным [Сивохиц, 2005; Чужекова, 2013а; Физико-химические свойства Ундоровской минеральной воды, ; Водные объекты Республики Татарстан, 2006; Летопись природы Национального парка «Хвалынский», Книга 2: «Исходные данные (продолжение). Исходные данные полевого сезона 2007 года», 2008]. При отсутствии литературных данных и невозможности провести самостоятельные сезонные наблюдения пользовались устной рекомендацией С.М. Голубкова «среднегодовая температура равна примерно половине от максимально отмеченной, отмечаемых во второй половине лета».

Для групп беспозвоночных, не вошедших в список С.М. Голубкова, использовали P/B-коэффициенты из литературных данных, приведенные для водоемов и водотоков Западной Европы со сходным температурным режимом (

Таблица 2.5.1) .

Траты на обмен (R) рассчитывали по формуле через скорость потребления кислорода (Q) с поправкой на отличие среднегодовых температур от стандартных условий (Q_{10})

$$Q = Q_1 W^{a/b},$$

где Q – скорость потребления кислорода, мл O_2 час⁻¹, Q_1 и a/b – коэффициенты уравнения, W – масса в граммах [Алимов, 1989]

$$R = Qqt/c,$$

где Q – скорость потребления кислорода (мл O_2 час⁻¹), W – масса (г), t – время (часы), c – калорийность вещества тела животного, q – оксикалорийный коэффициент (4,86 ккал/мл O_2). Коэффициенты взяты из работ А.Ф. Алимова и др. [Алимов, 1989]. Для всех животных, кроме моллюсков, калорийность принята как 0,8 ккал/г сырого вещества; 0,33 ккал/г – для *Bivalvia*; 0,45 ккал/г – для *Gastropoda* [Алимов, Богатов, Голубков, 2013].

$$Q_{10} = 2,25^{(t1-20)/10},$$

где Q_{10} – коэффициент Вант-Гоффа, $t1$ – среднегодовая температура (C°).

$$R' = 1,3Q_{10}R \cdot 365,$$

где R' – траты на обмен (г/м²год⁻¹), 1,3 - поправка на активный обмен, R – траты на обмен в сутки.

$$P_6 = P_m + P_x - A_x,$$

где P_6 – продукция биоценоза, P_m – продукция мирных форм (г/м²год⁻¹), P_x – продукция хищных форм за год (г/м²год⁻¹), A_x – ассимилированная хищниками пища (г/м²год⁻¹).

$$A_x = (P_x + R_x)/a,$$

где P_x – продукция хищных форм за год ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$), R'_x – траты на обмен хищных форм за год ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$), a – коэффициент усвояемости пищи ($a=0,8$).

Таблица 2.5.1. P/B-коэффициенты для таксонов первичноводных животных

Таксон	P/b	Литературный источник
<i>Gammarus pulex</i>	2,60	[Mortensen, 1982]
<i>Eiseniella tetraedra</i>	3,50	[Buffagni, Comin, 2000]
Naididae, Enchytraeidae, Lumbriculidae	3,53	[Buffagni, Comin, 2000]
Sphaeriidae	0,96	[Holopainen, Jónasson, 1983]
Glossiphoniidae	3,1	[Learner, Potter, 1974]
Physidae	7,19	[González-Solís, Ruiz, 1996]
Lymnaeidae	6,70	[González-Solís, Ruiz, 1996]
Planorbidae	4,60	[González-Solís, Ruiz, 1996]
Tubificidae	5,50	[Rîşnoveanu, Vădineanu, 2003]
<i>Asellus aquaticus</i>	3,96	[Adcock, 1979]
Erpobdellidae	5,3	[Murphy, Learner, 1982b]

2.6 Методика расчета сапробиологических показателей

Расчет данного индекса возможен для водоема любого типа по индикаторным видам всего сообщества или его части. Для определения степени сапробности рассчитывали индекс Пантле-Букк [Sladecsek, 1973; Трофимова, 2010; Чертопруд, 2002а; Щербина, 2009; Основы геоэкологии, биоиндикации, биотестирования водных экосистем., 2004].

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n (S_i \cdot N_i \cdot J_i)}{\sum_{i=1}^n (N_i \cdot J_i)},$$

где S – индекс сапробности S_i – индивидуальный индекс сапробности i -го вида; N_i – число особей всех индикаторных видов; J_i – индикаторный вес; n – число видов с известной S_i . Индекс сапробности в олигосапробной зоне равен 1,0–1,5; в β -мезосапробной зоне – 1,51–2,50; в α -мезосапробной зоне – 2,51–3,50; в полисапробной зоне – 3,51–4,0.

Сапробные характеристики потенциально новых индикаторных видов вычислялись по формуле, предложенной П.Я. Цимдином (Цимдинь, 1979 цит. по [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003])

$$a_{ik} = \frac{N_k \cdot D_{ik}}{\sum_{k=p}^0 N_k \cdot D_{ik}} \cdot 10$$

где N_k – численность (в данной зоне сапробности k), встречаемость $D_i = m_i/M$, m_i – число проб, в которых был найден вид i ; M – общее число проб, k – коэффициент соответствующей зоны сапробности (0 для ксено-, 1 для олиго-, 2 для β -мезо-, 3 для α -мезо- и 4 для полисапробной зоны).

Для каждого вида показатели сапробной валентности соответствуют их встречаемости в различных зонах сапробности: $a_x + a_o + a_\beta + a_\alpha + a_p = 10$

$$s = \frac{(0 \cdot a_x + 1 \cdot a_o + 2 \cdot a_\beta + 3 \cdot a_\alpha + 4 \cdot a_p)}{10}$$

В конце к рассчитанному индексу s прибавляется число из таблицы (Таблица 2.6.1) в зависимости от индикаторного веса этого вида.

Таблица 2.6.1. Таблица поправочных коэффициентов при расчете индивидуальных индексов сапробности в зависимости от встречаемости вида по сапробным зонам

G, индикаторный вес вида	Соотношение значений сапробной валентности вида	Перерасчет видового индекса сапробности
5	10:0	целое число остается
5	9:1	прибавляется 0,1
4	8:2	прибавляется 0,2
4	7:3	прибавляется 0,3
4	1:8:1	целое число остается
3	6:4	прибавляется 0,4
3	5:5	прибавляется 0,5
3	1:7:2	прибавляется 0,15
3	1:6:3	прибавляется 0,25
3	2:6:2	целое число остается
2	1:5:4	
2	2:5:3	

2.7 Методы статистической обработки

Расчеты и статистическую обработку производили с помощью программного обеспечения – MS Excel 2007, Statistica7, Past 2.17, Biodiversity Pro.

Факторный дисперсионный анализ проведен в программе Statistica 7 (Таблица А.3).

Классификация сообществ

Для исключения влияния на итоги сравнения абсолютных значений показателей обилия перед проведением многомерных анализов данные трансформировали и в дальнейшем использовали долю таксона в процентах %. Полученные величины ранжировались, и выбирали пять видов с максимальными значениями. Для компактизации имеющихся данных было проведено суммирование численности видов каждого рода, а также численности для семейств малощетинковых червей и двустворчатых моллюсков. Таким образом, для классификации сообществ были использованы 86 таксонов рангом рода и семейства. После чего данные стандартизировали, во избежание влияния нулевых значений на анализ их характеристик и стандартизировали в описаниях по формуле [Quinn, Keough, 2002]:

$$Y_i = [Y_i - Y_{\min}] / [Y_{\max} - Y_{\min}]$$

При проведении кластерного анализа в качестве мер расстояния применяли расстояния Эвклида и меру сходства Брея-Куртиса, кластеризацию проводили методами Уорда и Метод невзвешенного попарного среднего [Hammer, Harper, Ryan, 2001; Максимович, Погребов, 1986]:

Расстояние Брея-Куртиса

$$Bray - Curtis_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^8 |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^8 (x_{ij} + x_{ik})}$$

Расстояние Евклида

$$D_E = \sqrt{\sum (X_{ij} - X_{ik})^2}$$

2.8 Список основных терминов и сокращений

Лимнокрен – родник с выраженной чашей/ванной [Thienemann, 1924; Жадин, 1950b]. В данном исследовании – площадь зеркала не более 6 м².

Реокрен (родниковый ручей) – водоток с родниковым питанием [Thienemann, 1924; Жадин, 1950b]. В данном исследовании – водотоки 1–3 порядка с расходом воды не более 300 л/с.

Гелокрен – место диффузной разгрузки подземных вод на относительно ровную поверхность [Thienemann, 1924; Жадин, 1950b].

Гело-реокрен – родниковый ручей, соответствующий промежуточному состоянию между активно текущим ручьем и родниковой топью, низким расходом воды – обычно менее 2 л/с [Danks, Williams, 1991].

Кренобионты – виды, для которых характерно обитание исключительно в родниках [Lindegaard, 1995; Ивановский, 2009].

Кренофилы – виды, для которых характерно преимущественное обитание в родниках, однако они могут заселять и другие типы местообитаний, где встречаются реже [Lindegaard, 1995; Ивановский, 2009].

Лимнобионты – организмы, облигатно обитающие в стоячих водах [Hess, Heckes, Bauer, 2004]

Реобионты – организмы, облигатно обитающие на течении и обладающие максимальным обилием в быстро текущих водах [Hess, Heckes, Bauer, 2004].

Лимнофилы – организмы, обитающие преимущественно в стоячих водах, иногда – в слабопроточных водоемах [Hess, Heckes, Bauer, 2004].

Реофилы – организмы, обитающие преимущественно в быстро текущих водах, иногда отмечаемые в слабопроточных водоемах [Hess, Heckes, Bauer, 2004].

Лимно-реофилы – организмы, обитающие в стоячих водах, но чаще при слабом течении [Hess, Heckes, Bauer, 2004].

Рео-лимнофилы – организмы, которые обитают на течении, но регулярно могут быть отмечены на слабопроточных участках [Hess, Heckes, Bauer, 2004].

КРК – концепция речного континуума.

Функционально-трофические группы (ФТГ, functional feeding groups) – категории, объединяющие организмы макрозообентоса согласно типу пищевого ресурса и способу его потребления [Cummins, 1973].

Измельчители (Shredders) – группа беспозвоночных животных, включающая в себя фитофагов и детритофагов, занимающаяся измельчением крупных органических остатков (например, листовой опад), живых частей растений, ассоциированных с ними бактериальных колоний.

Фильтраторы (Filter feeders/filtrators) – группа беспозвоночных животных, питающихся взвешенным органическим веществом и более мелкими, по сравнению с их собственными размерами, организмами, содержащимися в толще воды [Cummins, 1973].

Собираатели (Collector-gatherers) – группа беспозвоночных животных, включающая себя детритофагов, собирающих мелкодисперсное органическое в-во с поверхности и внутри грунта [Cummins, 1973].

Соскребатели (Grazers) – группа беспозвоночных животных, питающая путем соскребания перефитонных микроорганизмов (простейшие, грибы, бактерии, водоросли) [Cummins, 1973].

Хищники (Predators) – группа беспозвоночных животных, охотящихся на живую добычу: включает в себя как тех, кто заглатывает добычу целиком, так и тех, кто поглощает добычу путем постепенного откусывания и высасывания [Cummins, 1973].

ГЛАВА 3. ОБЗОР ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВ И РОДНИКОВЫХ РУЧЬЕВ БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

В данной главе приводится обзор состава макрозообентоса родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги, по материалам, собранным в период с 2006 по 2012 годы. Рассматривается представленность различных экологических и таксономических групп в исследованных водных объектах и сравнение этих характеристик с водоемами и водотоками других регионов по литературным данным. Фаунистические списки приведены согласно Европейской системе по базе данных Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org>), что позволяет облегчить сопоставление собственных данных с литературными.

3.1 Общая характеристика макрозообентоса

Фауна родников неоднородна по своему происхождению. В нее, кроме собственно кренобионтных и кренофильных видов, могут также входить:

- элементы фауны подземных вод;
- реофильные (в реокренах) и лимнофильные (в лимнокренах) виды, характерные для более крупных водоемов и водотоков;
- виды, приуроченные к влажным субстратам (подушки мха, смоченный листовой опад);
- эвритопные и наземные виды [Dumnicka, Galas, Koperski, 2007; Fischer et al., 1998; Jackson, Fisher, 1986; Thienemann, 1924; Thienemann, 1926; Галимзянова, Тахтеев, Окунева, 2008; Жадин, 1950а; Чертопруд, 2006а].

В ходе исследования в составе макрозообентоса родников и родниковых ручьев Среднего Поволжья обнаружено 447 таксонов рангом вида и выше (Приложение В). 85% всего разнообразия приходится на долю насекомых, из них максимальное число видов отмечено для Diptera – 230, Coleoptera – 61, Trichoptera – 36. Среди таксонов не-насекомых наибольшим разнообразием отличаются Oligochaeta – 22 и Gastropoda – 20 (Рисунок 3.1.1, Рисунок 3.1.2). В основном это виды, распространенные на территории Палеарктики, известные как из родников других территорий, так и из более крупных водных объектов различного типа. Лимнофилы и лимнобионты составляют 22,4% всех видов, лимно-реофилы и рео-лимнофилы – 21,1%, кренофилы и кренобионты – 17,7%, убиквисты – 13,2%, реофилы и реобионты – 8,1% (Рисунок 3.1.3).

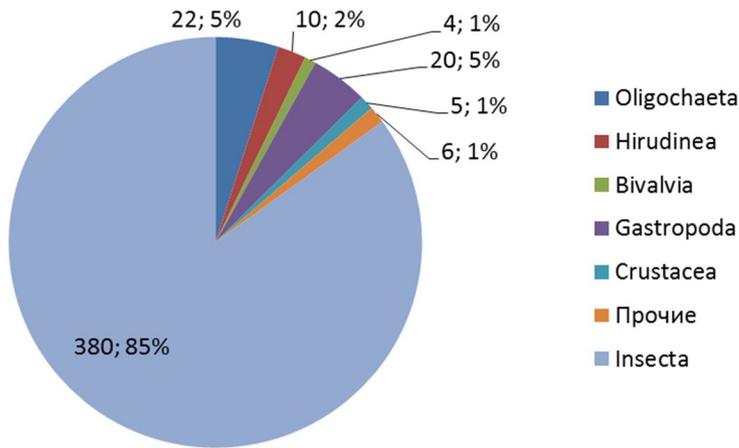


Рисунок 3.1.1. Таксономический состав макробеспозвоночных

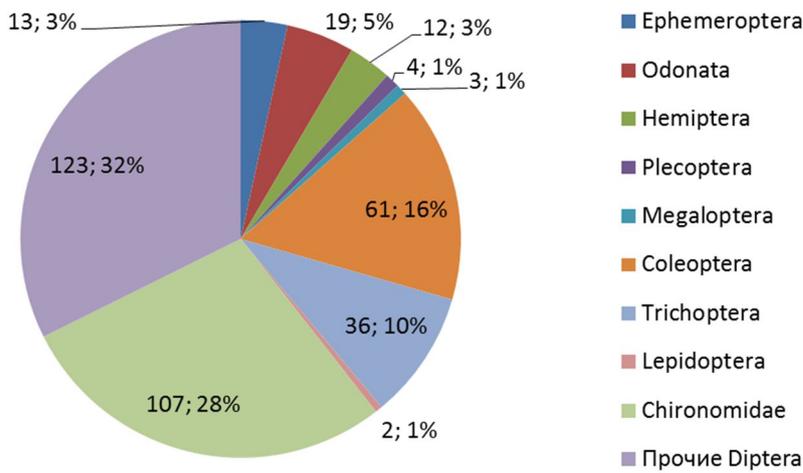


Рисунок 3.1.2. Таксономический состав насекомых

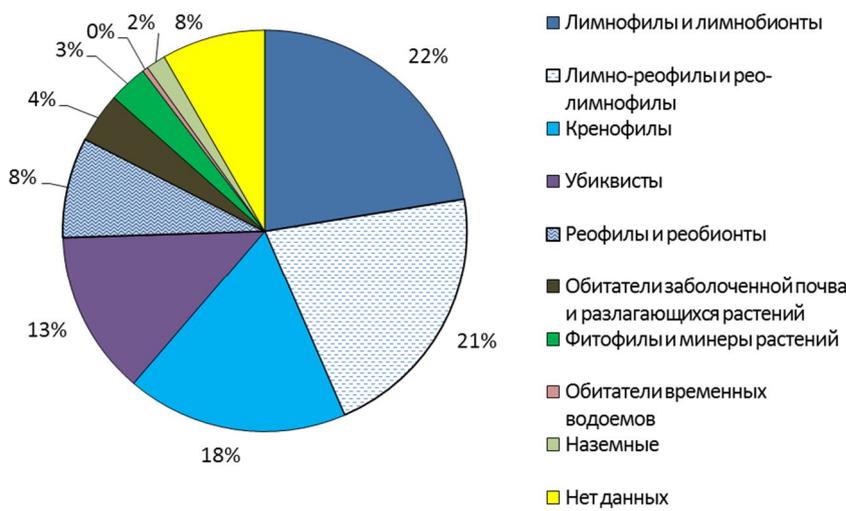


Рисунок 3.1.3. Представленность видов с различными экологическими предпочтениями

Наибольшее число таксонов отмечено для Самарской Луки, что связано с многолетними исследованиями этого района – 315 таксонов рангом вида и выше. При сравнении разовых съемок отдельных районов исследования первое место занимает национальный парк «Бузулукский бор» – 155 найденных видов. В окрестностях г. Казани было найдено 122 вида, 135 видов – в родниках Сергиевского района Самарской области, 89 видов – в национальном парке «Хвалынский». Меньше всего – 55 видов – отмечено в родниках в районе Ундоровских минеральных вод, что, скорее всего, связано с небольшим объемом собранного материала (обследовано всего 4 родника). Число видов, найденных на каждой отдельной станции за единичное наблюдение, варьирует от 3 до 28, и достоверно не отличается для каждого из районов исследования. Количество найденных видов для одного водотока при единичных наблюдениях варьирует от 7 до 55; при многолетних исследованиях этот показатель может составлять от 80 до 143 (ручей по ул. Морквашинской, г. Жигулевск за период с 2006 по 2011 г.). Минимальное число видов для родников и родниковых ручьев Самарской Луки, в которых проводились регулярные съемки, обнаружено в лимнокренах (Холодный, на ул. Репина) и в пересохших ручьях (у Чилигиной горы и Яблоневого). Максимальное число таксонов обнаружено в ручьях с наибольшим количеством представленных биотопов – на территории Самарской Луки (за период 2006–2011 гг.) это ручьи по ул. Морквашинской (120) и Железнодорожный (105), на территории НП «Бузулукский Бор» – ручей Черталык (54), на территории Сергиевского района Самарской области – ручей Сургутский (53).

Только 12 таксонов рангом ниже рода (2% от всех найденных) отмечены во всех 6 основных исследованных районах: *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede 1862, *Limnodrilus udekemianus* Claparede 1862, *Tubifex tubifex* (Müller, 1774), *Pisidium personatum* Malm 1855, *Nemoura cinerea* (Retzius 1783), *Plectrocnemia conspersa* (Curtis 1834), *Tipula luna* Westhoff 1879, *Dicranota bimaculata* (Schummel 1829), *Chaetocladius* gr. *piger*, *Macropelopia nebulosa* (Meigen 1804), *Prodiamesa olivacea* (Meigen 1818), *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*. В 4-х и более районах исследования найден 51 вид (11%). Таким образом, следует отметить неравномерность встречаемости видов макрозообентоса в родниковых биотопах. Тем не менее, именно эти таксоны обычно попадают в состав доминирующих форм в большинстве исследованных водотоков.

3.2 Обзор основных таксономических групп в родниковых ручьях Среднего Поволжья

Полный список таксонов, обнаруженных в родниках и родниковых ручьях Среднего Поволжья, приведен в приложении (Таблица В.1) ¹. Ниже будет приведено сравнение полученных данных о составе макрозообентоса родниковых ручьев изученного региона с литературными источниками по различным таксономическим группам макрозообентоса в родниках и родниковых ручьях.

Oligochaeta

Малощетинковые черви – одна из наиболее распространенных групп водных беспозвоночных и часто – одна из самых разнообразных среди таксонов не-насекомых в родниках [Deharveng et al., 2009; Eggers, 2000; Webb et al., 1998]. В родниковых ручьях бассейна Средней Волги отмечено 22 таксона рангом вида и выше. Наиболее высокой встречаемостью обладали виды, имеющие всесветное распространение из отряда Tubificida родов *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Nais*, обитающими, в основном, на мягких грунтах. На твердых грунтах, а также во время пересыхания *Eiseniella tetraedra* и *Eisenia* sp. наиболее обычны. На долю малощетинковых червей приходится 5% от общего разнообразия, отмеченного в родниках Среднего Поволжья. Видовой состав и число найденных таксонов (всего 22) малощетинковых червей родников и родниковых ручьев Среднего Поволжья наиболее сходен с таковым указанным Ф. Эггерсом [Eggers, 2000] – ученый указывает 17 видов – часто были отмечены эврибионтные виды Tubificidae, регулярно встречаются виды родов *Pristina* и *Nais*, характерные для текучих вод. В работах по родникам Западной Европы так же рядом авторов регулярно указывается *Eiseniella tetraedra* из родниковых биотопов [Brönmark et al., 1984; Drewes, Fournier, 1989; Hahn, 2000; Lindegaard et al., 1998; Mori, 2003; Walther, Whiles, 2011]. Выделяют несколько наиболее часто встречаемых комплексов видов Oligochaeta: кренофильные виды – *Stylodrilus heringianus* и *Rhyacodrilus falciformis*, характерные для чистых текучих вод – *Nais bretscheri*, *Pristina idrensis*, *Propappus volki*, полуводные, тяготеющие к родникам *Eiseniella tetraedra*, эврибионтные – *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Nais elinguis* и стигобионтные – *Trichodrilus cernosvitovi* [Brönmark et al., 1984; Drewes, Fournier, 1989; Hahn, 2000; Lindegaard et al., 1998; Mori, 2003; Walther, Whiles, 2011].

¹ Поскольку полные названия беспозвоночных, обнаруженных в ходе данного исследования (включая автора и год описания), приведены в таблице, далее для всех видов, упомянутых в таблице, в тексте диссертации будут использованы сокращенные названия.

Hirudinea

Видовой состав пиявок, обнаруженных в родниковых ручьях бассейна Средней Волги, представлен 10 видами, из которых наибольшей встречаемостью обладают *Dina lineata*, *E. nigricollis*, *Helobdella stagnalis*, *Glossiphonia complanata*, *Glossiphonia concolor*, *A heteroclita*. Указанные виды обладают палеарктическим ареалом и часто указываются для малых рек Европейской части России, а также родниковых ручьев других регионов [Brunke, 2004; Learner, Potter, 1974; Murphy, Learner, 1982b; Schletterer, Füreder, 2010; Smith, Wood, 2002; Smith, Wood, Gunn, 2003; Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997; Кондратьева, 2000; Чертопруд, 2005; Чертопруд, 2006а; Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография, 2001; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007].

Mollusca: Gastropoda

Наибольшим разнообразием и встречаемостью среди моллюсков в родниках и родниковых ручьях Среднего Поволжья были представители семейств Lymnaeidae (8) и Physidae (4). Представители семейства Planorbidae, несмотря на сопоставимое число видов (5), имеют более низкую встречаемость в исследованных родниках. Многими авторами показано, что *Radix labiata* и *Galba truncatula* являются одними из наиболее распространенных представителей отряда легочных моллюсков в малых реках и родниковых биотопах [Eggers, 2000; Fischer et al., 1998; Schletterer, Füreder, 2010; Smith, Wood, 2002; Smith, Wood, Gunn, 2003; Чертопруд, Удалов, 1996; Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография, 2001; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007].

Моллюски семейства Physidae широко распространены как в Старом, так и Новом свете, что является следствием развития аквариумистики. *Physa acuta* и близкие к ней виды могут хорошо переносить повышенные температуры, что приводит к их массовому развитию в водоемах-охладителях [Сон, 2007; Яковлева, Яковлев, Мезикова, 2010]. Так как сезонные колебания температуры в кренали меньше, чем в ритралах и потамали, этот факт делает родниковые местообитания весьма привлекательными для теплолюбивых моллюсков-вселенцев [Сон, 2007], что совпадает с данными различных авторов [Eggers, 2000; Moor De, Ivanov, 2007; Чертопруд, 2005], указывающих на нахождение моллюсков рода *Physa* (*Ph. adversa*, *Ph. fontinalis*) в родниковых ручьях.

Mollusca: Bivalvia

В исследованных родниковых ручьях Среднего Поволжья часто отмечаются двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae, определение которых проводилось преимущественно до рода, что по сравнению с данными других авторов не отражает

возможного разнообразия этой группы в родниках и родниковых ручьях. А.А. Фроловым [Фролов, 2008] указывается нахождение 20 видов горошинок в ручьях Кольского полуострова, причем среднее количество видов равно 3–4 на станцию. В то же время наши данные вполне сопоставимы с результатами авторов, ограничивавшихся родовым уровнем определения этой группы. Моллюски *Pisidium* spp. и *Sphaerium* spp. были регулярно отмечены в родниковых ручьях Англии, Германии, Швеции, средней полосы Европейской части России [Brönmark et al., 1984; Fischer et al., 1998; Hoffsten, Malmqvist, 2000; Holopainen, Jónasson, 1983; Smith, Wood, Gunn, 2003; Чертопруд, 2005].

Crustacea

Ракообразные достаточно редки в родниках и родниковых ручьях Среднего Поволжья; в основном они представлены видами с широким распространением *Gammarus lacustris*, *Gammarus pulex* и *A. aquaticus*, но редко занимают доминирующее положение. Однако, по данным некоторых авторов, эти виды могут определять величины обилия как в лимнокренах, так и реокренах [Ilmonen, Paasivirta, 2005; Adcock, 1979; Hirvenoja, 2002; Murphy, Learner, 1982a; Orendt, Reinhart, 1997; Smith, Wood, Gunn, 2003; Ивановский, 2010b; Чертопруд, 2011]. Кроме того, в одном из ручьев, соединяющемся с Волгой, были встречены единичные особи байкальского вида-вселенца *G. fasciatus*, отмечаемого в бентосе волжских водохранилищ в 60-х годах XX века [Schletterer, Füreder, 2010; Яковлева, Яковлев, 2010].

Insecta: Ephemeroptera

В родниковых ручьях Среднего Поволжья наибольшего наибольшего наиболее высокой встречаемостью обладали поденки семейства Baetidae в частности *Baetis rhodani*, другие представители этого семейства встречались реже *B. (Acentrella)* sp., *B. (Baetiella)* sp., *B. wartensis*, *C. luteolum*. Представители других семейств имели единичную встречаемость. Поденки – один из наиболее часто регистрируемых отрядов в родниковых ручьях и малых реках, поскольку большинство представителей тяготеют к проточным водам с высоким содержанием кислорода [Barber-James et al., 2008; Cushing, Cummins, Minshall, 2006]. Ряд авторов [Lindegaard et al., 1998; Paller, Specht, Dyer, 2006; Ивановский, 2010b; Чертопруд, 2006a] указывают поденок *Baetis rhodani*, *H. sulfurea*, *E. ignita* и *C. macrura* в качестве доминантов в родниковых ручьях с расходом воды более 3 л/с. Однако, такая ситуация характерна далеко не для всех реокренов при сходной интенсивности водообмена. В работах различных исследователей показано, что этот отряд зачастую может быть представлен небольшим числом видов с низкой численностью, даже при отсутствии интенсивной антропогенной нагрузки [Dumnicka, Galas, Koperski, 2007; Eggers, 2000; Erman, 1998; Erman, 2002; Smith, Wood, Gunn, 2003]. Аналогичная ситуация характерна для родниковых ручьев Среднего Поволжья. Таким

образом, можно заключить, что распространение этого отряда в родниках является весьма не равномерным.

Insecta: Odonata

Большинство стрекоз, отмеченных в исследованных родниковых ручьях региона – представители двух наиболее молодых, с точки зрения филогенетики, семейств Libellulidae (*Libellula pectoralis*, *Libellula depressa*, *Libellula fulva*, *Libellula quadrimaculata*, *Orthetrum cancellatum*) и Coenagrionidae (*Coenagrion armatum*, *Coenagrion puella*, *Enallagma circulatum*, *Enallagma* sp., *E. najas*, *Ischnura elegans*). Эти семейства в равной степени представлены во всех зоогеографических зонах и одинаково хорошо заселяют как водоемы, так и водотоки [Kalkman et al., 2008]. М.В. Чертопрудом [Чертопруд, 2005] показано, что наибольшее развитие представители этого отряда получают в малых реках с расходом воды более 3 м³/с. В то же время М. Брунке [Brunke, 2004] показывает приуроченность видов *Gomphus vulgatissimus*, *Libellula fulva*, *Platycnemis pennipes*, *C. pulchellum*, *Ischnura elegans*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Lestes viridis* к зоне гидравлического стресса в пограничной зоне «озеро-водоток». Большинство находок стрекоз в исследованных водных объектах приурочено к одному ручью (по ул. Морквашинской). В других были разово отмечены единичные личинки стрекоз, что совпадает с данными других авторов [Hoffsten, Malmqvist, 2000; Paller, Specht, Dyer, 2006]. Этот факт объясняется с той точки зрения, что стрекозы могут быть охарактеризованы как не специфическая группа для ручьев в пределах Палеарктики, в отличие от Неотропической области [Kalkman et al., 2008; Thienemann, 1926].

Insecta: Plecoptera

Наибольшей встречаемостью среди веснянок в изучаемом регионе обладают *Nemoura cinerea* и *Nemurella pictetii*. Полученные результаты согласуются с данными Л.В. Головатюк и соавторов, характеризующими видовой состав веснянок, обнаруженных в малых реках на территории Самарской области, как достаточно бедный (всего 6 видов) [Головатюк, Зинченко, Шитиков В.К., 2008; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007]. Веснянки, наряду с поденками, являются еще одной группой, приуроченной к холодноводным, хорошо аэрируемым местообитаниям [Allan, Castillo, 2007; Maiolini, Carolli, Silveri, 2011; Stoyanova et al., 2014; Williams, Hogg, 1988; Жадин, 1950b]. Различные исследователи достаточно часто отмечают их в родниках различных зоогеографических зон, указывая от 3 до 17 видов, что составляет до 10–20% от общего таксономического разнообразия [Gathmann, Williams, 2006; Hahn, 2000; Hoffsten, Malmqvist, 2000; McCabe, 1998; Myers, Resh, 2002].

Insecta: Hemiptera

Среди водяных клопов в родниковых ручьях бассейна Средней Волги *Nepa cinerea*, *P. concinna*, *Corixa* sp., *N. glauca*, *A. paludum*, *Gerris* spp. обладают наиболее высокой встречаемостью. Видовой состав сходен с результатами М.А. Грандовой, указывающей 20 видов, обитающих в ручьях Палистровского заповедника (Псковская область) [Polhemus, Polhemus, 2007; Дядичко, Грандова, Прокин, 2009]. В целом обнаруженные виды полужесткокрылых характерны для лентических и лотических местообитаний со скоростями течения ниже 0,5 м/с [Чертопруд, 2005; Щербина, 2010; Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография, 2001; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007].

Insecta: Trichoptera

Представители отряда Trichoptera занимают третье по числу видов (36) среди всех беспозвоночных в данном исследовании. Наиболее высокая встречаемость представителей этого отряда была отмечена в ручьях на территории национальных парков «Хвалынский» и «Бузулукский Бор», где регулярно были отмечены личинки *Plectrocnemia conspersa*, *Halesus tessellatus*, *Chaetopteryx* sp., *Anabolia laevis*, *Hydropsyche angustipennis*. Ручейники еще в исследованиях А. Тинеманна [Thienemann, 1924; Thienemann, 1926] были охарактеризованы как один из наиболее типичных отрядов в родниковых местообитаниях. По данным современных исследований, ручейники семейства Limnephilidae, Goeridae, Beraeidae часто выступают в роли доминантов в родниковых ручьях Европы и Северной Америки, где могут составлять от 20 до 40% общего разнообразия беспозвоночных [Erman, 1998; Gathmann, Williams, 2006; Illies, 1961; Maiolini, Carolli, Silveri, 2011; Moor De, Ivanov, 2007; Mori, 2003; Myers, Resh, 2002; Stoyanova et al., 2014; Жадин, 1950b]. Г. Ю. Хан [Hahn, 2000] и Н. Эрман [Erman, 2002] показали положительную зависимость числа видов ручейников в родниковых ручьях от жесткости воды.

Insecta: Coleoptera

В родниковых ручьях Среднего Поволжья представители отряда Coleoptera занимают второе место по числу видов после Diptera и составляют 13,6% от общего числа видов (при этом большая часть собранного материала была представлена личиночными формами). В пробах отмечен ряд кренофильных форм плотоядных жуков *A. paludosus*, *A. guttatus*, *H. sibiricus*, что согласуется с данными об этой группе известных из других регионов [Smith, Wood, 2002; Дядичко, 2009]. Из представителей подотряда Polyphaga наиболее часто в родниковых ручьях указываются виды родов *Elmis*, *Elodes*, *Georissus*, *Hydraena*, *Dryops*, *Laccobius*, что вполне согласуется с данными, полученными в рамках этого исследования [Fischer et al., 1998; Jäch, Balke, 2008; Malmqvist, Brönmark, 1985; Thienemann, 1926; Чертопруд, 2005]. Различными авторами показано, что в целом представители этого отряда могут

составлять 15–35% от общего разнообразия родниковых макробеспозвоночных [Eggers, 2000; Gathmann, Williams, 2006; Hahn, 2000; Hoffsten, Malmqvist, 2000; Thienemann, 1926]. Жуки – один из наиболее разнообразных отрядов в континентальных водоемах, однако, видовое разнообразие этого отряда часто недоучитывается из-за высокой подвижности его представителей [Прокин, 2008].

Insecta: Diptera

В родниковых ручьях Среднего Поволжья на долю двукрылых приходится 51% от общего разнообразия макробеспозвоночных. Всего отмечено 23 семейства, из которых наиболее разнообразны: Chironomidae – 106 видов, Tipulidae – 15, Limoniidae – 17, Psychodidae – 14, Stratiomyidae – 14, Simuliidae – 10. Самыми распространенными видами, не относящимися к семейству Chironomidae, являются: *Tipula luna*, *Tipula lateralis*, *Tipula montium*, *Eloeophila maculata*, *Dicranota bimaculata*, *Ptychoptera lacustris*, *Satchelliella canescens*, *C. lapponica*, *Stratiomys longicornis*. Эти виды двукрылых являются обычными обитателями родниковых биотопов [Lehmann, Reusch, 2009; Lindegaard et al., 1998; Rühm, 1998; Salmela, Autio, Ilmonen, 2007]. Различными исследователями показано, что двукрылые определяют от 30 до 60% общего видового разнообразия в родниках [Buffagni, Comin, 2000; Fischer et al., 1998; Paine, Gaufrin, 1956; Боев, Островская, 1998; Зинченко, 2011]. Многие авторы указывают значительную приуроченность семейств Tipulidae и Limoniidae, Pediciidae к родниковым местообитаниям: так, на представителей рода *Dicranota* и *Pedicia* указывают как на характерный компонент ручьев с интенсивным водообменом, а на *Tipula*, *Limnophila*, *Molophilus*, *Pilaria* – как на характерные элементы гелокренов и обводненной почвы [Fischer et al., 1998; Gathmann, Williams, 2006; Jong De et al., 2008; Lindegaard et al., 1998; Przhiboro, 2009; Salmela, 2010; Salmela, 2012; Thienemann, 1924; Thienemann, 1926; Vannote, Sweeney, 1985; Ивановский, 2008; Островская, 2009].

Отдельно следует отметить комплекс двукрылых, населяющий сероводородные источники, где в массе развиваются личинки мух семейств Syrphidae – *Eristalinus* sp., *Eristalis* sp., *H. hybridus*, *Helophilus pendulus*, что является вполне рядовым для водоемов такого типа [Кривошеина, 2007]. Д. Вильямс с соавторами [Williams, Williams, Botosaneanu, 1998] указывают на доминирование двукрылых практически везде – в термальных и холодноводных, пресных, солоноватоводных и гипергалинных источниках, за исключением холодноводных родников на территориях, не подвергавшихся влиянию оледенения.

Insecta: Diptera: Chironomidae

Комары-звонцы — наиболее широко представленная группа в родниковых ручьях бассейна Средней Волги. Общее число найденных видов Chironomidae сопоставимо с общим числом видов остальных семейств – 107 и 123 соответственно. В нашем случае имеется следующее распределение основных подсемейств: Chironominae – 42,0%, Orthoclaadiinae –

29,1%, Tanypodinae – 19,6%, Diamesinae – 6,5%, Prodiamesinae – 2,8%, что характерно для водотоков с замедленным течением [Головатюк, 2005; Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997; Зинченко, Головатюк, Шитиков, 2004; Щербина, 2005; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. Из всего полученного списка Chironomidae 27 видов (25%) можно охарактеризовать как кренофильные и кренобионтные. Так, 38% видов обладали голарктическим ареалом, 42% – палеарктическим, 11% – преимущественно известны из западной Палеарктики и 2% – из восточной. Наибольшей встречаемостью (4–20%) обладали следующие виды: *Prodiamesa olivacea*, *Pseudiamesa* gr. *nivosa*, *Tanytarsus verralli*, *Macropelopia nebulosa*, *Chironomus* spp., *P. (P.) flavifrons*, *Micropsectra* gr. *junci*, *Krenopelopia binotata*, *Ch. gr. piger*, *Psecrotanypus varius*, *Thienemanniella gracilis*, *C. defectus*, *Ablabesmyia monilis*, *G. glaucus*, *Tanytarsus pseudolestagei*. Согласно данным Феррингтона [Ferrington, 1998], представители семейства Chironomidae показывают значительное разнообразие на родовом и видовом уровнях в родниковых местообитаниях. Так, обобщив данные по тридцати двум родникам на территории США, Феррингтон указывает 178 видов из 104 родов, из них Orthoclaadiinae – 75 (42%), Chironomini – 38 (21%), Tanytarsini – 26 (15%), Tanypodinae – 23 (13%), Diamesinae – 9 (5%), Podonominae – 4 (2%), Prodiamesinae – 3 (2%).

Сходный состав родов и видов указывается различными исследователями для родников Западной Европы [Ilmonen et al., 2009; Lencioni, Marziali, Rossaro, 2011; Lencioni, Rossaro, 2005; Lindegaard, 1995; Orendt, 2000]. Из них Феррингтон характеризует роды *Micropsectra*, *Cricotopus*, *Eukiefferiella*, *Parametriocnetus* и *Orthocladus*, как наиболее распространенные в исследованных родниках. К кренофильным родам с точки зрения данного автора относятся *Pseudokiefferiella*, *Macropelopia*, *Pentaneurella*, *Chaetocladus*, *Metriocnemus*, *Heleniella*, *Parachaetocladus*, *Psilometriocnemus*, *Stilocladus*, а также некоторые виды рода *Diamesa*. Сходный состав комаров-звонцов указывают различные исследователи для родников Урала [Островская, 2009; Паньков, 2000; Паньков и др., 2008; Паньков, Крашенинников, 2012]: *Pseudodiamesa* gr. *branickii*, *Ps. gr. nivosa*, *Diamesa tonsa*, *Micropsectra* gr. *junci*, *Prodiamesa olivacea*, *Rheocricotopus* sp., *Orthocladus* sp. При исследовании водотоков Камчатки, Чебанова [Чебанова, 2008; Чебанова, Николаева, 1981] приводит примеры распределения видов Chironomidae, связанных с высотной поясностью, и указывает на переход ряда холодноводных видов в группу кренофильных при снижении высоты над уровнем моря. «Из 13 массовых видов хирономид *Diamesa* gr. *insignipes* предпочитает холодноводные горные, *E. gr. gracei*, *Rheocricotopus effusus*, *Orthocladus. (E.) saxosus*, *O. (M.) frigidus*, *Parorthocladus nudipennis* – умеренно холодноводные горные водотоки, в предгорьях – «лососевые ключи», *Pagastia orientalis*, *Tvetenia* gr. *bavarica* – крупные горные и предгорные реки, *Micropsectra. gr. junci*, *O. nitidoscutellatus* – крупные предгорные, *Stilocladus orientalis*, *Thienemanniella* gr. *clavicornis* –

малые предгорные, *Rheotanytarsus pentapodus* – равнинные водотоки» [Чебанова, 2008]. Таким образом, как показано различными авторами [Ilmonen et al., 2009; Ferrington, 1998; Lindegaard, 1995; Поздеев, 2006] для родников и родниковых ручьев до 70% из видового разнообразия Chironomidae могут составлять представители п/с. Orthoclaadiinae.

Наиболее подробный список Chironomidae из бассейна Средней и Нижней Волги приводится в работе Т.Д. Зинченко, где указано 234 вида, преимущественно палеарктического распространения [Зинченко, 2011]. Наши данные также подтверждают эту закономерность. Однако, список, приводимый в данной работе, и список Т.Д. Зинченко перекрываются не полностью – нами обнаружен ряд специфических кренофильных видов и видов, известных из более северных регионов. Индекс Чекановского-Серенсена был не очень высок и составлял 0,42, что указывает на специфику родниковых местообитаний. Эти же результаты подтверждаются с помощью проведения кластерного анализа с использованием литературных данных о составе хирономид родниковых местообитаний Северной Америки (США, Канада) и Западной Европы (Германия, Итальянские Альпы, обобщения по странам Северной Европы). Показано, что состав родов и число найденных видов более близко к другим родникам, чем к водоемам и рекам своего региона (Рисунок 3.2.1) [Colbo, 1991; Ferrington et al., 1995; Lencioni, Marziali, Rossaro, 2011; Lindegaard, 1995; Orendt, 2000; Зинченко, 2011].

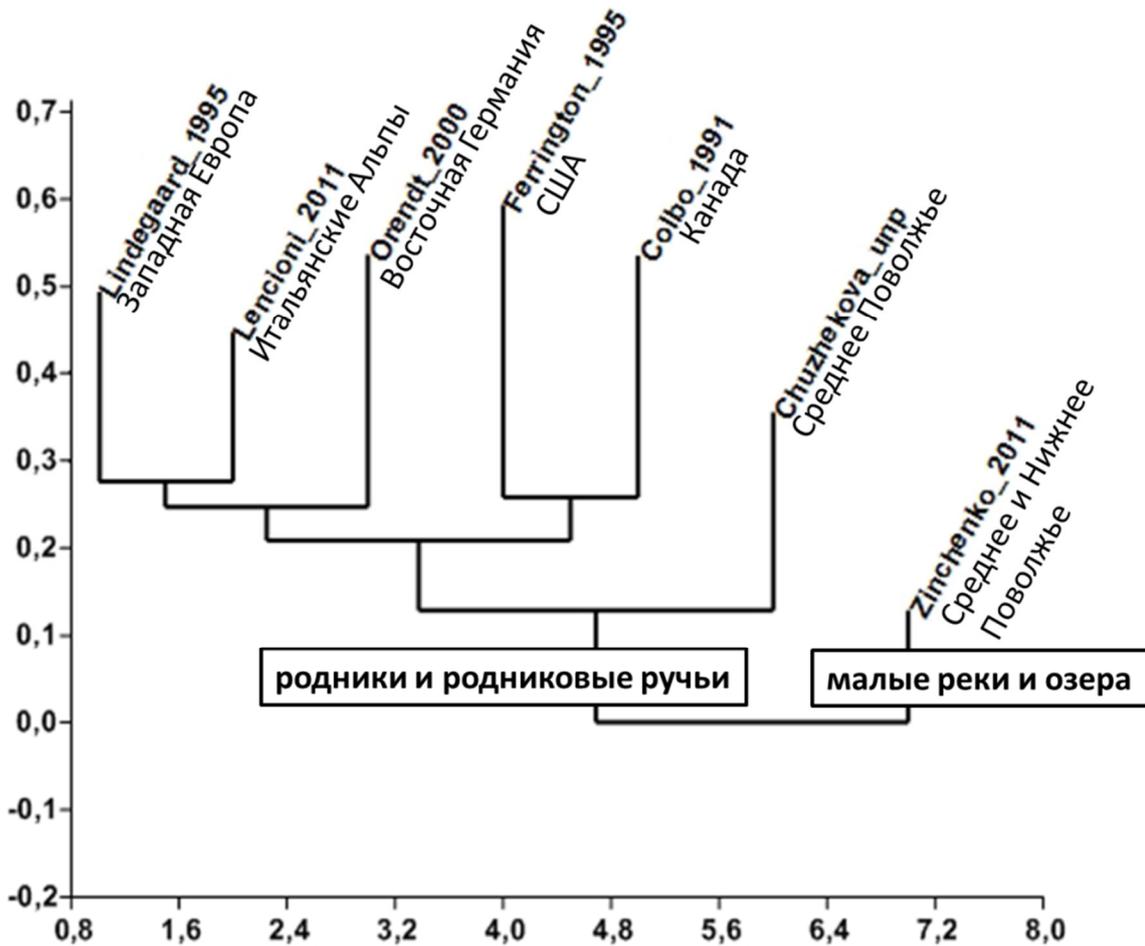


Рисунок 3.2.1. Дендрограмма сходства списка родов по числу представленных в них видов, в родниковых ручьях различных территорий: Lindegaard_1995 – Западная Европа, Lencioni_2011 – Итальянские Альпы, Orendt_2000 – Восточная Германия, Ferrington_1998 – США, Colbo_1991 – Канада, Chuzhekova_unp – Среднее Поволжье, Zinchenko_2011 – Среднее и Нижнее Поволжье (малые реки, озера, водохранилища). Кластеризация проведена методом neighbor joining в программе PAST с использованием расстояния Брея-Куртиса.

Таким образом, видовой состав исследованных родников и родниковых ручьев можно охарактеризовать как достаточно разнообразный: с одной стороны, он схож с таковым указанным как для малых равнинных рек Поволжья, а с другой стороны, имеет ряд отличий в силу специфичности исследованных биотопов.

ГЛАВА 4. РОДНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ: КЛАССИФИКАЦИЯ, УСЛОВИЯ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ И СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Ранее уже было предложено несколько классификаций сообществ макрозообентоса для родников Итальянских Альп [Fumetti von, Nagel, 2011; Spitale et al., 2012], Германии [Brunke, 2004; Hahn, 2000; Martin, Brunke, 2012], Швейцарии [Zollhöfer, Brunke, Gionser, 2000], Финляндии [Ilmonen et al., 2009; Ilmonen, Paasivirta, 2005], Европейской части России [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b; Чертопруд, 2006а; Чертопруд, 2011], Урала и Предуралья [Паньков, Крашенинников, 2012]. Несмотря на присутствие общих родов и видов кренофильных макробеспозвоночных и формирование сообществ со сходным набором доминирующих форм, каждая из предложенных классификаций отражает специфику местности, где произведено исследование. Наиболее универсальной, на наш взгляд, является подход фон Фуметти [Fumetti von, Nagel, 2011], когда при классификации сообществ рассматривается не столько фаунистический состав беспозвоночных, сколько их функционально-трофические характеристики. Общим для всех перечисленных исследований является то, что авторами рассмотрены родники преимущественно со слабой антропогенной нагрузкой. Особенностью настоящего исследования является рассмотрение родниковых ручьев на урбанизированных территориях, поскольку антропогенное воздействие может существенно влиять на формирование водных сообществ.

Для родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги была проведена классификация сообществ макрозообентоса на основе расчета индекса Арнольди, который представляет собой интегральную величину вклада вида в структуру сообщества по численности, биомассе и встречаемости. Полученные величины индекса Арнольди ранжировались от большего к меньшему, и в каждой пробе выбирали пять видов с максимальными значениями. Обычно комплекс из 5 выбранных видов в среднем определяют $88 \pm 12\%$ величин обилия. Таким образом, в 856 количественных пробах из 447 видов только 10% могут быть охарактеризованы как доминанты, то есть их вклад в величины обилия хотя бы в одной пробе превышал 50%, для 140 видов составлял более от 10 до 50%. На основе этих данных было выделено 15 сообществ. Следует отметить, что виды, выступающие в роли доминантов в одних сообществах, часто играют роль субдоминантов в других. В дальнейшем те же варианты сообществ были получены при обработке данных методом кластерного анализа, на основе средней доли численности доминирующих родов от общей численности в пробе за съемку/сезон (Рисунок 3.2.1). Однако из большого объема материала и разброса данных, анализ в некоторых случаях мог причислять пробы, где «формальный доминат» отсутствовал, но

присутствовали другие виды, имеющие высокую встречаемость внутри сообщества или выступающие там в роли субдоминантов.

По экологическим характеристикам доминирующих форм можно подразделить выделенные сообщества на следующие группы:

- 1) Собственно кренофильные сообщества, сходные с которыми известны для реокренов и гелокренов других регионов. Специфических сообществ, приуроченных к лимнокренам, по имеющимся данным выделить не удалось. Это связано с тем, что все исследованные лимнокрены находятся на территориях, подверженных антропогенной нагрузке. В эту группу входили сообщества № 1–7, 13.
- 2) Лимно-реофильные и реофильные сообщества, сходные с которыми известны из малых рек. В эту группу входили сообщества № 8, 14.
- 3) Сообщества нарушенных местообитаний, которые формируются в водоемах различного типа при антропогенной нагрузке и характерны для β -мезо- и α -мезо-полисапробной зоны. В эту группу входили сообщества № 9–12.
- 4) Специфические сообщества серных источников, № 15.

Ниже приводится характеристика сообществ в каждой из выделенных групп. Сообщества описываются по единой схеме: 1) условия формирования, 2) встречаемость видов в пределах сообщества, 3) вклад в структуру сообщества отдельных таксономических и экологических групп, 4) показатели обилия сообщества.

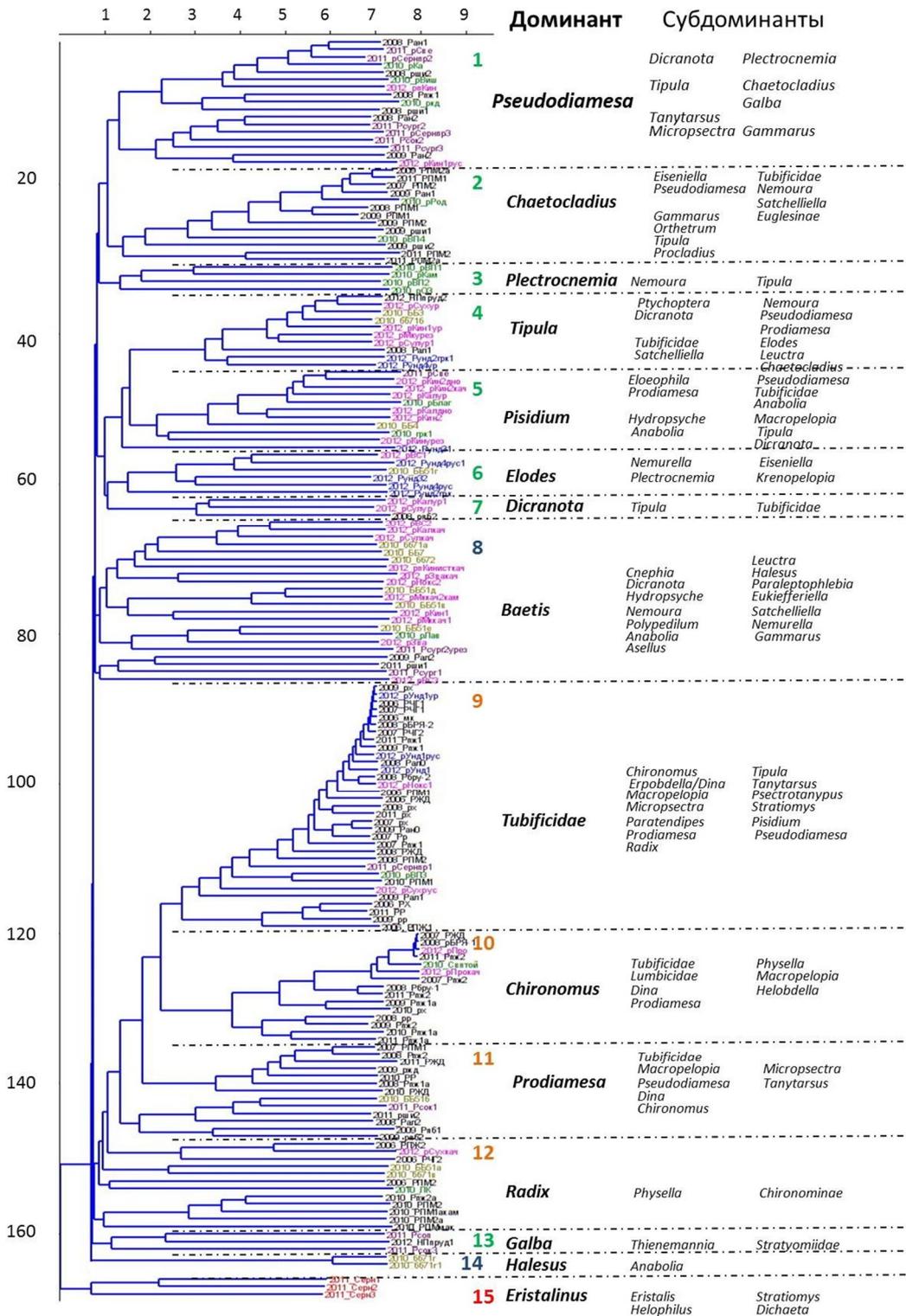


Рисунок 3.2.1. Дендрограмма сходства станций по долям численности доминирующих и субдоминирующих родов. Кластеризация проведена методом Neighbor joining с использованием расстояния Эвклида (значения по осям), данные стандартизованы в программе Statistica 7. Примечания: 1) Арабские цифры: зеленый – кренофильные сообщества, синий – реофильные сообщества, оранжевый – сообщества нарушенных местообитаний, красный – сообщества сероводородных источников. 2) Надписи на ветвях дендрограммы: черный – полуостров Самарская Лука, фиолетовый – пресные источники Сергиевского р-на Самарской области, красный – сероводородные источники Сергиевского р-на Самарской области, розовый – окр. г. Казани, зеленый – НП «Хвалынский», светло-коричневый – НП «Бузулукский бор».

4.1 Кренофильные сообщества

Сообщество «*Pseudodiamesa* – *Tipula* – *Tanytarsini*»

Сообщество описано по пробам из 18 станций 13 родниковых ручьев. Оно формируется преимущественно (89% случаев) в ручьях глубиной 3–5 см, и расходом воды $1,8 \pm 0,2$ л/с, но в 11% случаев сообщество отмечено в ручьях с расходом воды от 10 до 50 л/с. Наблюдаемые скорости течения варьируют в диапазоне 0,12–0,25 м/с, что способствует накоплению мягких грунтов (илы, заиленные пески, обводненная почва) и развитию лимно-реофильных видов в составе сообщества. Летние температуры в этих родниках обычно составляют 6–13°C. Родниковые ручьи, вошедшие в данную группу, находятся на территориях со слабой и умеренной антропогенной нагрузкой (территории национальных парков, курорты, поселки), на территории города это сообщество отмечено только в двух ручьях.

Суммарно в сообществе отмечено 147 таксономических единиц рангом вида и выше, однако 69% (102 из 147) всех отмеченных видов имеют единичную встречаемость и были отмечены только в 1-2 пробах. Число видов в пробе варьирует от 3 до 33, но в среднем составляет 10 ± 1 . Наиболее широко представлены Diptera (всего 76 видов, из них Chironomidae – 41), Coleoptera – 23 и Trichoptera – 11, Oligochaeta и Mollusca – 10, прочие таксоны были представлены единично (Рисунок 4.1.1). Формами с наибольшей встречаемостью являются *Pseudodiamesa* gr. *nivosa* – 83%, *Dicranota bimaculata* – 57%, *Prodiamesa olivacea* – 55%, *Chaetocladius piger* – 34%, *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – 32%, *Tanytarsus verralli* – 32%, *Micropsectra* gr. *junci* – 28%, *Tanytarsus excavatus* – 23%, *Eiseniella tetraedra* – 17%, *Eloeophila maculata* – 17%, *Gammarus lacustris* – 15%. Виды рода *Tipula* (*Tipula luna*, *Tipula autumnalis*, *Tipula caesia*, *Tipula lateralis*, *Tipula montium*, *Tipula pierrei*) имеют встречаемость 2–12% (суммарная встречаемость рода – 23%) (Таблица В.1). Важным компонентом сообществ также являются личинки ручейников семейства Limnephilidae (*Anabolia laevis*, *Limnephilus decipiens*, *Limnephilus fuscicornis*, *Stenophylax nycterobius*, *Stenophylax sequax*), встречаемость каждого из которых не превышала 10%.

Показатели обилия сообщества варьируют в пределах от 0,3 до 28 тысяч экз./м², а биомасса – от 6,8 до 90,2 г/м², средние показатели составляют $5,4 \pm 0,9$ тысяч экз./м² и $37,5 \pm 6,2$. На долю личинок семейства Chironomidae может приходиться до 80% численности и до 60%

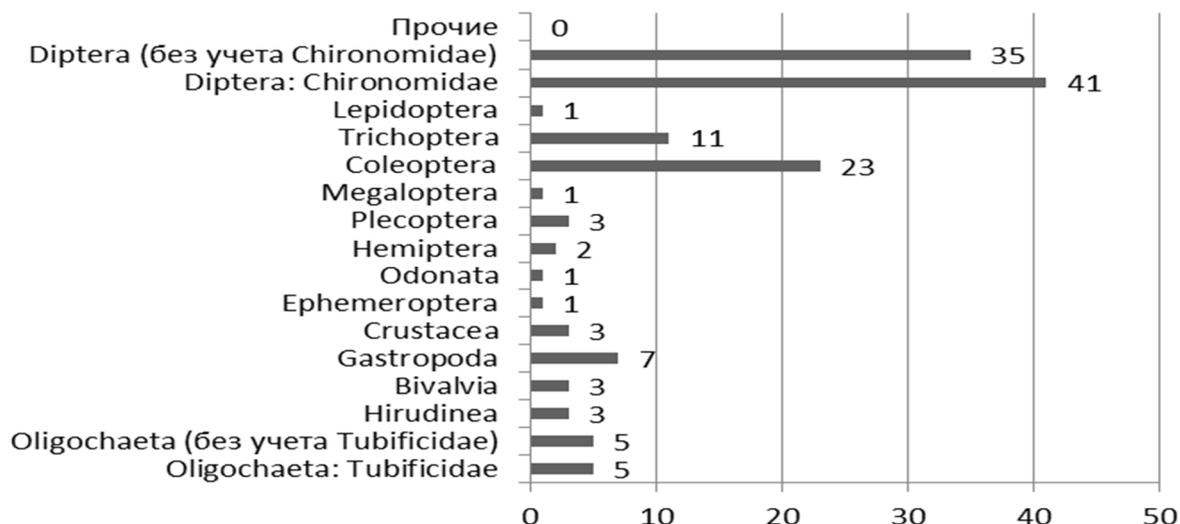


Рисунок 4.1.1. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе *Pseudodiamesa* – *Tipula* – *Tanytarsini*

биомассы, при этом массовые формы обладают следующими средними показателями обилия *Pseudodiamesa* gr. *nivosa* - $1,18 \pm 0,35$ тысяч экз./м² и $13,7 \pm 5,5$ г/м², *Prodiamesa olivacea* - $0,32 \pm 0,16$ тысяч экз./м² и $1,08 \pm 0,57$ г/м², *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – $0,15 \pm 0,12$ тысяч экз./м² и $2,16 \pm 1,47$ г/м². Мелкие формы подсемейства *Tanytarsini* определяют в среднем около 30% численности сообщества, при этом численность разных видов родов *Tanytarsus* и *Micropsectra* варьирует в близких пределах от 0,2 до 4 тысяч экз./м² но их суммарный вклад в 80% случаев не превышает $1,5$ г/м². На долю других представителей отряда Diptera в среднем приходится до 6% численности и до 15% биомассы, при этом в отдельных случаях на долю семейства *Tipulidae* приходится от 2 до 50% биомассы от $0,3$ до 39 г/м². Несмотря на то, что *Dicranota bimaculata* имеет достаточно высокую встречаемость численность и биомасса этого вида не превышает $0,3$ тысяч экз./м² и 3 г/м². На долю Trichoptera приходится до 5% численности и 10% биомассы, в отдельных пробах вклад личинок семейства *Limnephilidae* в биомассу мог составлять до 60%, что может быть связано с попаданием на пятно агрегации, но более обычен вариант 2-3% биомассы от общей биомассы. (Таблица С.1, Таблица С.2). Показатели обилия обычно определяются 2–5 доминирующими формами.

Значение индекса Шеннона варьирует от 0,99 до 3,77 бит/экз., но в 65% случаев не превышает 2,5 бит/экз. Наибольший размах варьирования численности и биомассы был отмечен на илах, но достоверного влияния типа субстрата на показатели обилия не выявлено (Таблица С.5). Расход воды оказывал достоверное влияние только на численность сообществ ($p < 0,05$, $F = 61,5131$), но не на биомассу. Наибольший размах варьирования величин отмечен на территории с более высокой антропогенной нагрузкой, но достоверных отличий по показателям обилия по этому параметру не выявлено.

Для сообщества среднее значение индекса ЕРТ по численности достаточно низкое – $6,4 \pm 2,1$. Таким образом, в пробах преобладали оксифильные виды характерные для олигосапробной и β -мезосапробной зон, что подтверждается низкими значениями индексов сапробности ($S=1,26 \pm 0,13$), Балушкиной ($K_{sch}=0,8 \pm 0,2$) и Пареле ($D1=4 \pm 1$). Для этого сообществ характерен достаточно высокая средняя доля кренофильных форм – $56,3 \pm 4\%$ по численности и $45 \pm 7\%$ по биомассе.

Сообщество «*Chaetocladius* spp.»

Это сообщество известно из 8 биотопов 4 родниковых ручьев. Сообщества с доминированием личинок рода *Chaetocladius* могли формироваться в широком диапазоне условий. Сообщества могли оккупировать все возможные субстраты в пределах одного ручьях – илы, заиленные пески, гравий при скоростях течения от 0,06 до 0,4 м/с и на глубинах от 5 до 50 см (подробнее см. Глава 6). Летние температуры в ручьях, где формируется сообщество, варьируют в пределах от 7 до 20°C. Родниковые ручьи, вошедшие в данную группу, находятся на территориях как со слабой, умеренной, так и сильной антропогенной нагрузкой. На территории города данное сообщество отмечено только в одном ручье.

Суммарно в сообществе отмечено 189 таксономических единиц рангом вида и выше, из них 67% имеют единичную встречаемость (ниже 3%), (Рисунок 4.1.2). Число видов в пробе варьирует от 1 до 31 одного, но в среднем составляет 8 ± 1 видов. Наиболее высокой встречаемостью обладают следующие таксоны, определяющие показатели обилия: *Chaetocladius piger* – 61,6%, *Pseudiamesa* gr. *nivosa* – 42,1%, *Prodiamesa olivacea* – 29,5%, *Orthetrum cancellatum* – 28,9%, *Radix labiata* – 24,2%, *Eiseniella tetraedra* – 23,7%, *Dicranota bimaculata* – 22,6%, *Krenopelopia binotata* – 20,5%, *Chaetocladius* gr. *acuticornis* – 16,3%, *Procladius* spp. – 15,8%, *Gammarus lacustris* – 14,7%, *Tipula lateralis* – 11% (Таблица В.1). Личинки веснянок *Nemoura cinerea* и ручейков *Plectrocnemia conspersa* регулярно отмечаются только в ручьях с наиболее низкими температурами.

По составу субдоминантов в данном сообществе можно выделить 3 основных подтипа:

- 1) Сообщество *Chaetocladius piger* – *Eiseniella tetraedra*, отмечено на гравийных субстратах ручьев в черте г. Жигулевска (летние температуры 11-20°C);
- 2) Сообщество *Chaetocladius piger* – *Orthetrum cancellatum* – *Procladius* spp., отмечено на заиленных песках и в зарослях макрофитов ручьев в черте г. Жигулевска (летние температуры 11-20°C);

3) Сообщество *Chaetocladius* gr. *acuticornis* + *Chaetocladius piger* – *Pseudodiamesa* spp. – *Gammarus lacustris*, отмечено на гравийно-галечных субстратах, мхах и в листовом опаде в ручьях со слабой и умеренной антропогенной нагрузкой и летними температурами 7-13 °С.

4) *Chaetocladius* gr. *dentiforceps* - *Pseudodiamesa* gr. *nivosa* - *Nemoura cinerea* отмечено на смешанных субстратах гравий + твердая глина + лиственной опад в ручьях со слабой и умеренной антропогенной нагрузкой и летними температурами 7-13 °С.

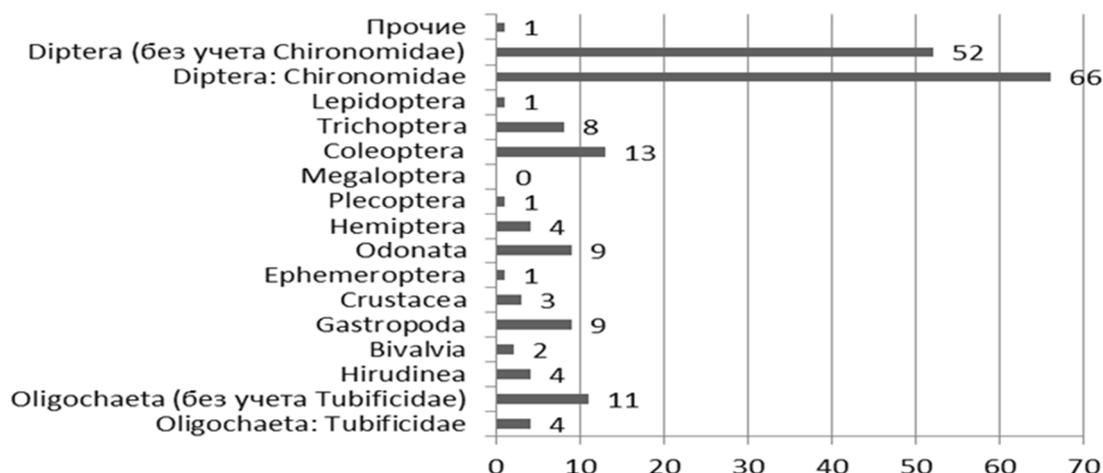


Рисунок 4.1.2. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием *Chaetocladius* spp.

Показатели обилия сообщества варьируют в пределах от 0,4 до 96 тысяч экз./м², а биомасса – от 2,6 до 124 г/м², а средние показатели составляли 4,7±0,7 тысяч экз./м² и 33,2±7,1 г/м². Численность сообщества определяли мелкие личинки семейства Chironomidae: так на долю *Chaetocladius* spp. приходится до 30-45% общей численности и средние значения составляют 2,2±0,6 тысяч экз./м². В более холодноводных родниковых ручьях в среднем около 10-15% биомассы приходилось долю *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*. Доля не-хирономидных двукрылых по численности составляет 3-7%, биомассе среднем не превышает 12% и составляет 2,8±0,6 г/м². Малощетинковые черви семейства Tubificidae могут формировать в отдельных случаях до 15% численности, однако их вклад в биомассу не превышает 3% (Таблица С.1, Таблица С.2). Значительный вклад в биомассу на мягких грунтах вносят брюхоногие моллюски *Radix labiata*, *R. balthica* и *Physa* spp. – от 9 до 26%, личинки стрекоз *Orthetrum cancellatum* – от 10 до 40%. На твердых субстратах - крупные малощетинковые черви *Eiseniella tetraedra* – от 20 до 75% достигая наибольших значений к октябрю (Рисунок 4.1.3). В отдельных пробах вклад в биомассу личинки веснянок *Nemoura cinerea* и ручейков *Plectrocnemia conspersa* может составлять до 50%, но чаще всего не превышает 2%. Показатели обилия сообщества обычно определяются 2–5 доминирующими форматами. Наиболее высокие показатели обилия

отмечаются в июне-июле, при этом летняя и зимняя численность сообщества может отличаться до 8,5 раз, а биомасса в 2,5 раз (Рисунок 4.1.3). Значение индекса Шеннона варьирует от 0,2 до 4,3 бит/экз., медиальное значение составляет 2,09. Влияния типа субстрата, антропогенной нагрузки и расхода воды на величины обилия сообщества не выявлено ($p > 0,05$) (Таблица С.5). Отмечены более высокие значения численности сообщества при более высоких температурах (летние температуры более 13°C), но достоверных статистических отличий так же не выявлено.

