ФГАОУ ВПО КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

КАШЕВАРОВ Глеб Сергеевич

СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРИФТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ РЕК МЁША, КАЗАНКА И НОКСА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

Специальность 03.02.08 – экология

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань, 2013

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ		4
Глава 1.	ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕК МЁША, КАЗАНКА И НОКСА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	9
1.1.	Физико-географическая характеристика и районирование Республики Татарстан	9
1.2.	Рельеф, геологическое строение и климат территории Предкамья	11
1.3.	Особенности равнинных рек и пространственной организации их экосистем	12
1.4.	Речная сеть и особенности рек Мёша, Казанка и Нокса	13
1.5.	Биологические особенности рек Мёша, Казанка и Нокса	20
1.6.	Дрифт как адаптивная стратегия беспозвоночных к максимальному использованию ресурсов рек и поддерживанию устойчивости бентосных сообществ в них	21
1.7.	Обзор методов отбора проб дрифта	31
Глава 2.	МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	35
2.1.	Материал и методы сбора	35
2.2.	Расположение исследованных участков и краткое описание станций	38
2.3.	Отбор проб дрифта	42
2.4.	Камеральная обработка проб и расчеты	42
Глава 3.	ЭКОЛОГО–ФАУНИСТИЧЕСКИЙ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ РЕК	45
3.1.	Состав и краткая эколого-фаунистическая характеристика беспозвоночных	45
3.2.	Состав беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша	48
3.3.	Продольное распределение качественного состава макробеспозвоночных в дрифте рек Мёша и Казанка	61
3.4.	Показатели разнообразия и выравненности дрифта	65
3.5.	Продольное распределение индекса разнообразия беспозвоночных в дрифте рек Мёша и Казанка	67
Глава 4.	ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ	68
4.1.	Частота встречаемости беспозвоночных	68
4.2.	Встречаемость беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша	71
4.3.	Численность, биомасса и средняя масса беспозвоночных	73
4.4.	Количественные показатели наиболее массовых	

	таксонов беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша	78
4.5.	Продольное распределение количественных показателей дрифта в реках Мёша и Казанка	80
Глава 5.	МЕЖГОДОВАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДРИФТА В РЕКАХ	82
5.1.	Мёша	82
5.2.	Казанка	103
5.3.	Нокса	105
5.4.	Сезонные флуктуации показателей дрифта как результат влияния абиотических и биотических факторов	107
Глава 6.	СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДРИФТА	110
ВЫВОДЫ		128
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ		130
ПРИЛОЖЕНИЯ		149

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Малые и средние реки – одни из наиболее распространенных видов водных объектов на Земле. Проточность воды в них обеспечивает не только жидкий, но и твёрдый сток в виде минеральных взвесей, растворённых и других веществ и элементов, а также транспорт живых и отмерших животных и растений от верховий к устью. Они являются местами сосредоточения наибольшего биоразнообразия (Богатов, 1994; Зинченко, 2002; Крылов, 2005; Экосистема …, 2007). В Республике Татарстан (РТ), как и в других субъектах Российской Федерации, реки за последние десятилетия претерпели существенные изменения в худшую сторону. Как показано на примере рек Мёша, Казанка и Свияга, основная причина – воздействие хозяйственной и другой деятельности человека на них непосредственно и на их бассейны (Экологические …, 2003).

Беспозвоночные играют важную роль, оказывая значительное влияние на функциональные процессы в лотических экосистемах. По сравнению со стоячими водоёмами, биологические сообщества водотоков всё ещё остаются мало изученными. Особенно это касается такого явления, как дрифт бентосных беспозвоночных, очень важного механизма в колонизации и распространении организмов в водотоках, то есть в сохранении структуры их бентосных сообществ (Леванидов, Леванидова, 1965; Шустов, 1983; Шубина, 1986, 2006; Brittain, Eikland, 1988; Mackay, 1992; Богатов, 1994). В дрифте участвует огромное количество беспозвоночных, особенно личинки и имаго насекомых. Они, мигрируя в толще воды, становятся кормовыми объектами для рыб и хищных беспозвоночных (Cadwallader, 1974; Flecker, 1992; Allan, 1995; Rader, 1997; Johnson et al., 2007).

Для сохранения биоразнообразия экосистем водотоков, повышения их биологической продуктивности, включая кормовую базу для рыб, разработки мероприятий по охране такого типа водных объектов, наряду с традиционными исследованиями бентосных сообществ, требуется также

знание экологии бентостока. Существуют различные взгляды на причины и значение активной миграции донных беспозвоночных в водотоках (Waters, 1972; Elliot, 1976; Waters, Hokenstrőm, 1980). До сих пор остаётся недостаточно изученным подобный вид активной миграции беспозвоночных в водотоках. Кроме того, информация о дрифте в зимний период в водотоках, покрытых в холодное время года льдом и снегом, крайне ограничена (Хренников, 1987; Барышев, 2001; Шубина, 2006; Астахов, 2008). Поиск литературных данных о дрифте беспозвоночных в реках бассейна Средней Волги не дал положительных результатов.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы − изучение качественного состава и количественных показателей беспозвоночных, мигрирующих в составе дрифта, а также их временной и пространственной изменчивости на примере равнинных рек Мёша, Казанка и Нокса, расположенных на территории Предкамья Республики Татарстан.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) выявить состав и эколого-фаунистические особенности беспозвоночных в дрифте рек;
2) изучить численность и биомассу отдельных таксономических групп в дрифте, в т.ч. продольное распределение показателей от верховий к низовьям рек;
3) исследовать сезонную и суточную динамику численности и биомассы дрифтующих беспозвоночных.

Научная новизна. Впервые для бассейна Волги изучен один из способов миграции беспозвоночных в реках – дрифт. На примере рек Мёша, Казанка и Нокса получены новые сведения о структуре и количественных показателях беспозвоночных в дрифте рек равнинного типа, а также пространственно-временной изменчивости дрифта в зависимости от динамично изменяющихся условий среды. Получены оригинальные материалы по сезонной и суточной динамике дрифта личинок и куколок насекомых.

Теоретическая значимость работы. Представленная к защите работа вносит вклад в изучение экологии рек равнинного типа, в расширение представлений об их реальном биоразнообразии и биоресурсном потенциале, а также в изучение значения дрифта для формирования донных биоценозов в них. Выявлены общность и различия состава, количественных показателей беспозвоночных, мигрирующих в составе дрифта под влиянием условий, отличающихся в условиях водотоков значительной пространственной и временной изменчивостью. Показано, что наряду с имаго насекомых, в дрифте участвуют их личинки и куколки, соотношение которых зависит от сезона года и времени суток.

Практическое значение. Полученные результаты по таксономическому составу беспозвоночных в дрифте изученных рек могут быть использованы для составления региональных кадастров видов гидробионтов, прогнозирования многолетней динамики экосистем рек Мёша, Казанка и Нокса. В ходе исследования обнаружены виды, внесённые в Красную книгу РТ (*Calopteryx virgo, Polymitarcys virgo, Nepa cinerea*), данные по которым представлены постоянно действующей комиссии при Минэкологии РТ. Обнаруженные не отмечавшиеся раннее на территории РТ виды (*Argulus coregoni, Brachycerus harrisella, Macronychus quadrituberculatus*) могут быть включены в аннотированный список водных беспозвоночных на территории РТ. Методики и результаты используются в учебном процессе при чтении лекционных курсов и на практических занятиях в Институте фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

Защищаемые положения.

1. Видовое богатство, численность и биомасса беспозвоночных в дрифте равнинных рек Мёша, Казанка и Нокса существенно уступают таковым других водотоков, особенно горных рек, отличающихся большей скоростью течения воды и преобладанием реофильной фауны в них.

2. Основу состава дрифта в реках формируют личинки и куколки двукрылых насекомых (хирономиды подсемейства Orthocladiinae, семейство Simuliidae), а также нимфы подёнки *Baetis rhodani*.

3. Для рек характерны пространственная неоднородность дрифта на разных их участках, сезонные колебания состава, численности и биомассы беспозвоночных, соотношения личинок и куколок насекомых; значительные различия наблюдаются между периодом открытой воды и подлёдным периодом.

4. Наиболее активный дрифт, как и относительно большая средняя масса беспозвоночных в р. Мёша наблюдается в тёмное время суток, что, скорее всего, объясняется активизацией поведенческого дрифта более крупных форм беспозвоночных с целью избегания выедания рыбами; организмы с меньшими размерами тела, подвергающиеся меньшей опасности, активнее мигрируют днём.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены в виде докладов на научно-практической конференции гидробиологов, посвящённой памяти проф. Х.М. Курбангалиевой (1910–2004) (Казань, 2010), на всероссийской научной конференции с международным участием «Устойчивость экосистем: теория и практика» (Чебоксары, 2010), на II всероссийской конференции с международным участием «Малые реки: экологическое состояние и перспективы развития» (Чебоксары, 2012), на международной научно-практической конференции «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2012), итоговой научной конференции КГУ за 2009 г. (Казань, 2010), на итоговой научной конференции КФУ за 2011 и 2012 г. (Казань, 2012, 2013), на XXIV чтениях памяти В.А. Попова (Казань, 2013).

Личный вклад автора. Сбор материала, таксономический анализ состава дрифта, статистическая обработка данных и их обобщение выполнены лично автором.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, из них 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК (одна из них – в печати).

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 164 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы (196 источника, в том числе 97 на иностранных языках); включает 23 таблицы, 29 рисунков и 6 приложений.

Благодарности. Благодарю моего научного руководителя д.б.н., профессора В.А. Яковлева за неоценимую помощь при обработке материала, обобщении данных и написании диссертации. Выражаю огромную благодарность ассистенту кафедры биоресурсов и аквакультуры Г.И. Хабибуллиной, которая, изучая зообентос рек, оказывала помощь в отборе проб дрифта в ходе совместных полевых исследований. За помощь в определении некоторых водных жуков благодарю доцента Н.В. Шулаева и старшего лаборанта кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии А.Г. Кадирова. Автор сердечно признателен сотрудникам кафедры биоресурсов и аквакультуры ИФМиБ КФУ (бывшей кафедры зоологии позвоночных КГУ) за неоценимую помощь и поддержку.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕК МЁША, КАЗАНКА И НОКСА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. Физико-географическая характеристика и районирование Республики Татарстан

Татарстан располагается в северной части Среднего Поволжья, и по широте занимает положение примерно посередине европейской части РФ, а по долготе несколько отодвинут к востоку. Климат в значительной степени суров и континентален (Никаноров и др., 2010). Территория Республики Татарстан (РТ) занимает положение в центральной части Волжско-Камского края, при слиянии двух больших рек – Волги и Камы, и на стыке трёх зон – широколиственных лесов, южной тайги и лесостепи, что обусловливает разнообразие экологических условий (Никаноров и др., 2010).

На западе республики находится Приволжская возвышенность, с севера – Вятские увалы, на юго-востоке почти до р. Кама доходит Бугульминско-Белебеевская возвышенность. Разнообразие рельефа дополняется поймами рр. Волга, Кама, Вятка, Белая, часть которых в XX веке оказалась залитой водами Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ (Никаноров и др., 2010).

На территории РТ имеется 4779 рек, речек и ручьев общей протяженностью 24195.2 км, а также более 8 тыс. озёр; общая площадь водной поверхности составляет 4.4 тыс. км^2, или 6.4 % всей территории (Никаноров и др., 2010).

Водные ресурсы РТ, представленные местным стоком, в средние по водности годы колеблются в пределах 7.0–8.5 км^3, в маловодные – 1.8–4.0 км^3. Естественная водообеспеченность 1 км^2 площади республики местным стоком изменяется в пределах 26.5–126.3 тыс. м^3 в год. Транзитный сток, представленный реками Волга и Кама, составляет примерно 220 км^3 в год. Реки РТ содержат водные ресурсы в объёме около 10 км^3 (7 км^3 из них

формируется за счёт стока малых рек) (Никаноров и др., 2010). Всего 6 рек, полностью находящихся на территории РТ, имеют длину более 200 км (рр. Шешма, Большой Черемшан, Ик, Свияга, Степной Зай, Иж); более 100 км – 12 рек (в том числе рр. Мёша и Казанка); более 50 км – 24 реки; основное количество рек имеет длину менее 10 км (Никаноров и др., 2010).

Территория РТ в целом характеризуется умеренно-континентальным климатом с умеренно холодной зимой и тёплым летом. Климат формируется под влиянием различных факторов, среди которых главными являются солнечная радиация, характер подстилающей поверхности и атмосферная циркуляция, а также антропогенная деятельность (Никаноров и др., 2010).

Площадь республики составляет 68 тыс. км^2, протяжённость с запада на восток – 460 км, а с севера на юг – 250 км. На севере РТ граничит с Марийской и Удмуртской республиками, на западе – с Чувашской Республикой, на востоке – с Республикой Башкортостан, на юге – с Оренбургской, Самарской и Ульяновской областями (Никаноров и др., 2010).

Ещё в начале 90-х годов площадь ООПТ регионального значения составляла примерно 25% от всей площади ООПТ РТ; в настоящее время этот показатель достигает 76.4 %; на ее территории находится 167 природных объектов, отнесённых к ООПТ (Никаноров и др., 2010).

Основными реками территория делится на три части: Предволжье (к юго-западу от долины р. Волга), Предкамье (севернее долин рр. Кама и Волга), Закамье (к югу от долины р. Кама и к востоку от р. Волга). Предкамье, в свою очередь, делится на Западное и Восточное (долиной р. Вятка), а Закамье – на Западное и Восточное Закамье (долиной р. Шешма) (Петрова, 1975; Никаноров и др., 2010).

1.2. Рельеф, геологическое строение и климат территории Предкамья

Предкамье охватывает северную часть РТ (включая окрестности города Казани, а также бассейны рр. Казанка и р. Мёша), площадь этой территории составляет 21840 км^2 (долиной Вятки она делится на две части: западную –

17910 км^2 и восточную – 3930 км^2) (Петрова, 1975; Никаноров и др., 2010). Предкамье почти целиком относится к лесной зоне. Склоны, свободные от древесной и кустарниковой растительности и обращённые на юг и юго-восток, отличаются сухостью микроклимата и почв (Никаноров и др., 2010).

Предкамье, как и другие территории РТ, характеризуется умеренно-континентальным климатом. С запада на восток континентальность возрастает. В Казани средняя температура января -11.3 °С, в Арске -12.3 °С, средняя температура июля в г. Казани +19.9 °С, а в г. Арске +19.1 °С (Никаноров и др., 2010).

Территория Предкамья представляет собой слабо волнистую равнину, изрезанную асимметричными долинами рек. Склоны речных долин расчленены притоками, балками и оврагами. От Волги местность постепенно повышается в направлении севера и северо-востока. На водоразделе рек Шешмы и Казанки отметки достигают 200 м, Мёши и Оштормы 220 м (Петрова, 1975).

В пределах РТ древнейшими, выходящими на дневную поверхность, являются отложения нижней перми. Их выходы обнаружены в районах около устья р. Иж, по правому берегу Камы, на Шешме и Лесной Шешме (Шугуровское поднятие) в виде небольших обнажений (Петрова, 1975).

Отложения верхней перми представлены казанским ярусом, который имеет повсеместное распространение в пределах РТ, за исключением крайнего юго-запада Предволжья и Западного Закамья, где прикрыт более молодыми отложениями. Казанский ярус подразделяется на верхнеказанский и нижнеказанский подъярусы (Петрова, 1975).

В Западном Предкамье нижнеказанские отложения отмечены по правобережью уреза «старой» Камы отдельными выходами и встречаются по Нурминке, Ошторме, в местах поднятий Вятского вала; в Восточном Предкамье чаще встречаются совместно с отложениями уфимской свиты по обоим берегам р. Кама, р. Танайка, р. Иж и её приустьевых притоков, где играют существенную роль в подземном питании рек (Петрова, 1975).

1.3. Особенности равнинных рек и пространственной организации их экосистем

В отличие от горных рек, отличающихся значительным уклоном от истока к устью, высокой скоростью течения воды, преобладанием в сообществах беспозвоночных реофильных видов, слабым развитием планктона, рассматриваемые в настоящей работе реки − равнинные. Они обычно располагаются на равнинных территориях со специфическими для них характеристиками их бассейнов, климатическим условиями, отличаются гидролого-морфологическими особенностями, присущими лишь для рек подобного типа, повышенным уровнем антропогенной нагрузки на них. Наряду с реофильными гидробионтами, в них значительна доля лимнофильным форм. Всё это определяет специфику пространственной организации их экосистем.

В настоящее время общепринята классификация водотоков Иллиеса и Ботосанеану (Illies, Botosaneanu, 1963), в соответствии с которой в реках от истока к устью выделяют зоны кренали, ритрали и потамали. Концепция речного континуума была предложена в 1980 г. (Vannote et al., 1980). Данный подход рассматривает водоток как открытую и целостную систему, каждый участок которой обусловлен влиянием вышерасположенных. В водотоках осуществляется перенос энергии и вещества от верховий к низовью, из притоков рек в большие реки (Grubaugh et al., 1996).

Альтернативная теория, называемая «динамикой пятен», предполагает, что эти участки (рефугиумы) расположены в речной системе случайно, и сообщества гидробионтов на каждом участке реки сформированы случайным образом.

В.В. Богатов (1994), анализируя экологические особенности речных сообществ Дальнего Востока, показал, что структура сообществ и экосистемы в реках зависят от комплекса взаимосвязанных факторов среды, а

именно высоты над уровнем моря, уклона реки и скорости течения, расхода воды, свойств субстрата, температуры и прозрачности воды, её гидрохимического состава.

Для равнинных рек, наряду с климатом, большое значение имеют геологические, морфометрические и гидрологические условия на водосборном бассейне. Повышенная мутность воды и большее по сравнению с горными реками содержание веществ различного происхождения, включая техногенные, определяют пространственную стуктуру биоценозов в них (Экосистема …, 2007).

1.4. Речная сеть и особенности рек Мёша, Казанка и Нокса

Река Мёша – правый приток Камского залива Куйбышевского водохранилища. Она протекает через территории Сабинского, Кукморского, Тюлячинского, Пестречинского, Арского и Лаишевского р-нов РТ. Исток реки расположен в р-не с. Ятмас-Дусай (Кукморский р-н), устье – у с. Карадули (Лаишевский р-н) (Петрова, 1975; Водные объекты…, 2006).

Мёша – типично равнинная река, она берёт начало с южной оконечности Вятского вала. На территории бассейна Мёши имеется большое число озёр и несколько болот. Геологические условия водосбора способствуют образованию родников и карстовых провалов. В устьевой части территория изрезана, растительность по берегам р. Мёша представлена лесостепью. Однако около 80 % площади водосбора реки распахано, встречаются лишь отдельные участки лесов (Петрова, 1975; Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010).

Длина реки составляет, по разным данным, от 186.4 до 204 км, ширина – от 2 до 10 м, глубина – в среднем, до 2 м, средняя скорость течения – менее 0.6 м/с. Водосбор лежит на стыке двух природных зон – лесной и лесостепной, его площадь составляет, по разным источникам, от 4.18 до 4.4 тыс. км^2 (Гос. реестр…, 1998; Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007;

Никаноров и др., 2010). Бассейн реки Мёша занимает центральную часть Западного Предкамья и имеет общую протяженность 271 км (Петрова, 1975).

В среднем и нижнем течении в реке имеются многочисленные плёсовые участки. Нижнее течение, находясь в зоне подпора Куйбышевского водохранилища, представляет собой широкий залив (Водные объекты…, 2006).

Водосбор р. Мёша представляет собой волнистую равнину, расчленённую долинами притоков и оврагов (Никаноров и др., 2010). Долина реки широкая, в верховьях превышает 30 м, а в в нижней части – 4–5 км (Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010). Широкая пойма реки затапливается в половодье. Большое количество притоков (по разным источникам их количество составляет от 45 до 54) образуют густую речную сеть. Более 13 притоков реки небольшие (длина 14–40 км; (Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010).

Река характеризуется средней водностью, её притоки зарегулированы прудами. Река питается за счёт талых вод, подземного притока и атмосферных осадков (до 70 % снеговое). Гидрологический режим отличается высоким половодьем и продолжительной меженью с небольшим количеством воды (Гос. реестр…, 2007).

Средний многолетний годовой расход воды в устье составляет 17.9 $м^3$/сек. Распределение стока воды внутри года харакеризуется неравномерностью. Средний слой годового стока составляет 162 мм, из которого 113 мм приходится на весеннее половодье. Максимальные расходы воды (1400 $м^3$/с) наблюдались в 1979 г. Межень устойчивая – 5.3 $м^3$/с в устье (Гос. реестр…, 2007), расход межени у с. Пестрецы составляет 5.4 $м^3$/с (Гос. реестр…, 1998). По другим данным (Никаноров и др., 2010), средний многолетний меженный расход воды в устье равен 6.1 $м^3$/с. В очень засушливые годы река в верховье пересыхает. Для зимнего периода характерен продолжительный (130 сут.) устойчивый ледостав (толщина льда

до 0.65 м), но иногда на перекатах река не замерзает (Гос. реестр…, 1998, 2007).

Вода в реке относится к классу гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевой, средняя минерализация весной составляет 200–300 мг/л; может достигать в межень 700–1000 мг/л, средняя мутность воды составляет 998 г/м^3 (Водные объекты…, 2006).

Территория бассейна р. Мёша активно используется в сельскохозяйственных целях (поля, животноводческие фермы, летние лагеря КРС и молодняка, скотомогильники, кладбища, склады минеральных удобрений и ядохимикатов, маслозавод и др.). По комплексным оценкам качество воды в р. Мёша в 2004–2005 гг. относилась к 4 классу качества вод («грязная») (Экологические…, 2003).

Мёша – важный источник природного водоснабжения, имеет хозяйственное и культурно-бытовое значение. Река используется для развития прудового рыбного хозяйства, птицеводства, для развития туризма и летнего отдыха населения. В бассейне р. Мёша есть места, представляющие собой большую научно-познавательную и народнохозяйственную ценность (Водные объекты…, 2006).

Всего в бассейне имеется 19 особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Реке присвоен статус памятника природы регионального значения. Среди них 13 озёр, 1 государственный охотничий заказник (Столбищенский) и Саралинский участок Волжско-Камского государственного природного заповедника. В 1.5 км северо-восточнее н.п. Иске-Юрт, на правом берегу Мёши в пределах Пестречинского лесничества расположен памятник природы «Старая мельница» (Экологические…, 2003; Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007).

Меры охраны, предписанные государственным реестром – режим охраны территории памятника природы, а также использование водоохранных зон в установленном законом порядке (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007).

Река Казанка – левый приток р. Волга (впадает в Куйбышевское водохранилище), расположена в лесной зоне Вятско-Камской возвышенности Среднего Поволжья (Никаноров и др., 2010). Она протекает через территории Арского, Атнинского и Высокогорского р-нов РТ (по другим данным, Арский, Высокогорский, Балтасинский р-ны РТ). Исток реки находится в Арском р-не РТ, а устье у г. Казани (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010).

Длина реки, по разным данным, составляет от 140 км до 172 км (Петрова, 1975; Гос. реестр…, 1998; Экологические…, 2003; Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010).

Бассейн Казанки представляет собой слабоволнистую равнину, пересечённую оврагами, балками и долинами рек. Она протекает по равнине, сложенной глинистыми и суглинистыми грунтами. Общий уклон поверхности направлен к юго-западу, и бассейн пересечён долинами притоков, балками и оврагами. Долина хорошо разработанная, трапецеидальная. Русло реки прорезает пойму, шириной до 1–2 км (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007; Водные объекты…, 2006; Никаноров и др., 2010).

Берега Казанки высокие; у г. Арск высота берега достигает 70 м и выше. Нижнее течение Казанки находится в подпоре водохранилища; залив широкий. Казанка принимает от 31 до 41 притока, большая часть которых образует густую речную сеть (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007; Экологические…, 2003; Водные объекты…, 2006; Никаноров и др., 2010).

Русло извилистое, преобладающая ширина реки 20–25 м, максимальная – 45 м. Преобладают каменисто-песчаные (в верховьях и среднем течении) или илисто-песчаные (в нижнем) грунты (Никаноров и др., 2010).

Лесистость водосбора менее 15 %, соответсвенно, наблюдаются современные эрозионные процессы, особенно овражная эрозия и карстовые явления (озёра у с. Семиозёрка и д. Щербаковка). Площадь водосбора

составляет от 2600 км^2 до 2711 км^2. Средний многолетний годовой расход воды в устье реки равняется 13.2 м^3/с.

Река имеет хозяйственное и познавательное значение. Участок Казань – Арск рекомендуется для туризма (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007).

Скорость течения р. Казанка составляет 0.1–0.3 м/с (Никаноров и др., 2010). Питании преимущественно снеговое (70 %), остальная часть приходится на дождевое и подземное (Водные объекты…, 2006; Никаноров и др., 2010).

Гидрологический режим отличается высоким половодьем продолжительностью от 7 до 30 суток и низкой продолжительной и устойчивой меженью. Распределение стока в течение года неравномерное, с максимумом в период весеннего половодья. Ледостав продолжительный (153 дня); толщина льда достигает 0.8 м. В связи с обильным выходом в русло подземных вод на ряде участков реки лёд не образуется (Гос. реестр…, 1998; Экологические…, 2003; Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007; Никаноров и др., 2010).

Качественный состав воды соответствует гидрокарбонатно-кальциевому или гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому типу. Весной вода умеренно жёсткая и мало минерализована (100–300 мг/л, 3.0–6.0 мг-экв/л); в межень становится очень жёсткой (9.0–20.0 мг-экв/л); средняя мутность воды равна 1200 г/м^3 (Гос. реестр…, 2007).

Вода реки характеризуется высокой загрязнённостью и оценивается как «грязная» (4 класс качества), происходит в сброс сточных вод реку (Водные объекты…, 2006).

Водные ресурсы бассейна реки используют различные отрасли народного хозяйства: пищевая, легкая промышленность, оборонная, машиностроение и металлообработка и др. В бассейне функционирует большое количество сельскохозяйственных предприятий (животноводческие фермы, летние лагеря скота, скотомогильники, склады минеральных

удобрений и ядохимикатов, потребляющие более 52 % суммарного объёма забираемой из бассейна воды.

Постановлениями СМ ТАССР № 25 (от 10.01.1978 г.) и Кабинета Министров № 644 (от 29.12.2005 г.) реке присвоен статус памятника природы регионального значения (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007). В качестве меры охраны рекомендовано соблюдение режима охраны территории памятника природы, а также режима использования водоохранных зон (Водные объекты…, 2006; Гос. реестр…, 2007).

Р. Нокса – левый приток р. Казанка. Бассейн р. Нокса располагается в Западном Предкамье РТ. Площадь её водосбора составляет 186 км^2, средняя высота водосбора – 127 м. Нокса принимает 7 притоков (длиной менее 10 км) общей длиной 26.0 км (Водные объекты…, 2006; Мозжерин и др., 2006).

Рельеф представляет возвышенную равнину с наклоном поверхности с севера на юг. Абсолютные отметки колеблются в пределах 170–200 м над уровнем моря. Вдоль всей речной сети р. Нокса широко развиты эрозионные формы рельефа, наличие достаточно крутых склонов в бассейне реки способствует развитию на них овражно-балочной сети (Мозжерин и др., 2006).

Нокса впадает в Казанку на расстоянии 2.8 км от устья. Протяжённость реки составляет, по разным данным, 42–44 км. Русло реки извилистое, шириной 0.5–4.0 м, глубиной 0.1–0.3 м (Мозжерин и др., 2006, Никаноров и др., 2010).

Водные массы р. Нокса с её притоками относятся к гидрокарбонатному магниево-кальциевому типу. Воды этого типа пресные, с минерализацией 510 мг/л, величиной общей жесткости 5.3 ммоль/л. Изменение химического состава за счёт увеличения содержания хлор-ионов и некоторого повышения минерализации происходит в районах расположения крупных техногенных и сельскохозяйственных объектов, осуществляющих сброс сточных вод в водотоки (р.р. Крутовка, Нокса). Здесь состав может меняться с

гидрокарбонатного на хлоридно-гидрокарбонатный. Содержание хлоридов колеблется от 0.09 мг/л до 116.5 мг/л (Мозжерин и др., 2006).

Таким образом, практически все реки, рассматриваемые в настоящей работе, подвержены антропогенному влиянию. Качество воды в них не отвечает нормативным требованиям. К тому же наблюдается тенденция к росту их загрязнения (Мозжерин и др., 2006). Со второй половины 50-х г. XIX века в связи с экстенсивным хозяйственным освоением земельных ресурсов противоэрозионная устойчивость почв резко снизилась и одновременно усилился склоновый сток (Мозжерин и др., 2006).

К 1987 г. в бассейне Ноксы насчитывалось примерно 20 населённых пунктов, для которых в основном характерен долинный тип расселения – населённые пункты располагаются по долинам рек, что очень удобно для ведения сельского хозяйства, но негативно отражается на водном режиме рек. Вырубка лесов и распашка земель привели к значительному увеличению поверхностного стока и сокращению подземного, в соответствии с этим возрос половодно-паводочный сток рек и уменьшился меженный. Главной причиной такого перераспределения стока является резкое ухудшение инфильтрационных свойств почв после их обезлесивания и механической обработки. Наблюдается пересыхание в межень верхних звеньев речной сети, в результате значительная часть самых малых рек утрачивает постоянный сток и переходит в категорию “пересыхающих”. Другие реки теряют свои прежние истоки, переходя на питание более глубоко расположенных горизонтов, и длина их сокращается (Дедков, Мозжерин, 1996; Мозжерин, Курбанова, 2004).

Наличие множества населённых пунктов и техногенных объектов, в.т.ч. полигона твердых бытовых отходов городской Самосыровской свалки, обуславливают загрязнение вод Ноксы и её притоков (Мозжерин и др., 2006).

1.5. Биологические особенности рек Мёша, Казанка и Нокса

Река Мёша. В составе планктона обнаружено 29 видов коловраток, 26 – ветвистоусых и 16 – веслоногих ракообразных (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007). Облик зообентоса (по наблюдениям за 1982–2000 гг.) формируют в основном реофильные и фитофильные формы (моллюски, подёнки, ручейники), а на затопленных местах развит псаммо-пелофильный комплекс организмов (хирономиды и моллюски). В прибрежной зоне, среди зарослей и на каменисто-песчаных перекатах, доминируют реофильные формы ручейников и подёнок (Никаноров и др., 2010).

На верхнем участке р. Мёша и ее малых притоков отмечено резкое обеднение бентофауны. К низовью реки растёт численность и биомасса зообентоса за счет лимнофильных форм моллюсков и двукрылых (Никаноров и др., 2010). Воды р. Мёша ниже с. Пестрецы оцениваются как грязные (Никаноров и др., 2010).

Река Казанка. В р. Казанка обнаружено 52 вида коловраток, 37 – ветвистоусых и 29 – веслоногих ракообразных, порядка 20 таксонов бентосных организмов. В нижнем течении отмечено 10 видов зоопланктона и 8 видов зообентоса (Гос. реестр…, 1998; Гос. реестр…, 2007). В составе зообентоса (1997–1999 гг.) выявлено около 100 таксонов (Chironomidae, Mollusca, Oligochaeta, Trichoptera, Heteroptera, Coleoptera, Ephemeroptera и др.); видовое разнообразие и количественные показатели зообентоса зависят, в основном, от скорости течения, характера грунта и степени загрязнения реки (Экологические …, 2003; Никаноров и др., 2010). В целом по биомассе в зообентосе доминируют двукрылые насекомые. В черте г. Казань в реке по численности доминируют олигохеты (Никаноров и др., 2010).

На участках выше пос. Арск и между пунктами Чепуги – Усады, где скорость воды относительно высока и имеются перекаты и родники, бентофауна представлена чувствительными к загрязнениям оксифильными видами (пиявки *Piscicola geometra*, беззубка *Unio pictorum*, подёнки *Baetis rhodani*, *B. vernus*, *B. scambus*, полужесткокрылые *Aphelocheirus aestivalis*, ручейники *Hydropsyche angustipennis*, двукрылые Simuliidae spp.,

хирономиды *Cladotanytarsus*, *Rheotanytarsus*, *Micropsectra*, *Eukiefferiella*, *Cricotopus*, *Polypedilum* (*Tripodura*) *scalaenum*, *Microchironomus tener*) (Никаноров и др., 2010).

При усилении загрязнённости водной среды доминируют личинки Chironomini (*Chironomus*, *Criptochironomus*) и *Ablabesmyia* sp.; видами-доминантами становятся индикаторы сильного и умеренного загрязнения: хирономиды р. *Chironomus*, олигохеты семейства Tubificidae; на отдельных участках р. Казанка (у пос. Арск и в черте г. Казань) донная фауна сильно подавлена в связи с ухудшением качества вод (Никаноров и др., 2010).

Другие источники (Хабибуллина, Яковлев, 2012) указывают для зообентоса рек Мёша, Казанка и Нокса 222 таксона (в т.ч. 126 видов) беспозвоночных (182 таксона для р. Мёша, 77 для р. Казанка, 82 – р. Нокса). Наибольшее количество обитающих здесь беспозвоночных относится к группе Insecta (188 таксонов); среди насекомых наиболее качественно богаты отряды Diptera, Trichoptera и Coleoptera (100, 27 и 27 таксонов соответственно) (Хабибуллина, Яковлев, 2012).

1.6. Дрифт как адаптивная стратегия беспозвоночных к максимальному использованию ресурсов рек и поддерживанию устойчивости бентосных сообществ в них

Под «дрифтом» (от англ. "to drif" – относить течением, потоком) понимают перемещение водных животных в речном потоке вниз по течению (Waters, 1972) или совокупность организмов, сносимых потоком воды (Хренников, 1987). Также используются термины «эконосиртон» и «реосиртон», под которыми подразумевают комплекс донных организмов, всплывающих «самопроизвольно» в толщу воды (Константинов, 1986; Богатов, 1994 а). Под «бентостоком» подразумевают перемещение вниз по течению организмов зообентоса. Многие исследователи (Waters, 1972; Шустов, Широков, 1980; Богатов, 1988; Allan, 1995) под этим термином понимают как процесс переноса, так и совокупность участвующих в нем

организмов. Однако большинство биологов подразумевают под «дрифтом» процесс перемещения гидробионтов вниз по течению в толще воды (Waters, 1972; Богатов, 1988 и др.).

Речным потоком переносятся как растения, так и бентосные беспозвоночные, фито- и зоопланктон, личинки рыб и земноводных. Кроме того, в дрифте может быть обнаружено большинство стадий жизненного цикла животных (Brittain, Eikeland, 1988).

В дрифте, так или иначе, участвуют все беспозвоночные, встречающиеся в реке (Шустов, 1983). По данным, полученным некоторыми авторами (Леман и др., 2005), на разных участках русла рек в дрифте принимают участие две трети, на равнинных участках – примерно треть видов, обнаруженных в бентосе.

Если бы в водотоках происходил лишь дрифт вниз по течению, то в верховьях беспозвоночные фактически исчезли бы. Однако этого не происходит. Показано (Watson, 1971; Kopp et al., 2001), что имаго насекомых летят к верховьям (а рыбы мигрируют вверх по течению) для отложения яиц, а личинки, вышедшие из них, затем переносятся с током воды вниз по течению. Тем, что взрослые насекомые летят в верховья рек (Elliot, 1967) и там, размножаясь, пополняют популяции, объясняется постоянство численности насекомых в верховьях; это явление получило название «stream drift paradox» (Anholt 1995; Kopp et al., 2001).

Таким образом, дрифт беспозвоночных является общей особенностью водотоков. Подобная миграция происходит постоянно, днем и ночью, во все сезоны года. Однако состав и количественные показатели дрифта изменчивы во времени и в пространстве. Интенсификацию этого процесса связывают с катастрофическими изменениями условий среды обитания или с поведенческой реакцией на освещённость. Паводок, ледоход, другие нарушения могут привести к резкому уменьшению количества беспозвоночных в донных сообществах и, напротив, увеличению в дрифте (Waters, 1965 a; по: Minshall, Winger, 1968). В ходе эксперимента с

загрязнением токсичным соединением искусственного канала было показано (Lauridsen, Friberg, 2005), что после внесения вещества усилился катастрофический дрифт трёх экспериментальных видов (подёнка *B. rhodani*, веснянка *Leuctra fusca/digitata* и бокоплав *Gammarus pulex*). Похожая реакция беспозвоночных, сопровождаемая дополнительно активизацей вылета имего, обнаружена в опытах с микрокосмами (Shulz, Liess, 2001). Увеличение количества дрифтующих беспозвоночных произошло после экспериментального повышения концентрации частиц седиментов в воде, когда усилилось движение и осаждение их на дно водотока (Gomi et al., 2010).

Изучение дрифта бентосных беспозвоночных обусловлено не только уникальностью этого явления, но и его практическим значением. Дрифт имеет значение в восстановлении биоразнообразия экосистемы водотоков после вылета имаго на сушу, поддерживании продукционного потенциала сообществ беспозвоночных, и его роль существенна для формирования кормовой базы рыб в реках. В дрифтующем состоянии беспозвоночные поедаются многими реофильными рыбами (Elliot, 1970; Шустов, 1983; Allan, 1995; Чебанова, 2002; Шубина, 2006). Выпуск в ручей форели привёл к повышению ночной миграции относительно крупных нимф подёнок *B. rhodani*, а в контрольном ручье (без рыб) такой периодичности не наблюдалось (Malmquist, 1988). На примере холодноводного ручья в Арканзасе, где обитала форель *Salmo trutta*, показано, что численность бентосных макробеспозвоночных и потребление их хищниками были больше в верховьях ручьёв, чем в низовьях (Johnson et al., 2007). Причем, на примре реки в Новой Зеландии выявлено расхождение во времени поиска и потребления беспозвоночных у двух видов рыб: один охотится в ночное время с пиками активности во время заката солнца и сумерек, второй проявляет активность в полдень и в полночь (Cadwallader, 1974).

Кроме того, дрифт может быть важным кормовым ресурсом для личинок ручейников, строящих ловчие сети, и других хищных

беспозвоночных (Brittain, Eikeland, 1988). Лабораторные и полевые эксперименты подтверждают мнение, что мигрирующие в составе дрифта беспозвоночные больше подвержены опасности и смертности, чем в составе зообентоса. Смертность в дрифте превышает таковую в зообентосе примерно в 5 раз (Wilzbach et al., 1988).

Показано (Петрожицкая, Руднева, 2000), что обычными компонентами дрифта являются личинки двукрылых насекомых. При этом таксономический состав беспозвоночных в дрифте в целом соответствует составу зообентоса, что позволило вышеуказанным авторам заключить, что дрифт имеет перманентный характер и в нём участвуют представители практически всех таксономических групп бентоса. Эти утверждения имеются и в более ранних публикациях (Minshall, Winger, 1968). Наряду с доминированием в донных сообществах, личинки хирономид качественно богаты и в дрифте (Травина, 2006).

Беспозвоночные, которые попадают в воду с суши или из воздуха, называются аллохтонным дрифтом, а водные – автохтонным. Гидробионты в основном – активные мигранты, периодически поднимающиеся в толщу воды и затем самостоятельно опускающиеся на дно. Традиционно выделяют активный и пассивный дрифт (Леванидов, Леванидова, 1981). Доля пассивных мигрантов (смытых течением с грунта) в автохтонном дрифте обычно мала и возрастает только во время паводков. Для пассивного дрифта характерно отсутствие суточной динамики (Чебанова, 1992).

Ещё на ранних этапах изучения бентостока Т. Уотерс (Waters, 1965; Brittain, Eikeland, 1988) предложил следующие три типа дрифта:

1) катастрофический,
2) поведенческий (активный),
3) постоянный (пассивный).

В настоящее время такое разделение получило признание большинства исследователей. При этом считается, что «катастрофический» дрифт инициируется воздействием экстремальных факторов (паводков,

засухи, якорного льда, антропогенных загрязнений и т. д.) на донные сообщества. В результате данного типа дрифта сообщества донных жителей могут значительно снижать свои численность и биомассу (Grizzell, 1976; Богатов, 1978).

«Поведенческий» дрифт – результат активных проявлений поведения животных. При данном типе дрифта организмы поднимаются в толщу воды самостоятельно, что может наблюдаться, в основном, ночью или в другое тёмное время суток (Waters, 1972). Имеются данные (Watson, 1971), что факторами, влияющими на этот процесс, являются свет и температура воды. Предполагается, что поведенческий дрифт поддерживает оптимальный уровень плотности у популяций (Waters, 1972). Многие виды дрифтуют в зависимости от плотности популяции, в то время как другие – независимо от неё (Peckarsky, 1979; Brittain, Eikeland, 1988).

Кроме того, на дрифт может влиять доступность корма и его качество; похоже, что сокращение количества пищи стимулирует увеличение активности, которое, в свою очередь, ведёт к увеличению дрифта (Brittain, Eikeland, 1988).

Наличие хищников тоже может влиять на дрифт: избегание хищников беспозвоночными может частично объяснить суточную периодичность дрифта (Brittain, Eikeland, 1988).

В «постоянном» дрифте участвуют те организмы, которые в силу каких-либо причин случайно оторвались от субстрата; они присутствуют в потоке на протяжении всего времени суток в небольших количествах (Богатов, 1988), без суточных колебаний в численности (Watson, 1971). Пассивный дрифт, как правило, не играет значительной роли в функционировании донных сообществ (Богатов, 1988).

Вообще классификации дрифта можно разделить на две категории: основанные на причинах вовлечения беспозвоночных в поток (Waters, 1972; Леванидова, 1982; Brittain, Eikeland,1988; Hieber и др., 2003), либо основанные на влиянии дрифта на биомассу гидробионтов определенного

участка реки (Богатов, 1988). Чаще всего выделяют "катастрофический" дрифт (дрифт животных, оторвавшихся от субстрата в силу катастрофических явлений – например, паводка), "поведенческий" ("активный") дрифт (дрифт животных, по своей воле попавших в поток), и аллохтонный дрифт – дрифт наземных насекомых, случайно попавших в поток (Барышев, 2006).

Однако В.В. Богатов (1984, 1988) предлагает классификацию дрифта, основанную на той роли, которую он играет в экологическом баленсе донных сообществ, т.е. на основе убывания или возрастания в результате дрифта биомассы различных систематических групп гидробионтов на участке реки в течение суток. Им выделено пять типов дрифта бентосных организмов:

1. Нейтральный (поведенческий) дрифт. В результате биомасса гидробионтов на грунте практически не изменяется, либо возрастает лишь за счёт их продукции. Такой тип миграции чаще всего наблюдается в отсутствие экстремальных факторов и является наиболее обычным для водотоков. Возможно, данный тип дрифта в биоценозах донных животных может сохранять оптимальную плотность поселения организмов и их высокое разнообразие.

2. Отрицательный дрифт. Биомасса гидробионтов на грунте в результате данного типа дрифта уменьшается (величина дрифта беспозвоночных превышает объём их продукции; Богатов, 1995). Наблюдается, как правило, в результате воздействия экстремальных факторов (в частности, при поступлении в водоток небольшого количества ядохимикатов (Богатов и др., 1983), повышения уровня трофности (Hinterleitner-Anderson et al., 1992) и в периоды прохождения паводковых вод), но разрушения сообществ при этом не происходит. Во время высоких паводков данный тип дрифта может приводить к значительному уменьшению биомассы бентосных сообществ за относительно короткий срок (Богатов, 1988).

3. Положительный дрифт. Биомасса животных на грунте увеличивается. Наблюдается, как правило, после воздействия экстремальных факторов при восстановлении численности донных организмов. Кроме того, может наблюдаться при заселении грунтов, залитых в период паводков. В таком случае в водотоке в целом или на участке основного русла может наблюдаться отрицательный дрифт, а относительно вновь залитых грунтов – положительный. Скорость заселения вновь залитых грунтов и время стабилизации сообщества (при которой положительный дрифт переходит в нейтральный), сильно зависят от гидрологического режима (Богатов, 1978).

4. Катастрофический дрифт. В результате происходит разрушение речных экосистем. Видимо, происходит при значительном антропогенном загрязнении и природных катастрофических явлениях. Кроме того, при длительном антропогенном загрязнении происходит исчезновение из донных сообществ отдельных групп животных, в первую очередь некоторых амфипод и личинок насекомых (Woodiwiss, 1964; Финогенова, Алимов, 1976; Винберг, 1979; Кожова и др., 1979). На грунте сильно загрязнённых участков наибольшей численности достигают олигохеты, у которых активный дрифт, как правило, не наблюдается (Богатов, 1988).

5. Предимагинальный дрифт. При данном типе дрифта происходит массовый вылет имаго. В нём участвуют только зрелые куколки и нимфы насекомых. При массовом вылете имаго биомасса бентоса в водотоке может уменьшаться до 0. Однако донные сообщества при этом не разрушаются (что отличает данный тип от катастрофического дрифта). Предимагинальный дрифт сопровождается высоким сносом экзувиев куколок и нимф (Богатов, 1988).

Сезонный аспект. Смещение организмов вниз по течению непостоянно: оно изменяется сезонно, день ото дня и в течение суток. Обычно в областях с умеренным климатом минимальный дрифт наблюдается в зимнее время (McLay, 1968; Clifford, 1972). Сезонная динамика дрифта зависит от сезонного цикла развития беспозвоночных (Hynes, 1970),

определяется закономерными изменениями миграционной активности массовых видов гидробионтов, а также конкретных абиотических факторов: усиление течения, мутность воды, дожди и т.п. При этом средняя масса тела беспозвоночных уменьшается с июня по октябрь, а повышается с ноября по апрель, что отражает сезонную динамику появления и роста особей новой генерации. Общая тенденция её в данной реке сохраняется из года в год, лишь аномально низкие температуры воды зимой могут существенно влиять на численность и сроки миграции перезимовавшей генерации. Численность дрифтующих беспозвоночных в горном ручье верхового типа (Северная Каролина, США) обычно оставалась на постоянном уровне с июня до конца ноября, была минимальной зимой, затем возрастала в марте-апреле (O'Hop, Wallace, 1983). В географических областях со сменой времён года обычно наблюдается следующая сезонная динамика дрифта: дрифт незначителен в осенне-зимний период, а весной, с увеличением фотопериода и температуры, возрастает (при неизменном расходе воды), особенно у гидробионтов, готовящихся к размножению (Чебанова, 1992).

По другим данным (Астахов, 2008), снижение количественных показателей дрифта в осенние месяцы – не признак прекращения миграционной активности реофильных беспозвоночных в это время. С началом массового развития прозимовавших личинок интенсивность дрифта возрастает. Время наступления весеннего максимума дрифта и кратность его увеличения зависят от температурного режима. В летний период количество гидробионтов в толще воды меняется под влиянием множества взаимодействующих факторов, из которых основным является изменение миграционной активности отдельных видов в процессе роста (Чебанова, 1984; Obi, Conner, 1986). Паводки вызывают увеличение интенсивности дрифта, вначале и активного, и пассивного; затем активный стабилизируется, а пассивный продолжает расти с увеличением расхода воды (Леванидов, Леванидова, 1981; Irvine, 1985). Однако в р. Паратунке, по крайней мере, в 1984–1986 гг., в период половодья дрифт гидробионтов не зависел от расхода

воды (Чебанова, 1992), в отличие от водотоков, расположенных в тропиках, где сезонные колебания показателей дрифта не наблюдаются, а вместо них обнаруживаются колебания в зависимости от интенсивности осадков – там, соответственно, выделяют «сухой» и «дождливый» сезоны (Bass, 2004). В умеренной зоне сильно выражена зависимость состава и обилия дрифта от сезона года (Clifford, 1972).

Суточный аспект. При отсутствии различий в количественном составе дрифта в течение суток дрифт рассматривают как постоянный, при появлении пиков – как поведенческий (Waters, 1972). Поведенческий тип дрифта наблюдается, например, у личинок мошек в р. Чемал (бассейн р. Катунь, Алтайские горы), у которых максимальная интенсивность дрифта наблюдается в 12 ч ночи, а следующий пик приходится на 4–5 ч утра и по величине уступает первому (Петрожицкая, Руднева, 2000).

Пик активного дрифта беспозвоночных может наблюдаться в короткие промежутки времени, чаще всего во время вечерних сумерек или в первые часы ночи. У отдельных гидробионтов пики подъёма могут наблюдаться в другое тёмное время суток либо во время утренних сумерек. Крайне редко высокая активность гидробионтов может проявляться в дневное время (Brittain, Eikeland, 1988; Bönecke, 2002; Богатов, 2005). Тем не менее, например, на реках российского Дальнего Востока, до 90 % мигрирующих донных беспозвоночных сносятся в ночное время (Богатов, 1994). Обычно относительно крупные особи подёнок, веснянок и других насекомых встречаются в дрифте чаще в ночное время, чем днём (O'Hop, Wallace, 1983).