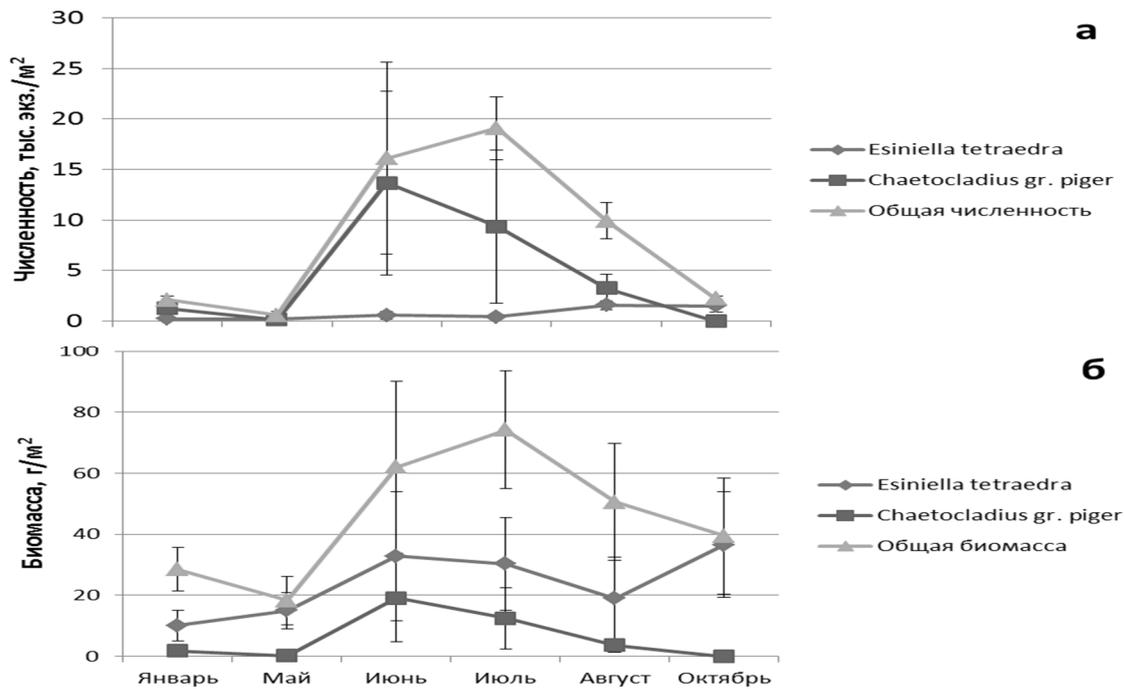


Рисунок 4.1.3. Динамика величин обилия (а – численность, б – биомасса) в сообществе *Chaetocladus piger* – *Eiseniella tetraedra* в 2009 году.

В целом для сообщества характерно низкое значение ЕРТ-индекса: $1,4 \pm 0,4$. В сообществе преобладают оксифильные виды, характерные для олигосапробной и β -мезосапробной зон, что подтверждается низкими значениями индексов сапробности ($S = 0,97 \pm 0,15$), Балускиной ($Kch = 1,3 \pm 0,2$) и Пареле ($D1 = 13,2 \pm 1,4$). Вклад кренофильных форм в среднем составляет $47,2 \pm 2,4\%$ по численности и $38,0 \pm 7,6$ по биомассе.

Сообщество «*Plectrocnemia conspersa* – *Tipula* – *Nemoura cinerea*»

Сообщество описано по пробам из 3 ручьев. Оно 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 на смешанных субстратах заиленный песок + детрит + лиственный опад, где летние температуры составляют $6–10^{\circ}\text{C}$.

Родниковые ручьи, вошедшие в эту группу, находятся на территории национального парка «Хвалынский».

Суммарно в сообществе отмечено 23 таксономические единицы рангом вида и выше. Число видов в пробе варьирует от 8 до 10. Наибольший вклад в разнообразие вносили Diptera – 15 таксономических единиц, 6 из них Chironomidae (Рисунок 4.1.4). Формами с наибольшей встречаемостью являются *Plectrocnemia conspersa* – 67%, *Nemoura cinerea* – 67% (Таблица В.1). В сообществе значительную роль играли личинки надсемейства Tipuloidea (*Tipula maxima*, *Tipula luteipennis*, *Pedicia straminea*, *Dicranota robusta*) – встречаемость 33%.

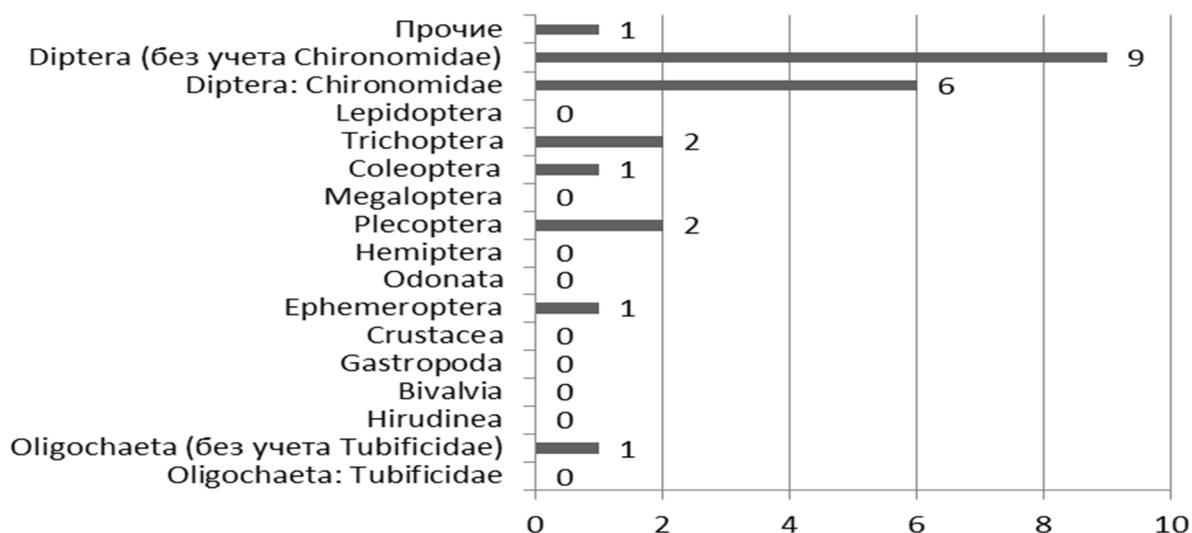


Рисунок 4.1.4. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах типа *Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula*

Сообщество характеризуется невысокой численностью – $1,3 \pm 0,7$ тысяч экз./м², хотя его биомасса сходна с другими сообществами – $22,7 \pm 13,2$ г/м². Состав сообщества значительно отличается между ручьями, при этом численность определяют мелкие личинки двукрылых семейства Chironomidae (*Larsia* sp., *Tanytarsus verralli*, *Trissopelopia* sp.) и Psychodidae (*Satchelliella canescens*, *Szaboiella* sp.), суммарно на долю, которых приходится до 50%, однако численность отдельных видов в среднем составляет $0,04 \pm 0,01$ тысяч экз./м². Около трети биомассы приходится на долю ручейков ($6,7 \pm 3,7$ г/м²), что достигается не только за счет относительно регулярного присутствия *Plectrocnemia conspersa*, чья средняя биомасса – $1,7 \pm 1,5$ г/м², но и представителей семейства Limnephilidae со сходной биомассой, но которые были отмечены только в одном ручье. Личинки Tipuloidea в среднем формируют $18 \pm 7\%$ биомассы, при этом биомасса отдельных видов в пробах варьирует от 0,5 до 10 г/м². Несмотря на высокую встречаемость веснянок *Nemoura cinerea* их вклад в биомассу составлял от 8 до 16% (Таблица С.1, Таблица С.2). Значения индекса Шеннона варьируют от 2,34 до 2,89 бит/экз. Поскольку

сообщество формируется в узком диапазоне характеристик окружающей среды, то факторный анализ по этим показателям не проводили. Достоверных отличий в показателях обилия сообществ на различных субстратах не выявлено (Таблица С.5).

В целом в пробах преобладали оксифильные виды, характерные для олигосапробной зоны ($S=0,97\pm 0,28$), индекс Балушкиной ($Kch=4,1\pm 3,7$). Для этого сообщества характерно достаточно высокая доля ЕРТ таксонов – $37,5\pm 20,3\%$, а средняя доля кренофильных форм составляет $41,1\pm 15,7\%$ по численности и $58,4\pm 18,7\%$ по биомассе, что вполне обычно для родников, подверженных слабой антропогенной нагрузке.

Сообщество «*Tipula spp.*»

Сообщество известно из 9 родников и родниковых ручьев. Оно формируется в гелокренах и по урезу воды в реокренах со средним расходом воды $18,1\pm 8,7$ л/с, со скоростью течения $0,07\pm 0,02$ м/с и летними температурами до $7-16^{\circ}\text{C}$. Ручьи, попавшие в данную группу, находятся на территориях с различной антропогенной нагрузкой, основными субстратами в которых являются илы и заиленные пески.

Суммарно в сообществе отмечено 63 таксона рангом вида и выше, две трети имеют единичную встречаемость и отмечены в 1–2 пробах (Таблица В.1). Число видов в пробе варьирует от 2 до 11, в среднем составляет 7 ± 1 . Наиболее широко были представлены Diptera (всего 41, из которых Chironomidae – 15), другие группы беспозвоночных представлены 1–4 таксонами (Рисунок 4.1.5). Представители рода *Tipula* (всего 9 видов, наиболее массовым из которых являлась *Tipula luna*) занимают доминирующее положение. Среди Chironomidae встречаемостью более 10% обладают *Microtendipes pedellus*, *Prodiamesa olivacea*, *Psecrotanypus varius*, *Tanytarsus verralli*.

Показатели обилия сообщества варьируют в пределах от 0,2 до 13 тысяч экз./м², а биомасса от 0,6 до 63, средние показатели составляют $2,0\pm 0,7$ тысяч экз./м² и $19,7\pm 8$ г/м². Основу величин обилия сообщества приходится на отряд Diptera. При этом численность определяют личинки Chironomidae – $47,9\pm 24,4\%$ ($0,91\pm 0,46$ тысяч экз./м²), хотя численность отдельных видов обычно не превышала 0,1 тысяч экз./м². Биомассу сообщества определяли личинки комаров-долгоножек рода *Tipula*, на их долю в 70% случаев приходилось от 40 до 97% общей биомассы. Средняя биомасса комаров долгоножек составляет $10,6\pm 3,3$ г/м² (Таблица С.1, Таблица С.2). Индекс Шеннона варьировал от 0,64 до 3,32 бит/экз., но в 83% случае не

превышал 2,6 бит/экз. Достоверных различий показателей обилия при различных градациях факторов среды не выявлено (Таблица С.5).

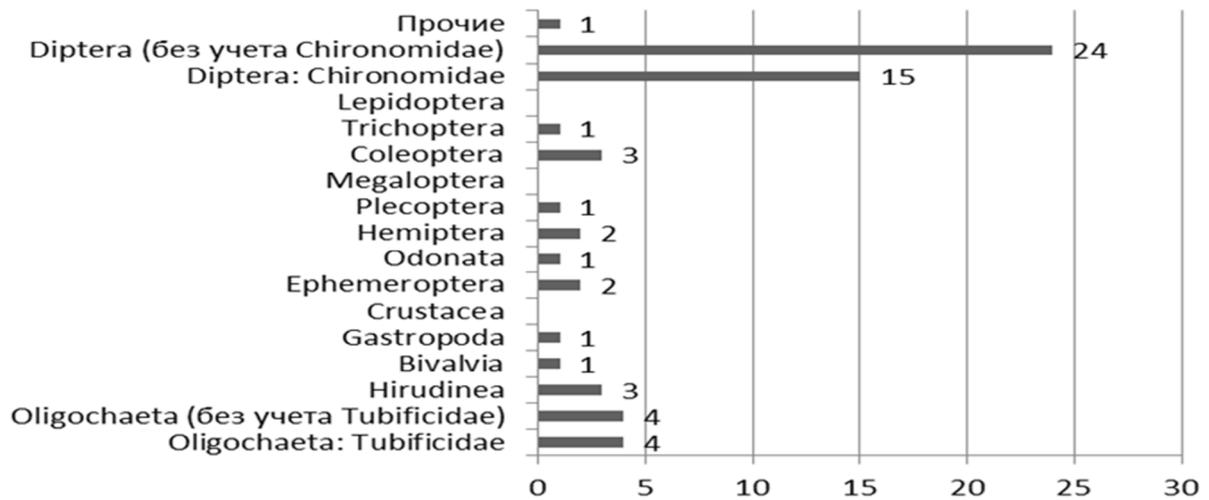


Рисунок 4.1.5. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах *Tipula* spp.

В целом видовой состав был характерен для бета-мезосапробной зоны, что подтверждают значения индекса сапробности ($S=1,73\pm 0,13$), индекса Балушкиной ($Kch=6,1\pm 1,2$), $D1=16,3\pm 5,1$. Доля кренофильных форм по численности и биомассе имеет близкие значения составляет $21,8\pm 6,2\%$ и $24,4\pm 8,1\%$ соответственно.

Сообщество «*Pisidium* spp.»

Сообщество известно по сборам из 6 ручьев (8 биотопов). Оно 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, летними температурами воды $7-16^{\circ}\text{C}$ и средней скоростью течения $0,15\pm 0,03$ м/с, что способствует накоплению мягких грунтов. Ручьи, в которых формируется это сообщество, находятся на территориях с различной антропогенной нагрузкой.

Суммарное число таксономических единиц в сообществе составило 83, при этом более половины имеют единичную встречаемость (Таблица В.1, Таблица С.1, Таблица С.2). Число видов в пробе варьирует от 3 до 23 и в среднем составляет 13 ± 2 . Наиболее разнообразно были представлены личинки Diptera – 40 (из них Chironomidae – 22), второе место по числу видов занимают Trichoptera – 10, третье Coleoptera – 8 (Рисунок 4.1.6). Наиболее высокой встречаемостью обладали следующие таксоны определявшие показатели обилия: *Pisidium* spp.

– 83,3%, *L. hoffmeisteri*, *Procladius flavifrons*, *Prodiamesa olivacea* – 41,7%, *Lumbriculus variegatus*, *Pseudolimnophila lucorum*, *Dicranota bimaculata*, *Ptychoptera lacustris*, *Micropsectra gr. junci*, *Prodiamesa rufovittata* – 33,3%.

По составу субдоминантов в сообществе можно выделить 4 основных подтипа:

- 1) *Pisidium* spp. – *Eloeophila maculata*/*Eloeophila mundata* – *Tipula* – в гелокренах и по урезу воды;
- 2) *Pisidium* spp. – *Hydropsyche angustipennis* – на твердых субстратах (камни, гравий, погруженные ветки) при скоростях течения выше 0,25 м/с;
- 3) *Pisidium* spp. – *Prodiamesa olivacea* – *Dicranota bimaculata* – на заиленных песках;
- 4) *Pisidium* spp. – Limnephilidae (роды *Anabolia*, *Chaetopteryx*, *Halesus*, *Limnephilus*) – на смешанных субстратах с присутствием листового опада.

Показатели обилия варьируют в пределах от 0,1 до 26,3 тысяч экз./м² и от 1,5 до 47,5 г/м², и в среднем составляют 2,1±0,6 тысяч экз./м² и 20,6±8 г/м². Моллюски рода *Pisidium* в среднем определяют 34,0±6,5% численности (0,84±0,35 тысяч экз./м²) и 23,4±7,9% биомассы (8,69±4,67 г/м²). Личинки Chironomidae суммарно могут формировать до 41,3±17,9% численности, при этом средняя численность отдельных видов (*Chironomus nigrocaudatus*, *Micropsectra gr. junci*, *Procladius (H.)* sp., *Prodiamesa olivacea*, *Prodiamesa rufovittata*) составляет 0,05-0,25 тысяч экз./м², но их вклад в биомассу не превышает 10% (Таблица С.1 Таблица С.2). Обратная ситуация наблюдается для личинок Trichoptera представленных не многочисленными крупными особями разных видов сем. Limnephilidae (*Anabolia laevis*, *Chaetopteryx* spp., *Halesus tessellatus*, *Halesus radiatus*, *Ironoquia dubia*, *Limnephilus auricula*, *Limnephilus extricatus*), которые суммарно формируют не более 5% от общей численности, при этом их вклад в биомассу достигает 20% (4,57±1,81). Индекс Шеннона варьирует от 1,51 до 4,0 бит/экз. и его медиальное значение составляет 2,8. Достоверных отличий в показателях обилия сообществ на различных субстратах и при различной антропогенной нагрузке не выявлено (Таблица С.5).

В целом для сообщества характерно относительно невысокое значение ЕРТ-индекса – 11,4±3,5. В сообществе преобладают оксифильные виды, обычные для олигосапробной и β-мезосапробной зон, что подтверждается низкими значениями индексов сапробности (S=1,12±0,09), Балускиной (Kch=2,1±1) и Пареле (D1=2,4±0,6). Вклад кренофильных форм составляет 51,8±6,1% по численности и 30,4±4,0% по биомассе.

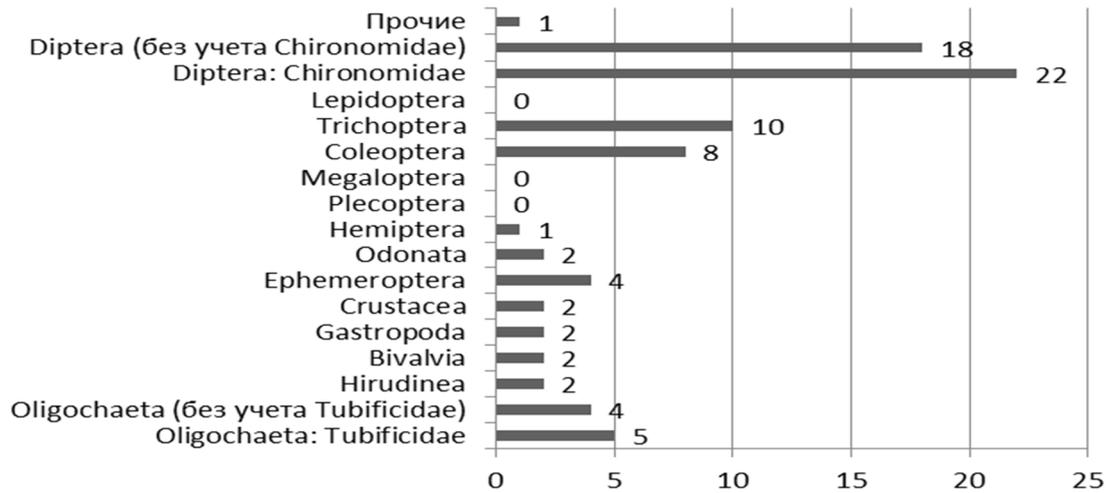


Рисунок 4.1.6. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием *Pisidium* spp.

Сообщество «*Elodes – Plectrocnemia conspersa – Eiseniella tetraedra – Nemurella pictetii*»

Сообщество известно по сборам из 5 ручьев (6 биотопов); оно формируется в реокренах с умеренной и низкой антропогенной нагрузкой, средним расходом воды $9,6 \pm 4,3$ л/с, летними температурами $7-13^\circ\text{C}$ и скоростью течения $0,15 \pm 0,03$ м/с, где в качестве основных субстратов выступают ил и листовой опад.

Суммарно в сообществе отмечено 54 таксономических единиц рангом вида и выше, при этом более 50% из них имеют единичную встречаемость (Таблица В.1). Среднее число видов в пробе составляет 13 ± 2 , при этом обычно 5 из них являются типично кренофильными формами. Наибольшее число видов приходится на долю представителей отряда Diptera – 27 (из них Chironomidae – 12), (Рисунок 4.1.7). Второе место по числу видов занимает отряд Coleoptera – 7. Прочие таксоны представлены 1–3 видами. Наибольшей встречаемостью обладали следующие виды: *Elodes* sp., *Plectrocnemia conspersa*, *Krenopelopia binotata* – 75%, *Eiseniella tetraedra* – 62,5%, *Tipula luna*, *Dicranota bimaculata* – 50%, *Baetis rhodani*, *Leuctra* sp., *Nemurella pictetii*, *Agabus* spp., *Eloeophila maculata* – 37,5%.

Показатели обилия варьируют от 0,1 до 7,1 тысяч экз./м² и от 2,6 до 53,4 г/м², что в среднем составляет $1,9 \pm 0,9$ тысяч экз./м² и $20,4 \pm 10$ г/м² (Таблица С.1, Таблица С.2). Распределение видов в сообществе достаточно равномерное, что подтверждается высокими значениями индекса Шеннона – от 3,1 до 3,8 бит/экз. Вклад в численность достаточно сходен

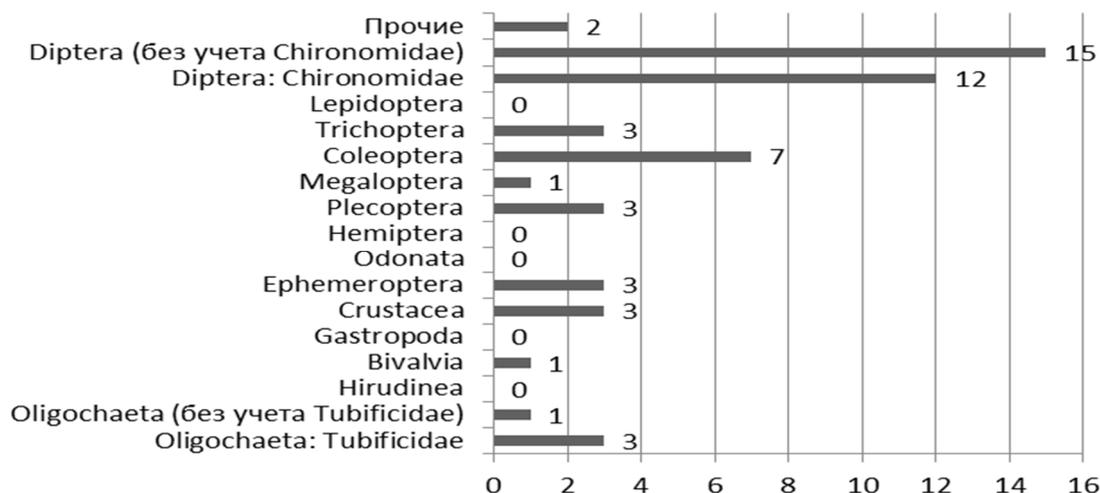


Рисунок 4.1.7. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*

для следующих таксономических групп: Ephemeroptera ($12,4 \pm 7,9\%$), Coleoptera ($23,9 \pm 12,6\%$), Diptera (без учета Chironomidae) – $18,5 \pm 8,9\%$. Chironomidae (в основном за счет развития мелких личинок *Apsectrotanytus trifascipennis*, *Doncricotopus bicaudatus*, *Krenopelopia binotata*, *Tanytarsus verralli*) – $18,0 \pm 8,1\%$, что не оказывает существенного вклада в биомассу – $1,87 \pm 0,99\%$. Наибольший вклад в численность вносили следующие виды *Elodes* sp. $0,3 \pm 0,2$ тысяч экз./м² (максимальная численность 1,4 тысяч экз./ м²), *Baetis rhodani* $0,2 \pm 0,1$ тысяч экз./м² (максимальная численность 1,2 тысяч экз./м²). Средняя численность других видов отмеченных в сообществе не превышает 0,1 тысяч экз./м². Биомассу регулярно определяют крупные малощетинковые черви *Eiseniella tetraedra* ($7,8 \pm 6,0$ г/м²) и крупные личинки насекомых – *Tipula luna* ($3,8 \pm 2,2$ г/м²), *Elodes* sp. $2,2 \pm 0,9$ г/м², *Plectrocnemia conspersa* $0,9 \pm 0,3$ г/м². В отдельных случаях от 10 до 25% биомассы может приходиться на *Eloeophila maculata*, *Dicranota bimaculata*, *Ptychoptera lacustris*, *Sialis fuliginosa*. На показатели обилия достоверно оказывал влияние расход воды, наибольшие показатели обилия отмечены при расходе воды более 10 л/с (Таблица С.5).

В целом видовой состав был характерен для олигосапробной зоны, что подтверждается низкими значениями индексов сапробности (S= $1,15 \pm 0,2$), Пареле (D1= $3,3 \pm 1,6$). Доля ЕРТ-таксонов по численности относительно высока – $17,5 \pm 4,6\%$. Средний вклад кренофильных форм составляет $39,3 \pm 8,2\%$ по численности и $28 \pm 7\%$ по биомассе.

Сообщество «*Dicranota bimaculata* – *Tipula*»

Сообщество известно по сборам из 3 ручьев, где формируется на илах по урезу воды и в родниковых ручьях с расходом воды 1-2 л/с при скоростях течения 0,05–0,1 м/с и летними температурами 10–16°C. Ручьи, входившие в данную группу, находятся на территориях с высокой и умеренной антропогенной нагрузкой.

Суммарно в сообществе отмечено только 28 таксонов, среднее число видов в пробе составляет 6 ± 2 . Наибольшее число видов приходится на долю двукрылых – всего 12 (из них Chironomidae – 3), прочие таксоны представлены единично (Рисунок 4.1.8). Наибольшей встречаемостью в пределах сообщества обладают *Dicranota bimaculata* и личинки рода *Tipula* (*Tipula luna*, *Tipula rufina*, *Tipula couckeii*, *Tipula lateralis*, *Tipula montium*). Таким образом, состав доминантов сходен с сообществами, рассмотренными ранее.

Показатели обилия сообщества варьируют в пределах от 0,1 до 2 тысячи экз./м², а биомасса от 0,8 до 17, при этом средние величины составляют $0,9 \pm 0,3$ тысячи экз./м² и $10,9 \pm 4,4$ г/м². Основу величин обилия формируют личинки двукрылых, на их долю приходится до 70% численности и 93% биомассы (Таблица С.1, Таблица С.2). Доля *Dicranota bimaculata* в величинах обилия имеет близкие значения (около 30%) - $0,2 \pm 0,1$ тысячи экз./м² и $3,2 \pm 1,8$ г/м². Личинки комаров-долгоножек формируют $19 \pm 15\%$ численности и $46 \pm 17\%$ биомассы, что составляет $0,22 \pm 0,19$ тысячи экз./м² и $6,7 \pm 3,4$ г/м². Индекс Шеннона варьирует от 1,4 до 3,2 бит/экз., медиальное значение составляет 2,0 бит/экз. Достоверного влияния абиотических факторов на величины обилия не выявлено (Таблица С.5).

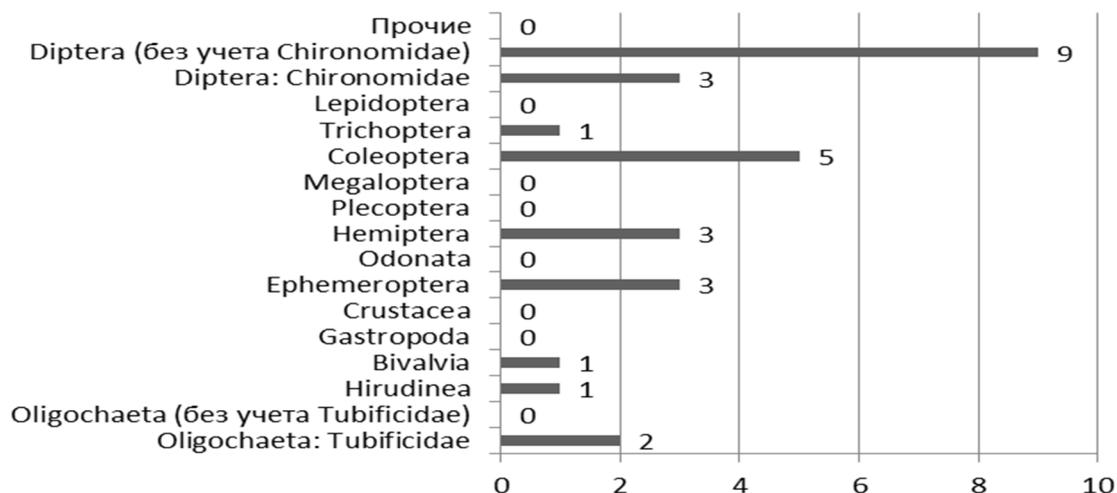


Рисунок 4.1.8. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием *Dicranota bimaculata* – *Tipula*

В целом видовой состав характерен для β -мезосапробной зоны, что подтверждают значения индекса сапробности ($S=1,8\pm 0,16$), индекса Балушкиной ($Kch=3,3\pm 3,2$), $D1=5,5\pm 4,4$. Доля кренофильных форм в сообществе достаточно высока и составляет $53,7\pm 13,6\%$ по численности и $62,0\pm 10,0\%$ по биомассе.

Сообщество «*Galba truncatula*»

Сообщество известно по пробам из 2 реокренов и 1 лимнокрена с умеренной антропогенной нагрузкой, расходом воды $1,1\pm 0,5$ л/с и скоростью течения $0,1\pm 0,06$ м/с с летними температурами $6-13^{\circ}\text{C}$ на обводненной почве и зарослях макрофитов.

Всего в сообществе отмечено 16 видов, наиболее разнообразно представлены Diptera – 5 видов, прочие таксоны представлены единично (Рисунок 4.1.9). Наибольшей встречаемостью обладают *Galba truncatula*, *Thienemannia gracilis* – 75%, *T. tubifex* – 50%, эти же виды обычно определяют величины обилия (Таблица В.1). В зависимости от субстрата можно выделить два основных подтипа:

- 1) *Galba truncatula* – *Thienemannia gracilis* на обводненной почве и в илах
- 2) Stratiomyidae – *Galba truncatula* в зарослях макрофитов

Показатели обилия варьируют от 0,2 до 1,2 тысяч экз./м² и 0,3 до 13 г/м², средние значения составляют $0,6\pm 0,2$ тысяч экз./м² и $4,1\pm 3,3$ г/м² (Таблица С.1, Таблица С.2). На долю *Galba truncatula* приходится $30\pm 16\%$ численности ($0,08\pm 0,03$ тысяч экз./м²) и $56\pm 18\%$ биомассы ($0,7\pm 0,3$ г/м²). На и обводненной почве *Thienemannia gracilis* формирует до 50% численности сообщества ($0,4\pm 0,2$ тысяч экз./м²) и $16\pm 8\%$ биомассы ($0,14\pm 0,09$ г/м²). В зарослях макрофитов до 50% биомассы сообщества может приходиться на крупных личинок мух львинок *Odontomyia tigrina* ($2,3\pm 0,9$ г/м²) и *Stratiomys longicornis* ($6,8\pm 2,2$ г/м²). Индекс Шеннона варьирует от 0,99 до 1,7, медиальное значение – 1,5. Достоверных влияний факторов на показатели обилия не выявлено (Таблица С.5).

В целом видовой состава был характерен для олигосапробной и β -мезосапробной зон, что подтверждают значения индекса сапробности ($S=1,58\pm 0,33$), индекса Балушкиной ($Kch=0,1\pm 0,0$) и индекса Пареле ($D1=3,5\pm 1,8$). Доля кренофильных форм в сообществе составляет $52,2\pm 17,2\%$ по численности и $60\pm 22\%$ по биомассе.

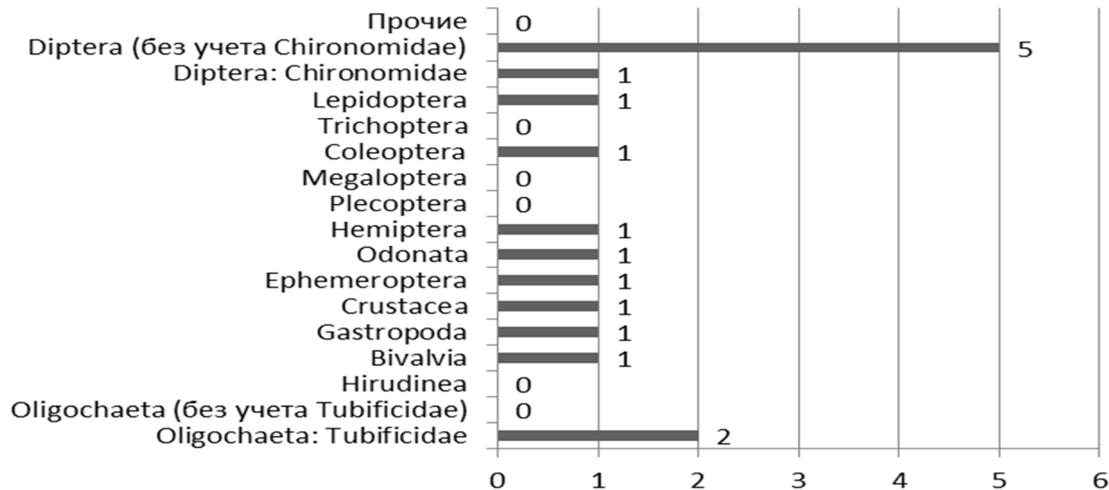


Рисунок 4.1.9. Таксономический состав сообществ с доминированием *Galba truncatula*

4.2 Лимно-реофильные и реофильные сообщества

Сообщество «*Baetis rhodani*»

Сообщество формируется в ручьях с расходом воды более 20 л/с и скоростью течения от 0,14 до 0,28 м/с (средние – 0,26±0,02 м/с), и летними температурами 7-16°C на различных субстратах – заиленные пески, гравий, камни, погруженные ветки и корни. Родниковые ручьи, вошедшие в данную группу, находятся на территориях как со слабой, умеренной, так и сильной антропогенной нагрузкой. Всего сообщество описано по сборам с 20 станций из 14 родниковых ручьев.

Суммарно в сообществе отмечено 154 таксона рангом вида и выше (Таблица В.1). Но две трети видов имеют единичную встречаемость и отменены только в 1-2 пробах. Среднее число видов в пробе составляет 10±1. Наиболее широко были представлены личинки Diptera – 67 (из них Chironomidae – 29), Oligochaeta – 15, Coleoptera – 29, Trichoptera – 12, прочие таксоны встречаются единично или менее разнообразно (Рисунок 4.2.1). Наибольшей встречаемостью обладали рео-лимнофильные и убиквисты: *Baetis rhodani* – 57%, *Cnephia* sp. – 52%, *Dicranota bimaculata* – 36%, *Radix labiata* и *Hydropsyche angustipennis* – 32%, *Gammarus* sp., *Satchelliella canescens* – 30%, *Elmis aenea*, *Tanytarsus pseudolestagei* – 26%, *Tanytarsus verralli* – 23%.

В сообществе можно выделить 3 основных подтипа в зависимости субстрата:

- 1) *Cnephia* sp. – *Baetis rhodani* – *Dicranota bimaculata* – *A. ibis* – *E. gr. gracei* – на погруженных древесных субстратах с обрастанием мха;
- 2) *Hydropsyche angustipennis* – *Baetis rhodani* – Limnephilidae – Tanytarsini – на камнях;
- 3) *A. aquaticus* – *Baetis rhodani* – на мягких грунтах.

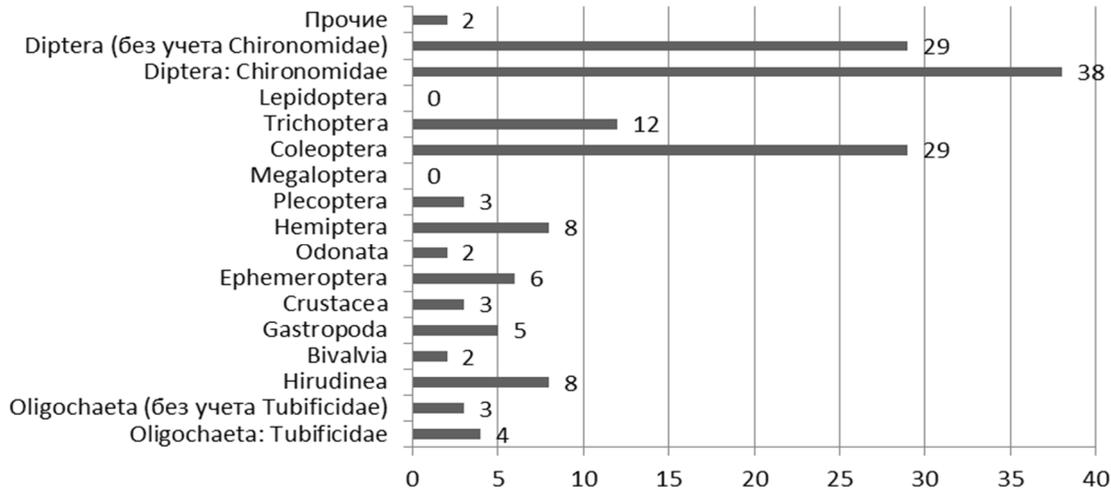


Рисунок 4.2.1. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием *Baetis rhodani*

Сообщество характеризуется относительно невысокой средней численностью – $1,9 \pm 0,3$ тысяч экз./м², при этом биомасса достаточно высока, сходна с другими родниковыми сообществами и составляет $15,5 \pm 5,6$ г/м². На долю поденок *Baetis rhodani* обычно приходится от 15 до 30% численности сообщества ($0,35 \pm 0,15$ тыс. экз./м²), но их доля по биомассе обычно не превышает 6%. Данное сообщество неоднородно по своему составу и виды с относительно низкой встречаемостью (*Hydropsyche angustipennis*, *Anabolia laevis*, *Chaetopteryx* sp., *Grammotaulius nigropunctatus*, *Halesus radiatus*, *Limnephilus extricatus*, *Potamophylax latipennis*, *Plectrocnemia conspersa*, *Rhyacophila fasciata*, *Tipula* spp., *Atherix ibis*), часто могут определять 15-30% биомассы. Таким образом, средняя доля биомассы распределена следующим образом между отрядами насекомых: Trichoptera – $30,9 \pm 7,5\%$, Diptera (без учета Chironomidae) – $20,0 \pm 6,0\%$, Chironomidae – $8,9 \pm 4,4\%$ (Таблица С.3, Таблица С.4).

Индекс Шеннона по численности варьирует в пределах от 1,3 до 3,6 бит/экз., а его медиальное значение составляет 2,6. Достоверное влияние на показатели обилия оказывала антропогенная нагрузка; более высокая численность отмечалась в сообществах с низкой и умеренной антропогенной нагрузкой. Влияние других факторов не выявлено (Таблица С.6).

В сообществе преобладают оксифильные виды, характерные для олигосапробной и β-мезосапробной зон, что подтверждается низкими значениями индексов сапробности ($S=1,4 \pm 0,12$), Балускиной ($K_{ch}=5,7 \pm 0,5$), Пареле ($D1=6,7 \pm 1,3$). В целом для сообщества

характерно высокое значение ЕРТ-индекса – $42,0 \pm 9,2\%$, преимущественно за счет массового развития реофильных личинок *Baetis rhodani*. Доля кренофильных форм по численности составляет $17,8 \pm 3,3\%$ и $34 \pm 7\%$ по биомассе.

Сообщество «*Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus*»

Сообщество отмечено на погруженных корнях и ветках в пределах единственного ручья (ручей Черталык) с расходом воды 327 ± 30 л/с при скоростях течения $0,4 \pm 0,05$ м/с в условиях низкой антропогенной нагрузки.

Суммарно в сообществе отмечено только 2 вида ручейников *Anabolia laevis* и *Halesus tessellatus*. Эти виды регулярно отмечаются и в других родниковых ручьях с меньшим расходом воды на листовом опаде, но не формируют там массовых скоплений. Средние величины обилия составляют $0,3 \pm 0,2$ тысяч экз./м² и $22 \pm 18,7$ г/м² (Таблица С.3, Таблица С.4). Индекс Шеннона не превышает 1, так как что сообщество сформировано всего двумя видами, которые вполне обычны для олиго- и β-мезосапробной зоны ($S=1,53 \pm 0,18$).

4.3 Сообщества нарушенных местообитаний

Сообщество «*Tubificidae varia*»

Сообщество формируется в широком диапазоне условий. Оно описано по сборам из 2 лимнокренов и 12 реокренов, расход воды в которых находится в диапазоне от 1,5 до 180 л/с, при диапазоне скоростей течения от 0,01 до 0,25 м/с, на различных субстратах – ил, гравий, заиленный песок, глина, где летние температуры составляют от 6 до 18°C.

Суммарно в сообществе отмечено 174 таксона рангом вида и выше. При этом 116 из них имеют единичную встречаемость (Таблица В.1). Среднее число видов в пробе – 5 ± 1 . Наибольшее число видов приходится на долю представителей отряда Diptera – 101 (из них Chironomidae – 61), второе место по числу видов занимают Oligochaeta – 15 (Рисунок 4.3.1). Наибольшей встречаемостью обладают малощетинковые черви семейства Tubificidae (суммарно для *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri*, *L. udekemianus* и их молодь) – 100%, которые в

отдельных случаях могут определять до 100% величин обилия. Наибольшей встречаемостью из прочих беспозвоночных в сообществе регулярно могли отмечаться моллюски родов *Radix* – 7,5%, *Physa* – 5,5%, *Pisidium* – 20% и личинки Chironomidae *Chironomus* spp. – 41%, *Psectrotanypus varius* – 15%, *Macropelopia nebulosa* – 33,6%, *Prodiamesa olivacea* – 43,1%. Личинки Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera практически отсутствуют и представляют собой редкие находки единичных особей.

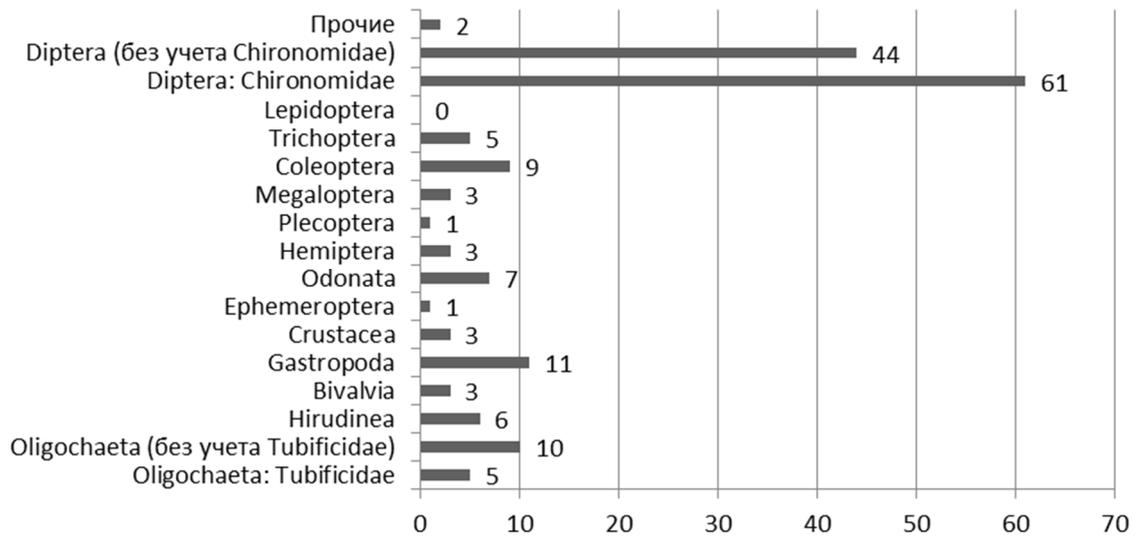


Рисунок 4.3.1. Таксономический состав макрозообентоса с доминированием *Tubificidae varia*

Величины обилия варьируют в широких пределах от 0,1 до 121 тысяч экз./м², биомасса – от 0,6 до 662 г/м², что в среднем составляет 9,3±1,9 тысяч экз./м² и 25,9±5,6 г/м² (Таблица С.3, Таблица С.4). Показатели обилия сообщества преимущественно определяли малощетинковые черви сем. *Tubificidae*, доля которых по численности и биомассе в среднем близка к 60% и составляет 7,74±1,85 тысяч экз./м² и 16,2±4,9 г/м². Среди Chironomidae наиболее высокой численностью в сообществе обладают *Chironomus* spp. (0,2±0,1 тысяч экз./м²) и *Prodiamesa olivacea* (0,3±0,1 тысяч экз./м²). В отдельных случаях брюхоногие моллюски *Radix* spp. и *Physa* spp. определяют до 30% биомассы сообщества, при этом средние показатели для данной группы не превышают 1 г/м². Индекс Шеннона варьирует от 0,1 до 2,9, его медиальное значение составляет 1,4. Достоверное влияние на показатели обилия оказывали антропогенная нагрузка и содержание ОВ в грунте (Таблица С.6).

Сообщество преимущественно сформировано убиквистами и α -мезосапробными формами, что подтверждается высокими значениями индексов сапробности ($S=3,03\pm 0,09$), Балушкиной ($K_{sch}=7,5\pm 0,7$) и олигохетного индекса ($D1=61\pm 2$) и низким значение Индекс ЕРТ=0,2±0,1. Доля кренофильных форм составляет 1,1±0,3% по численности и 3,4±0,8% по биомассе.

Сообщество «*Chironomus* spp.»

Сообщество формируется в широком диапазоне условий и отмечено в лимнокренах и реокренах с диапазоном расхода воды от 1 до 150 л/с, скоростью течения от 0,01 до 0,2 м/с, в основном на илах и заиленных песках (но встречаются и гравийные грунты с листовым опадом), при летних температурах от 6 до 20°C. Сообщество описано по сборам из 5 реокренов и 2 лимнокренов (всего 9 исследованных биотопов).

Суммарно в сообществе отмечено 88 таксонов рангом вида и выше. При этом 57 из них имеют единичную встречаемость (Таблица В.1). Среднее число видов в пробе – 6 ± 1 . Наибольшее число видов приходится на долю представителей отряда Diptera – 48 (из них Chironomidae – 30), второе место по числу видов занимают Oligochaeta – 11 (Рисунок 4.3.2). Наибольшей встречаемостью обладают личинки рода *Chironomus*, которые могут определять до 100% величин обилия. Высокой встречаемостью также обладают лимнофильные виды и виды убиквисты – *Dina lineata* – 59,3%, *Prodiamesa olivacea* – 42,9%, *Macropelopia nebulosa* – 40,7%, *Physa acuta* – 36,3%, *L. hoffmeisteri* – 39,6%, *T. tubifex* – 25,3%, *Eiseniella tetraedra* – 16,5%, *Helobdella stagnalis*, *Psectrotanypus varius* – 16,5%, *Sphaerium* spp. – 15,4%.

Величины обилия варьируют в широких пределах от 0,1 до 121 тысяч экз./м², а биомасса от 3,2 до 1060 г/м², что в среднем составляет $14,2 \pm 3,9$ тысяч экз./м² и $49,6 \pm 8$ г/м². Наиболее высокие показатели в течение года отмечаются в январе и в конце июня – начале июля (Рисунок 4.3.2). На долю личинок Chironomidae может приходиться от 60 до 100% величин обилия. При этом *Chironomus* spp. в среднем определяет $63,1 \pm 9,3\%$ численности ($11,8 \pm 3,8$ тысяч экз./м²) биомассы ($29,6 \pm 11,0$ г/м²). В отдельных случаях до 8–12% биомассы приходится на долю Hirudinea (*Dina lineata* и *Helobdella stagnalis*) – $3,8 \pm 2,3$ г/м², Gastropoda (*Physa acuta*) – $4,1 \pm 2,1$ г/м², а также малощетинковых червей семейства Tubificidae – $3,4 \pm 2,0$ г/м² (Таблица С.3, Таблица С.4). Достоверное влияние на показатели обилия оказывали антропогенная нагрузка, содержание ОВ в грунте, расход воды (Таблица С.6).

Сообщество преимущественно сформировано убиквистами и α -мезосапробными формами, что подтверждается высокими значениями индексов сапробности ($S=2,78 \pm 0,14$), Балушкиной ($K_{ch}=5,6 \pm 0,3$), при этом значение олигохетного индекса ($D1=16,3 \pm 2,6$) обычно для олигосапробной и β -мезосапробной зон. Индекс ЕРТ= $0,2 \pm 0,1$. Доля кренофильных форм составляет $5,2 \pm 1,2\%$ по численности и $1,6 \pm 0,6$ по биомассе.

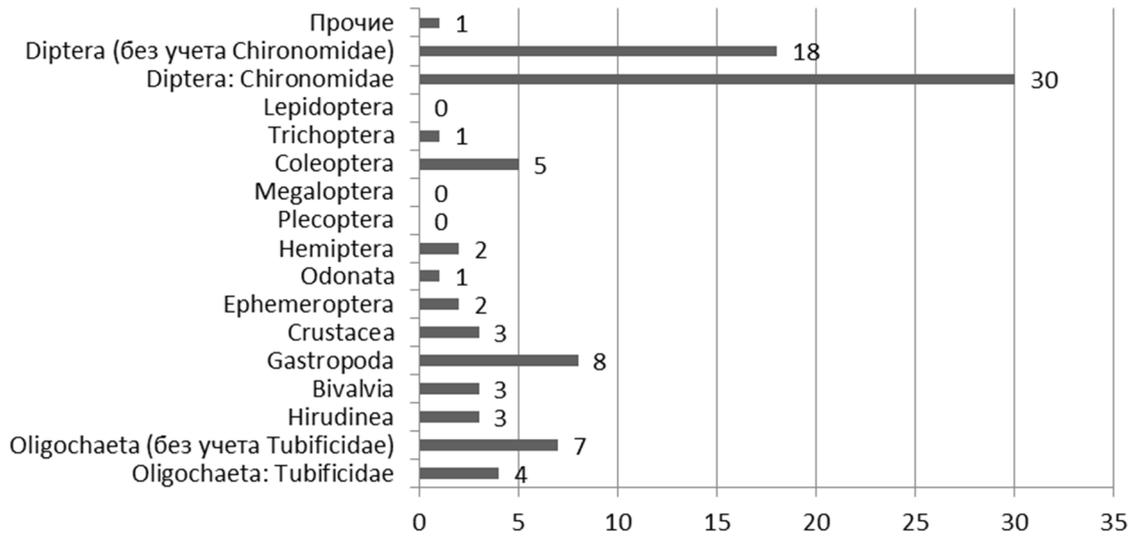


Рисунок 4.3.2. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием *Chironomus* spp.

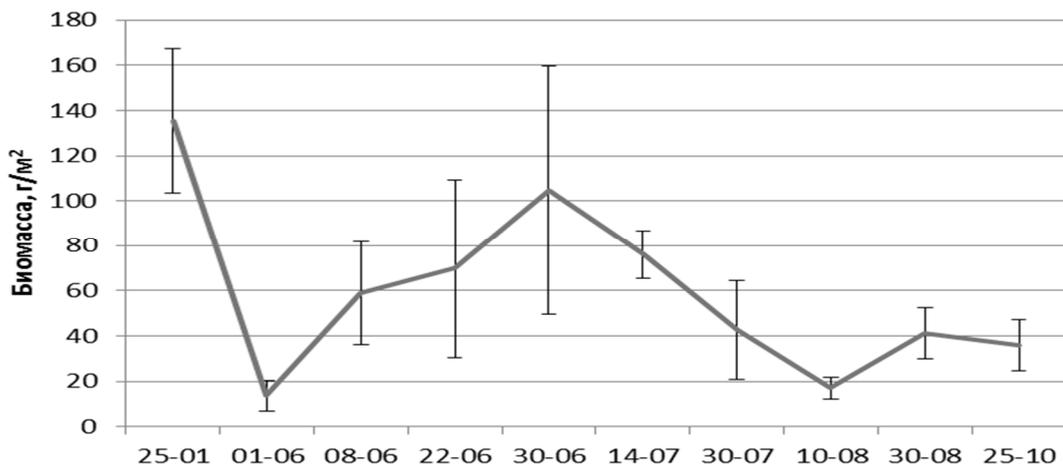


Рисунок 4.3.3. Динамика биомассы в ручье по ул. Жигулевской (станция РПЖ1а) в 2009 году.

Сообщество «*Prodiamesa olivacea*»

Сообщество описано по сборам из 1 лимнокрена и 7 реокренов, с летними температурами воды 7-17°C, расходом воды от 0,4 до 26,7 л/с при скоростях течения от 0,01 до 0,22 м/с, преимущественно на илах и заиленных песках с содержанием органического вещества в грунте 4–7%. Ручьи и родники, входящие в данную группу, находятся на территориях с различной антропогенной нагрузкой.

Суммарно в сообществе отмечено 163 таксономических единиц рангом вида и выше, при этом 59% всех видов имеют единичную встречаемость (Таблица В.1). Число видов в пробе варьирует от 2 до 20, но в среднем составляет 7 ± 1 вид. Наиболее широко были представлены Diptera – 94 вида (из них Chironomidae – 57), Coleoptera – 15 и Oligochaeta – 11 и Mollusca – 10, прочие таксоны представлены единично (Рисунок 4.3.4). Наибольшей встречаемостью обладают следующие виды: *Prodiamesa olivacea* – 60,7%, *Dina lineata* – 44,0%, *Macropelopia nebulosa* – 39,3, *Culicoides* sp. – 29,3%, *Pseudiamesa* gr. *nivosa* – 18,7%, *Eiseniella tetraedra*, *Helobdella stagnalis* – 18,0%, *Krenopelopia binotata* – 15,3%, *Pisidium* spp. – 14,0%, *Dicranota bimaculata* – 12,0%. Личинки Ephemeroptera и Trichoptera были представлены единичными особями с низкой встречаемостью, ЕРТ индекс = $2,1 \pm 0,6$.

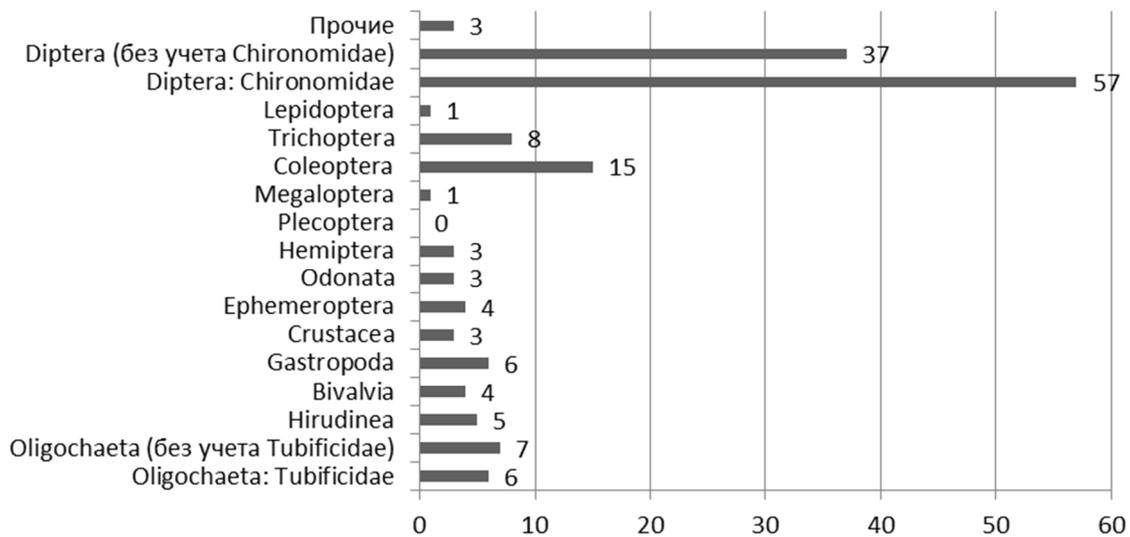


Рисунок 4.3.4. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием *Prodiamesa olivacea*

По составу субдоминантов можно выделить следующие подтипы:

- 1) *Prodiamesa olivacea* – *Pseudiamesa* gr. *nivosa*;
- 2) *Prodiamesa olivacea* – *Macropelopia nebulosa*;
- 3) *Prodiamesa olivacea* – *Dina lineata* ;
- 4) *Prodiamesa olivacea* – *Chironomus* – Tubificidae.

Показатели обилия сообщества варьируют в пределах от 0,1 до 15,5 тысяч экз./м², а биомасса от 2 до 88 г/м² и в среднем составляют $2,7 \pm 0,3$ тысяч экз./м² и $19,9 \pm 8,3$ г/м². На долю личинок Chironomidae приходится до $71,11 \pm 8,69\%$ численности и $45,8 \pm 22,3\%$ биомассы (Таблица С.3, Таблица С.4). Вклад *Prodiamesa olivacea* в величины обилия мог достигать от 30 до 70%, средние показатели составляют $1,0 \pm 0,4$ тысяч экз./м² и $7,6 \pm 4,1$ г/м². Среди других Chironomidae высокой биомассой обладали *Chironomus* spp. – $3,8 \pm 3,0$ г/м², *Macropelopia*

nebulosa $2,9 \pm 1,3$ г/м², *Pseudodiamesa* spp. – $0,6 \pm 0,3$ г/м². На долю других семейств двукрылых приходится до $19,9 \pm 15,2\%$ общей биомассы, преимущественно за счет развития личинок *Tipula* spp. ($3,6 \pm 2,5$ г/м²). Из первично водных беспозвоночных значительный вклад в биомассу вносят пиявки *Dina lineata* ($1,3 \pm 0,6$ г/м²) и *Erpobdella testacea* ($3,6 \pm 2,5$ г/м²). Достоверное влияние на показатели величин обилия оказывало содержание ОВ в грунте (Таблица С.6).

В пробах преобладали лимно-реофильные виды, обычные для β-мезосапробной зоны ($S=2,1 \pm 0,18$), что подтверждается низкими значениями индексов Балускиной ($K_{sch}=2,3 \pm 0,3$) и Пареле ($D1=15,5 \pm 1,7$). Доля кренофильных форм составляет $12,9 \pm 1,2\%$ по численности и $27,8 \pm 5,8\%$ по биомассе.

Сообщество «*Radix labiata* – *Physa acuta*»

Сообщество формируется в родниковых ручьях с различной антропогенной нагрузкой и расходом воды от 0,4 до 328 л/с при средних скоростях течения $0,19 \pm 0,05$ м/с, что способствует формированию мягких субстратов (илы, заиленные пески, пески) и зарослей макрофитов. Сообщество описано по сборам из 10 биотопов 5 реокренов и 1 лимнокрена с летними температурами 7 – 20°C.

Суммарно в сообществе отмечено 67 таксонов рангом вида и выше, при этом 52 из них имеют единичную встречаемость (Таблица В.1). Среднее число видов в пробе – 9 ± 1 . Наиболее разнообразно представлены Diptera – 35 таксономических единиц (из них Chironomidae – 20), другие таксоны представлены не более чем 5 видами (Рисунок 4.3.5). Средние величины обилия – $1,4 \pm 0,3$ тысяч экз./м² и $14,0 \pm 4,4$ г/м². Основу сообщества составляют брюхоногие моллюски родов *Radix*, *Physa*, *Valvata* (встречаемость 40–50%), которые формируют от 20 до 60% биомассы. (Таблица С.3, Таблица С.4). Основной вклад в численность вносят личинки Chironomidae, наибольшей встречаемостью из которых обладают *Macropelopia nebulosa* – 40%, *Chironomus* spp. – 30%, *Krenopelopia binotata*, *Paratendipes albimanus*, *Prodiamesa olivacea*, *Psecrotanypus varius* – 20%, при этом средняя численность отдельных видов обычно не превышает 0,5 тыс. экз./м². Единичную встречаемость имеют личинки крупных стрекоз *A. juncea*, *Enallagma circulatum*, *Cordulia aenea*, *Leucorrhinia pectoralis*, *Orthetrum cancellatum*, чей вклад составляет от 8 до 35% биомассы и средняя биомасса составляла $3,6 \pm 1,3$ г/м². Индекс Шеннона варьирует от 1,7 до 3,1 и его медиальное значение составляет 2,4 бит/экз. Достоверного влияния абиотических факторов на структуру сообщества не выявлено (Таблица С.6).

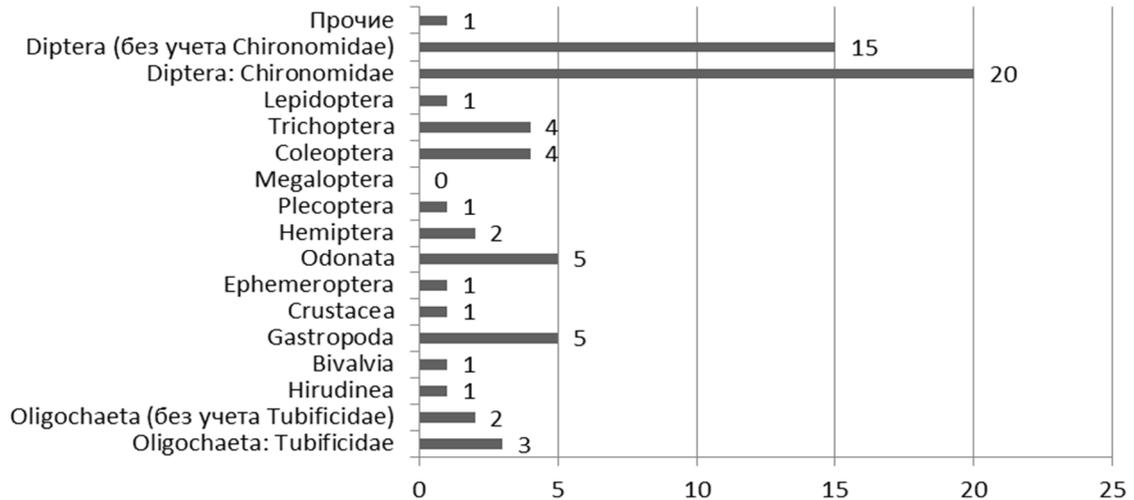


Рисунок 4.3.5. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием *Radix labiata* – *Physa acuta*

В сообществе преобладают лимно-реофильные формы и убиквисты, обычные для β-мезосапробной зоны, что подтверждают индексы сапробности ($S=1,77\pm 0,27$), Балускиной ($Kch=4,5\pm 1,6$) и Пареле ($D1=7,2\pm 3,8$). Доля кренофильных форм в сообществе составляет $12,7\pm 4,5\%$ по численности и $11,3\pm 3,8\%$ по биомассе.

4.4 Сообщества сероводородных источников

Сообщества с доминированием *Syrrhidae varia*

Сообщество формируется исключительно в сероводородных источниках ($H_2S=52,9$ мг/л, $SO_4^{2-}=1292,4$ мг/л) [Краснова, Уманская, Горбунов, 2008] на различных субстратах (камни, илы) при среднем расходе воды 5,8 л/с. Сообщество описано по сборам из расположенных рядом сероводородных источников.

Всего в сообществе отмечено 7 видов макробеспозвоночных. Среднее число видов в пробе составляет 3 ± 1 . Наиболее разнообразно представлено семейство *Syrrhidae* – 4 виды. Следующие виды *Stratiomys longicornis*, *Eristalinus* sp., *Eristalis* sp., *Helophilus pendulus*, *Dichaeta caudata* были отмечены в двух из трех источников (Таблица В.1). Численность сообществ может быть охарактеризована как низкая – $0,3\pm 0,1$ тысяч экз./м², при этом показатели биомассы сопоставимы с таковыми в других родниках и соответствуют эвтрофным водоемам – $38,4\pm 13,2$ г/м² (Таблица С.3, Таблица С.4).

4.5 Структурные характеристики сообществ: обобщения и обсуждение

Кренофильные сообщества

Во всех рассмотренных сообществах преобладают формы макрозообентоса, приуроченные к родниковым местам обитания на территории Палеарктики и обладающие низкой встречаемостью в озерах и малых реках. Общее число найденных таксонов в пределах этой группы сообществ составляет – 328. Доля кренофилов по численности составляет от 20 до 70%, но для большинства сообществ близка к 50%. Доля кренофилов по биомассе составляет от 20 до 98%, но в среднем близка к 40%. Это согласуется с утверждением австрийских исследователей о том, что соотношение кренобионтов и кренофилов по отношению к убиквидам в родниках часто близко к значениям 2:1 [Staudacher, Füreder, 2007]. По показателям биотических индексов (индексы Пантле-Букк, Балушкиной, Пареле) состав сообществ соответствует олигосапробной зоне. Наибольшее среднее число видов на пробу отмечено в сообществах *Pisidium* spp. и *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii* – 13 ± 2 , для других сообществ этот показатель составляет от 8 ± 3 . Наиболее высокая средняя численность отмечена для сообществ с доминированием родов *Pseudodiamesa* и *Chaetocladius* – до 5,7 тысяч экз./м². Биомасса во всех сообществах была достаточно высокой и сходной с таковой в родниковых ручьях других регионов. Ее средние показатели обычно попадают в диапазон от 10 до 35 г/м² и в среднем составляют 29 ± 3 г/м², что соответствует эвтрофным водоемам по классификации С.П. Китаева. Таким образом, биомассы макрозообентоса в родниковых ручьях превышают таковые в малых реках региона, где биомасса обычно составляет не более 5 г/м² [Бенинг, 1913; Бенинг, 1921; Никитин и др., 2011; Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография, 2001; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007]. Поскольку эти сообщества формируются в достаточно узком диапазоне абиотических характеристик, – низкие температуры и небольшой расход воды (преимущественно до 30 л/с), – вероятно, отчасти это может сглаживать влияние таких факторов, как тип субстрата и содержание органического вещества в грунте. Поэтому влияние этих факторов на величины обилия внутри каждого из рассмотренных сообществ оказывается не достоверным.

Для каждого из сообществ этой группы по литературным данным были найдены близкие варианты сообществ, известных из других водоемов:

Сообщество с доминированием *Pseudodiamesa* – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* – *Tanytarsini*

Сходные сообщество *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Brillia bifida* – *Micropsectra* gr. *junci* описано А.А. Ивановским на примере родников Пензенской области [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b], где расход воды не превышал 2-3 л/с. На территории Центральной Европы близкий тип сообщества *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Paratanytarsus laccophilus* был описан для реокренов Германии [Orendt, 2001]. Это также согласуется с данными итальянских исследователей [Lencioni, Marziali, Rossaro, 2012; Lods-Crozet et al., 2001], описывающими сообщество *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Boreoheptagia* spp. – *Chaetocladius piger* – *Micropsectra atrofasciata* в альпийских ручьях с ледниковым питанием и диапазоном летних температур 4–14°C. Таким образом, это сообщество макрозообентоса является обычным для холодноводных ручьев различного происхождения на территории Европы.

Сообщество с доминированием *Chaetocladius* spp.

Сообщества со сходным набором доминирующих форм имеют широкое распространение в пределах Палеарктики [Lods-Crozet et al., 2001; Яворская, 2011]. Дж. Илмонен с соавторами отмечают, что *Chaetocladius piger* и *Pseudodiamesa* gr. *branickii* рассматриваются как типичные виды для родников северной Финляндии, где часто занимают доминирующее положение [Ilmonen et al., 2009; Lehosmaa et al., 2016]. М. Филиппи с соавторами описывают сообщество *Brillia bifida* – *Ch. dentiforceps* – *Procladius* sp. из лимнокренов юго-восточных Альп по палеолимнологическим данным [Filippi et al., 2008; Filippi et al., 2011]. Следует отметить, что достаточно регулярно виды, которые в данном сообществе занимают доминирующее положение, совместно встречаются в других родниках, но выступают в роли субдоминантов и второстепенных видов [Bobbe et al., 1996; Iversen, 1988; Křoupalová et al., 2011; Omelková et al., 2013; Orendt, 2000].

Сообщество с доминированием *Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula* spp.

Plectrocnemia conspersa и *Nemoura cinerea* регулярно встречается в родниках Западной и Восточной Европы, где часто занимают доминирующее положение [Ilmonen et al., 2009; Bobbe et al., 1996; Křoupalová et al., 2011; Maiolini, Carolli, Silveri, 2011; Mortensen, Simonsen, 1983; Stubbington, Wood, 2013; Чертопруд, 2006а; Чертопруд, 2011]. Близкое по составу субдоминантов сообщество описано в ручьях Дании, где наибольшей встречаемостью обладают *Potamophylax* sp., *Gammarus pulex*, *Tipula* sp., *Sericostoma personatum*, *Odagmia ornata*, *Eiseniella tetraedra*, *Prodiamesa olivacea*, *Baetis rhodani*, *Brillia bifida*, *Nemoura flexuosa* [Mortensen, Simonsen, 1983].

Сообщество с доминированием *Tipula* spp.

Личинки комаров-долгоножек рода *Tipula* являются обычными элементами родниковых сообществ, особенно на территориях, покрытых лесом [Anderson, Sedell, 1979; Cummins, 1973; Jong De et al., 2008; Petersen, Cummins, 1974; Przhiboro, 2009; Salmela, Autio, Ilmonen, 2007; Vannote, Sweeney, 1985]. В своей работе Зонмец и Казацци описывают сообщество *Tipula – Gammarus*, обитателей ручьев бассейна малой реки Ова (Центральная Анатолия, Турция) [Sonmez, Kazanci, 2010].

Сообщество с доминированием *Pisidium* spp.

А.А. Ивановский описывает ряд сообществ с доминированием *Pisidium*: детритофильные – *Nemurella pictetii – Pisidium* spp., *Plectrocnemia conspersa – Pisidium* spp. и пелофильные с полным доминированием *Pisidium* spp. [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]. А.А. Фролов [Фролов, 2008] указывает, что в ручьях Мурманской области обитает 23 вида моллюсков надсемейства Spheroidea. Максимального развития эти моллюски достигали при скоростях течения 0,125 м/с, что вполне согласуется с полученными нами данными. В родниках Германии, Люксембурга, Бельгии моллюски *Pisidium* часто указываются как субдоминанты в сообществах [Gerecke et al., 2005; Hahn, 2000; Martin et al., 2009; Orendt, Reinhart, 1997].

Сообщество с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa – Eiseniella tetraedra – Nemurella pictetii*

Виды, образующие основы сообщества, часто указываются как доминанты и субдоминанты в родниках других регионов. Все эти виды [Ilmonen et al., 2009; Lehosmaa et al., 2016; Lindegaard et al., 1998] являются обычными во всех типах родников Дании и родниках южной Финляндии. Сообщество со сходным составом доминантов описано А.А. Ивановским и М.В. Чертопрудом: *Beraea* spp. – *Ptychoptera* spp. – *Pisidium* spp. – *Nemurella pictetii – Elodes* sp., которое он характеризует как центральное сообщество гелокренов с преобладанием типично родниковых форм [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b]. Но, как показывают наши данные, состав доминантов сообществ может отличаться ввиду отличных условий среды и наличия больших глубин, что объясняет присутствие среди доминантов ручейников *Plectrocnemia conspersa*; в свою очередь, это делает его сходным сообществом, указанным М.В. Чертопрудом [Чертопруд, 2011] для реокренов с замедленным течением *Pseudodiamesa* gr. *branickii – Nemurella pictetii – Plectrocnemia conspersa – Euglesa eichwaldi*.

Сообщество с доминированием *Dicranota bimaculata – Tipula* spp. – *Tubificidae varia*

Сообщество со сходным набором доминантов описано А.А. Ивановским для родников Пензенской области: *Dicranota bimaculata – Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea*. Однако, в данном случае личинки Chironomidae представлены не многочисленными особями *Corynoneura celeripes* и *Tanytarsus pseudolestagei*. *Dicranota bimaculata* отмечается в составе макрозообентоса родниковых ручьев и малых водотоков различного происхождения на территории Западной

Европы [Anderson, Sedell, 1979; Cummins, 1973; Myers, Resh, 2002; Petersen, Cummins, 1974; Przhiboro, 2009; Schmid, Schmid-Araya, 1999; Барышев, 2001].

Сообщество с доминированием *Galba truncatula*

Galba truncatula широко распространена в родниковых местообитаниях на территории Европы, при этом она не является специфичным родниковым видом и заселяет различные биотопы в мелководных водоемах, как постоянных, так и временных [Brunke, Hoehn, Gonser, 2003; Staudacher, Füreder, 2007; Чертопруд, Удалов, 1996]. Кроупалова с соавторами [Křoupalová et al., 2011] отмечают, что *Galba truncatula* в равной мере представлена как обрастаниях мха, так и на гравийно-галечных субстратах. Рюкерт описывает сообщество *Pisidium* spp. – *Galba truncatula* – *Plectrocnemia conspersa* в лимнокренах и *Dicranota bimaculata* – *Galba truncatula* – *Plectrocnemia conspersa* в гелокренах и реокренах [Rückert, 2005].

Лимно-реофильные и реофильные сообщества

Во всех рассмотренных сообществах преобладают оксифильные и реофильные формы макрозообентоса, имеющие широкое распространение в Палеарктике и часто отмечаемые в малых реках [Головатюк, 2005; Зинченко, 2011; Чертопруд, 2005; Чертопруд, 2011; Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы, 2007]. Общее число найденных таксонов в пределах этой группы сообществ составляет - 155. Средняя доля кренофильных форм обычно не превышает 20% по численности и 35% по биомассе. По показателям биотических индексов (индексы Пантле-Букк, Балушкиной, Пареле) состав сообществ соответствует олигосапробной и β -мезо-сапробным зонам. Для этих сообществ характерна наиболее высокая доля Ephemeroptera – Plecoptera – Trichoptera (от 42 до 100%), но это достигается из-за присутствия разных видов этих групп в разных ручьях, поскольку большинство видов этих отрядов имеют низкую встречаемость, что вероятно обусловлено временем сбора проб. Число видов на пробу варьирует от 2 до 10. Несмотря на то, что средние показатели численности не превышают 2,5 тысяч экз./м², биомасса сопоставима с таковой для кренофильных сообществ и превышает 10 г/м², что соответствует эвтрофным водоемам по классификации С.П. Китаева.

Сообщества этой группы не однородны по своему видовому составу в разных водотоках, но на настоящем этапе имеющиеся данные позволяют их объединить в одну группу исходя из относительно высокой встречаемости *Baetis rhodani* и вклада этого вида в численность от 20 до 30%. В рамках выделенного нами сообщества на долю ручейков в среднем приходилось до 40%

биомассы, но поскольку это бы были единичные крупные особи с низкой встречаемостью имеющийся материал и способ выделения сообществ не позволяет интерпретировать их как доминантов. Возможно, что дальнейшее увеличение количества материала в родниковых ручьях со скоростями течения выше 0,2 м/с позволит уточнить картину и рассматривать это не как единое сообщество, а как группу сообществ с доминированием разных родов ручейников семейств Limnephilidae, Hydropsychidae и Rhyacophilidae, каковые регулярно описываются другими авторами для Европы [Kuery, 2014; Maiolini, Carolli, Silveri, 2011; Ивановский, 2010b; Чертопруд, 2006b; Чертопруд, 2011]. Тем не менее, для каждого из сообществ этой группы по литературным данным найдены близкие варианты сообществ известные из других водоемов.

Сообщество *Baetis rhodani*

Сообщества со сходным набором доминантов описываются А.А. Ивановским по пробам из ручьев со средним расходом 6,3 л/с [Ивановский, 2010а; Ивановский, 2010b] *Cnetha* spp. – *Baetis rhodani* – Orthocladiinae gen. spp. и *Potamophylax nigricornis* – *Baetis rhodani* – *Cnetha* spp. – *Nemoura cinerea*. *Baetis rhodani* является типичным компонентом реофильных сообществ на территории Западной Палеарктики [Brittain et al., 2009; Buffagni, Comin, 2000; Friberg et al., 2010; Ilmonen, Paasivirta, 2005; Meyer, Meyer, Meyer, 2003; Muotka et al., 2002; Комулайнен, Круглова, Барышев, 2007; Скальская, 2012; Чертопруд, 2011].

Сообщество *Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus*

Сообщества сходного типа описаны для ручьев и малых рек Палеарктики. Так, Т.А. Шарапова упоминает комплекс ручейков *Hydropsyche angustipennis* – *Neureclipsis bimaculata* – *Anabolia soror* – *Halesus tessellatus*, типичный реофильный комплекс малых рек Сибири, что подтверждается данными М.В. Чертопруда, который перечисляет сообщества ритрала, приуроченные к погруженным древесным субстратам *Hydropsyche pellucidula* – *Microtendipes pedellus* – *Halesus tessellatus* – *Atherix ibis* [Чертопруд, 2011; Шарапова, 2007]. Тем не менее данное сообщество выглядит обедненным по сравнению, другими аналогичными сообществами, как рассмотренных по литературным данным, так и описываемых на других участках ручья Черталык (пробы с других субстратов преимущественно вошли сообщество *Baetis rhodani*.) и аналогичными субстратами в р. Боровка в тот же период сбора (суммарно на погруженных корнях и ветках отмечено 29 видов беспозвоночных), притоком которой он является [Чужекова, 2013b].

Сообщества нарушенных местообитаний

Сообщества этой группы формируются в родниковых ручьях, преимущественно подверженных сильной антропогенной нагрузке на территории города или вблизи автомагистралей. Основу сообщества составили виды с широкой экологической валентностью. Общее число найденных таксонов в пределах этой группы сообществ составляет - 272. Сообщества с доминированием *Tubificidae varia* и *Chironomus spp.* не являются специфичными для родниковых ручьев и обычными для α -мезосапробной зоны. Сообщества с доминированием *Prodiamesa olivacea* и *Radix labiata* – *Physa acuta* могут быть отмечены как в родниковых ручьях, так и малых реках. Для доминирующих форм в сообществах этой группы отмечено влияние содержания органического в грунте на их численность: сем. *Tubificidae* ($F=15,14$, $p<0,005$) и личинок *Chironomidae* *Prodiamesa olivacea* ($F=7,44033$, $p<0,005$), *Chironomus spp.* ($F=8,9283$, $p<0,005$), *Macropelopia nebulosa* ($F=14,88025$, $p<0,005$). Средние значения индекса доминирования Арнольди *Prodiamesa olivacea* за вегетационный сезон показывают достоверную сильную отрицательную корреляцию с содержанием ОВ $r = -0,84$ в диапазоне концентраций от 3,5 до 10,9 % Содержание ОВ в грунте оказывает достоверное влияние на численность малощетинковых червей сем. *Tubificidae* ($F=15,14$, $p<0,005$) и личинок *Chironomidae* *Prodiamesa olivacea* ($F=7,44033$, $p<0,005$), *Chironomus spp.* ($F=8,9283$, $p<0,005$), *Macropelopia nebulosa* ($F=14,88025$, $p<0,005$). Средние значения индекса доминирования Арнольди *Prodiamesa olivacea* за вегетационный сезон показывают достоверную сильную отрицательную корреляцию с содержанием ОВ $r = -0,84$ в диапазоне концентраций от 3,5 до 10,9 % (Рисунок 4.5.1). Для *Chironomus spp.* показана достоверная сильная положительная корреляция $r=0,77$ средних значений индекса доминирования за вегетационный сезон и содержания ОВ. Влияние органического вещества в грунте на личинок *Macropelopia nebulosa* обладает не линейным характером. В диапазоне концентраций ОВ 3,5-8,5% показана сильная положительная корреляция средних значений индекса доминирования за вегетационный сезон $r=0,93$, при последующем возрастании концентрации ОВ в грунте коэффициент корреляции имеет более низкое отрицательное значение $r=-0,59$. При максимальных концентрациях ОВ 10-12,5% до 97% численности и биомассы сообщества приходится на долю малощетинковых червей *T. tubifex* и *Limnodrilus spp.*

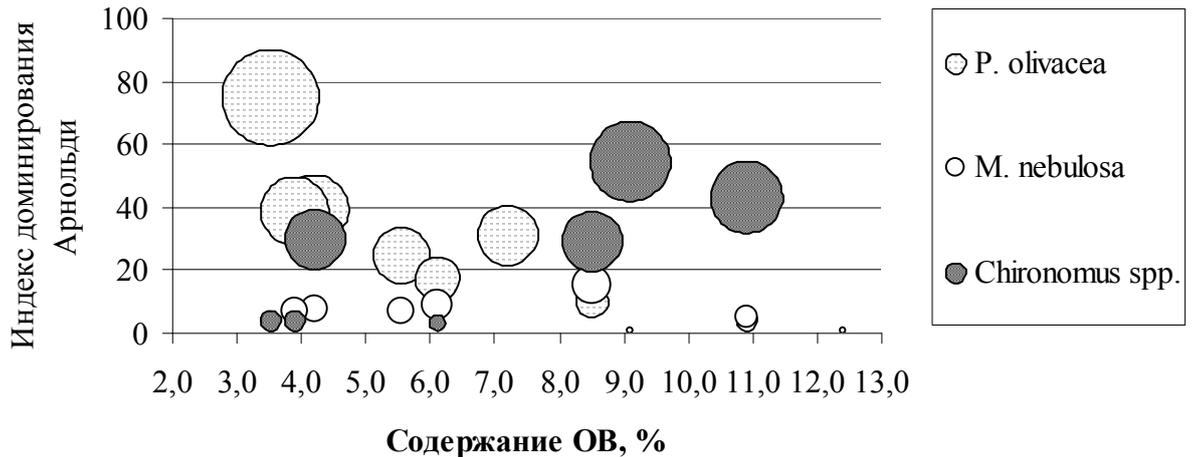


Рисунок 4.5.1. Индекс доминирования Арнольди для трех массовых видов Chironomidae при разных концентрациях содержания органического вещества в грунте.

Сообщества этой группы могут последовательно формироваться на одних и тех же участках родниковых ручьев в разные годы (подробнее рассматривается в главе 6). В ряду сообществ *Tubificidae varia* → *Chironomus spp.* → *Prodiamesa olivacea* и *Radix labiata* – *Physa acuta* наблюдается снижение индекса сапробности и возрастание числа видов на пробу и доли кренофилов по численности (с $1,1 \pm 0,3$ до $12,7 \pm 4,5\%$). Изменение доли кренофильных форм по биомассе имеет несколько иной характер и максимальная доля кренофилов в этой группе достигается в сообществе *Prodiamesa olivacea* ($27,8 \pm 5,8\%$), т.е. доля биомассы кренофилов достоверно не отличалась от таковой в некоторых кренофильных и лимно-реофильных сообществах. Средние показатели обилия характерны для эвтрофных водоемов по классификации С.П. Китаева, в отдельных наблюдениях биомасса может достигать 1000 г/м^2 .

Для каждого из сообществ этой группы по литературным данным найдены близкие варианты сообщества, известные из других водоемов.

Сообщества с доминированием *Tubificidae varia*

Малощетинковые черви семейства *Tubificidae* регулярно отмечаются в родниковых ручьях, но их доля редко достигает 20% при низкой и умеренной антропогенной нагрузке [Dumnicka, 2006; Dumnicka et al., 2013; Dumnicka, Galas, Koperski, 2007]. Полное доминирование этого семейства характерно для загрязненных участков рек и озер и не является специфичным для родников, несмотря на то, что малощетинковые черви могут регулярно присутствовать в бентосе родников [Bonomi, 2009; Dumnicka, 2006; Lazim, Learner, 1986; Martin et al., 2008; Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997; Макрушин, 1974; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003; Основы геоэкологии, биоиндикации, биотестирования водных экосистем., 2004; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007; Биоиндикация экологического состояния равнинных рек, 2007].

Сообщества с доминированием *Chironomus* spp.

Личинки рода *Chironomus* регулярно отмечаются в родниках, но доминирующее положение обычно занимают в условиях антропогенной нагрузки – выпас скота, органическое загрязнение [Blackwood, Hall, Ferrington, 1995; Eggers, 2000; Ferrington, 1998; Sonmez, Kazanci, 2010]. Доминирование *Chironomus* обычно в эвтрофных водоемах и водотоках с органическим загрязнением, например, вызванным стоками сыроваренного завода [Friberg et al., 2010; Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном), 1980; Экосистема озера Плещеево, 1989; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007].

Сообщества с доминированием *Prodiamesa olivacea*

Prodiamesa olivacea и *Macropelopia nebulosa* широко распространены в родниках, как Европы, так и Северной Америки [Ferrington, 1998; Lindegaard, 1995; Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые: двукрылые., 1999]. В работе Дж. Илмонена с соавторами [Ilmonen et al., 2009] их относят к группе видов, типичных для родников южной Финляндии. По пробам, взятым в родниках Урала и Предуралья, описано сообщество *Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Prodiamesa olivacea*, развивающихся в ручьях глубиной до 5 см [Островская, 2006; Островская, 2009; Паньков, Крашенинников, 2012]. Сообщество *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Prodiamesa olivacea* описано по пробам родниковых ручьев с песчано-илистыми субстратами. По палеолимнологическим данным в альпийских родниках описано сообщество *Macropelopia* sp. – *Tanytarsini* [Filippi et al., 2008].

Сообщества с доминированием *Radix labiata* – *Physa acuta*

Моллюски, доминирующие в сообществе, имеют широкое распространение и часто отмечаются на различных субстратах, от камней до макрофитов в водоемах и водотоках. Родники и родниковые ручьи не являются для них типовым местом обитания, и они заселяют их в силу своей экологической пластичности [Berrady, Essafi, Mathieu, 2009; Dillon, 2000; Сон, 2007]. Например, Д. Грей отмечает, что для рек Новой Зеландии вполне обычно сообщество *Potamopyrgus antipodarum* – *Physa acuta* – Chironomidae в зарослях макрофитов [Gray, 2005], а в дельте реки Эбро (Испания) описано сообщество с доминированием *Radix balthica* – *Physa acuta*, развивающиеся на пороговых участках [González-Solís, Ruiz, 1996].

Сообщества сероводородных источников

Для сероводородных источников, вне зависимости от их географического положения, типично доминирование личинок Diptera, которые представлены 2-3 видами, толерантными к низкому содержанию кислорода; они развиваются в массе и заселяют все возможные субстраты ввиду отсутствия конкуренции [Greenway et al., 2014; Кривошеина, 2007]. Согласно литературным данным, наиболее часто отмечают в серных источниках следующие виды: *Calista incidens*, *Thiomyia quatei*, *Pericoma truncate*, *Odontomyia occidentalis*, *Paracoenia fumosa*, *Ephydra thermophile*, *Eristalinus sepulchralis*, *Eristalis* sp., *Scatella lutosa*, *Scatella stagnalis*, *Culicoides subneglectus*, *Bezzia setulosa*, *Palpomyia rufipes*, при этом они также часто заселяют водоемы, загрязненные мазутом, фосфором и континентальные гипергалинные водоемы.

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

Сообщества макрозообентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги характеризуются высоким таксономическим разнообразием, однако при этом многие виды имеют низкую встречаемость. Согласно анализу полного таксономического состава каждого из сообществ, наибольшие значения индекса Жаккара отмечены для пар сообществ с доминированием «*Chaetocladius* spp. – *Prodiamesa olivacea*» = 0,47 и «Tubificidae varia – *Prodiamesa olivacea*» = 0,43 (Таблица С.7). Для других пар сообществ этот индекс варьирует от 0,0 до 0,32, и в 51% случаев не превышает 0,1.

Количественные характеристики сообществ за период исследования варьировали в широких пределах на разных станциях: численность колебалась от 0,08 до 163 тысяч экз./м², а биомасса – от 0,1 до 1000 г/м² (станция РЖД, 2007). В большинстве случаев в течение всего периода наблюдения биомасса составляла от 20 до 30 г/м², а численность находилась в пределах от 0,8 до 40 тысяч экз./м². Обычно основу структуры сообщества составляют 2–5 видов, обладающие сходными экологическими характеристиками и определяющие до 70–90% величин обилия. Наиболее высокая средняя численность показана для сообществ нарушенных местообитаний, что в первую очередь связано с массовым развитием малощетинковых червей семейства Tubificidae и комаров-звонцов рода *Chironomus* (Рисунок 4.5.2). Показатели биомассы достоверно не отличаются как между сообществами, так и между группами сообществ, и в среднем близки к 30 г/м². Достоверных различий по биомассе на различных

субстратах не выявлено, но размах варьирования наиболее высок на илах в условиях высокой антропогенной нагрузки. Отмечено положительное влияние содержания органического вещества в грунте на биомассу сообществ и численность некоторых массовых форм макрозообентоса при его процентом содержании, не превышающем 16%.

Следует отметить, что абсолютная численность Chironomidae достоверно не отличается в кренофильных сообществах и сообществах нарушенных местообитаний, где близка к $3,5 \pm 1,5$ тысячам экз./м², в то время как в реофильных она составляет $0,5 \pm 0,2$ тысяч экз./м², и полностью отсутствует в сообществах сероводородных источников. При этом среднее значение индекса Балушкиной для кренофильных сообществ и сообществ нарушенных местообитаний отличается в 2,5 раза; в кренофильных сообществах, в среднем, составляет 1,5, а в сообществах нарушенных местообитаний – 3,7. Доля кренофильных форм по численности достоверно отличалась между группами сообществ ($p < 0,05$). При этом доля кренофильных форм по биомассе не отличалась между группами кренофильных и лимно-реофильных сообществ и составляют 38 ± 3 и 34 ± 7 и в три раза выше доли кренофильных по биомассе в сообществах нарушенных местообитаний. При увеличении антропогенной нагрузки от низкой к умеренной и от умеренной к высокой доля кренофильных форм по численности в сообществе снижается в 1,5-2 раза (Рисунок 4.5.3). При этом в отдельных случаях может наблюдаться полное выпадение видов Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и даже кренофильных форм Diptera.

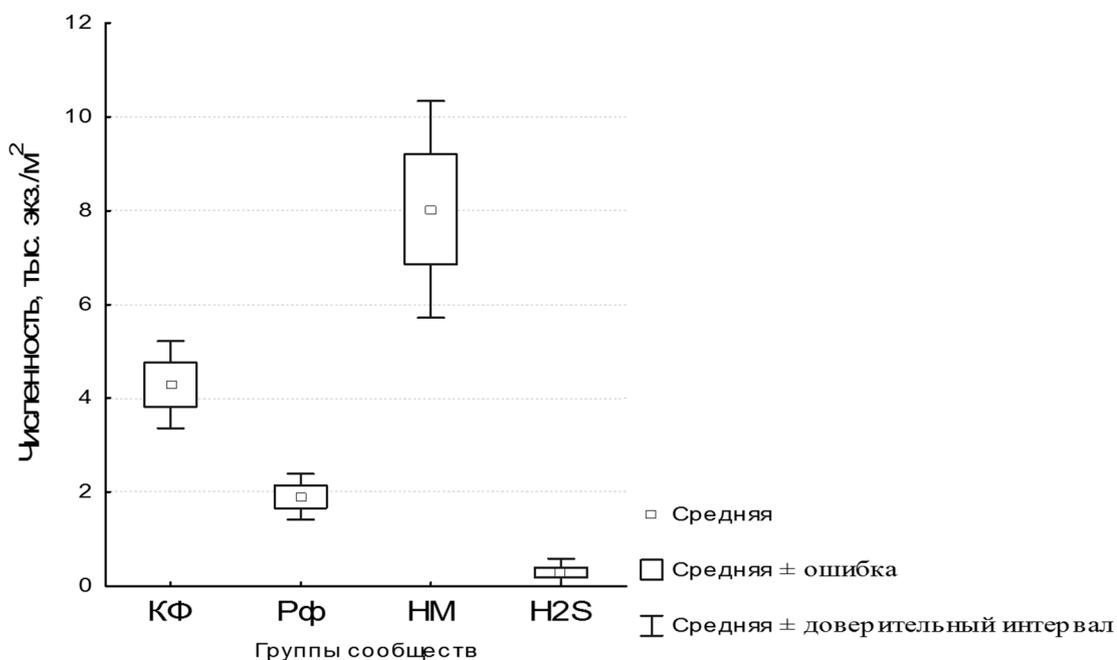


Рисунок 4.5.2. Средние значения численности в группах сообществ.

Прим.: КФ – кренофильные сообщества, РФ – реофильные сообщества, НМ – сообщества нарушенных местообитаний, H2S – сообщества сероводородных источников.

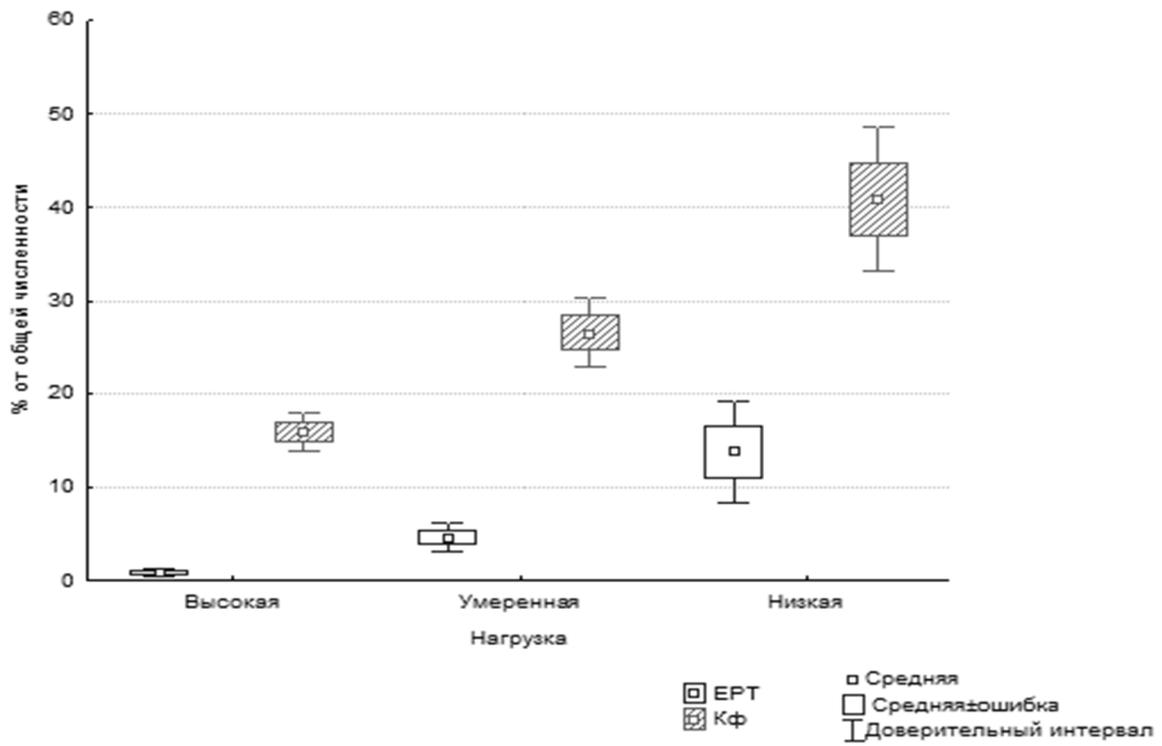


Рисунок 4.5.3. Доля (% от общей численности) Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и кренофильных форм

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА

В водотоках 1–3 порядков наблюдают преобладание аллохтонного органического вещества, что способствует формированию детритных пищевых цепей, доминированию собирателей и измельчителей в сообществах макробеспозвоночных и преобладанию дистракционных процессов над продукционными [Allan, Castillo, 2007; Vannote et al., 1980]. Большинство водных беспозвоночных характеризуются смешанным типом питания, что обуславливается двумя основными факторами: 1) стадией жизненного цикла и 2) наличием доступных пищевых ресурсов. В данной главе рассматривается вклад различных трофических групп в структуру сообщества. Деление на функционально-трофические группы приведено согласно классификации К. В. Камминса [Cummins, 1973; Cummins, Klug, 1979; Cummins, 1974]. Для оценки трофической роли макробеспозвоночных использована база данных Asterics, где по 10 бальной шкале указан вклад разных типов питания в рационе животного. Таким образом учитывалась роль не только облигатных, но и факультативных хищников. Для всех сообществ по численности и биомассе функционально-трофических групп рассчитаны индекс Шеннона и параметр фон Ферстера. Параметр фон Ферстера отражает степень использования ресурсов по сравнению с теоретически максимально возможным при данных показателях обилия, что в нашем случае соответствует наибольшей интенсивности использования трофических ресурсов.

5.1 Кренофильные сообщества

Сообщество «*Pseudodiamesa* – *Tipula* – *Tanytarsini*»

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели и хищники. При этом их доля в сообществе может достигать 40% как по численности, так и по биомассе (Рисунок 5.1.1). Наибольший вклад среди собирателей в трофическую структуру сообщества вносят *Micropsectra* spp. и *Pseudodiamesa* spp. Доля измельчителей (доля этого типа питания 0,5 и более) по биомассе ($15 \pm 4\%$) выше их доли по численности ($5,0 \pm 1,2\%$), что

связано с тем, что в данную группу преимущественно входили крупные личинки комаров-долгоножек рода *Tipula* и бокоплавов рода *Gammarus*. Облигатные соскребатели в сообществе представлены лишь несколькими формами с низкой встречаемостью – *Elmis aenea*, *L. crinifer*, *O. minimus*, *D. vernalis*, *T. bavarica*, поэтому основу данной функциональной группы составляют формы, для которых соскребание является вторым по значимости способом добычи пищи после собирания – *Ch. gr. piger*, *Tanytarsus excavatus*, *Tanytarsus mendax*, *Tanytarsus pseudolestagei*, *Tanytarsus verralli*. Высокая биомасса хищников связана с развитием крупных беспозвоночных, которые представлены в пробах регулярно встречающимися, но не многочисленными особями: *Dina lineata*, *Sialis fuliginosa*, *Agabus* spp., *Plectrocnemia conspersa*, *Dicranota bimaculata*. Высокую численность обуславливало развитие личинок Chironomidae подсемейства Tanypodinae – *Ablabesmyia monilis*, *Anatopynia plumipes*, *Krenopelopia binotata*, *Macropelopia nebulosa*, *Procladius* spp., *Telmatopelopia nemorum*, *Zavrelimyia* sp. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,8$ и $H_{Tб}=1,9$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,24$ и $F_{Tб}=0,11$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом [Прокин, Петрухин, 2010].

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 291 ± 58 г/м²год⁻¹, до 73% общей продукции приходится на долю Chironomidae. Приблизительно по 10% продукции приходится на долю прочих Diptera, Trichoptera и Gastropoda (Рисунок 5.1.2). Наибольший вклад из функциональных групп в продукцию вносят собиратели, на долю которых приходится около 55%, хищников – около 20%. Вклад соскребателей и измельчителей оказывается равным и составляет около 10% (Рисунок 5.1.3). Рацион хищников составляет $29 \pm 5\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества достигает 206 ± 49 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.1). Р/В-коэффициент сообщества составляет $5,2 \pm 0,8$.

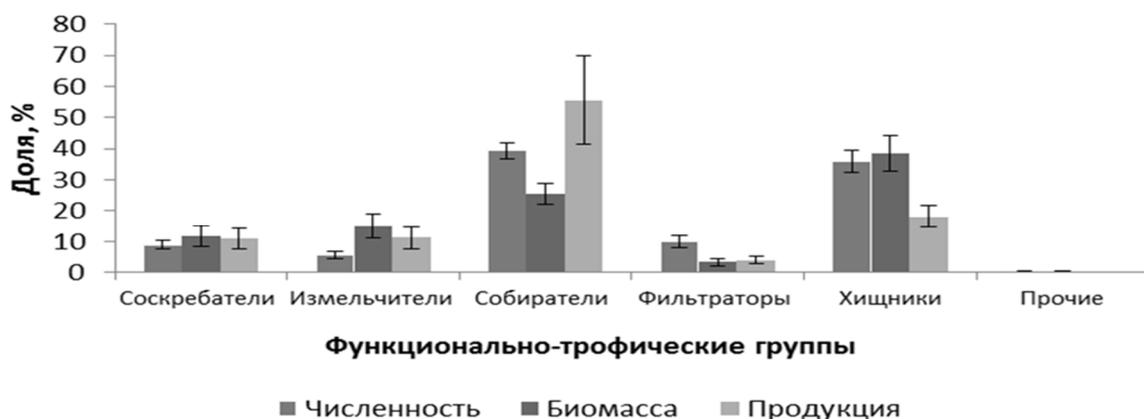


Рисунок 5.1.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе *Pseudodiamesa* spp. – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tanytarsini*

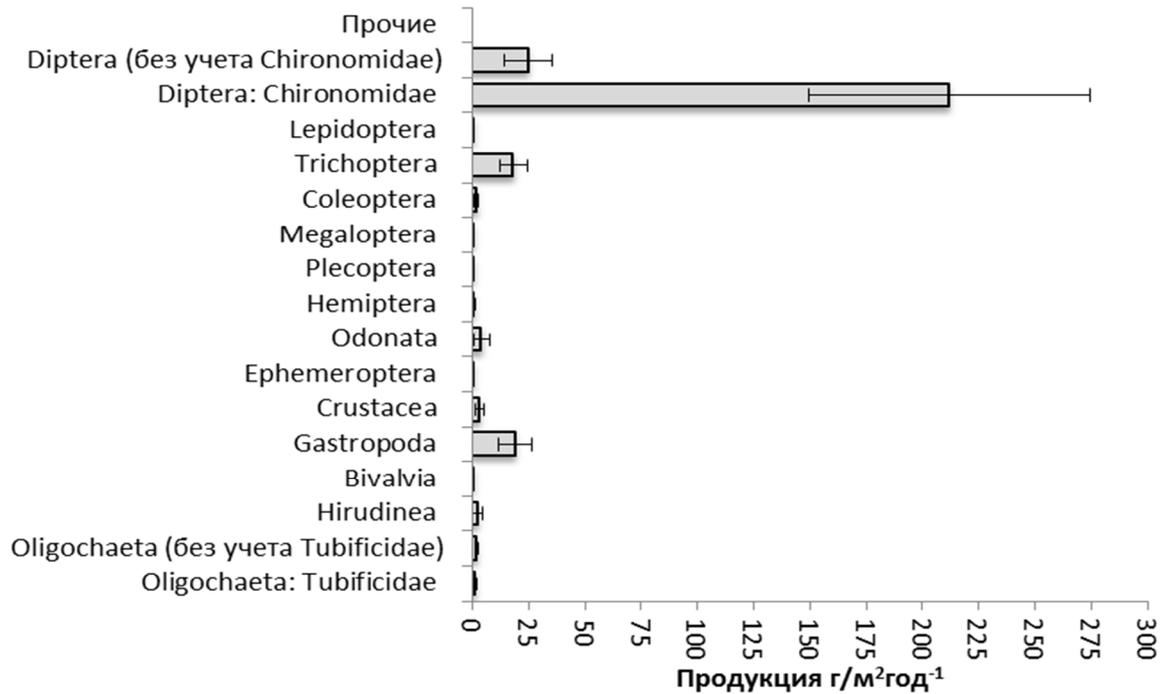


Рисунок 5.1.2. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе *Pseudodiamesa* spp. – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tanytarsini*

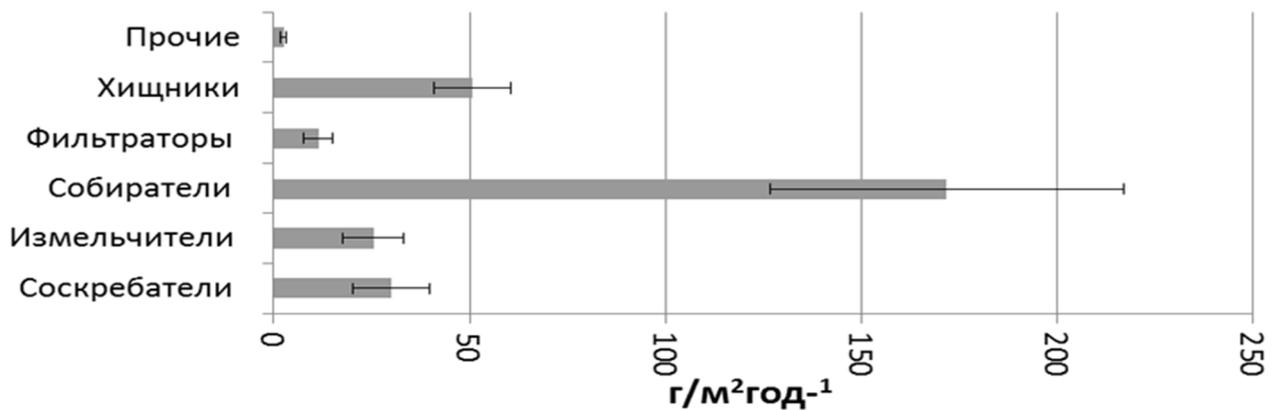


Рисунок 5.1.3. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных *Pseudodiamesa* – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* – *Tanytarsini*

Сообщество «*Chaetocladius* spp.»

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели, на долю которых приходится 60% численности и около 40% биомассы сообщества. На долю хищников приходится около 20% величин обилия, около 10% биомассы приходится на долю соскребателей и измельчителей (Рисунок 5.1.4). Наибольший вклад вносят организмы со смешанным типом питания собирание/соскребание (0,7/0,3): *Chaetocladius* gr. *acuticornis*, *Ch.* gr.

piger, *Paratendipes albimanus*, *Physa* spp., *Radix* spp., а также собирание/фильтрация (0,7/0,3) – *Micropsectra fallax*, *Prodiamesa olivacea*. Значительный вклад в биомассу из собирателей вносят *Eiseniella tetraedra* и *Pseudiamesa* гр. *nivosa*. Измельчители обладают невысокой встречаемостью в пределах сообщества (не более 12%) и представлены следующими формами: *Gammarus lacustris*, *Nemoura cinerea*, *Tipula luna*, *Tipula luteipennis*, *Pseudolimnophila lucorum*, *Brillia bifida*. Основной вклад биомассу хищников на илах при скоростях течения 0,5 – 0,15 м/с вносят личинки стрекоз – *Orthetrum cancellatum*, *Ischnura elegans* и личинки Chironomidae – *Macropelopia nebulosa*, *Procladius* spp., на заиленных песках и гравии – *Dicranota bimaclata*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,81$ и $H_{Tб}=1,96$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,30$ и $F_{Tб}=0,16$, что говорит о достаточно высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 315 ± 65 г/м²год⁻¹, при этом на долю личинок Chironomidae может приходиться $184,2 \pm 62,2$ г/м²год⁻¹ – 58% суммарной продукции беспозвоночных, на долю Gastropoda – $46,5 \pm 20,9$ г/м²год⁻¹ Oligochaeta – $21,1 \pm 8,5$ г/м²год⁻¹, Odonata – $27,4 \pm 10,8$ г/м²год⁻¹, вклад других таксонов незначителен (Рисунок 5.1.5). Вклад трофических групп в суммарную продукцию пропорционален их вкладу по численности и биомассе (Рисунок 5.1.6). Рацион хищников составляет до $29 \pm 7\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества составляет 223 ± 68 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.2). P/B-коэффициент сообщества равен $5,3 \pm 1,1$.

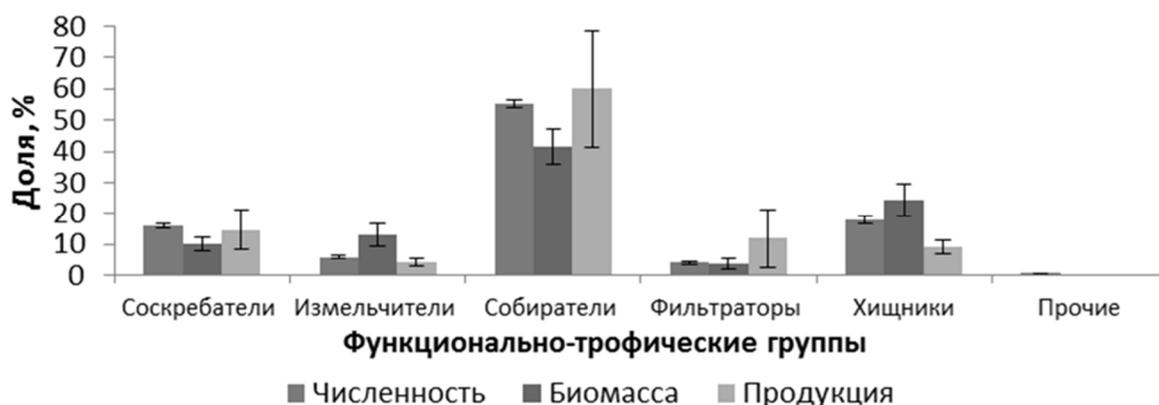


Рисунок 5.1.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Chaetocladius* spp.

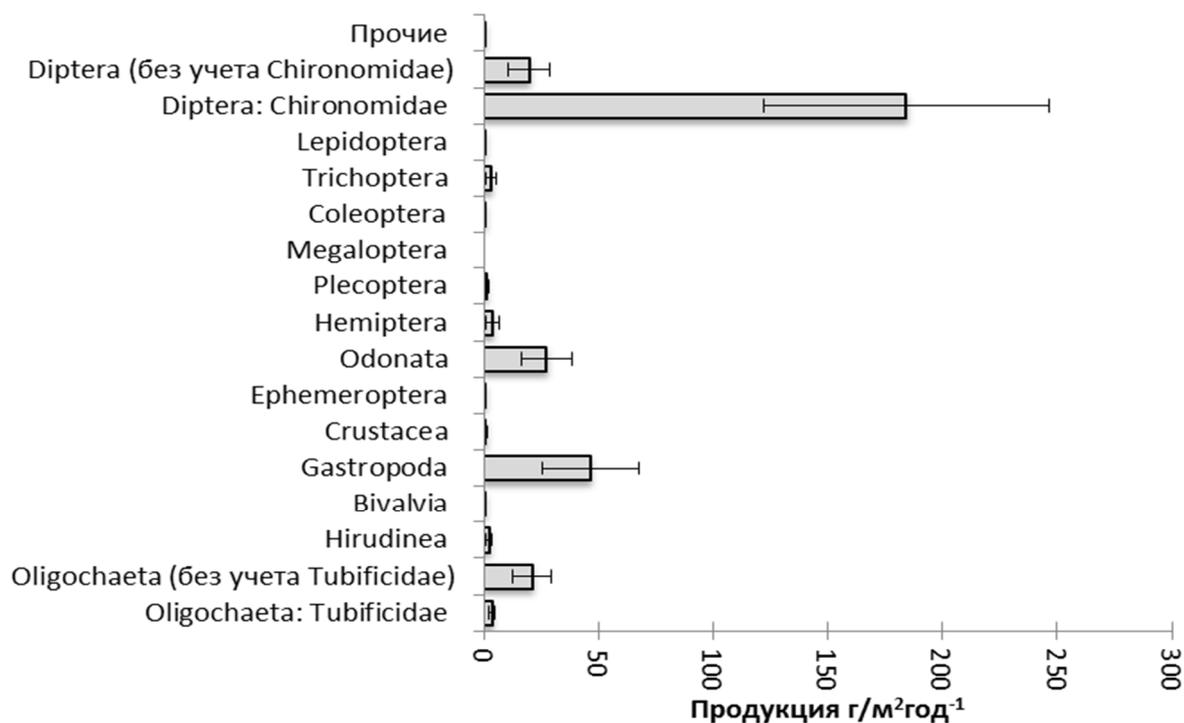


Рисунок 5.1.5. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Chaetocladus* spp.

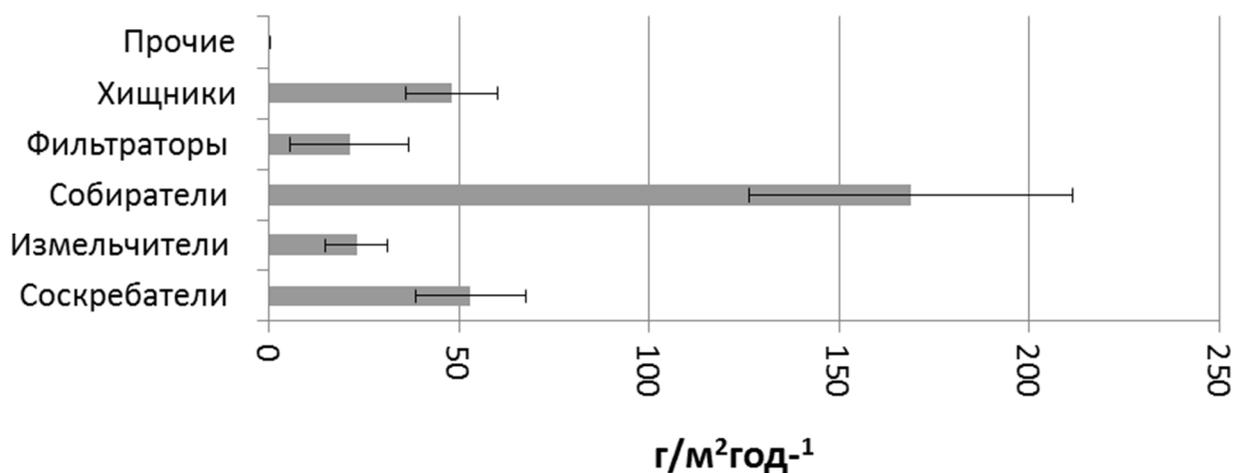


Рисунок 5.1.6. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных сообществе с доминированием *Chaetocladus* spp.

Сообщество «*Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula*»

Наибольший вклад в численность сообщества вносят хищники и собиратели (30%), в биомассу и продукцию – измельчители и собиратели. На долю соскребателей приходится около 20% численности и 10% продукции и биомассы. Такое распределение функционально-трофических групп связано с тем, что в сообществе широко представлены организмы со

смешанным типом питания собирание/соскребание (от 0,7/0,3 до 0,5/0,5) – *Satchelliella canescens*, *Szaboiella* sp., *Chaetocladius* sp., *Pseudodiamesa* gr. *branickii*, *Tanytarsus verralli*, *Oxycera fallenii*. Численность хищников определяют личинки Chironomidae – *Larsia* sp., *Macropelopia nebulosa*, *Trissopelopia* sp., биомассу определяют немногочисленные крупные личинки ручейников *Plectrocnemia conspersa* и комаров-болотниц *Pedicia straminea*, *Dicranota* spp. Измельчители представлены крупными формами личинок комаров-долгоножек – *Tipula maxima*, *Tipula luteipennis*, и веснянками средних размеров – *C. bifrons*, *Nemoura cinerea* (Рисунок 5.1.7). Немногочисленные фильтраторы представлены личинками рода *Cnephia*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=2,2$ и $H_{Tб}=2,0$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,16$ и $F_{Tб}=0,22$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества составляет 96 ± 43 г/м²год⁻¹, наибольший вклад осуществляют личинки Trichoptera – $40,5\pm 18,5$ г/м²год⁻¹, на втором месте оказываются Diptera (включая Chironomidae) – $19,7\pm 8,9$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.8). Вклад трофических групп в продукцию пропорционален их вкладу в величины обилия. Собиратели и измельчители делают одинаковый вклад в суммарную продукцию – 25 ± 15 и 32 ± 15 г/м²год⁻¹, соответственно, продукция хищников составляет 22 ± 10 г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.9). Рацион хищников составляет до $44\pm 19\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – 54 ± 31 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.3). P/B-коэффициент сообщества составляет $1,1\pm 0,8$.

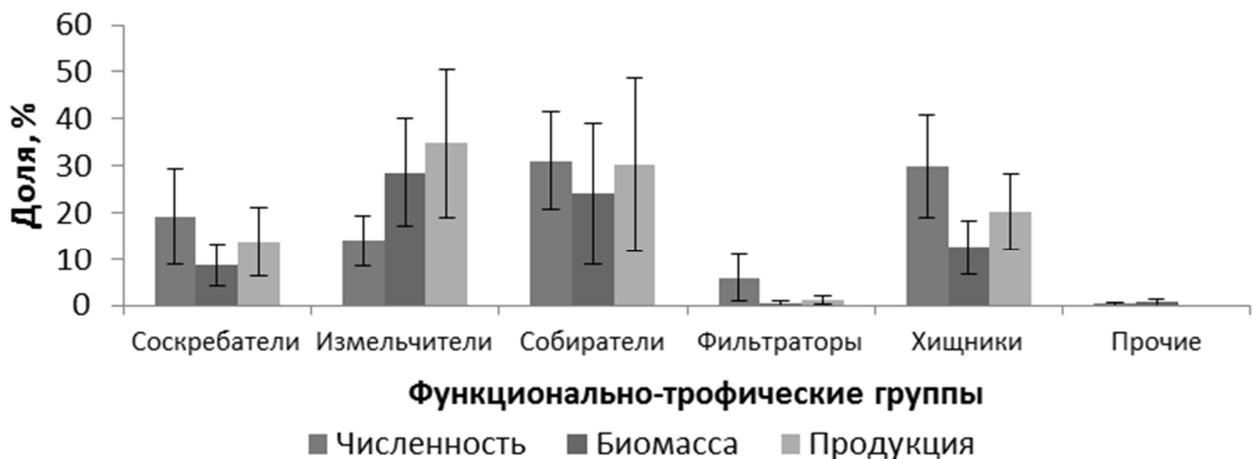


Рисунок 5.1.7. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Plectrocnemia conspersa* – *N. cinerea* – *Tipula* spp.

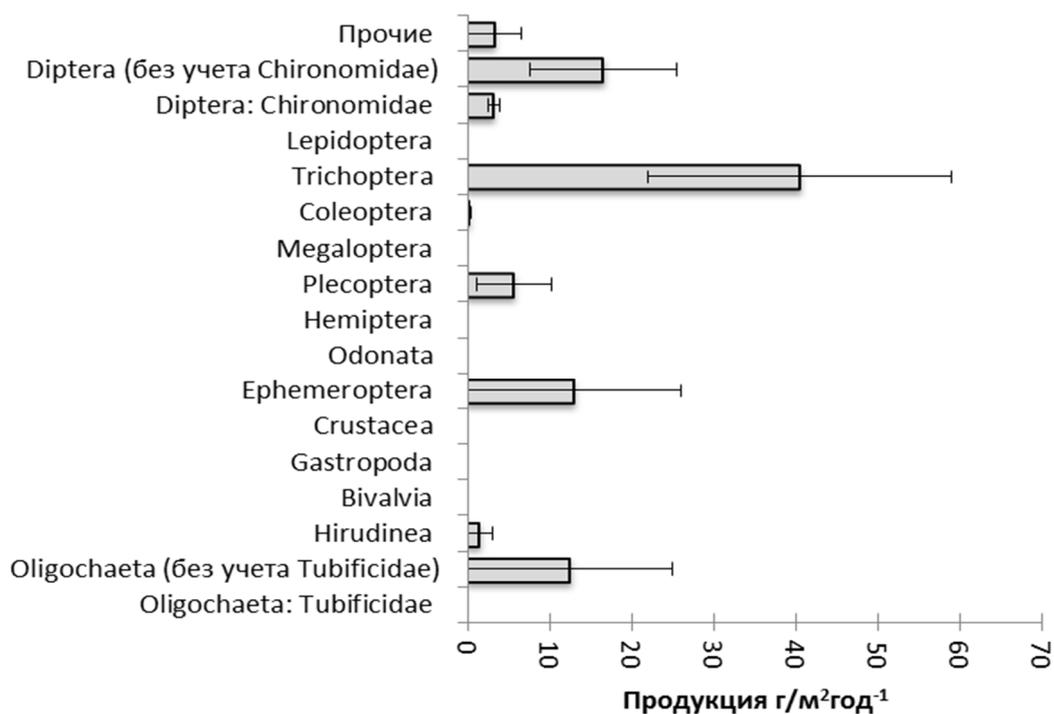


Рисунок 5.1.8. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula* spp.

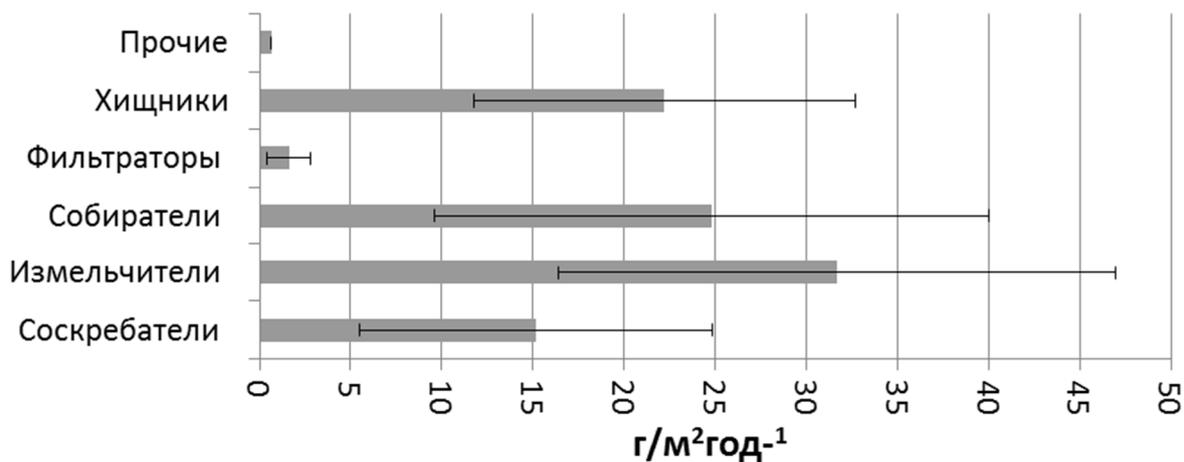


Рисунок 5.1.9. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Plectrocnemia conspersa* – *Nemoura cinerea* – *Tipula* spp.

Сообщество «*Tipula* spp.»

В сообществе приблизительно в равных пропорциях по биомассе и продукции представлены измельчители, собиратели и хищники ($29 \pm 7,5\%$), но доля собирателей по численности выше, чем доля других групп и достигает 45% (Рисунок 5.1.10). Численность собирателей определялась мелкими формами малощетинковых червей семейства Tubificidae, а

также личинками Chironomidae – *Microtendipes pedellus*, *Paratendipes albimanus*, *Prodiamesa olivacea*, *Tanytarsus verralli*. В биомассу вносят существенный вклад крупные черви *Eiseniella tetraedra* и Lumbricidae gen. sp. Измельчители представлены крупными личинками комаров-долгоножек *Tipula luna*, *Tipula couckeii*, *Tipula montium* и болотниц *Eloeophila maculata*, *Hoplolabis vicina*, *Ormosia lineata*, которые также являются факультативными хищниками. Наибольшей встречаемостью среди облигатных хищников обладают *Dina lineata*, *Helobdella stagnalis*, *Dicranota bimaculata*, *Psecrotanypus varius*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,9$ и $H_{Tб}=1,8$ бит, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,25$ и $F_{Tб}=0,24$, что говорит об относительно высокой степени использования трофических ресурсов сообществом [Прокин, Петрухин, 2010].

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 126 ± 47 г/м²год⁻¹, при этом основной вклад вносят личинки двукрылых (без учета Chironomidae) – $83\pm 41,4$ г/м²год⁻¹ и Hirudinea – $16,7\pm 15$ г/м²год⁻¹, Chironomidae могли формировать до $12,2\pm 7,1$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.12). Вклад других таксонов менее значителен. Доли основных функциональных групп сопоставимы между собой: хищники – $36,2\pm 19,0\%$, измельчители – $30,0\pm 13,0\%$, собиратели – $22,5\pm 8,7\%$ (Рисунок 5.1.11). Рацион хищников составляет до $56\pm 23\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества 56 ± 46 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.4). P/B-коэффициент сообщества составляет $2,8\pm 1$.

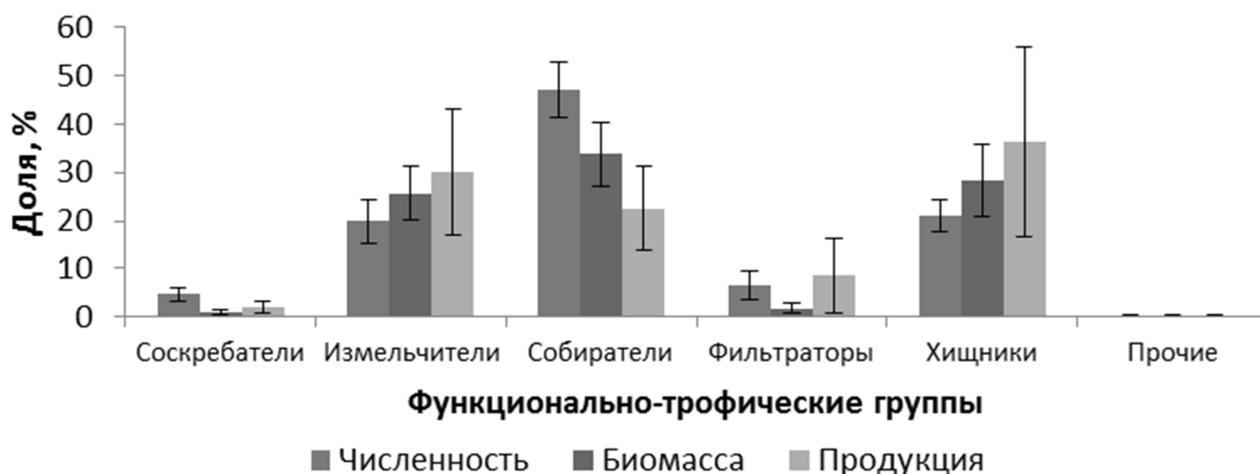


Рисунок 5.1.10. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Tipula* spp.

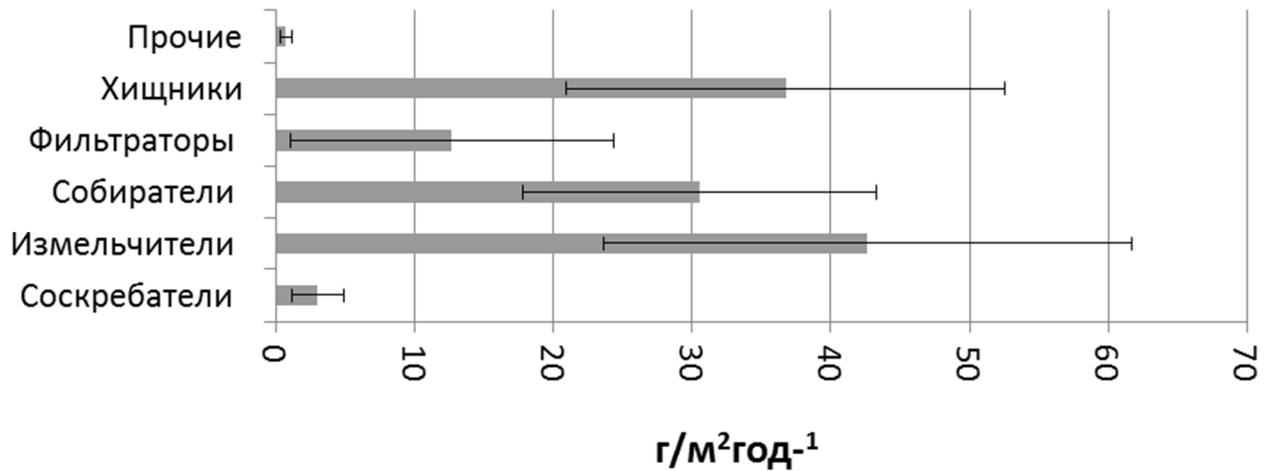


Рисунок 5.1.11. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Tipula* spp.

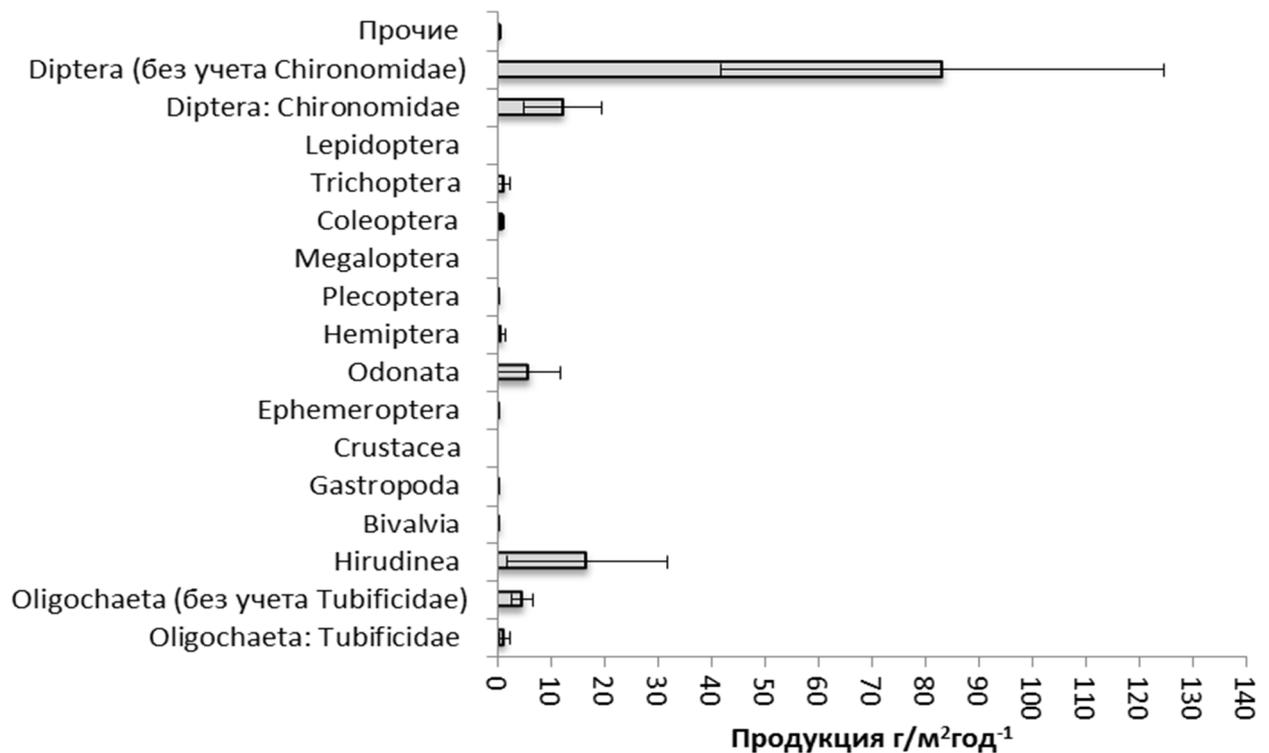


Рисунок 5.1.12. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных с доминированием *Tipula* spp.

Сообщество «*Pisidium* spp.»

Распределение функционально-трофических групп имеет следующий характер: по 35,2±6,3% численности приходится на фильтраторов и собирателей (Рисунок 5.1.13).

Наименьший вклад в биомассу вносят соскребатели – $7 \pm 2\%$, доля других групп практически равна и составляет от 21 до 26%. Высокой встречаемостью среди собирателей характеризовались: *Paraleptophlebia cincta*, *Micropsectra* gr. *junci*, *Prodiamesa olivacea*, *Prodiamesa rufovittata*, *Tanytarsus pseudolestagei*. Фильтраторы преимущественно представлены моллюсками рода *Pisidium*; при скоростях течения более 0,27 м/с к группе фильтраторов добавляются *Hydropsyche angustipennis*. Обычными элементами сообщества являются организмы со смешанным типом питания – измельчение/собираение/хищничество в пропорции 0,5/0,2/0,3. Они представлены личинками ручейников *Chaetopteryx* spp., *Halesus tessellatus*, *Halesus radiatus*, *I. dubia*, *L. auricula*, *Limnephilus extricatus*, а также личинками рода *Tipula*. Среди облигатных хищников наиболее обычны *Dicranota bimaculata*, *Macropelopia nebulosa*, а также жуки рода *Agabus*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=2,1$ и $H_{Tб}=2,2$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,19$ и $F_{Tб}=0,04$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 87 ± 22 г/м²год⁻¹. Наибольший вклад в продукцию вносят личинки ручейников $31,9 \pm 12$ г/м²год⁻¹, Chironomidae – $18,9 \pm 8,9$ г/м²год⁻¹, Diptera (исключая Chironomidae) – $12,3 \pm 4,5$ г/м²год⁻¹, Bivalvia $8,3 \pm 4,5$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.14). Вклад в продукцию измельчителей, собирателей и хищников достаточно сходен и составляет от 21 до 28%, что в 1,5–2 раза превышало вклад соскребателей и фильтраторов (Рисунок 5.1.15). Рацион хищников составляет до $44 \pm 14\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества 49 ± 14 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.5). P/B-коэффициент сообщества составляет $1,9 \pm 0,6$.

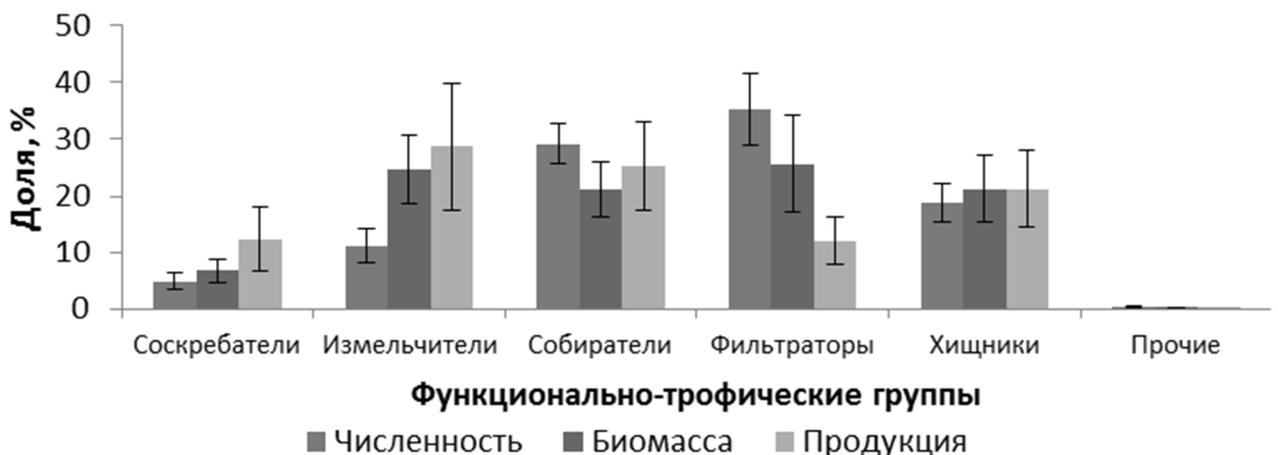


Рисунок 5.1.13. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Pisidium* spp.

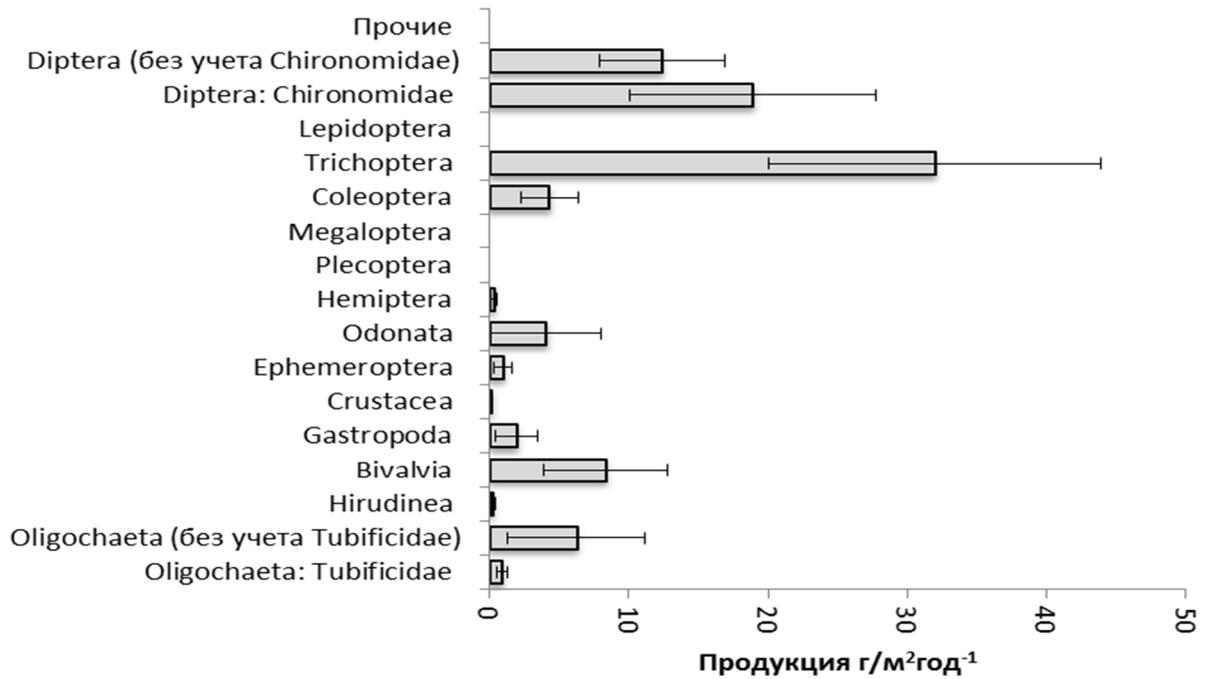


Рисунок 5.1.14. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Pisidium* spp.