Обычно для личинок отрядов Ephemeroptera, Plecoptera и Simuliidae характерен максимум дрифта ночью. У большинства личинок Trichoptera наблюдается та же картина, хотя у некоторых видов, особенно из семейства Limnephilidae, максимум наблюдается днём. Для водных жуков разные авторы указывают постоянный дрифт в течение дня и ночи, а максимальный дрифт в ночное время (Brittain, Eikeland, 1988). При количественном преобладании беспозвоночных с ночным типом миграционной активности

интенсивность дрифта ночью может быть в 1.5–4.0 раза выше, чем днём, а в половодье – в 1.5–3.0 раза (Чебанова, 1992). Было выяснено, что суточная периодичность дрифта обычно управляется ежедневной моделью интенсивности освещения, и что существенная часть дрифта может быть по существу «включена» или «выключена» при искусственном затемнении или освещении закрытого участка естественного водотока (Waters, 1972). И для тропической, и для умеренной зоны сообщаются данные о том, что даже яркий лунный свет угнетает дрифт, в то же время существуют данные об отсутствии такого эффекта (Brittain, Eikeland, 1988). Имеются сведения, что дрифт в ночное время позволяет избегать пресса хищников, по сравнению с дрифтом в светлое время суток (Brittain, Eikeland, 1988; Петрожицкая, Руднева, 2000).

Интенсивность дрифта беспозвоночных также связвают с транспортом частиц детрита вниз по течению (O'Hop, Wallace, 1983). Эти процессы особенно интенсивны в период дождей, штормов, когда в дрифт вовлекаются как водные, так и наземные беспозвоночные. В ходе эксперимента с ограничением поступления в ручей детрита с суши было установлено, что резко уменьшилась численность беспозвоночных в дрифте, а биомасса осталась на том же уровне, что и до эксперимента (Siler et al., 2001).

Таким образом, путем перемещения беспозвоночных потоком воды вниз по течению посредством дрифта (Waters, 1972), «.... осуществляется прямая связь сообществ на нижележащих по течению участках русла с вышележащими» (Богатов, 1994 а, стр. 90).

В заключение следует отметить, что анализ литературы, посвященной дрифту гидробионтов, показывает «чрезвычайную противоречивость полученных разными авторами результатов наблюдений» (Богатов (1984, с. 115), и что, несмотря на большое количество публикаций по дрифту, большей частью имеющих лишь описательный характер, требуются целенаправленные полевые и лабраториные исследования с целью оценки определённых гипотез (Brittain, Eikeland, 1988).

1.7. Обзор методов отбора проб дрифта

Сборы дрифта, в особенности в летний период, дают достаточно полное представление как о видовом составе бентофауны в данном водотоке, так и о количественном соотношении отдельных видов хирономид, подёнок и веснянок, составляющих ее основу (Леванидова, 1982; Чебанова, 1983; Fleituch, 1985; Allan, 1987). Некоторые исследователи приводят данные, что при заселении лотков в малых водотоках до 41% (по другим данным, до 82%) беспозвоночных прибывает путём дрифта (Brittain, Eikeland, 1988).

Отбор проб дрифта в реке заключается в сборе из потока сносимых течением гидробинтов специальным прибором – ловушкой (Барышев, 2006). На сегодняшний день разработано множество конструкций дрифтовых ловушек, каждая из которых обладает своими достоинствами и недостатками. В работе И.А. Барышева (2006) дан обзор их конструкций, включая преимущества и недостатки.

Ловушка состоит из рамы (круглой либо прямоугольной) и сетчатого мешка (форма которого также может быть различной у разных ловушек). Ловушка устанавливается перпендикулярно течению реки (она закрепляется на кольях, вбитых в дно реки, специальных стойках, или же привязывается к грузам; она может также опускаться с лодки, а при малых экспозициях ловушку может удерживать сам исследователь), при отборе проб поверхностного дрифта может быть использована также и плавающая ловушка. Кроме того, для сбора дрифта может использоваться отведение части водного потока в сторону и отфильтровывание из него дрифтующих беспозвоночных (Барышев, 2006). В реках с небольшой глубиной и высокой турбулентностью потока (когда размеры ловушки не позволяют обловить всю толщу водотока), ловушку устанавливают на удобной для исследования глубине, поскольку в этом случае дрейфующие гидробионты в толще воды распределены, как правило, равномерно (Богатов, 2005).

Экспозиция ловушки – важный методический параметр (Барышев, 2006). При слишком её малой продолжительности не удаётся набрать достаточное для анализа количество беспозвоночных, в то время как при слишком долгой экспозиции из-за забивания сети сносимыми водой неорганическими взвесями и частицами органического происхождения (чехликами личинок амфибиотических насекомых, кусочками водных растений, фитопланктоном и т. д.) снижаются фильтрационные способности ловушки, в результате чего из неё вымывается часть организмов и становится невозможным определение объёма обловленной воды (Барышев, 2006). Кроме того, часть организмов при длительной экспозиции может покидать ловушку, двигаясь по её стенкам. В идеале, ловушка должна быть установлена в реке в течение максимального времени, за которое не произойдет существенного ухудшения её фильтрующей способности (Задорина, 1987; Барышев, 2006). Количество детрита, сносимого потоком, находится в зависимости от большого количества факторов и может быть очень значительным, например, в период паводка. В подобных условиях экспозиция должна не превышать несколько минут (Жадин, 1956).

В.М. Задорина (1987) указывает, что в сборах дрифта, проводимых с использованием ловушки из газа № 23, наиболее подходящей оказывается экспозиция 15 мин; результаты её исследований также показывают, что при такой продолжительности экспозиции коэффициент вариации численности дрифта в каждой пробе от её средней величины является наименьшим. При увеличении частоты сетчатого материала, из которого изготовлена ловушка, можно применять и экспозицию 10 мин.

В.В. Богатов (1994 а) предлагает использовать сачок-ловушку из газа № 23 с входным отверстием 25х25 см и глубину 0.5–1.0 м

Для количественной характеристики дрифта необходимо учитывать объём воды, процеженный ловушкой при экспозиции. Большинство исследователей (Elliot, 1970; Шустов, 1978; Шубина, 1979; Шустов, Широков, 1980; Задорина, 1987; Комулайнен и др., 1989; Saltveit и др., 2001)

применяют косвенный учёт объема воды, рассчитывая его, исходя из скорости течения, времени экспозиции и площади входного отверстия ловушки. Скорость течения может измеряться гидрологической вертушкой либо непосредственно перед стоящей ловушкой, либо в том месте, где она будет установлена. В последнем случае используется определённый экспериментально коэффициент фильтрации ловушки. Некоторые авторы (Шустов, 1978; Барышев и др., 2003; Барышев, 2006) принимают его равным единице. В.Н. Шубина и А.В. Орлов (1991) считают, что у ловушек с конусообразным мешком коэффициент фильтрации варьирует от 0.85 до 0.96 (Барышев, 2006).

Существует две основных формы представления общего количества дрифта в единицу времени: либо с точки зрения полного сечения потока (темп дрифта), либо с точки зрения объема воды (плотность дрифта) (Brittain, Eikeland, 1988). Для оценки интенсивности дрифта в толще воды (при сборе пробы полностью погружённой в воду ловушкой) обычно указывают количество (или массу) организмов на объем воды 1 м^3 (Ляхов, Жидков, 1953; Шубина, Орлов, 1991; Самохвалов, 1995; Alonso, Catherine, 1998; Hieber и др., 2003), 100 или 1000 м^3 (Saltveit и др., 2001), либо вычисляют численность (биомассу) мигрантов, пронесённых через фиксированную площадь сечения потока за единицу времени (Богатов, 2005). Однако В.М. Задорина (1987) пишет, что не следует по результатам одной пробы с любой из экспозиций (5, 10 или 15 мин) проводить расчёт обилия дрифта за 1 ч, так как это может привести к значительным ошибкам в определении численности дрифта в реке. Она предлагает метод дробных экспозиций, суть которого заключается в отборе четырёх проб с экспозицией по 15 мин (в сумме 1 час), что даёт наиболее точные результаты.

В той же работе (Задорина, 1987) рекомендовано применять любую из экспозиций от 5 до 15 мин (в зависимости от обилия дрифта и от частоты сетчатого полотна ловушки), а численность дрифта приводить в количестве беспозвоночных, отловленных ловушкой за время её экспозиции при

изучении суточной динамики дрифта или в тех случаях, когда не требуется точное определение количества мигрантов. В.В. Богатов (1994) советует при изучении суточной динамики дрифта устанавливать ловушку на 4–5 мин в течение каждого часа или получаса в ночные часы и через 2–4 ч – в дневное время.

Таким образом, на сегодняшний день нет стандартизованной методики сбора дрифта.

В заключение отметим, что дрифт остаётся одним из наименее изученных в гидробиологии явлений. По сравнению с такими объектами, как зоопланктон и зообентос, методика сбора материала разработана ещё недостаточно. Большая часть работ по изучению дрифта выполнена на примере рек Дальнего Востока, рек Северного Урала и Карелии. Они отличаются от равнинных рек бассейна Волги более крутыми склонами, большей скоростью течения, большим распространением грунта в виде твёрдых субстратов, преобладанием в фауне беспозвоночных оксифильных и стенобионтных видов. Поиск данных по исследованиям дрифта в реках среднего Поволжья результатов не дал.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал и методы сбора

Материалом для данной работы послужили пробы дрифта, взятые в рр. Мёша, Казанка и Нокса, расположенных в Предкамье и являющихся левыми притоками Куйбышевского водохранилища (р. Нокса – приток Казанки) (рис. 2.1).

Рис. 2.1. Расположение рек Мёша и Казанка
(р. Нокса на карте данного масштаба не видна)

Пробы дрифта со всех трёх рек собирали с мая 2008 по август 2011 гг.

В р. Мёша было заложено две станции (ст. 1 и ст. 2) в её средней части: у пос. Чита и в 1 км ниже по течению (рис. 2.2). Здесь пробы отбирали с 19 мая 2008 г. по 15 марта 2011 года. Отбор проб проводили через каждые 14 суток в течение вегетационного периода), на каждой станции отбирали по две пробы (в зимне-весенний период, по возможности, отбирали по одной пробе один раз в месяц). Кроме того, на ст. 1 было проведено 9

круглосуточных отборов, во время которых пробы отбирали через каждые 3 часа (28–29 июня, 5–6 июля, 24–25 сентября 2008 г; 29–30 мая, 8–9 июля, 16–17 августа 2009 г.; 8–9 июня, 6–7 июля, 26–27 августа 2010 г.). Таким образом, всего за период исследования в р. Мёша было собрано 216 проб дрифта (табл. 2.1).

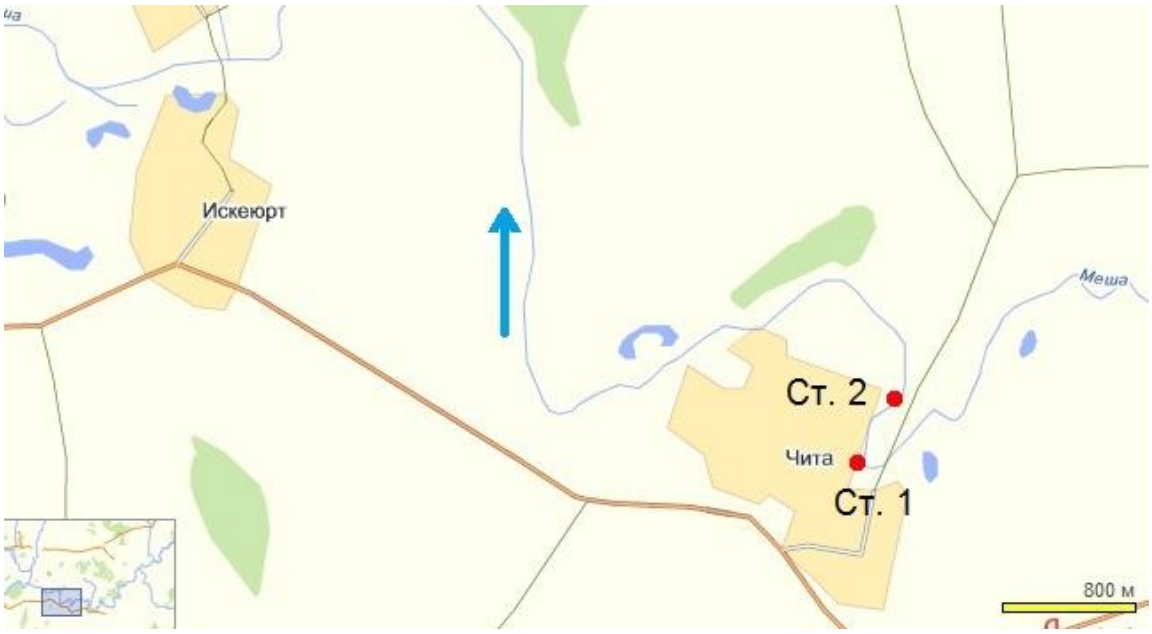

Рис. 2.2. Расположение станций отбора проб в средней части р. Мёша (окрестности пос. Чита; стрелкой показано направление течения)

В р. Казанка и р. Нокса было заложено по одной станции: в р. Казанка у пос. Чепчуги (рис. 2.3), в р. Нокса – у пос. Кощаково (рис. 2.4).

Рис. 2.3. Расположение станции отбора проб в средней части р. Казанка (окрестности пос. Чепчуги)

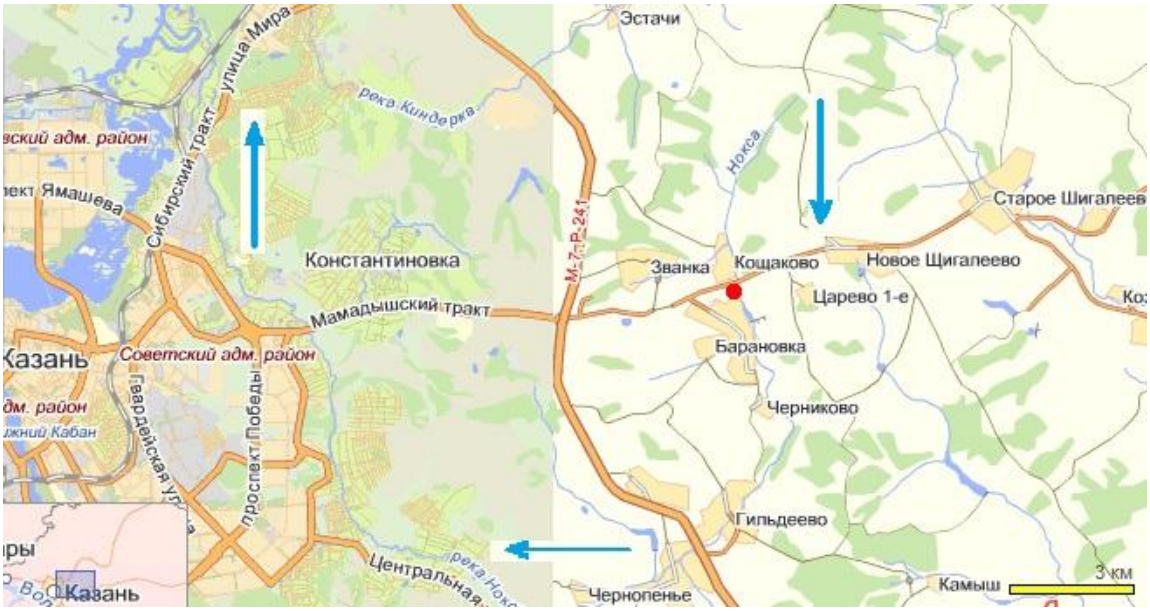

Рис. 2.4. Расположение станции отбора проб в верховье р. Нокса (окрестности пос. Кощаково)

На этих станциях пробы отбирали с 18 июля 2009 г. по 14 августа 2011 г. один раз в месяц в течение трёх месяцев вегетационного сезона ежегодно. На каждой станции также отбирали по 2 пробы. Всего в двух реках было отобрано 35 проб (18 в р. Казанка и 17 в р. Нокса).

Кроме того, было заложено по пять станций в р. Казанка (у н.п. Казанбаш, Купербаш, Арск, Чемерцы, Чепчуги; рис. 2.5) и Мёша (у н.п. Комаровка (р. Мал. Мёша), Старые Зюри (р. Бол. Мёша), Сауш, Чита, Пестрецы; рис. 2.6). На этих станциях отбор проб производили 27-28 августа 2011 года. На каждой станции было отобрано по две пробы (всего было отобрано 20 проб).

Таким образом, количество отобранных и обработанных проб дрифта составило 271 (табл. 2.1).

Таблица 2.1

Количество отобранных проб дрифта в реках

Пробы	Мёша	Казанка	Нокса
На постоянных станциях	149	18	17
В ходе суточных* съёмок	75	-	-
На станциях при изучении продольного распределения дрифта в реках	10	10	-
Всего	226	28	17

*часть проб, отобранных на постоянной станции № 1, использовалась в ходе изучения суточной динамики дрифта.

2.2. Расположение исследованных участков и краткое описание станций

В р. Мёша для исследования был выбран участок у пос. Чита (расположенного в Пестречинском р-не РТ, в средней части реки, по течению выше с. Пестрецы). Всего было заложено две станции – непосредственно у пос. Чита и примерно в 1 км ниже по течению. Первая станция (ст. 1) представляет собой перекат с быстрым течением (см. *прил. 2*) и грунтом, представленным крупными камнями и песком. Вторая станция (ст. 2) – участок реки, тоже характеризующийся быстрым течением; грунт на этом участке представлен мелкими камнями, песком и глиной; местами произрастают водоросли.

В целом скорость течения воды характеризовалась значительной вариабельностью. Однако минимальные значения показателя наблюдались обычно в летний период, а также в феврале.

За весь период исследования она в среднем составляла 0.5 и 0.6 м на ст. 1 ст. 2 соответственно. Максимальная скорость течения на обеих станциях (0.9 м/с) была отмечена на ст. 1 – 19.05.2008 г., а на ст. 2 – 5.12.2008 г. Минимальная скорость (0.1 м/с на ст. 1 и 0.3 м/с на ст. 2) – 15.03.2011 г. и 16.03.2010 г. соответственно. Более подробное описание динамики скорости воды будет дано в главе 5.

В р. Казанка для исследования был выбран участок у с. Чепчуги (расположенного в Высокогорском р-не РТ, в средней части реки, между пос. Арск и Бирюли). Здесь была заложена одна станция – непосредственно у с. Чепчуги. Данная станция представляла собой перекат с быстрым течением (см. *прил.* 3); дно сложено крупными камнями, валунами и галькой, на камнях имелись обрастания нитчатыми водорослями. Скорость течения воды здесь была несколько выше, чем в р. Мёша. Она отличалась меньшей вариабельностью (см. главу 5). В среднем она составила 1.11 м/с. Максимальные значения достигали 1.5 м/с (16.07.2010 г.), минимальные – 0.7 м/с (отмечались 14.08.2010 г.).

В р. Нокса для исследования был выбран участок у с. Кощаково (расположенного в Пестречинском р-не РТ, в верховье реки, примерно в 6 км от истока). Здесь была заложена одна станция – под мостом, между с. Старое Кощаково и Новое Кощаково. Данная станция представляла собой быстрину, образующуюся при стекании воды с бетонной основы моста. Она отличалась от обследованных участков других рек наиболее медленным течением (см. *прил.* 3). Максимальная скорость течения воды не превышала 0.5 м/с. Грунт на этом участке был представлен камнями, песком и галькой.

Для исследования продольного распределения качественного и количественного состава беспозвоночных в дрифте рек Мёша и Казанка было

заложено по 5 станций станции в обеих реках (нумерация от истока к устью; рис. 2.5, 2.6).

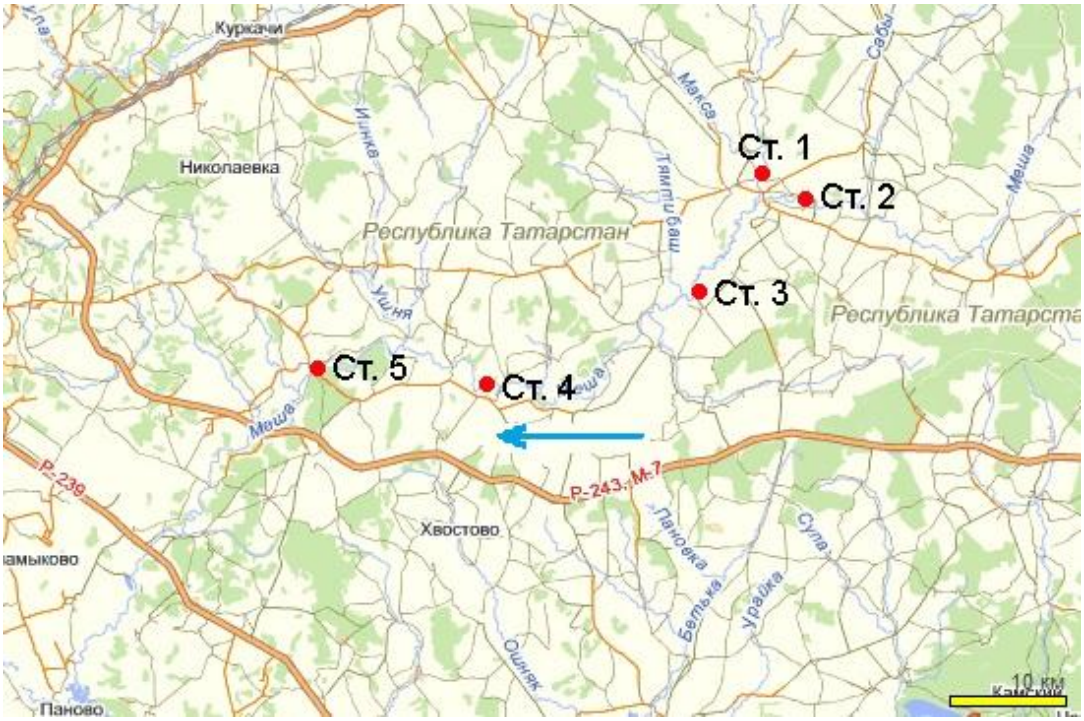

Рис. 2.5. Расположение станции отбора проб при исследовании продольного распределения дрифта р. Мёша

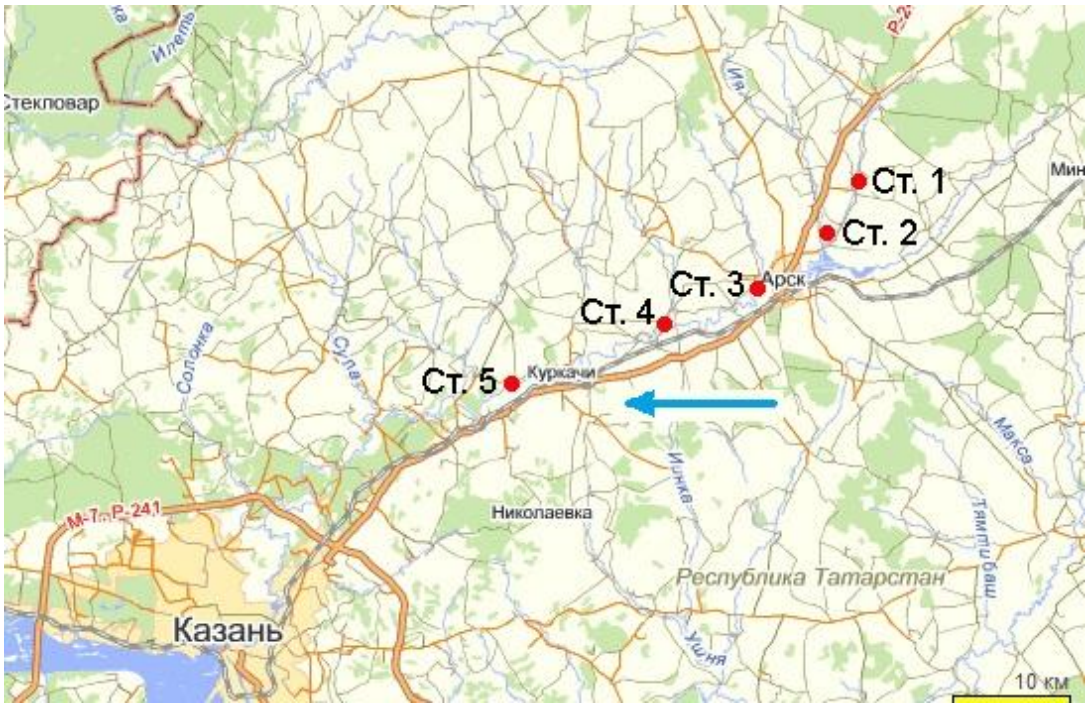

Рис. 2.6. Расположение станции отбора проб при исследовании продольного распределения дрифта р. Казанка

Первые две станции были расположены в верховье рек Малая Мёша и Бол. Мёша. В качестве станции 1 (ст. 1) был выбран участок в р. Мал. Мёша в р-не н.п. Комаровка (Тюлячинский р-н РТ), характеризовавшийся умеренным течением (см. *Приложение* 4); грунты были представлены песком, детритом и глиной. Станция 2 (ст. 2) представляла собой участок в р. Бол. Мёша (р-н н.п. Старые Зюри, Тюлячинский р-н), тоже характеризовавшийся умеренным течением; здесь грунты были представлены илом, детритом, мелкими камнями и песком. Станция 3 (ст. 3) находилась примерно в 10 км ниже слияния рек Бол. Мёша и Мал. Мёша, по течению ниже н.п. Сауш (Тюлячинский р-н); данная станция характеризовалась илисто-песчаным грунтом с примесью детрита, течение на данной станции тоже было умеренное. Станция 4 (ст. 4) (р-н н.п. Чита, Пестречинский р-н РТ, примерно в 25 км ниже ст. 3) – перекат, характеризовавшийся быстрым течением и каменисто-песчаным грунтом. Станция 5 (ст. 5) представляла собой перекат под мостом у пос. Пестрецы (примерно в 25 км ниже ст. 4), характеризовалась быстрым течением, грунт был представлен мелкими камнями, крупными камнями и валунами с обрастаниями водорослей.

В р. Казанка станция 1 (ст. 1) была расположена выше деревни Казанбаш (Арский р-н РТ), на этой станции были каменисто-песчаные грунты, умеренное течение (см. *Приложение* 4); выше по течению (примерно в 20 м) находилась бобровая плотина. Станция 2 (ст. 2) находилась в р-не дер. Купербаш (ниже ст. 1 примерно на 7 км, Арский р-н); течение было довольно сильное, грунт каменисто-песчаный. Станция 3 (ст. 3) была заложена под мостом, примерно в 1.5 км ниже Арска (примерно в 7 км ниже ст. 2). Здесь было умеренное течение, каменисто-песчаный грунт с примесью ила и детрита. Станция 4 (ст. 4) представляла собой участок реки выше н.п. Чемерцы (примерно в 15 км ниже ст. 3, Высокогорский р-н) с достаточно сильным течением и каменисто-песчаным грунтом. Станция 5 (ст. 5)

представляла собой перекат под мостом у с. Чепчуги (примерно в 20 км ниже ст. 4, Высокогорский р-н); течение на данном участке реки было очень сильное, грунт был представлен крупными камнями, валунами и галькой, на камнях имелись обрастания нитчатых водорослей.

2.3. Отбор проб дрифта

Для отбора проб использовали дрифтовую ловушку (прямоугольный металлический каркас 20*30 см (площадь входного отверстия 0.06 м^2); длина конического сетчатого мешка 90 см; длина матерчатого кармана 10 см; сеть – мельничный газ № 23). Ловушку устанавливали на участках с быстрым течением перпендикулярно течению реки на глубине 20–30 см. Для установки ловушки в дно забивали металлические штыри. Экспозиция составляла от 10 до 20 мин, в основном использовалась экспозиция 15 мин. При взятии проб измеряли температуру воздуха и воды, а также скорость течения. Пробы промывали, а затем фиксировали 70 %-м спиртом. Камеральную обработку проводили в соответствии с общепринятыми методами (Методика …, 1975).

2.4. Камеральная обработка проб и расчеты

Таксономический анализ проводили до видового или родового уровня (за исключением Nematoda (кроме *Gordius aquaticus*), Hydracarina и семейств Simuliidae и Ceratopogonidae из Diptera). При определении насекомых использовали чаще всего личинок и имаго, реже – куколок. Поскольку в пробах часто встречались личинки ранних стадий развития, не всегда удавалось идентифицировать их до видового уровня. При определении личинок семейства Chironomidae иногда ограничивались личиночной формой. Видовой состав устанавливали по определителям (Жадин, 1933, 1952; Попова, 1953; Чекановская, 1962; Определитель..., 1977, 1994, 1995, 1997, 1999, 2001; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Holland, 1972; Swensson,

Tjeder, 1975; Macan, 1979; Edington, Hildrew, 1970; Wiederholm, 1983, 1986; Svensson, 1986; Lillehammer, 1988; Gattooliat, Sartor, 2008 и др.).

При камеральной обработке также определялись абсолютная и относительная численность отдельных таксонов и их биомасса (сырая) с использованием торсионных весов; результаты пересчитывались на 1000 м^3 водного потока. Кроме того, определялась средняя масса (вычисляемая как среднее отношение массы к численности) дрифтующих организмов. Для расчёта численности дрифта в 1000 м^3 значения для двух проб с одной станции складывали, а результат умножали на найденный для каждой пробы коэффициент (с учётом скорости течения, времени экспозиции и уловистости ловушки):

$N = (N_1+N_2)/((t_1+t_2)*V_{теч}*S)*0.9$ (где N_1 и N_2 – значения численности в пробах, t_1 и t_2 – время экспозиции для первой и второй проб, $V_{теч}$ – скорость течения на данной станции, S – площадь входного отверстия ловушки, 0.9 – коэффициент уловистости для ловушки из мельничного газа №23 (согласно Барышеву (Барышев, 2006), коэффициент фильтрации дрифтовой ловушки с конической сетью варьирует от 0.85 до 0.96 и часто принимается равным единице)). Аналогичные формулы использовали для расчёта биомассы дрифта в 1000 м^3 воды.

Кроме того, вычислялась встречаемость таксонов:

$P = (m/n)\times 100$ % , где P – встречаемость, m – число проб, в которых встречен таксон), n – общее количество отобранных проб (Методика…, 1975).

Для выяснения степени сходства состава дрифта исследованных участков были использованы коэффициент Жаккара (%), позволяющий оценивать сходство видового состава двух участков, и индекс биотической дисперсии Коха (%), служащий для оценки общей степени сходства видовых списков двух и более участков и являющийся обобщением коэффициента Жаккара.

Коэффициент Жаккара был вычислен по формуле:

$K_j = \frac{c}{a+b-c}100$, где *a* – число видов на первом участке, *b* – число видов на втором участке, *c* – число общих видов для этих участков (Методика…, 1975; Бубнов и др., 2007).

Индекс Коха вычисляли по формуле:

$I_K = \frac{(n-1)S}{\tau - S}100$, где *n* – число сравниваемых участков, *S* – число общих видов для этих участков, *τ* – сумма значений числа видов для этих участков (Koch, 1957; Бубнов и др., 2007).

Кроме того, вычисляли индекс разнообразия Шеннона – Уивера (*H*, бит/экз.) и индекс выравненности (*e*).

Индекс разнообразия Шеннона: $H = -\sum(\frac{Ni}{N}\log_2\frac{Ni}{N})$, где N_i- численность *i*-го вида, *N* – численность всех видов (таксонов) данного сообщества (Методика…, 1975).

Индекс выравненности (*e*) или эквитабельности видов (таксонов) показывает степень выравненности количества видов по отношению к численности особей и рассчитывается по формуле: $e = H / log_2S$ (*H* – индекс Шеннона, *S* – численность особей в сообществе). В зависимости от видового разнообразия и выравненности численности он принимает значение от нуля до единицы. Минимальные величины наблюдаются, когда сообщество представлено ограниченным числом видов, а максимальные – когда плотность видов распределена равномерно (Шитиков и др., 2003).

При построении графиков и статистической обработке данных использовались программы *Microsoft Excel* и *Statistica*. Для оценки достоверности различий средних значений использовался дисперсионный анализ (способ *one-way ANOVA* (*Tukey's HSD test*) в программе *Statistica*). Перед обработкой цифовые данные (кроме индекса Шеннона-Уивера) преобразовывали в нормальное распределение с использованием функции $Log_{10}(x+1)$. В корреляционном анализе применяли метод ранговой корреляции Спирмена (*Correlations – Spearman* в программе *Statistica*).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО–ФАУНИСТИЧЕСКИЙ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ РЕК

3.1. Состав, краткое описание и эколого-фаунистическая характеристика беспозвоночных

В целом основу состава дрифта формируют насекомые. Преобладание насекомых в дрифте рек, видимо, характерно для многих регионов Земли. Так, в р. Колорадо (США) более 95% всех беспозвоночных принадлежали 14 таксонам подёнок, веснянок, ручейников и двукрылых (Poff, Ward, 1991). В дрифте р. Барабашевка (Южное Приморье), наряду с ракообразными и олигохетами, беспозвоночные были представлены 8 отрядами: подёнками, веснянками, ручейниками, двукрылыми, жуками, водными клещами (Тиунова и др., 2008). Личинки подёнок *B. rhodani*, двукрылых (семейств Simuliidae и Chironomidae) являются наиболее многочисленными беспозвоночными в дрифте (Malmquist, 1988). В двух реках Норвегии (ледниковой и внеледниковой) в дрифте доминировали личинки хирономид *Diamesa*, которым уступали представители Simuliidae, Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera (Saltveit et al., 2001).

Всего в ходе настоящего исследования в дрифте было выявлено 198 таксонов разного уровня (из них 93 вида), относящихся к группам Cnidaria, Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Hydracarina и Insecta (отряды Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Trichoptera и Diptera). Последний отряд включал 13 семейств (*Приложение 1*).

Наибольшее количество таксонов приходилось на долю насекомых – 164 таксона разного уровня (83.3 % общего количества выявленных таксонов). Среди насекомых наиболее качественно богатыми были личинки двукрылых, ручейников, подёнок и жуки (91, 19, 18 и 18 таксонов

соответственно). Наиболее многочисленным семейством в отряде Diptera оказалось семейство Chironomidae – на его долю приходилось 80 % таксонов двукрылых (73 таксона).

Следует отметить, что наибольшее количество таксонов обнаружено в р. Мёша (168); в р. Казанка и р. Нокса количество выявленных таксонов значительно меньше (58 и 55 соответственно; табл. 3.1).

Таблица 3.1

Количество выявленных таксонов (видов) в различных систематических группах дрифта

Группа	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	5 (3)	4 (3)	3 (2)
Hirudinea	3 (3)	2 (2)	0
Mollusca	10 (7)	3 (1)	3 (3)
в т.ч. Gastropoda	7 (6)	1 (1)	3 (3)
Bivalvia	3 (1)	2 (0)	0
Crustacea	0	1 (1)	3 (3)
Insecta	145 (59)	47 (20)	43 (13)
в т. ч. Ephemeroptera	18 (13)	4 (4)	3 (2)
Odonata	7 (5)	2 (2)	0
Heteroptera	4 (1)	2 (1)	5 (3)
Coleoptera	14 (4)	3 (1)	7 (2)
Trichoptera	14 (11)	10 (7)	1 (0)
Diptera	86 (24)	25 (5)	26 (6)
в т. ч. Chironomidae	73 (20)	23 (5)	19 (4)
Прочие Insecta	3 (1)	2 (0)	2 (0)
Прочие	5 (1)	1 (0)	3 (2)
Всего	**168** (74)	**58** (27)	**55** (23)

Это обусловлено, по-видимому, тем обстоятельством, что при исследовании р. Мёша, в отличие от Казанки и Ноксы, были охвачены все сезоны, и, кроме того, проводились круглосуточные серии отбора проб.

Несмотря на то, что количество таксонов, отмеченных для трёх рек, различается так существенно, тем не менее, в пробах из исследованных рек наибольшее количество выявленных таксонов в рр. Мёша, Казанка и Нокса принадлежало к классу Insecta (145, 47 и 43 таксона соответственно, или 86.3, 81.0 и 78.2 % общего количества таксонов для каждой из рек).

Для всех трёх рек также характерно наибольшее разнообразие отряда Diptera (59.3, 53.2 и 60.5 % количества таксонов насекомых и 51.9, 43.1 и 47.3 % общего количества таксонов для рек Мёша, Казанка и Нокса соответственно). Наиболее многочисленным семейством в пределах отряда двукрылых было семейство Chironomidae: на его долю приходилось 85.3, 88.9 и 75.0 % таксонов отряда двукрылых в реках Мёша, Казанка и Нокса соответственно.

Другие многочисленные по количеству таксонов отряды разнились для этих трёх рек. Так, в р. Нокса на долю отрядов Coleoptera и Heteroptera приходилось 12.7 и 9.0 % общего количества таксонов, выявленных для этой реки. В р. Казанка следует отметить относительное разнообразие представителей отряда Trichoptera, на долю которого приходилось 17.2 % таксонов. В р. Мёша вторым по количеству таксонов отрядом был отряд Ephemeroptera (10.7 % таксонов).

Сравнение среднего количества таксонов в одной пробе дрифта показывает, что пробы были качественно богаче в р. Казанка, а в р. Мёша отмечены минимальные значения данного показателя (табл. 3.2). Достоверные различия были отмечены при сравнении дрифта рек Мёша и Казанка ($p < 0.05$).

Таблица 3.2

Среднее количество таксонов в пробах ($N_{таксонов}$) в дрифте исследованных рек

Река	$N_{таксонов}$
Мёша	6.2±0.3 (6.5±0.3)*
Казанка	8.5±0.8
Нокса	7.2±0.8

* – средние значения без учёта позднеосеннего, зимнего и ранневесеннего периодов

3.2. Состав беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша

Всего на двух станциях, заложенных в средней части р. Мёша (без учёта круглосуточных отборов) (см. рис. 2.2), было выявлено 120 таксонов разного уровня (из них 53 вида), относящихся к группам Cnidaria, Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Hydracarina и Insecta (отряды Lepidoptera, Ephemeroptera, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera, Odonata и Diptera). В целом распределение количества таксонов по группам для обеих станций, рассмотренных как вместе, так и по отдельности, соответствует таковому для общего видового списка с незначительными отклонениями (табл. 3.3). Наибольшее количество выявленных здесь таксонов (82.5 %) относится к насекомым (81.8 % на ст. 1 и 83.3 % на ст. 2).

Таблица 3.3

Количество выявленных таксонов (видов) в различных систематических группах в дрифте р. Мёша у н.п. Чита (без учёта круглосуточных отборов)

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Всего
Oligochaeta	5 (3)	3 (2)	5 (3)
Hirudinea	2 (2)	3 (3)	3 (3)
Mollusca	7 (5)	5 (3)	9 (6)
в т.ч. Bivalvia	2 (1)	3 (1)	3 (1)
Gastropoda	5 (4)	2 (2)	6 (5)

Insecta	72 (33)	70 (32)	99 (43)
в т.ч. Ephemeroptera	9 (6)	8 (7)	12 (9)
Odonata	4 (3)	5 (3)	7 (5)
Heteroptera	2 (1)	4 (1)	4 (1)
Coleoptera	3 (0)	4 (1)	5 (1)
Trichoptera	8 (6)	8 (7)	10 (8)
Diptera	46 (17)	40 (12)	60 (18)
в т.ч. Chironomidae	38 (15)	36 (11)	49 (15)
Прочие Insecta	0	1 (1)	1 (1)
Прочие	2 (0)	3 (1)	4 (1)
Всего	**88** (43)	**84** (41)	**120** (56)

Наиболее широко представленные в таксономическом списке отряды здесь те же, что и в общем таксономическом списке – двукрылые, ручейники и подёнки. При этом личинки стрекоз, в отличие от общего таксономического списка, представлены шире, чем жуки. Наибольшее количество таксонов, относящихся к отряду двукрылых, на обеих станциях принадлежало к семейству Chironomidae (82.6 % таксонов двукрылых на ст. 1 и 90.0 % на ст. 2).

В целом для дрифта на этих двух станциях характерна средняя степень сходства таксономического состава; коэффициент Жаккара для них равен 43.3 %.

Ниже даётся краткий обзор массовых, редких и охраняемых видов и таксонов, обнаруженных в дрифте.

Книдарии (Cnidaria). Представители этого класса (*Hydra* sp., *H. vulgaris* и *H. viridissima*) были встречены в дрифте рек Мёша и Нокса. Из примерно 40 видов рода *Hydra*, выявленных к настоящему времени (Jankowski et al., 2008), в России обнаружено 9 (Определитель ..., 1994). Чаще других встречаются *H. vulgaris*, *H. oligactis*, *H. viridissima*. Гидры

встречаются в больших озёрах или прудах с чистой водой, богатых элодеей и другими водными растениями, а также на подводных растениях в прибрежной зоны ручьёв и небольших речек (Определитель ..., 1994).

Нематоды (Nematoda). Круглые черви были встречены в дрифте только в р. Мёша и р. Нокса, и были представлены не определенными до вида таксонами (Nematoda spp.) и волосатиком *Gordius aquaticus,* входящим в класс Волосатики (Gordiacea). Группа включает около 300 пресноводных видов (Определитель ..., 1994; Perçin-Paçal, Sancar-Baş, 2008). Взрослые пресноводные волосатики, их яйца и личинки довольно часто встречаются среди растительных остатков на дне прудов и озёр (Определитель ..., 1994).

Олигохеты. Малощетинковые черви встречались в дрифте всех трёх рек. В ходе исследования были обнаружены *Stylaria lacustris, Nais pseudobtusa, Lumbriculus variegatus, Chaetogaster* spp., *Isochaetides* spp., *Limnodrilus* spp. и *Tubifex* spp.

Фитофильная олигохета *S. lacustris* – широко распространена в Европе, Европейской и Азиатской частях России, Азии и Сев. Америке (Определитель ..., 1994; Arslan, Şachin, 2006). Обычна в пресной и солоноватой воде. Обитает в прибрежной зоне водоёмов разного типа: реках, озёрах, прудах, среди прибрежной растительности и на поверхности грунтов, изредка в планктоне. Является индикатором качества вод (β-мезосапроб). Очень подвижные черви. Хорошо плавают при помощи сокращений мускулатуры стенки тела в сагиттальной плоскости (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977). Как и *L. variegatus* и представители рода *Limnodrilus,* олигохета *S. lacustris* многочисленна в водоёмах Нидерландов (Nijboer et al., 2004).

N. pseudobtusa – распространён в Европейской и Азиатской частях СССР, Европе, Африке, Северной Америке. Обитает в реках и озёрах среди прибрежной растительности. Плавает при помощи спиральных движений (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977).

Олигохета *L. variegatus* обитает в водоёмах Палеарктики, Японии, Африки и Сев. Америки (Чекановская, 1962; Определитель ..., 1977). Предпочитает прибрежные мелководья озёр и рек (Williams, 2005).

Пиявки. Представители класса Hirudinea были обнаружены в дрифте рек Мёша и Казанка (*Erpobdella octoculata, Glossiphonia complanata, Helobdella stagnalis* и *Pisicola (Caspiobdella) fadejewi).* Палеарктический эндемик – малая ложноконская пиявка (*E. octoculata*) – самая распространённая и многочисленная пиявка в водоёмах нашей страны (Лукин, 1976; Определитель ..., 1994). Обитает в постоянных водоёмах разных типов, держится среди растений, в иле, на камнях и на других подводных предметах. Евразия.

Относящаяся к космополитам улитковая пиявка *(G. complanata)* также широко распространена как в проточных, так и в стоячих водоёмах Европы (Лукин, 1976) и Сев. Америки (Moser, 1991). Как и многие пиявки, она являеся хищником, потребляющим водных беспозвоночных, особенно часто брюхоногих моллюсков и личинок насекомых (Briinmark, Malmqvist, 1986; Darestani, Malek, 2011).

Двуглазая пиявка (*H. stagnalis*) – одна из самых распространённых пиявок на земном шаре, в Палеарктике распространена повсеместно. Обитает в прудах и озёрах на каменистом грунте или среди густой растительности на песчаном грунте и в детрите. Чаще всего встречается в небольших стоячих, сильно заросших водоёмах. Довольно часто она попадается и на участках рек, характеризующихся медленным течением и значительным развитием растительности. В то же время указывалась и для больших рек и озёр, в которых растительность была развита слабо. Изредка (в результате случайного заноса) встречается и во временных водоёмах (Лукин, 1976). Высасывает соки тела и разжиженные ткани, главным образом, личинок насекомых, олигохет, моллюсков, а также других мелких беспозвоночных. Евразия (Лукин, 1976; Определитель ..., 1977). Известны случаи паразитирования пиявки на лягушках (Tiberti, Gentilli, 2010).

Пиявка *P. fadejewi* паразитирует на разных рыбах, особенно карповых, включая леща (Dzika et al., 2007). Обитает в реках и водохранилищах. Обнаружена в реках, впадающих в Чёрное и Азовское моря, а также в водохранилищах Азово-Черноморского бассейна (Определитель ..., 1977; Лукин, 1976). Вид активно расширяет свой ареал, и его считают чужеродным, вселяющимся в водоёмы (Bij de Vaate et al., 2002). Он обнаружен в верховьях Рейна в Германии (Bernauer, Jansen, 2006).

Двустворчатые моллюски (Bivalvia) были представлены в дрифте рек двумя родами: *Sphaerium* и *Pisidium*. Моллюски индивидуально очень изменчивы и определение их часто затруднено. Лишь *P. henslowana* удалось определить до видового уровня. По данным Korniushin (1994) род *Sphaerium* в Европе включает 6 видов шаровок. Шаровки повсеместно и часто встречаются в крупных реках на песчаном дне или в прудах и озёрах среди зарослей. Здесь они иногда зарываются в илистый или песчаный грунт (Хейсин, 1962). Они распространены в Голарктике, включая Европу. Для Северной Европы отмечено 28 видов шаровок и горошинок (Kuiper et al., 1989). Горошинки обитают в мелких стоячих водоёмах: в прудах и озёрах на илистом грунте. Отдельные виды живут в реках: на илистом или песчаном дне около берега. Следует отметить, что двустворчатые моллюски, вероятно, попадали в дрифтовые ловушки, скатываясь по дну течением воды (пассивный дрифт). С учетом того, что в условиях равнинных рек течения воды характеризуются относительно невысокой скоростью, вряд ли возможно считать двустворчатых моллюсков облигатными компонентами дрифта.

Брюхоногие моллюски (Gastropoda). Всего в пробах дрифта было обнаружено 6 видов*: Bithynia tentaculata, Lymnaea auricularia, L. lagotis, L. ovata, Valvata depressa и Choanomphalus rossmaessleri*. В отличие от двустворчатых, моллюски данной группы способны подниматься в толщу и даже в поверхностные слои воды.

Ракообразные (Crustacea). Данная группа была представлена в дрифте рек видами *Asellus aquaticus* и *Lynceus brachiurus*. Кроме того, были обнаружены два представителя рода *Argulus*: *A. coregoni* и *A. foliaceus*.

Паразит лососёвых и сиговых рыб *A. coregoni* указан для водоёмов северного полушария (Hakalahti, Valtonen, 2003; Паразиты …, 2008; Новак, 2010; Дегтярик, 2012; Михеев, Пастернак, 2012).

Он менее опасен для рыб по сравнению с *A. foliaceus*, однако может наносить существенный экономический ущерб хозяйствам, занимающимся выращиванием радужной форели и других видов лососевидных рыб (Михеев, Пастернак, 2012; Hakalahti, Valtonen, 2003). Кроме того, поражённые рыбы больше подвержены бактериальным заболеваниям.

Возможные пути появления *A. coregoni* в р. Казанка ещё остаются невыясненными. Требуются целенаправленные осмотры рыб в реке весной и в начале лета, когда сиговая вошь паразитирует на них. Возможно, для *A. coregoni* более важны благоприятные экологические условия, вероятно, в первую очередь высокая концентрация кислорода в воде, нежели наличие лишь лососевидных рыб в качестве хозяев. Можно считать, что паразит в реке способен пройти жизненный цикл, паразитируя на рыбах других семейств, вероятнее всего, на карповых и окуневых рыбах.

Карповая вошь *A. foliaceus* распространена по всей Европе и паразитирует на карповых рыбах (Быховская–Павловская и др., 1962; Определитель ..., 1977).

Полагают (Veronik et al., 2005), что водяной ослик (*A. aquaticus*), относящийся к отряду Isopoda (подотряду Asellota), имеет северно-азиаткое происхождение и широко распространён в Палеарктике (Европейская часть России, Иран, Европа). Однако он ещё не обнаружен в самой западной части Европы. В Америке он также не обнаружен (Бирштейн, 1951). Он встречается во всех стоячих водоёмах, в том числе и сильно загрязнённых, среди зарослей или на дне в детрите и иле (Хейсин, 1962).

Листоногие рачки *L. brachiurus* обитают в пересыхающих лужах и могут быть встречены весной и в начале лета (Определитель ..., 1977).

Подёнки (Ephemeroptera). В дрифте исследованных рек обнаружено 18 таксонов (13 видов) данного отряда. В р. Мёша обнаружены все 18 таксонов, в р. Казанка – 4, в р. Нокса – 3. Личинки подёнок (называемые нимфами из-за схожести со взрослыми особями) *B. rhodani* и *Caenis macrura* встречались в дрифте всех трёх рек. Личинки первого вида обычны в текучих водах, их относят к активным пловцам, питающимся преимущественно соскабливанием пищевых частиц с поверхности субстраторов и путем собирания (Engblom, 1996). Подёнка *B. rhodani* – один из самых распространенных в западной части Палеарктики вид подёнок (Műller-Liebenau, 1969; Определитель ..., 1977; Macan, 1979; Marković, Živić, 2002; Godunko, Prokopov, 2003; Gattooliat, Sartor, 2008). Личинки обитают в больших реках зимой и весной, в холодноводных ручьях круглый год, на каменистом грунте и среди водных растений. Особенности её развития и миграции в составе дрифта существенно лучше изучены по сравнению с другими беспозвоночными (Malmquist, 1988).