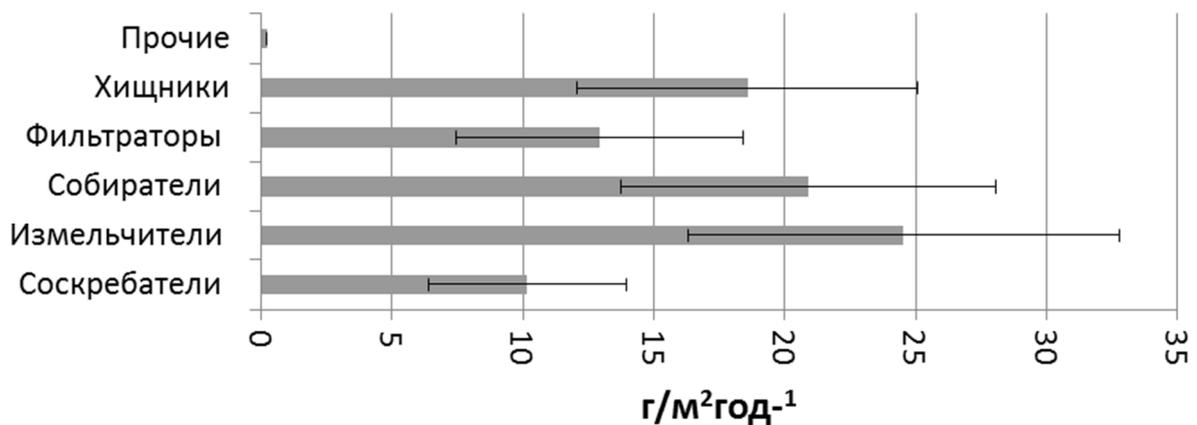


Рисунок 5.1.15. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Pisidium* spp.

Сообщество «*Elodes* – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*»

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели, хищники и измельчители, которые вносят сходный вклад по численности, биомассе и продукции и характеризуются процентным соотношением 40/30/20% (Рисунок 5.1.16). В

сообществе значительную роль играют организмы со смешанным типом питания – сбориание/измельчение/соскребание в соотношении 0,5/0,2/0,3 – *Leuctra* sp., *Nemurella pictetii*, *Elodes* spp. – и сбориание/соскребание в соотношении 0,5/0,5 – *Baetis rhodani*. Среди собирателей наибольшей встречаемостью обладает *Eiseniella tetraedra*, среди хищников – *Agabus* spp., *Plectrocnemia conspersa*, *Dicranota bimaculata*, *Krenopelopia binotata*, среди измельчителей – *Nemoura cinerea*, *H. granularis*, *Halesus radiatus*, *Tipula montium*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{тч}=2,1$ и $H_{тб}=1,8$ бит, параметр фон Ферстера – $F_{тч}=0,20$ и $F_{тб}=0,21$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом [Прокин, Петрухин, 2010].

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 129 ± 47 г/м²год⁻¹. Наибольший вклад в продукцию вносят Diptera (без учета Chironomidae) – $47,7 \pm 21,7$ г/м²год⁻¹, Trichoptera – $22,3 \pm 9,3$ г/м²год⁻¹ и Oligochaeta (без учета Tubificidae) – $16,2 \pm 10,7$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.18). Продукция собирателей составляет $41,6 \pm 20,4$ г/м²год⁻¹, хищников – $32,9 \pm 11,7$ г/м²год⁻¹, измельчители – $25,4 \pm 10,8$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.17). Рацион хищников составляет до $52 \pm 19\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – 63 ± 27 г/м²год⁻¹ (Приложение D, Рисунок D.6). P/B-коэффициент сообщества составляет $2,1 \pm 0,9$.

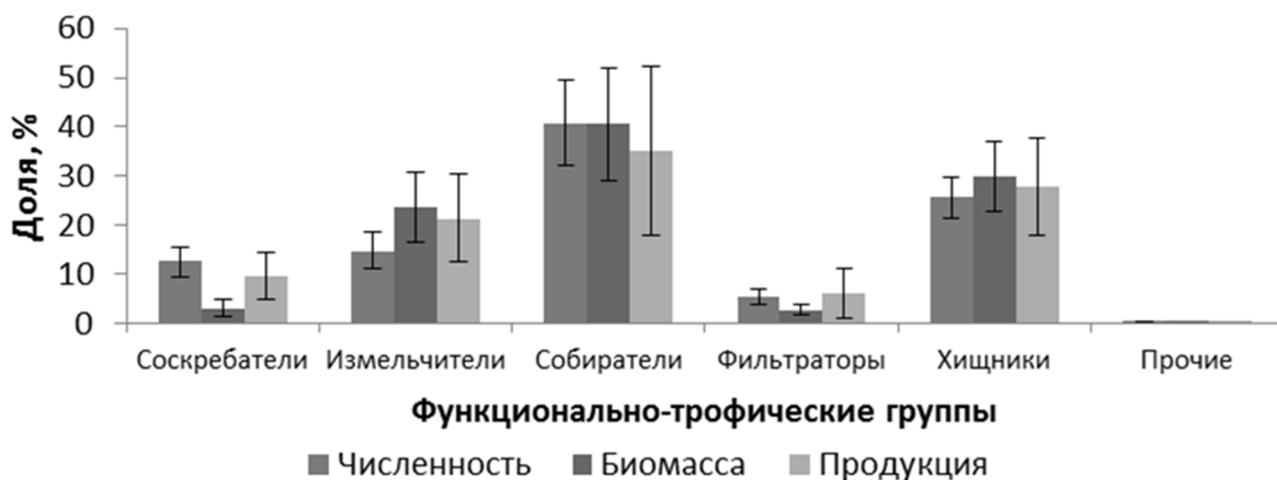


Рисунок 5.1.16. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*

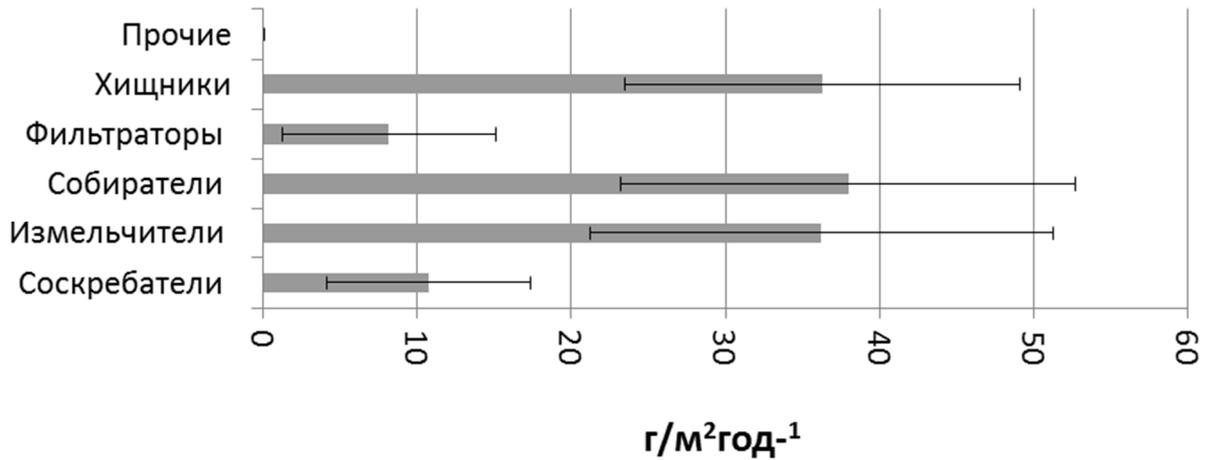


Рисунок 5.1.17. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*

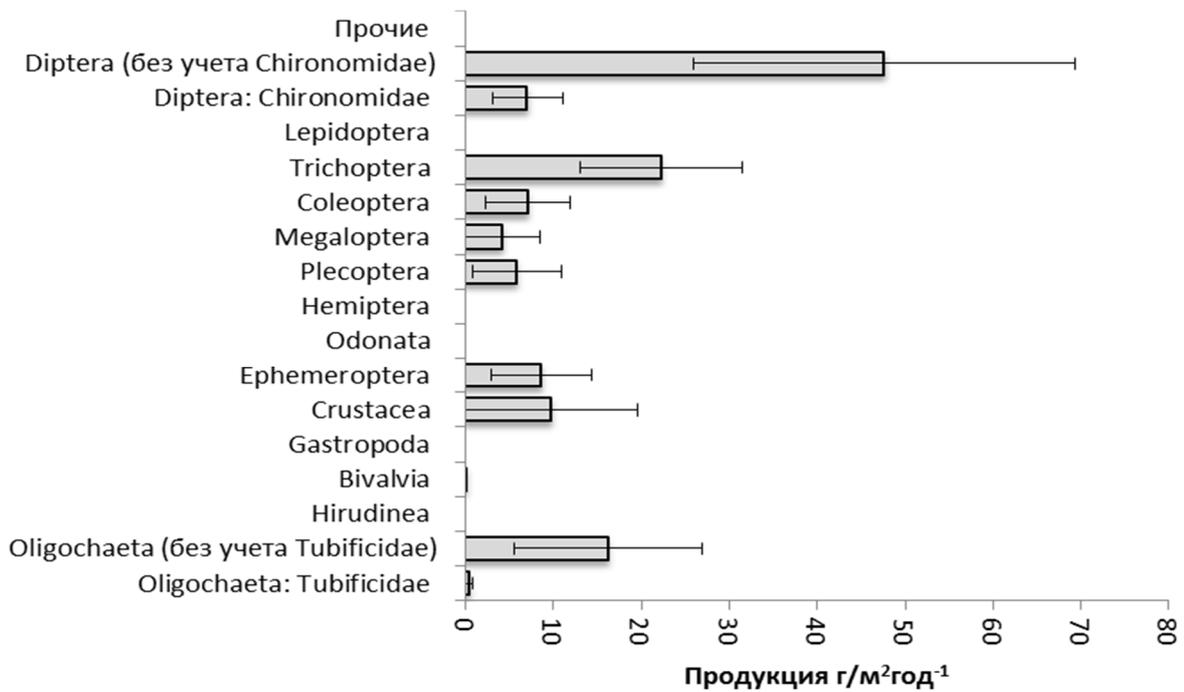


Рисунок 5.1.18. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*

Сообщество «*Dicranota bimaculata* – *Tipula*»

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются хищники, на долю которых приходится до 50% общей численности, 20% биомассы и 32% продукции, а также измельчители. Несмотря на относительно низкий вклад последних в общую численность

(всего 10%), измельчители определяют 30% биомассы и до 50% продукции (Рисунок 5.1.19). Основу сообщества составляют хищники *Dicranota bimaculata* и организмы со смешанным типом питания измельчение/собираение/хищничество в соотношении 0,5/0,2/0,3 – *Tipula luna*, *Tipula rufina*, *Tipula couckeii*, *Tipula montium*, *Limnophila schrankii*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,96$ и $H_{Tб}=1,99$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,22$ и $F_{Tб}=0,19$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных в сообществе составляет 71 ± 36 г/м²год⁻¹, при этом на долю Diptera (исключая Chironomidae) может приходиться до 86% (67 ± 35 г/м²год⁻¹). Вклад в других таксонов значителен (Рисунок 5.1.20). В данном типе сообщества продукция измельчителей могла достигать 28 ± 15 г/м²год⁻¹, хищников – 29 ± 19 г/м²год⁻¹, собирателей – 12 ± 7 г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.1.21). Рацион хищников может составлять до 100% от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества 15 ± 13 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.7). P/B-коэффициент сообщества составляет $0,6 \pm 0,5$.

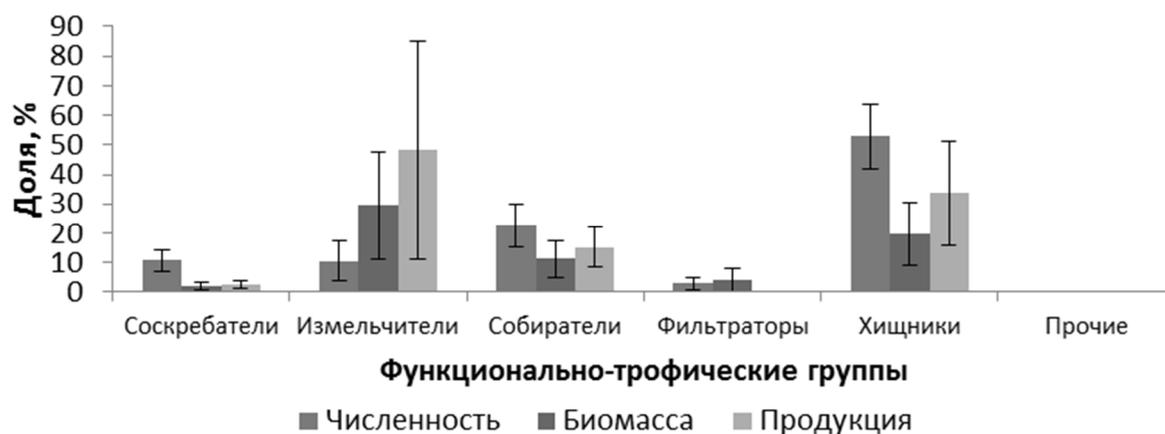


Рисунок 5.1.19. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – Tubificidae varia

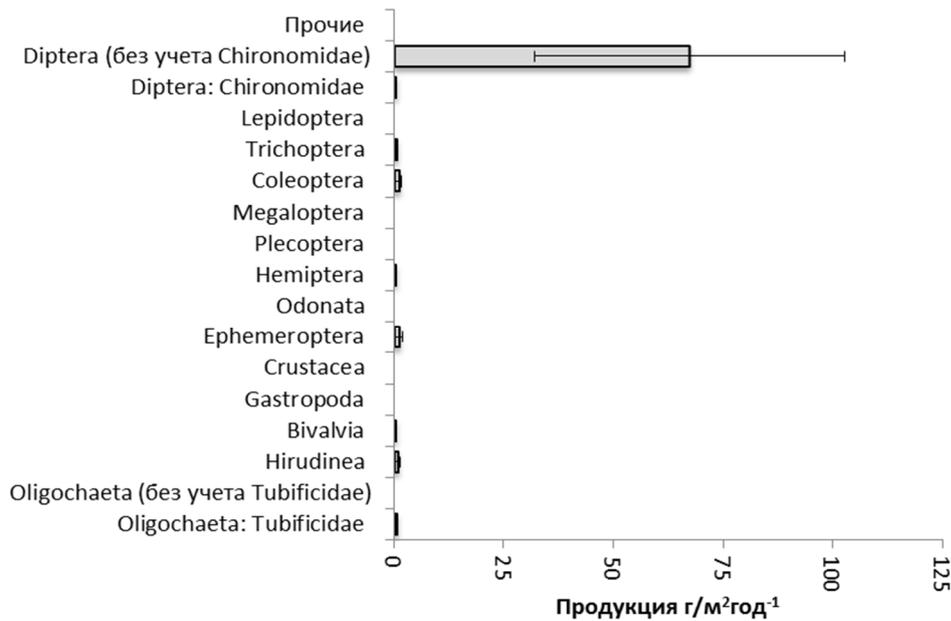


Рисунок 5.1.20. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tubificidae varia*

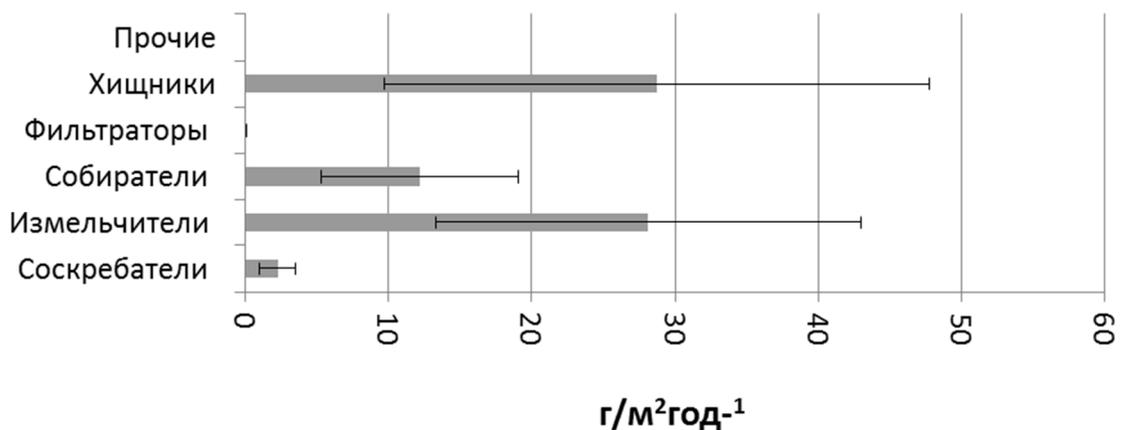


Рисунок 5.1.21. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tubificidae varia*

Сообщество «*Galba truncatula*»

Функционально-трофические группы имеют сходное распределение по численности, биомассе и продукции (Рисунок 5.1.22). Основной вклад в численность оказывают собиратели и соскребатели, которые составляют 50 и 35% соответственно, что связано с тем, что основу структуры сообщества составляют организмы со смешанным типом питания: собирание/соскребание/измельчение в пропорции 0,4/0,3/0,3 – *Galba truncatula* – или собирание/соскребание в пропорции 0,5/0,5 – *Thienemannia gracilis*. В фитофильном варианте

сообщества хищники представлены немногочисленными крупными формами *A. juncea*, *Nera cinerea*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{тч}=1,96$ и $H_{тб}=1,67$ бит, параметр фон Ферстера – $F_{тч}=0,22$ и $F_{тб}=0,05$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом. Суммарная продукция – 27 ± 19 г/м²год⁻¹, при этом наибольший вклад в продукцию вносят во всех типах *Galba truncatula* (до 5 г), а в фитофильном варианте – Stratiomyidae (до 14 г) (Рисунок 5.1.23). Таким образом, наибольшее количество продукции приходилось на долю собирателей и соскребателей, но этот показатель не превышал 10 грамм (Рисунок 5.1.24). Рацион хищников может составлять до $18\pm 5\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – 22 ± 16 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.8). P/B-коэффициент сообщества составляет $0,8\pm 0,1$.

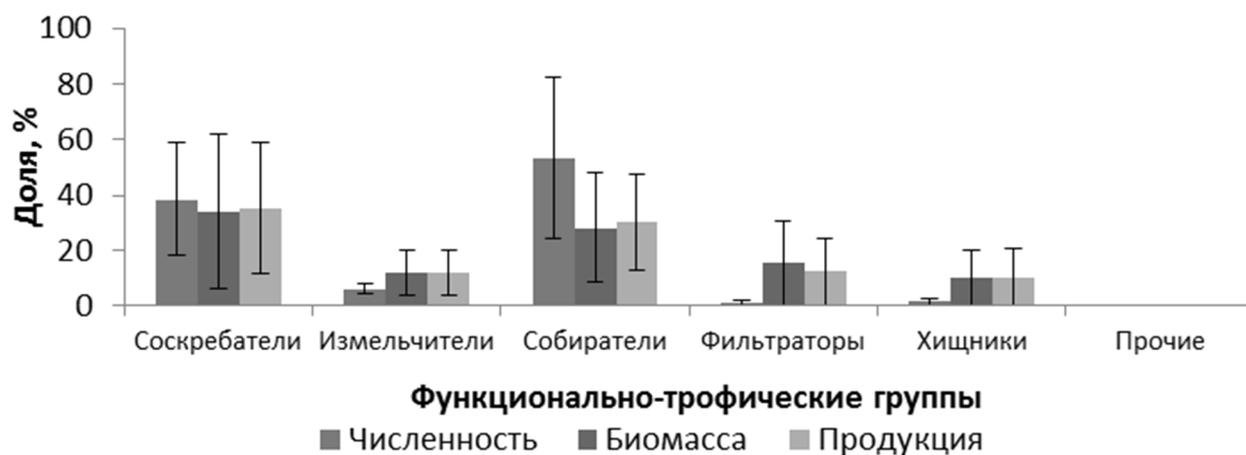


Рисунок 5.1.22. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Galba truncatula*

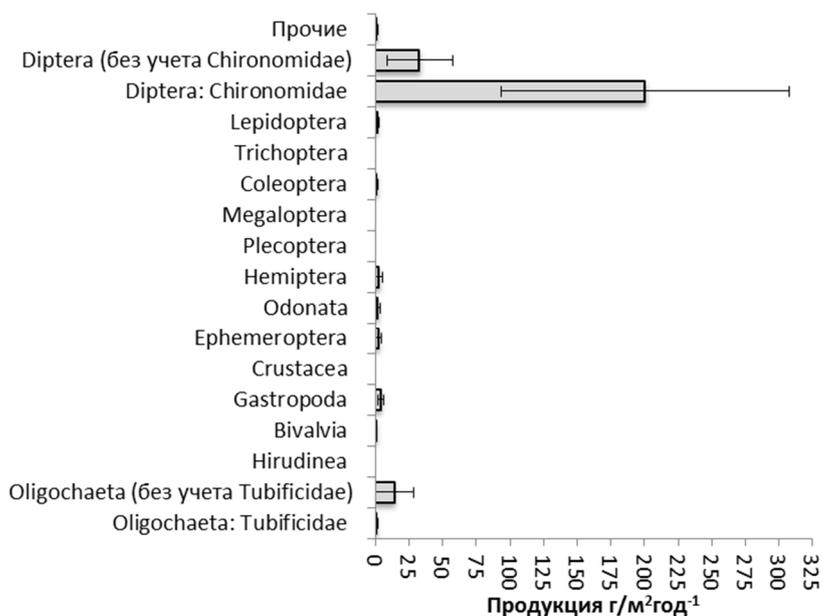


Рисунок 5.1.23. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Galba truncatula*

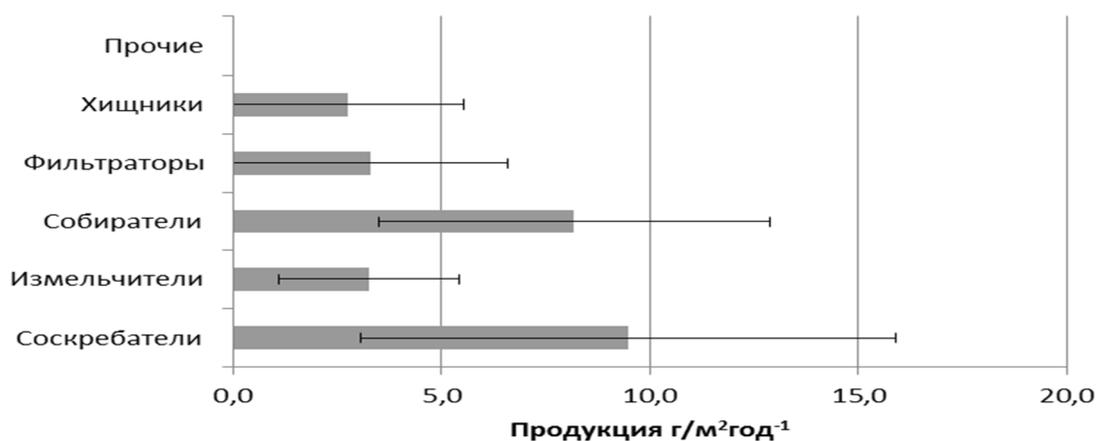


Рисунок 5.1.24. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Galba truncatula*

5.2 Лимно-реофильные и реофильные сообщества

Сообщество «*Baetis rhodani*»

Наибольший вклад среди функциональных групп в сообществе вносят хищники и собиратели – 40 и 20% биомассы соответственно. На долю соскребателей и измельчителей приходится 10–15% от биомассы сообществ (Рисунок 5.2.1). Значительную роль в трофической

структуре сообщества играют *Baetis rhodani* – организмы со смешанным типом питания: собирание/соскребание в соотношении 0,5/0,5. В различных ручьях собиратели представлены разнообразными видами, которые могли оказывать существенный вклад в продукцию, среди них – *Eiseniella tetraedra*, личинки Chironomidae – *Polypedilum*, *Tanytarsus*, *Paratendipes*. Среди хищников значительный вклад в биомассу вносят пиявки родов *Dina* и *Eryobdella*, а также крупные личинки двукрылых *Dicranota bimaculata*; численность определяют мелкие личинки Chironomidae *Krenopelopia binotata* и *Procladius* spp. Измельчители обладают низкой встречаемостью в пределах сообщества 2–4% и представлены *Helophorus* spp., *Tipula luteipennis*, *Tipula montium*. Также свой вклад в биомассу данной группы могли вносить ручейники, в рационе которых на измельчение может приходиться 60–70% *G. nigropunctatus*, *Halesus radiatus*, *Potamophylax latipennis*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{тч}=2,0$ и $H_{тб}=2,1$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{тч}=0,24$ и $F_{тб}=0,07$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом [Прокин, Петрухин, 2010].

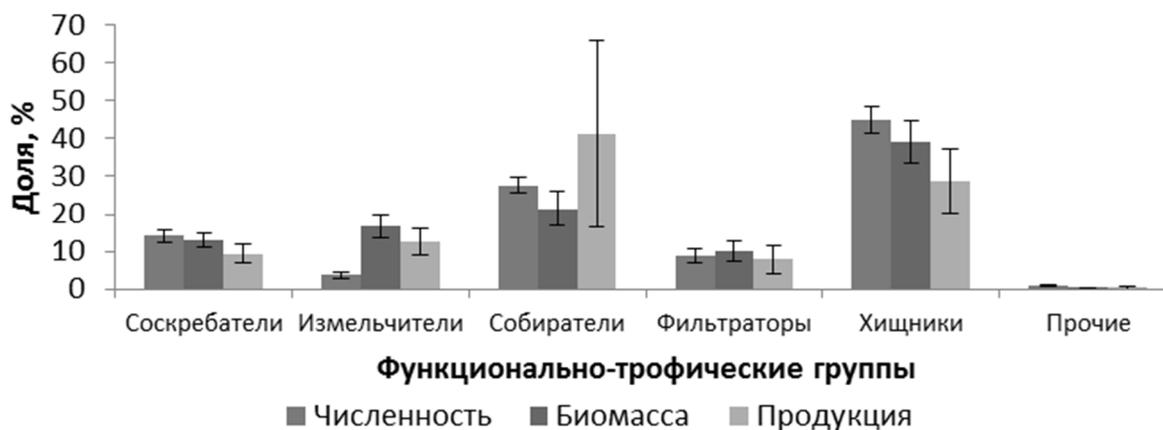


Рисунок 5.2.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Baetis rhodani*

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает 139 ± 79 г/м²год⁻¹. Несмотря на высокую встречаемость и значимый вклад в численность поденок, их вклад в суммарную продукцию составляет только 5%, при этом наибольший вклад вносят личинки Chironomidae – $82,7 \pm 78$ г/м²год⁻¹ и Trichoptera – $22,8 \pm 9,8$ г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.2.2). Суммарная продукция собирателей – 73 ± 60 г/м²год⁻¹, хищников – 32 ± 14 г/м²год⁻¹, продукция других трофических групп составляет от 8,4 до 13,4 г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.2.3). Рацион хищников составляет до $41 \pm 15\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – 82 ± 61 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.9). P/B-коэффициент сообщества составляет $2,2 \pm 1,2$.

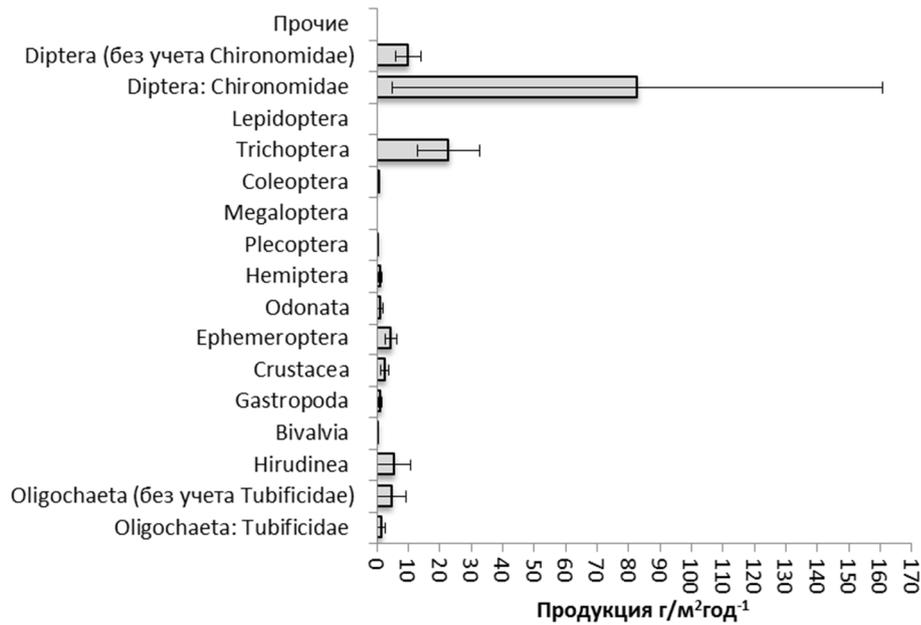


Рисунок 5.2.2. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Baetis rhodani*

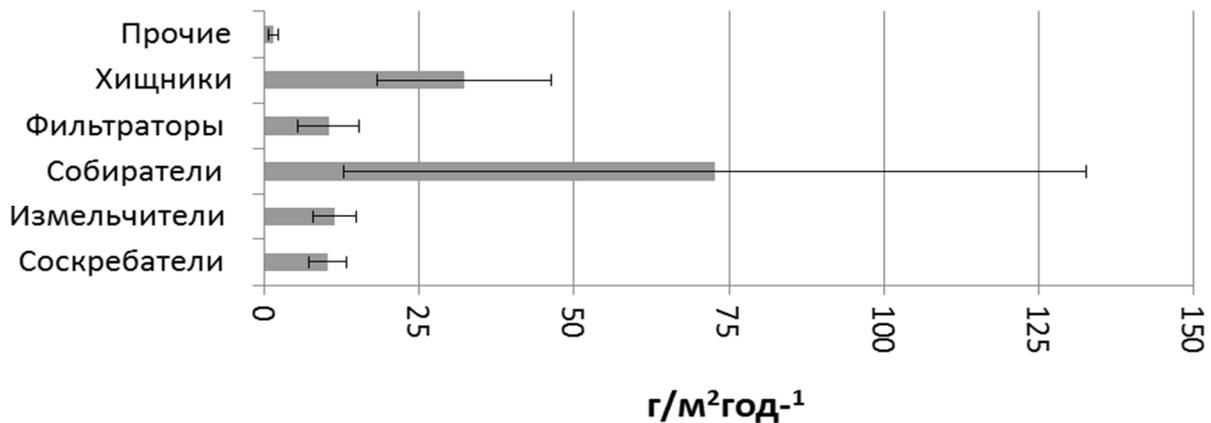


Рисунок 5.2.3. Суммарная продукция различных функционально-трофических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Baetis rhodani*

Сообщество «*Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus*»

Основными доминантами и единственными представителями в сообществе являются ручейники *Anabolia laevis* и *Halesus tessellatus* со смешанным типом питания измельчение/соскребание/хищничество в соотношениях 0,5/0,2/0,3 и 0,7/0,1/0,2, соответственно. Таким образом, все функциональные группы распределены в одинаковой пропорции по

показателям обилия и продукции (Рисунок 5.2.4). Суммарная продукция сообщества достигает $169,6 \pm 130 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ и полностью сформирована представителями отряда Trichoptera.

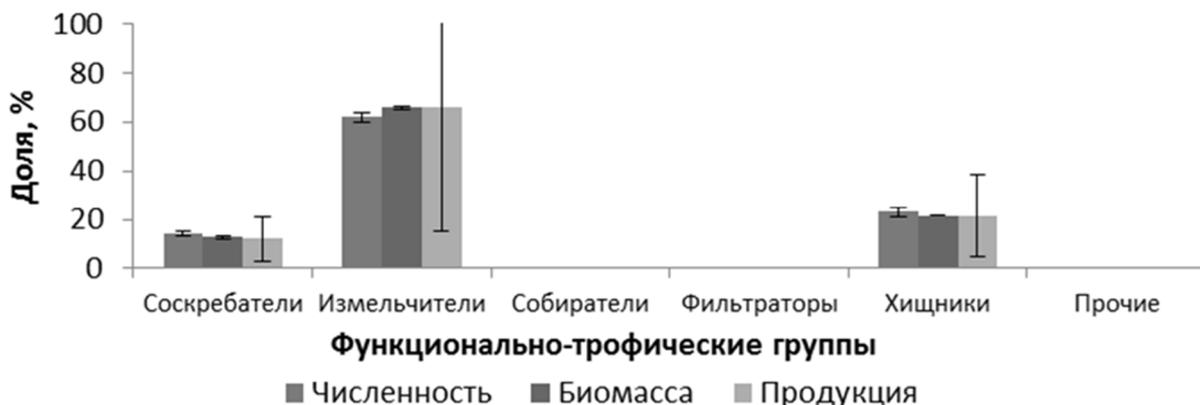


Рисунок 5.2.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе *Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus*

5.3 Сообщества нарушенных местообитаний

Сообщество «Tubificidae varia»

В этом сообществе доминирующее положение по численности, биомассе и вкладу в продукцию занимают собиратели – до 80%, доля фильтраторов и хищников составляет около 10% (Рисунок 5.3.1). Собиратели представлены преимущественно мелкими малоцетинковыми червями семейства Tubificidae (*Tubifex tubifex*, *Limnodrilus* spp.), а также личинками Chironomidae, наиболее массовыми из которых являются *Chironomus* spp. и *Prodiamesa olivacea*. Хищные формы представлены преимущественно пиявками *Dina lineata*, *Helobdella stagnalis*, жуками рода *Agabus*, личинками Chironomidae *Macropelopia nebulosa*, *Psecrotanypus varius*, личинками стрекоз рода *Libellula*. Фильтраторы представлены немногочисленными двустворчатými моллюсками родов *Sphaerium* и *Pisidium*. Также вклад в функционирование этой группы вносят *Chironomus* spp., до трети рациона которых может приходиться на фильтрационное питание. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,2$ и $H_{Tб}=1,4$ бит соответственно,

параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,55$ и $F_{Tб}=0,41$. Отсюда можно сделать вывод, что около половины трофических ресурсов не используется сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества составляет 173 ± 33 г/м²год⁻¹. Несмотря на то, что на долю малощетинковых червей семейства Tubificidae приходится в среднем $72,5 \pm 3,7\%$ от общей численности, а в некоторых случаях – до 95% биомассы, они определяют только 44% продукции, а 33% приходится на долю Chironomidae (Рисунок 5.3.3). Продукция собирателей составляет около 127 ± 27 г/м²год⁻¹, продукция других групп не превышает 20 ± 6 г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.3.2). Рацион хищников составляет до $22 \pm 7\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества 136 ± 27 г/м²год⁻¹ (Рисунок D.10). P/B-коэффициент сообщества составляет $5,7 \pm 0,8$.

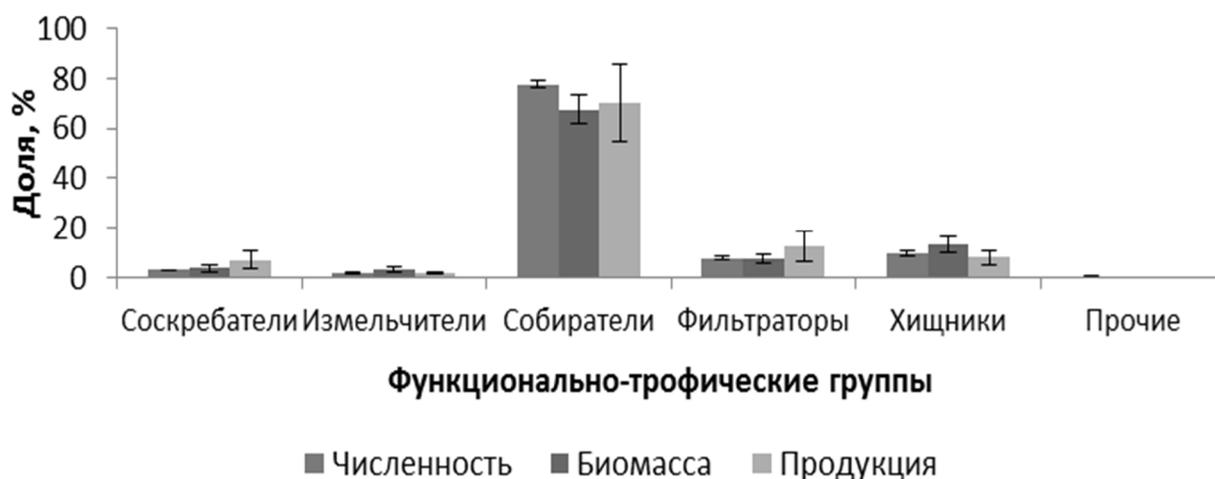


Рисунок 5.3.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием Tubificidae

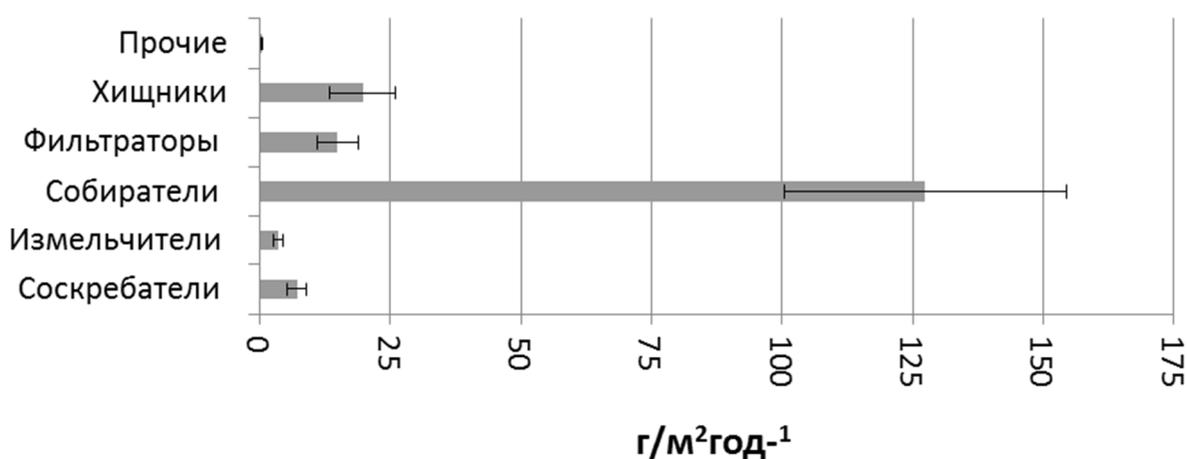


Рисунок 5.3.2. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием Tubificidae varia

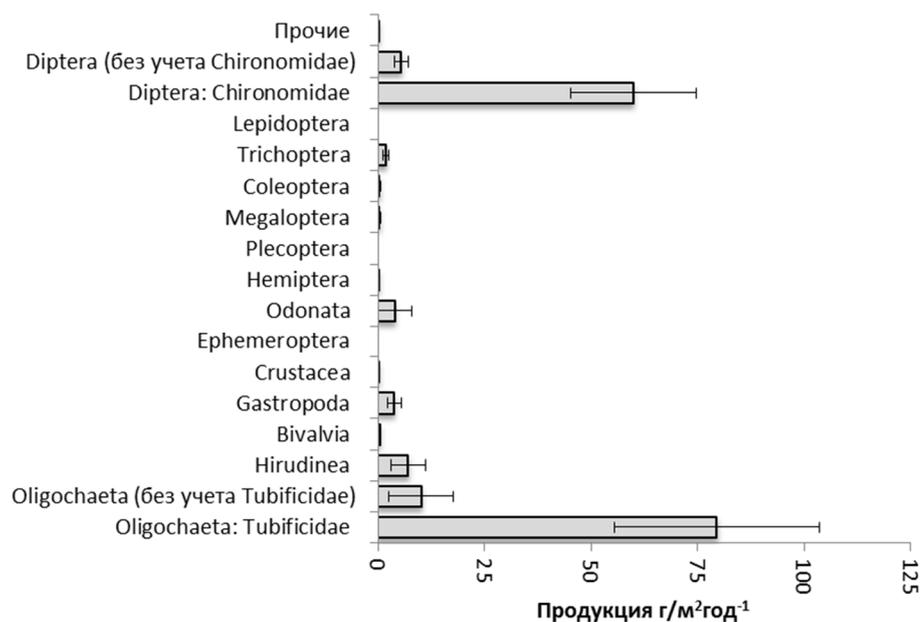


Рисунок 5.3.3. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Tubificidae varia*

Сообщество «*Chironomus spp.*»

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели, на долю которых приходится около 50% величин всего обилия и продукции, 15% – на долю соскребателей и хищников, 20% – на долю фильтраторов (Рисунок 5.3.4). Основной вклад в структуру сообщества осуществляют личинки рода *Chironomus*, обладающие смешанным типом питания собирание/соскребание/фильтрация в соотношении 0,5/0,2/0,3. Также регулярно отмечаются моллюски *Radix labiata* и *Physa acuta*, показывающие тип питания собирание/соскребание/измельчение в соотношении 0,4/0,4/0,2. Хищники представлены следующими формами: *Dina lineata*, *Glossiphonia complanata*, *Macropelopia nebulosa*, *Psecrotanypus varius*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{Tч}=1,8$ и $H_{Tб}=1,9$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,29$ и $F_{Tб}=0,16$, что говорит о высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных достигает 675 ± 281 г/м²год⁻¹, при этом до 80% продукции приходится на долю Chironomidae, что составляет $575,4 \pm 272,2$ г/м²год⁻¹. На долю Gastropoda приходится 33 ± 15 г/м²год⁻¹, на долю Hirudinea – 23 ± 13 г/м²год⁻¹ (Рисунок 5.3.6). Продукция собирателей достигает 328 ± 138 г/м²год⁻¹, что в 6 раз превышает продукцию хищников (Рисунок 5.3.5). Рацион хищников составляет до $12 \pm 4\%$ от суммарной продукции

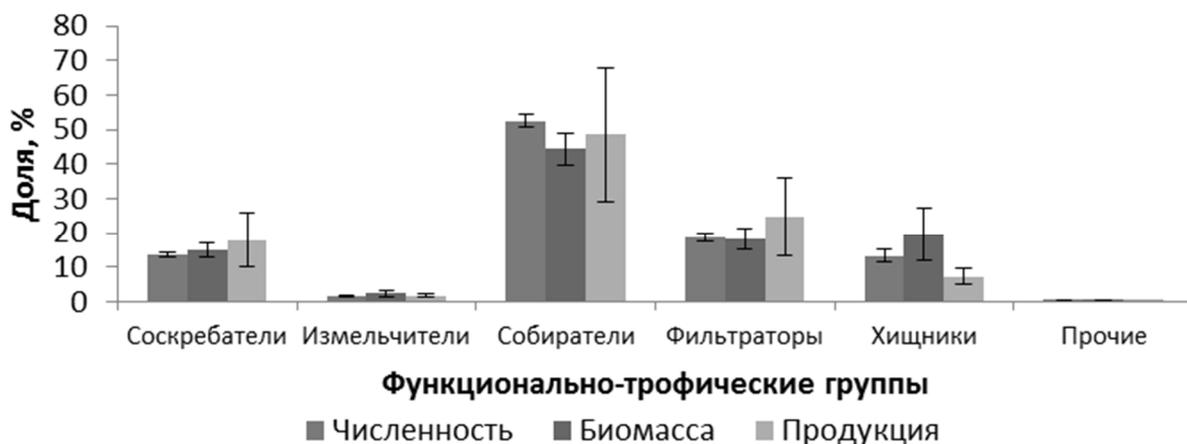


Рисунок 5.3.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Chironomus* spp.

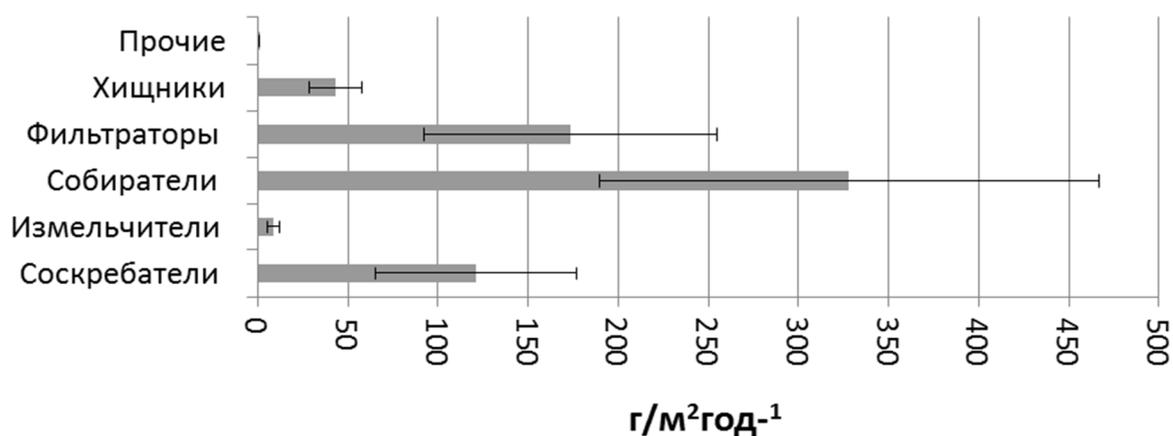


Рисунок 5.3.5. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Chironomus* spp.

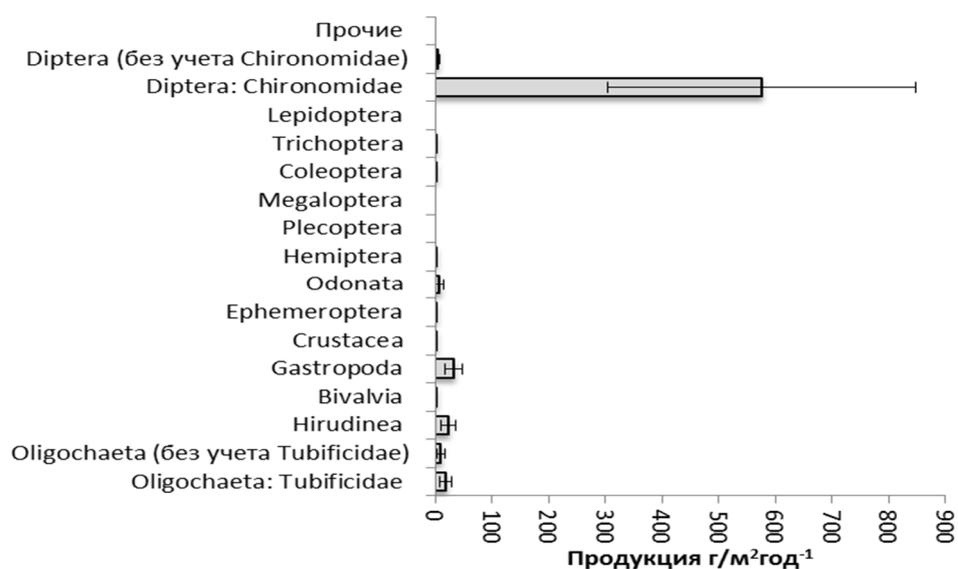


Рисунок 5.3.6. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Chironomus* spp.

беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества $206 \pm 49 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ (Приложение D, Рисунок D.11). P/B-коэффициент сообщества составляет $8,8 \pm 2,1$.

Сообщество «*Prodiamesa olivacea*»

Соотношение функциональных групп в сообществе сходно по численности, биомассе и вкладу в общую продукцию. Около 50% величин обилия и продукции приходится на долю собирателей, 20% – на долю хищников, 15% – на долю фильтраторов, 7% – на долю соскребателей (Рисунок 5.3.7). Среди собирателей наибольшей встречаемостью обладают *Prodiamesa olivacea*, *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex*, *Pseudamesa* gr. *nivosa*, *Eiseniella tetraedra*, *Paratendipes albimanus*. Наибольший вклад в биомассу хищников вносят крупные пиявки *Dina lineata* и развивавшиеся в массе личинки крупных Chironomidae – *Macropelopia nebulosa*. Следует отметить более высокий вклад измельчителей в биомассу, чем в численность, так как они преимущественно представлены крупными формами (*Gammarus lacustris*, *O. furva*, *Tipula luna*, *Pseudolimnophila lucorum*) с невысокой встречаемостью 2–6% в пределах сообщества. Облигатные фильтраторы представлены моллюсками родов *Pisidium* и *Sphaerium*. Индекс Шеннона, рассчитанный для трофических групп по численности и биомассе, имеет сходные значения $H_{тч}=1,5$ и $H_{тб}=2,1$ бит соответственно, параметр фон Ферстера – $F_{тч}=0,33$ и $F_{тб}=0,13$, что говорит о достаточно высокой степени использования трофических ресурсов сообществом.

Суммарная продукция беспозвоночных сообщества достигает $277 \pm 78 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, при этом Chironomidae формируют $210 \pm 73 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, что составляет 74% от общей продукции; 9% приходится на долю прочих двукрылых. Вклад других таксономических групп в общую продукцию незначителен (Рисунок 5.3.8). Половина общей продукции приходится на долю собирателей, что составляет $133 \pm 38 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, общая продукция хищного бентоса составляет $61 \pm 30 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, фильтраторов – $44 \pm 20 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ (Рисунок 5.3.9). Рацион хищников насчитывает до $40 \pm 18\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – $167 \pm 65 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ (Рисунок D.12). P/B-коэффициент сообщества составляет $6,0 \pm 1,5$.

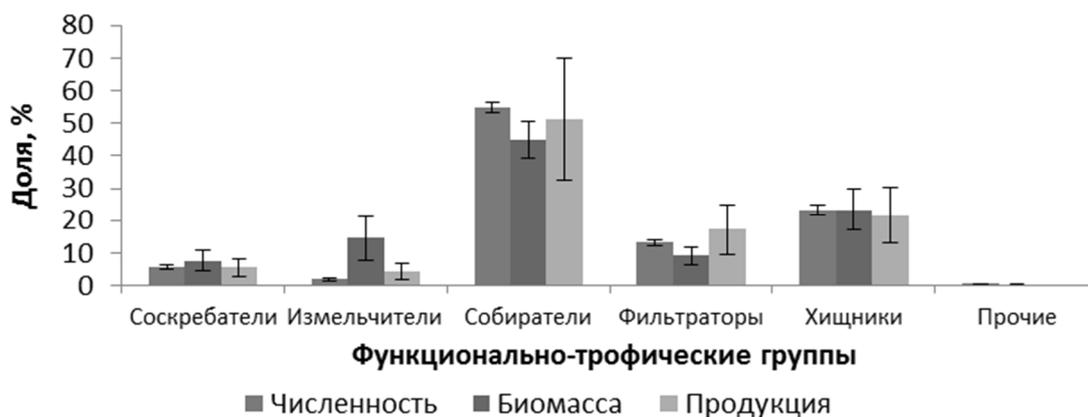


Рисунок 5.3.7. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Prodiamesa olivacea*

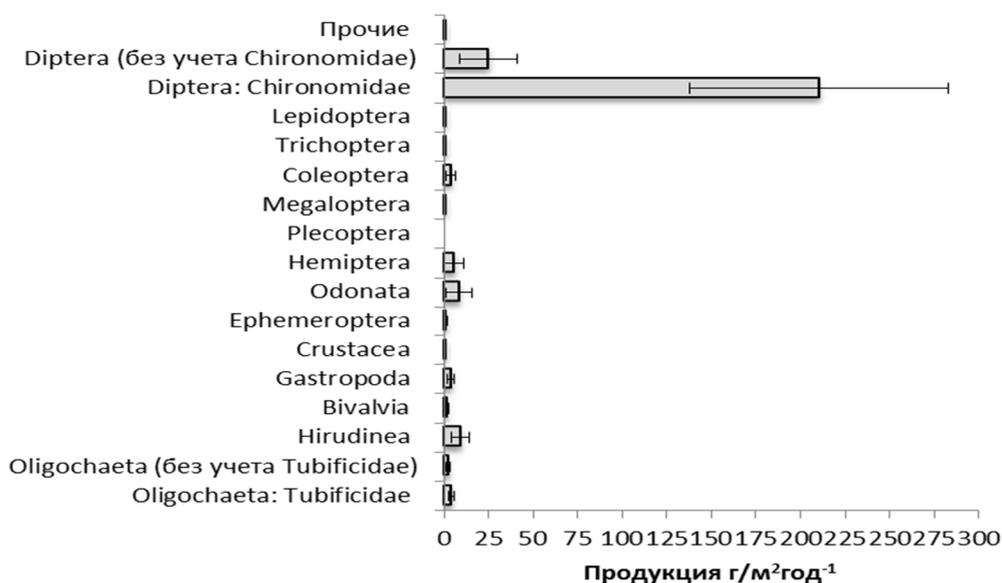


Рисунок 5.3.8. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Prodiamesa olivacea*

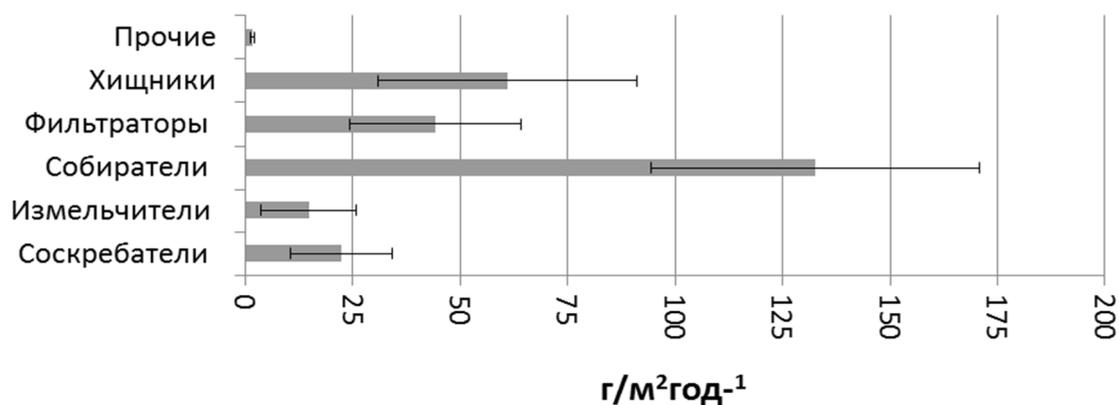


Рисунок 5.3.9. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Prodiamesa olivacea*

Сообщество «*Radix labiata* – *Physa acuta*»

В сообществе наибольший вклад в численность и биомассу (около 40%) вносят собиратели-соскребатели *Radix labiata*, *Physa acuta* и собиратели *L. hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Paratendipes albimanus*, *Prodiamesa olivacea*, *Pseudodiamesa* spp. (Рисунок 5.3.10). Среди хищников наиболее высокую встречаемость имеют *Krenopelopia binotata*, *Macropelopia nebulosa*, *Psecrotanypus varius*, при этом высокий вклад (до $60 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$) этой группы в продукцию сообщества обусловлен присутствием крупных насекомых – *Nepa cinerea*, *Enallagma circulatum*, *Orthetrum cancellatum* (Рисунок 5.3.9, Рисунок 5.3.11). Индекс Шеннона, $H_{Tч}=2,1$ и $H_{T6}=2,0$ бит, параметр фон Ферстера – $F_{Tч}=0,17$ и $F_{T6}=0,16$, что говорит о достаточно высокой степени использования трофических ресурсов сообществом [Прокин, Петрухин, 2010]. Общая продукция макробеспозвоночных составляет $82\pm 35 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, при этом продукция хищников – $37\pm 25 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, собирателей – $24\pm 5 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Продукция других групп не превышает $15 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Наибольший вклад из регулярно присутствующих групп вносят Gastropoda, Odonata и Hemiptera – от 20 до 30%. Суммарная продукция *Radix labiata* и *Physa acuta* – $18\pm 10 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Рацион хищников составляет от 60 до 100% от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества $14\pm 13 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ (Приложение D, Рисунок D.13). P/B-коэффициент сообщества составляет $5,1\pm 3,8$.

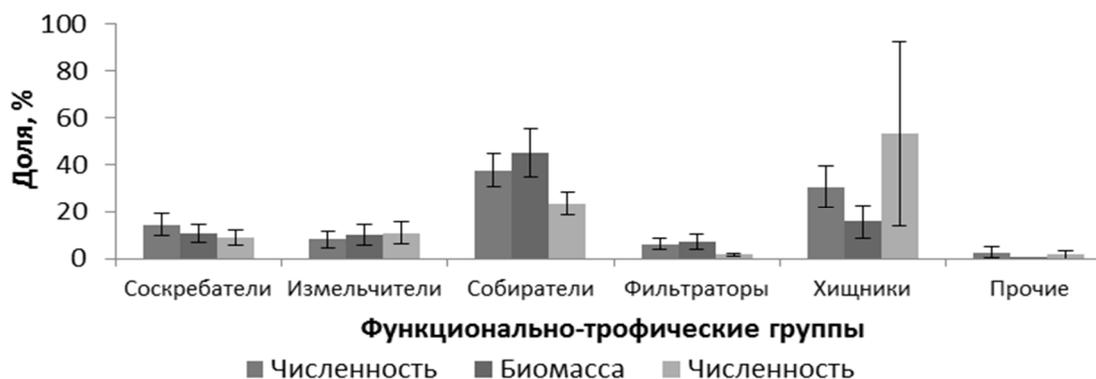


Рисунок 5.3.10. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Radix labiata* – *Physa acuta*

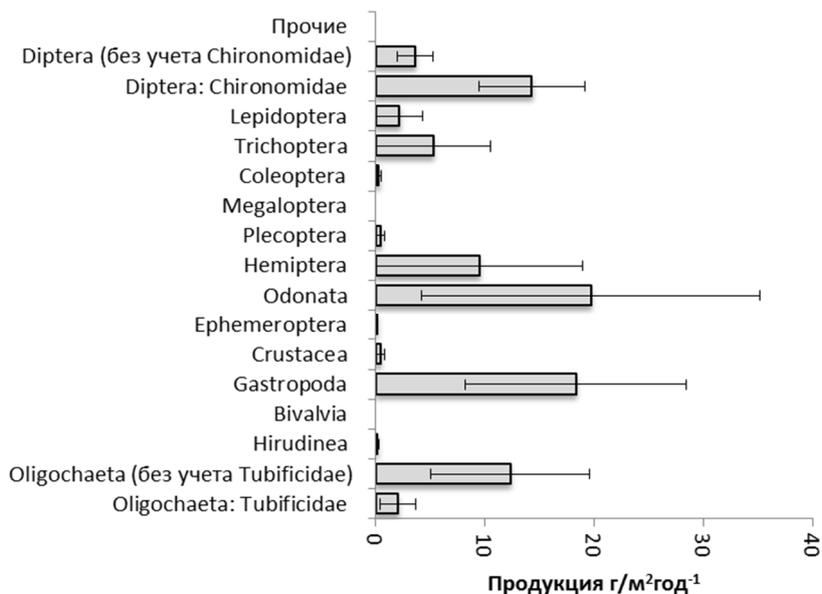


Рисунок 5.3.11. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Radix labiata* – *Physa acuta*

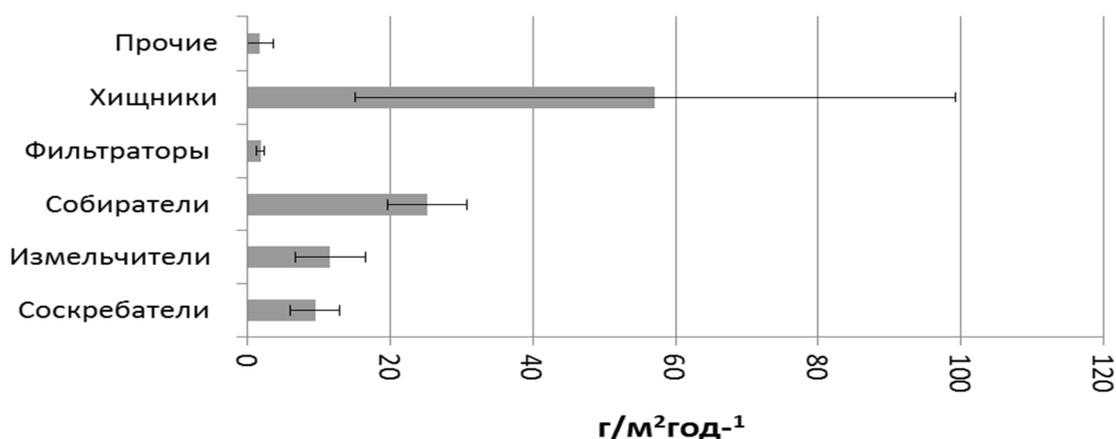


Рисунок 5.3.12. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием *Radix labiata* – *Physa acuta*

5.4 Сообщества сероводородных источников

Сообщества с доминированием *Syrphidae varia*

Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели, на долю которых может приходиться до 90% численности и 50% продукции и биомассы (Рисунок 5.4.1). Собиратели представлены видами семейства *Syrphidae*, которые занимают

доминирующее положение по численности и биомассе. Хищники, представленные *Tabanus autumnalis*, формируют до 25% биомассы сообщества. До 35% продукции приходится на долю организмов со смешанным типом питания *Stratiomys longicornis* сборание-соскребание-фильтрация в пропорции 0,5/0,2/0,3 (Рисунок 5.4.1). Суммарная продукция сообщества – $300 \pm 205 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$, полностью сформирована представителями отряда Diptera. Рацион хищников составляет до $30 \pm 22\%$ от суммарной продукции беспозвоночных, таким образом, вторичная продукция сообщества – $209 \pm 147 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Р/В-коэффициент сообщества составляет $3,8 \pm 1,7$.

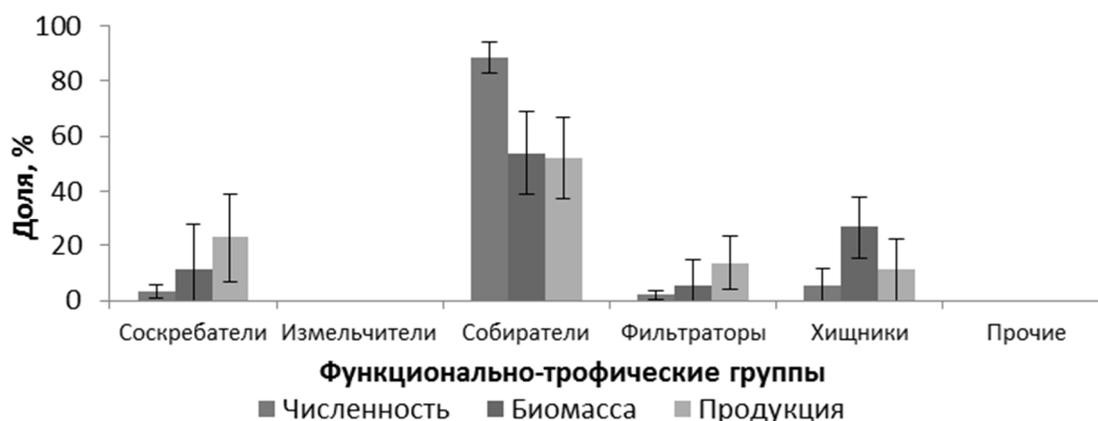


Рисунок 5.4.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием *Syrphidae*.

5.5 Сравнительная характеристика трофической структуры и продукционных показателей групп сообществ. Обобщения и обсуждение.

Трофические и продукционные характеристики кренофильных сообществ.

В кренофильных сообществах ручьев бассейна Средней Волги основная продукция приходится на собирателей, измельчителей и хищников, что соответствует наиболее распространенному варианту, согласно точке зрения С. фон Фуметти, П. Нагеля [Fumetti von, Nagel, 2011] и КРК [Vannote et al., 1980]. Основной вклад в продукцию сообществ вносят представители следующих семейств двукрылых: Chironomidae, Tipulidae, Pedicidae, Stratiomyidae, ручейников семейств Polycentropidae, Limnephilidae, Hydropsychidae. Несмотря на то, что двустворчатые моллюски рода *Pisidium* являются обычным компонентом родниковых сообществ, их вклад в продукцию является незначительным, что связано с низкой скоростью роста [Holopainen, Jónasson, 1983; Orendt, Reinhart, 1997]. Наиболее высокие показатели

продукции отмечены для сообщества с доминированием *Chaetocladius* spp. и *Pseudodiamesa* spp.: они составляют 315 ± 65 г/м²год⁻¹ и 291 ± 58 г/м²год⁻¹ соответственно. Для других сообществ этой группы суммарная продукция беспозвоночных находилась в диапазоне от 27 ± 19 до 129 ± 47 г/м²год⁻¹. Полученные нами показатели продукции и соотношение функционально-трофических групп сопоставимы с продукционными характеристиками макрозообентоса из родниковых ручьев умеренной и аридной зон Северной Америки и Западной Европы [Benke et al., 1984; Gaines, Cushing, Smith, 1992; Jackson, Fisher, 1986; Mortensen, Simonsen, 1983; Stagliano, Whiles, 2002]. Сопоставление проведено в соответствии со статьями, указанными в обзоре [Wallace, Eggert, 2009] (Таблица D.1).

Трофические и продукционные характеристики лимно-реофильных и реофильных сообществ

Сообщества, вошедшие в эту группу, отличаются по составу доминирующих функционально-трофических групп. В сообществах с доминированием *Baetis rhodani* преобладают хищники и собиратели, вклад других ФТГ составляет около 10%. В сообществе *Anabolia laevis* – *Halesus tessellatus* основными функционально-трофическими группами являются измельчители и хищники. По литературным данным известно, что для близкого по экологическим характеристикам рода *Potamophylax* продукция составляет $27,9$ г/м²год⁻¹ [Mortensen, Simonsen, 1983]. Показатели суммарной продукции сопоставимы и составляют 139 ± 79 и 170 ± 130 г/м²год⁻¹ соответственно. Основной вклад в продукцию сообществ вносят представители следующих семейств: двукрылые Chironomidae и ручейники семейств Hydropsychidae и Limnephilidae. Полученные нами показатели продукции и соотношение функционально-трофических групп сопоставимы с продукционными характеристиками макрозообентоса из родниковых ручьев умеренной и аридной зон Западной Европы и Северной Америки [Iversen, 1988; Lugthart, Wallace, 1992; Huryn, Wallace, 1987]. Сопоставление проведено по статьям, указанным в обзоре [Wallace, Eggert, 2009], (Таблица D.1).