Личинки *C. macrura* обитают в реках под камнями, на илистом грунте. Европа. Личинки данного вида обитают в проточных водоёмах, чаще в прибрежной зоне. Относятся к ползающим животным и питаются путем собирательства (Монаков, 1998). Вид широко распространён в прудах и озёрах Палеарктики (Определитель ..., 1977). Он указан для водоёмов Израиля (Malzacher, 1992). Личинки держатся среди детрита или на илистом грунте, особенно в тех водоёмах, где много растительности.

Особо следует отметить обнаружение личинки подёнки *Polymitarcys virgo*, внесённой в Красную книгу РТ (IV категория) (Красная …, 2006; Яковлев, 2010). Он также содержится в Красной книге ФРГ со статусом «уязвимый вид» (Malzacher et al., 1998). Вид относится к семейству Polymitarcyidae, отряду подёнки (Ephemeroptera), классу Насекомые (Insecta), типу Членистоногие (Arthropoda). Питаются нимфы преимущественно

детритом, фильтрационным способом (Elliot et al., 1988; Монаков, 1998). Отнесена к группе голарктических видов. Точные границы её ареала неизвестны, численность низкая, образ жизни и экология изучены слабо. Отмечена для многих районов Европы, Сибири и Дальнего Востока (Жизнь …, 1940, 1969). До создания водохранилищ была обычна в бассейне р. Волга и р. Кама, описано наблюдение массового вылета имаго в низовье р. Свияга летом 1916 г (Работы …, 1925). В пределах РТ этот вид обнаружен в 2000 г. в средней части р. Свияга около 10 км выше г. Буинска (Экологические…, 2003; Яковлев и др., 2004; Красная …, 2006; Яковлев, 2010).

Впервые в РТ (р. Мёша) были обнаружены личинки и экзувии личинки подёнки *Brachycerus harrisella*. Вид относится к семейству Caenidae. Ареал вида − Европа, кроме юга (Определитель ..., 1977; Aquatic..., 1996). Указан для Республики Белоруссия (Мороз и др., 2001), Болгарии (Russev, 1960). Личинки обитают в реках и речках на заиленном грунте (псаммореофильный вид). Будучи фитофагом, личинка подёнки минирует разлагающуюся древесину. В целом этот вид крайне редок; литературные данные крайне скудны; поиск информации по его распространению в РТ результатов не дал.

Стреозы (Odonata). Отряд в пробах дрифта представлен 7 таксонами (5 видов), все 7 из которых встречались в пробах из р. Мёша. В пробах из р. Казанка отмечено 2 таксона; для р. Нокса стрекозы не отмечены. Все личинки стрекоз встречались в пробах единично.

Особого упоминания заслуживает обнаружение в р. Мёша и р. Казанка личинок стрекозы *Calopteryx virgo* (красотка-девушка). Вид внесён в Красную книгу РТ (Красная…, 2006). Имеет статус «III категория». Личинки, будучи реофильными, в стоячих водоёмах встречаются крайне редко, держатся на мелких местах, богатых водной растительностью. Вид широко распространен в Евразии, включая Европейский Север (Попова, 1953; Определитель ..., 1977; Aquatic ..., 1997; Manci, 2012). В пределах РТ вид обнаружен в пригородной зоне г. Казани вблизи Бол. и Мал. Голубых озёр, в

р. Казанка (Высокогорский р-н) и в Мамадышском р-не (Красная…, 2006; Яковлев, 2010).

Полужесткокрылые (Heteroptera). Всего в дрифте было обнаружено 8 таксонов (6 видов) полужесткокрылых. Фауна водных клопов наиболее богата в дрифте р. Нокса (5 таксонов); в р. Мёша обнаружено 4 таксона клопов, а в р. Казанка – 2 таксона.

Micronecta spp. – мелкие водные клопы семейства гребляков (Corixidae). Род включает шесть трудно различимых видов (Определитель ..., 1977); распространены в восточном полушарии, включая север Европы (Aquatic ..., 1996). Живут в озёрах, прудах и реках (Чертопруд, Чертопруд, 2003). Придерживаются мелких прибрежных участков у самого дна или прячутся среди водной растительности, избегая тем самым хищных рыб. Требовательны к чистоте воды, содержанию в ней кислорода и достаточной глубине водоёма (Канюкова, 2006).

Водяной клоп *Aphelocheirus aestivalis* (встречается почти по всей Европе, в т.ч. в Фенноскандии (Кержнер, Ячевский, 1964; Aquatic ..., 1996). Он не обнаружен на юге (Živić et al., 2007). Наряду с указанным видом всего известно примерно 10 видов этого рода. В Европейской части России лишь 1 вид. Эти клопы обычны во всех реках с быстрым течением и обычно каменистым (песчаным) дном. Они ведут придонный образ жизни, почти не всплывают; сидят неподвижно на поверхности камней и на песчаном грунте или двигаются по дну. Характер дна может быть разным – от каменистого, песчано-глинистого, до илистого, покрытого водной растительностью, ракушками, или загрязнённого в большей или меньшей степени (Канюкова, 2006). В редких случаях клопы плавают, не поднимаясь на поверхность (Хейсин, 1962; Определитель ..., 1977).

Следует особо упомянуть обнаружение в пробе дрифта р. Нокса клопа водяной скорпион – *Nepa cinerea*, внесённого в Красную книгу РТ (V категория) (Красная …, 2006). Вид распространён в основном в Голарктике (Северная Америка, Европа, Азия, Сибирь; Закавказье; чаще в более южных

регионах (Попова, 1953; Bíró, 2003). На территории бывшего СССР выявлено 2 вида. Наряду с указанным видом встречается ещё *Nepa rubra* (Linnaeus, 1758). Обнаружен в водоёмах бассейна р. Волги (Канюкова, 1998; Каменев и др., 2005 и др.). Водяной скорпион обитает в стоячих водоёмах и водоёмах с медленным течением, преимущественно в зарослях водных растений на мелководье (Определитель ..., 1977). В Европе обычен, встречается почти повсюду, включая Скандинавские страны (Aquatic ..., 1996). На равнинных территориях России известен преимущественно из глубоких постоянных водоёмов со стоячей или слабо текущей водой, часто в поймах больших рек (Канюкова, 2006). В РТ отмечен в рр. Казанка (Высокогорский р-н), Мёша, Свияга, в озёрах и реках Камско-Устьинского, Тетюшского, Апастовского, Рыбно-Слободского, Лаишевского, Алькеевского, Чистопольского, Кукморского и Сабинского р-нов, а также в пригородах и в черте г. Казани (Яковлев, 2010). Водяной скорпион встречается на территории РТ достаточно часто, в т.ч. в озёрах Белое и Круглое Раифского участка Волжско-Камского заповедника, в устьевой части реки Казанка, в черте г. Казани (Мингазова и др., 2005).

Жесткокрылые (Coleoptera). Представители отряда также встречались в пробах из всех трёх исследованных рек. Всего отмечено 20 таксонов жуков (14 в р. Мёша, 7 в р. Нокса и 3 в р. Казанка).

Крайне редкий вид *M. quadrituberculatus* – представитель семейства Elmidae. Встречается в водоёмах Европы, включая Балканские страны (Holland, 1972; Kálmán et al., 2009; Jaskula et al., 2011). Не отмечен для Крайнего Севера (Aquatic ..., 1996). Род в Европе представлен лишь указанным видом. Чаще встречается в реках среднегорий и на равнинах, у погружённых вдоль берегов деревьев. Этот род зарегистрирован также в Китае, Северной Индии, во Вьетнаме и Северной Америке (Определитель …, 2001).

Чешуекрылые (Lepidoptera). Личинки бабочек были встречены только в дрифте р. Мёша (однократно) и были представлены одним видом –

огнёвкой-кувшиницей *Elophila interruptalis.* Вид распространён по всей Европе, кроме Севера (Palmer, 1973). Личинки минируют обычно внутренние поверхности листьев макрофитов родов *Potamogeton, Hydrocharis, Sparganium* и других водных растений (Гаевская, 1966; Dorn, 2001).

Сетчатокрылые (Neuroptera) также были представлены одним таксоном – *Sysira* sp., обнаруженным в дрифте рек Мёша и Нокса (однократно в каждой из рек).

Ручейники (Trichoptera). Всего в дрифте трёх рек обнаружено 19 таксонов, относящихся к этому отряду (из них 14 видов). В р. Мёша и р. Казанка было обнаружено 14 и 10 таксонов ручейников, среди которых наиболее обычным был ручейник *Hydropsyche angustipennis*. В р. Нокса был обнаружен однократно лишь один представитель ручейников – *Limnephilus* sp. Личинки *Limnephilus* sp. наиболее часто встречаются в стоячих водоёмах Европы, Азии, Северной Америки (Лепнева, 1966). Обитают в различных типах водоёмов, встречаются очень часто (Определитель …, 2001; Чертопруд, Чертопруд, 2003).

H. angustipennis – транспалеарктический вид, представленный в фауне водоёмов Европы и Азии. Европа (Определитель ..., 1977). Личинки встречаются в малых равнинных реках на заиленных песках среди грубого детрита, на твёрдом грунте или на погружённой в воду древесине (Мамаев, 1972). Они преимущественно хищники, питаются водными беспозвоночными, попадающими в ловчую сеть. Европейская часть России, Кавказ, юг Дальнего Востока; преимущественно небольшие реки, ручьи, каналы (Определитель …, 2001).

Двукрылые (Diptera). Поскольку личинки хирономид – одна из доминирующих в бентосных сообществах групп, особенно в верховьях или на среднем течении рек (Травина, 2006), они являются обычными компонентами дрифта в водотоках. Как уже упоминалось, личинки и куколки отряда двукрылых наиболее обычны в дрифте всех трёх рек. В пробах обнаружен 91 таксон (27 видов) представителей данного отряда из 13

семейств (р. Мёша – 11 семейств, р. Нокса – 8, р. Казанка – 3 семейства). Наибольшее количество выявленных таксонов двукрылых относится к семейству Chironomidae (73 таксона). Больше всего таксонов двукрылых обнаружено в р. Мёша (86 таксонов), 85% которых (73 таксона) относились к хирономидам. В р. Нокса и р. Казанка было обнаружено примерно одинаковое количество таксонов двукрылых (26 и 25 таксонов соответственно), наибольшее количество которых также относились к семейству Chironomidae (19 и 23 таксонов).

Видимо, личинки двукрылых – одни из обычных компонентов дрифта. Их большое разнообразие указывают многие авторы для рек различных регионов России. Так, на примере Камчатской реки показано (Травина, 2006), что хирономиды выделяются по разнообразию среди других насекомых, в дрифте было обнаружено 40 видов из 5 подсемейств – Orthocladiinae (24 вида), Diamesinae (4), Chironominae (9), Tanypodinae (1) и Prodiamesinae (2).

Род *Cricotopus* – один из наиболее богатых видами род в семействе Orthocladiinae. Его представители широко распространены во всех зоогеографических областях, включая Палеарктику (Панкратова, 1970; Catalogue ..., 1990). Их личинки населяют все типы пресных вод. Личинки подрода *Isocladius* в основном живут в стоячих водоёмах, в то время как представители подрода *Cricotopus* обитают преимущественно в водотоках (Определитель …, 1999).

Личинки *Cricotopus* гр. *algarum* обитают в текучих водах и прибойной зоне озёр среди водной растительности в Европе, Сибири (Панкратова, 1970; Определитель ..., 1977).

Широко распространённые личинки *Cricotopus* гр. *silvestris* встречаются в стоячих водоёмах на водных растениях (Определитель ..., 1977). Относятся к подроду *Isocladius* (Определитель …, 1999).

Личинки *Rheotanytarsus* гр. *exiguus* живут исключительно в быстротекущих водах; домики с килевыми нитями прикрепляются к

субстрату. Они характеризуются циркумполярным распространением (Черновский, 1949; Панкратова, 1970; Определитель ..., 1977;).

Личинки семейства Simuliidae обычны в проточных водоёмах; они ведут сидячий образ жизни (прикрепляются к водной растительности, камням, погружённым в воду кустам и другим предметам, хотя бы временно закреплённым в потоке). Самки многих видов – кровососы человека и животных (Определитель ..., 1977; Определитель …, 1999). Обитают в быстрых реках и бурных потоках (Мамаев, 1972). Типичными местами обитания личинок большинства массовых видов мошек служат водоёмы среднего размера – от крупных ручьёв до небольших речек (размеры и гидрологические особенности водоёма существенно влияют на их видовой состав. Развитие предимагинальных фаз мошек связано с регулярными (и, видимо, обязательными) массовыми миграциями личинок, плывущих вниз по течению (предимагинальный дрифт); в это время они часто служат одним из основных компонентов пищи лососёвых рыб (Определитель …, 1999).

Таким образом, подавляющее большинство выявленных видов беспозвоночных в дрифте рек относится к обычным компонентам зообентоса водоёмов Палеарктики. В зоогеографическом плане фаунистический состав беспозвоночных можно охарактеризовать как палеарктический с наличием голарктических элементов.

Однако сравнение состава дрифта рек Мёша, Казанка и Нокса с составом дрифта рек, расположенных в северной и Дальневосточной части России, показывает, что они сильно различаются (Богатов, 1994; Тиунова и др., 2008). Донная фауна в рассматриваемых в настоящей работе реках, являющихся равнинными и расположенными в умеренной зоне Европейской части России, отличается присутствием потамофильных видов, тогда как горные реки населены преимущественно реофильными видами, и, соответственно, в этих реках в зообентосе присутствуют в большом количестве нимфы подёнок и веснянок, личинки ручейников. Они и

составляют основу дрифта. В наших реках преобладают личинки двукрылых насекомых, что вполне объяснимо доминированием их в зообентосе.

3.3. Продольное распределение качественного состава беспозвоночных в дрифте рек Мёша и Казанка

Особенности пространственного распределения состава дрифта изучали на примере рек Мёша и Казанка. Исследование продольного распределения беспозвоночных в дрифте рек было проведено 27–28 августа 2011 г. Расположение станций отбора проб показано в главе 2 (см. рис. 2.5–2.6).

Всего при изучении продольного распределения таксономического состава дрифта было выявлено 24 таксона (12 в р. Мёша и 18 в р. Казанка), из них 10 были определены до видового уровня. Данные таксоны относились к группам Oligochaeta, Mollusca (Gastropoda), Hydracarina и Insecta (отряды Ephemeroptera, Heteroptera, Coleoptera, Trichoptera и Diptera). Как и в общем количестве таксонов, Наибольшая часть данных таксонов приходилась на насекомых и в видовом списке для обеих рек (83.3 %), и для каждой из рек по отдельности (по 83.3 %). При этом наиболее качественно богатым отрядом насекомых был отряд двукрылых (представленный исключительно семействами Simuliidae и Chironomidae), на долю которого приходилось 54.2 % от общего количества таксонов (66.7 % для р. Мёша и 50.0 % для р. Казанка).

Максимальная встречаемость была отмечена для насекомых (90 % в р. Мёша и 100 % в р. Казанка) и Hydracarina (40 и 80 % соответственно). Наиболее часто встречаемым в пробах со станций вдоль рек Мёша и Казанка отрядом насекомых оказался отряд Diptera (90 и 80 % соответственно). Среди двукрылых следует отметить семейство Chironomidae, встречаемость представителей которого составила в р. Мёша и Казанка 90 и 80 % соответственно; семейство Simuliidae отличалось высокой встречаемостью лишь в р. Казанка (50 %). Кроме того, следует отметить отряды

Ephemeroptera и Trichoptera, встречаемость которых в р. Казанка также была достаточно высока (по 50 %).

Наиболее часто встречаемыми оказались личинки C. гр. algarum (50% в р. Мёша и 40% в р. Казанка), а в р. Казанка также куколки *Psectrocladius* sp. и личинки подёнки *B. rhodani* и ручейника *H. angustipennis* (по 40 %).

Река Мёша.

На ст. 1 (в р-не н.п. Комаровка) было обнаружено 4 таксона (табл. 3.4); все они относились к группе Insecta. Здесь были встречены личинки подёнки *B. rhodani*, имаго жука *M. quadrituberculatus*, личинки симулиид и куколки хирономиды *Psectrocladius* sp.

Таблица 3.4

Количество таксонов (видов) на станциях вдоль реки Мёша

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Всего
Mollusca (Gastropoda)	0	0	1 (1)	0	0	1 (1)
Insecta	4 (2)	1 (0)	3 (1)	4 (0)	2 (1)	10 (3)
в т.ч. Ephemeroptera	1 (1)	0	1 (1)	0	0	1 (1)
Coleoptera	1 (1)	0	0	0	0	1 (1)
Diptera	2 (0)	1 (0)	2 (0)	4 (0)	2 (1)	8 (1)
в т.ч. Chironomidae	1 (0)	1 (0)	2 (0)	3 (0)	2 (1)	7 (1)
Hydracarina	0	0	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Всего	4 (2)	1 (0)	5 (2)	5 (0)	3 (1)	**12** (4)

На ст. 2 (в р-не н.п. Старые Зюри) был отмечен лишь один таксон – в пробе с этой станции была обнаружена личинка хирономиды *Cricotopus* гр. *algarum*.

На ст. 3 (ниже н.п. Сауш) в дрифте было зарегистрировано 5 таксонов. Помимо насекомых (личинок подёнки *B. rhodani* и хирономид *C.* гр. *algarum* и *C.* гр. *silvestris*), здесь были встречены водяные клещи (Hydracarina sp.) и моллюск *L. lagotis*.

Ст. 4 (р-н н.п. Чита) также характеризовалась встречей в дрифте 5 таксонов. Здесь были отмечены гидракарины и насекомые (личинки и куколки двукрылых – личинки Simuliidae и хирономид *C.* гр. *algarum* и *Rheotanytarsus* гр. *exiguus,* а также куколки *Cricotopus* sp. и *C.* гр. *algarum*).

На ст. 5 (у пос. Пестрецы) также были отмечены гидракарины (Hydracarina spp.) и насекомые (2 таксона – личинки хирономид *C.* гр. *algarum* и *Eukiefferiella longicalcar*).

Среднее значение коэффициент Жаккара, вычисленного для всех пяти станций попарно, было равно 16.7±4.2. Таким образом, таксономический состав беспозвоночных в дрифте р. Мёша сильно различается в зависимости от места отбора проб.

Река Казанка.

В дрифте ст. 1 (выше н.п. Казанбаш) было обнаружено 7 таксонов (табл. 3.5). Беспозвоночные относились к группам гидракарины (Hydracarina spp.) и насекомые (личинки подёнки *B. rhodani,* мошек (Simuliidae spp.) и хирономид *Ablabesmyia* гр. *lentiginosa, C.* гр. *algarum,* и *Rh.* гр. *exiguus,* а также куколки *Psectrocladius* sp.).

На ст. 2 (в р-не н.п. Купербаш) было отмечено 3 таксона. Помимо водяных клещей, здесь были обнаружены и насекомые (личинки Simuliidae spp. и *C.* гр. *algarum*).

На ст. 3 (ниже Арска) в дрифте также были отмечены гидракарины и насекомые (клопы *Micronecta* sp., личинки ручейника *H. angustipennis* и хирономид *Glyptotendipes gripekoveni,* а также куколки *Psectrocladius* sp.). Кроме того, были обнаружены малощетинковые черви (*Limnodrilus* sp.). Всего здесь было отмечено 6 таксонов.

На ст. 4 (выше н.п. Чемерцы) было отмечено максимальное количество таксонов (11 таксонов, из них 5 видов). Здесь были обнаружены водяные клещи и олигохета *S. lacustris*, все остальные таксоны относились к группе Insecta. На этой станции были обнаружены подёнки (нимфы *B. rhodani*), жесткокрылые (*Galerucela* sp.), личинки ручейника (*H. angustipennis*) и личинки и куколки двукрылых (личинки Simuliidae и хирономид *Cricotopus* sp., *Cryptochironomus conjugens* и *G. gripekoveni*, куколки хирономид *Ablabesmyia* гр. *lentiginosa* и *Psectrocladius* sp.).

Таблица 3.5

Количество таксонов (видов) на станциях вдоль реки Казанка

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Всего
Oligochaeta	0	0	1 (0)	1 (1)	0	2 (1)
Insecta	6 (1)	2 (0)	4 (2)	9 (4)	5 (4)	15(6)
в т.ч. Ephemeroptera	1 (1)	0	0	1 (1)	2 (2)	2 (2)
Heteroptera	0	0	1 (0)	0	0	1 (0)
Coleoptera	0	0	0	1 (0)	0	1 (0)
Trichoptera	0	0	1 (1)	1 (1)	2 (2)	2 (2)
Diptera	5 (0)	2 (0)	2 (1)	6 (2)	1 (0)	9 (2)
в т.ч. Chironomidae	4 (0)	1 (0)	2 (1)	5 (2)	1 (0)	8 (2)
Hydracarina	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Всего	**7 (1)**	**3 (0)**	**6 (2)**	**11 (5)**	**6 (4)**	**18 (7)**

Ст. 5 (у н.п. Чепчуги) характеризовалась несколько более бедным качественным составом дрифта – здесь было отмечено 6 таксонов. На данной станции были отмечены только гидракарины и насекомые (личинки подёнок

B. rhodani и *C. macrura*, ручейников *Cheumatopsyche lepida* и *H. angustipennis* и хирономиды *C.* гр. *algarum*).

Индекс Коха, вычисленный для пяти станций в р. Казанка, был равен 12.5, что показывает малую степень сходства всех пяти станций. Среднее значение коэффициент Жаккара, вычисленного для всех пяти станций попарно, было равно 25.0±2.8.

Таким образом, таксономический состав беспозвоночных в дрифте р. Казанка сильно различается в зависимости от места отбора проб, хотя и в меньшей степени, чем в р. Мёша; кроме того, качественный состав беспозвоночных в дрифте р. Казанка оказался несколько богаче такового в р. Мёша.

3.4. Показатели разнообразия и выравненности дрифта

Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера наблюдались в р. Нокса (2.94±0.23 бит/экз.); в р. Казанка (в районе пос. Чепчуги) средние значения индекса Шеннона были незначительно ниже (2.89±0.25). В средней части р. Мёша (в районе пос. Чита) средние значения данного индекса были наименьшими (2.14±0.10). При этом на ст. 1 значения индекса Шеннона были несколько ниже таковых на ст. 2 (2.28±0.13 и 2.01±0.14) соответственно.

При этом значения индекса Шеннона и индекса выравненности для разных рек, равно как и для двух станций в р. Мёша, не показали достоверных различий при дисперсионном анализе ($p > 0.05$).

Река Мёша. Относительно низкие значения индекса Шеннона (<2.5) в 2008–2009 гг. на ст. 1 наблюдались в июне и с декабря по март; в этот же период на ст. 2 относительно низкие значения данного индекса были отмечены с мая по июнь, в первой половине августа и с ноября по апрель.

В 2009–2010 гг. относительно низкие значения видового разнообразия на обеих станциях отмечались в первой половине мая, с июля по август и с

ноября по март. Кроме того, на ст. 2 низкие значения этого индекса наблюдались во второй половине мая, в июне и в сентябре.

В 2010–2011 гг. невысокие значения индекса видового разнообразия наблюдались на обеих станциях со второй половины мая до конца июня. Кроме того, на ст. 1 с августа по март и на ст. 2 во второй половине июля, во второй половине августа и с октября по ноябрь (после ноября на данной станции отбор проб не проводился).

Таким образом, видовое разнообразие организмов в дрифте, в основном, снижается в осенне-зимний период (с ноября по март) и возрастает в апреле, в мае оно вновь несколько снижается и в течение лета изменяется, по-видимому, незакономерно.

Реки Казанка и Нокса. В 2009 году пробы на обеих реках отбирались в июле, в августе и в октябре, в 2010 и 2011 гг. – с июня по август.

В 2009 г. в р. Казанка видовое разнообразие в пробах возрастало в течение всего сезона исследования (2.2 бит/экз. в июле, 3.0 в августе и 3.2 в октябре), в то время как в р. Нокса достаточно высокие значения индекса видового разнообразия Шеннона отмечены в июле (3.3 бит/экз.), наименьшие в августе (2.2 бит/экз.) и максимальные в октябре (3.8 бит/экз.).

В 2010 г. индекс Шеннона в пробах из р. Казанка варьировал несильно (3.6±0.02 бит/экз.), в то время как в р. Нокса значения данного индекса снизились с 3.3 бит/экз. в июне до 2.6 в июле. В августе р. Нокса на исследуемом участке пересохла, поэтому отбор проб на этой реке не проводился.