Трофические и продукционные характеристики сообществ нарушенных местообитаний

В сообществах нарушенных местообитаний, в родниковых ручьях бассейна Средней Волги, суммарная продукция беспозвоночных варьируют в широких пределах от 82 ± 35 до

675±281 г/м²год⁻¹. Следует отметить, что в сообществах этой группы основной вклад в продукцию осуществляют собиратели (доля – от 40 до 70%), которые преимущественно представлены личинками Chironomidae – *Chironomus* spp., *Prodiamesa olivacea*, и малоцетинковыми семейства Tubificidae, а также моллюсками родов *Lymnaea* и *Physa*. По вкладу различных трофических групп и по продукционным показателям исследованные сообщества близки к другим малым водным объектам, испытывающим антропогенное воздействие, а также малым водотокам бассейна Верхней Волги, характеризующимся как потамо-креналь [Schletterer, Füreder, 2010; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. Например, сходные показатели продукции при доминировании *T. tubifex* (588 г/м²год⁻¹) описывают из загрязненного ручья на территории Кардифа (Уэллс) [Lazim, Learner, 1986] и малой реки Латки (Россия, Ярославская область) при загрязнении стоками сыроваренного завода [Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. П. Драйке и А.М. Ариас отмечают, что продукция *Chironomus salinarius* может сильно варьировать в пределах одного водоема в течение ряда лет от 400 г (1991) до 0,5 г (1992), что вполне согласуется с полученными нами данными [Drake, Arias, 1995]. В сообществах родниковых ручьев бассейна Средней Волги суммарная продукция *Radix labiata*, *Physa acuta* – 24,3±11,1 г/м²год⁻¹, что ниже, чем указано для экологически близких видов *Ph. fontinalis* (до 44 г/м²год⁻¹), *Lymnaea palustris* (до 565 г/м²год⁻¹), *Potamopyrgus* (до 263 г/м²год⁻¹) [Caquet, 1993]. Полученные нами показатели продукции и соотношение функционально-трофических групп сопоставимы с продукционными характеристиками макрозообентоса из родниковых ручьев бассейна Верхней Волги и аридной зон Северной Америки [Gaines, Cushing, Smith, 1992; Schletterer, Füreder, 2010; Wohl, Wallace, Meyer, 1995]. Сопоставление проведено со статьями, указанными в обзоре [Wallace, Eggert, 2009] (Таблица D.1).

Трофические и продукционные характеристики сообществ сероводородных источников

К сожалению, литературных данных, о продукции макрозообентоса в сероводородных источниках нами не было найдено. Тем не менее, следует отметить, что показатели биомассы и продукции сходны с таковыми в родниковых ручьях. Соотношение трофических групп также сходно с тем, что наблюдается в сообществах с доминированием *Tubificidae varia*, *Chironomus* spp., *Prodiamesa olivacea* (см. главу 5.3.1).

Сравнительная характеристика трофической структуры и продукционных показателей групп сообществ

Родники и родниковые ручьи испытывают значительное влияние со стороны прибрежной растительности. Это выражается не только в поступлении аллохтонного органического вещества, но и в затенении, что угнетающе сказывается на развитии собственных автотрофных организмов. Таким образом, в родниковых экосистемах преобладают детритные пищевые цепи. Основными трофическими группами являются измельчители, детритофаги-собиратели и хищники, на долю которых приходится существенный вклад в биомассу и продукцию сообществ [Allan, Castillo, 2007; Benke et al., 1984; Cummins, 1973; Cummins, Klug, 1979; Cushing, Allan, 2001; Cushing, Cummins, Minshall, 2006; Ilmonen, 2007; Schletterer, Füreder, 2010; Vannote et al., 1980]. Соотношение и распределение численности, биомассы и продукции функционально-трофических групп в ручьях может существенно различаться в зависимости от расхода воды и типа субстрата, на котором развиваются сообщества [Fumetti von, Nagel, 2011; Wallace, Eggert, 2009]. Как на каменистых, так и на смешанных субстратах по численности обычно преобладают собиратели. По биомассе и продукции на смешанных субстратах может наблюдаться следующее соотношение: хищники > измельчители > собиратели, на каменистых субстратах: фильтраторы > собиратели > хищники [Wallace, Eggert, 2009]. С. фон Фуметти и П. Нагель характеризуют трофическую структуру родников и родниковых ручьев как континуум между двумя крайними вариантами: 1) с доминированием фильтраторов и собирателей в лентических местообитаниях, 2) с доминированием соскребателей в лотических местообитаниях. Чаще всего встречаются промежуточные варианты с доминированием собирателей и измельчителей [Fumetti von, Nagel, 2011].

Показатели продукции сообществ в родниках и родниковых ручьях, а также малых водотоках со сходной морфологией, но иного происхождения, варьируют в широких пределах от 1 до 1000 г/м²год⁻¹ сухого веса (5–5000 г влажного веса). Продукция отдельных видов чаще всего не превышает 10 г/м²год⁻¹ сухого веса [Allan, Castillo, 2007]. Наиболее высокие показатели продукции обычно связаны с развитием Simuliidae, Tubificidae, Chironomidae (более 500 г/м²год⁻¹ влажного веса) [Allan, Castillo, 2007; Lazim, Learner, 1986; Wallace, Eggert, 2009]. По данным Аллана, в 78% продукционных исследований на малых ручьях суммарная продукция беспозвоночных 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].

Средние величины общей продукции беспозвоночных в родниковых ручьях бассейна Средней Волги варьируют в значительных пределах от 80 до 767 г/м²год⁻¹. Максимальные

показатели отмечены в сообществах нарушенных местообитаний с доминированием рода *Chironomus*. Тем не менее, продукция сообществ даже в рамках одной группы, например, кренофильных, могла отличаться в несколько раз. Так, максимальная суммарная продукция беспозвоночных отмечена для сообществ с доминированием личинок Chironomidae родов *Pseudodiamesa* и *Chaetocladius*. То же отмечено и для группы сообществ нарушенных местообитаний. Продукционные характеристики и доля функционально-трофических групп сопоставимы с данными из других регионов [Wallace, Eggert, 2009] (Таблица D.1). Абсолютные значения продукции отдельных функционально-трофических групп, например, собирателей, могут отличаться в 2–7 раз, в то время как относительные величины изменяются не более чем в 1,5–3 раза между группами (Рисунок 5.5.1). Продукция хищного бентоса составляет 50 ± 4 во всех группах сообществ, хотя относительная доля может отличаться в 2 раза (Рисунок 5.5.2). Средняя биомасса сообществ макрозообентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги имеет сходные значения при различной антропогенной нагрузке (Рисунок 5.5.3). При этом как суммарная продукция беспозвоночных, так и вторичная продукция при высокой антропогенной нагрузке в 2 раза выше по сравнению с низкой и умеренной (Рисунок 5.5.4, Рисунок 5.5.5). Отношение вторичной продукции сообщества к биомассе сообществ составляет $3,6 \pm 0,4$ и $3,3 \pm 0,3$ при низкой и умеренной антропогенной нагрузке и $6,9 \pm 0,9$ при высокой. Соотношение функционально-трофических групп при низкой и умеренной антропогенной нагрузке имеет сходный характер и достоверно не отличается. При высокой антропогенной нагрузке отмечается снижение абсолютной и относительной доли измельчителей от общей продукции в 5–6 раз и в 9 раз по отношению к продукции собирателей – как от общей продукции, так и по отношению к продукции собирателей. Это достигается преимущественно из-за изменения вклада отдельных таксономических групп: например, средняя Trichoptera снижается приблизительно в 10 раз с 38 ± 11 до 3 ± 2 г/м²год⁻¹. При увеличении нагрузки на родники происходит увеличение доли организмов собирателей и собирателей-фильтраторов. В значительной мере это происходит за счет продукции личинок семейства Chironomidae, которая возрастает в 5–8 раз с 55 ± 31 до 258 ± 65 г/м²год⁻¹. Продукция хищного макрозообентоса остается неизменной и составляет 37 ± 5 г/м². При этом в условиях высокой АН доля хищников от общей продукции снижается в 2 раза, по отношению к продукции собирателей – в 2,5 раза.

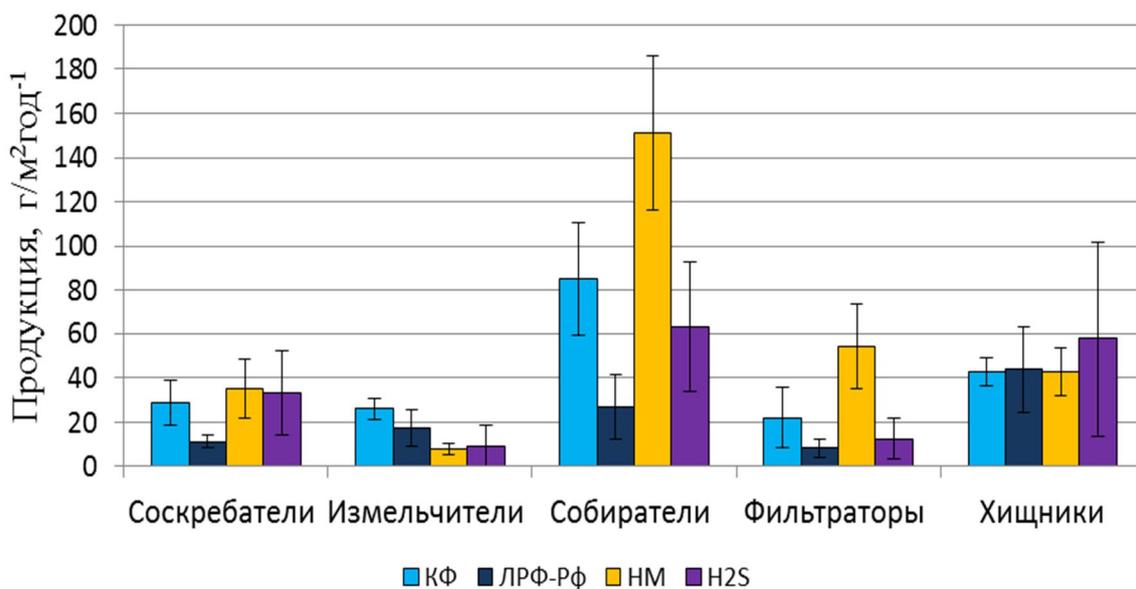


Рисунок 5.5.1. Средние значения продукции функционально-трофических групп в различных группах сообществ.

Прим.: КФ – кренофильные сообщества, РФ – реофильные сообщества, НМ – сообщества нарушенных местообитаний, Н2S – сообщества сероводородных источников.

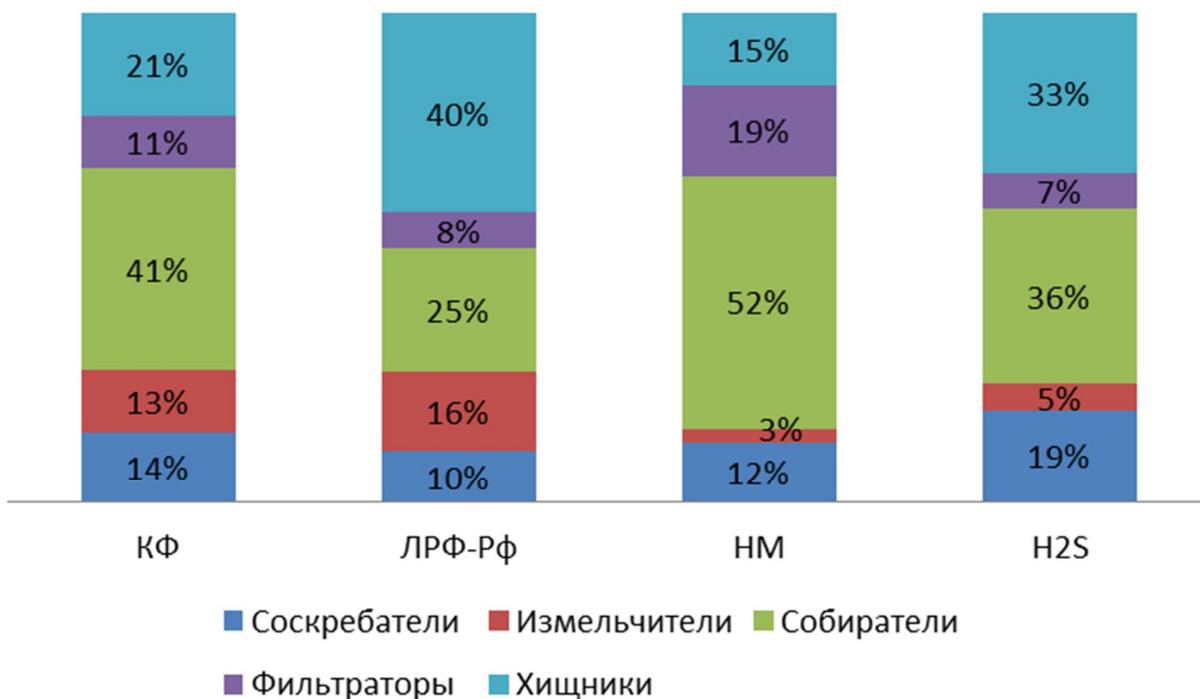


Рисунок 5.5.2. Относительные доли продукции функционально-трофических групп в различных группах сообществ.

Прим.: КФ – кренофильные сообщества, РФ – реофильные сообщества, НМ – сообщества нарушенных местообитаний, Н2S – сообщества сероводородных источников.

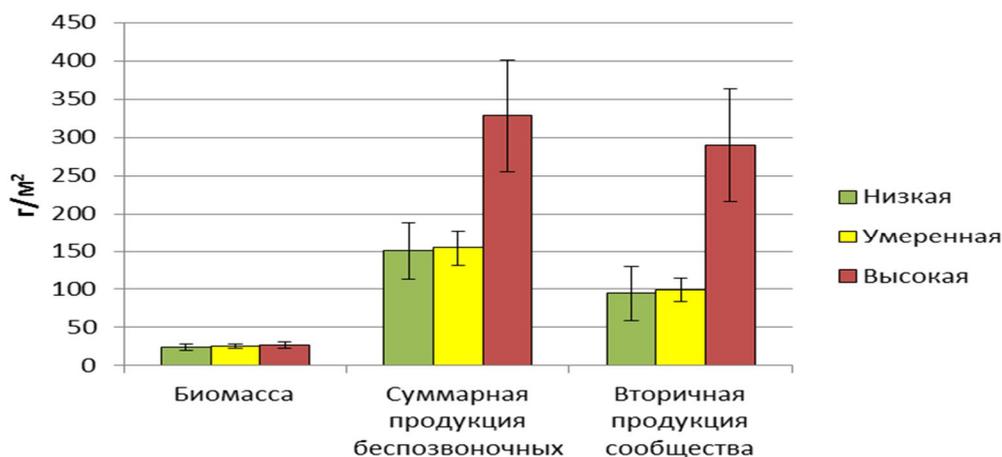


Рисунок 5.5.3. Биомасса и продукции макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкая, умеренная, высокая)

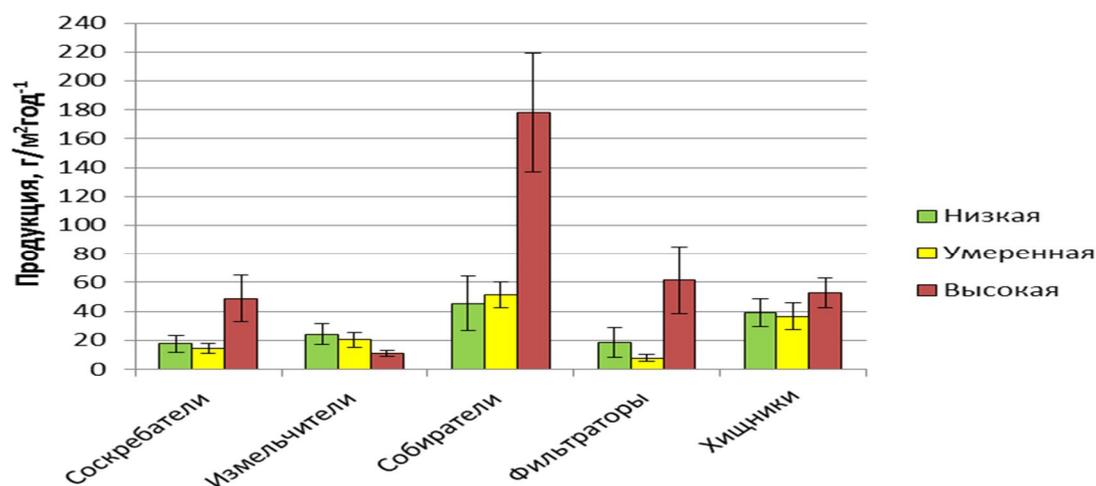


Рисунок 5.5.4. Продукции функционально-трофических групп макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкая, умеренная, высокая)

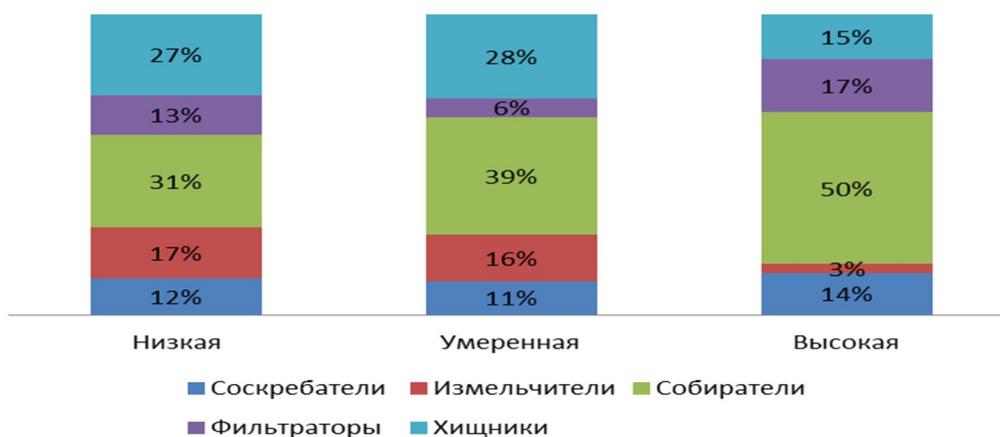


Рисунок 5.5.5. Соотношение продукции функционально-трофических групп макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкой, умеренной, высокой)

ГЛАВА 6. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВЫХ РУЧЬЕВ

Значительная часть кренобиологических исследований посвящена общему биоразнообразию и экологии отдельных таксонов, биогеографии сообществ, реже – сезонной динамики [Nielsen, 1950; Галимзянова, Тахтеев, Окунева, 2008; Ивановский, 2010b]. При том для исследования чаще всего выбирают источники, не подверженные или слабо подверженные антропогенной нагрузке [Чертопруд, 2005]. Несмотря на значительный вклад фауны родников в биоразнообразие территорий, варианты межгодовых изменений в них оставались практически не изученными до последнего времени. Родники обычно рассматриваются как стабильные местообитания, что предполагает неизменность их сообществ. И только в нескольких работах по изучению родников и родниковых ручьев период наблюдений превышает три года [Eggers, 2000; Erman, 2002; Gerecke et al., 2011]. Тем не менее, в литературе часто приводятся многолетние исследования смены сообществ, связанные с пересыханием – на примере небольших водоемов, самоочищением – на примере малых рек, или эвтрофированием – на примере озер и водохранилищ [Williams, 2006; Скальская, 2002; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. Смена биоценозов в водоемах может происходить под влиянием внешних и внутренних процессов. В качестве внешних причин обычно рассматривают антропогенную нагрузку, засуху, разрушение или образование нового биотопа, а в качестве внутренних – экспансию видов в новые местообитания и самоочищение водоема [Milner, 1987; Milner, 1994; Williams, 2006; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. Таким образом, вопрос о межгодовых изменениях сообществ макрозообентоса и возможности направленных сукцессий в родниковых ручьях остается открытым и представляет интерес для изучения. На основе вышесказанного возникают несколько основных вопросов:

- 1) существует ли межгодовая динамика сообществ в родниковых ручьях?
- 2) отличается ли межгодовая динамика сообществ, испытывающих антропогенную нагрузку различной степени?
- 3) каковы варианты динамики рассматриваемых сообществ на урбанизированных территориях?

Макрозообентос родниковых ручьев г. Жигулевска и его окрестностей исследовали в период с 2005 по 2011 год. Период наблюдения для разных ручьев составлял от 3 до 7 лет. Проведение полусезонных и сезонных исследований в 2007 и 2009 [Чужекова, 2010; Чужекова,

Полякова, 2008], позволяет отличать внутригодовое и межгодовое изменение структуры сообществ, с учетом того что для других лет были проведены только разовые сборы. В данной главе будет рассмотрена динамика макрозообентоса родниковых ручьев г. Жигулевска и его окрестностей, где смена сообществ проходила не одинаковым образом под влиянием внешних и внутренних факторов. По составу доминирующих форм и характеру их изменения с течением времени можно выделить несколько основных вариантов динамики сообществ связанные с:

- изменением содержания органического в-ва в грунте (ручьи Железнодорожный, по ул. Жигулевской (нижнее течение), родник на ул. Репина, родник Холодный);
- пересыханием водотока ((ручьи у Чилигиной горы, Яблоневого, по ул. Жигулевской (верхнее течение), по ул. Жигулевской (верхнее течение));
- с экспансией вида на все возможные субстраты при расселении из «рефугиума» (ручей по ул. Морквашиной).
- Относительно стабильной структурой в условиях низкой и умеренной АН (ручьи Анурьевский и Винный ключ).

Далее будут рассмотрены примеры межгодовой динамики каждого из выделенных вариантов на примере одного или нескольких ручьев.

6.1 Динамика сообществ макрозообентоса и содержания органического вещества в грунте на примере ручья Железнодорожный в период 2006–2011 гг.

Сходная динамика доминирующих форм отмечена в нескольких ручьях – Железнодорожный, по ул. Жигулевской, родник на улице Репина, родник Холодный, но они проходили не одновременно. Для всех биотопов в перечисленных ручьях в течение 2-4 лет наблюдали последовательную смену «цепочки» сообществ или отдельных ее элементов: [*Tubifex tubifex* – *Limnodrilus* spp.] – [*Chironomus* spp. – *Dina lineata*] – [*Chironomus* spp. – *Prodiamesa olivacea* – (*Dina lineata*)²] – [*Prodiamesa olivacea* – (*Dina lineata*)] – [*Prodiamesa olivacea* – *Pseudodiamesa nivosa*]. Наиболее полная картина изменений наблюдалась в ручье Железнодорожный.

Исследование состава сообществ ручья Железнодорожный проводили в период с 2006 по 2011 гг. За это время обнаружено 102 таксона рангом вида и выше.

В 2006 году ручей подвергся воздействию канализационных стоков в связи с прорывом трубы в первой половине лета. В августе 2006 года основу сообщества формировали

² Вид, указанный в круглых скобках, не является обязательным компонентом и может отсутствовать

малощетинковые черви семейства Tubificidae, преобладавшие по численности (1080 экз./м², 1,8 г/м²), по биомассе – прудовики (*L. gr. stagnicola* и *Radix labiata*) (260 экз./м², 19,7 г/м²), пиявки *Dina lineata* также играли существенную роль (360 экз./м², 2,9 г/м²), прочие беспозвоночные были единичны и не оказывали существенного влияния на величины обилия. В 2007 году в пробах доминировали личинки рода *Chironomus*, значения численности и биомассы достигали 162,7±73,3 тысяч экз./м² и 590,6±232,8 г/м². Индекс Балушкиной составлял от 6,5 до 11,5, что соответствует α-мезосапробному состоянию водоема. В 2008 году к числу доминантов *Chironomus* spp. добавляются оксифильные *Prodiamesa olivacea* и кренофильные *Macropelopia nebulosa*. Показатели обилия снижаются до 3,5±0,8 тысяч экз./м² и 24,3±9,9 г/м². Сравнение концентраций содержания ОВ в грунте в 2007 и 2008 гг. – во время и после полного доминирования *Chironomus* spp. показало снижение ОВ в грунте в 1,6±0,1 раза, аналогичные изменения наблюдались также и в других ручьях. В 2009 году население ручья Железнодорожного по своему видовому составу максимально приближается к типично родниковой фауне с преобладанием *Prodiamesa olivacea*, *Pseudiamesa gr. nivosa* и *Dicranota bimaculata*, а также в нем увеличивается доля лимно-реофильных личинок Tanytarsini (*Tanytarsus pseudolestagei*, *Micropsectra gr. junci*). Регулярно присутствовали единичные личинки поденок *Baetis rhodani* и семейства Limnephilidae (*Lenarchus* sp., *Limnephilus fuscicornis*, *Anabolia brevipennis*). Величины обилия в 2009 году колебались в пределах обычных для родниковых ручьев – от 1,2±0,4 до 12,0±2,0 тысяч экз./м² и от 3,5±1,3 до 59,0±19,5 г/м². Та же ситуация наблюдается и в последующие 2 года.

В период с 2006 по 2011 гг. наблюдалось повышение доли кренофилов в сообществе, при этом в основном они были представлены оксифильными личинками Chironomidae (), что подтверждается снижением индекса Балушкиной с 6,5 до 1,4 и индекса сапробности с 3 до 2. В период с 2010 по 2011 доля кренофильных форм по численности сопоставима с таковой в родниках с низкой и умеренной антропогенной нагрузкой и составляет 40 – 60% (см. главу 4.1). В 2010 году отмечена наиболее высокая доля кренофильных форм – 57±3% – и наиболее низкий индекс сапробности – 1,8. В период наблюдения возрастает значение индекса Шеннона – с 0,05–0,3 до 2,4–3,3 бит/экз.. На всем протяжении исследования среди трофических групп доминирующее положение занимают собиратели и фильтраторы. С 2008 года возрастает доля хищного бентоса в сообществе (Рисунок Е.1). Наиболее высокие показатели суммарной продукции беспозвоночных отмечены в 2007 г. – 3300 г/м²год⁻¹, наиболее низкие – в 2006 и 2008 гг. – 136±20 г/м²год⁻¹ (Таблица 6.1.1).

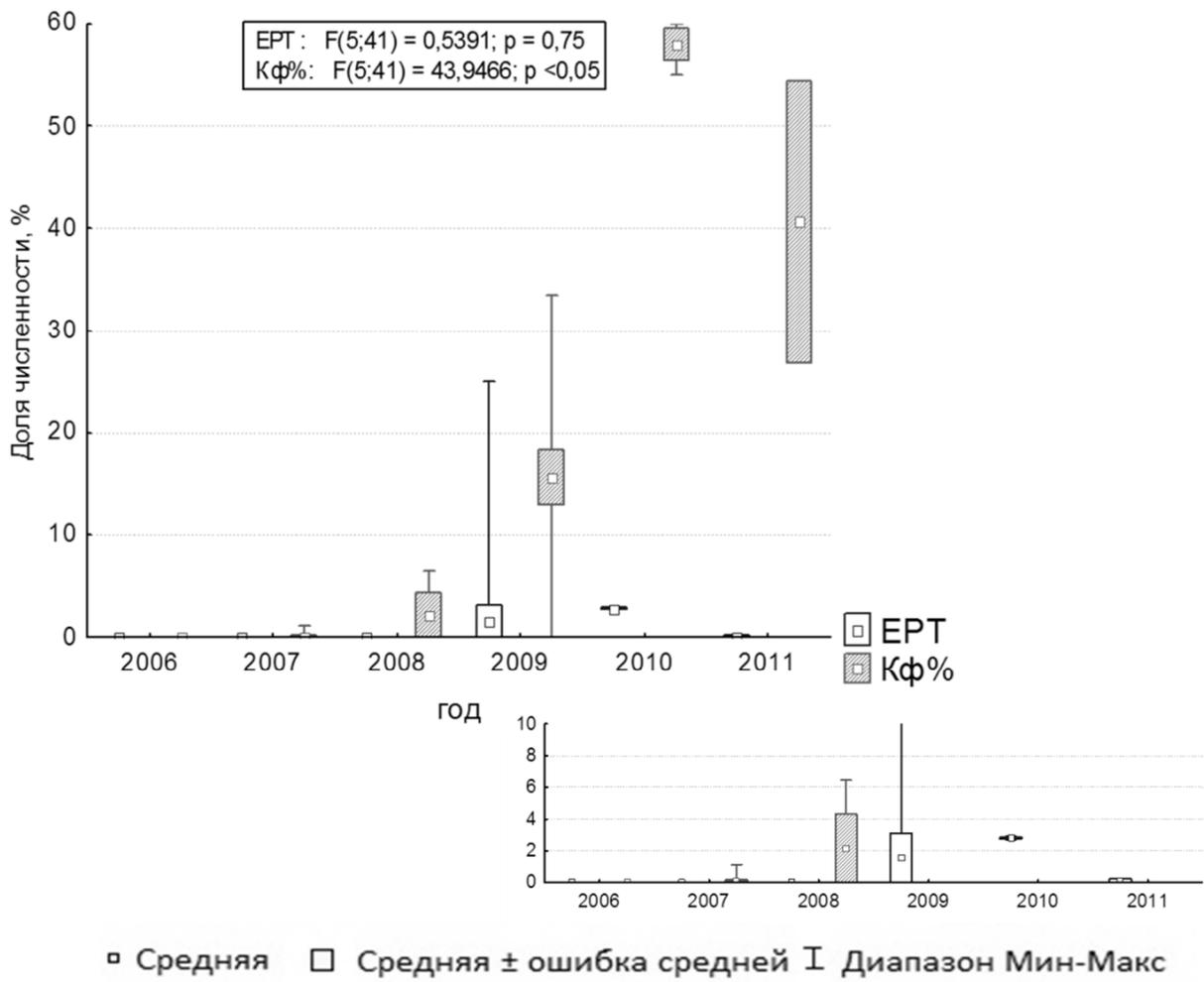


Рисунок 6.1.1. Доля по численности кренофильных форм и суммарная доля Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera в ручье Железнодорожный.
Прим.: на выноски представлен диапазон от 0 до 10 %

Таблица 6.1.1. Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье Железнодорожный г. Жигулевск

Год	ОВ,%		Ручей Железнодорожный
2006	Нет данных. Наблюдали прорыв трубы и сток канализационных вод	Д	<i>Tubificidae varia, L. gr. stagnicola, Radix labiata</i>
		Н	1,78±0,54
		В	24,2±12,3
		Р	137±20
2007	9,3±0,2	Д	<i>Chironomus spp.</i>
		Н	162,8±73,4
		В	68±34
		Р	3309±827
2008	5,7±0,3	Д	<i>Prodiamesa olivacea, Dina lineata, Macropelopia nebulosa</i>
		Н	3,5±0,9
		В	24±10
		Р	136±20
2009	5,5±0,3	Д	<i>Prodiamesa olivacea, Macropelopia nebulosa, Pseudamesa gr. nivosa, Tanytarsus pseudolestagei</i>
		Н	5,8±0,6
		В	37±12
		Р	214±53
2010	Нет данных	Д	<i>Macropelopia nebulosa, Prodiamesa olivacea, Tanytarsus pseudolestagei</i>
		Н	6,0±2,3
		В	56,5±17
		Р	741±143
2011	7,6±0,3	Д	<i>Prodiamesa olivacea, Macropelopia nebulosa, Micropsectra spp., Sphaerium sp.</i>
		Н	9,6±3,6
		В	70,4±35,3
		Р	336±84

Прим.: ОВ – % содержания органического в-ва в грунте, Д – доминанты, N – численность тысяч экз./м², В – биомасса г/м², Р – суммарная продукция г/м²год⁻¹

6.2 Динамика сообществ макрозообентоса при пересыхании водотока

При многолетних исследованиях, проводимых на территории полуострова Самарская Лука за период наблюдения в разные годы (2007, 2009, 2010) было отмечено пересыхание 3 родниковых ручьев. При этом для двух из них пересыхание имело не обратимый характер (ручей у Чилигиной горы и Яблонево́й) и третий ручей частично пересыхал во время засухи 2010 (верхнее течение ручья по ул. Жигулевской). Ручьи, входившие в эту группу подвержены разной антропогенной нагрузке.

Во всех водотоках доминанты сообществ в год до пересыхания были различными, и в двух случаях из трех доля собирателей, как по численности, так и по биомассе составляла около 50% и хищников 20-50% (Таблица 6.3.1). В год пересыхания доля собирателей возрастала, по сравнению с предыдущим годом, но скорее всего это связано с флуктуациями численности видов макрозообентоса.

Непосредственно после пересыхания доминирующее положение в сообществе занимали крупные олигохеты семейств Lumbricidae и Lumbriculidae, иногда отмечались личинки насекомых, способные к околоводному образу жизни: *Stratiomys chamaeleon*, *Охусера ругмаеа*. Через 7-10 дней после пересыхания водные виды исчезали, и их место занимали наземные беспозвоночные, представленные единичными особями: Geophilomorpha, Diplopoda, личинки Chrysomelidae, Carabidae, имаго Staphylinidae, численность сообщества стабилизировалась в диапазоне 0,3-3 тысяч экз./м², биомасса - 1-30 г/м².

6.3 Динамика сообществ макрозообентоса в условии образования нового биотопа и расселении вида внутри водотока на примере ручья по ул. Морквашинской (2006-2011гг.)

Исследование состава сообществ ручья по ул. Морквашинской (РПМ) проводили в период с 2006 по 2011 гг. За это время обнаружено 143 таксона рангом вида и выше.

В первые годы исследования (2006-07) в ручье существовало 2 основных биотопа – заиленный песок (верхнее течение РПМ1) и ил (нижнее течение РПМ2), где скорость течения составляет 0,2-0,25 и 0,03-0,06 м/с соответственно. Осенью 2008 в связи с размывом строительных

Таблица 6.3.1. Доминанты, трофические группы и величины обилия сообществ макрозообентоса до и после пересыхания

Ручей/ субстрат	у Чилигиной горы/ил			Яблонево́ый/заиленный песок, крупный гравий		По ул. Жигулевской (верхн.теч.)/песок, крупный гравий		
	За год до пересыхания	В год пересыхания		За год до пересыхания	В год пересыхания		За год до пересыхания	При возобновлении
До пересыхания		После пересыхания	До пересыхания		После пересыхания			
Год	2006	7/2007	8/2007	2008	6-7/2009	7-8/2009	2009	7/2011
Доминанты	Tubificidae spp. <i>Lymnaea</i> spp., <i>Valvata</i> <i>trochoidea</i> , <i>Pisidium</i> sp.	Tubificidae spp. <i>Libellula</i> spp.	<i>Eiseniella</i> <i>tetraedra</i> , <i>Eisenia</i> sp., Lumbriculidae spp.	<i>Dicranota</i> <i>bimaculata</i> <i>Telmatoscopus</i> <i>britteni</i>	Leptoceridae <i>Baetis rhodani</i> <i>Eiseniella</i> <i>tetraedra</i>	<i>Eiseniella</i> <i>tetraedra</i> Stratiomyidae spp.	<i>Eiseniella</i> <i>tetraedra</i> Tubificidae spp.	<i>Eiseniella</i> <i>tetraedra</i> Tubificidae spp.
N, тыс. экз./м ²	3,2±1,2	35,2±5,6	1,9±0,9	1,3±0,1	0,5±0,3	0,3±0,1	1,3±0,5	2-7
B, г/м ²	16,3±4,7	60,9±26,8	7,9±3,7	15,1±3,3	3,0±1,6	2,3±1,1	8,3±2,9	19,8±7,0
Трофические группы (численность), %	Собиратели 52,3±5 Фильтраторы 15,7±3,6 Хищники 18±3,8 Соскребатели 11,6±3,2	Собиратели 93,4±5,1	Собиратели 100±0	Собиратели 50,7±2,2 Хищники 49,3±2,5	Собиратели 39,9±10,2 Фильтраторы 15±4,3 Хищники 26,1±8	Собиратели 77,8±5,2	Собиратели 88,7±5,4	Собиратели 90,7±5,4

материалов, в среднем течении ручья образовался новый биотоп – с гравием в качестве основного субстрата и скоростями течения 0,3-0,4 м/с (станция РПМ2а). Ручей протекает между тротуаром с одной стороны и зелеными насаждениями с другой. По устным сообщениям местных жителей еще в 50х годах XX века ручей имел питьевое значение, но потерял таковое после преобразования села Моркваши в район города Жигулевска и активной застройки территории в 60х. Основное воздействие на ручей связано с несанкционированным попаданием бытовых отходов.

На протяжении всего периода исследования в ручье доминировали одни и те же формы (*Radix labiata*, *Physa acuta*, *Prodiamesa olivacea*, *Chaetocladius piger*, *Eiseniella tetraedra*), но в разных комбинациях на разных субстратах в разные годы (Таблица 6.3.2).

В 2006 на всем протяжении ручья в состав доминатов входили моллюски родов *Radix* и *Physa*, при этом они определяли 30-60% биомассы ($6,1 \pm 2,2$ г/м²). Численность определяли мелкие малощетинковые черви рода *Limnodrilus* и личинки Chironomidae в верхнем течение *Micropsectra fallax*, в нижнем - *Procladius* sp.

В 2007 году на станции РПМ1 доминировали личинки хирономид *Prodiamesa olivacea* ($2,1 \pm 0,4$ тыс. экз./м², $10,3 \pm 2,1$ г/м², что составляло до 85% величин обилия). На станции РПМ2 преобладали *Chaetocladius piger* ($3,0 \pm 1,1$ тыс. экз./м², $5,6 \pm 1,9$ г/м², что составляло 23-91% величин обилия) и настоящие стрекозы *Orthetrum cancellatum* (32 ± 14 экз./м², $3,2 \pm 1,6$ г/м²). Однако, уже летом 2008 года *Chaetocladius piger* и *Orthetrum cancellatum* активно расселились в верхнее течение данного ручья, на участки с более высокими скоростями течения (0,2-0,25 м/с), где ранее были отмечены лишь единичные особи. Их показатели обилия составляли $2,1 \pm 1,2$ тыс. экз./м² (71%) и $2,9 \pm 1,8$ г/м² (8%) и $213,3 \pm 127,2$ экз./м² и $7,4 \pm 4,2$ г/м² (21%) соответственно. Осенью 2008 в среднем течении ручья образовался новый биотоп в связи с размывом строительных материалов. И этот участок также оказался впоследствии заселен личиками *Chaetocladius piger*. В январе 2009 численность и биомасса данного таксона – $1,1 \pm 0,2$ тыс. экз./м² и $1,7 \pm 0,4$ г/м², летом того же года величины обилия оказались максимальными для данной группы видов за весь период исследования - $19,9 \pm 10,4$ тыс. экз./м², $31,0 \pm 14,5$ г/м². Существенный вклад в биомассу сообщества на станции РПМ2а в 2009 году делали малощетинковые черви *Eiseniella tetraedra* $31,0 \pm 10,2$ г/м² (23-93%) относительно небольшой численности $0,7 \pm 0,2$ тыс. экз./м². В тоже время в нижнем течении ручья на станции РПМ2 в 2009 численность *Chaetocladius piger* на прежнем уровне по сравнению с предыдущими годами ($2,0 \pm 0,5$ тыс. экз./м², $2,8 \pm 0,6$ г/м²).

Во время летних сборов 2010 *Chaetocladius piger*, являвший доминам в предыдущий год, был представлен лишь единичными на всем течении ручья. В тоже время в составе доминатов на всем протяжении ручья остаются личинки стрекоз *Orthetrum cancellatum* ($5,6 \pm 3,6$ г/м²) и

Таблица 6.3.2 Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье по ул. Морквашинской

Год		Верхнее течение	Среднее течение (новый биотоп)	Нижнее течение	Кф%
2006	Д	<i>Physa</i> sp., <i>Radix labiata</i> , Tubificidae, <i>Micropsectra fallax</i> , <i>Prodiamesa olivacea</i>	-	<i>Physa</i> sp., <i>L. stagnalis</i> , Tubificidae, <i>Procladius</i> sp.	
	N	1,0±0,3		3,0±0,4	3,8±2,6
	B	9,8±3,3		21,1±4,5	
	P	55,9±7,8		107,1±39,6	
2007	Д	<i>Prodiamesa olivacea</i> , <i>Tipula</i> spp., <i>Radix labiata</i> , Tubificidae	-	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Radix labiata</i> , Tubificidae	
	N	2,7±0,5		4,5±1,1	25,0±4,9
	B	17,3±2,5		25,1±3,9	
	P	243±60		396±68	
2008	Д	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Radix labiata</i> , <i>Tipula</i> spp.	-	<i>Procladius</i> sp., <i>Limnodrilus</i> spp.	
	N	2,9±1,6		1,3±0,2	34,8±8,9
	B	35,8±21,5		3,2±0,8	
	P	342±68		43±10	
2009	Д	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Radix</i> spp., <i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>nivosa</i>	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Eiseniella tetraedra</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i>	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Enallagma circulatum</i> , <i>Radix labiata</i> , <i>Procladius</i> spp.	
	N	4,6±1,4	13,4±5,3	6,9±2,6	37,1±3,2
	B	33,3±9,8	55,1±18,9	27,1±8,9	
	P	375±75	725±145	335±67	
2010	Д	<i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>R. labiata</i> , <i>Physa</i> sp., <i>Macropelopia nebulosa</i> , <i>Limnodrilus</i> spp.	<i>Eiseniella tetraedra</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Physa</i> sp.	<i>Physa</i> sp., <i>Orthetrum cancellatum</i> , <i>Prodiamesa olivacea</i>	
	N	1,8±0,3	1,4±0,2	0,4±0,1	13,9±3,5
	B	13,3±4,2	32,2±9,8	8,8±1,6	
	P	133±42	303±102	227±30	
2011	Д	<i>Physa</i> sp., <i>Radix labiata</i> , <i>Chaetocladius piger</i> , Tubificidae	<i>Chaetocladius piger</i> , <i>Eiseniella tetraedra</i> , <i>Orthetrum cancellatum</i>	<i>Micropsectra fallax</i> , <i>Chaetocladius piger</i>	
	N	3,5±1,1	10,9±5,1	38,9±29,8	70±8,2
	B	28,8±7,6	79,2±44,2	45,5±11,7	
	P	276±69	777±152	303±76	

Прим.: Д – доминанты, N – численность тысяч экз./м², B – биомасса г/м², P – суммарная продукция г/м²год⁻¹

моллюски *Physa acuta* ($2,6 \pm 1,1 \text{ г/м}^2$) и *Radix labiata* ($5,1 \pm 2,01 \text{ г/м}^2$). В верхнем течении ручья численность определяют малощетинковые черви *Limnodrilus* spp. и личинки Chironomidae *Macropelopia nebulosa*. На гравийном участке отмечены наиболее высокие показатели биомассы в этот год ($32,2 \pm 9,8 \text{ г/м}^2$) сохраняется доминирование *Eiseniella tetraedra*, чья биомасса достигает $16-20 \text{ г/м}^2$. В нижнем течении ручья в 2010 была отмечена наиболее низкая численность для летнего периода $0,4 \pm 0,1$ тысяч экз./м² за весь период наблюдения.

В 2011 году состав и соотношение доминирующих форм были близки в верхнем течении к тому, с одной стороны к тому, что наблюдали в 2006 – биомассу сообщества определяли моллюски, а с другой к тому, что наблюдали в 2008 - численность определяли личинки *Chaetocladius piger*. В среднем течении на гравии состав сообщества и показатели были аналогичны тому, что наблюдали в 2009. В нижнем течении ручья численность и биомассу сообщества формировали личинки Chironomidae, при этом были отмечены наиболее высокие значения численности *Micropsectra fallax* (до 50 тыс. экз./м²).

Наиболее низкая доля кренофильных форм по численности была отмечена в 2006 ($3,8 \pm 2,6\%$) и 2010 ($13,9 \pm 3,5\%$), наиболее высокая – в 2011 ($70,3 \pm 8,2\%$), что связано со вспышкой численности *Micropsectra fallax*. В другие годы доля кренофилов составляла от 25 до 35%. Наиболее высокие значения индекса Балускиной отмечены в 2006 году $K_{ch}=8,8$. В период 2006 - 2008 года наблюдается снижение индекса сапробности в направлении α - β -мезосапробной зоны и, начиная с 2009 значение индекса сапробности не превышает 2,1.

Наиболее высокие значения продукции внутри ручья были отмечены на гравийных субстратах (до $800 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$), в остальных случаях она варьировала преимущественно в пределах от 100 до $400 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$. Основными функционально-трофическими группами в ручье являются собиратели. С 2007 возрастает численная доля соскребателей, что связано с распространением внутри ручья личинок *Chaetocladius* (Рисунок Е.2). Согласно имеющимся данным можно предположить, что для ручья характерна циклическая смена сообществ, состоящая из двух фаз, когда всех биотопах ручья распространены 1) *Chaetocladius piger* в значительной мере определяющий численность и 2) когда *Physa acuta* и *Radix labiata* определяющие биомассу (Рисунок 6.3.1). При этом фазы доминирования этих видов могут проходить не одновременно на разных субстратах, таким образом межгодовая динамика сообществ макрозообентоса может иллюстрировать концепцию динамики пятен Таунсенда [Townsend, 1989].

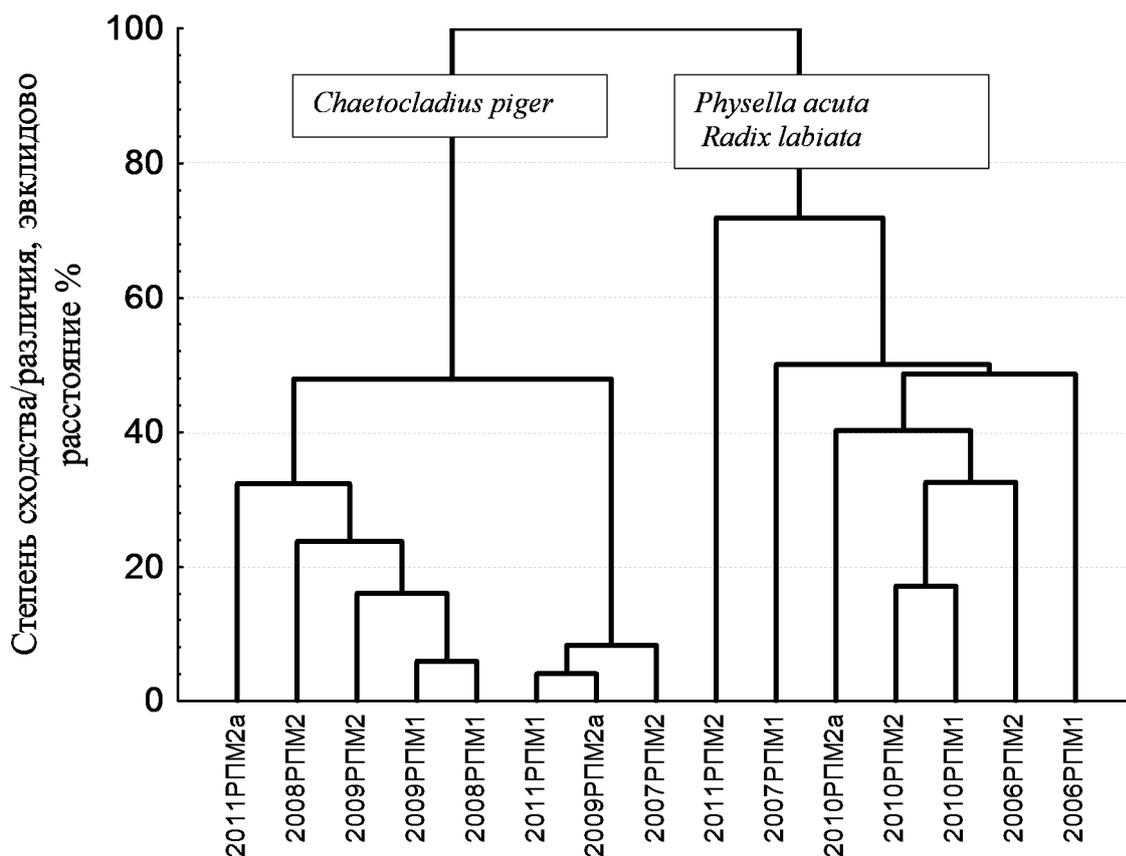


Рисунок 6.3.1. Дендрограмма сходства таксономического состава на разных учатках ручья по ул. Морквашиной в период с 2006 по 2011 год.

6.4 Динамика сообществ макрозообентоса ручья Винный ключ 2008–2011 гг.

Ручей Винный ключ находится на территории национального парка «Самарская Лука» близ экологической тропы «Каменная чаша» (окраина села Ширяево) и регулярно используется местными жителями и туристами как источник питьевой воды. В сентябре 2009 года была установлена железная лестница облегчающая спуск в овраг, где находится родник.

В ручье за период исследования отмечено 85 таксонов рангом вида и выше. Наиболее обычны были следующие виды двукрылых: Chironomidae (*Pseudamesa* gr. *nivosa*, *P. branickii*, *Chaetocladus* spp.), Tipuloidea (*Tipula lateralis*, *Tipula luna*, *Dicranota bimaculata*, *Pedicia straminea*). В связи с тем, что ручей Винный ключ впадает в пойменное озеро, он оказывается доступным для проникновения элементов волжской фауны. Например, на протяжении всего течения ручья здесь обычны бокоплавы *Gammarus lacustris*, определяющие до 30% величин обилия ($0,8 \pm 0,3$ тысяч экз./м², $4,8 \pm 1,8$ г/м²). Таким же обычным элементом в составе

Таблица 6.4.1. Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье Винный ключ

Год		Верхнее течение Камни, графий	Нижнее течение Песок, заиленный песок	Кф% _ч
2008	Д	<i>Pseudamesa</i> gr. <i>nivosa</i> , <i>Gammarus lacustris</i> , <i>Tipula</i> (<i>Yamatotipula</i>) sp.		68±10
	N	5,2±0,9	3,2±1,6	
	B	90±25	22±13	
	P	457±127	143±64	
2009	Д	<i>Pseudamesa</i> gr. <i>nivosa</i> , <i>Gammarus lacustris</i> , <i>Pedicia</i> <i>straminea</i> , <i>Prodiamesa olivacea</i> , <i>Radix balthica</i>	<i>Lymnaea</i> spp., <i>Radix</i> spp., <i>Pseudamesa</i> gr. <i>nivosa</i>	56±4
	N	2,6±0,6	1,6±0,6	
	B	12±5	57±33	
	P	69±28	369±102	
2011	Д	<i>Gammarus lacustris</i> , <i>Tipula</i> spp., <i>Dicranota bimaculata</i> , <i>Chaetocladius</i> spp., <i>Satchelliella</i> <i>canescens</i>	<i>Tipula</i> spp., <i>Prodiamesa olivacea</i> , <i>Tanytarsus verralli</i> ,	48±11
	N	2,5±0,3	1,9±1,0	
	B	35±10	17±4	
	P	256±76	214±50	

Прим.: Д – доминанты, N – численность тысяч экз./м², B – биомасса г/м², P – суммарная продукция г/м²год⁻¹

макрозообентоса этого ручья (нижнее течение) были прудовики *Radix labiata* и *Radix balthica*, суммарная доля которых в отдельных сборах достигала 30% по численности (230±54 экз./м²) и 60% по биомассе (48,3±23,6 г/м²). Тем не менее, следует отметить, что в сборах 2011 года снижается доля *Pseudamesa* gr. *nivosa* и *Chaetocladius* spp. и возрастает доля *Prodiamesa olivacea* и *Tanytarsus verralli* (Таблица 6.4.1). Таким образом, в 2011 году состав доминирующих форм в нижнем течении ручья был более характерным для сообществ нарушенных местообитаний с доминированием *Prodiamesa olivacea*. Однако доля кренофильных форм, индекс Балушкиной (Kch=0,36-0,87) и индекс сапробности (S=1,5-1,8) достоверно не отличались в течение всего периода исследования (Рисунок Е.3). Основными функционально-трофическими группами в ручье являлись собиратели, на долю которых приходилось около 40%; приблизительно в равных пропорциях представлены измельчители, соскребатели и хищники (Рисунок Е.4). Трофическая структура сообщества достаточно сходна

на протяжении всего периода исследования. Суммарные показатели продукции в течение всего периода наблюдения варьировали в пределах от 100 до 450 г/м²год⁻¹ и достоверно не отличались.

6.5 Сукцессионные процессы в сообществах макрозообентоса родниковых ручьев: обобщение и обсуждение

Вопрос сукцессии сообществ является одним из наиболее обсуждаемых вопросов в экологических исследованиях. При этом трактовка этого термина может несколько варьировать в разных работах в зависимости типа исследуемого объекта и периода изменений. «При расширенном толковании сукцессии к ней часто относят самые разнообразные экологические процессы, которые связаны с любыми изменениями в составе сообществ, происходящими после внешнего воздействия в данной географической точке» [Зинченко и др., 2011]. С. Фишер указывает, что сукцессионные процессы в водотоках могут быть двух типов – специфичные для каждого биотопа связанные временным градиентом и связанные с продольным градиентом [Fisher, 1983]. Согласно концепции речного континуума [Vannote et al., 1980], сообщества водотоков имеют стабильную структуру с точки зрения распределения и соотношения основных трофических групп в пространстве и времени. Таким образом, исходя из концепции, предполагается, что смена доминирующего вида не является сукцессией, поскольку часть видов остается прежними, а доминанты выполняют одну и ту же экологическую функцию, направленное на достижение максимального КПД во времени и пространстве. С другой стороны концепция динамики пятен, предложенная Таунсендом [Townsend, 1989] указывает на тот факт, что сообщества находятся на определенной стадии сукцессии и разные стадии сукцессии распределены в пространстве случайным образом. Каждое из пятен сообществ или «рефугиумов» являются источником видов для водотока в целом, поскольку виды могут из него расселяться в связи с изменившимися условиями среды или во время дрефта [Богатов, 1995]. Однако, только синтез этих двух концепций наиболее полно позволяет описать процессы, происходящие в текущих водах [Богатов, 1995]. Таким образом, мы принимаем отсутствие существенных изменений в сообществе с трофической точки зрения, но принимаем закономерное изменение видового состава с течением времени под воздействием биотических и абиотических факторов [Одум, 1975]. «Вместе с тем, решая проблемы, связанные с вопросами изучения сложного процесса биотической изменчивости в реках под воздействием комплекса факторов, можно констатировать, что любая попытка применения

концепций сукцессионных изменений является, скажем так, наименее рискованной, поскольку иных детально проработанных теорий для проточных экосистем просто нет» [Зинченко и др., 2011].

Многие работы посвящены многолетней динамике макрозообентоса были проведены на озерах (оз. Красное в центральной части Карельского перешейка, оз. Плещеево в Ярославской области, оз. Глубокое в Московской области, оз. Нарочь в Белоруссии), водохранилищах, а также малых и средних реках [Fisher et al., 1982; Webster et al., 1985; Алимов, 2008; Жукова, 2008; Скальская, 2002; Скальская, 2012; Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном), 1980; Экосистема озера Плещеево, 1989; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. В значительной мере это связано большим хозяйственным значением этих объектов, и как следствие проблемами их загрязнения. В тоже время аналогичных работ проведенных на родниках и родниковых ручьях таких исследований практически не проводилось. Так нам удалось найти лишь несколько, где бы наблюдения за объектами охватывали период времени более трех лет [Eggers, 2000; Erman, 2002; Gerecke et al., 2011].

Так в работе Н. Эрман [Erman, 2002] что динамика сообществ была разнонаправлена в различных родниковых ручьях в течение двадцати лет наблюдений, и каждый ручей «обладает своей индивидуальностью». Малый размер родниковых ручьев отнюдь не говорит об их нестабильности, и как было показано в наблюдениях Н. Эрман, некоторые сообщества из наиболее маленьких родников оказываются более стабильными, чем в более крупных родниках с течением времени. Однако данный автор не приводит конкретных списков доминирующих видов сменивших друг друга [Erman, 2002].

Макрозообентос родниковых ручьев на территории города Жигулевска оказался более подвержен межгодовым изменениям, чем макрозообентос родников национального парка. Отмеченные изменения были связаны не только с трансформацией среды за счет внешних воздействий (образование нового биотопа в результате размыва строительных материалов, засуха, загрязнение сточными водами), но и с внутренними процессами (изменение содержания органического вещества в грунте, расселение видов). В пределах одного ручья на разных субстратах межгодовые изменения могут иметь различный характер, что позволяет рассматривать их в рамках различных сукцессионных рядов. Далее будет проведено обсуждение для каждого из вариантов изменения сообществ ручьев.

Антропогенное воздействие и восстановительная сукцессия

Антропогенное воздействие на родники рассматривается в монографии посвященной родникам Новой Зеландии [Scarsbrook, Barquin, Gray, 2007]. Родники, как экотоны, интегрируют в себе процессы, происходящие в подземных, поверхностных водах и наземных экосистемах. Этот факт делает их уязвимыми от направленной и не направленной деятельности человека. Постоянство характеристик водной среды – это ключевой фактор, влияющий на число кренобионтных видов, эндемизм и биоразнообразие в родниковых местообитаниях [Danks, Williams, 1991; Scarsbrook, Barquin, Gray, 2007]. Авторы монографии выделяют ряд основных воздействий влияющих на состояние родников и родниковых ручьев:

- 1) Изъятие артезианских вод на горнодобывающие и хозяйственные нужды, что приводит к уменьшению дебета родников и усыханию;
- 2) Загрязнение поступающие в подземные воды из-за плохого состояния трубопроводов или направленной утилизации стоков под землю без соответствующей очистки (использование естественных карстовых воронок для нужд ливневой канализации).
- 3) Загрязнение, поступающее с водосбора, например нефтепродукты
- 4) Поступление избытка биогенных элементов в условиях сельского хозяйства
- 5) Сброс бытового мусора в русла родниковых ручьев
- 6) Появление видов-вселенцев

Таким образом, структура сообществ макрозообентоса родников отражает экологическое состояние не только поверхностных, но и подземных вод. При негативных воздействиях со стороны человека первую очередь подвергаются исчезновению собственно родниковые виды. Далее все идет по общей схеме характерной для малых рек [Дядичко, 2009; Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды, 2007]. Так малая проточность отдельных зарегулированных рек или их участков при интенсивном антропогенном воздействии сопровождается значительными изменениями в составе донных сообществ, которые в общем виде заключаются в выпадении организмов реофильного комплекса с заменой его на лимно-пелофильную фауну, что в полной мере относится к состоянию хириноmidного комплекса лотических систем [Жадин, Герд, 1961; Зинченко и др., 2011; Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997]. В результате, нивелируются зональные особенности гидросистем, изменяются биоиндикационные свойства гидробионтов, появляется необходимость в проведении мониторинговых исследований в условиях специфических антропогенных воздействий и трансформации речной системы [Зинченко, 2002]. Таким образом родниковые сообщества в условиях антропогенной нагрузки оказываются в подавленном состоянии по сравнению с

сообществами формируемых в аналогичных гидрологических условиях, но при меньшей нагрузке и могут быть заменены на сообщества характерные для загрязненных вод в целом вне зависимости от типа водоема, например с доминированием *Tubifex* и *Chironomus*.

Процесс самоочищения ручья описан в работе Ф. Эггера [Eggers, 2000], в которой рассматривается восстановление состава макробеспозвоночных родникового ручья в течение пяти лет с момента загрязнения нефтепродуктами в результате аварии 1986 года, как фон используются сборы, сделанные за год до аварии. Так, летом 1987 года видовой состав ручья был наиболее бедным – всего 9 видов, из которых 5 – малощетинковые черви. Но уже к осени видовой состав увеличился вдвое за счет появления разнообразных личинок двукрылых. Еще через два года видовой состав возвращается к тому состоянию, которое наблюдалось в 1985 году. Кроме того, появляется некоторое количество новых видов, среди которых – Chironomidae *Macropelopia* spp., относимая Л. Феррингтоном к списку кренофилов [Ferrington, 1998]. Так же активно развиваются другие представители этого семейства (*Procladius* spp., *Orthocladus* spp., *Conchopelopia* spp., *Procladius* spp.), из представителей иных систематических групп – бокоплав *Gammarus pulex* и хищная пиявка *E. octoculata*. Сроки (2-3 года) и направление (дезэтрофирование) сукцессии сходны с полученными нами результатами для родниковых ручьев г. Жигулёвска (станции РЖД, РПЖ2, РР).

Многими авторами отмечается, что насекомые оказывают значительное влияние на среду по средствам выноса органического вещества через границу «вода-воздух», при этом только 2% вынесенного органического вещества возвращается в водоем, а остальное уходит по пищевым цепям в наземные экосистемы [Jackson, Fisher, 1986; Wallace, Eggert, 2009; Демина, 2013]. Имаго насекомых при вылете могут выносить от 24-30% от годовой продукции, и значительную роль этом процессе играют крупные организмы и/или организмы, имеющие несколько поколений в год [Jackson, Fisher, 1986; Stutzner, Resh, 1993]. Если мы применим это утверждение к нашим данным, то окажется что при доминировании личинок рода *Chironomus*, когда годовая продукция макрозообентоса достигает 3309 ± 827 г/м²год-1 (Таблица 6.1.1), вынос органического вещества составил от 800 до 1200 г/м². Этим отчасти можно объяснить снижение содержание органического в-ва в 2 раза, которое от было отмечено на следующий после доминирования *Chironomus*. Здесь также можно провести аналогию с доминированием в бентосе, а затем массовым вылетом личинок Chironominae (*Glyptotendipes glaucus*, *Parachironomus arcuatus*), отмечаемые в первые годы после формирования водохранилищ [Голубков, 2000; Жадин, 1950; Скальская, 2002; Скальская, 2012]. Дальнейшее развитие сообщества связано с появлением и постепенным увеличением доли в зообентосе относительно крупных моновольтинных и семивольтинных видов насекомых отрядов Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera и других крупных форм макрозообентоса, таких как *Bivalvia*, *Gastropoda*,

Isopoda, Amphipoda, а также беспозвоночных хищников – Odonata, Megaloptera, Plecoptera [Голубков, 2000]. На поздних стадиях развития донного сообщества доминируют отдельные популяции хищного или всеядного зообентоса (например, *Gammarus pulex*) [Голубков, 2000].

На основе собранных данных, как при многолетних, так и однократных наблюдениях, а также литературных может быть предложены следующие стадии сукцессии, которые могут быть отмечены в родниковых ручьях:

Ранние стадии:

1) На стадии «*T. tubifex* + *Limnodrilus* spp.» до трети биомассы могут формировать моллюски родов *Lymnaea* или *Physa*. Немногочисленные хищники чаще всего представлены эврибионтными пиявками *Dina lineata* и *Helobdella stagnalis*. Кренофильные формы отсутствуют или представлены единичными особями с низкой встречаемостью.

2) Для стадии «*Chironomus* spp.» характерны самые высокие величины обилия (до 600 г/м²). Хищники представлены теми же формами, что и на предыдущей стадии. Регулярно встречаются моллюски родов *Lymnaea*, *Radix* или *Physa*, но их вклад в структуру сообщества незначителен. Кренофильные формы отсутствуют или представлены единичными особями с низкой встречаемостью.

Средние стадии:

3) На стадии «*Chironomus* spp. + *Prodiamesa olivacea*» численность и биомасса претерпевают порядковое снижение по сравнению с предыдущей стадией. Доля *Chironomus* spp. снижается, к группе доминантов добавляются оксифильные *Prodiamesa olivacea* и кренофильные *Macropelopia nebulosa*. Возрастает роль хищного макрозообентоса. Кренофильные формы составляют не более 10% по численности.

4) На стадии «*Prodiamesa olivacea*» среди субдоминантов появляются кренофильные личинки комаров долгоножек рода *Tipula* и двустворчатые моллюски *Pisidium personatum*. Кренофильные формы составляют около 20% по численности.

5) На стадии «*Prodiamesa olivacea* + *Pseudamesa* гр. *nivosa*» регулярно присутствуют немногочисленные оксифильные организмы: *Dicranota bimaculata*, *Baetis* spp., личинки ручейников семейства *Limnephilidae*, отсутствующие на предыдущих стадиях. Кренофильные формы составляют около 20–40% по численности.

Поздняя стадия:

6) Стадия «*Pseudodamesa* spp.». В качестве ко-доминантов чаще всего встречаются *Chaetocladus* spp., *Dicranota bimaculata*, *Nemoura cinerea*, *Plectrocnemia conspersa*. Сообщество формируется в условиях слабой и умеренной антропогенной нагрузки. Преобладают типично родниковые беспозвоночные – доля кренофилов по численности составляет 50% и более.

Обратный процесс в ручьях может протекать значительно быстрее: так, переход к сообществу с доминированием крупных личинок рода *Chironomus* происходит всего за полгода, тогда как более крупным экосистемам для этого требуется порядка пяти лет [Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном), 1980]. Сходную смену сообществ отмечала Л. Головатюк при изучении влияния антропогенной нагрузки на малые реки Самарской области: «При всех видах антропогенного воздействия уменьшается численность сестонофагов+детритофагов-фильтраторов. Отмечено снижение численности хищных животных (*Prodiamesa*, *Procladius*) в отношении с мирными при зарегулировании, эвтрофировании и, особенно, при токсификации» [Головатюк, 2005].

В условиях низкой и умеренной антропогенной нагрузки основными факторами определяющими структуру родниковых сообществ является – тип субстрата, расход воды, скорость течения [Barquín, Death, 2006; Dumnicka, Galas, Koperski, 2007; Ивановский, 2010]. В качестве не регулярных факторов определяющих состав сообществ А.А. Ивановский указывает вспышки численности отдельных видов, успешность заселения отдельных родников видами с низкой вагильностью, влияние соседних родников, влияние размера родникового массива, сезонность, влияние абсолютных размеров родника, влияние окрестных неродниковых водоёмов. Можно предположить, что те же факторы будут определять варианты межгодовой динамики.

Пересыхание водотоков

Пересыхание водоема – одна из основных причин смены сообществ в малых водных объектах. Согласно литературным данным [Williams, 2006] при уменьшении количества воды во временных водоемах их биота становится более сходна наземной, характерной для увлажненной лесной подстилки (многоножки *Myriapoda*, равноногие раки сем. *Oniscidea* и т.д.). В тоже время снижение содержания воды в донном субстрате дает возможность для проникновения туда типичных обитателей почвы, таких как крупные малощетинковые черви сем. *Lumbricidae* и *Lumbriculidae* [Williams, 2006; Барышев, 2008]. Таким образом, изменение в структуре сообщества, произошедшие в ручьях Яблоневого и у Чилигиной горы, вполне сходны с таковыми, наблюдаемыми при пересыхании водоемов и водотоков, указанных для других регионов. В случае, если пересыхания носят периодический характер, то этот фактор, как и воздействие хищников будет задерживать развитие сообщество макрозообентоса на начальных стадиях сукцессии [Ludlam, Magoulick, 2010; Williams, 2006].

Динамика пятен в родниковых ручьях

Межгодовые изменения структуры сообществ могут носить разнонаправленный характер на разных субстратах в пределах одного водотока [Fisher, 1983; Pringle et al., 1988]. Изучение сукцессий в проточных водах связаны с двумя трудно разрешимыми

проблемами: неравномерным характером пространственного распределения гидробионтов и временными циклами [Зинченко и др., 2011]. Расселение *Chaetocladius* gr. *piger* в ручье по ул. Морквашинской наиболее наглядно иллюстрирует концепция динамики пятен К. Таунсенда [Townsend, 1989], согласно которой различные сукцессионные стадии могут быть разнесены не столько во времени, сколько в пространстве. Неоднородность среды позволяет формироваться «пятнам» сообществ, каждое из которых находится на определенной стадии сукцессии и представляет собой «рефугиумы» для части популяции. Распространение видов из «рефугиума» может проходить как входе внешнего воздействия (например, паводка), так и за счет самостоятельного расселения вида с широкими экологическими потенциями.

В ручье по ул. Морквашинской, когда сообщество с доминированием *Chaetocladius* gr. *piger* за время года наблюдений осваивает все местообитания, начиная от ила в наиболее глубоководном месте со скоростями течения 0,05 м/с заканчивая новообразовавшимся биотопом с гравийным субстратом и максимальными скоростями течения до 0,45 м/с. В первом случае со-доминантами являются личинки стрекозы *Orthetrum cancellatum*, а во втором малощетинковые черви *Eiseniella tetraedra*. В другие годы в рамках этого же ручья наблюдается расселение моллюсков родов *Physa* и *Radix*. Такое расселение вида вполне согласуется с теорией динамики пятен. Как было показано Ивановским [Ивановский, 2006; Ивановский, 2008] на примере родников на тер. Голицынского лесопарка (Пензенская область) с низким расходом воды единственное типовое сообщество охватывает, за счёт разных сочетаний ко-доминантов ([*Euglesa* sp. – *P. nigricornis*] — [*P. nigricornis* – *Nemouridae*] — [*Dicranota bimaculata* – *P. nigricornis* – *Prodiamesa olivacea*] — [*P. nigricornis* – *Baetis rhodani*]), все доступные микробиотопы в пределах одного родникового местообитания.

Общая характеристика межгодовых изменений состава макрозообентоса родниковых ручьев на территории г. Жигулевска и его окрестностей

Рассмотрение многолетней динамики структуры макрозообентоса на территории г. Жигулевска и его окрестностей показало не однотонность в прохождении межгодовых

изменений. При этом наблюдали как асинхронность в изменении состава доминантов не только между ручьями, но и на разных субстратах внутри одно ручья. Все рассмотренные изменения структуры сообществ могут быть уложены в общую схему (Рисунок 6.5.1), 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.

На территории города наиболее высокая доля кренофильных форм по численности была отмечена в ручьях во время доминирования *Chaetocladius piger*, *Prodiamesa olivacea* *Macropelopia nebulosa*. Сообщество с доминированием *Pseudodiamesa nivosa* практически не встречалось на территории города, но на протяжении 2 лет формировалось в ручье на территории национального парка. Сообщество *Prodiamesa olivacea* является одним из наиболее распространенных сообществ в родниках и родниковых ручьях на территории города Жигулевска и его окрестностях. Это может формироваться уже через 2-3 года после дополнительного органического воздействия на родниковые ручьи (прорыв канализации) и может формироваться на одних и тех же участках родниковых ручьев в течение нескольких лет подряд. Среди сообществ нарушенных местообитаний для сообщества отмечена наиболее высокая биомасса кренофильных форм. Сам доминант сложно трактовать как кренофила, поскольку его индивидуальный индекс сапробности составляет 2,5-2,7 [Головатюк, Зинченко, Шитиков В.К., 2008; Трофимова, 2010], хотя этот вид регулярно заселяет родниковые местообитания в условиях, как низкой, так и высокой антропогенной нагрузки и ряде работ упоминается как типичный представитель макрозообентоса в родниках [Lencioni, Marziali, Rossaro, 2012; Lindegaard, 1995; Thienemann, 1926; Ивановский, 2010b; Островская, 2009; Паньков, Крашенинников, 2012]. Сообщества с доминированием этого вида могут предшествовать как сообщества с доминированием *Chironomus* spp., так и сообщества с доминированием *Physa acuta* – *Orthetrum cancellatum* – *Procladius* spp. – *Micropsectra fallax*, на их месте формироваться как сообщества с доминированием *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*, так и *Chaetocladius piger*. Таким образом, сообщество *Prodiamesa olivacea* с различными кодоминантами может быть охарактеризовано как «наиболее родниковое» в условиях высокой антропогенной нагрузки.

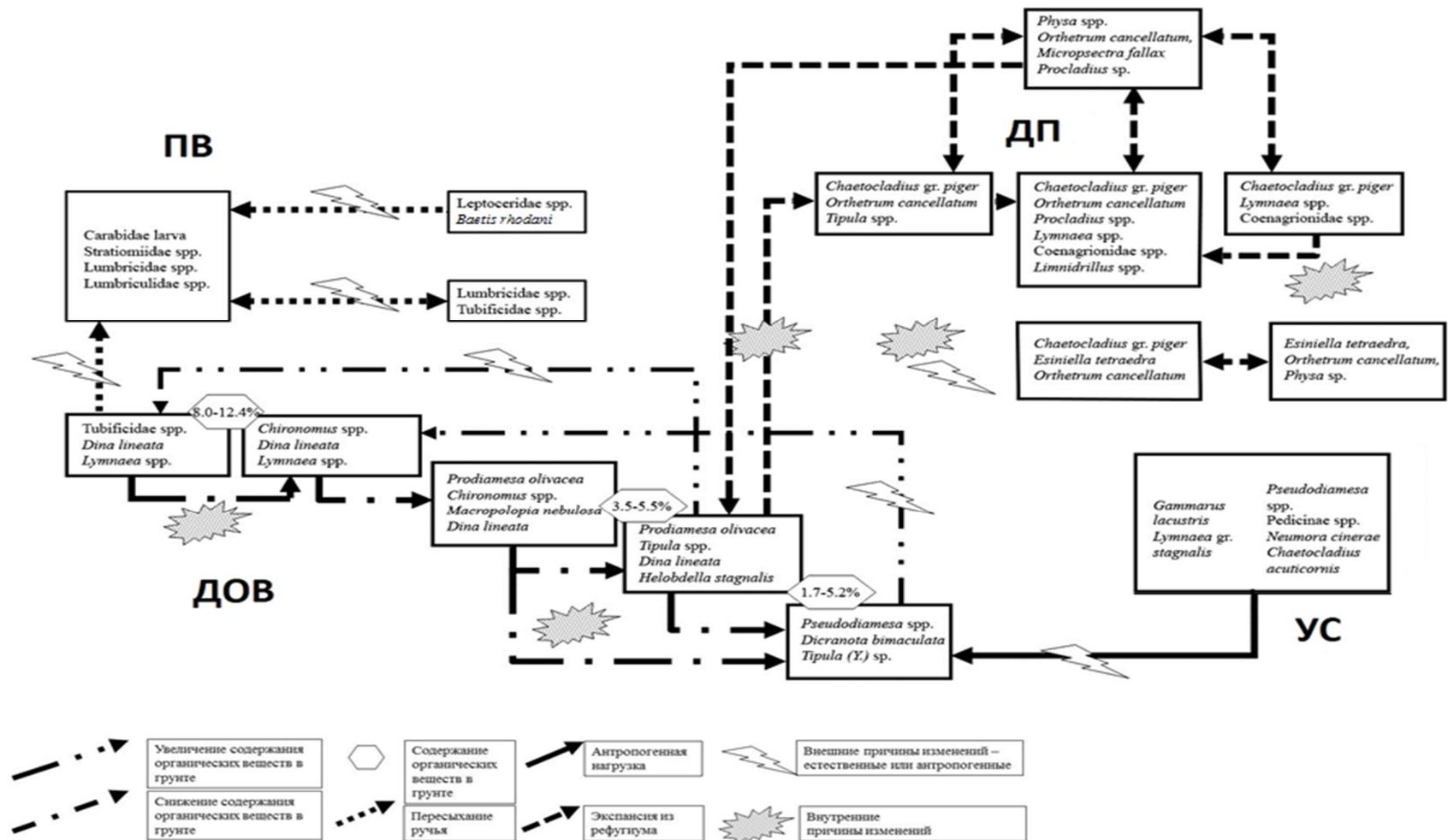


Рисунок 6.5.1 Общая схема межгодовых изменений в родниковых ручьях г. Жигулевска и его окрестностях

ГЛАВА 7. НОВЫЕ ВИДЫ ИНДИКАТОРЫ САПРОБНОСТИ ДЛЯ БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

7.1 Расчет индивидуальных сапробных характеристик для видов макрозообентоса

Оценка экологического состояния поверхностных вод является одной из актуальных проблем современной гидробиологии. К настоящему времени разработаны различные методы для решения этого вопроса, с использованием как качественных, так и количественных характеристик отдельных таксоценозов и водных сообществ в целом [Семенченко, Сущеня, Остапеня, 2004; Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]. Однако, по мнению ряда авторов, организмы макрозообентоса служат наиболее удобным, надежным и информативным индикатором состояния водной среды и антропогенного влияния на нее [Щербина, 2010; Основы геоэкологии, биоиндикации, биотестирования водных экосистем., 2004]. При этом в разных странах набор основных индексов оценки качества вод по донным беспозвоночным, регламентированных законодательно, для этой цели варьирует [AQEM Consortium, 2002; Семенченко, Сущеня, Остапеня, 2004]. Тем не менее, система Кольвитца-Марссона остается общим знаменателем для многих методов, разработанных во второй половине XX века [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]. Поэтому индекс сапробности Пантле-Букк, разработанный на ее основе, является одним из обязательных при проведении мониторинговых работ на водоемах во многих странах. Наиболее часто применяется модификация, разработанная Сладечком с соавторами [Sladecsek, 1973]. В работе Сладечека приведены сапробные валентности более чем для 2000 организмов, из которых только 254 относятся к донным макробеспозвоночным. Но при расчете этого показателя возникают две основные трудности: 1) требуется определение организмов до видового уровня, 2) известные списки видов индикаторов включают, в основном, западно-европейские виды, доля которых в пробах на территории Европейской части России в среднем ниже 30% [Чертопруд, 2002b; Чертопруд, 2007]. В 2002 году М.В. Чертопрудом была разработана модификация системы Пантле-Букк, позволяющая работать с организмами на уровне семейства. Но этот метод отчасти остается дискуссионным, поскольку отличия сапробных валентностей внутри семейства могут варьировать от олиго-сапробных до α -мезо- и полисапробных значений. Поэтому многие исследователи придерживаются «классического» метода расчета индекса сапробности. По данным Google Scholar, на 04.02.2014 г., за период с 2002 по 2014 годы было найдено 168 работ, в которых был применен

«классический» вариант индекса, и только 18 работ, где индекс сапробности был рассчитан в модификации М.В. Чертопруда. Тем не менее, индекс, предложенный Михаилом Витальевичем, оказывается весьма удобен, если в пробах отсутствуют виды, для которых уже известны сапробные валентности, или при проведении практики по гидробиологии для непрофильных студентов или учащихся средней школы. В последнее время списки индикаторных организмов были существенно расширены, в основном за счет создания региональных списков для различных стран Евросоюза. Сегодня список индикаторных видов донных беспозвоночных западной Европы включает более 1000 видов [AQEM Consortium, 2002; Трофимова, 2010]. Для восточной Европы и других регионов России этот список пригоден лишь отчасти, как было сказано выше. Поэтому особенно следует отметить работы Т.А. Трофимовой и Е.А. Новиковой [Трофимова, 2010; Трофимова, Новикова, 2011] и Г.Х. Щербины [Щербина, 2010], где суммарно рассчитаны сапробные валентности для более 400 видов макрозообентоса (причем около 50% из них приходится на долю двукрылых), встречающихся в водоемах Северо-Запада России. Поиск новых видов-индикаторов сапробности и расчет региональных показателей остается по-прежнему актуальным.

По уже известным видам-индикаторам по методике Зелинки-Марвана в модификации Сладечека вычисляли индексы сапробности этих проб. Пробы, где число индикаторных видов было меньше или равно 4, изымались из дальнейшего анализа. Для тех проб, где не было возможности применить данные из списка Сладечека, рассчитывали индекс сапробности в модификации М.В. Чертопруда. Таким образом, расчет сапробных валентностей производили по материалам 729 проб. Сапробные характеристики потенциально новых индикаторных видов вычислялись по формуле, предложенной П.Я. Цимдиным [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003]. Из 447 таксонов, найденных в ходе исследования, сапробные валентности в классической модификации индекса были известны для 139, а в модификации М.В. Чертопруда – для 279. Из тех видов, для которых не были известны сапробные характеристики, были выбраны 133, отвечающие следующим критериям: высокая встречаемость в разных пробах, предпочтение видом определенных зон сапробности, относительно легкое определение до вида (Таблица F.1). Из 729 проб, использованных для расчета сапробных валентностей макробеспозвоночных к ксеносапробной зоне, относилось 18, к олигосапробной зоне – 127, к β -мезосапробной – 254, к α -мезосапробной – 242, к полисапробной – 86. Из всех 133 новых видов индикаторов к олигосапробной относятся – 45 видов, к β -мезосапробам – 80, к α -мезосапробам – 10. Наиболее широкий разброс индикаторных валентностей был отмечен для Diptera – от 1 до 3,05 (Таблица 7.1.1), для других отрядов разброс был ниже.

Рассчитанные индивидуальные индексы сапробности позволили оценить сапробные характеристики 10 проб, где виды индикаторы отсутствовали или были представлены 1 видом,

а также уточнить положения 39 проб, которые имели пограничное положение «олиго- β -мезосапробная зона», « β - α -мезосапробная зона», « α -полисапробная зона» (Таблица 7.1.2). Таким образом, удалось уточнить сапробные характеристики 49 проб. Сапробные характеристики остальных проб не претерпели изменений.

Таблица 7.1.1. Разброс индивидуальных индексов сапробности у новых видов индикаторов, принадлежащим к разным таксономическим группам

	Число видов	Минимальное значение индекса из рассчитанных	Максимальное значение индекса из рассчитанных
Oligochaeta	1	1,0	
Arhynchobdellida	1	2,7	
Pulmonata	1	2,2	
Ephemeroptera	3	1,2	
Odonata	6	2,0	3,0
Hemiptera	1	2,0	
Coleoptera	26	1,0	2,2
Trichoptera	16	1,0	2,0
Lepidoptera	3	1,4	2,0
Diptera	77	1,0	3,1

Таблица 7.1.2. Число проб, перешедших из одной сапробной зоны в другую при добавлении новых видов индикаторов

Изменение	Число проб
Виды индикаторы отсутствовали ранее	10
Олигосапробная \rightarrow β -мезосапробная	12
Олигосапробная \rightarrow α -мезосапробная	2
β -мезосапробная \rightarrow α -мезосапробная	18
α -мезосапробная \rightarrow полисапробная	7

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основу диссертации легли сборы макрозообентоса, проведенные в период с 2006 по 2012 годы в Бассейне Средней Волги. Родниковые ручьи имеют более широкое распространение в исследуемом регионе, по сравнению с другими типами родников – родниковыми лужами и родниковыми топиями. Это факт, а так же то обстоятельство, что родниковые ручьи могут обладать большим разнообразием биотопов, послужили причиной их преобладания среди изучаемых водных объектов. Всего исследовано 53 водных объекта, из них реокренов – 42, лимнокренов – 5, гелокренов – 6. Родники и родниковые ручьи для исследования мы выбирали таким образом, чтобы максимально охватить условия антропогенного воздействия. Антропогенную нагрузку на ручьи классифицировали согласно их расположению: 1) высокая (ручей расположен близ трассы, вдоль улицы на территории города); 2) умеренная (расположен на территории курорта, поселка, поля); 3) низкая (ручей расположен на особо охраняемой территории). Большинство исследованных водных объектов характеризуется невысокими скоростями течения (ниже 0,3 м/с) и расходом воды ниже 15 л/с, что способствует накоплению мягких грунтов. Среднегодовые температуры в родниках варьируют в зависимости от питающего их водоносного пласта от +7 до +14°C. Общий объем собранного материала составляет 907 проб, из них – 854 количественных.

Суммарный таксономический состав макрозообентоса родников и родниковых ручьев бассейна Средней Волги можно охарактеризовать как достаточно разнообразный. В ходе исследования отмечены 447 таксонов ранга вида и выше, что близко к 20-25% от известного для бассейна Волги числа видов водных беспозвоночных, по различным оценкам. Число видов на пробу составляет от 3 до 35, но чаще всего – от 8 до 13. При многолетних наблюдениях суммарное число видов, найденных в одном родниковом ручье, обычно может составлять от 90 до 120, что сопоставимо с таковым указанным для малых рек региона. Максимальное число видов отмечено для следующих таксонов: Diptera – 230, Coleoptera – 61, Trichoptera – 36, Oligochaeta – 22, Gastropoda – 20. Наибольшим разнообразием характеризуется семейство Chironomidae – 107 видов, 35 из которых впервые отмечены для региона; представлены кренофильными и холодноводными формами. Однако распределение основных подсемейств характерно больше для водотоков с замедленным течением (Chironomidae – 42,0%, Orthoclaadiinae – 29,1%, Tanypodinae – 19,6%, Diamesinae – 6,5%, Prodiamesinae – 2,8%), чем для родников, где на долю Orthoclaadiinae может приходиться до 70%. Поскольку большинство исследованных водных объектов характеризуется невысокими скоростями течения (ниже 0,25–

0,30 м/с), этот факт способствует тому, что в общем видовом списке лимнофильные, лимно-реофильные и кренофильные формы представлены в пропорции 1:1:1. При этом доля каждой группы от общей численности составляет около 20%, вклад реофильных форм и убиквистов составляет 8% и 13% соответственно.

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 доминатов. Сходные варианты сообществ могут формироваться в ручьях, географически удаленных друг от друга. При этом состав субдоминантов оказывается более стабилен на родовом уровне, чем на видовом, поскольку одни виды могут заменяться другими, входящими в ту же функционально-трофическую группу. При этом виды, являющиеся доминатами в одних сообществах, часто оказываются в составе субдоминантов в других. Таким образом, по составу доминирующих форм макрозообентоса было выявлено 15 наиболее распространенных сообществ, которые можно объединить в 4 группы в зависимости условий формирования:

1) Кренофильные сообщества, сходные с которыми известны для реокренов и гелокренов других регионов. Специфических сообществ, приуроченных к лимнокренам, по имеющимся данным выделить не удалось. Преимущественно (в 70% случаев) они формируются в ручьях в условиях низкой и умеренной антропогенной нагрузки при расходе воды от 0 до 100 л/с, но более обычны при до 10 л/с. Основу величин обилия формируют кренофильные и оксифильные формы, среди которых наибольшей встречаемостью обладают: *Pseudodiamesa* gr. *nivosa*, *Pseudodiamesa* gr. *branickii*, *Dicranota bimaculata*, *Prodiamesa olivacea*, *Chaetocladius* gr. *piger*, *Chaetocladius* 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 для большинства сообществ близка к 50%, по биомассе варьирует от 25 до 100% и в среднем составляет $38 \pm 3\%$. 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 тысяч экз./м², но в среднем близка к 2 тысячам экз./м². Биомасса макрозообентоса в 70% случаев оказывается в диапазоне от 10 до 35 г/м² и в среднем составляет 29 ± 3 г/м², что соответствует эвтрофным водоемам по классификации С.П. Китаева. Межгодовые изменения состава доминирующих форм имеют слабовыраженный характер. Основными функционально-трофическими группами в кренофильных сообществах являются собиратели (продукция которых достигает 85 ± 25 г/м²год⁻¹), хищники (43 ± 6 г/м²год⁻¹), измельчители (26 ± 4 г/м²год⁻¹) и соскребатели (28 ± 10 г/м²год⁻¹). Вторичная продукция кренофильных сообществ варьирует в пределах от 15 ± 13 до 223 ± 68 г/м²год⁻¹. Таким образом,

P/B-коэффициент сообщества составляет $4,2 \pm 0,6$. Соотношение функционально-трофических групп и продукционные характеристики являются вполне обычными для водных объектов такого типа из других регионов.

2) Лимно-реофильные и реофильные сообщества формируются при скоростях течения выше 0,14 м/с и расходе воды от 2 до 326 л/с. По своему составу они близки к сообществам малых рек, формируемых при сходных условиях. Основу сообщества формируют оксифильные формы и формы, индифферентные к скорости течения. Наибольший вклад в формирование структуры сообществ внесли *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 $1,3 \pm 0,6$ тысяч экз./м² и 18 ± 6 г/м². Наибольший вклад в продукцию вносят хищники (44 ± 19 г/м²год⁻¹) и собиратели (27 ± 14 г/м²год⁻¹). Вторичная продукция сообществ составляет 109 ± 38 г/м²год⁻¹, а P/B-коэффициент равен $2,8 \pm 0,6$.

3) Сообщества нарушенных местообитаний не являются специфическими для родниковых ручьев и могут формироваться в водоемах различного типа, преимущественно в условиях сильной антропогенной нагрузки. Величины обилия преимущественно формируются видами с широкой экологической валентностью: *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Chironomus* spp., *Radix* spp., *Psecrotanypus varius*, *Helobdella stagnalis*, *Dina lineata*, при этом из оксифильных и кренофильных форм могут быть обычны *Prodiamesa olivacea*, *Macropelopia nebulosa*, *P. personatum*. В пределах этой группы можно выделить в подгруппы сообщества, характерные для α -мезосапробной зоны (доля кренофильных форм обычно не превышает 5%) и β -мезосапробной зоны (доля кренофильных форм – $12 \pm 5\%$). При этом в разные годы они могут формироваться последовательно на одних и тех же биотопах. Показатели обилия варьируют в широких пределах от 0,3 до 120 тысяч экз./м², а биомасса – от 2 до 1000 г, при этом средние значения составляют $8,0 \pm 1,2$ тысяч экз./м² и 27 ± 4 г/м². Основными функционально-трофическими группами в сообществах нарушенных местообитаний являются собиратели (151 ± 35 г/м²год⁻¹), хищники (43 ± 11 г/м²год⁻¹) и фильтраторы (54 ± 20 г/м²год⁻¹). Вторичная продукция сообществ нарушенных местообитаний варьирует в пределах от 14 ± 13 до 596 ± 275 г/м²год⁻¹. P/B-коэффициент сообщества составляет $6,5 \pm 0,7$. Соотношение функционально-трофических групп характерно для водоемов с мягкими грунтами и замедленным течением.

4) Сообщества сероводородных источников были сформированы формами, толерантными к низкому содержанию кислорода в воде – *Stratiomys longicornis*, *Eristalinus* sp., *Eristalis* sp., *Helophilus pendulus*, *Dichaeta caudate*. Условия формирования сообщества по

результатам оценки абиотических показателей могут быть отнесены к эузапробной зоне, что подтверждается отсутствием не только кренофильных форм, но даже типично пресноводных. Данное сообщество макрозообентоса характеризуется очень низкой численностью – $0,3 \pm 0,1$ тысяч экз./м², при этом показатели биомассы (38 ± 16 г/м²) и продукции (209 ± 147 г/м²год⁻¹) сопоставимы с данными из других родниковыми источниками. Основными функционально-трофическими группами в сообществе являются собиратели и хищники. P/B-коэффициент сообщества составляет $2,6 \pm 0,8$ и наиболее близок к значениям, указанным для лимно-реофильных и реофильных сообществ.

Структура сообществ макрозообентоса родниковых ручьев может меняться год от года, что может проходить разнонаправленно как разных ручьях, так и на разных участках одного ручья. При низкой и умеренной антропогенной нагрузке изменения имеют менее выраженный характер, поскольку доля кренофильных форм остается постоянной; виды, являющиеся доминантами в один год, могут на следующий могут оказываться субдоминантами. В условиях высокой антропогенной нагрузки, на территории города, на одних и тех же биотопах в разные годы могут развиваться различные сообщества с различным набором доминирующих форм. За период наблюдения выявлено 3 основных направления изменений структуры сообществ беспозвоночных, связанных с: 1) изменением содержания органического вещества в грунте, 2) экспансией видов в новые биотопы, 3) с пересыханием водотока (частичная замена водных видов на гидрофильные наземные). Эти изменения сопровождались сменой как сменой доминирующих форм, так и доли численности кренофильных форм в сообществе. При отсутствии дополнительного воздействия, такого, как регулярное загрязнение сточными водами, в сообществах родниковых ручьев начинают преобладать оксифильные формы. Многолетние данные о составе макрозообентоса ручьев города Жигулевска и его окрестностей, а также данные о структуре сообществ, рассмотренные в главе 4, позволяют охарактеризовать стадии восстановительной сукцессии, которая может происходить в родниковых ручьях. В рамках восстановительной сукцессии наблюдается следующая смена сообществ:

1) Ранние стадии сукцессии: «*T. tubifex* – *Limnodrilus* spp.», «*Chironomus* spp.».

Превалируют эврибионтные формы, обладающие высокими показателями обилия (до 600 г/м²), кренофильные формы отсутствуют.

2) Средние стадии сукцессии: «*Chironomus* ssp. – *Prodiamesa olivacea*» – «*Prodiamesa olivacea*» – «*Prodiamesa olivacea* – *Pseudiamesa* gr. *nivosa*». Эврибионтные формы сменяются оксифильными, величины варьируют в обычных для родниковых ручьев пределах, возрастает доля кренофилов.

3) Поздняя стадия сукцессии: «*Pseudodiamesa* spp.». Как правило, не формируются в условиях высокой антропогенной нагрузки, состав доминирующих форм обычен для кренофильных сообществ.

Таким образом, для восстановления родникового сообщества может быть достаточным срок в 4-5 лет.

На основании вышесказанного можно выделить следующие общие особенности структуры макрозообентоса родниковых ручьев:

1) Величины обилия обычно определяют 3 – 5 видами.

2) Различия по численности между сообществами и группами сообществ могут быть выражены сильнее, чем по биомассе, которая достоверно не отличается на различных субстратах и в условиях разной антропогенной нагрузки.

3) Сообщества макрозообентоса родниковых ручьев могут быть охарактеризованы как высокопродуктивные (средние показатели биомассы – 25 ± 3 г/м²). Основными функционально-трофическими группами в сообществах являются собиратели, хищники и измельчители.

4) При низкой и умеренной антропогенной нагрузке соотношение продукции функционально-трофических групп достоверно не отличается. При высокой антропогенной нагрузке возрастает доля собирателей (при этом абсолютные величины возрастают в 3-4 раза), снижается доля соскребателей и хищников (абсолютные величины не изменяются).

5) На урбанизированных территориях межгодовая изменчивость состава доминирующих форм беспозвоночных в родниковых ручьях может иметь более выраженный характер. При отсутствии дополнительного органического воздействия может наблюдаться восстановительная сукцессия.

6) Доля кренофильных форм (Кф%) по численности достоверно убывает при увеличении антропогенной нагрузки, вплоть до полного исчезновения таковых в отдельных случаях. Долю кренофильных форм по численности можно рекомендовать как показатель состояния родниковых сообществ при проведении биоиндикационных исследований. Для нее может быть предложена следующая шкала (Таблица 8.1.1).

Поскольку организмы макрозообентоса, обитающие в родниках, как правило, обладают выраженной приуроченностью к характеристикам местообитания, это позволило выделить среди них 133 новых видов индикаторов сапробности. Для них были рассчитаны индивидуальные индексы сапробности на основе известных ранее значений индексов других видов макробеспозвоночных. Полученные данные могут быть использованы при биоиндикационных исследованиях на территории Европейской части России.

Таблица 0.1. Шкалы оценки состояния сообщества родникового макрозообентоса по доле кренофильных форм по величинам обилия

	Кф%	Состояние родникового сообщества	Словесная оценка	Примечания
1	35 <	Естественное состояние	Кренофильные формы входят в состав. Значения индекса сапробности варьируют от ксено- до β-мезосапробной зоны.	Чаще отмечаются при слабой и умеренной антропогенной нагрузке.
2	20–35	Слабо угнетенное	Наряду с кренофильными формами в состав доминантов входят оксифильные формы с широким ареалом. Значения индекса сапробности варьируют от олиго- до β-мезосапробной зоны.	Исключением могут являться родниковые ручьи с высокими скоростями течения (более 0,35 м/с и расходом воды более 100 л/с), где доминируют оксифильные реофильные формы; кренофильные формы отсутствуют.
3	12–20	Угнетенное состояние	Доминирующее положение занимают обычные для региона формы, приуроченные к β-мезосапробной зоне. Кренофильные формы, могут выступать в роли субдоминантов.	
4	6–12	Сильно угнетенное состояние	Доминирующее положение занимают обычные для региона формы, приуроченные к β- и α-мезосапробным зонам. Кренофильные формы регулярно отмечаются в составе макрозообентоса, но обладают низкой численностью.	
5	< 6	Полная деградация родникового сообщества	Доминирующие формы представлены видами с широкой экологической валентностью. В сообществе присутствуют единичные особи кренофилов. Значения индекса сапробности соответствуют α-мезо- и полисапробной зонам.	Исключения составляют родники со специфическим гидрохимическим составом, например, сероводородные источники.

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 кренали 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:

- a) Кренофильные сообщества (8) обычно формируются при расходе воды до 15 л (доля кренофилов от общей численности макробеспозвоночных – 40% и более);
- b) 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%);
- c) Сообщества нарушенных местообитаний (4) чаще образуются в условиях высокой антропогенной нагрузки (доля кренофилов – менее 12%);
- d) Сообщества сероводородных источников (1) — здесь отсутствуют кренофилы и типично пресноводные виды.

- динамика сообществ определяется общими для кренали 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 кренали бассейна Средней Волги выделены следующие закономерности:

- продукционные показатели сообществ определяют собиратели, измельчители, хищники, что свойственно водоемам кренали 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).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность:

За ценные советы, помощь в написании диссертации и общее руководство – научному руководителю, профессору, заведующему кафедрой Ихтиологии и гидробиологии д.б.н. Н.В. Максимовичу и Н.В. Поляковой. За консультации и ценные замечания – д.б.н. А.В. Крылову, к.б.н. Е.В. Новиковой, к.б.н. П.П. Стрелкову, д.б.н. А.Е. Анцулевичу, д.б.н. С.М. Голубкову, к.б.н. Е.В. Балушкиной.

За возможности, предоставленные для проведения исследований и техническую поддержку на территориях ООПТ: НП «Самарская Лука» – директору национального парка А.Е. Губернаторову, НП «Хвалынский» – сотруднику научного отдела Г.Ф. Сулеймановой, НП «Бузулукский бор» – сотруднику отдела экопросвещения Г.И. Струговой.

За регулярную помощь в сборе и первичной обработке материала, собранного на территории г.о. Жигулевск, НП «Самарская Лука», курортов «Сергиевские минеральные воды» и «Ундоровские минеральные воды» – своей семье: А.С. Чужекову, Н.М. Чужековой, С.А. Чужекову, мужу В.В. Ясинскому, в том числе – за проявленное терпение и понимание.

За эпизодическую помощь в сборе материала – своим 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.

За помощь в организации и проведении экспедиционных выездов на территории НП «Бузулукский Бор» – С.В. Литовкину, в окрестностях г. Казань – Н.Д. Мингазову, Сергиевский р-н Самарской области – С.В. Баранову.

За консультации по отдельным таксономическим группам – Н.Ю. Филимонову и М.О. Сону (Mollusca), И.Г. Циплёнкиной (Oligochaeta), В.Г. Дядичко (Coleoptera, Hydradephaga), А.С. Сажневу (Coleoptera, Polyphaga), М.А. Грандовой (Hemiptera), А.А. Пржиборо (Diptera), Н.А. Березиной (Amphipoda), а также за общие консультации на ранних этапах исследования – А.И. Старкову и Е.А. Мовчан.

За моральную поддержку в ходе работы – своим друзьям, Д.А. Двирнику, Ю.Ю. Тамберг, М.В. Суслову и всей семье Шатских.

ЛИТЕРАТУРА

1. Adcock J.A. Energetics of a population of the isopod *Asellus aquaticus*: Life history and production // *Freshw. Biol.* 1979. V. 9. № 4. S. 343–355.
2. Allan J., Castillo M. *Stream Ecology: Structure and function of running waters.* : Springer Science & Business Media, 2007. 444 с.
3. Anderson N.H., Sedell J.R. Detritus Processing by Macroinvertebrates in Stream Ecosystems // *Annu. Rev. Entomol.* 1979. V. 24. № 1. S. 351–377.
4. AQEM Consortium. Manual for the application of the AQEM system. [Электронный ресурс]. URL: http://www.aqem.de/ftp/aqem_manual.zip.
5. Arsuffi T.L., Suberkropp K. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa // *Oecologia.* 1989. V. 79. № 1. S. 30–37.
6. Barber-James, H. M., Gattolliat, J. L., Sartori, M., & Hubbard, M. D. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. V. 595. № 1. S. 339–350.
7. Benke, A. C., Van Arsdall Jr, T. C., Gillespie, D. M., & Parrish, F. K. Invertebrate Productivity in a Subtropical Blackwater River : The Importance of Habitat and Life History // *Ecol. Monogr.* 1984. V. 54. № 1. S. 25–63.
8. Berrady I., Essafi K., Mathieu J. Comparative physico-chemical and faunal studies of two thermal springbrooks near Sidi Harazem (Morocco) // *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.* 2009. V. 36. № 4. S. 261–274.
9. Blackwood M.A., Hall S.M., Ferrington L.C.J. Emergence of Chironomidae from Springs in the Central High Plains Region of the United States // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1995. V. 68. № 2. S. 132–151.
10. Bobbe, D. B. T., Dirksen, D. B. M., Schiebel, U., & Wunsch, D. B. E. Quellenkartierung des Stadtgebiets Aschaffenburg. Darmstadt:, 1996. 45 с.
11. Bonomi G. Ponderal production of *Tubifex tubifex* Müller and *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède (Oligochaeta, Tubificidae), benthic cohabitants of an artificial lake // *Bolletino di Zool.* 2009. V. 46. № 3. S. 153–161.
12. Brönmark, C., Herrmann, J., Malmqvist, B., Otto, C., & Sjöström, P. Animal community structure as a function of stream size // *Hydrobiologia.* 1984. V. 112. S. 73–79.
13. Brunke M. Stream typology and lake outlets - A perspective towards validation and assessment from northern Germany (Schleswig-Holstein) // *Limnologica.* 2004. V. 34. № 4. S. 460–478.

14. Brunke M., Hoehn E., Gonser T. Patchiness of River-Groundwater Interactions within Two Floodplain Landscapes and Diversity of Aquatic Invertebrate Communities // *Ecosystems*. 2003. V. 6. № January 2001. S. 707–722.
15. Buffagni A., Comin E. Secondary production of benthic communities at the habitat scale as a tool to assess ecological integrity in mountain streams // *Hydrobiologia*. 2000. V. 422. S. 183–195.
16. Caquet T. Comparative life-cycle, biomass and secondary production of three sympatric freshwater gastropod species // *J. Molluscan Stud.* 1993. V. 59. № 1. S. 43–50.
17. Chadwick M. a., Huryn A.D. Response of stream macroinvertebrate production to atmospheric nitrogen deposition and channel drying // *Limnol. Oceanogr.* 2005. V. 50. № 1. S. 228–236.
18. Colbo M.H. A Comparison of the Spring-Inhabiting Genera of Chironomidae From the Holarctic With Those From Natural and Manmade Springs in Labrador, Canada // *Mem. Entomol. Soc. Canada*. 1991. V. 123. № 155. S. 169–179.
19. Cummins K.W. Trophic Relations of Aquatic Insects // *Annu. Rev. Entomol.* 1973. V. 18. № 220. S. 183–206.
20. Cummins K.W., Klug M.J. Feeding Ecology of Stream Invertebrates // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. V. 10. № 1. S. 147–172.
21. Cummins W. Function Stream Ecosystems // *Bioscience*. 1974. V. 24. № 11. S. 631–641.
22. Cushing C.E., Allan J.D. *Streams: Their Ecology and Life*. San Diego: Gulf Professional Publishing, 2001. 394 c.
23. Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. *River and Stream Ecosystems of the World*. : University of California Press, 2006. 848 c.
24. Danks H. V., Williams D.D. Arthropods of springs, with particular reference to Canada: synthesis and needs for research // *Mem. Entomol. Soc. Canada*. 1991. V. 123. № S155. S. 203–217.
25. L. Deharveng, F. Stoch, J. Gibert, A. Bedos, D. Galassi, M. Zgamaister, A. Brancelj, A. Camacho, F. Fiers, P. Martin, N. Giani, G. Magniez, and P. Marmonier Groundwater biodiversity in Europe // *Freshw. Biol.* 2009. V. 54. № 4. S. 709–726.
26. Dillon R.T.J. *The ecology of freshwater molluscs*. : CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS (VIRTUAL PUBLISHING), 2000. i-xii, 1-509 c.
27. Doyle, R. D., Grodowitz, M., Smart, R. M., & Owens, C. Impact of herbivory by *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on growth and photosynthetic potential of *Hydrilla verticillata* // *Biol. Control*. 2002. V. 24. № 3. S. 221–229.
28. Drake P., Arias A.M. Distribution and production of *Microdeutopus gryllotala* (Amphipoda: Aoridae) in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz, Spain // *J. Crustac. Biol.* 1995. V. 15. № 3. S. 454–465.

29. Drewes C.D., Fournier C.R. Hindsight and rapid escape in a freshwater oligochaete // *Biol. Bull.* 1989. V. 177. № 3. S. 363–371.
30. Dumnicka E. Composition and abundance of oligochaetes (Annelida: Oligochaeta) in springs of Krakow-Czestochowa Upland (Southern Poland): Effect of spring encasing and environmental factors // *Polish J. Ecol.* 2006. V. 54. S. 231–242.
31. Dumnicka, E., Galas, J., Jatulewicz, I., Karlikowska, J., & Rzonca, B. From spring sources to springbrook: Changes in environmental characteristics and benthic fauna // *Biologia (Bratisl)*. 2013. V. 68. № 1. S. 142–149.
32. Dumnicka E., Galas J., Koperski P. Benthic invertebrates in Karst Springs: Does substratum or location define communities? // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2007. V. 92. № 4-5. S. 452–464.
33. Eggers F. Benthosuntersuchungen im Stellmoorer Quellfluss, einem Bach im Nordosten Hamburgs, nach einem Ölnfall // *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters.* 2000. V. 30. № 2. S. 106–112.
34. Erman N.A. Invertebrate richness and Trichoptera phenology in Sierra Nevada (California, USA) cold springs: sources of variation // *Studies in crenobiology: The biology of springs and springbrooks.*, 1998. S. 95–108.
35. Erman N.A. Lessons from a Long-term Study of Springs and Spring Invertebrates (Sierra Nevada, California, U . S . A .) and Implications for Conservation and Management // *Conf. Proc. Spring Fed Wetl.* 2002. S. 1–13.
36. Ferrington Jr, L. C., Kavanaugh, R. G., Schmidt, F. J., & Kavanaugh, J. L. Habitat Separation among Chironomidae (Diptera) in Big Springs // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1995. V. 68. № 2. S. 152–165.
37. Ferrington L.C.J. Generic composition of the chironomid fauna in springs of North America // *Studies in crenobiology: the biology of springs and springbrooks.* Leiden: Backhuys, 1998. S. 141–155.
38. Fikáček M., Trávníček D. Order Coleoptera, family Georissidae // *Arthropod fauna UAE.* 2009. V. 2. S. 145–148.
39. Filippi, M. L., Angeli, N., Marziali, L., Matouk, A. H. I., Bertuzzi, E., Lencioni, V., & Cantonati, M. Paleolimnological techniques applied to springs habitats: Challenges and limits as highlighted by the CRENO DAT project (southeastern Alps, Italy) // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 2008. V. 30. № July. S. 329–332.
40. Filippi, M. L., Piliposian, G., Marziali, L., Angeli, N., Lencioni, V., & Cantonati, M. Is it possible to study palaeoenvironmental changes in Alpine spring habitats? A few examples from the south-eastern Alps (NE Italy) // *J. Limnol.* 2011. V. 70. № SUPPL. S. 155–167.
41. Fischer, J., Fischer, F., Schnabel, S., Wagner, R., & Bohle, H. W. Die Quellfauna der Hessischen Mittelgebirgsregion. Besiedlungsstruktur, Anpassungsmechanismen und Habitatbindung

der Makroinvertebraten am Beispiel von Quellen aus dem Rheinischen Schiefergebirge und der osthessischen Buntsandsteinlandschaft // *Studies in Crenobiology.*, 1998. S. 181–199.

42. Fisher S.G. Succession in streams // *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory.* NY and London: Springer, 1983. C. 7–27.

43. Foerster H. Von. On self-organizing systems and their environments // *Understanding Understanding.* NY: Springer, 2003. S. 1–19.

44. Friberg, N., Skriver, J., Larsen, S. E., Pedersen, M. L., & Buffagni, A. Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication // *Freshw. Biol.* 2010. V. 55. № 7. S. 1405–1419.

45. Fumetti S. von, Nagel P. A first approach to a faunistic crenon typology based on functional feeding groups // *J. Limnol.* 2011. V. 70. S. 147–154.

46. Fumetti S. von, Nagel P. Discharge variability and its effect on faunistic assemblages in springs // *Freshw. Sci.* 2012. V. 31. № 2. S. 647–656.

47. Gaines W.L., Cushing C.E., Smith S.D. Secondary Production Estimates Of Benthic Insects In 3 Cold Desert Streams // *Gt. Basin Nat.* 1992. V. 52. № 1. S. 11–24.

48. Galas J. Human impact on physical and chemical properties of springs from Cracow-Częstochowa Upland (Southern Poland) // *Polish J. Ecol.* 2005. V. 53. № 3. S. 329–341.

49. Gathmann F.O., Williams D.D. Insect emergence in Canadian coldwater springs: spatial and temporal patterns, and species-environment relationships // *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.* 2006. V. 42. № 3. S. 143–156.

50. Geissler P. Psychrorhithral, Pagorhithral und Kryokrene - drei neue Typen alpiner Fliessgewässer // *Berichte der Schweizerischen Bot. Gesellschaft.* 1975. V. 85. № 4. S. 303–309.

51. Gelhaus J.K. Manual for the identification of aquatic crane fly larvae for southeastern United States. Durham, NC:, 2002. Вып. 2. 206 с.

52. Gerecke R., Cantonati M., Spitale D., Stur E., & Wiedenbrug, S. The challenges of long-term ecological research in springs in the northern and southern Alps: Indicator groups, habitat diversity, and medium-term change // *J. Limnol.* 2011. V. 70. № SUPPL. S. 168–187.

53. Gerecke R., Maiolini B., Cantonati M. Collecting meio- and macrozoobenthos in springs // *spring habitat biota Sampl. methods. Monogr. del Mus. Trident. di Sci. Nat.* 2007. S. 265–274.

54. González-Solís J., Ruiz X. Succession and secondary production of gastropods in the Ebro Delta ricefields // *Hydrobiologia.* 1996. V. 337. № 1. S. 85–92.

55. Gray D., Harding J.S. Braided river ecology // *Sci. Conserv.* 2007. V. 279. S. 1–53.

56. Gray D.P. Braided river springs: distribution, benthic ecology, and role in the landscape // *Master thesis.* 2005.

57. Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P. & Tobler M. Patterns of Macroinvertebrate and Fish Diversity in Freshwater Sulphide Springs // *Diversity*. 2014. V. 6. № 3. S. 597–632.
58. Hahn H.J. Studies on classifying of undisturbed spring in Southwestern Germany by macrobenthic communities // *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters*. 2000. V. 30. № 3. S. 247–259.
59. Hall R.O.J., Likens G.E., Malcom H.M. Trophic basis of invertebrate production in 2 streams at the Hubbard Brook experimental forest // *J. North Am. Benthol. Soc.* 2001. V. 20. № 3. S. 432–447.
60. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST—Paleontological STatistics software. Package for education and data analysis // *Paleontol. Electron*. 2001. V. 4. S. 2–31.
61. Hess M., Heckes U., Bauer M. Untersuchungen an kleinen Fließgewässern über Auswirkungen von Regen- einleitungen aus Siedlungen // *Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft*. 2004. V. 1/04. S. 7–162.
62. Hirvenoja M. The fauna in two cold springs and in an epihypothal pool in southern Finland // *Sahlbergia*. 2002. V. 7. S. 7–25.
63. Hoffsten P.-O., Malmqvist B. The macroinvertebrate fauna and hydrogeology of springs in central Sweden // *Hydrobiologia*. 2000. V. 436. № 1-3. S. 91–104.
64. Holopainen I.J., Jónasson P.M. Long-term population dynamics and production of *Pisidium* (*Bivalvia*) in the profundal of Lake Esrom, Denmark // *Oikos*. 1983. V. 41. S. 99–117.
65. Huryn A.D., Wallace J.B. Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. // *Ecology*. 1987. V. 68. № 6. S. 1932–1942.
66. Illies J. Die Besiedlung der Fulda (insb. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung // *Berichte der Limnol. Flußstation Freudenthal*. 1953. V. 5. S. 1–28.
67. Illies J. Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen, 1961. 106 c.
68. Illies V.J. Die Bedeutung der Strömung für die Biozönose in Rhithron und Potamon // 1962. V. 213. № 1961. S. 433–435.
69. Ilmonen J. *Crunoecia irrorata* (Curtis) (Trichoptera: Lepidostomatidae) and conservation of boreal springs: indications of clustering of red-listed species // *Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst*. 2007. V. 18. № January 2007. S. 6–18.
70. Ilmonen J., Paasivirta L., Virtanen R., & Muotka T. Regional and local drivers of macroinvertebrate assemblages in boreal springs // *J. Biogeogr.* 2009. V. 36. № 5. S. 822–834.
71. Ilmonen J., Paasivirta L. Benthic macrocrustacean and insect assemblages in relation to spring habitat characteristics: patterns in abundance and diversity // *Hydrobiologia*. 2005. V. 533. № 1-3. S. 99–113.

72. Iversen T.M. Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. № 4. S. 582–592.
73. Jäch M.A., Balke M. Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. V. 595. № 1. S. 419–442.
74. Jackson J.K., Fisher S.G. Secondary Production, Emergence, and Export of Aquatic Insects of a Sonoran Desert Stream // *Ecology.* 1986. V. 67. № 3. S. 629–638.
75. Jong H., Oosterbroek P., Gelhaus J., Reusch H. & Young, C. Global diversity of craneflies (Insecta, Diptera: Tipulidae or Tipulidae sensu lato) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. V. 595. № 1. S. 457–467.
76. Kalkman V. J., Clausnitzer V., Dijkstra K. D. B., Orr A. G., Paulson D. R. & van Tol, J. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. V. 595. № 1. S. 351–363.
77. Křoupalová V., Bojková J., Schenková J., Pařil P. & Horsák M. Small-Scale Distribution of Aquatic Macroinvertebrates in Two Spring Fens with Different Groundwater Chemistry // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2011. V. 96. № 3. S. 235–256.
78. Kuery D. Charakterisierung und Schutz natürlicher und naturnaher Quellen im Kanton Basel-Landschaft (Schweiz) // *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel.* 2014. V. 15. S. 91–122.
79. Lazim M.N., Learner M.A. The life-cycle and productivity of *Tubifex tubifex* (Oligochaeta; Tubificidae) in the Moat-Feeder stream, Cardiff, South Wales // *Holarct. Ecol.* 1986. V. 9. S. 185–192.
80. Learner M., Potter D. Life-history and production of the leech *Helobdella stagnalis* (L.)(Hirudinea) in a shallow eutrophic reservoir in South Wales // *J. Anim. Ecol.* 1974. V. 43. № 1. S. 199–208.
81. Lehmann K., Reusch H. Short-palped craneflies (Diptera: Limoniidae, Pediciidae) around springs in the lowlands of northern Germany-faunistics and aspects of community structure // *Lauterbornia.* 2009. V. 68. S. 119–125.
82. Lehosmaa K., Jyväsjärvi J., Virtanen R., Rossi P. M., Rados D., Chuzhekova T., Markkola A.-M., Ilmonen J., Muotka T. Does habitat restoration enhance spring biodiversity and ecosystem functions? // *Hydrobiologia.* 2016. S. in review.
83. Lencioni V., Marziali L., Rossaro B. Diversity and distribution of chironomids (Diptera, Chironomidae) in pristine Alpine and pre-Alpine springs (Northern Italy) // *J. Limnol.* 2011. V. 70. № 1s. S. 106–121.
84. Lencioni V., Marziali L., Rossaro B. Chironomids as bioindicators of environmental quality in mountain springs // *Freshw. Sci.* 2012. V. 31. № 2. S. 525–541.

85. Lencioni V., Rossaro B. Microdistribution of chironomids (Diptera: Chironomidae) in Alpine streams: An autoecological perspective // *Hydrobiologia*. 2005. V. 533. № 1. S. 61–76.
86. Lenz F. Quellkreide im Großen Plöner See // *Verhandl. d. Intern. Vereinigung f. Theor. u. angew. Limnol.* Innsbruck, S. 1924. S. 361–376.
87. Lindegaard C. Chironomidae (Diptera) of European cold springs and factors influencing their distribution // *J. Kansas Entomol. Soc.* 1995. V. 68. № 2. S. 108–131.
88. Lindegaard C., Brodersen K. P., Wiberg-Larsen P. & Skriver J. Multivariate analyses of macrofaunal communities in Danish springs and springbrooks // *Studies in crenobiology: the biology of springs and springbrooks.*, 1998. S. 201–219.
89. Lods-Crozet B., Lencioni V., Ólafsson J. S., Snook D. L., Velle G., Brittain J. E., Castella E., Rossaro B. Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams // *Freshw. Biol.* 2001. V. 46. № 12. S. 1791–1809.
90. Lugthart G.J., Wallace J.B. Effects of disturbance on benthic functional structure and production in mountain streams // *J. North Am. Benthol. Soc.* 1992. V. 11. № 2. S. 138–164.
91. Maiolini B., Carolli M., Silveri L. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in springs in Trentino (South-Eastern Alps) // *J. Limnol.* 2011. V. 70. № SUPPL. S. 122–133.
92. Malmqvist B., Brönmark C. Reversed trends in the benthic community structure in two confluent streams; one spring-fed, the other lake-fed // *Hydrobiologia*. 1985. V. 124. S. 65–71.
93. Martin P., Martinez-Ansemil E., Pinder A., Timm T., & Wetzel M. J. Global diversity of oligochaetous clitellates ('Oligochaeta'; Clitellata) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. V. 595. № 1. S. 117–127.
94. Martin P., Brunke M. Faunal typology of lowland springs in northern Germany // *Freshw. Sci.* 2012. V. 31. № 2. S. 542–562.
95. Matisson J., Lindén O. Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L.(Bivalvia), cultured on hanging long-lines // *Sarsia*. 1983. V. 68. № 2. S. 97–102.
96. McCabe D.J. Biological communities in springbrooks // *Studies in Crenobiology. The biology of springs and springbooks.*, 1998. S. 221–228.
97. Meyer E.I., Poepperl R. Secondary production of invertebrates in a Central European mountain stream (Steina, Black Forest, Germany) // *Arch. für Hydrobiol.* 2003. V. 158. № 1. S. 25–42.
98. Milner A.M. Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska // *Freshw. Biol.* 1987. V. 18. № 1. S. 53–70.
99. Milner A.M. Colonization and succession of invertebrate communities in a new stream in Glacier Bay National Park, Alaska // *Freshw. Biol.* 1994. V. 32. S. 387–400.
100. Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community // *Ecology*. 1967. V. 48. № 1. S. 139–149.

101. Moor F.C. De, Ivanov V.D. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2007. V. 595. № 1. S. 393–407.
102. Mori N. Macroinvertebrate community of karst springs in the Julian Alps in relation to environmental factors // *Nat. Slov.* 2003. V. 5. № September 1999. S. 5–17.
103. Mortensen E. Production of *Gammarus pulex* L. (Amphipoda) in a small Danish stream // *Hydrobiologia*. 1982. V. 87. № 1. S. 77–97.
104. Mortensen E., Simonsen J.L. Production estimates of the benthic invertebrate community in a small Danish stream // *Hydrobiologia*. 1983. V. 102. № 3. S. 155–162.
105. Murphy P., Learner M. The life history and production of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) in the River Ely, South Wales // *Freshw. Biol.* 1982a. S. 435–444.
106. Murphy P.M., Learner M.A. The Life History and Production of the Leech *Erpobdella octoculata* (Hirudinea Erpobdellidae) in the River Ely, South Wales // *J. Anim. Ecol.* 1982b. V. 51. № 1. S. 57.
107. Myers M.J., Resh V.H. Trichoptera and other macroinvertebrates in springs of the Great Basin: species composition, richness, and distribution // *West. North Am. Nat.* 2002. V. 62. № 1. S. 1–13.
108. Nielsen A. On the Zoogeography of Springs // *Hydrobiologia*. 1950. V. 2. № 4. S. 313–321.
109. Omelková M., Syrovátka V., Kr V., Rádková V., Horsák M., Zhai M., Helešic J., Syrovatka V., Kroupalova V., Radkova V., Bojkova J., Horsak M., Zhai M., Helesic J. Dipteran assemblages of spring fens closely follow the gradient of groundwater mineral richness // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2013. V. 70. № February. S. 689–700.
110. Orendt C. The Chironomid Communities of Woodland Springs and Spring Brooks, Severely Endangered and Impacted Ecosystems in a Lowland Region of Eastern Germany (Diptera: Chironomidae) // *J. Insect Conserv.* 2000. V. 4. № 1991. S. 79–91.
111. Orendt C. Chironomiden in Kleingewässern der nördlichen Kalkalpen // *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) – Tagungsbericht 2000(Magdeburg), Tutzing 2001., 2001.* S. 434–437.
112. Orendt C., Reinhart U. The distribution of *Gammarus pulex* (L.), *Asellus aquaticus* L. and *Pisidium* sp. in an acidified forest brook and some tributary springs in assessing the local state of acidity at a small scale level // *Limnologica*. 1997. V. 27. S. 271–280.
113. Paine G.H., Gaufin A.R. Aquatic Diptera as Indicators of Pollution in a Midwestern Stream // *Ohio J. Sci.* 1956. V. 56. № 5. S. 291–304.
114. Paller M.H., Specht W.L., Dyer S. a. Effects of stream size on taxa richness and other commonly used benthic bioassessment metrics // *Hydrobiologia*. 2006. V. 568. № 1. S. 309–316.

115. Petersen R.C., Cummins K.W. Leaf processing in a woodland stream // *Freshw. Biol.* 1974. V. 4. № 4. S. 343–368.
116. Polhemus J.T., Polhemus D.A. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2007. V. 595. № 1. S. 379–391.
117. Pringle C. M., Naiman R. J., Bretschko G., Karr J. R., Oswood M. W., Webster J. R., Welcomme L. R. & Winterbourn M. J. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic // *J. North Am. Benthol. Soc.* 1988. V. 7. № 4. S. 503–524.
118. Przhiboro A.A. Two new records of Tipuloidea (Diptera) from a cold spring in NW Russia // *Zoosymposia.* 2009. V. 3. S. 229–233.
119. Quinn G.P., Keough M.J. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. 520 c.
120. Reiss M. An integrative hierarchical spatial framework for spring habitats // *J. Landsc. Ecol.* 2013. V. 6. № 2. S. 65–77.
121. Rîșnoveanu G., Vădineanu A. Long term functional changes within the Oligochaeta communities within the Danube River Delta, Romania // *Hydrobiologia.* 2003. V. 506-509. № 2002. S. 399–405.
122. Roberts M.J. The Structure of the Mouthparts of Some Calyptrate Dipteran Larvae in Relation to Their Feeding Habits // 1971. № 1970. S. 171–188.
123. Rückert M. Untersuchungen zur Typologie schleswig-holsteinischer Quellen sowie zur Quellbindung ausgewählter Tierarten // 2005.
124. Rühm W. Habitatselektion und Halbitatbindung der Simuliiden (Simuliidae, Diptera) und ihre Bedeutung für den Erhalt (Wiederherstellung) naturnaher Fließwasserstrukturen // *Anzeiger für Schädlingskd. Pflanzenschutz Umweltschutz.* 1998. V. 71. № 1. S. 8–14.
125. Salmela J. Crane fly (Diptera, Tipuloidea & Ptychopteridae) fauna of Limhamn limestone quarry (Sweden, Malmö) – diversity and faunistics viewed from a NW European perspective // *Nor. J. Entomol.* 2010. V. 83. № December. S. 123–135.
126. Salmela J. Annotated list of Finnish crane flies (Diptera: Tipulidae, Limoniidae, Pediciidae, Cylindrotomidae) // *Entomol. Fenn.* 2012. V. 22. № March. S. 219–242.
127. Salmela J., Autio O., Ilmonen J. A survey on the nematoceran (Diptera) communities of southern Finnish wetlands // *Memo. Soc. pro Fauna Flora Fenn.* 2007. V. 83. № 2003. S. 33–47.
128. Schletterer M., Füreder L. The River Volga headwaters: Inventory, biodiversity and conservation // *River Syst.* 2010. V. 19. № 1. S. 15–32.
129. Schmid P.E., Schmid-Araya J.M. Invertebrate assemblages of low order British and Austrian streams // *Jber. Biol. Stn. Lunz.* 1999. V. 16. S. 51–72.

130. Schmid-Araya J.M., Schmid P.E. Trophic relationships: Integrating meiofauna into a realistic benthic food web // *Freshw. Biol.* 2000. V. 44. № 1. S. 149–163.
131. Skidmore P. *The Biology of the Muscidae of the World.* : Springer Science & Business Media, 1985. 550 c.
132. Sladeczek V. System of Water Quality from the Biological Point of View // *Arch. für Hydrobiol. Beih.* 1973. V. 7. S. 218.
133. Smith H., Wood P.J. Flow permanence and macroinvertebrate community variability in limestone spring systems // *Hydrobiologia.* 2002. V. 487. S. 45–58.
134. Smith H., Wood P.J., Gunn J. The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems // *Hydrobiologia.* 2003. V. 510. S. 53–66.
135. Smith L.C., Smock L.A. Ecology of invertebrate predators in a Coastal Plain stream // *Freshw. Biol.* 1992. V. 28. № 3. S. 319–329.
136. Sonmez G., Kazanci N. Biomonitoring of an urban stream (Ova Stream, Ankara, Turkey) using the Belgian Biotic Index // *Rev. Hydrobiol.* 2010. V. 87. S. 73–87.
137. Spitale D., Leira M., Angeli N., & Cantonati M. Environmental classification of springs of the Italian Alps and its consistency across multiple taxonomic groups // *Freshw. Sci.* 2012. V. 31. № 2. S. 563–574.
138. Stagliano D.M., Whiles M.R. Macroinvertebrate production and trophic structure in a tallgrass prairie headwater stream. // *J. North Am. Benthol. Soc.* 2002. V. 21. № 1. S. 97–113.
139. Staudacher K., Füreder L. Habitat Complexity and Invertebrates in Selected Alpine Springs (Schütt, Carinthia, Austria) // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2007. V. 92. № 4-5. S. 465–479.
140. Stoyanova T., Vidinova Y., Yaneva I., Tyufekchieva V., Parvanov D., Traykov I. & Bogoev V. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera as indicators for ecological quality of the Luda Reka river, Southwest Bulgaria // *Acta Zool. Bulg.* 2014. V. 66. № 2. S. 255–260.
141. Stubbington R., Wood P.J. Benthic and interstitial habitats of a lentic spring as invertebrate refuges during supra-seasonal drought // *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* 2013. V. 182. № January. S. 61–73.
142. Thienemann A. *Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen* // *Arch. für Hydrobiol.* 1924. V. 14. S. 151–189.
143. Thienemann A. *Hydrobiologische Untersuchungen an den Kalten Quellen und Bächen der Halbinsel Jasmund auf Rügen* // *Arch. für Hydrobiol.* 1926. V. 17. S. 221–336.
144. Townsend C.R. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology // *J. North Am. Benthol. Soc.* 1989. V. 8. № 1. S. 36–50.
145. Vannote 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. S. 130–137.

146. Vannote R.L., Sweeney B.W. Larval Feeding and Growth Rate of the Stream Crane fly *Tipula abdominalis* in Gradients of Temperature and Nutrition // Proc. Acad. Nat. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1985. V. 137. № 2. S. 119–128.
147. Wallace J.B., Eggert S.L. Benthic Invertebrate Fauna, Small Streams // Encyclopedia of Inland Waters., 2009. S. 173–190.
148. Walther D.A., Whiles M.R. Secondary production in a southern Illinois headwater stream: relationships between organic matter standing stocks and macroinvertebrate productivity // J. North Am. Benthol. Soc. 2011. V. 30. № 2. S. 357–373.
149. Webb D. W., Wetzel M. J., Reed P. C., Phillippe L. R. & Young T. C. The macroinvertebrate biodiversity, water quality, and hydrogeology of ten karst springs in the Salem Plateau Section of Illinois, USA // Studies in crenobiology-The biology of springs and springbrooks., 1998. S. 39–48.
150. Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region: keys and diagnoses. P. 1, Larvae. : Entomologica Scandinavica, 1983. 457 s.
151. Williams D.D. The biology of temporary waters., 2006. 348 s.
152. Williams D.D., Hogg I.D. Ecology and production of invertebrates in a Canadian coldwater spring-springbrook system // Holarct. Ecol. 1988. V. 11. № 1. S. 41–54.
153. Williams D.D., Williams N.E., Botosaneanu L. Invertebrate communities from freshwater springs: what can they contribute to pure and applied ecology? // 1998. № 1911. S. 251–261.
154. Wohl D.L., Wallace J.B., Meyer J.L. Benthic macroinvertebrate community structure, function and production with respect to habitat type, reach and drainage basin in the southern Appalachians (U.S.A.) // Freshw. Biol. 1995. V. 34. № 3. S. 447–464.
155. Woodcock T.S., Huryn A.D. The response of macroinvertebrate production to a pollution gradient in a headwater stream // Freshw. Biol. 2007. V. 52. № 1. S. 177–196.
156. Zollhöfer J.M., Brunke M., Gionser T. A typology of springs in Switzerland by intergrating habitat variables and fauna // Arch. für Hydrobiol. Suppl. 2000. V. 121. № 3-4. S. 349–376.
157. Абакумов Е. В., Гагарина Э. И., Вехник В. П., Руденко Н. А., Саксонов С. В., Щуцкая П. В. Почвы Самарской Луки: разнообразие, генезис, охрана // Известия СНЦ РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 267–287.
158. Абросимова И.С. Результаты исследования водоносных горизонтов геотермическими методами (на примере Шугуровской и Куак-Башской площадей Ромашинского месторождения) // Георесурсы. 2010. Т. 2. № 34. С. 3–5.
159. Абросимова Э.В. Фауна родников Самарской области // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразии, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов

Всероссийской конференции с международным участием (г. Тольятти, 5-8 сентября 2011 г.). Тольятти: Касандра, 2011. С. 7.

160. Абросимова Э.В., Головатюк Л.В. Видовой состав макрозообентоса родников Самарской области // Бюлл. Самарская Лука. 2010. Т. 20. № 3. С. 79–87.

161. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.

162. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 339 с.

163. Аполлов Б.А., Ласточкина Л.А. Учение о реках: Учебное пособие. : МГУ, 1963.

164. Асташин А.Е., Февралёва Н.. Анализ обеспеченности ландшафтных районов Нижегородской области природными условиями и объектами природного наследия для развития туризма и рекреации // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы III всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвящённой 75-летию кафедры географии и методики её преподавания ПГСГА. Самара: ПГСГА, 2012. С. 343–351.

165. Балущкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения воды // Методы биологического анализа пресных вод / под ред. Е.. Балущкина. Л.: 1976. С. 106–118.

166. Балущкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 180 с.

167. Балущкина Е.В. Изменения структуры сообществ донных животных при антропогенном воздействии на водные экосистемы (на примере малых рек Ленинградской области) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. №4. С. 276–282.

168. Барышев И.А. Реофильные сообщества донных беспозвоночных притоков онежского озера и белого моря // дис. ... канд. биол. наук. 2001.

169. Бедула О.И. Святые ключи Самарского края. Живые родники. Самара:, 2010. 112 с.

170. Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги IV. Материалы по гидрофауне реки Самары. // Раб. Вол. Биол. Ст. 1913. Т. IV. № (4-5). С. 74–110.

171. Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги III. Материалы по гидрофауне реки Еруслана // Работы Волжской биол. станции. 1921. Т. V. № 4. С. 257–331.

172. Бенинг А.Л. Некоторые данные к фауне колодцев города Саратова // Раб. Вол. Биол. Ст. 1928. Т. X. № 1. С. 69–96.

173. Боев В.Г., Островская Ю.В. Эколого-фаунистическая характеристика ручьев и родников Южного Урала // Материалы Всерос. Конференции Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган:, 1998. С. 73–80.

174. Быкова С.В., Жариков В.В. Разнообразие инфузорий Саратовского водохранилища и сопредельных водоемов // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Бахилова Поляна, 2003. С. 10–14.
175. Вагнер Б.Б., Гайворон Т.Д. Физическая география России и ближнего зарубежья. Часть 1. Европейская Россия и Северный Кавказ. Москва: МГПУ, 2009. 176 с.
176. Галимзянова А.В., Тахтеев В.В., Окунева Г.Л. Таксономическая структура и сезонная динамика сообщества зообентоса Олхинского незамерзающего источника (Южное Прибайкалье) // Материалы III всероссийской научной конференции принципы и способы сохранения биоразнообразия. Пущено, 2008. С. 127–129.
177. Головатюк Л.В. Макрозообентос равнинных рек бассейна Нижней Волги как показатель их экологического состояния (на примере р. Сок и ее притоков): автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Тольятти. 2005. 24 с.
178. Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д., Шитиков В.К. Индикаторная оценка организмов макрозообентоса текучих вод // Биология внутренних вод. 2008. Т. № 3. С. 66–79.
179. Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Труды ЗИН РАН. 2000. Т. 284. С. 294.
180. Гришуткин О.Г. Родники Мордовского заповедника // Мордовский заповедник. 2015. Т. 8. С. 20–21.
181. Гришуткин О.Г., Баянов Н.Г. Материалы изучения родников Мордовского заповедника и его окрестностей в 2014 г // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2015. Т. 14. С. 412–416.
182. Давыдов Л.К., Дмитриева А.А., Конкина Н.Г. Общая гидрология. Л.: Гидрометиздат, 1973. 462 с.
183. Дедков А.П. Средняя Волга: Геоморфологический путеводитель. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. 148 с.
184. Дядичко В.Г. Водные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Северо-Западного Причерноморья. Одесса: Изд-во «Астропринт», 2009. 204 с.
185. Дядичко В.Г., Грандова М.А., Прокин А.А. Предварительные итоги изучения водной энтомофауны (Insecta: Heteroptera, Coleoptera) Государственного Природного заповедника 'Полистовский' и смежных территорий Псковской области (Россия) // бюлл Самарская Лука проблемы региональной и глобальной экологии. 2009. Т. 18. № 2. С. 168–176.
186. Ефимов В.М. Ундоровские минеральные источники.
187. Жадин В.И. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. М: Изд-во АН СССР, 1950а. С. 910.

188. Жадин В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод СССР. М: Изд-во АН СССР, 1950b. С. 7–112.
189. Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1961. 599 с.
190. Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
191. Захаров А.С. Рельеф Куйбышевской области. Куйбышев: Куйбышевское книжное издательство, 1971. 105 с.
192. Захаров А.С., Горелов М.С. Зеленая книга Поволжья: охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Кн. изд-во, 1995. 352 с.
193. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (diptera, chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней волги (атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
194. Зинченко Т.Д. и др. Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / под ред. Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. Тольятти: Кассандра, 2011. 322 с.
195. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Марченко Н.А. Состав и распределение макрозообентоса // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия. Тольятти:, 1997. С. 124–144.
196. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Шитиков В.К. Оценка качества поверхностных вод по индикаторным видам макрозообентоса // Водные ресурсы. 2004. Т. т. 31, №3. С. 67–74.
197. Ивановский А.А. Закономерности дифференциации локальных сообществ родникового макрозообентоса внутри макробиотопа // Материалы докладов XV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов». Секция «Биология». М.: Изд-во МГУ; СП «Мысль». С. 4.
198. Ивановский А.А. Структура сообщества макрозообентоса родниковых ручьёв (на примере водотоков Голицынского лесопарка) // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых учёных. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. С. 80–82.
199. Ивановский А.А. Типы сообществ макрозообентоса в пределах одного макрореокрена // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докладов Всеросс. школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 151–153.
200. Ивановский А.А. Кренобионтные, кренофильные и эврибионтные ручейники родников Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» // Самарская Лука бюлл. 2009. Т. № 3. № Т. 18. С. 216–220.