В 2011 г. в р. Казанка минимальные значения индекса видового разнообразия были отмечены в июне (1.6 бит/экз.), в июле они возрастают (до 3.1 бит/экз.) и несколько снижаются в августе (до 2.3 бит/экз.). В р. Нокса в этот период наблюдается постоянное снижение индекса видового разнообразия (3.7 бит/экз. в июне, 2.4 в июле и 2.3 в августе).

Таким образом, закономерных изменений индекса видового разнообразия в р. Казанка выявлено не было. В р. Нокса в июне – июле и в июле – августе происходит снижение значений индекса Шеннона.

3.5. Продольное распределение индекса разнообразия беспозвоночных в дрифте рек Мёша и Казанка

В р. Мёша значения индекса Шеннона были близки на ст. 1, ст. 3 и ст. 4 (1.9 бит/экз., 2.2 бит/экз. и 1.9 бит/экз. соответственно). На ст. 5 его значения были несколько ниже (1.6 бит/экз.), а на ст. 2 равнялись нулю (табл. 3.6).

В р. Казанка значения индекса видового разнообразия на разных станциях различались сильнее. На ст. 1 индекс Шеннона был равен 2.0 бит/экз., на ст. 2 его значения снижаются (до 1.5 бит/экз.), на ст. 3 и 4 его значения возрастают (2.4 и 3.3 бит/экз. соответственно), а на ст. 5 вновь несколько снижаются (до 2.5 бит/экз.).

Таблица 3.6

Значения индекса Шеннона (бит/экз.) на станциях вдоль рек Мёша и Казанка

	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
Мёша	1.91	0.00	2.12	1.92	1.58
Казанка	2.00	1.46	2.36	3.32	2.52

Таким образом, выявить закономерности продольного распределения разнообразия дрифта вдоль рек Мёша и Казанка не удалось. Возможно, значения индекса Шеннона варьируют в зависимости от комплекса условий на разных станциях.

Глава 4. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ДРИФТЕ

4.1. Частота встречаемости беспозвоночных

В целом максимальная встречаемость в пробах дрифта была отмечена для насекомых и гидракарин (95.6 и 56.5 % соответственно); эти же группы наиболее часто встречались во всех трёх реках (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Встречаемость (%) представителей различных таксономических групп в дрифте рек Мёша, Казанка, и Нокса

Группа	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	15.9	39.3	29.4
Mollusca	7.5	35.7	11.8
в т.ч. Gastropoda	4.9	3.6	11.8
Bivalvia	3.1	35.7	0
Crustacea	0	7.1	23.5
Hydracarina spp.	54.4	75.0	52.9
Insecta	94.7	100.0	100.0
в т.ч. Ephemeroptera	51.8	64.3	58.8
Heteroptera	24.3	14.3	41.2
Coleoptera	10.2	10.7	35.3
Trichoptera	32.3	60.7	5.9
Diptera	90.3	89.3	100.0
в т.ч. Simuliidae	61.1	60.7	17.6
Chironomidae	86.3	85.7	100.0

Наибольшей встречаемостью среди насекомых отличались отряды Diptera, Ephemeroptera и Trichoptera (90.8, 53.5 и 33.6 %). Среди двукрылых особо следует отметить личинок семейств Chironomidae и Simuliidae, встречаемость которых составила 87.1 и 58.3 %.

При рассмотрении дрифта отдельно взятых рек наблюдалось некоторое сходство распределения встречаемости различных таксонов (Кашеваров, Яковлев, 2012). Наиболее часто встречаемыми оказались личинки хирономид *C.* гр. *algarum* и *C.* гр. *silvestris* (59.0 и 29.5%), а также нимфы подёнки *B. rhodani* (39.1 %).

Кишечнополостные (Cnidaria). Представители этой группы были отмечены лишь в дрифте р. Мёша и р. Нокса. В целом кишечнополостные характеризовались достаточно низкой встречаемостью, однако частота встречаемости *H. viridissima* в р. Нокса составляла 17.7 %.

Олигохеты (Oligochaeta). Олигохета *Chaetogaster* sp. была наиболее часто встречаемым видом в дрифте р. Мёша (её встречаемость составляла 12.8 %). Следует отметить также, что это единственный таксон олигохет, общий для всех трёх рек. В дрифте р. Нокса наиболее часто встречалась *N. pseudobtusa* (23.5 %). Встречаемость *S. lacustris*, *Limnodrilus* sp. и *N. pseudobtusa* в р. Казанка различалась незначительно (14.3 %, 10.7% и 10.7 % соответственно).

Пиявки (Hirudinea). Пиявка *E. octoculata* была отмечена и для р. Мёша, и для р. Нокса (её встречаемость составляла 2.7 % и 3.6 % соответственно). Встречаемость *H. stagnalis* и *P. fadejewi* в пробах из р. Мёша также была невысока (0.9 % и 1.8 %); то же относилось и к *H. stagnalis* в р. Казанка (3.6 %).

Моллюски (Mollusca). Моллюски встречались в дрифте всех трёх рек, однако крайне редко. Каждый отдельный таксон моллюсков встречался в пробах единично. Исключение составляли горошинки (встречаемость в пробах из р. Казанка составляла 25 %), однако их высокая встречаемость может объясняться наиболее высокими скоростями течения на данном участке, что может вызывать пассивный дрифт двустворчатых моллюсков.

Ракообразные (Crustacea). В дрифте р. Мёша представители ракообразных обнаружены не были. Для р. Казанка и р. Нокса отмечены *A. aquaticus* (встречаемость 25.0 % и 11.8 % соответственно) и *L. brachiurus*

(10.7 % и 11.8 %). Кроме того, были обнаружены два представителя рода *Argulus*: *A. coregoni* (р. Казанка, встречаемость 7.1 %) и *A. foliaceus* (р. Нокса, 5.9 %).

Подёнки. (Ephemeroptera). Личинки подёнок *B. rhodani* и *C. macrura* были обнаружены в пробах из всех трёх рек. В дрифте р. Мёша их встречаемость составила 36.3 % и 18.6 % соответственно, в р. Казанка 53.6 % и 21.4 %, в р. Нокса 52.9 % и 5.9 %.

Стрекозы (Odonata). Все личинки стрекоз характеризовались низкой встречаемостью (встречались в пробах единично).

Полужесткокрылые (Heteroptera). В пробах из р. Мёша наиболее часто встречались клопы *Micronecta* sp. и *A. aestivalis* (12.8 % и 13.3 % соответственно). Клопы рода *Micronecta* также часто обнаруживались в дрифте р. Нокса (23.5 %).

Жесткокрылые (Coleoptera). Встречаемость каждого отдельного таксона этого отряда была низка.

Ручейники (Trichoptera). Наибольшей встречаемостью в рр. Мёша и Казанка (23.9 % и 53.6 % соответственно) выделялись личинки *H. angustipennis*.

Двукрылые (Diptera). Одним из наиболее часто встречаемых таксонов в отряде были личинки семейства Simuliidae. Их встречаемость в р. Мёша составила 61.1 %, в р. Казанка 60.7 %. В дрифте р. Нокса мошки были относительно редкими (их встречаемость составила 17.6%).

Наиболее часто в дрифте всех трёх рек встречались личинки *C.* гр. *algarum* (Мёша – 58.8 %, Казанка – 53.6%, Нокса – 70.6 %). Кроме того, в пробах из р. Мёша часто попадались личинки *C.* гр. *silvestris* (34.1 %) и *Cricotopus* spp. (25.2 %). Куколки *Cricotopus* spp. довольно часто встречались также в дрифте р. Нокса (35.3 %). Личинки *Rheotanytarsus* гр. *exiguus* были обычными в дрифте р. Казанка (50.0 %).

В целом по составу дрифтующих беспозвоночных реки сильно различаются (индекс биотической дисперсии Коха, вычисленный для всех

трёх рек, оказался равным лишь 6.8 %). Значения коэффициента Жаккара также были низкими для пар: Нокса–Казанка, Казанка–Мёша и Мёша–Нокса (18.3 %, 24.3 % и 17.8 % соответственно). Наибольшее сходство состава дрифта выявлено для рек Мёша и Казанка. Среднее арифметическое данных значений (являющееся мерой сходства трёх исследованных рек), равнялось 20.1 %.

Таким образом, наиболее часто в дрифте рассматриваемых рек встречались насекомые, представленные главным образом личинками двукрылых (семейства Chironomidae и Simuliidae), подёнок и ручейников. Они и были обычными компонентами дрифта. Вторая по встречаемости в дрифте рек группа – гидракарины.

В дрифте рек бассейнов Онежского озера и Белого моря также преобладают личинки хирономид, подёнок, ручейников и мошек (Барышев, 2001).

4.2. Встречаемость беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша

Максимальная встречаемость отмечена для групп Insecta (94.7 % на ст. 1 и 95.9 % на ст. 2), Hydracarina (56.0 и 44.6 %) и Oligochaeta (22.7 и 13.5 %). На обеих станциях часто встречались личинки и куколки отряда Diptera (93.3 % на ст. 1 и 85.1 % на ст. 2), личинки Ephemeroptera (45.3 % и 55.4 %) и Trichoptera (33.3% и 27.0 %), в то время как встречаемость полужесткокрылых на ст. 1 (14.7 %) была ниже, чем на ст. 2 (29.7 %). Наивысшая встречаемость в отряде двукрылых, как и на других исследованных участках, отмечена для семейств Chironomidae (90.7 % на ст. 1 и 77.0 % на ст. 2) и Simuliidae (60.0 % на ст. 1 и 54.1 % на ст. 2).

Кишечнополостные были встречены на обеих станциях по одному разу и были представлены представителями рода *Hydra*.

Нематоды были обнаружены в дрифте однократно (на ст. 2).

Олигохеты. В дрифте было выявлено 5 таксонов: *Chaetogaster sp., L. variegatus, Limnodrilus* sp., *S. lacustris* и *Isochaetides* sp. Следует отметить, что на ст. 2 были встречены представители лишь первых трёх таксонов, в то время как на ст. 1 были обнаружены все пять. Наибольшей встречаемостью на обеих станциях характеризовалась олигохета *Chaetogaster* sp. (17.3 % на ст. 1 и 10.8 % на ст. 2). При этом встречаемость олигохет на ст. 2, как уже говорилось выше, была ниже, чем на ст. 1.

Пиявки тоже встречались в пробах достаточно редко. Пиявки *E. octoculata* и *C. fadejewi* встречались на обеих станциях, а *H. stagnalis* встречалась только на ст. 2. Встречаемость пиявок, в отличие от олигохет, была выше на ст. 2 (8.1 %), чем на ст. 1 (2.7 %).

Моллюски. Встречаемость моллюсков в целом на ст. 1 (12.0 %) была выше, чем на ст. 2 (5.4 %). При этом встречаемость двустворчатых моллюсков на ст. 1 и 2 была равна (по 4 %), и различия во встречаемости моллюсков на этих станциях обусловлены различиями встречаемости брюхоногих моллюсков.

Водяные клещи были обнаружены на обеих станциях. На ст. 1 их встречаемость была несколько выше.

Чешуекрылые были встречены однократно на ст. 2 и были представлены личинкой *E. interruptalis*.

Подёнки на ст. 2 встречались несколько чаще, чем на ст. 1. При этом для ст. 1 отмечено 9, а для ст. 2 – 8 таксонов. Среди них чаще других встречались *B. rhodani* (чаще на ст. 2) и *C. macrura* (чаще на ст. 1). Личинки *P. virgo* встречались на обеих станциях (чаще на ст. 2).

Стрекозы были представлены в пробах 7 таксонами, каждый из которых встречался единично. Особо следует отметить стрекозу *A. virgo*, личинка которой была обнаружена в дрифте на ст. 1.

Полужесткокрылые были представлены 4 таксонами: *A. aestivalis Micronecta* sp., *Sigara* sp. и *Gerris* sp., первые два из которых были общими для двух станций, а третий и четвёртый встречались только на ст. 2. Среди

них следует отметить клопов *Micronecta* sp. (встречаемость составила 23.0 % на ст.2) и *A. aestivalis* (встречаемость – по 8 % на обеих станциях).

Жесткокрылые были представлены 5 тасонами (3 на ст. 1 и 4 на ст. 2), каждый из которых встречался в пробах единично.

Ручейники довольно часто встречались на обеих станциях; этот отряд был представлен 10 таксонами (по 8 на каждой станции), среди которых особого упоминания заслуживает *H. angustipennis*, наиболее часто встречавшийся на обеих станциях (26.7 % на ст. 1 и 10.8 % на ст. 2).

Двукрылые, как уже говорилось выше, наиболее часто встречались в пробах. На данном участке они были представлены 61 таксоном (51 для ст.1 и 45 для ст.2). Максимальная встречаемость отмечена для личинок *C.* гр. *algarum* (54.7 % на ст. 1 и 51.4 % на ст.2) и *C.* гр. *silvestris* (37.3 % на ст. 1 и 29.7 % на ст.2).

4.3. Численность, биомасса и средняя масса беспозвоночных

Средняя численность (*N*, экз./1000 м^3) и средняя биомасса (*B*, г/1000 м^3) дрифтующих организмов (усреднённые за период исследования) различались для разных рек (табл. 4.2).

Таблица 4.2

Средняя (*M*±*m*) численность (экз./1000 м^3, числитель) и биомасса (г/1000 м^3, знаменатель) основных систематических групп в дрифте рек Мёша, Казанка и Нокса

Группа	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	18±8.7 / 0.01±0	11±3.7 / 0.01±0	44±20.6 / 0.02±0.01
Hirudinea	2±0.7 / 0.02±0.01	2±1.3 / 0.01±0	0
Gastropoda	2±0.9 / 0.12±0.08	1±0.9 / 0.03±0.03	12±12.2 / 1.10±1.10
Bivalvia	5±3.7 / 0.01±0	19±8.1 / 0.32±0.16	0
Hydracarina spp.	39±6.8 / 0.02±0	89±47.0 / 0.03±0.01	141±76.2 / 0.10±0.06

Insecta	782±197.6 1.02±0.24	556±271.0 0.52±0.21	840±145.4 1.40±0.71
в т.ч. Ephemeroptera	73±19.2 0.09±0.03	40±12.1 0.04±0.01	91±32.6 0.09±0.03
Odonata	3±1.7 0.04±0.03	4±3.6 0.02±0.02	0
Heteroptera	26±13.1 0.06±0.02	2±1.6 0.01±0	64±35.9 0.84±0.65
Coleoptera	4±1.5 0.12±0.11	2±1.3 0.01±0.01	30±14.3 0.20±0.14
Trichoptera	40±11.4 0.30±0.12	87±55.4 0.22±0.09	3±3.4 0.0001±0.0001
Diptera	637±182.5 0.41±0.10	422±217.5 0.22±0.14	648±134.3 0.25±0.05
в т.ч. Simuliidae	353±143.8 0.23±0.07	226±169.7 0.16±0.12	22±8.7 0.02±0.01
Chironomidae	279±53.8 0.12±0.02	195±58.0 0.05±0.02	599±123.5 0.20±0.05
Всего	848±201.1 1.19±0.25	681±269.1 0.96±0.32	1102±217.6 2.85±1.27

Представляет интерес сравнение количественных показателей дрифта, выявленных в настоящем исследовании, с данными по другим рекам (табл. 4.3).

Таблица 4.3

Численность (числитель, *N*, экз./1000 м^3) и биомасса (знаменатель, *B*, г/1000 м^3) беспозвоночных в дрифте разных рек и ручьёв

Водоток	Ландшафт	Показатель	Автор
Ручей (США)	равнинный лес	200–1600 –	Stoneburner, Smock, 1979
Ручей (США)	горный склон	2300–53000 –	Minshall, Winger, 1968
Ручьи (США)	горы	8880 –	Siller et al., 2001
Тропический ручей (Коста-Рика)	предгорье (35 м над у.м.)	2500–25000 –	Ramírez, Pringle, 1998
Река (запад	горы	18200–38840	Saltvetveit et al., 2001

Норвегии)		–	
Р. Лососинка (приток Онежского озера)	равнинный лес	100–155000 0.1±8.0	Барышев, 2001
Р. Шуя(приток Онежского озера)	равнинный лес	90–7000 0.1±10.0	Барышев, 2001
Река Индера (Кольский п-ов)	тайга	450–1930 0.26–0.67	Барышев и др., 2004
Ручей (Шпицберген)	Арктическая пустошь	5393 (личинки), 247 (куколки)	Marziali et al., 2009
Река Чемал (Алтай)	горы	63000–125000 –	Петрожицкая, Руднева, 2000
Река Большая (Камчатка)	горы	1000–78000* 2.9–9.2	Травина, 2006

* данные для личинок хирономид.

Численность всех беспозвоночных, включая микроскопических, в дрифте может достигать 20 млн. экз./1000 м^3 (Sandlund, 1982). Однако этот показатель для насекомых редко превышает 100 тыс. экз./1000 м^3 (Waters, 1972). Таким образом, численность беспозвоночных в дрифте рассматриваемых в настоящей работе рек существенно уступает таковым во многих регионах Земли, что, вероятно, характерно для малых рек равнинного типа, входящих в систему бассейна р. Волга. Роль дрифта, как способ миграции вниз по течению, в горных водотоках, отличающиеся более высокой скоростью течения воды, возможно, имеет большое распространение.

Двукрылые насекомые, в первую очередь хирономиды и мошки, – наиболее обычные и многочисленные группы беспозвоночных в дрифте рассматриваемых рек (табл. 4.4–4.5).

Таблица 4.4

Соотношение средней доли в общей численности (*N*, %) и биомассе (*B*, %) основных таксономических групп трёх рек (Мёша, Казанка и Нокса)

Группа	*N*	*B*
Oligochaeta	3.9±1.5	2.4±0.9
Hirudinea	0.1±0.1	0.2±0.2
Gastropoda	0.8±0.3	8.2±3.8
Bivalvia	0.9±0.6	2.1±1.4
Hydracarina	8.8±1.8	4.7±1.2
Insecta	85.5±2.5	82.3±4.0
в т. ч. Ephemeroptera	8.6±2.0	9.4±2.2
Odonata	0.4±0.3	2.7±1.7
Trichoptera	4.4±1.1	11.7±3.3
Coleoptera	0.5±0.3	3.2±2.4
Heteroptera	1.8±0.9	4.8±2.5
Diptera	69.7±3.4	50.4±5.2
в т. ч. Chironomidae	46.4±3.5	29.3±4.0
Simuliidae	22.2±3.9	18.1±3.5
Прочие	0.1±0.1	0.1±0.1

Таблица 4.5

Соотношение средней (*M*±*m*) доли (%) в общей численности (числитель) и биомассе (знаменатель) основных систематических групп в дрифте рек Мёша, Казанка и Нокса

Группа	Мёша	Казанка	Нокса
Oligochaeta	2.8±0.8 2.0±0.6	3.1±1.1 1.6±0.8	4.0±1.5 4.1±1.5
Hirudinea	0.5±0.3 2.2±1.0	0.3±0.2 0.8±0.6	0
Gastropoda	0.4±0.2 4.2±2.0	0.1±0.1 4.1±4.1	3.3±3.3 11.4±11.4
Bivalvia	0.5±0.3 1.5±0.8	3.5±1.4 24.9±8.5	0
Hydracarina spp.	10.1±1.8 4.9±0.9	16.5±7.8 5.4±3.9	10.7±4.0 11.7±6.6
Insecta	84.8±2.1 84.3±2.5	75.3±7.7 55.3±8.2	74.8±5.4 65.8±11.2
в т.ч. Ephemeroptera	9.2±1.3 11.3±1.6	8.1±2.0 7.6±1.9	10.0±4.8 8.2±3.7
Odonata	0.5±0.3 2.6±1.4	1.2±1.2 2.6±2.6	0
Trichoptera	3.8±0.7 10.8±2.1	11.3±2.6 21.8±9.5	0.3±0.3 0.3±0.3
Heteroptera	4.1±1.6 6.8±2.1	0.6±0.4 0.6±0.6	5.3±3.2 17.6±9.8
Coleoptera	0.6±0.2 3.2±1.5	1.0±0.9 3.4±3.2	4.0±2.4 5.6±4.6
Diptera	66.4±2.9 49.6±3.7	53.1±6.3 19.3±4.7	60.5±6.8 31.2±10.0
в т.ч. Simuliidae	23.2±3.0 21.0±2.8	16.8±6.0 10.6±4.4	2.6±1.2 2.2±1.0
Chironomidae	42.5±2.9 27.0±2.9	36.2±5.8 8.7±3.0	55.5±6.8 21.4±8.5
Прочие	0.8±0.7 0.9±0.7	1.2±0.9 8.0±6.4	7.2±3.2 7.0±3.1

В лососёвых реках камчатки (р. Большая) доля личинок хирономид в дрифте также существенна (по численности 13.0–81.1%, а по биомассе – 14.4–66.0 %). Они преобладали не только по количественным показателям, но и по разнообразию (Травина, 2006).

На примере личинок ручейников показано (Watson, 1971), что относительно небольшие по размеру личинки (более ранних стадий развития) обнаруживаются в дрифте чаще; они мигрируют таким путем на более длинные расстоянии по сравнению с крупными особями. Личинки более ранних стадий развития более активны в поисках пищи и удобного биотопа, а крупные личинки более восприимчивы к течению и в меньшей степени встречаются на верхней поверхности камней, откуда они могут быть снесены водой (Watson, 1971).

Если средние массы тела дрифтующих беспозвоночных в реке Мёша и Казанка были сопоставимы, то наиболее крупные особи были отмечены в р. Нокса (табл. 4.6), что объясняется присутствием в дрифте относительно крупных особей беспозвоночных.

Таблица 4.6

Средняя масса тела (*W*, мг/экз.) беспозвоночных в дрифте исследованных рек

Мёша	Казанка	Нокса
1.5±0.3	1.6±0.3	5.0±3.2

4.4. Количественные показатели наиболее массовых таксонов беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша

На обеих станциях в средней части р. Мёша по численности и биомассе, в целом, преобладали личинки и куколки двукрылых: хирономид и симулиид, которых не всегда удавалось определять до уровня вида или группы видов.

Наряду с личинками и куколками мошек и хирономид, личинками подёнки *B. rhodani* и олигхетами *Limnodrilus* sp., многочисленными в дрифте были личинки ручейника *H. angustipennis* и подёнки *C. macrura*. Особо следует отметить личинок хирономид рода *Criotopus*, *Rh.* гр. *exugius* и *P.* гр. *lauterborni*. Они наиболее многочисленны в составе дрифта в р. Мёша. В одной из рек Калифорнии (США) доля хирономид рода *Criotopus* в суммарной численности всех хирономид составляла 92 %, причем

соотношение численности личинок и куколок был примерно одинаковым (Ali, Mulla, 1979).

В табл. 4.7 приведены средние значения численности наиболеее многочисленных таксонов в дрифте. По обилию в дрифте сильно выделяются личинки хирономид *C.* гр. *algarum* и подёнки *B. rhodani*. За исключением C. macrura, *B. rhodani* и *H. angustipennis* все приведенные в таблице таксоны относятся к хирономидам.

Таблица 4.7

Средние значения (*M*±*m*) численности (экз./1000 м^3) наиболее массовых таксонов в дрифте средней части р. Мёша

Таксон	Численность
Simuliidae spp.	333±104
C. гр. *algarum*	102±12
B. rhodani	71±15
Hydracarina spp.	54±7
C. гр. *silvestris*	47±9
Simuliidae sp. (куколки)	46±26
H. angustipennis	34±12
C. macrura	19±5
Rh. гр. *exugius*	18±6
O. saxicola	17±5
Polypedilum гр. convictum	17±6
Micronecta sp.	17±7
Paratanytarsus гр. *lauterborni*	15±8
Cricotopus sp. (куколки)	14±2
A. aestivalis	13±4
Procladius sp. (куколки)	12±7

4.5. Продольное распределение количественных показателей дрифта в реках Мёша и Казанка

Изменения количественных показателей дрифта в реках Мёша и Казанка от истока к устью происходили по-разному, причём численность и биомасса изменялись сходным образом (рис. 4.1–4.2).

В реке Мёша количественные показатели дрифта были наибольшими на ст. 3 (ниже слияния рек Мал. и Бол. Мёша). Выше этого участка наблюдались более низкие значения количественных показателей дрифта. Однако и вниз по течению значения численности и биомассы также снижались.