201. Ивановский А.А. Типы сообществ макрозообентоса в родниках Пензенской области // Вестник МГОУ. 2010а. С. 72–79.
202. Ивановский А.А. Экология и зоогеография родникового макрозообентоса восточной Европы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10. М. 2010. 22 с
203. Каменев А.Г. Биопродуктивность и биоиндикация малых водотоков междуречья Суры и Мокши. Макрозообентос. Саранск: Издательство Мордовского Университета, 2002. 120 с.
204. Комулайн С.Ф. Формирование речного континуума на примере фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и материалы докладов Всеросс. школы-конференции. Ярославль: Изд-во ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 24–30.
205. Кондратьева Т.А. Бентосная фауна донных биотопов различного типа на охраняемой территории «Зоостанция КГУ» // Материалы научно-практической конференции Роль особо охраняемых территорий в сохранении биоразнообразия. Казань - Чебоксары., 2000. С. 132–134.
206. Краснова Е.С., Уманская М.В., Горбунов М.Ю. Физико-химическая характеристика сульфидных озер и источников северо-востока Самарской области // Известия Саратовского Университета. Серия Химия, Биология, Экология. 2008. Т. 10. № 2. С. 488–498.
207. Кривошеина М.Г. Экологические предпосылки перехода ряда групп двукрылых насекомых (Diptera) к обитанию в загрязненных водоемах // III Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Воронеж: Изд-во ВГУ, 2007. С. 163–171.
208. Леванидов В.Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Труды биолого-почвенного института ДВНЦ АН ССР. 1976. Т. №139. № Т.36. С. 104–122.
209. Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 3–21.
210. Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С., Кочарина С.Л. Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верховьях бассейна Уссури // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. 1979. С. 27–35.
211. Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 320 с.
212. Литовкин С.В., Чужекова Т.А., Дядичко В.Г. Дополнения и исправления к списку водных жесткокрылых (Coleoptera, Aderphaga, Polyphaga) Самарской Луки // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. 2011. С. 113–122.

213. Любичанковский А.В. Святые источники как системообразующие элементы внерелигиозных культурных ландшафтов Оренбуржья [Электронный ресурс]. URL: http://conference.osu.ru/assets/files/conf_info/conf5/4.pdf.
214. Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 60 с.
215. Максимович Н.В., Погребов Б.Л. Анализ количественных гидробиологических материалов. Л.: Издательство ЛГУ, 1986. 96 с.
216. Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье: физико-географическое описание. М: Изд-во Академии наук СССР, 1953. 262 с.
217. Мусин Р.Х., Мусина Р.З. О качестве хозяйственно-питьевого водоснабжения и эффективности использования природных вод // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. 2011. Т. 2. С. 10–18.
218. Мусин Р.Х., Нуриев И.С. Влияние сельскохозяйственных удобрений на качество грунтовых вод // Ученые записки КазГУ Естественные науки". 2009. Т. 151. № 3. С. 5–6.
219. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
220. Никитин О. В., Латыпова В. З., Шагидуллин Р. Р., Поздняков Ш. Р. Геоэкологический мониторинг излучены реки Казанка как фактора химического загрязнения Куйбышевского водохранилища // Георесурсы. 2011. Т. 2. № 38. С. 27–30.
221. Островская Ю.В. К бентофауне малых водотоков Башкирского Предуралья // Тезисы и материалы докладов 5 рег. конф. Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Оренбург., 2005. С. 109–112.
222. Островская Ю.В. Зообентос ручьев западной оконечности Белевской возвышенности // Тезисы докладов IX съезда Гидробиологического Общества РАН. Тольятти:, 2006. С. 73.
223. Островская Ю.В. Бентофауна родников Южного Урала и Предуралья // ВЕСТНИК ОГУ. 2009. Т. №6. С. 291–292.
224. Паньков Н.Н. Зообентос текущих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 178 с.
225. Паньков Н. Н., Крашенинников А. Б., Старова О. С., Панькова Н. В. Сообщества зообентоса ключей и родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Экосистемы 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. 221–224.
226. Паньков Н.Н., Крашенинников А.Б. Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вестник Пермского Университета. 2012. Т. 1. С. 18–24.
227. Папченков В.Г. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МАЛЫХ РЕК // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов

Всероссийской школы-конференции. Борок: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 31–31.

228. Переведенцев Ю.П. и др. Изменения климатических условий и ресурсов Среднего Поволжья: учебное пособие по региональной климатологии / под ред. Э.П. Наумов. Казань: Центр инновационных технологий, 2011. 296 с.

229. Поздеев И.В. Роль личинок хирономид в донных сообществах рек бассейна Верхней и Средней Камы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. СПб 2006. 22 с

230. Прокин А.А. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек Европейской части России: разнообразие, биоценотическая и индикационная роль // Экосистемы 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. 38–53.

231. Прокин А.А., Дубов П.Г. Сообщества водных макробеспозвоночных в составе консорциев рясковых (Lemnaceae) водоемов Усманского бора // Экология водных беспозвоночных с борник материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай - Болтовского. Борок: Принтхаус, 2010. С. 246–248.

232. Прокин А.А., Петрухин Ю.К. Макрозообентос малых и средних рек Окско-Донской равнины в пределах Воронежской области (по данным 2008 г.) // Экология беспозвоночных, Сборник материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Борок: Принтхаус, 2010. С. 249–255.

233. Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. 288 с.

234. Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции . Теория ареалов : виды, сообщества, экосистемы (V Любимцевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 159–164.

235. Рохмистров В.Л., Колпаков Т.П. Родники Ярославского Поволжья // Ярославский педагогический вестник. 2004. № № 1-2(38-39). С. 1–8.

236. Рощевский Ю.К. Национальный Парк «Самарская Лука» // Заповедники СССР.Т. «Национальные парки и заказники». М.;, 1991. С. 34 – 43.

237. Рядченко Е.А. «Охранение здоровья народного»: купеческий вклад в развитие самарских курортных лечебных местностей // Вектор науки ТГУ. 2011. № № 2(16),. С. 341–344.

238. Салимов И.Х. Среднее Поволжье // 1994. С. 208.

239. Семёнов В.А. и др. Изменения качества воды родников на урбанизированных территориях // Научные труды КГУ им. К. Э. Циолковского. Серия Естественные науки. 2010. С. 186–190.
240. Семенченко В.П., Сушня Л.М., Остапеня А.П. Принципы и системы биоиндикации текучих вод. Минск: Орех, 2004. 125 с.
241. Сивохиц Ж.Т. Родниковое районирование и использование его результатов при оценке рекреационного потенциала территории (на примере Оренбургской области) // Поволжский экологический журнал. 2005. Т. 2. С. 158–166.
242. Сивохиц Ж.Т., Калмыкова О.Г. Краткий анализ пространственной организации ручьевых комплексов низкогорных ландшафтов Оренбургской области // Вестник ВГУ, Серия география, геоэкология. 2008. Т. 1. С. 16–20.
243. Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск:, 2002. 256 с.
244. Скальская И.А. Сукцессии зооперифитона в малой реке // Биология внутренних вод. 2012. Т. 3. С. 59–65.
245. Скворцов В.В., Станиславская Е.В., Тысячнюк М.С. Руководство по определению экологического состояния ручьев и рек. СПб:, 2001. 170 с.
246. Соколов А.А. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1952.
247. Соловьева В. В., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Конева Н. В. Развитие гидробиологических исследований в Среднем Поволжье // Самарская Лука Бюлл. 2009. Т. 18. № 1. С. 188–201.
248. Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
249. Тахтеев В.В., Галимзянова А.В. Байкальские родники // Экология и жизнь. 2009. Т. № 2 (87). С. 37–42.
250. Трофимова Т.А. Новые индикаторные виды пресноводного бентоса и расчет их видовых сапробных характеристик // Экология водных беспозвоночных с сборником материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай - Болтовского. Борок: Принтхаус, 2010. С. 310–314.
251. Трофимова Т.А., Новикова Е.А. Новые индикаторные виды сапробности среди пресноводного макрозообентоса // «Экологические проблемы урбанизированных территорий Северо-Запада России и пути их решения» . Экологическая школа в Петергофе – наукограде Российской Федерации. Санкт-Петербург: ВВМ, 2011. С. 202–207.
252. Фролов А.А. Двустворчатые моллюски (Bivalvia, Pisidioidea) ручьев северо-запада Мурманской области: фауна и экология // Экосистемы 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. 309–313.

253. Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. М. 2008. 50 с.

254. Чебанова В.В., Николаева Е.Т. Бентос ключа Карымайский // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток:, 1981. С. 38–43.

255. Чертопруд М.В. Фауна макрозообентоса малых рек Клиско-Дмитровской гряды // Биология внутренних вод. 2002а. № 3. С. 16–24.

256. Чертопруд М.В. Модификация метода Пантле-Букка для оценки загрязнения водотоков по качественным показателям макрозообентоса // Водные ресурсы. 2002b. Т. 29. № 3. С. 337–342.

257. Чертопруд М.В. Изменчивость макрозообентоса водотоков центра Европейской части России. // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66. № 6. С. 491–502.

258. Чертопруд М.В. Родниковые сообщества макрозообентоса Московской области // Журнал общей биологии. 2006а. Т. 67. № 5. С. 374–384.

259. Чертопруд М.В. Анализ жизненных форм реофильного макрозообентоса: новый подход к классификации сообществ // Журнал общей биологии. 2006b. Т. 67. № 3. С. 190–197.

260. Чертопруд М.В. Модификация индекса сапробности Пантле-Букка для водоемов Европейской России // Материалы международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем». Санкт-Петербург: ЛЕМА, 2007. С. 298–302.

261. Чертопруд М.В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. С. 51–73.

262. Чертопруд М.В., Удалов А.А. Экологические группировки пресноводных Gastropoda Европейской части России: влияние типа водоема и субстрата // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 5. С. 664–676.

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

264. 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. Борк: Принтхаус, 2010. С. 356–360.

265. Чужекова Т.А. О росте *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (Diptera: Chironomidae) Родниковых ручьях Самарской луки // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы конференции с международным участием (г. Тольятти, 5-8 сентября 2011 г.). : Тольятти: Касандра, 2011а. С. 158.
266. Чужекова Т.А. Структурно-функциональная характеристика макрозообентоса родников и ручьев национального парка Хвалынский (Нижнее Поволжье, Саратовская область) // Тезисы VII Международной научно-практической конференции Pontus Euxinus 2011 по проблемам водных экосистем, посвящённой 140-летию Института биологии южных морей Национальной академии наук Украины. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011b. С. 255–256.
267. Чужекова Т.А. Мониторинг экологического состояния родниковых ручьев г. Жигулевска и его окрестностей по донным беспозвоночным в 2007-2011 годах // Вектор науки Тольяттинского Государственного Университета. 2013а. № 4 (26). С. 30–34.
268. Чужекова Т.А. Структурно-функциональные свойства макрозообентоса водоемов и водотоков национального парка 'Бузулукский Бор' (Оренбургская область) // Биология внутренних вод Материалы докладов XIV Международной школы-конференции молодых ученых., 2013b. С. С.413–416.
269. Чужекова Т.А. Гидрологический режим родниковых ручьев Самарской Луки // Вектор науки Тольяттинского Государственного Университета. 2013с. № 2 (24). С. 80–86.
270. Чужекова Т.А., Полякова Н.В. Структура мезозoopланктона и макрозообентоса некоторых водоемов Самарской Луки // Биология внутренних вод Материалы докладов XIII Международной школы-конференции молодых ученых. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2007а. С. 283–290.
271. Чужекова Т.А., Полякова Н.В. Макрозообентос некоторых водоемов Самарской Луки // Самарская Лука бюлл.. 2007b. Т. 16. № 3. С. 538–546.
272. Чужекова Т.А., Полякова Н.В. Структура макрозообентоса ручьев г. Жигулёвска и его окрестностей // 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.
273. Чуйков Ю.С. к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Сев. Каспия // 2000. С. 196.
274. Шабаетов А., Орлова Ю.С. ФИТОПЛАНКТОН РОДНИКОВ «ЛЕСНОЙ» И «КУЗНАЛ» В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «СМОЛЬНЫЙ» // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2015. Т. 14. С. 389–395.
275. Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2007. 167 с.

276. Шиляева Е.В., Артемьева Е.С. Макрозообентос родников г. Ижевска // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. С. 315–316.
277. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
278. Щербина Г.. Структура макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск:, 2005. С. 397–412.
279. Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно–функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов // 2009.
280. Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов вод сб. науч. работ, посвященный. 2010. С. 426–466.
281. Яворская Н.М. Распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) по водным объектам бассейна Нижнего Амура // Чтения Памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2011. Т. 5. С. 612–622.
282. Яковлев В.Г. и др. Курорт Сергиевские Минеральные Воды и его лечебные факторы. Куйбышев: Издательство Саратовского университета (Куйбышевский филиал), 1990. 99 с.
283. Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.
284. Яковлева А.В., Яковлев В.А., Мезикова Д.В. Первые обнаружения североамериканского брюхоногого моллюска *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) в Куйбышевском водохранилище // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 3. С. 92–96.
285. Физико-химические свойства Ундоровской минеральной воды [Электронный ресурс]. URL: http://undoriya.ru/min_ist.php.
286. Волга-1 // первая конференция по изучению водоемов бассейна р. Волги, тезисы докладов. Тольятти:, 1968.
287. Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном) / под ред. И.Н. Андронниковой. Л.: Наука, 1980. 248 с.
288. Экосистема озера Плещеево / под ред. Н.В. Буторин, Л.В. Скляренко. Л.: Наука, 1989. 264 с.
289. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные. / под ред. С.Я. Цалолыхин. СПб: Наука, 1994. 395 с.

290. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые / под ред. С.Я. Цалолихин. СПб: Наука, 1997. 439 с.
291. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые: двукрылые. / под ред. С.Я. Цалолихин. СПб: Наука, 1999. 998 с.
292. Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография / под ред. А.И. Копылова. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
293. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / под ред. С.Я. Цалолихин. Санкт-Петербург: Наука, 2001. 836 с.
294. Основы геоэкологии, биоиндикации, биотестирования водных экосистем. / под ред. В.В. Куриленко. СПб: Издательство СПбГУ, 2004. 444 с.
295. Водные объекты Республики Татарстан // Гидрологический справочник. Казань: ПИК «Идель-пресс», 2006. С. 504.
296. Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. Самара:, 2007. 200 с.
297. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 372 с.
298. Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / под ред. О.В. Бухарин, Г.С. Розенберг. М.: Наука, 2007. 403 с.
299. Летопись природы Национального парка «Хвалынский», Книга 2: «Исходные данные (продолжение). Исходные данные полевого сезона 2007 года». Хвалынский, 2008. 165 с.
300. Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейн / под ред. Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. Тольятти: Касандра, 2011. 322 с.

СПИСОК ИЛЮСТРАЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Таблицы

Таблица 1.1.1. Сопоставление зонирования рек по Й. Иллиесу и речного континуума по Р. Ванноту	11
Таблица 1.1.2. Типы сообществ родников и родниковых ручьев Европейской части России по литературным данным.....	14
Таблица 1.2.1. Различные представления о границах регионов Поволжья.....	18
Таблица 2.2.1 Структура материала	26
Таблица 2.5.1. Р/В-коэффициенты для таксонов первичноводных животных	36
Таблица 2.6.1. Таблица поправочных коэффициентов при расчете индивидуальных индексов сапробности в зависимости от встречаемости вида по сапробным зонам	37
Таблица 6.1.1. Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье Железнодорожный г. Жигулевск	127
Таблица 6.2.1. Доминанты, трофические группы и величины обилия сообществ макрозообентоса до и после пересыхания	129
Таблица 6.3.1 Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье по ул. Морквашинской	131
Таблица 6.4.1. Доминирующие формы, величины обилия и продукция в родниковом ручье Винный ключ НП «Самарская Лука» близ села Ширяево	134
Таблица 7.1.1. Разброс индивидуальных индексов сапробности у новых видов индикаторов, принадлежащим к разным таксономическим группам	146
Таблица 7.1.2. Число проб, перешедших из одной сапробной зоны в другую при добавлении новых видов индикаторов	146
Таблица 8.1.1. Шкалы оценки состояния сообщества родникового макрозообентоса по доле кренофильных форм по величинам обилия.....	152
Таблица А.1. Список координат родников и родниковых ручьев.....	186
Таблица А.2. Характеристики точек сбора.....	188
Таблица А.3. Градация величин факторов для дисперсионного анализа.....	197
Таблица В.1. Встречаемость видов в сообществах различного типа. Нумерация сообществ приведена согласно главе 4.	198
Таблица С.1. Средние показатели численности (тыс. экз./м ²) в кренофильных сообществах...	222
Таблица С.2. Средние показатели биомассы (г/м ²) в кренофильных сообществах.....	223

Таблица С.3. Средние показатели численности (тыс. экз./м ²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний	224
Таблица С.4. Средние показатели биомассы (г/м ²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний	225
Таблица С.5. Численность кренофильных сообществ при разных грациях факторов.....	226
Таблица С.6. Численности (тыс. экз./м ²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний	227
Таблица С.7 Индекс Жаккара	229
Таблица D.1. Доля (%) функционально-трофических групп в продукции родниковых ручьев различных регионов. Сб – собиратели, X – хищники, И – измельчители,	235
Таблица F.1. Новые сапробные валентности и индивидуальные индексы сапробности	239

Рисунки

Рисунок 1.1.1. Типы родников. Стрелками показана разгрузка водоносного пласта [Жадин, 1950a]	9
Рисунок 2.2.1. Карта-схема района исследований: бассейн Средней Волги.	30
Рисунок 2.3.1. Зубчатый водолазный дночерпатель Грузова, площадь 0,025 м ² (фото Герасимовой А.В.)	32
Рисунок 2.3.2. Модифицированный дночерпатель типа «Surber» площадью 0,01 м ²	32
Рисунок 3.1.1. Таксономический состав макробеспозвоночных	42
Рисунок 3.1.2. Таксономический состав насекомых	42
Рисунок 3.1.3. Представленность видов с различными экологическими предпочтениями	42
Рисунок 3.2.1. Дендрограмма сходства списка родов по числу представленных в них видов, в родниковых ручьях различных территорий: Lindegaard_1995 – Западная Европа, Lencioni_2011 – Итальянские Альпы, Orendt_2000 – Восточная Германия, Ferrington_1998 – США, Colbo_1991 – Канада, Chuzhekova_unp – Среднее Поволжье, Zinchenko_2011 – Среднее и Нижнее Поволжье (малые реки, озера, водохранилища). Кластеризация проведена методом neighbor joining в программе PAST с использованием расстояния Брея-Куртиса	52
Рисунок 3.2.1. Дендрограмма сходства станций по долям численности доминирующих и субдоминирующих родов. Кластеризация проведена методом Neighbor joining с использованием расстояния Эвклида (значения по осям), данные стандартизированы в	

программе Statistica 7. Примечания: 1) Арабские цифры: зеленый – кренофильные сообщества, синий – реофильные сообщества, оранжевый – сообщества нарушенных местообитаний, красный – сообщества сероводородных источников. 2) Надписи на ветвях дендрограммы: черный – полуостров Самарская Лука, фиолетовый – пресные источники Сергиевского р-на Самарской области, красный – сероводородные источники Сергиевского р-на Самарской области, розовый – окр. г. Казани, зеленый – НП «Хвалынский», светло-коричневый – НП «Бузулукский бор».....	55
Рисунок 4.1.1. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе <i>Pseudodiamesa – Tipula – Tanytarsini</i>	57
Рисунок 4.1.2. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием <i>Chaetocladius</i> spp.....	59
Рисунок 4.1.3. Динамика величин обилия (а – численность, б – биомасса) в сообществе <i>Chaetocladius piger– Eiseniella tetraedra</i> в 2009 году.....	60
Рисунок 4.1.4. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах типа <i>Plectrocnemia conspersa – Nemoura cinerea – Tipula</i>	61
Рисунок 4.1.5. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах <i>Tipula</i> spp.....	63
Рисунок 4.1.6. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием <i>Pisidium</i> spp.	65
Рисунок 4.1.7. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием <i>Elodes</i> spp. – <i>Plectrocnemia conspersa – Eiseniella tetraedra – Nemurella pictetii</i>	66
Рисунок 4.1.8. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием <i>Dicranota bimaculata – Tipula</i>	67
Рисунок 4.1.9. Таксономический состав сообществ с доминированием <i>Galba truncatula</i>	69
Рисунок 4.2.1. Таксономический состав макрозообентоса в сообществах с доминированием <i>Baetis rhodani</i>	70
Рисунок 4.3.1. Таксономический состав макрозообентоса с доминированием Tubificidae varia. 72	
Рисунок 4.3.2. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием <i>Chironomus</i> spp.....	74
Рисунок 4.3.3. Динамика биомассы в ручье по ул. Жигулевской (станция РПЖ1а) в 2009 году. 74	
Рисунок 4.3.4. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием <i>Prodiamesa olivacea</i>	75
Рисунок 4.3.5. Таксономический состав макрозообентоса в сообществе с доминированием <i>Radix labiata – Physa acuta</i>	77
Рисунок 4.5.1. Индекс доминирования Арнольди для трех массовых видов Chironomidae при разных концентрациях содержания органического вещества в грунте.....	84

Рисунок 4.5.2. Средние значения численности в группах сообществ.....	87
Рисунок 4.5.3. Доля (% от общей численности) Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и кренофильных форм.....	88
Рисунок 5.1.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе <i>Pseudodiamesa</i> spp. – <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – Tanytarsini	90
Рисунок 5.1.2. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе <i>Pseudodiamesa</i> spp. – <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – Tanytarsini	91
Рисунок 5.1.3. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных <i>Pseudodiamesa</i> – <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> – Tanytarsini	91
Рисунок 5.1.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Chaetocladius</i> spp.....	92
Рисунок 5.1.5. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Chaetocladius</i> spp.....	93
Рисунок 5.1.6. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных сообществе с доминированием <i>Chaetocladius</i> spp.....	93
Рисунок 5.1.7. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>N. cinerea</i> – <i>Tipula</i> spp.....	94
Рисунок 5.1.8. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Nemoura cinerea</i> – <i>Tipula</i> spp.....	95
Рисунок 5.1.9. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Nemoura cinerea</i> – <i>Tipula</i> spp.....	95
Рисунок 5.1.10. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Tipula</i> spp.....	96
Рисунок 5.1.11. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Tipula</i> spp.....	97
Рисунок 5.1.12. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных с доминированием <i>Tipula</i> spp.....	97
Рисунок 5.1.13. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Pisidium</i> spp.....	98
Рисунок 5.1.14. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Pisidium</i> spp.....	99
Рисунок 5.1.15. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Pisidium</i> spp.....	99

Рисунок 5.1.16. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Elodes</i> spp. – <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Eiseniella tetraedra</i> – <i>Nemurella pictetii</i>	100
Рисунок 5.1.17. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Elodes</i> spp. – <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Eiseniella tetraedra</i> – <i>Nemurella pictetii</i>	101
Рисунок 5.1.18. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Elodes</i> spp. – <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Eiseniella tetraedra</i> – <i>Nemurella pictetii</i>	101
Рисунок 5.1.19. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – Tubificidae varia	102
Рисунок 5.1.20. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – Tubificidae varia.....	103
Рисунок 5.1.21. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – Tubificidae varia	103
Рисунок 5.1.22. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Galba truncatula</i>	104
Рисунок 5.1.23. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Galba truncatula</i>	105
Рисунок 5.1.24. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Galba truncatula</i>	105
Рисунок 5.2.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Baetis rhodani</i>	106
Рисунок 5.2.2. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Baetis rhodani</i>	107
Рисунок 5.2.3. Суммарная продукция различных функционально-трофических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Baetis rhodani</i>	107
Рисунок 5.2.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе <i>Anabolia laevis</i> – <i>Halesus tessellatus</i>	108
Рисунок 5.3.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием Tubificidae	109
Рисунок 5.3.2. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием Tubificidae varia	109
Рисунок 5.3.3. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием Tubificidae varia	110

Рисунок 5.3.4. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Chironomus</i> spp.....	111
Рисунок 5.3.5. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Chironomus</i> spp.	111
Рисунок 5.3.6. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Chironomus</i> spp.	111
Рисунок 5.3.7. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Prodiamesa olivacea</i>	113
Рисунок 5.3.8. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Prodiamesa olivacea</i>	113
Рисунок 5.3.9. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Prodiamesa olivacea</i>	113
Рисунок 5.3.10. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием <i>Radix labiata – Physa acuta</i>	114
Рисунок 5.3.11. Суммарная продукция различных таксономических групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Radix labiata – Physa acuta</i>	115
Рисунок 5.3.12. Суммарная продукция различных функциональных групп беспозвоночных в сообществе с доминированием <i>Radix labiata – Physa acuta</i>	115
Рисунок 5.4.1. Доля различных функционально-трофических групп в сообществе с доминированием Sytrphidae.....	116
Рисунок 5.5.1. Средние значения продукции функционально-трофических групп в различных группах сообществ.....	121
Рисунок 5.5.2. Относительные доли продукции функционально-трофических групп в различных группах сообществ.....	121
Рисунок 5.5.3. Биомасса и продукции макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкая, умеренная, высокая).....	122
Рисунок 5.5.4. Продукции функционально-трофических групп макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкая, умеренная, высокая).....	122
Рисунок 5.5.5. Соотношение продукции функционально-трофических групп макрозообентоса при различной антропогенной нагрузке (низкой, умеренной, высокой).....	122
Рисунок 6.1.1. Доля по численности кренофильных форм и суммарная доля Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera в ручье Железнодорожный.....	126
Рисунок 6.3.1. Дендрограмма сходства таксономического состава на разных участках ручья по ул. Морквашиной в период с 2006 по 2011 год.	133

Рисунок 6.5.1 Общая схема межгодовых изменений в родниковых ручьях г. Жигулевска и его окрестностях	143
Рисунок D.1. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Pseudodiamesa</i> spp. – <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – <i>Tanytarsini</i>	230
Рисунок D.2. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Chaetocladius</i> spp.	230
Рисунок D.3. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Plectrocnemia conspersa</i> - <i>Nemoura cinerea</i> – <i>Tipula</i> spp.	230
Рисунок D.4. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Tipula</i> spp.	231
Рисунок D.5. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Pisidium</i> spp.	231
Рисунок D.6. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Elodes</i> spp. – <i>Plectrocnemia conspersa</i> – <i>Eiseniella tetraedra</i> – <i>Nemurella pictetii</i>	231
Рисунок D.7. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Dicranota bimaculata</i> – <i>Tipula</i> spp. – <i>Tubificidae varia</i>	232
Рисунок D.8. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Galba trunkatula</i>	232
Рисунок D.9. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Baetis rhodani</i>	232
Рисунок D.10. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Tubificidae varia</i>	233
Рисунок D.11. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Chironomus</i>	233
Рисунок D.12. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Prodiamesa olivacea</i>	233
Рисунок D.13. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием <i>Radix labiata</i> - <i>Physella acuta</i>	234
Рисунок E.1. Доля по численности (%) различных трофических групп в составе сообщества в ручье Железнодорожный	236

Рисунок Е.2 Доля по численности (%) различных трофических групп в составе сообщества в ручье по ул. Морквашиной.....	237
Рисунок Е.3. Доля кренофильных форм и суммарная доля Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera в ручье Винный ключ	238
Рисунок Е.4. Доля (%) по численности различных трофических групп в составе сообщества в ручье Винный ключ	238

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А (к главе 2)

Таблица А.1. Список координат родников и родниковых ручьев

Ручей/родник	Широта	Долгота	Ручей/родник	Широта	Долгота
РКАЛ	55,94735	49,36452	РХ	53,39424	49,58699
РКИН	55,88144	49,38975	НППРУД1	53,38893	49,48473
РСУХ	55,88135	49,09216	НППРУД2	53,38893	49,48473
РПКИН	55,86006	49,32269	РЯБ	53,36586	49,44849
РНОКС	55,82199	49,52281	РАЛ	53,35876	49,45844
РСУЛ	55,82165	49,52271	РАН	53,30657	49,66161
РЗВА	55,80503	49,35848	РБРУ1	53,30368	49,66375
РМК	55,76538	49,85623	РБРЯ2	53,26017	49,29617
РВС	55,76104	48,69616	РБРЯ1	53,26010	49,29607
РПРО	55,71052	48,65580	ББ7	53,05912	52,21745
РУНД4	54,60996	48,39443	ББ5	53,04740	52,17025
РУНД2	54,60071	48,41031	ББ4	53,02555	52,13015
РУНД3	54,60071	48,41031	ББ3	53,02443	52,12932
РУНД1	54,60054	48,41031	РКА	52,50764	48,10159
РСУРГ	53,92476	51,18474	РВИШ	52,50038	48,05839
РСЕРН-И	53,92087	51,25903	РКАМ	52,49911	48,04765
РСЕРНПР	53,91747	51,25383	РКД	52,49260	48,05701
РСОК	53,90000	51,22000	РЛАВ	52,49089	48,05260
РСОП	53,89658	51,12748	ЛИМН	52,48906	48,05306
РСВЕ	53,89503	51,15821	РВП	52,48725	48,04781
РР	53,41648	49,53726	ГЕЛ1	52,48709	48,04765
РПМ	53,41073	49,52666	РБЛАГ	52,48709	48,04513
РШИ	53,40929	50,01327	РРОД	52,48610	48,04599
РЧГ	53,40441	49,54080	РСВ	52,48553	48,04910
РПЖ	53,40291	49,48860	РОЗ	52,47907	48,08441
РЖД	53,39859	49,51088	КЧ	53,40604	49,92026

Таблица А.2. Характеристики точек сбора

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОВ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2006	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	5,5	город/трасса
2006	РПЖ1	14,1	5,5	0,14	0,3	1,57	гравий	2,9	город/трасса
2006	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	5,6	город/трасса
2006	РПМ1	14,1	17	0,15	1,3	22,10	заиленный песок	нет данных	город/трасса
2006	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	7,2	город/трасса
2006	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	7,2	поле
2006	РЧГ1	14,1	17	0,15	1,3	22,10	заиленный песок	нет данных	город/трасса
2006	РЧГ2	14,1	25	0,15	1,3	32,50	заиленный песок	нет данных	город/трасса
2007	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	10,0	город/трасса
2007	РПЖ1	14,1	5,5	0,14	0,3	1,57	гравий	2,9	город/трасса
2007	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	10,3	город/трасса
2007	РПМ1	14,1	14	0,20	1,2	22,40	заиленный песок	3,5	город/трасса
2007	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	7,7	город/трасса
2007	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	4,1	город/трасса
2007	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	7,2	поле
2007	РЧГ1	14,1	16	0,25	1,5	40,00	ил	9,7	город/трасса

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2007	РЧГ2	14,1	42	0,10	1,5	42,00	ил	11,0	город/трасса
2008	РАЛ1	14,1	0,2	0,01	0,3	0,00	ил	5,9	поселок
2008	РАЛ2	14,1	15	0,14	0,7	10,01	ил	5,2	поселок
2008	РАН1	8,7	3,5	0,21	0,35	1,75	ил	8,4	национальный парк
2008	РАН2	8,7	3,5	0,21	0,45	2,25	ил	7,1	национальный парк
2008	РБРУ1	8,7	45	0,15	3,5	157,50	ил	8,0	национальный парк
2008	РБРУ2	8,7	27	0,11	7	138,60	ил	7,9	национальный парк
2008	РБРЯ1	8,7	3	0,12	0,35	0,84	ил	3,5	поселок
2008	РБРЯ2	8,7	3	0,10	0,27	0,54	заиленный песок	6,1	поселок
2008	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	5,5	город/трасса
2008	РПЖ1	14,1	5,5	0,14	0,3	1,57	гравий	2,9	город/трасса
2008	РПЖ1А	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	ил	5,5	город/трасса
2008	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	5,6	город/трасса
2008	РПМ1	14,1	14	0,20	1,2	22,40	заиленный песок	6,0	город/трасса
2008	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	7,2	город/трасса
2008	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	7,2	город/трасса
2008	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	5,5	город/трасса
2008	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	7,2	поле

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
-----	---------	---------------------------	-------------	---------------	-----------	-------------	----------	---------------------------	------------------------

2008	РШИ1	8,7	3,5	0,25	0,35	2,04	гравий	1,7	поселок
2008	РШИ2	8,7	2,5	0,20	0,7	2,33	ил	6,4	поселок
2008	РЯБ2	14,1	3,5	0,10	0,5	1,17	ил	4,5	поселок
2009	РАЛ1	14,1	1	0,01	0,2	0,02	глина	5,9	поселок
2009	РАЛ2	14,1	15	0,14	0,8	11,44	ил	5,2	поселок
2009	РАН0	8,7	27	0,00	1	0,18	ил	нет данных	национальный парк
2009	РАН1	8,7	3,5	0,21	0,35	1,75	ил	8,4	национальный парк
2009	РАН2	8,7	3,5	0,21	0,45	2,25	ил	7,1	национальный парк
2009	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	5,5	город/трасса
2009	РПЖ1	14,1	5,5	0,14	0,3	1,57	гравий	3,5	город/трасса
2009	РПЖ1А	14,1	3	0,12	0,5	1,20	ил	15,1	город/трасса
2009	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	5,6	город/трасса
2009	РПМ1	14,1	14	0,20	1,2	22,40	заиленный песок	4,2	город/трасса
2009	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	6,5	город/трасса
2009	РПМ2А	14,1	7	0,31	1,2	17,36	гравий	0,9	город/трасса
2009	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	5,4	город/трасса
2009	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	5,5	поле
2009	РШИ1	8,7	3,5	0,25	0,35	2,04	гравий	1,7	поселок
2009	РШИ2	8,7	2,5	0,20	0,7	2,33	ил	6,4	поселок
2009	РЯБ1	14,1	7	0,16	0,5	3,73	ил	4,5	поселок

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОВ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2009	РЯБ2	14,1	3,5	0,10	0,5	1,17	ил	4,5	поселок
2010	ББЗ	15	0,2	0,05	1	0,07	заиленный	нет данных	национальный

							песок		парк
2010	ББ4	10	12	0,32	0,5	12,80	опад	нет данных	национальный парк
2010	ББ51А	10	12	0,20	1,8	28,80	песок	нет данных	национальный парк
2010	ББ51Б	10	15	0,10	1,8	18,00	детрит	нет данных	национальный парк
2010	ББ51В	10	12	0,20	1,8	28,80	ксилаль	нет данных	национальный парк
2010	ББ51Г	10	5	0,20	1,8	12,00	мох	нет данных	национальный парк
2010	ББ51Д	10	15	0,20	1,8	36,00	дрифт	нет данных	национальный парк
2010	ББ51Е	10	15	0,20	1,8	36,00	корни макрофитов	нет данных	национальный парк
2010	ББ7	10	25	0,35	3,5	204,17	ксилаль	нет данных	национальный парк
2010	ББ71А	10	35	0,35	3,5	285,83	мох	нет данных	национальный парк
2010	ББ71Б	10	0,2	0,05	3,5	0,23	заиленный песок	нет данных	национальный парк
2010	ББ71В	10	35	0,40	3,5	326,67	песок	нет данных	национальный парк
2010	ББ71Г	10	35	0,40	3,5	326,67	ксилаль	нет данных	национальный парк

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОВ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2010	ББ71Г1	10	35	0,40	3,5	326,67	ксилаль	нет данных	национальный парк
2010	ББ72	10	35	0,40	3,5	326,67	ксилаль	нет данных	национальный парк

2010	РБЛАГ	6	30	0,02	0,4	1,60	ил	нет данных	национальный парк
2010	РВИШ	6	0,5	0,10	0,2	0,07	ил	нет данных	национальный парк
2010	РВП1	6	1	0,17	0,35	0,39	мох	нет данных	национальный парк
2010	РВП2	6	2,5	0,17	0,35	0,97	заиленный песок	нет данных	национальный парк
2010	РВП3	6	2,5	0,17	0,35	0,97	заиленный песок	нет данных	национальный парк
2010	РВП4	6	2,5	0,20	0,35	1,17	ил	нет данных	национальный парк
2010	ГЕЛ1	6	1	0,05	1,2	0,40	ил	нет данных	национальный парк
2010	РКА	6	5	0,25	1,8	15,00	песок	нет данных	город/трасса
2010	РКАМ	6	12	0,05	0,5	2,00	опад	нет данных	национальный парк
2010	РЛАВ	6	2	0,17	0,6	1,36	заиленный песок	нет данных	национальный парк
2010	ЛИМН	6	40	0,00	1,5	0,40	опад	нет данных	национальный парк
2010	РКД	6	10	0,12	0,4	3,20	ил	нет данных	национальный парк

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2010	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	7,8	город/трасса
2010	ПРОД	6	2	0,10	0,3	0,40	заиленный песок	нет данных	национальный парк
2010	РПЖ1А	14,1	3	0,12	0,5	1,20	ил	15,0	город/трасса
2010	РПЖ2А	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный	6,0	город/трасса

2010	РПМ1	14,1	14	0,20	1,2	22,40	песок заиленный песок	нет данных	город/трасса
2010	РПМ1АСМ ЫВСКАМН ЕЙ	14,1	7	0,35	1,2	19,60	камни	нет данных	город/трасса
2010	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	5,0	город/трасса
2010	РПМ2А	14,1	7	0,31	1,2	17,36	гравий	1,5	город/трасса
2010	РПМ3АРОС ЛИ	14,1	17	0,12	1,2	16,32	макрофиты	нет данных	город/трасса
2010	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	5,5	город/трасса
2010	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	5,4	город/трасса
2010	РОЗ	6	5	0,10	0,5	1,67	ил	нет данных	национальный парк
2010	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	5,5	поле
2010	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	5,5	город/трасса
2010	РСВ	6	25	0,01	1,5	2,50	ил	нет данных	национальный парк
2011	КЧ	7	0,2	0,01	0,3	0,00	ил	нет данных	национальный парк

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2011	РЖД	14,1	22	0,15	1,2	26,40	заиленный песок	7,8	город/трасса
2011	РПЖ1	14,1	5,5	0,14	0,3	1,57	гравий	4,3	город/трасса
2011	РПЖ1А	14,1	3	0,12	0,5	1,20	ил	15,0	город/трасса
2011	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	6,0	город/трасса
2011	РПЖ2	14,1	5,5	0,14	0,5	2,62	заиленный песок	6,0	город/трасса

2011	РПМ1	14,1	14	0,20	1,2	22,40	заиленный песок	7,6	город/трасса
2011	РПМ2	14,1	42	0,06	1,5	25,20	ил	5,0	город/трасса
2011	РПМ2А	14,1	7	0,31	1,2	17,36	гравий	1,5	город/трасса
2011	РР	8,7	17	0,01	1,7	0,96	ил	5,5	город/трасса
2011	РСВЕ	7	4	0,15	0,4	1,60	ил	16,7	поселок
2011	РСЕРНИ1	7	4	0,25	0,5	3,33	ил	30,7	курорт
2011	РСЕРНИ2	7	4,5	0,33	0,77	7,62	ил	30,7	курорт
2011	РСЕРНИ3	7	15	0,10	0,8	8,00	камни	30,7	курорт
2011	РСЕРНПР1	7	2	0,07	0,3	0,28	заиленный песок	нет данных	курорт
2011	РСЕРНПР2	7	1	0,07	0,3	0,14	заиленный песок	нет данных	курорт
2011	РСЕРНПР3	7	0,5	0,05	0,3	0,05	ил	нет данных	курорт
2011	РСОК1	7	4	0,05	0,3	0,40	ил	10,3	поселок
2011	РСОК2	7	5	0,20	0,3	2,00	ил	10,3	поселок
2011	РСОК3	7	5	0,20	0,3	2,00	ил	10,3	поселок
2011	РСОП	7	4	0,10	0,2	0,53	ил	10,3	поле

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2011	РСУРГ1	7	5	0,54	0,3	5,42	камни	2,0	поселок
2011	РСУРГ2	7	23	0,20	0,5	15,19	ил	12,0	поселок
2011	РСУРГ2УР ЕЗ	7	0,5	0,05	0,5	0,08	ил	12,0	поселок
2011	РСУРГ3	7	50	0,10	1,5	50,00	ил	12,0	поселок
2011	РХ	8,7	35	0,01	1,3	1,52	ил	5,5	поле
2011	РШИ1	8,7	3,5	0,25	0,35	2,04	гравий	1,7	поселок
2011	РШИ2	8,7	2,5	0,20	0,7	2,33	ил	5,6	поселок
2011	СЕРНКАЧ	7	4	0,25	0,7	4,67	ил	30,7	курорт

2012	НППРУД1	9	30	0,00	2	0,00	макрофиты	нет данных	город/трасса
2012	НППРУД2	9	0,1	0,01	0,7	0,00	заиленный песок	нет данных	город/трасса
2012	Р.НОКСА	12	35	0,20	1,5	69,33	ил	8,8	город/трасса
2012	РВС	12	17,5	0,24	1	28,30	ил	нет данных	поселок
2012	РЗВА	12	3	0,20	0,7	2,77	ил	10,6	поселок
2012	РКАЛ	12	26,5	0,20	1,2	42,00	ил	нет данных	город/трасса
2012	РКАЛУРЕЗ	12	0,5	0,05	1,2	0,20	ил	нет данных	город/трасса
2012	РКИН1	12	4,5	0,14	0,3	1,26	ил	4,1	поселок
2012	РКИН1УРЕ 3	12	0,5	0,05	0,3	0,05	ил	4,1	поселок
2012	РКИН2	12	13,5	0,22	0,5	9,97	ил	5,4	поселок
2012	РКИН2УРЕ 3	12	0,5	0,05	0,5	0,08	ил	5,4	поселок
2012	РМК	12	26	0,28	1,5	72,84	гравий	4,5	город/трасса
2012	РМКУРЕЗ	12	0,5	0,05	1,5	0,25	ил	4,5	город/трасса

Таблица 12 (продолжение)

Год	Станция	Среднегодовая температура	Глубина, см	Скорость, м/с	Ширина, м	Расход, л/с	Субстрат	Содержание ОБ в грунте, %	Антропогенная нагрузка
2012	РПКИН2	12	3,5	0,24	0,35	1,98	ил	14,4	поле
2012	РПКИН1	12	3,5	0,24	0,25	1,42	ил	14,4	поле
2012	РПРО	12	27,5	0,20	1,2	43,58	ил	4,7	город/трасса
2012	РСУЛКАЧ	12	27,5	0,49	1,2	106,75	ил	1,8	город/трасса
2012	РСУЛУРЕЗ	12	0,5	0,05	1,2	0,20	ил	1,8	город/трасса
2012	РСУХРУС	12	21	0,28	2,5	98,05	песок	0,7	город/трасса
2012	РСУХУРЕЗ	12	0,5	0,05	2,5	0,42	песок	0,7	город/трасса
2012	РУНД1	11	25	0,25	1,5	62,50	ил	3,7	Курорт
2012	РУНД1УРЕ 3	11	0,2	0,05	1,5	0,10	ил	3,7	Курорт

2012	РУНД2ГРК	11	0,2	0,05	1,5	0,10	опад	2,9	Курорт
2012	РУНД31	11	7	0,15	0,35	2,45	ил	9,4	Курорт
2012	РУНД32	11	12	0,15	0,35	4,20	опад	9,4	Курорт
2012	РУНД4ИСТ	11	20	0,01	0,5	0,67	ил	7,6	Курорт
2012	РУНД4	11	2	0,20	0,5	1,33	опад	7,6	Курорт
2012	РУНД4УРЕ 3	11	0,2	0,05	0,5	0,03	ил	7,6	Курорт

Прим.: среднегодовые температуры приведены по собственным и литературным данным [Сивохиц, 2005; Чужекова, 2013с; Физико-химические свойства Ундоровской минеральной воды, ; Водные объекты Республики Татарстан, 2006; Летопись природы Национального парка «Хвалынский», Книга 2: «Исходные данные (продолжение). Исходные данные полевого сезона 2007 года», 2008].

Таблица А.3. Градация величин факторов для дисперсионного анализа

Условное обозначение	ОВ, %	Расход, л
1	<2	<1
2	от 2 до 4	от 1 до 10
3	от 4 до 6	от 10 до 30
4	от 6 до 8	от 30 до 100
5	от 8 до 10	более 100
6	от 10 до 12	
7	от 12 до 15	
8	более 15	

Приложение В (к главам 3 и 4)

Таблица В.1. Встречаемость видов в сообществах различного типа. Нумерация сообществ приведена согласно главе 4.

Прим.: нд – нет данных, у – убиквист, рлф – рео-лимнофил, лф – лимнофил, лрф – лимно-реофил, фф – фитофил, рф – реофил, кф – кренофил, овв – обитатели временных водоемов, лб – лимнобионт, нз – наземные, рб – реобионт, м – минер, зп, рр – заболоченная почва, разлагающие растения, рр – разлагающие растения.

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Nematomorpha																
Gordiacea gen. sp.	нд	0	0	0	5	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Nematoda																
Nematoda varia	у	0	3	33	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0
Oligochaeta																
Lumbiculida																
Lumbriculidae gen.sp	лф	0	4	0	5	8	0	0	0	0	0	0,8	0	1	0	0
Lumbriculus variegatus (Müller, 1774)	лф	0	1	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	1	20	0
Lumbicidae																
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	у	17	24	33	16	8	63	0	0	4	0	10	16	18	0	0
<i>Eisenia</i> sp.	лф	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0
Lumbricidae gen. sp.	лф	6	5	0	11	0	0	0	0	0	0	7	9	4	0	0
Enchytraeidae																
Enchytraeidae varia	рлф	6	4	0	0	0	0	0	0	5	0	2	3	1	0	0
<i>Fridericia</i> sp.	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0
Naididae																
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber, 1879	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Naididae gen. sp.	лрф	2	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0
<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet, 1906	фф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nais</i> sp.	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Pristina (Pristinella) bilobata</i> (Bretscher, 1903)	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	1	0	0	0
<i>Pristina (Pristinella) rosea</i> (Piguet, 1906)	лрф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)	лрф	4	1	0	0	0	0	0	0	5	0	3	2	3	0	0
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky, 1884)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky, 1884)	лф	0	0,5	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tubificidae																
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piguet, 1906)	лф	6	0	0	11	8	13	0	0	2	0	3	0	3	0	0
<i>Aulodrilus</i> sp.	у	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0,7	0	0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	рлф	11	41	0	32	42	25	33	25	33	0	49	40	39	10	0
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparede, 1862	рф	2	3	0	11	17	0	17	0	5	0	4	5	0,7	20	0
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	лрф	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	лрф	40	18	0	26	25	13	0	50	33	0	32	25	23	10	0
Hirudinea																
Erpobdellidae																
<i>Dina lineata</i> (Müller, 1774)	лрф	4	7	0	16	0	0	17	0	49	0	10	59	44	0	0
<i>Erpobdella nigricollis</i> (Brandes, 1900)	лрф	0	0	0	5	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0
<i>Erpobdella octoculata</i> (L., 1758)	у	0	4	0	0	0	0	0	0	13	0	6	0	0,7	0	0
<i>Erpobdella testacea</i> (Savigny, 1820)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0,4	0	0	0	0
Glossiphonidae																
<i>Alboglossiphonia heteroclita</i> (L., 1761)	у	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0,8	0	1	0	0
<i>Glossiphonia complanata</i> (L., 1758)	у	2	2	0	0	0	0	0	0	13	0	7	16	0,7	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
<i>Glossiphonia concolor</i> (Apathy, 1888)	у	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0
<i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758)	у	11	0,5	0	37	0	0	0	0	62	0	2	1	18	20	0
<i>Hemiclepsis marginata</i> (Müller, 1774)	лрф	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Piscicolidae																
<i>Piscicola geometra</i> (L., 1761)	у	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia																
Sphaerioidea																
Euglesinae varia	кф	9	0	0	0	83	25	0	0	7	0	0	0	1	0	0
<i>Pisidium personatum</i> Malm, 1855	кф	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	0	0
<i>Pisidium</i> sp.	у	11	3	0	5	25	0	17	0	0	0	17	1	14	10	0
<i>Sphaerium</i> spp.	у	0	0	0	0	0	0	0	25	4	0	1	15	8	0	0
Gastropoda																
Lymnaeidae																
<i>Aenigmomphiscola uvalievae</i> Kruglov et Starobogatov, 1982	овв	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0,7	0	0
<i>Galba truncatula</i> (Müller, 1774)	кф	2	2	0	5	0	0	0	75	4	0	0,4	0	1	0	0
<i>Lymnaea kasakensys</i> ?	овв	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lymnaea</i> sp.	лрф	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lymnaea stagnalis</i> (L., 1758)	лрф	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	1	0	0	0
<i>Radix labiata</i> (Rossmassler, 1835)	лрф	6	24	0	0	0	0	0	0	5	0	7	12	5	50	0
<i>Radix balthica</i> (Draparnaud, 1805)	у	2	8	0	0	0	0	0	0	2	0	0,4	3	1	0	0
<i>Stagnicola palustris</i> (Müller, 1774)	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0
Physidae																
<i>Aplexa hypnorum</i> (L., 1758)	лб	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	1	0	0	0
<i>Physa fontinalis</i> (L., 1758)	лрф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
<i>Physa skinneri</i> (Taylor, 1954)	фф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	2	0,7	0	0
<i>Physa acuta</i> (Draparnaud, 1805)	у	4	12	0	0	0	0	0	0	0	0	5	36	7	30	0
Planorbidae																
<i>Anisus (Anisus) spirorbis</i> (L., 1758)	лб	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Anisus dispar</i> (Westerlund, 1871)	лрф	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gyraulus (Lamorbis) rossmaessleri</i> (Auerswald in A. Schmidt, 1852)	лб	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Planorbis (Planorbis) planorbis</i> (L., 1758)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	10	0
<i>Planorbis</i> juv.	фф	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Succineidae																
<i>Oxyloma (Oxyloma) elegans</i> (Risso, 1826)	фф	4	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Valvatidae																
<i>Valvata trochoidea</i> Mence, 1857	фф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	10	0
Viviparidae																
<i>Viviparus viviparus</i> (L., 1758)	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Acari																
<i>Hydracarina varia</i>	нз	0	0	0	0	8	13	0	0	0	0	0,4	1	0	10	0
Myriapoda																
<i>Diplopoda</i> gen. sp.	нз	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Geophylomorpha</i> gen. sp.	нз	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
Crustacea																
Asellidae																
<i>Asellus aquaticus</i> (L., 1758)	у	11	0	0	0	8	13	0	0	13	0	0,4	1	0,7	0	0
Gammaridae																
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	у	15	15	0	0	0	0	0	0	4	0	7	2	6	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Leptophlebiidae																
<i>Paraleptophlebia cincta</i> (Retzius, 1783)	рлф	0	0	0	5	25	0	17	0	4	0	0	1	0,7	0	0
Odonata																
Aeshnidae																
<i>Aeshna grandis</i> (L., 1758)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Aeshna juncea</i> (L., 1758)	лб	2	0	0	5	0	0	0	25	0	0	0	0	1	10	0
<i>Aeshna viridis</i> Eversmann, 1836	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Calopterygidae																
<i>Calopteryx virgo</i> (L., 1758)	рф	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coenagrionidae																
<i>Coenagrion armatum</i> (Charpentier, 1840)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0
<i>Coenagrion puella</i> (L., 1758)	лф	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coenagrionidae gen. sp. L1.	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enallagma circulatum</i> Selys, 1883	лф	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Enallagma</i> sp.	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ischnura elegans</i> (Vander Linden, 1820)	лрф	0	11	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0,7	0	0
Cordullidae																
<i>Cordulia aenea</i> (L., 1758)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Cordullidae gen.sp. juv.	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
Libellulidae																
<i>Leucorrhinia pectoralis</i> (Charpentier, 1825)	лф	0	2	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Libellula depressa</i> L., 1758	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0
<i>Libellula fulva</i> Müller, 1764	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Libellula quadrimaculata</i> L., 1758	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Orthetrum cancellatum</i> (L., 1758)	лф	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	20	0
Platycnemidae																
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Hemiptera																
Corixidae																
<i>Corixa</i> sp.	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Gerridae																
<i>Aquarius paludum</i> (Fabricius, 1794)	лрф	0	2	0	5	0	0	17	0	4	0	0	0	0	10	0
Gerridae juv.	нд	0	0	0	5	0	0	17	0	5	0	0	1	0,7	0	0
<i>Gerris (Gerris) lacustris</i> (L., 1758)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Gerris (Gerriselloides) lateralis</i> Schummel, 1833	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Hebridae																
<i>Hebrus (Hebrusella) ruficeps</i> Thomson, 1871	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Naukoridae																
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (L., 1758)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
Nepidae																
<i>Nepa cinerea</i> L., 1758	лрф	0	4	0	0	17	0	33	25	13	0	0,8	4	3	10	0
Notonectidae																
<i>Notonecta glauca</i> L., 1758	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Notonectidae juv.	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Pleidae																
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Plecoptera																
Capnidae																
<i>Capnia bifrons</i> (Newman, 1839)	рф	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leuctridae																
<i>Leuctra</i> sp.	рф	4	0	0	0	0	38	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Nemouridae																
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)	кф	9	7	33	0	0	25	0	0	4	0	0,8	0	0	10	0
<i>Nemurella pictetii</i> Klapalek, 1900	рлф	2	0	0	5	0	38	0	0	7	0	0	0	0	0	0
Megaloptera																
Sialidae																
<i>Sialis fuliginosa</i> Pictet, 1837	рф	2	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0,8	0	0,7	0	0
<i>Sialis morio</i> Klingstedt, 1932	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1932	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Coleoptera																
Carabiidae																
Carabiidae gen. spp. larva	нз	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Chrysomelidae																
Chrysomelidae gen. sp. Lv	м	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Donacia</i> sp.	м	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macrolea appendiculata</i> (Panzer, 1794)	м	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
Dryopidae																
<i>Dryops</i> sp. Lv	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dytiscidae																
<i>Acilius (Acilius) canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Agabus (Acatodes) congener</i> (Thunberg, 1794)	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agabus (Acatodes) pseudoclypealis</i> Scholz, 1933	нд	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agabus (Agabus) uliginosus</i> (L., 1761)	лб	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Agabus (Gaurodytes) guttatus</i> (Paykull, 1798)	кф	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Agabus (Gaurodytes) paludosus</i> (Fabricius, 1801)	рлф	0	0,5	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agabus</i> spp.	лф	15	0	0	0	17	38	0	0	2	0	5	9	0	0	0
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	лф	0	0	0	0	0	13	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Colymbetes fuscus</i> (L., 1758)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
Colimbitinae gen.sp.	нд	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graptodytes</i> sp.	нд	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hydroporini juv.	нд	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	лрф	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Ilybius</i> sp. L1	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0,7	10	0
<i>Ilybius vittiger</i> (Gyllenhal, 1827) lv	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Nebrioporus (Nebrioporus) assimilis</i> (Paykull, 1798)	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0
<i>Oreodytes</i> sp.	рф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platambus maculatus</i> (L., 1758)	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Rhantus (Rhantus) frontalis</i> (Marsham, 1802)	лб	4	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0,8	0	1	0	0
Elmidae																
<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	рф	2	0,5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Gyrinidae																
<i>Gyrinus (Gyrinus) substriatus</i> Stephens, 1830	лрф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrinus</i> sp.	лф	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrinus (Gyrinus) opacus</i> Sahlberg, 1819	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Haliplidae																
<i>Brychius elevatus</i> (Panzer, 1794)	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Haliplus (Haliplus) apicalis</i> Thomson, 1868	лб	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0
<i>Haliplus (Haliplidius) confinis</i> Stephens, 1829	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	13	0	0,4	0	2	10	0
<i>Haliplus (Haliplus) lineolatus</i> Mannerheim, 1845	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Haliplus (Haliplus) sibiricus</i> Motschulsky, 1860	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0,7	0	0
<i>Haliplus (Haliplus) fluviatilis</i> Aube, 1836	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Haliplus (Haliplus) ruficollis</i> (De Geer, 1774)	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Haliplus</i> sp. Lv	лб	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0,7	0	0
Hydraenidae																
<i>Hydraena (Hydraena) gracilis</i> Germar, 1824	рф	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hydraena (Hydraena) riparia</i> Kugelann, 1794	рлф	0	0	0	0	0	13	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Limnebius crinifer</i> Rey, 1884	лрф	4	0	0	0	0	0	0	25	4	0	0	0	0	0	0
<i>Ochthebius (Asiobates) minimus</i> (Fabricius, 1792)	нд	4	0	0	0	0	0	17	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)	лф	4	0	0	0	0	13	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Cymbiodyta marginella</i> Sharp, 1884	лф	2	0	0	5	0	0	17	0	4	0	0,4	0	0	0	0
<i>Enochrus (Lumetus) fuscipennis</i> (Thomson, 1884)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Enochrus (Lumetus) ochropterus</i> (Marshall, 1802)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enochrus</i> sp.	лф	2	0,5	33	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Helophorus (Atracthelophorus) brevivalpis</i> Bedel, 1881	лрф	0	0	0	0	0	0	17	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Helophorus (Rhopalhelophorus) granularis</i> (L., 1760)	лрф	0	0	0	0	0	13	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Helophorus (Rhopalohelophorus) nanus</i> Sturm, 1836	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Hydrobius fuscipes</i> (L., 1758)	лф	6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
<i>Hydrochara</i> sp.	нд	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hydrochus elongatus</i> (Schaller, 1783)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laccobius (Laccobius) minutus</i> (L., 1758)	лрф	0	0	0	5	0	0	17	0	4	0	2	1	2	10	0
<i>Laccobius (Dimorpholaccobius) striatulus</i> (Fabricius, 1801)	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Laccobius</i> sp.	лрф	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Laccophilus minutus</i> (L., 1758)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Paracymus</i> sp.	нд	0	0,5	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0,7	0	0
Hydroscaphidae																
Hydroscaphidae gen. sp.	нз	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Ptylodactillidae																
Ptylodactillidae gen. sp. Lv	нз	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scirtidae																
<i>Cyphon</i> sp.	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elodes</i> sp.	кф	6	4	0	5	17	75	17	0	4	0	1	1	0	0	0
Staphylinidae																
<i>Stenus bifoveolatus</i> Gyllenhal, 1827	нз	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trichoptera																
Beraeidae																
<i>Beraea pullmata</i> (Curtis, 1834)	кф	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ernodes</i> sp.	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Hydropsychidae																
<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curtis, 1834)	рф	0	0	0	16	17	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0
Lepidostomatidae																
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	рлф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Stenophylax lateralis</i> (Stephens, 1837)	рф	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenophylax nycterobius</i> (McLachlan, 1895)	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Stenophylax sequax</i> McLachlan, 1895	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limnephilidae pupae</i>	у	4	3	33	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Polycentropidae																
<i>Cyrnus trimaculatus</i> (Curtis, 1834)	лрф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	кф	6	1	67	0	8	75	0	0	7	0	8	0	0	10	0
Psychomyiidae																
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	рлф	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Rhyacophilidae																
<i>Rhyacophila</i> sp.	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Rhyacophila fasciata</i> Hagen, 1859	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Rhyacophila pupae</i>	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera																
Pyralidae																
<i>Elophila nymphaeata</i> (L., 1758)	лф	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	10	0
Pyraustidae																
<i>Cataclysta lemnata</i> L., 1758	лб	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0
Diptera																
Cylindrotomidae																
<i>Phalacrocerca replicata</i> (L., 1758)	лб	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tipulidae																
<i>Tipula (Acutipula) bosnica</i> Strobl, 1898	кф	0	0	0	5	8	0	0	0	4	0	0,4	0	0	0	0
<i>Tipula (Acutipula) luna</i> Westhoff, 1879	лб	11	8	0	42	17	50	17	0	11	0	2	1	2	10	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
<i>Tipula (Acutipula) maxima</i> Poda, 1762	кф	0	0	33	5	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tipula (Acutipula) sp.</i>	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tipula (Arctotipula) salicetorum</i> Siebke, 1870	кф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Tipula (Platytipula) autumnalis</i> Loew, 1865	зп, рр	0	2	0	0	8	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	0	0
<i>Tipula (Platytipula) luteipennis</i> Meigen, 1830	зп, рр	0	5	33	5	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	0
<i>Tipula (Savtshenkia) rufina</i> Meigen, 1818	кф	0	0	0	5	8	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tipula (Yamatotipula) caesia</i> Schummel, 1834	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Tipula (Yamatotipula) couckeii</i> Tonnoir, 1921	кф	0	3	0	32	8	0	33	0	9	0	0,4	0	0,7	10	0
<i>Tipula (Yamatotipula) lateralis</i> Meigen, 1804	лб	13	11	0	21	17	0	33	0	31	0	5	1	7	0	0
<i>Tipula (Yamatotipula) montium</i> Egger, 1863	кф	2	1	0	16	8	13	17	0	9	0	0,4	0	1	0	0
<i>Tipula (Yamatotipula) pierreii</i> Tonnoir, 1921	зп, рр	2	0,5	0	5	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Tipula (Yamatotipula) sp.</i>	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	0	0
Tipulidae pupae	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
Limoniidae																
<i>Dicranomyia didyma</i> (Meigen, 1804)	кф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eloeophila maculata</i> (Meigen, 1804)	кф	17	0	0	16	8	38	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0
<i>Eloeophila mundata</i> (Loew, 1871)	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Hexatoma sp.</i>	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Hoplolabis (Parilisia) vicina</i> (Tonnoir, 1920)	зп, рр	4	0	0	16	0	13	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0
<i>Limnophila (Dicranophragma) sp.</i>	рлф	0	0	0	5	17	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Limnophila (Limnophila) schranki</i> Oosterbroek, 1992	кф	0	0	0	5	0	0	17	0	0	0	0,4	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
<i>Limonia nubeculosa</i> Meigen, 1804	зп, рр	2	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Limoniidae pupae	у	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	0	0
<i>Molophilus (Molophilus) occultus</i> Meijere, 1918	зп, рр	4	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orimarga attenuata</i> (Walker, 1848)	зп, рр	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Ormosia (Ormosia) lineata</i> (Meigen, 1804)	зп, рр	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Phylidorea</i> sp.	зп, рр	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Pilaria discicollis</i> (Meigen, 1818)	зп, рр	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudolimnophila (Pseudolimnophila) lucorum</i> (Meigen, 1818)	лф	2	11	0	0	33	0	0	0	0	0	0,8	0	4	0	0
<i>Ochthera mantis</i> (De Geer, 1776)	зп, рр	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleroprocta sororcula</i> (Zetterstedt, 1851)	зп, рр	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Pediciidae																
<i>Pedicia (Crunobia) straminea</i> (Meigen, 1838)	кф	2	6	33	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Dicranota (Dicranota) bimaculata</i> (Schummel, 1829)	кф	57	23	0	11	33	50	83	0	15	0	0,4	0	12	20	0
<i>Dicranota (Paradicranota) robusta</i> Lundstrom, 1912	кф	2	2	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicranota</i> juv.	рлф	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Pedicia (Pedicia) rivosa</i> (L., 1758)	кф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pedicia</i> sp.	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Ptychopteridae																
<i>Ptychoptera (Parapteroptera) lacustris</i> Meigen, 1831	рлф	6	0	0	0	33	25	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ptychoptera (Parapteroptera) longicauda</i> (Tonnoir, 1919)	зп, рр	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ptychoptera (Ptychoptera) albimana</i> (Fabricius, 1787)	зп, рр	0	0	0	5	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ptychoptera contaminata</i> (L., 1758)	рлф	9	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ptychoptera</i> sp. pupa	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Psychodidae																
<i>Peripsychoda auriculata</i> (Curtis, 1839)	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Peripsychoda</i> sp.	кф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychodinae pupae	нд	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychodinae gen. sp.	нд	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	0	0
<i>Saraiella</i> sp.	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Saraiella onerata</i> (Vaillant, 1957)	кф	0	0	0	5	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Satchelliella canescens</i> (Meigen, 1818)	кф	9	3	33	16	0	0	0	0	25	0	0,4	0	3	10	0
<i>Satchelliella nubila</i> (Meigen, 1818)	кф	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0,7	0	0
<i>Sycorax silacea</i> Haliday, 1839	кф	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Szaboiella</i> sp.	кф	0	0,5	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Szaboliella apinosa</i> Vaillant, 1980	кф	2	0	0	0	0	0	0	25	2	0	0	0	0	0	0
<i>Telmatoscopus britteni</i> Tonnoir, 1940	кф	6	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tinearia alternata</i> (Say, 1824)	зп, рр	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Vagmania ramulosa</i> Krek, 1973	фф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Dixidae																
<i>Dixa frizzi</i> (Contini, 1965)	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dixa maculata</i> Meigen, 1818	кф	0	0	0	0	0	13	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Dixa nubilipennis</i> Curtis, 1832	кф	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dixa serrifera</i> Edwards, 1928	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dixa</i> sp.	кф	4	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dixa submaculata</i> Edwards, 1920	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Culicidae																
<i>Anopheles</i> sp.	лрф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Culex (Culex) pipiens</i> L., 1758	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Culicidae pupae	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0,4	1	0	0	0
Simuliidae																
<i>Cnephia lapponica</i> Enderlein, 1921	рф	0	2	0	0	0	13	0	0	11	0	0	0	0,7	0	0
<i>Cnephia</i> sp.	рф	0	1	33	0	0	25	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Metacnephia edwardsiana</i> Rubtsov, 1940	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	0
<i>MontiSimulium</i> sp.	рф	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Simulium (EuSimulium) angustipes</i> Edwards, 1915	рф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Simulium (Psilozia) vittatum</i> Zetterstedt, 1839	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Simulium (Schoenbraueria)</i> sp.	рф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0
<i>Simulium</i> sp.	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Simuliidae pupae	рф	2	0,5	0	11	0	0	0	0	0	0	0,4	0	1	0	0
<i>Stegopterna</i> sp.	рф	0	0,5	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0,7	10	0
Ceratopogonidae																
Ceratopogonidae gen. sp.	у	0	2	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	3	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Culicoides</i> sp.	у	13	12	67	16	8	0	17	0	0	0	5	1	29	10	0
Pompolinae gen. sp.	нд	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Ceratopogonidae pupa	у	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Chironomidae																
<i>Ablabesmyia (Ablabesmyia) monilis</i> (L., 1758)	лрф	2	4	0	5	0	0	0	0	5	0	4	0	0,7	0	0
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt, 1850)	лрф	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries, 1823)	лф	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	10	7	0	0
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zetterstedt, 1838)	рф	0	9	0	0	8	25	0	0	0	0	2	2	4	0	0
<i>Brillia bifida</i> (Kieffer, 1909)	кф	2	13	0	0	0	0	0	0	5	0	1	2	8	0	0
<i>Chaetocladius (Chaetocladius) acuticornis</i> (Kieffer, 1914)	кф	2	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	4	0	0
<i>Chaetocladius (Chaetocladius) piger</i> (Goetghebuer, 1913)	кф	34	50	0	5	17	0	0	0	4	0	7	0	7	10	0
<i>Chaetocladius</i> gr. <i>dentiforceps</i>	кф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetocladius</i> sp.	кф	0	0,5	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomus (Chironomus) cingulatus</i> Meigen, 1831	у	0	1	0	0	17	0	0	0	0	0	0,8	3	0	0	0
<i>Chironomus (Chironomus) nigrocaudatus</i> Erbaeva, 1969	у	0	4	0	0	17	0	17	0	0	0	6	25	7	0	0
<i>Chironomus (Chironomus) pilicornis</i> (Fabricius, 1787)	у	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
<i>Chironomus (Chironomus) solitus</i> Linevich & Erbaeva, 1971	у	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0,7	0	0
<i>Chironomus (LoboChironomus) dorsalis</i> Meigen, 1818	у	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	5	0	0
<i>Chironomus sordidatus</i> Kieffer, 1913	у	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomus</i> sp.	у	2	6	0	5	17	0	0	0	7	0	25	52	11	30	0
<i>CladoTanytarsus vanderwulpi</i> (Edwards, 1929)	нд	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Meigen, 1818)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Conchapelopia melanops</i> (Meigen, 1818)	кф	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	10	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Polypedilum (Polypedilum) pedestre</i> (Meigen, 1830)	у	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Polypedilum (Tripodura) scalaenum</i> (Schrank, 1803)	рлф	11	5	0	0	8	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	10	0
<i>Polypedilum (Uresipedilum) convictum</i> (Walker, 1856)	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Procladius (Holotanypus) sp.</i>	лф	4	0	0	5	17	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0
<i>Procladius (Psilotanypus) flavifrons</i> Edwards, 1929	лф	0	7	0	0	42	0	0	0	0	0	3	4	3	10	0
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818)	рлф	55	29	0	11	42	13	0	0	9	0	43	43	61	20	0
<i>Prodiamesa rufovittata</i> Goetghebuer, 1932	кф	6	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0,8	0	1	0	0
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) fabricus</i> Zelentsov, 1980	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	1	3	0	0
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) sordidellus</i> (Zetterstedt, 1838)	лф	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0
<i>Procladius spp.</i>	лф	2	16	0	0	0	0	0	0	16	0	3	4	13	10	0
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius, 1787)	у	0	6	0	16	0	0	0	0	7	0	15	16	5	20	0
<i>Pseudodiamesa (Pseudodiamesa) branickii</i> (Nowicki, 1873)	кф	32	3	67	0	0	0	0	0	2	0	0,4	0	0,7	10	0
<i>Pseudodiamesa (Pseudodiamesa) nivosa</i> (Goetghebuer, 1928)	кф	83	42	0	5	0	13	0	0	5	0	4	0	19	10	0
<i>Rheocricotopus (Psilocricotopus) atripes</i> (Kieffer, 1913)	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rheocricotopus eminellobus</i> Saether, 1969	кф	4	2	0	0	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>RheoTanytarsus sp.</i>	рф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sergentia baueri</i> Wuelker Kiknadze Kerkis & Nevers, 1999	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Stempellinella edwardsi</i> Spies & Saether 2004	нд	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>StictoChironomus sp.</i>	нд	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synendotendipes impar</i> (Walker, 1856)	м	0	13	0	0	0	0	0	0	16	0	0	1	7	0	0
Tanypodinae gen. sp.	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Tanypus (Tanypus) kraatzi</i> (Kieffer, 1912)	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Tanytarsus excavatus</i> Edwards, 1929	лрф	23	4	0	0	0	13	0	0	2	0	1	0	6	10	0
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss & Fittkau, 1971	лрф	0	3	0	0	0	0	0	0	9	0	0	3	0	0	0
<i>Tanytarsus mendax</i> Kieffer, 1925	лрф	6	2	0	0	8	0	0	0	7	0	0	0	0,7	0	0
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> (Walker, 1856)	у	0	0	0	5	0	0	0	0	5	0	0,8	0	3	0	0
<i>Tanytarsus pseudolestagei</i> Shilova, 1976	лрф	4	5	0	0	25	0	17	0	15	0	0	7	8	0	0
<i>Tanytarsus verralli</i> Goetghebuer, 1928	лрф	32	4	33	21	0	25	0	0	9	0	2	3	5	10	0
<i>Tanytarsus</i> sp.	лф	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0,7	0	0
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921)	у	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0,7	0	0
<i>Thienemannia gracilis</i> Kieffer, 1909	кф	11	4	0	0	0	13	0	75	4	0	0,4	1	1	0	0
<i>Tribelos intextum</i> (Walker, 1856)	лф	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10	0
<i>Trissopelopia</i> sp.	кф	0	0,5	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Tvetenia bavarica</i> (Goetghebuer, 1934)	кф	4	2	0	0	0	0	0	0	4	0	0,8	1	0	0	0
<i>Virgatanytarsus arduennensis</i> Goetghebuer, 1922	рлф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Vivacricotopus</i> sp.	нд	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer, 1911)	у	0	2	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	3	0	0
<i>Zavreliella marmorata</i> (van der Wulp, 1859)	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Chironomidae pupae	у	23	21	0	26	8	25	0	0	4	0	26	47	18	10	0
<i>Zavreliomyia</i> sp.	кф	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0,7	0	0
Stratiomyidae																
<i>Nemotelus (Nemotelus) pantherinus</i> (L., 1758)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	10	0
<i>Nemotelus</i> sp.	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	1	0,7	0	0
<i>Odontomyia argentata</i> (Fabricius, 1794)	лб	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen, 1822)	лб	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Odontomyia tigrina</i> (Fabricius, 1775)	лб	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	2	0	4	0	0
<i>Oxycera fallenii</i> Staeger, 1844	кф	0	0,5	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	
Сообщество																
<i>Oxycera meigenii</i> Staeger, 1844	кф	0	2	0	0	17	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>Oxycera nigricornis</i> Olivier, 1812	кф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oxycera pygmaea</i> (Fallen, 1817)	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	2	1	0	0
<i>Oxycera rara</i> (Scopoli, 1763)	кф	0	1	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Oxycera trilineata</i> (L., 1767)	зп, рр	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	1	0	0	0
<i>Stratiomys chamaeleon</i> (L., 1758)	лф	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	1	0	0
<i>Stratiomys longicornis</i> (Scopoli, 1763)	лф	0	0,5	0	0	0	0	0	25	0	0	0,4	0	0	0	33
<i>Oplodontha viridula</i> (Fabricius, 1775)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
Rhagionidae																
<i>Chrysopilus cristatus</i> (Fabricius, 1775)	кф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	1	0	0
Tabanidae																
<i>Stratiomys</i> sp.	нд	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hybomitra distinguenda</i> (Verrall, 1909)	лф	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hybomitra erberi</i> (Brauer, 1880)	у	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Hybomitra ukrainica</i> (Olsufjev, 1952) ?	лф	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabanidae gen. sp.	лф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tabanus autumnalis</i> L., 1761	у	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	17
<i>Tabanus cordiger</i> Meigen, 1821	лф	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Tabanus</i> sp.	лф	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Athericidae																
<i>Atherix ibis</i> (Fabricius, 1798)	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Empididae																
<i>Empididae</i> gen. sp.	у	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Clinocera</i> sp.	рлф	4	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Rhaphium</i> sp.	нд	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица В.1 (продолжение)

Группа сообществ		Кф								Лрф-РФ		НМ				H ₂ S
		1	2	3	4	5	6	7	13	8	14	9	10	11	12	15
Сообщество																
Syrphidae																
<i>Eristalinus</i> sp.	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
<i>Eristalis</i> sp.	лрф	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	50
<i>Helophilus hybridus</i> Loew, 1846	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0,4	0	0	0	0
<i>Helophilus pendulus</i> (L., 1758)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
<i>Sericomyia lappona</i> (L., 1758)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Sciomyzidae																
<i>Ilione (Ilione) lineata</i> (Fallen, 1820)	у	2	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ephydridae																
<i>Dichaeta caudata</i> (Fallen, 1813)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
Ephydridae pupae	у	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hydrellia</i> sp.	фф	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parydra</i> sp.	нд	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	20	0
Muscidae																
<i>Graphomya maculata</i> (Scopoli, 1763)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Limnophora riparia</i> (Fallen, 1824)	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0,4	0	1	0	0
Muscidae pupae ind.	нд	0	0,5	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0
Fannidae																
<i>Fannia</i> sp.	нд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Drosophylidae																
<i>Drosophylidae pupae</i>	рр	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bryozoa																
<i>Plumatella</i> sp.	рф	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Общее число видов</i>		145	189	23	63	83	54	28	16	154	2	173	88	163	67	7

Приложение С (к главе 4)

Таблица С.1. Средние показатели численности (тыс. экз./м²) в кренофильных сообществах

Группа сообществ	Кренофильные сообщества							
	1	2	3	4	5	6	7	13
Номер согласно главе 4								
Tubificidae	0,21±0,06	0,43±0,06		0,44±0,22	0,06±0,02	0,05±0,03	0,03±0,02	0,03±0,01
Прочие Oligochaeta	0,07±0,04	0,13±0,03	0,07±0,07	0,05±0,03	0,05±0,02	0,04±0,02		
Hirudinea	0,02±0,01	0,01±0		0,09±0,04	0,002±0,002		0,01±0,01	
Bivalvia	0,24±0,11	0,07±0,07		0,004±0,004	0,84±0,35	0,01±0,01		
Gastropoda	0,11±0,09	0,07±0,01		0,001±0,001	0,004±0,003			0,07±0,04
Crustacea	0,18±0,06	0,08±0,03			0,003±0,001	0,15±0,15		0,09±0,09
Ephemeroptera			0,18±0,18	0,01±0,005	0,05±0,03	0,23±0,15	0,05±0,04	0,03±0,03
Odonata		0,07±0,02		0,002±0,002	0,02±0,01			
Hemiptera				0,003±0,002	0,01±0,01		0,02±0,01	
Plecoptera	0,03±0,02	0,02±0,01	0,03±0,03	0,003±0,003		0,11±0,08		
Megaloptera						0,05±0,03		
Coleoptera	0,09±0,06	0,01±0	0,03±0,03	0,01±0,004	0,04±0,02	0,44±0,23	0,04±0,03	0,01±0,01
Trichoptera	0,16±0,07	0,01±0	0,1±0,08	0,02±0,02	0,07±0,03	0,08±0,03		
Lepidoptera								
Chironomidae	3,94±0,75	3,64±0,63	0,43±0,25	0,91±0,46	0,89±0,39	0,33±0,15	0,03±0,02	0,3±0,24
Прочие Diptera	0,33±0,07	0,12±0,01	0,48±0,41	0,37±0,09	0,13±0,04	0,34±0,16	0,71±0,29	0,07±0,03
Прочие		0,03±0,03	0,03±0,03			0,01±0		
Сумма	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

Таблица С.2. Средние показатели биомассы (г/м²) в кренофильных сообществах

Группа сообществ	Кренофильные сообщества							
	1	2	3	4	5	6	7	13
Номер согласно главе 4								
Tubificidae	0,27±0,09	0,63±0,2		0,23±0,17	0,16±0,07	0,09±0,07	0,1±0,08	0,03±0,01
Прочие Oligochaeta	3,78±2,87	6,65±2,97	5,35±4,81	1,12±0,47	0,91±0,69	4,64±3,06		0±0
Hirudinea	0,39±0,33	0,4±0,23	0,4±0,4	5,23±4,84	0,06±0,06		0,13±0,13	0±0
Bivalvia	0,4±0,22	0,25±0,23		0,05±0,05	8,69±4,67	0,04±0,03	0,03±0,03	0,04±0,04
Gastropoda	3,54±1,35	7,15±2,95		0,005±0,005	0,42±0,32			0,71±0,26
Crustacea	0,99±0,55	0,33±0,3			0,02±0,01	3,39±3,39		0±0
Ephemeroptera	0,06±0,05		1,43±1,43	0,02±0,01	0,1±0,06	0,67±0,43	0,1±0,08	0,11±0,11
Odonata	0,83±0,6	4,75±1,82		1,08±1,08	0,94±0,93			0,16±0,16
Hemiptera	0,08±0,08	1,27±1,07		0,12±0,11	0,05±0,03		0,01±0,01	0,24±0,24
Plecoptera	0,04±0,03	0,14±0,11	1,1±0,99	0,01±0,01		0,73±0,63		0±0
Megaloptera	0,04±0,03					0,7±0,7		0±0
Coleoptera	0,32±0,15	0,1±0,03	0,08±0,08	0,13±0,09	0,85±0,35	1,44±1,07	0,22±0,16	0±0
Trichoptera	2,3±0,85	0,44±0,36	6,68±3,75	0,13±0,12	4,57±1,81	2,63±1,08	0,06±0,06	0±0
Lepidoptera	0,01±0	0,23±0,23						0,11±0,11
Chironomidae	18,64±4,81	8,56±2,81	0,47±0,18	0,52±0,28	1,57±0,64	0,38±0,2	0,02±0,02	0,14±0,09
Прочие Diptera	4,52±2,25	2,92±1,08	5,76±2,89	10,99±4,29	3,08±1,24	5,68±2,52	10,28±4,99	2,53±2,52
Прочие		0,01±0,01	1,39±1,39	0,08±0,08				0±0
Сумма	37,5±6,2	33,2±7,1	22,7±13,2	19,7±8	20,6±8	20,4±10	10,9±4,4	4,06±3,29

Таблица С.3. Средние показатели численности (тыс. экз./м²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний и сообществах серных источников

Группа сообществ	Реофильные		Нарушенных местообитаний				Серных источников
	8	14	9	10	11	12	15
Номер согласно главе 4	8	14	9	10	11	12	15
Tubificidae	0,17±0,03		7,74±1,85	0,79±0,14	0,38±0,06	0,13±0,07	
Прочие Oligochaeta	0,01±0,01		0,03±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01	0,05±0,04	
Hirudinea	0,62±0,1		0,06±0,02	0,28±0,04	0,17±0,04		
Bivalvia			0,11±0,03	0,04±0,01	0,03±0,01		
Gastropoda	0,01±0		0,02±0	0,24±0,06	0,01±0	0,34±0,21	
Crustacea	0,06±0,03		0,02±0,02			0,01±0,01	
Ephemeroptera	0,06±0,02				0,01±0		
Odonata						0,13±0,09	
Hemiptera	0,01±0,01					0,01±0,01	
Plecoptera	0,01±0						
Megaloptera							
Coleoptera	0,09±0,02		0,01±0	0,01±0	0,01±0	0,02±0,01	
Trichoptera	0,03±0,01	0,13±0,11	0,01±0			0,03±0,03	
Lepidoptera						0,09±0,09	
Chironomidae	0,49±0,1		1,25±0,13	12,8±3,88	1,89±0,23	0,53±0,15	
Прочие Diptera	0,36±0,11		0,02±0,01	0,01±0,01	0,1±0,02	0,06±0,02	0,29±0,11
Прочие							
Сумма	1,9±0,3	0,3±0,2	9,3±1,9	14,2±3,9	2,7±0,3	1,4±0,3	0,3±0,1

Таблица С.4. Средние показатели биомассы (г/м²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний и сообществах серных источников

Группа сообществ	Реофильные		Нарушенных местообитаний				Серных источников
	8	14	9	10	11	12	
Номер согласно главе 4							
Tubificidae	0,25±0,21		16,16±4,87	3,38±2,02	0,54±0,23	0,33±0,11	
Прочие Oligochaeta	1,31±1,3		0,83±0,42	1,8±1,17	0,81±0,38	1,84±0,61	
Hirudinea	0,99±0,98		1,67±0,95	3,84±2,41	2,08±1,04	0,04±0,01	
Bivalvia	0,35±0,33		0,54±0,24	0,15±0,13	1,09±0,97		
Gastropoda	0,18±0,08		0,46±0,25	4,19±2,15	0,66±0,36	3,61±1,2	
Crustacea	0,68±0,35		0,02±0,01	0,04±0,03	0,38±0,28	0,13±0,04	
Ephemeroptera	0,38±0,14				0,04±0,02	0,01±0	
Odonata	0,15±0,14		0,52±0,51	2,04±2,04	0,45±0,36	3,66±1,22	
Hemiptera	0,17±0,09		0,01±0,01		0,26±0,25	1,92±0,64	
Plecoptera	0,05±0,03					0,05±0,02	
Megaloptera			0,09±0,07		0,01±0,01		
Coleoptera	0,15±0,06		0,1±0,06	0,21±0,19	0,33±0,18	0,07±0,02	
Trichoptera	3,01±1,29	22,01±16,86	0,28±0,12	0,14±0,14	0,13±0,07	0,63±0,21	
Lepidoptera					0,01±0,01	0,41±0,14	
Chironomidae	6,37±6,04		4,27±1,36	33,67±12,23	9,13±4,43	0,91±0,3	
Прочие Diptera	1,48±0,66		0,96±0,28	0,18±0,07	3,97±3,03	0,6±0,2	18,7±9,05
Прочие	0,01±0,01				0,02±0,02		
Сумма	11,1±3,4	22,01±16,86	25,9±5,6	49,6±8	19,9±8,3	14,0±4,4	18,7±9,05

Таблица С.6. Численности (тыс. экз./м²) в реофильных сообществах, сообществах нарушенных местообитаний и сообществах серных источников при разных градациях факторов

	Группа сообществ	Лимно-реофильных и реофильные		Нарушенных местообитаний				Сероводородных источников
		8	14	9	10	11	12	
	Номер согласно главе 4							15
Антропогенная нагрузка	высокая	0,2±0,1		10,5±2,6	14,8±4,2	3,1±0,3	1,8±0,5	
	умеренная	2,4±0,3		6,9±1,2	3,3±1,6	1,3±0,6		0,3±0,1
	низкая	0,8±0,2	0,3±0,2	3,7±1,4	11,3±3,8	0,3±0,2	1±0,3	
Расход воды, л/с	<1	1,2±1,4		7±1,4	3,1±1			
	от 1 до 10	1,4±0,5		4,9±0,8	6,6±1	7±2,2		0,3±0,1
	от 10 до 30	2,6±0,3		3,7±0,9	39,5±15,3	1,8±0,3		
	от 30 до 100	0,4±0,2		25,9±9,6	2,8±1,4	3,1±0,4		
	более 100	0,9±0,4	0,3±0,2	7,8±3,4	14,9±2			
Субстрат	ил	2,1±0,3		11,5±2,4	5,3±0,7	1,8±0,6	1±0,5	0,3±0,1
	песок						0,7±0,5	
	Заиленный песок	0,6±0,4		6,1±1,8	22,8±7,3	3±0,3	2,9±1,1	
	опад						1±0,5	
	гравий	2,5±0,3		1,8±0,3				
	мох	1,4±0,7						
	камни	0,4±0,3						0,3±0,2
	Ксилаль	0,7±0,5	0,3±0,2					
	корни макрофитов	1,2±0,7						
	глина			0,2±0,1				
	детрит					0,3±0,2		

Приложение D (к главе 5)

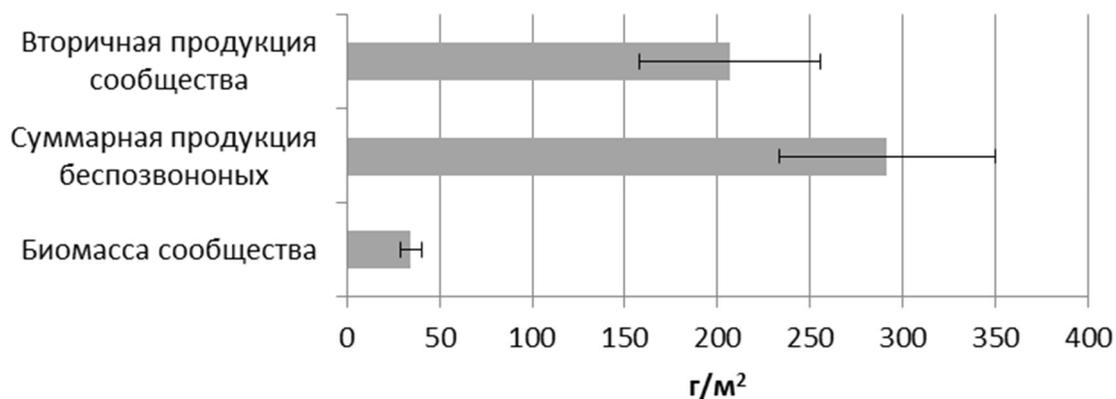


Рисунок D.1. Биомасса (г/м²), суммарная продукция макрозообентоса (г/м²год⁻¹) и вторичная продукция (г/м²год⁻¹) сообщества с доминированием *Pseudodiamesa* spp. – *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tanytarsini*

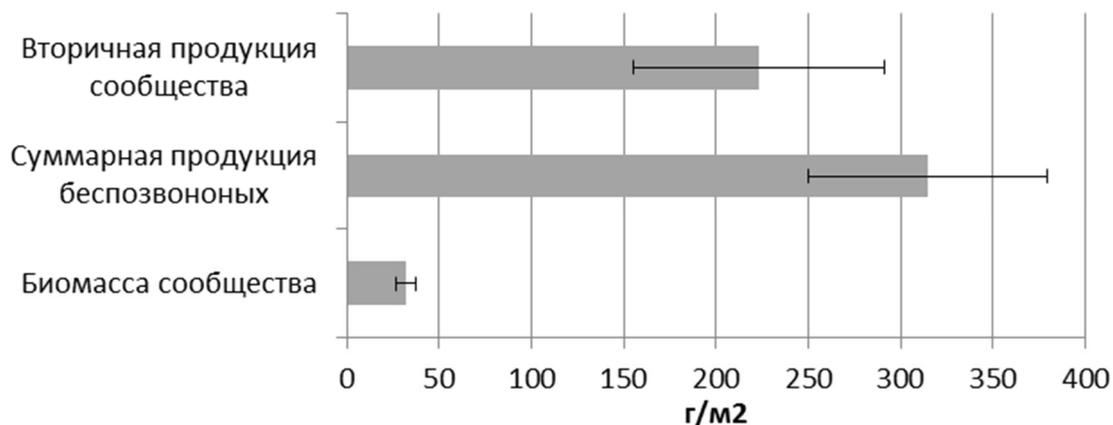


Рисунок D.2. Биомасса (г/м²), суммарная продукция макрозообентоса (г/м²год⁻¹) и вторичная продукция (г/м²год⁻¹) сообщества с доминированием *Chaetocladus* spp.

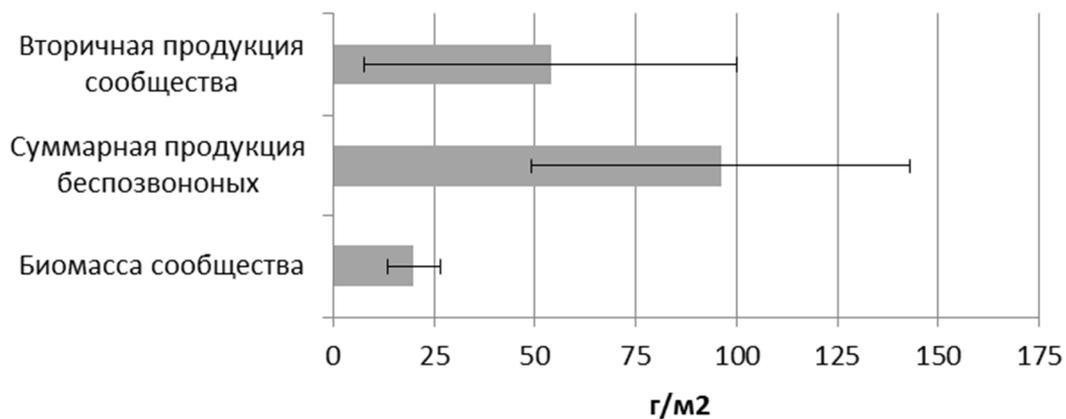


Рисунок D.3. Биомасса (г/м²), суммарная продукция макрозообентоса (г/м²год⁻¹) и вторичная продукция (г/м²год⁻¹) сообщества с доминированием *Plectrocnemia conspersa* - *Nemoura cinerea* – *Tipula* spp.

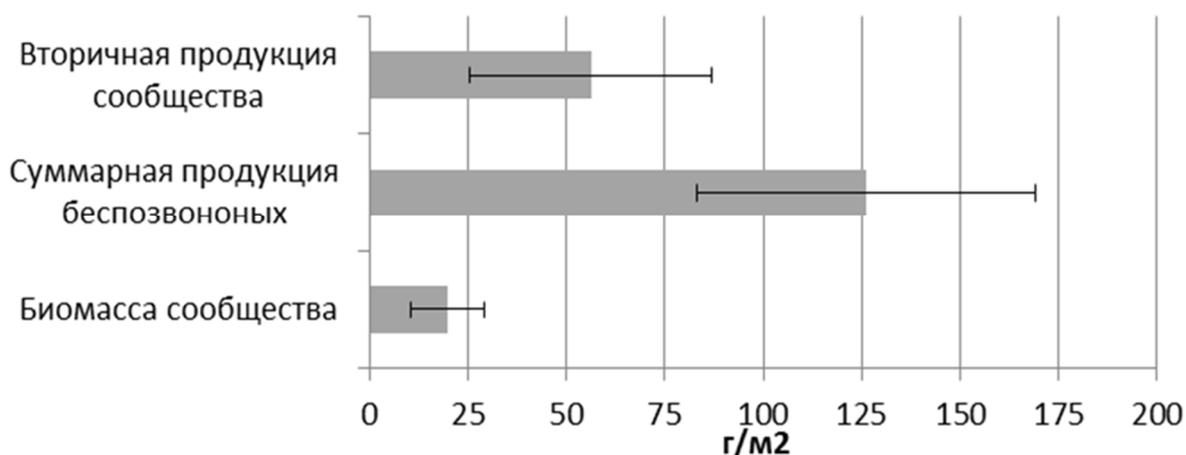


Рисунок D.4. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Tipula* spp.

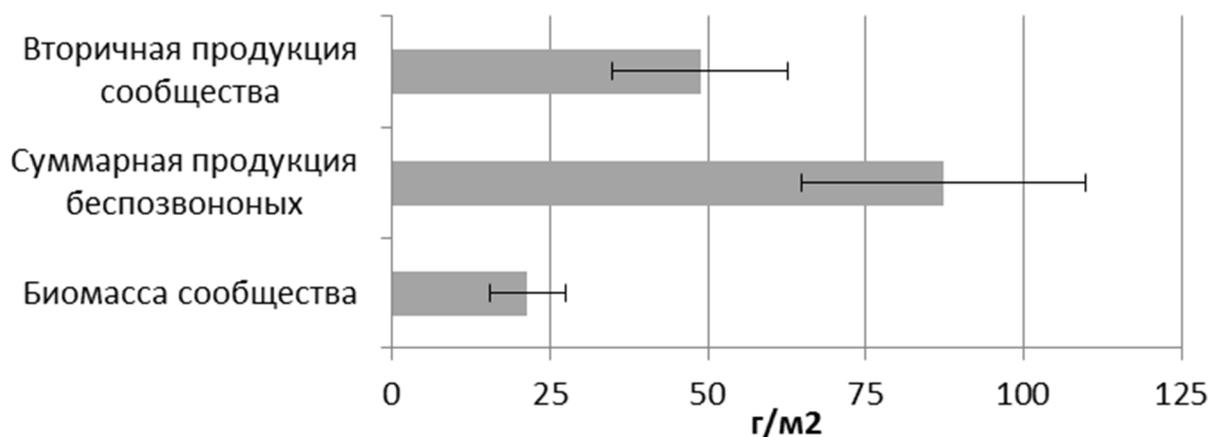


Рисунок D.5. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Pisidium* spp.

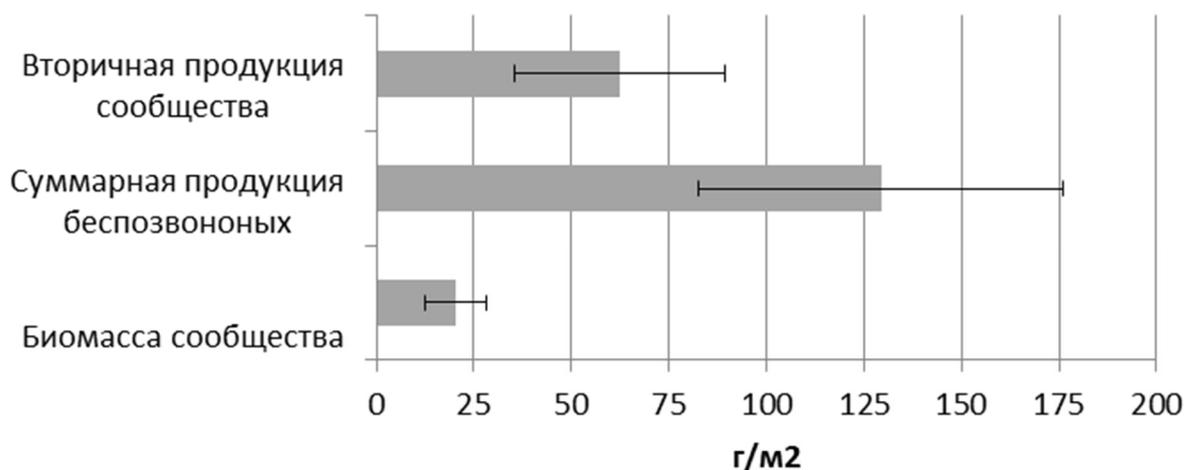


Рисунок D.6. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Elodes* spp. – *Plectrocnemia conspersa* – *Eiseniella tetraedra* – *Nemurella pictetii*

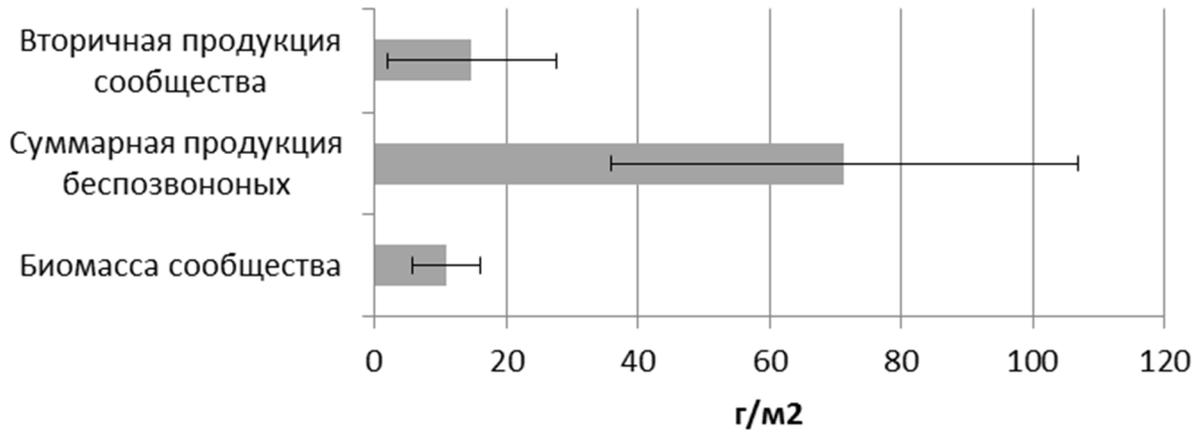


Рисунок D.7. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Dicranota bimaculata* – *Tipula* spp. – *Tubificidae varia*

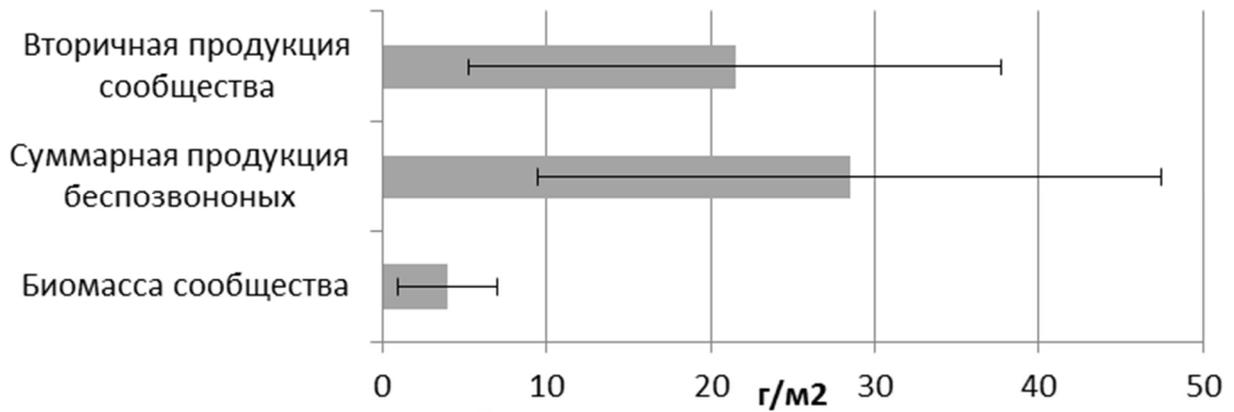


Рисунок D.8. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Galba truncatula*

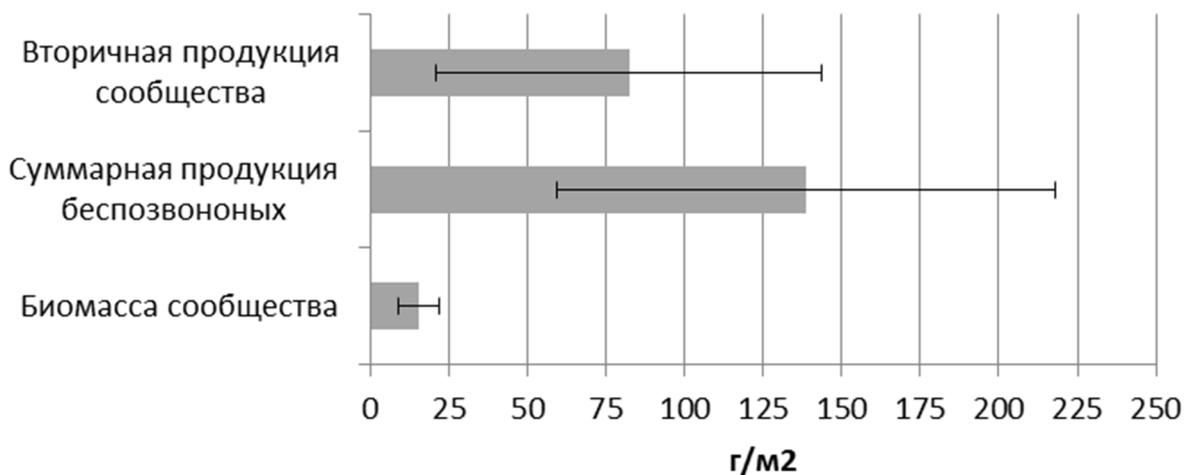


Рисунок D.9. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Baetis rhodani*

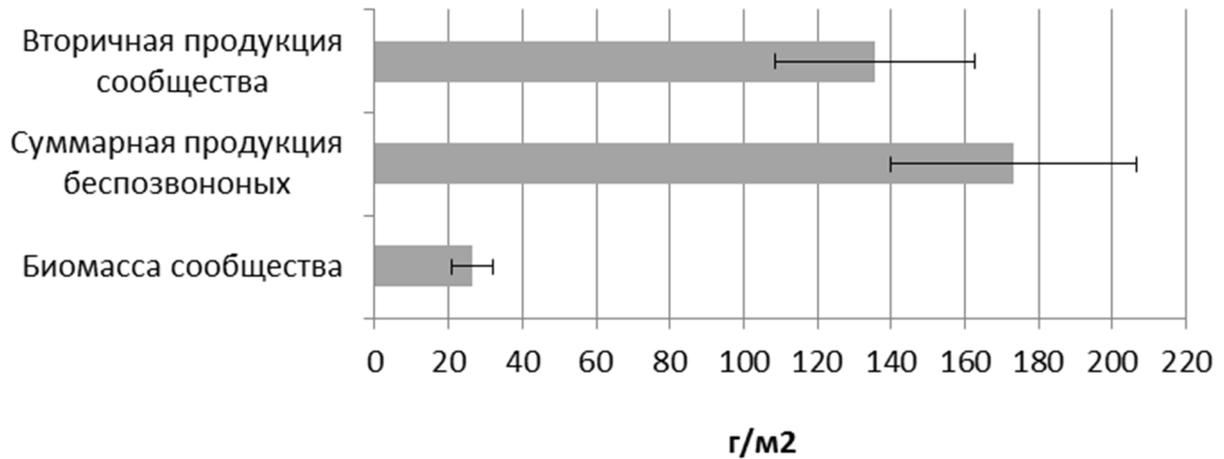


Рисунок D.10. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Tubificidae varia*

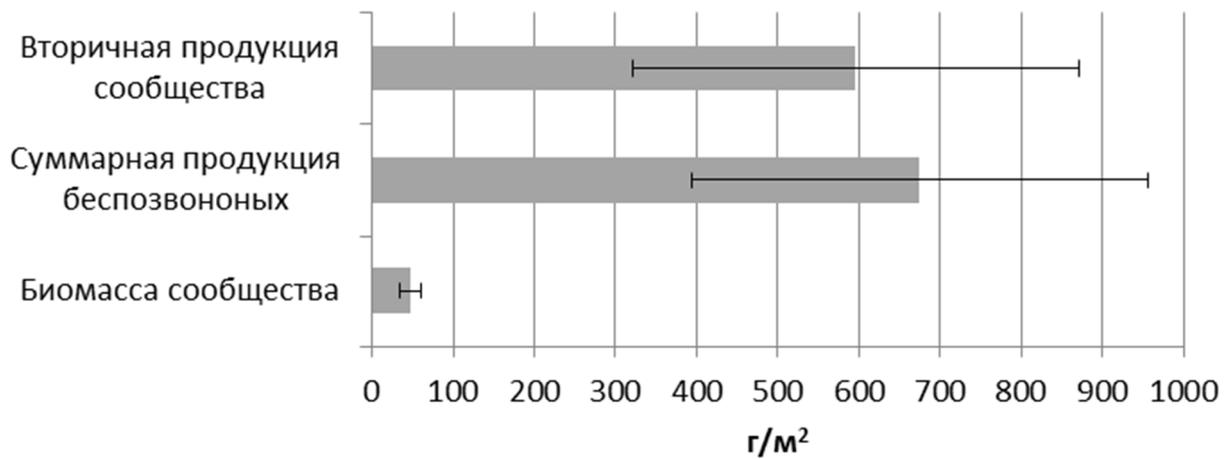


Рисунок D.11. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Chironomus*

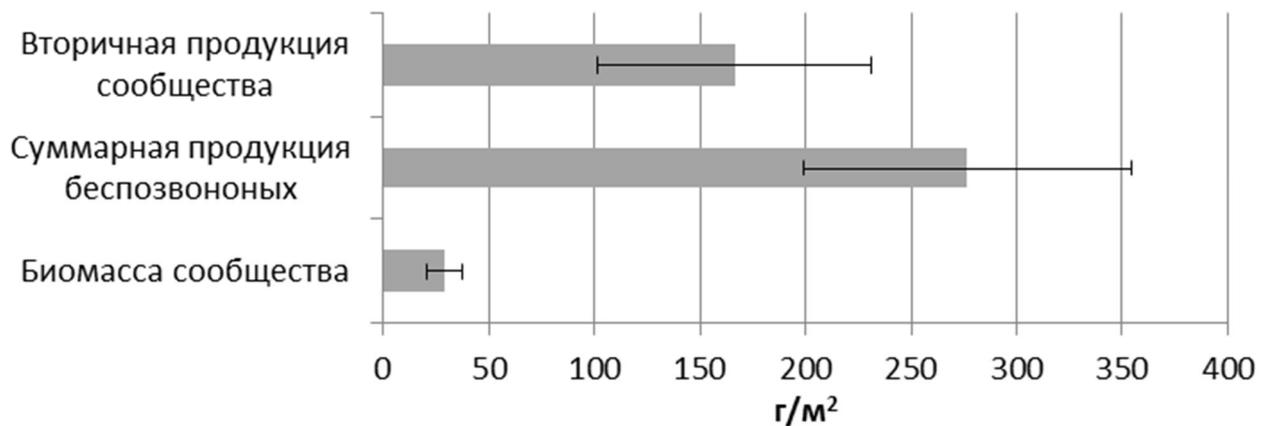


Рисунок D.12. Биомасса (г/м^2), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г/м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Prodiamesa olivacea*

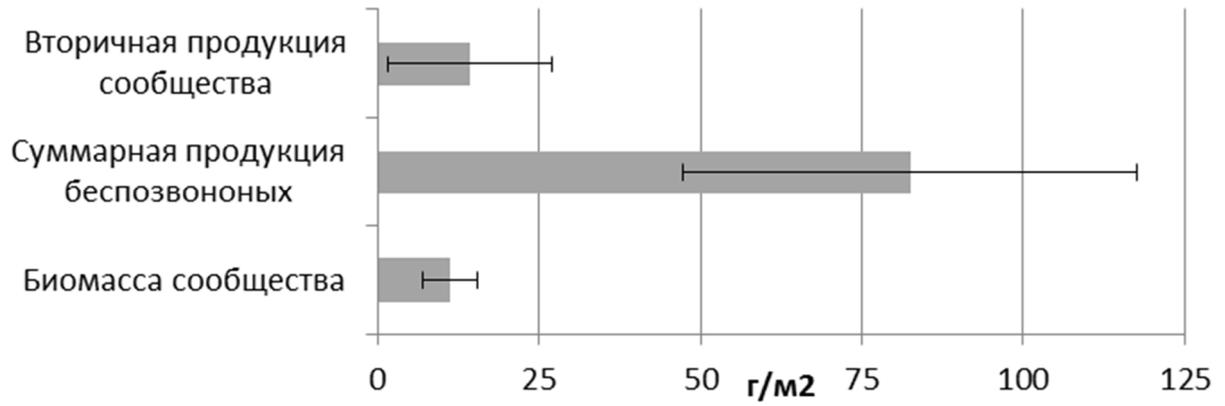


Рисунок D.13. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), суммарная продукция макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) и вторичная продукция ($\text{г}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$) сообщества с доминированием *Radix labiata* - *Physella acuta*

Таблица D.1. Доля (%) функционально-трофических групп в продукции родниковых ручьев различных регионов. Сб – собиратели, X – хищники, И – измельчители, С – соскребаты, Ф – фильтраторы

Номер сообщества согласно главе 4/ литературный источник	Страна, биом	Сб	X	И	С	Ф
[Iversen, 1988]	Дания/ лиственный лес	27	9	62	1	0
14	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	0	22	66	12	0
[Smith, Smock, 1992]	США, лиственный лес	17	28	30	2	23
[Chadwick, Hury, 2005]	США, холодная пустыня	12	24	48	0	16
[Chadwick, Hury, 2005]	США, холодная пустыня	13	22	52	0	13
[Woodcock, Hury, 2007]	США, лиственный лес	19	19	43	1	14
7	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	15	34	48	3	0
[Meyer, Poeschl, 2003]	Германия, лиственный лес	18	14	11	38	18
[Hall, Likens, Malcom, 2001]	США, лиственный лес	15	23	35	18	10
[Meyer, Poeschl, 2003]	Германия, лиственный лес	24	12	27	24	13
[Stagliano, Whiles, 2002]	США, прерии	31	18	23	19	9
5	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	25	21	29	12	12
3	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	30	20	35	14	1
[Smith, Smock, 1992]	США, лиственный лес	45	27	20	1	7
[Lugthart, Wallace, 1992]	США, лиственный лес	42	30	23	1	4
8	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	41	29	13	9	8
[Hury, Wallace, 1987]	США, лиственный лес	39	22	22	9	7
6	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	35	28	21	10	6
[Lugthart, Wallace, 1992]	США, лиственный лес	32	32	26	5	5
[Lugthart, Wallace, 1992]	США, лиственный лес	33	29	29	2	8
[Lugthart, Wallace, 1992]	США, лиственный лес	33	28	31	2	6
4	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	23	36	30	2	9
12	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	24	53	11	9	2
[Gaines, Cushing, Smith, 1992]	США, холодная пустыня	22	5	1	0	72
[Wohl, Wallace, Meyer, 1995]	США, лиственный лес	40	15	18	6	21
1	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	56	18	11	11	4
11	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	51	22	4	6	17
15	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	52	11	0	23	14
10	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	49	7	2	18	25
[Gaines, Cushing, Smith, 1992]	США, холодная пустыня	66	2	9	0	22

Таблица D.1 (продолжение)

Номер сообщества согласно главе 4/ литературный источник	Страна, биом	Сб	Х	И	С	Ф
8	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	68	11	2	14	4
2	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	60	9	4	15	12
[Gaines, Cushing, Smith, 1992]	США, холодная пустыня	66	2	3	11	18
9	РФ, Бас. Средней Волги, смешанный лес	70	8	2	7	13

Приложение Е (к главе 6)

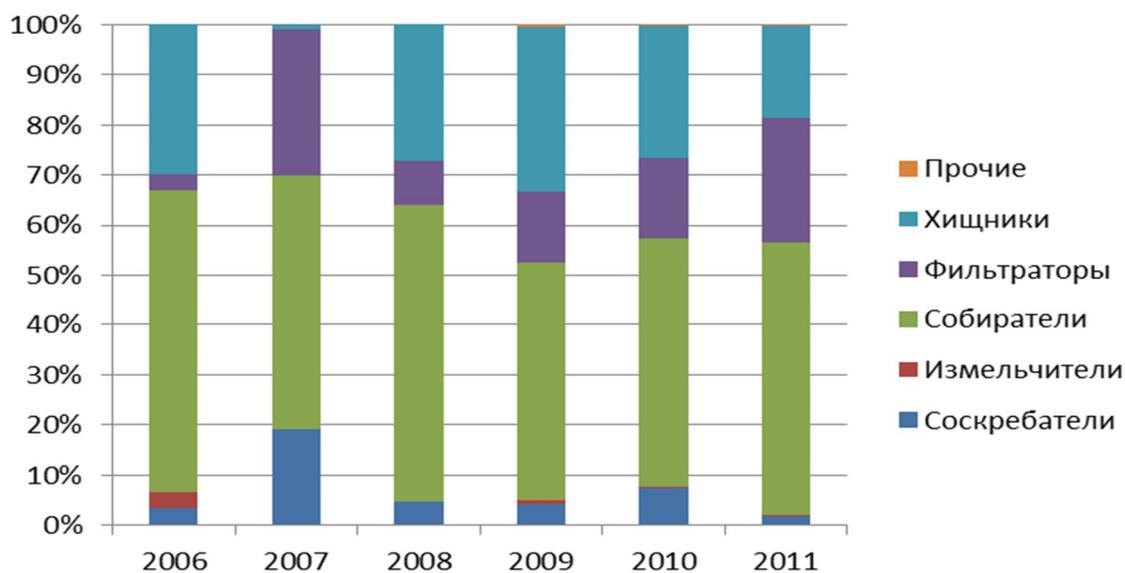


Рисунок Е.1. Доля по численности (%) различных трофических групп в составе сообщества в ручье Железнодорожный

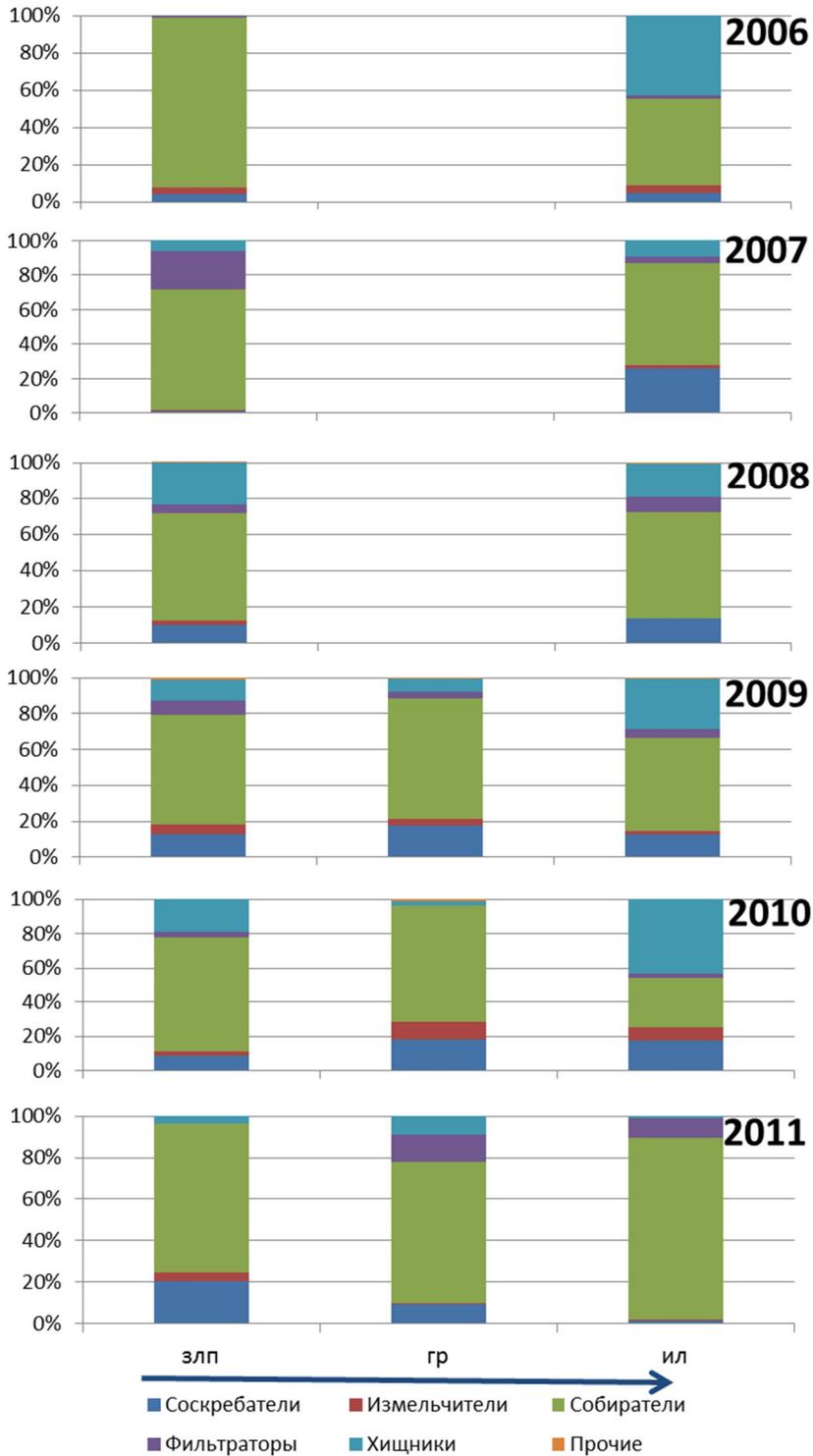


Рисунок Е.2 Доля по численности (%) различных трофических групп в составе сообщества в ручье по ул. Морквашинской

Прим.: злп – заиленный песок, гр – гравий, стрелка – направлении течения

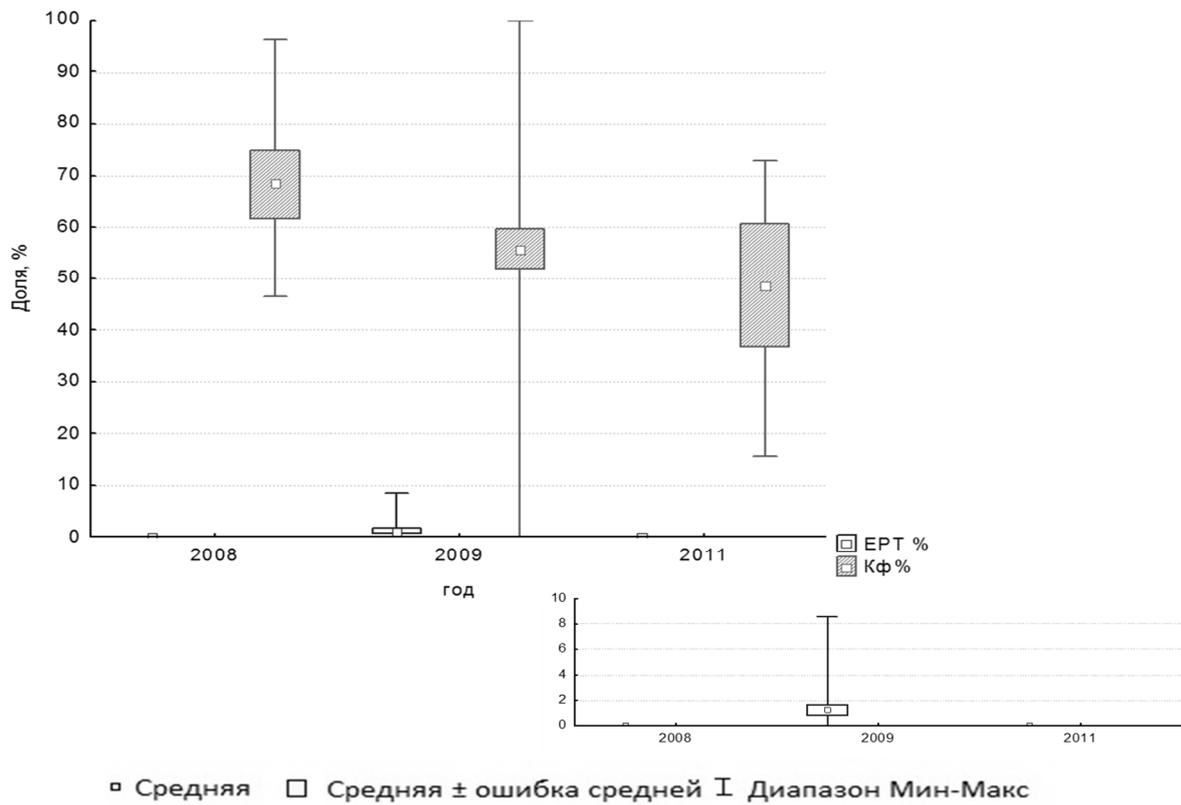


Рисунок Е.3. Доля кренофильных форм и суммарная доля Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera в ручье Винный ключ

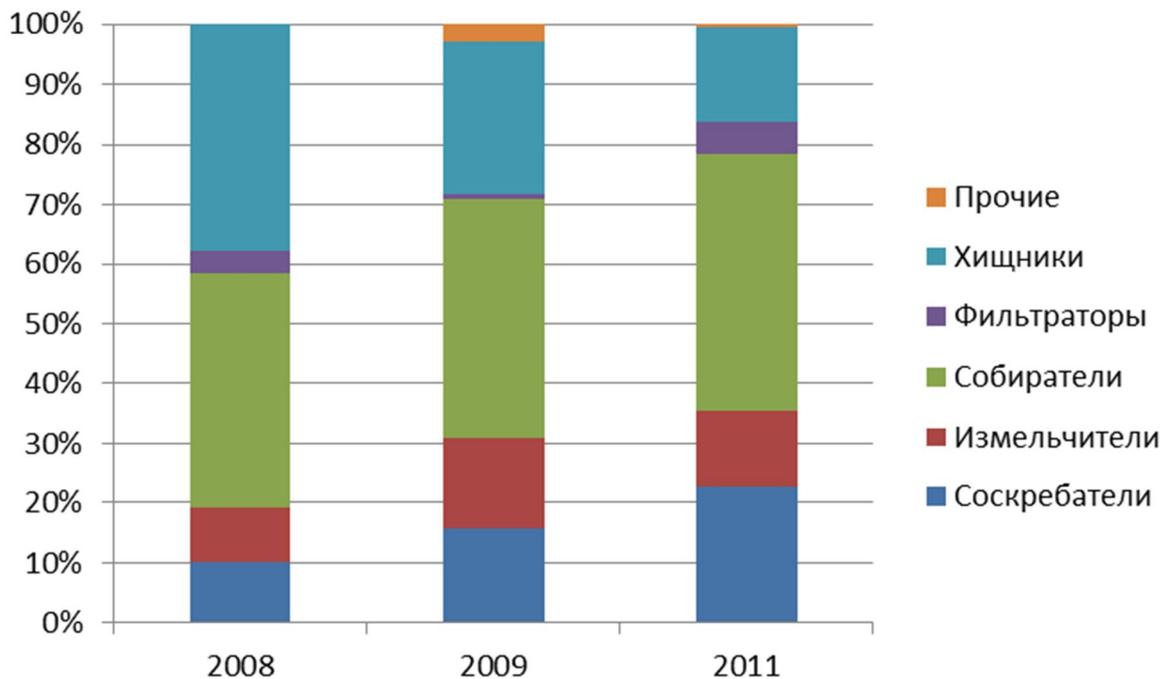


Рисунок Е.4. Доля (%) по численности различных трофических групп в составе сообщества в ручье Винный ключ

Приложение F (к главе 7)

Таблица F.1. Новые сапробные валентности и индивидуальные индексы сапробности

№	Вид	a_x	a_o	a_β	a_α	a_p	S	J
	Oligochaeta							
1	<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet, 1906	0	10	0	0	0	1	5
	Hirudinea							
2	<i>Dina lineata</i> (Müller, 1774)	0	0	3	6	0	2,7	3
	Mollusca							
3	<i>Physa skinneri</i> (Taylor, 1954)	0	0	9	1	0	2,2	5
	Ephemeroptera							
4	<i>Caenis rivulorum</i> Eaton, 1884	0	9	1	0	0	1,2	5
	Odonata							
5	<i>Aeshna juncea</i> (L., 1758)	0	4	2	5	0	2,8	3
6	<i>Coenagrion armatum</i> (Charpentier, 1840)	0	0	10	0	0	2	5
7	<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	0	0	10	0	0	2	5
8	<i>Libellula depressa</i> L., 1758	0	0	1	9	0	3	5
9	<i>Orthetrum cancellatum</i> (L., 1758)	0	1	9	0	0	2	5
10	<i>Sympetrum vulgatum</i> (L., 1758)	0	0	10	0	0	2	5
	Hemiptera							
11	<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	0	3	7	0	0	2	4
	Coleoptera							
12	<i>Agabus congener</i> (Thunberg, 1794)	0	10	0	0	0	1	5
13	<i>Agabus pseudoclypealis</i> Scholz, 1933	0	0	10	0	0	2	5
14	<i>Agabus guttatus</i> (Paykull, 1798)	0	10	0	0	0	1	5
15	<i>Agabus paludosus</i> (Fabricius, 1801)	0	0	10	0	0	2	5
16	<i>Colymbetes fuscus</i> (L., 1758)	0	0	10	0	0	2	5
17	<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	0	0	10	0	0	2	5
18	<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1776)	0	0	10	0	0	2	5
19	<i>Ilybius vittiger</i> (Gyllenhal, 1827) lv	0	0	10	0	0	2	5
20	<i>Nebrioporus (Nebrioporus) assimilis</i> (Paykull, 1798)	0	0	9	1	0	2,2	5
21	<i>Platambus maculatus</i> (L., 1758)	0	0	10	0	0	2	5
22	<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	0	0	9	1	0	2,2	5
23	<i>Gyrinus marinus</i> Gyllenhal, 1809	0	0	10	0	0	2	5
24	<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1830	0	0	10	0	0	2	5
25	<i>Gyrinus opacus</i> Sahlberg, 1819	0	0	10	0	0	2	5
26	<i>Orectochilus villosus</i> (Müller, 1776)	0	0	10	0	0	2	5
27	<i>Haliphus apicalis</i> Thomson, 1868	0	0	10	0	0	2	5
28	<i>Haliphus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	0	10	0	0	0	1	5
29	<i>Haliphus lineolatus</i> Mannerheim, 1845	0	0	10	0	0	2	5
30	<i>Haliphus fluviatilis</i> Aubè, 1836	0	0	10	0	0	2	5
31	<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	1	1	9	0	0	2	5
32	<i>Hydraenagracilis</i> Germar, 1824	0	0	10	0	0	2	5

Таблица F.1 (продолжение)

№	Вид	a_x	a_o	a_β	a_a	a_p	S	J
33	<i>Hydraena riparia</i> Kugelann, 1794	0	0	10	0	0	2	5
34	<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)	0	0	10	0	0	2	5
35	<i>Cymbiodyta marginella</i> Sharp, 1884	0	10	0	0	0	1	5
36	<i>Helochares obscurus</i> (Müller, 1776)	0	0	10	0	0	2	5
37	<i>Laccobius minutus</i> (L., 1758)	0	9	0	0	0	1	5
	Trichoptera							
38	<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	0	10	0	0	0	1	5
39	<i>Oecetis furva</i> (Rambur, 1842)	0	8	2	0	0	1,4	4
40	<i>Oecetis lacustris</i> (Pictet, 1834)	0	0	10	0	0	2	5
41	<i>Triaenodes bicolor</i> (Curtis, 1834)	0	0	10	0	0	2	5
42	<i>Anabolia brevipennis</i> (Curtis, 1834)	0	0	10	0	0	2	5
43	<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur, 1842)	0	1	9	0	0	2	5
44	<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)	0	1	9	0	0	2	5
45	<i>Limnephilus decipiens</i> (Kolenati, 1848)	0	0	10	0	0	2	5
46	<i>Limnephilus extricatus</i> MacLachan, 1866	0	0	10	0	0	2	5
47	<i>Limnephilus graecus</i> Schmid, 1965 (?)	0	0	10	0	0	2	5
48	<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> (Retzius, 1783)	0	0	10	0	0	2	5
49	<i>Phacopteryx brevipennis</i> (Curtis, 1834)	0	10	0	0	0	1	5
50	<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	0	10	0	0	0	1	5
51	<i>Potamophylax luctuosus</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	0	0	10	0	0	2	5
52	<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	0	6	3	0	0	1,5	3
53	<i>Rhyacophila fasciata</i> Hagen, 1859	0	0	10	0	0	2	5
	Lepidoptera							
54	<i>Parapoynx stratiotata</i> (L., 1758)	0	0	10	0	0	2	5
55	<i>Elophila nymphaeata</i> (L., 1758)	0	8	2	0	0	1,4	4
56	<i>Cataclysta lemnata</i> L., 1758	0	0	10	0	0	2	5
	Diptera							
57	<i>Tipula bosnica</i> Strobl, 1898	0	1	8	0	1	2,1	4
58	<i>Tipula luna</i> Westhoff, 1879	0	7	3	0	0	1,6	4
59	<i>Tipula maxima</i> Poda, 1762	0	10	0	0	0	1	5
60	<i>Tipula salicetorum</i> Siebke, 1870	0	0	9	1	0	2,2	5
61	<i>Tipula autumnalis</i> Loew, 1865	9	0	1	0	0	0,3	5
62	<i>Tipula luteipennis</i> Meigen, 1830	0	0	8	1	0	1,9	4
63	<i>Tipula rufina</i> Meigen, 1818	0	0	10	0	0	2	5
64	<i>Tipula caesia</i> Schummel, 1834	0	0	10	0	0	2	5
65	<i>Tipula couckeii</i> Tonnoir, 1921	0	1	9	0	0	2	5
66	<i>Tipula lateralis</i> Meigen, 1804	0	1	8	0	0	1,7	4
67	<i>Tipula montium</i> Egger, 1863	0	1	9	0	0	2	5
68	<i>Eloeophila maculata</i> (Meigen, 1804)	0	2	8	0	0	2	4
69	<i>Eloeophila mundata</i> (Loew, 1871)	0	0	0	10	0	3	5
70	<i>Hoplolabisvicina</i> (Tonnoir, 1920)	0	5	2	0	4	3	3
71	<i>Limnophila schranki</i> Oosterbroek, 1992	0	7	0	0	3	2,2	4
72	<i>Molophilus occultus</i> Meijere, 1918	0	0	10	0	0	2	5

Таблица F.1 (продолжение)

№	Вид	a_x	a_o	a_β	a_α	a_p	S	J
73	<i>Orimarga attenuata</i> (Walker, 1848)	0	0	10	0	0	2	5
74	<i>Pedicia straminea</i> (Meigen, 1838)	0	7	3	0	0	1,6	4
75	<i>Pseudolimnophila lucorum</i> (Meigen, 1818)	0	5	5	0	0	2	3
76	<i>Scleroprocta sororcula</i> (Zetterstedt, 1851)	0	9	0	1	0	1,3	5
77	<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	0	3	7	0	0	2	4
78	<i>Pedicia rivosa</i> (L., 1758)	0	10	0	0	0	1	5
79	<i>Ptychoptera lacustris</i> Meigen, 1831	0	5	5	0	0	2	3
80	<i>Ptychoptera longicauda</i> (Tonnoir, 1919)	0	0	10	0	0	2	5
81	<i>Ptychoptera contaminata</i> (L., 1758)	0	0	10	0	0	2	5
82	<i>Saraiella onerata</i> (Vaillant, 1957)	0	10	0	0	0	1	5
83	<i>Szaboliella apinosa</i> Vaillant, 1980	3	7	0	0	0	1	4
84	<i>Telmatoscopus britteni</i> Tonnoir, 1940	0	0	10	0	0	2	5
85	<i>Vagmania ramulosa</i> Krek, 1973	0	0	10	0	0	2	5
86	<i>Dixa frizzi</i> (Contini, 1965)	0	0	10	0	0	2	5
87	<i>Dixa maculata</i> Meigen, 1818	0	1	9	0	0	2	5
88	<i>Dixa serrifera</i> Edwards, 1928	0	10	0	0	0	1	5
89	<i>Dixa submaculata</i> Edwards, 1920	0	10	0	0	0	1	5
90	<i>Cnephia lapponica</i> Enderlein, 1921	2	7	1	0	0	1,1	3
91	<i>Metacnephia edwardsiana</i> Rubtsov, 1940	0	10	0	0	0	1	5
92	<i>Simulium angustipes</i> Edwards, 1915	0	10	0	0	0	1	5
93	<i>Simulium vittatum</i> Zetterstedt, 1839	0	9	1	0	0	1,2	5
94	<i>Chaetocladius piger</i> (Goetghebuer, 1913)	2	5	4	0	0	1,8	3
95	<i>Chaetocladius</i> gr. <i>dentiforceps</i>	0	10	0	0	0	1	5
96	<i>Cladotanytarsus vanderwulpi</i> (Edwards, 1929)	0	10	0	0	0	1	5
97	<i>Coelotanytus tricolor</i> (Loew, 1861)	0	0	10	0	0	2	5
98	<i>Conchapelopia melanops</i> (Meigen, 1818)	0	0	10	0	0	2	5
99	<i>Diamesa vernalis</i> Makarchenko, 1977	0	10	0	0	0	1	5
100	<i>Doncricotopus bicaudatus</i> Saether, 1981	0	10	0	0	0	1	5
101	<i>EndoChironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	0	0	10	0	0	2	5
102	<i>E. gr. gracei</i> (Edwards, 1929)	0	10	0	0	0	1	5
103	<i>Guttipelopia guttipennis</i> (van der Wulp, 1861)	5	3	3	0	0	1,4	3
104	<i>Mesocricotopus thienemanni</i> (Goetghebuer, 1940)	0	10	0	0	0	1	5
105	<i>Metriocnemus albolineatus</i> (Meigen, 1818)	0	10	0	0	0	1	5
106	<i>Micropsectra groenlandica</i> Andersen, 1938	0	10	0	0	0	1	5
107	<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)	0	0	6	3	0	2,4	3
108	<i>Orthocladius dentifer</i> Brundin, 1947	0	0	10	0	0	2	5
109	<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holmgren, 1869)	0	0	10	0	0	2	5
110	<i>Paralimnophyes longiseta</i> (Thienemann, 1919)	0	8	0	2	0	1,6	4
111	<i>Paratanytarsus confusus</i> Palmén, 1960	0	5	4	0	0	1,8	3
112	<i>Paratrissocladius excerptus</i> (Walker, 1856)	0	10	0	0	0	1	5
113	<i>Procladius flavifrons</i> Edwards, 1929	0	2	8	0	0	2	4
114	<i>Prodiamesa rufovittata</i> Goetghebuer, 1932	0	1	9	0	0	2	5
115	<i>Pseudodiamesa branickii</i> (Nowicki, 1873)	0	10	0	0	0	1	5

Таблица F.1 (продолжение)

№	Вид	a_x	a_o	a_β	a_α	a_p	S	J
116	<i>Rheocricotopus atripes</i> (Kieffer, 1913)	0	10	0	0	0	1	5
117	<i>Rheocricotopus eminellobus</i> Saether, 1969	0	9	1	0	0	1,2	5
118	<i>Sergentia baueri</i> Wuelker Kiknadze Kerkis & Nevers, 1999	0	10	0	0	0	1	5
119	<i>Stempellinella edwardsi</i> Spies & Saether 2004	0	10	0	0	0	1	5
120	<i>Tanytarsus excavatus</i> Edwards, 1929	0	10	0	0	0	1	5
121	<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921)	0	0	3	7	0	3	4
122	<i>Thienemannia gracilis</i> Kieffer, 1909	0	8	1	0	0	1	4
123	<i>Tribelos intextum</i> (Walker, 1856)	0	3	7	0	0	2	4
124	<i>Tvetenia bavarica</i> (Goetghebuer, 1934)	0	3	7	0	0	2	4
125	<i>Vivacricotopus</i> sp.	0	9	1	1	0	1,5	5
126	<i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer, 1911)	0	5	5	0	0	2	3
127	<i>Odontomyia angulata</i> (Panzer, 1798)	0	0	10	0	0	2	5
128	<i>Odontomyia tigrina</i> (Fabricius, 1775)	0	0	3	6	1	3,1	3
129	<i>Oxycera fallenii</i> Staeger, 1844	0	10	0	0	0	1	5
130	<i>Oxycera meigenii</i> Staeger, 1844	0	8	1	0	0	1	4
131	<i>Oxycera rara</i> (Scopoli, 1763)	0	10	0	0	0	1	5
132	<i>Oxycera trilineata</i> (L., 1767)	0	0	10	0	0	2	5
133	<i>Limnophora riparia</i> (Fallen, 1824)	0	0	2	7	0	2,7	3