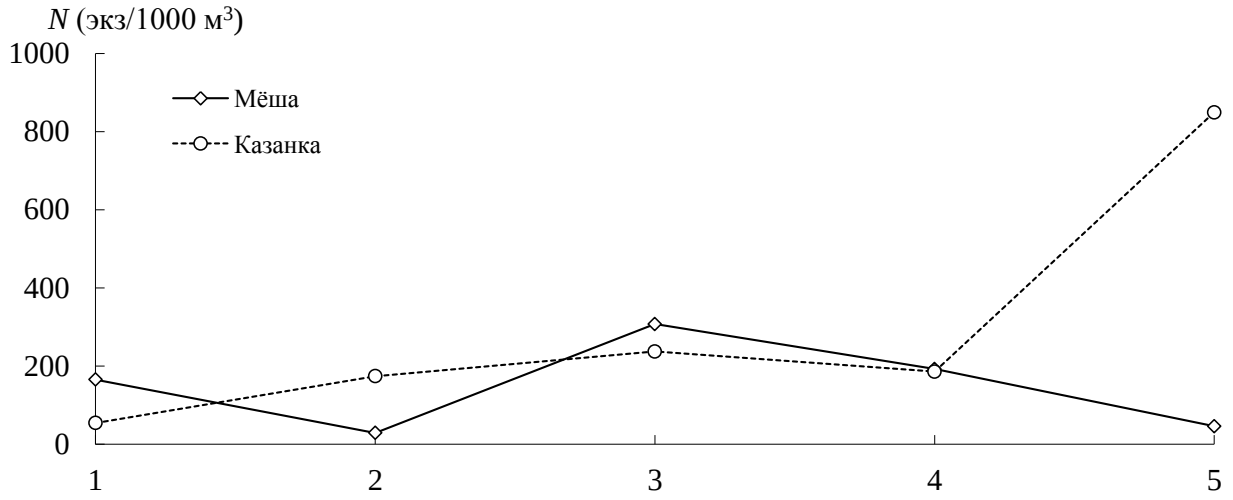

Рис. 4.1. Изменения численности дрифта в р. Мёша и Казанка в августе 2011 г. на станциях 1–5 (нумерация от истока к устью)

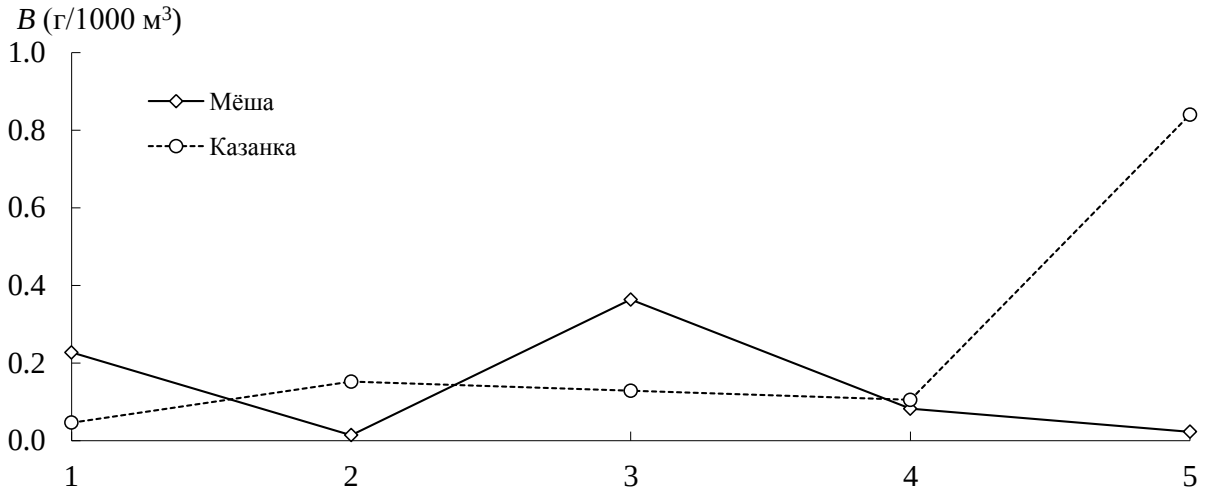

Рис. 4.2. Изменения биомассы дрифта в р. Мёша и Казанка в августе 2011 г. на станциях 1–5 (нумерация от истока к устью)

В р. Казанка наименьшие значения численности и биомассы дрифта наблюдались на ст. 1, ниже по течению эти показатели возрастали и оставались примерно на одном уровне. На ст. 5 наблюдались максимальные значения количественных показателей дрифта.

Таким образом, в распределении значений количественных показателей дрифта от истоку к устью определённых закономерностей не наблюдается, различия в их значениях, по-видимому, зависят от условий на исследуемом и вышележащих участках реки.

Глава 5. МЕЖГОДОВАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДРИФТА В РЕКАХ

5.1. Река Мёша

Высокое разнообразие беспозвоночных в водотоках отражает разнородность экологических условий в них. Однако изменчивость состава и обилия беспозвоночных зависит от особенностей их жизненного цикла, стратегии развития и сезонных колебаний стадий их развития (Hershey et al., 1997). В зависимости от цикла развития, размножения и количества генераций в год выделяют следующие группы: унивольтинные виды (одна генерация в год) и мултивольтинные виды (от двух и более генераций). Эти биологические особенности беспозвоночных отражаются на дрифте в водотоках.

Количественные показатели беспозвоночных в дрифте р. Мёша характеризовались значительной вариабельностью в разные годы. Минимальные значения численности и биомассы дрифта были отмечены для 2010 г. Этот факт можно объяснить влиянием аномальных погодных условий летом 2010 г. Лишь показатели личинок стрекоз превышали таковые по сравнению с двумя предыдущими годами (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Средние годовые значения численности (в числителе *N*, экз./1000 м^3) и биомассы (в знаменателе *B*, г/1000 м^2) дрифта* в р. Мёша в 2008−2010 гг.

Группа	2008	2009	2010
Oligochaeta	9±3 / 0.010±0.004	9±3 / 0.011±0.006	4±3 / 0.011±0.006
Hirudinea	2±1 / 0.051±0.043	3±1 / 0.002±0.002	2±1 / 0.011±0.008
Gastropoda**	4±2 / 0.046	3±2 / 0.291	0 / 0
Hydracarina	63±15 / 0.029±0.007	35±12 / 0.016±0.005	21±7 / 0.008±0.003
Ephemeroptera	141±58 / 0.184±0.090	56±15 / 0.086±0.024	30±12 / 0.025±0.008

Odonata	< 1 < 0.001	3±1 0.032±0.026	7±5 0.084±0.070
Heteroptera	55±31 0.110±0.049	16±7 0.076±0.038	12±8 0.007±0.006
Coleoptera	8±4 0.388±0.347	4±2 0.008±0.003	0 0
Trichoptera	23±5 0.193±0.078	84±30 0.658±0.319	8±4 0.012±0.005
Diptera	467±107 0.439±0.167	1222±490 0.686±0.233	180±35 0.091±0.024
в.т.ч. Chironomidae	333±104 0.153±0.035	375±119 0.162±0.042	130±22 0.056±0.012
Simuliidae	130±26 0.115±0.026	839±392 0.514±199	49±21 0.035±0.012
Всего	772±155 1.458±429	1435±526 1.875±570	299±59 0.250±85

* Здесь и в табл. 5.2 показатели систематических групп, вносящие несущественный вклад в показатели дрифта, отдельно не показаны, а включены лишь в расчет суммарной численности и биомассы дрифта.

** Данные по двустворчатым моллюскам не приведены.

Сравнение суммарной численности и биомассы всех беспозвоночных между тремя годами показал, что имеется достоверное различие между 2009 и 2010 гг. (*ANOVA*, $p < 0.03$), как и между летними сезонами 2008 и 2010 гг. (*ANOVA*, $p = 0.0007$).

Сезонная динамика. Количественные показатели дрифтующих организмов характеризовались также значительной вариабельностью в разные сезоны года. Максимальные значения численности и биомассы у большинства таксономических групп наблюдались осенью (табл. 5.2). Олигохеты и пиявки достигали максимальных значений летом. Представители ряда групп (пиявки, моллюски, водяные клещи, жуки) отсутствовали в дрифте в зимний период. За некоторым исключением, снижение показателей насекомых наблюдалось осенью, что, возможно, было связано с их миграцией в нижележащие участки реки, где в зимний период

создаются более благоприятные, по сравнению с вышерасположенными участками, условия. Возможно, они выбирали таким путем более благоприятные биотопы на тех же участках реки.

Таблица 5.2

Средние значения (*M*±*m*) численности (в числителе *N*, экз./1000 м^3) и биомассы (в знаменателе *B*, г/1000 м^3) таксономических групп в дрифте р. Мёша в различные сезоны года (2008−2010 гг.)

Группа	Весна	Лето	Осень	Зима
Oligochaeta	2±1 0.007±0.005	33±18 0.016±0.006	10±4 0.006±0.002	4±4 0.004±.0.003
Hirudinea	2±1 0.013±0.012	3±1 0.036±0.032	0 0	0 0
Gastropoda	< 1 0.315±0.310	< 1 0.026±0.025	7±3 0.148±0.116	0 0
Hydracarina	59±21 0.026±0.009	39±7 0.018±0.004	33±15 0.013±0.005	0 0
Ephemeroptera	127±66 0.220±0.119	71±25 0.068±0.018	41±16 0.54±0.022	25±13 0.015±0.007
Odonata	0 0	6±4 0.082±0.055	1±1 0.007±0.007	4±3 0.004±0.004
Heteroptera	65±45 0.119±0.059	7±2 0.058±0.033	33±15 0.037±0.019	6±4 0.006±0.004
Coleoptera	2±2 0.008±0.006	6±3 0.027±0.017	3±2 0.467±0.454	0 0
Trichoptera	15±5 0.203±0.105	34±14 0.104±0.074	89±40 0.882±0.471	8±6 0.012±0.012
Diptera	221±56 0.229±0.070	549±232 0.293±0.076	1354±742 0.660±±0.348	336±35 0.930±0.632
в.т.ч Chironomidae	148±41 0.099±0.029	299±71 0.120±0.024	440±180 0.165±0.062	89±27 0.098±0.037
Всего	495±130 1.144±0.422	750±161 0.736±0.184	1571±786 2.283±0.906	383±96 0.971±0.640

Личинки хирономид встречались дрифте в наибольшем количестве осенью. Зимой их было существенно меньше. Большая их часть имеет дицикличное развитие, с массовыми вылетами обычно весной и в конце лета или начале осени (Панкратова, 1970, 1977, 1983). На примере Камчатской реки Большая показано (Травина, 2006), что с апреля по сентябрь отмечены

два пика численности и биомассы. Несмотря на обнаружение в пробах дрифта большого количества таксонов беспозвоночных, чаще других и в большом количестве присутствовали не более 50 таксонов. Как видно в табл. 5.3., где приведены средние значения численности десяти наиболее массовых в дрифте таксонов беспозвоночных, наиболее интенсивное их перемещение подобным способом происходило летом и осенью. Личинки ряда таксонов двукрылых, обычных в дрифте, вообще отсутствовали в дрифте в зимний период.

Таблица 5.3

Средняя численность (*M*±*m* экз./1000 м^3) наиболее массовых таксонов насекомых в дрифте р. Мёша (2008−2011 гг.)

Таксон	Весна	Лето	Осень	Зима
B. rhodani	130±72	63±22	19±08	15±09
C. macrura	26±10	9±4	15±6	2±1
H. angustipennis	6±4	33±14	61±3	11±6
Cricotopus sp.	0	1±1	3±2	0
C. гр. *algarum*	82±48	100±19	103±37	50±21
C. гр. *silvestris (*личинки)	6±3	89±29	13±7	3±3
C. гр. *silvestris (*куколки)	0	1±1	0	0
O. saxicola	7±4	8±6	73±36	4±2
P. гр. *convictum*	7±4	37±21	4±2	0
Rh. гр. *exiguus*	1±1	11±2	67±31	0

У личинок подёнок *B. rhodani* и *C. macrura*, как и у водяных клещей, максимальная численность отмечена весной. Показано (Waters, 1965), что в штате Миннесота (США) *B. rhodani* имеет две летние генерации и одну зимнюю. Причём дрифт личинок был более интенсивным в летний период. В притоке р. Висла (Польша), наряду с личинками Orthocladiinae, в дрифте

нимфы подёнок (в основном *Baetis*) доминировали с мая по июль (Crzybokowska et al., 2006). В реках Южного Приморья максимальную активность дрифта отмечают во второй половине апреля – середине мая (Тиунова и др., 2008).

Особенно заметные различия между зимним и весенним сезонами наблюдались в р. Мёша на примере водяных клещей (*ANOVA*, $p < 0.008$). Пик миграции летом и минимальная численность осенью и зимой выявлены для личинок *O. saxicola* ($p < 0.04$). Кроме того, активно мигрировали летом по сравнению с зимой и осенью личинки *Rh*. гр. *exiguus* ($p < 0.05$) и *C.* гр. *silvestris* ($p < 0.003$).

Личинки мошек (Simuliidae), выделяющиеся среди других таксонов (за исключением хирономид) высокой численностью, мигрировали в большом количестве во все сезоны года.

Таблица 5.4

Средняя численность ($M \pm m$ экз./1000 м^3) личинок и куколок Simuliidae в дрифте р. Мёша (2008−2011 гг.)

Стадия развития	Весна	Лето	Осень	Зима
Личинки	63±31	258±95	845±462	190±39
Куколки	0	72±50	18±14	0

В зависимости от широтного положения водотока количество пиков появления беспозвоночных в дрифте и время их появления различаются. На примере одного из ручьев Северной Каролины показано (Stoneburner, Smock, 1979), что, несмотря на постоянное присутствие хирономид в дрифте, лишь небольшое количество видов были многочисленными в дрифте. В целом для них характерны два пика: зимне-ранневесенний (февраль-март) и летне-осенний пик (июль-сентябрь). Максимальное количество экзувиев куколок обнаруживалось там в сентябре.

Среди двукрылых хирономиды − одна из постоянных и многочисленных групп дрифта, поэтому следует рассмотреть особенности их

сезонной динамики по основным группам семейства. Как видно на рис. 5.1., личинки подсемейства Orthocladiinae являются наиболее многочисленными представителями хирономид во все сезоны года. Им существенно уступают (за исключением осени) личинки трибы Chironomini.

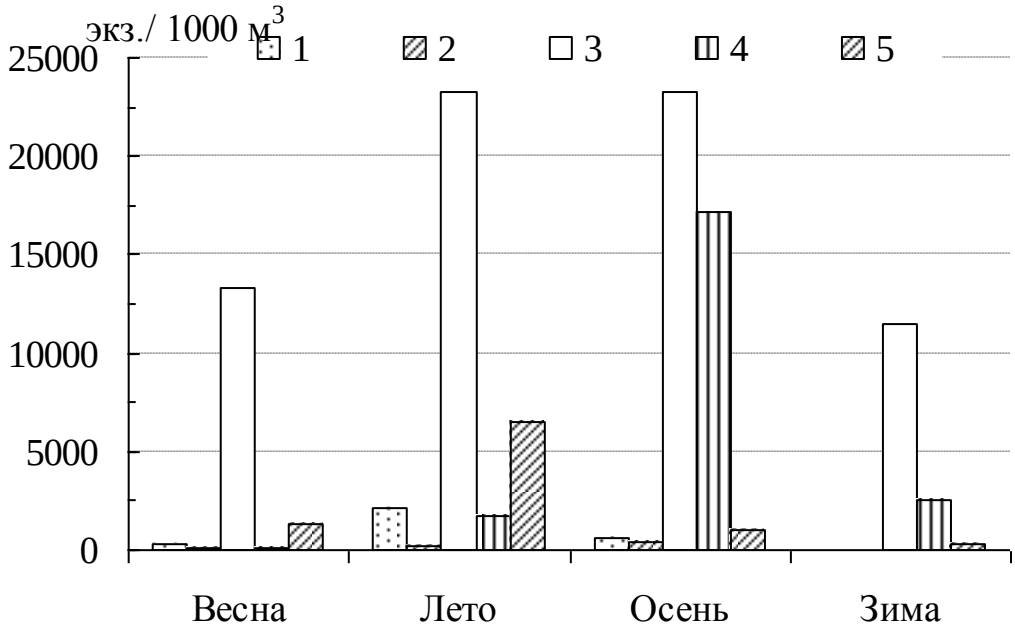

Рис. 5.1. Средняя сезонная численность основных систематических групп семейства хирономид в дрифте средней части р. Мёша:
1 − Tanypodinae, 2 − Diamesinae, 3 − Orthocladiinae, 4 − Chironomini, 5 − Tanytarsini

Куколки насекомых − постоянный компонент дрифта (Ali, Mulla, 1979). Их количество резко повышается в период быстрого роста личинок и во время вылета имаго. В феврале и в период с июня по ноябрь отмечались пики количества экзувиев куколок в дрифте (Stoneburger, Smock, 1978).

Куколки в значительном количестве встречались в дрифте р. Мёша; их доля в общей численности составляла в среднем 10.8 %. Причём хирономиды родов *Ablabesmyia*, *Conchapelopia*, *Procladius*, *Mesocricotopus*, *Paracricotopus* и *Paratanytarsus*, а также *Rheopelopia ornata*, в дрифте были представлены лишь куколками. Однако ряд таксонов хирономид (*Chironomus* spp.) присутствовал в дрифте лишь на стадии личинки.

В целом в дрифте р. Мёша наибольшее количество куколок было отмечено летом, а минимальное количество наблюдалось зимой (табл. 5.5). Однако достоверные различия между сезонами не были выявлены (*ANOVA*, $p > 0.05$)

Таблица 5.5

Средняя численность (экз./1000 м^3) куколок основных групп насекомых в дрифте р. Мёша в разные сезоны года

Таксон	Весна	Лето	Осень	Зима
Simuliidae spp.	0	7429	1713	0
Ceratopogonidae spp.	0	18	0	0
Chironomidae spp.	11241	22941	14389	6215
в.т.ч. Tanypodinae spp.	0	1041	0	0
Diamesinae spp.	158	467	734	0
Ortocladiinae spp.	11083	21059	13629	6215
в.т.ч. *Cricotopus* spp.	10719	20197	13290	5573
Chironomini spp.	0	262	0	0
Tanytarsini spp.	0	102	25	0

Во все сезоны года по численности преобладали представители подсемейства Orthocladiinae, прежде всего рода *Cricotopus.* Куколки мошек и мокрецов встречались лишь летом и осенью. Средняя численность личинок и куколок мошек за весь период исследования составили 35502 экз./1000 м^3 и 4000 экз./1000 м^3 соответственно. Весной, летом и в начале сентября численность личинок незначительно изменялась, достигая относительно высоких значений в июле (рис. 5.2).

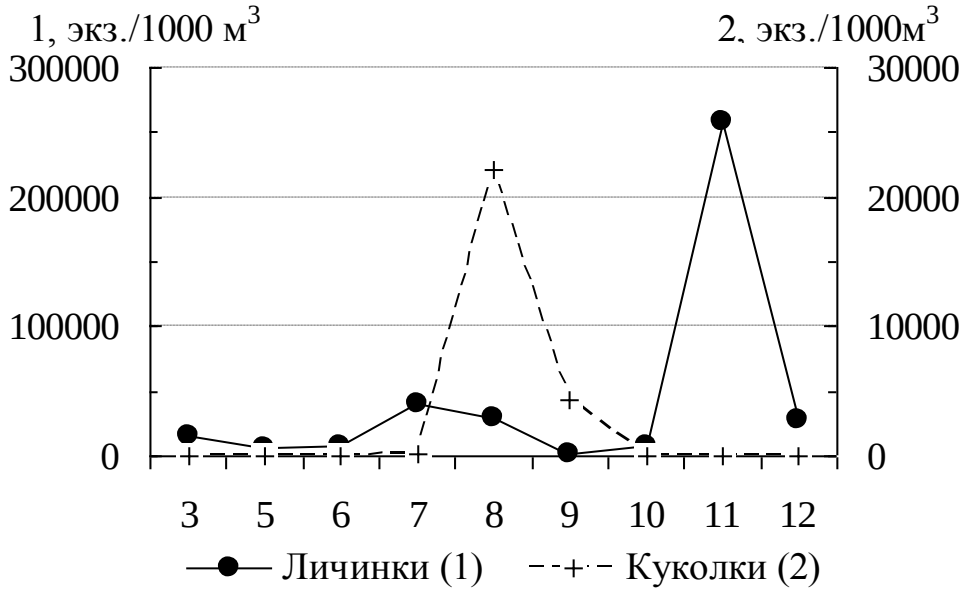

Рис. 5.2. Динамика среднемесячных значений численности личинок и куколок Simuliidae в дрифте в средней части р. Мёша.

Обычно вылет имаго хирономид начинается уже весной и начале лета. Соответственно, перед вылетом имаго большое количество куколок появлялось в дрифте в июле-сентябре. Однако куколки обнаруживались, начиная с апреля.

Массовое появление личинок в дрифте (962359 экз./1000 м^3) было отмечено 13.11.2009 г., что объясняется их катастрофическим дрифтом (в связи с ходом шуги). Это повлияло на среднемесячное значение. С зимы и до начала лета куколки в дрифте отсутствовали; в июле их было незначительное количество, а в августе отмечено их обилие в дрифте. С октября они не встречались.

Гидракарины также являются массовой в дрифте группой. Несмотря на их обнаружение в дрифте ещё в марте, они появляются в дрифте в заметном количестве лишь с мая, и исчезают в декабре. В целом их появление в дрифте соответствует их жизненному циклу.

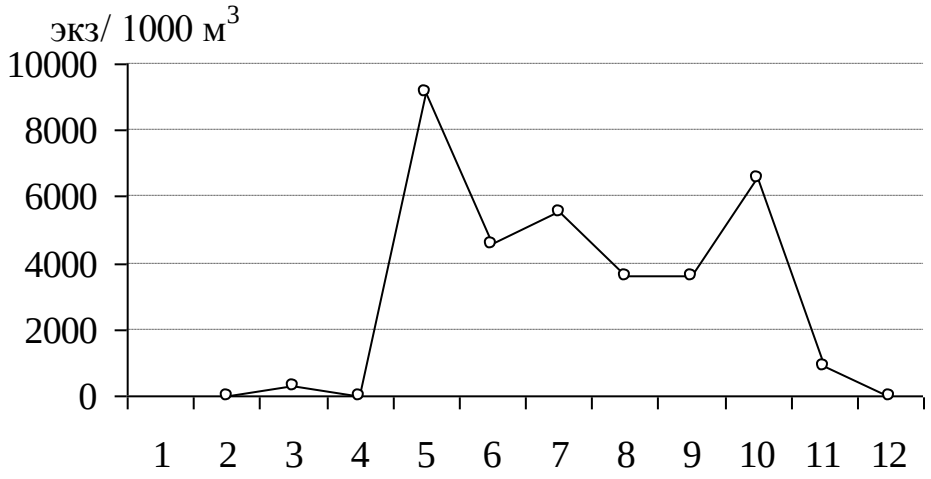

Рис. 5.3. Динамика среднемесячной численности гидракарин в дрифте р. Мёша

Далее будет рассмотрена более подробно сезонная динамика количественных показателей дрифта раздельно по станциям.

В мае 2008 г. на ст. 1 наблюдались достаточно высокие значения численности дрифта (1900 и 1600 экз./1000 м^3), после чего они уменьшались, достигнув минимальных значений численности (16 экз./1000 м^3) во второй половине июня.

В первой половине июля численность вновь возрастала (до 900 экз./1000 м^3), после чего несколько уменьшилась, а затем оставалась почти постоянной. Минимальные значения наблюдались в октябре 2008 г. и апреле 2009 г. (200 экз./1000 м^3; рис. 5.4).

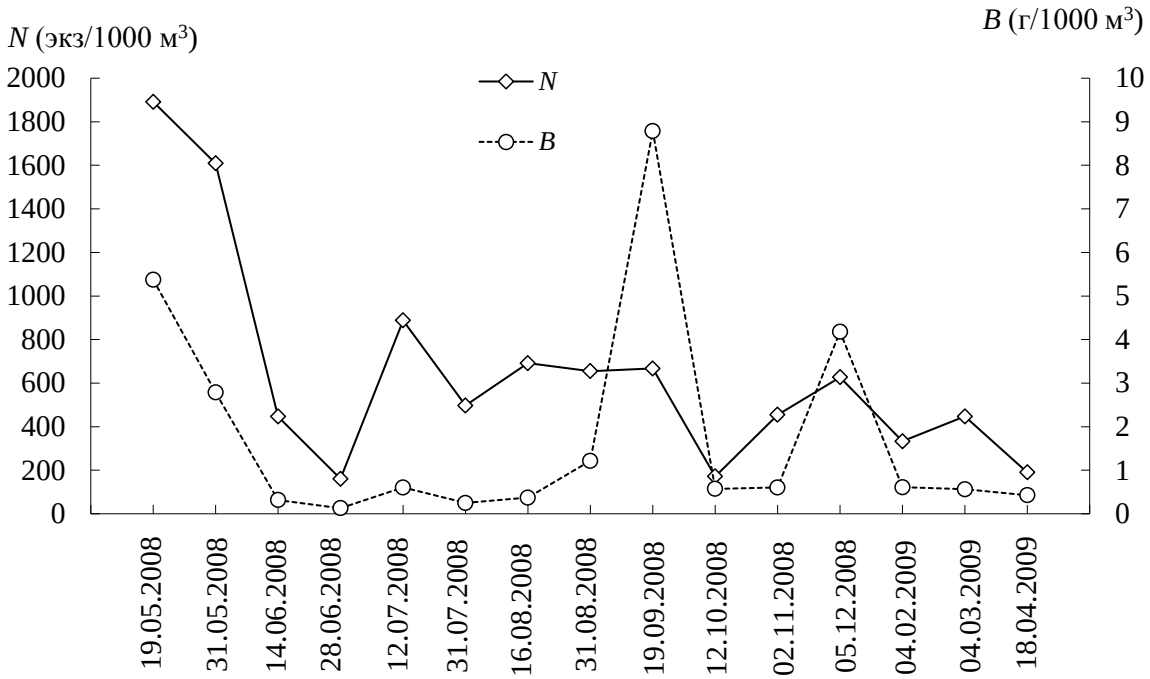

Рис. 5.4. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 1 в период с мая 2008 г. по апрель 2009 г.

Биомасса дрифта, как уже говорилось выше, изменялась сходным образом, однако были и некоторые отличия. В 2008 г. высокие значения биомассы наблюдались в мае (5.4 г/1000 м^3), в сентябре и в декабре (8.8 и 4.2 г/1000 м^3).

В сентябре 2008 г. высокие значения биомассы дрифта при неизменных значениях численности объясняются попаданием в пробу одной особи жука (*Colymbetes* sp.) с высокой массой, что внесло существенный вклад в общую биомассу. В декабре того же года высокие значения биомассы при не столь высоких значениях численности дрифта объясняются попаданием в ловушку двух личинок двукрылых из семейств Rhagionidae и Tipulidae, отличающихся большой массой тела.

Минимальная биомасса дрифта отмечалась с июня до начала августа, что можно объяснить с вылетом имаго насекомых и появлением затем личинок новой генерации, которые, как известно, отличаются очень низкой массой тела. Последующее уменьшение как биомассы, так и численности в

зимний и ранневесенний периоды можно объяснить миграцией более крупных форм вниз по течению.

Значения численности дрифта с мая 2009 г. до середины марта 2010 г. были невысоки (300 и 200 экз./м^3 в 2009 г. и 2 и 1 в 2010 г.), и наблюдалось их возрастание в течение лета (и в 2009, и в 2010 гг.). В августе наблюдались пиковые значения численности дрифта (которым в 2009 г. предшествовало снижение значений данного показателя с 900 экз./м^3 в первой половине июля до 200 экз./м^3 во второй; рис. 5.5).

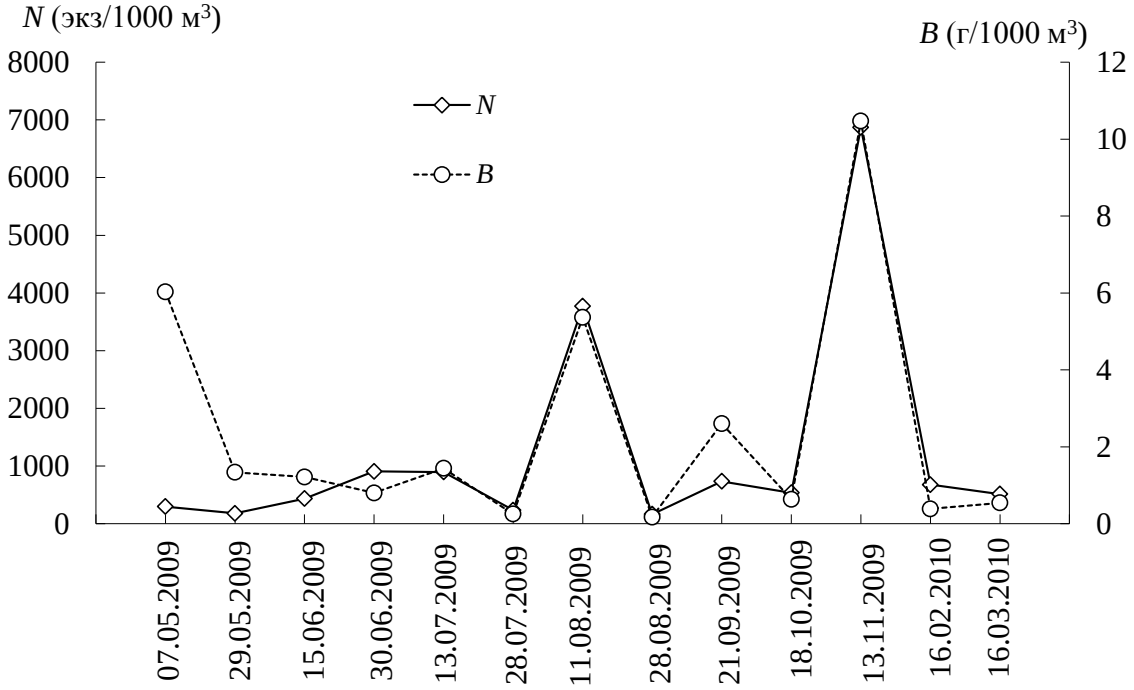

Рис. 5.5. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 1 в 2009–2010 гг.

После этого, во второй половине августа, наблюдалось снижение значений численности дрифта (до 160 экз./1000 м^3 в 2009 г. и 110 экз./1000 м^3 в 2010 г.), за которым в 2009 г. (в сентябре) следовало незначительное повышение значений этого показателя, и далее численность беспозвоночных оставалась на практически неизменном уровне до марта 2010 г. (за исключением пика значений в ноябре – 6900 экз./1000 м^3); в 2010 г. численность дрифта со второй половины августа по март 2011 года

существенных изменений не претерпевает. Следует отметить, что отбор проб не проводился в декабре 2009 г., январе 2010 г., апреле 2010 г., а также с декабря по февраль и в апреле 2011 г. в связи со сложными погодными условиями.

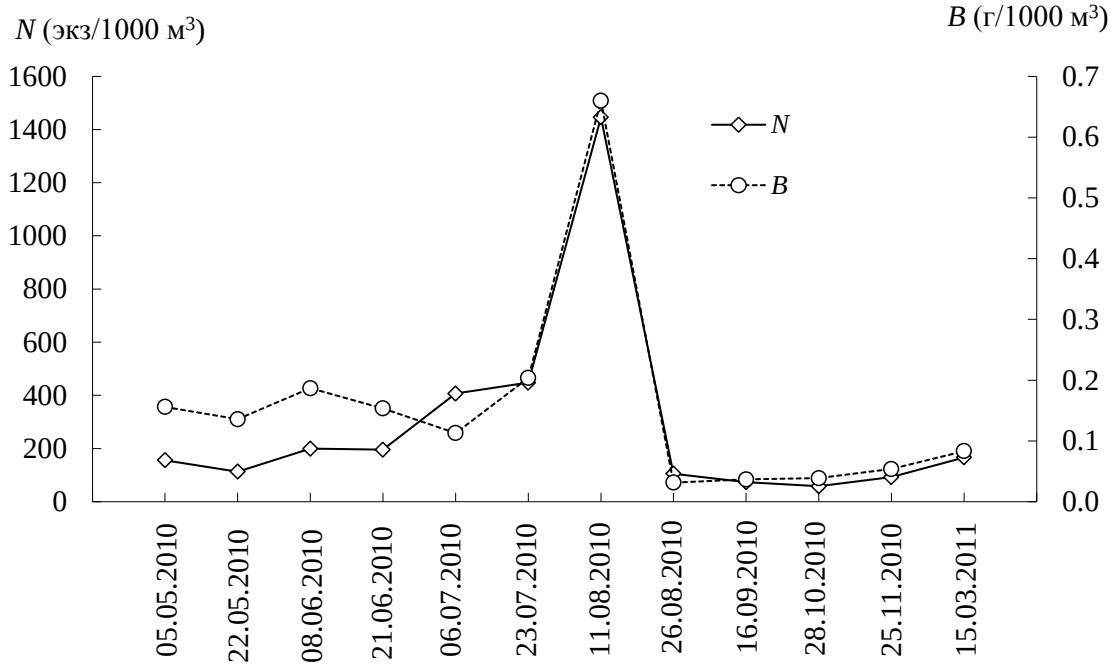

Рис. 5.6. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 1 в 2010–2011 гг.

В 2009–2011 гг. биомасса изменялась в течение сезона в целом так же, как численность, однако в период с мая 2009 по март 2010 г., помимо пиков, соответствующих пикам численности, в мае 2009 года наблюдаются высокие значения биомассы (6.0 г/1000 м^3) при относительно низких значениях численности дрифта.

В начале мая 2009 г. высокие значения биомассы при низких значениях численности можно объяснить присутствием в пробе брюхоногого моллюска (*L. auricularia*) с высокой массой тела, что на фоне низких значений численности внесло существенный вклад в общие значения. В сентябре того же года в пробу также попали брюхоногие моллюски (*L. ovata*), однако этот пик соответствовал достаточно высоким значениям численности прочих беспозвоночных.

На ст. 2 изменения численных показателей происходили во многом сходным образом (рис. 5.7–5.9). В первой половине мая 2008 г. численность дрифта была относительно невысока (600 экз./1000 м^3), однако ко второй половине месяца наблюдался некоторый рост этого показателя (до 1400 экз./1000 м^3), после чего его значения снижались вновь и оставались практически неизменными в течение всего июня. Далее, в первой половине июля, отмечались максимальные значения численности дрифта (3700 экз./1000 м^3), после чего, во второй половине июля, численность значительно снизилась (до 100 экз./1000 м^3). К первой половине августа значения численности дрифта возросли и оставались на достаточно высоком уровне до сентября; в октябре вновь отмечалось снижение численности дрифтующих гидробионтов (до 100 экз./1000 м^3), затем, к ноябрю, численность дрифта возросла (до 400 экз./1000 м^3). С ноября 2008 г. численность дрифта снижалась, и достигла своего минимума в апреле 2009 г. (50 экз./1000 м^3). К первой половине мая 2009 г. численность дрифта, хотя и оставалась достаточно низкой, всё же несколько возросла по сравнению с апрелем (увеличилась до 200 экз./1000 м^3), после чего, во второй половине мая, несколько снизилась (до 100 экз./1000 м^3). В первой половине июня численность дрифта возросла до 400 экз./1000 м^3, и в течение июня, как и в 2008 г., значения претерпевали лишь незначительное снижение. И в первой, и во второй половине июля 2009 г. численность дрифта была достаточно высока (2300 и 3300 экз./1000 м^3 соответственно). К первой половине августа численность дрифта уменьшилась до своих минимальных значений (30 экз./1000 м^3), после чего, в августе – сентябре, несколько увеличилась, но, всё же, оставалась небольшой (200 экз./1000 м^3).

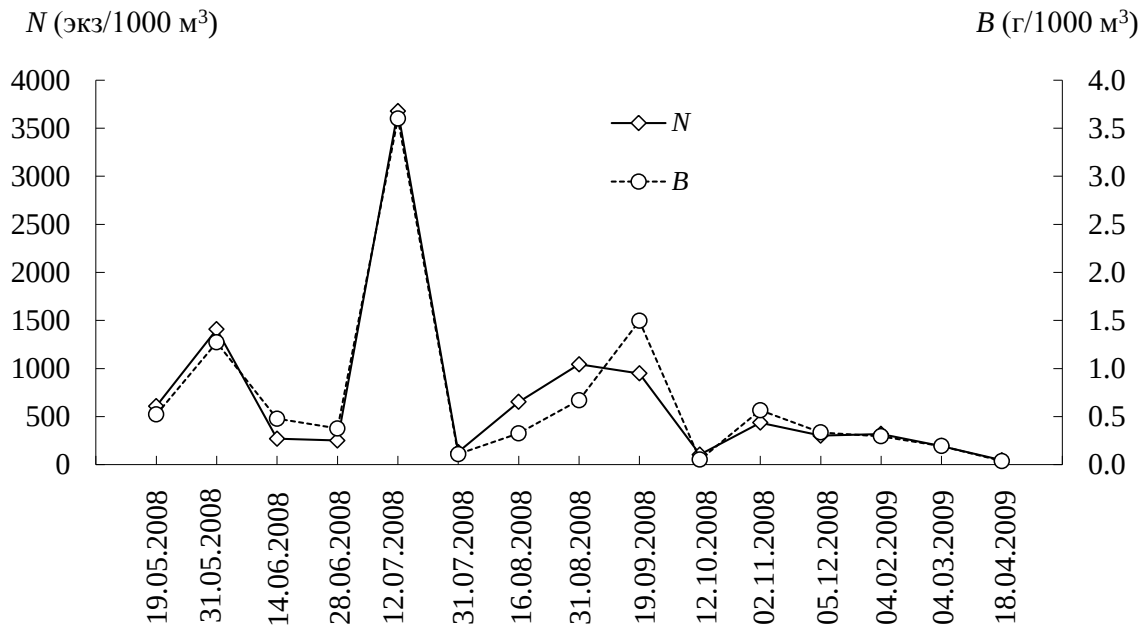

Рис. 5.7. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 2 в 2008–2009 гг.

В ноябре 2009 г. численность дрифта достигла своих максимальных значений – 13500 экз./1000 м^3.

В декабре 2009 г. и январе 2010 г. отбор проб не проводился в связи со сложными погодными условиями. В феврале 2010 г. численность дрифта принимала значения, близкие к минимальным (40 экз./1000 м^3), а к марту значения этого показателя возросли до 400 экз./1000 м^3.

В первой половине мая (в апреле 2010 г. отбор проб не проводился в связи с паводком) наблюдались такие же (400 экз./1000 м^3) значения численности дрифта. В течение второй половины мая и первой половины июня 2010 г. значения численности дрифта оставались на уровне, близком к 100 экз./1000 м^3, после чего несколько возрастали и затем снова оставались на практически одинаковом уровне до второй половины июля. В первой половине августа наблюдался пик численности беспозвоночных в дрифте (700 экз./1000 м^3), после чего, во второй половине августа, она вновь уменьшилась до 100 экз./1000 м^3. В сентябре – октябре 2010 г. значения

численности дрифта несколько повысились (240 и 200 экз./1000 м^3), а к ноябрю численность дрифта стала минимальной (10 экз./1000 м^3).

Изменения биомассы дрифта происходили сходным образом, однако имелись и незначительные отличия: в сентябре 2008 г. и во второй половине июля 2009 г. В сентябре 2008 г. биомасса дрифта достигла второго по величине пика за этот год. Однако численность, хотя и находилась на достаточно высоком уровне, показывала тенденцию к снижению. В июле 2009 г., напротив, биомасса уже уменьшалась, в то время как численность увеличилась, достигнув второго по величине пика.

В сентябре 2008 г. высокие значения биомассы были обусловлены достаточно большой массой тела беспозвоночных в дрифте, при этом численность дрифта тоже была высока. Поэтому данный пик можно рассматривать как неслучайный. Расхождения в изменении численности и биомассы в июле 2009 г можно объяснить присутствием в пробе большого количества мелких личинок двукрылых.

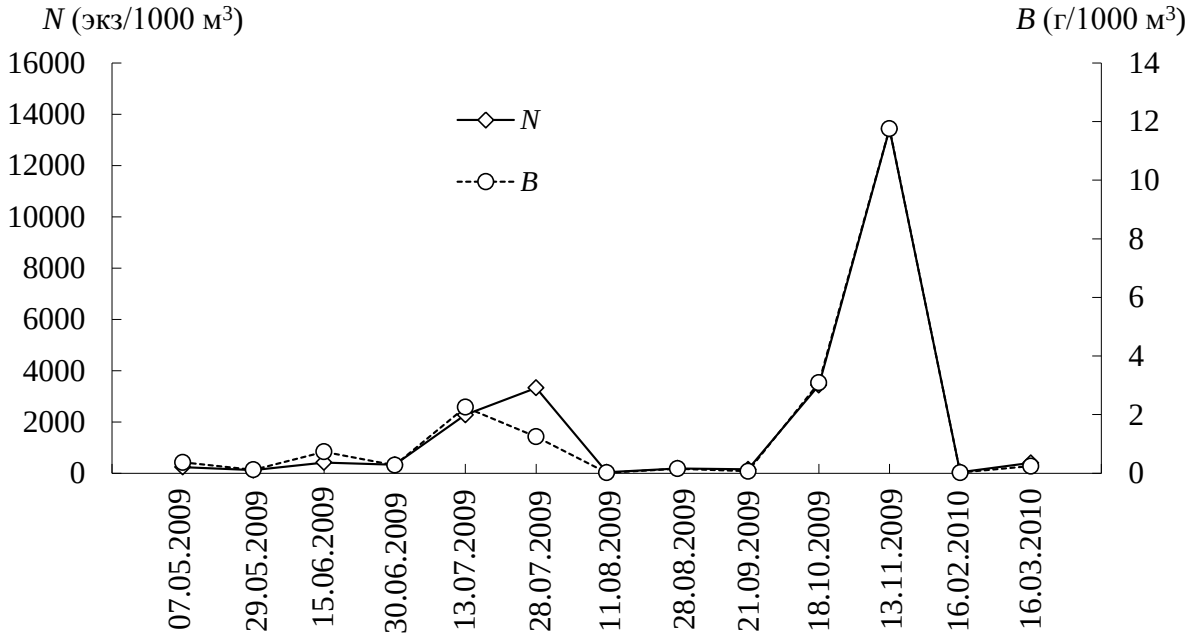

Рис. 5.8. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 2 в 2009–2010 гг.

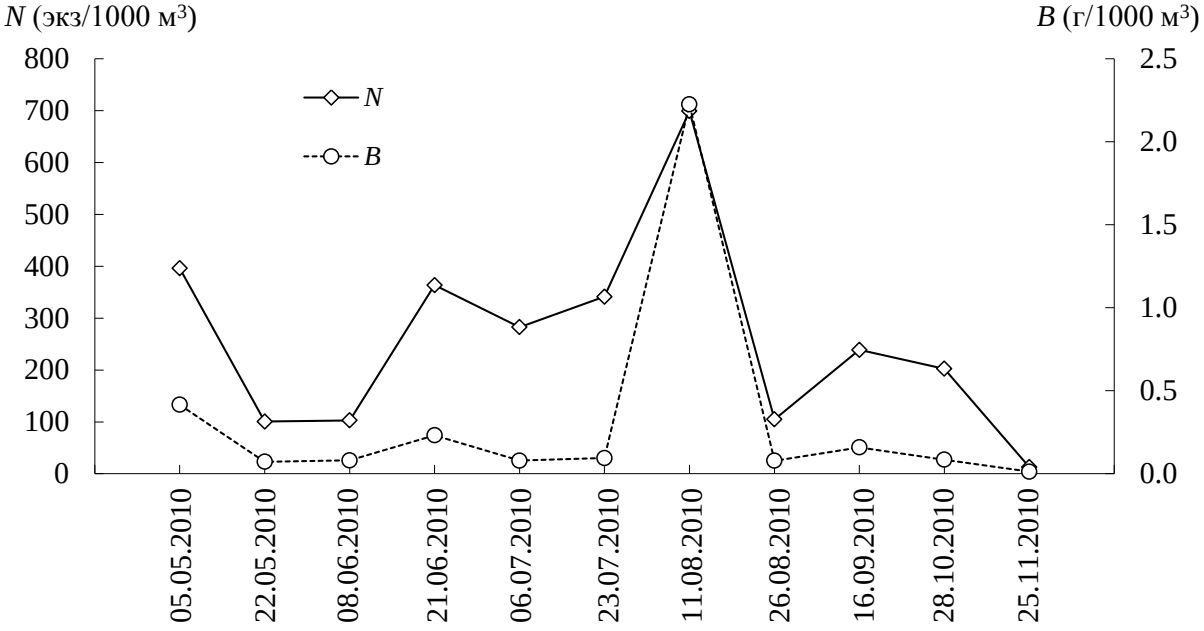

Рис. 5.9. Сезонная динамика численности и биомассы дрифта на ст. 2 в 2010 г.

В целом сезонные изменения численных показателей дрифта на обеих станциях в средней части р. Мёша имели много общего, однако наблюдались и различия. Кроме того, амплитуда колебаний численности и биомассы была на ст. 1 ниже, чем на ст. 2 (коэффициенты вариации численности и биомассы составили соответственно 162.7 и 163.8 % на ст. 1 и 233.4 и 226.0 % на ст. 2).

В первой половине мая 2008 г. на ст.1 были отмечены более высокие значения численных показателей дрифта, чем на ст. 2, что, возможно связано со сменой погоды, наблюдавшейся в этот день. В первой половине июля, напротив, наблюдался значительно более активный дрифт на ст. 2 (в 4 раза более высокая численность и в 6 раз более высокая биомасса). Возможно, это также было связано с погодными условиями: в этот день прошёл достаточно сильный дождь; проба на ст. 1 была взята до дождя, а на ст. 2 – после него. Спад численных показателей, наблюдавшийся в конце июля на обеих станциях, как и повышение показателей в августе – сентябре, был более заметен на ст. 2.

В 2009 г. с февраля и до первой половины июля изменения численных показателей на ст. 1 и ст. 2 происходили синхронно, с незначительными отклонениями, при этом на ст. 2 в этот период они были несколько ниже. В конце июня начались расхождения показателей: на ст. 1 наблюдались более высокие значения численности дрифта, чем на ст. 2. Накануне отбора проб (в предыдущий день) прошёл сильный дождь, что, возможно, оказало влияние в большей степени на ст. 2 (предыдущий и последующий отборы показывают более высокие значения показателей дрифта). Такая же картина наблюдалась в сентябре, когда накануне взятия проб также прошёл дождь.

С первой половины июля до первой половины августа высокие значения численных показателей на ст. 2 соответствовали низким на ст. 1, и наоборот. Высокие значения численных показателей на ст. 2 в июле были связаны с высокой численность в дрифте личинок семейства Simuliidae, которые в дрифте на ст. 1 в этот период встречались значительно реже. В первой половине августа, напротив, куколки мошек массово встречались в дрифте ст. 1, в то время как на ст. 2 интенсивность дрифта была очень низка.

Имеются данные, что развитие предимагинальных фаз мошек связано с регулярными и, видимо, обязательными массовыми миграциями личинок в составе дрифта (Определитель …, 1999). Возможно, здесь имел место именно такой случай. В октябре на ст. 2 наблюдался интенсивный дрифт при низких значениях такового на ст. 1. Это могло быть связано с тем обстоятельством, что в данное время выше по течению в большом количестве выпасались домашние гуси. Пик численных значений дрифта, приходящийся на ноябрь 2009 г., объяснялся катастрофическим дрифтом беспозвоночных – наблюдался ход шуги (глубинная и поверхностная шуга).

В 2010 г. колебания численных показателей в основном совпадали на ст. 1 и ст.2, как и в 2009 г., с более широкой амплитудой на ст. 2. Отличия наблюдались в сентябре и октябре. В обоих месяцах после отбора проб на ст. 1 начинался дождь, что, возможно, влияло на численность и биомассу дрифта на ст. 2, на которой отбор производился во вторую очередь.

Таким образом, количественные показатели динамичны в течение года. Наряду с сезонными изменениями условий среды, жизненным циклом самих гидробионтов, на дрифт влияют резкие изменения погоды (например, дожди). Известно, что одним из факторов, влияющих на дрифт беспозвоночных в реках, является скорость течения воды. Наряду с указанным явлением на показатели дрифта влияют осадки непосредственно и косвенно (возрастанием скорости течения), а также другие явления (например, шуга).

На примере рек Карелии показано (Барышев, 2001), что сильное течение может снести живых и мертвых беспозвоночных. Так, нимфы *Nemoura cinerea* смещаются со дна при скорости воды выше 0.3 м/с, а реофильные личинки ручейников рода *Taeniopteryx* способны противостоять течению воды до 0.65 м/с (Wilzbach et al., 1988).

При регулируемом увеличении скорости течения количество личинок ряда подёнок, ручейников и двукрылых в дневном или ночном дрифте возрастало (Poff, Ward, 1991). Напротив, количество личинок веснянок, хирономид при этом в дрифте уменьшалось.

В этой связи более подробно рассмотрим влияние скорости течения воды на показатели дрифта на двух станциях в средней части р. Мёша. На рис. 5.10 показана сезонная динамика среднемесячных значений скорости течения воды. Указывалось, что скорость течения сильно варьировала даже между последовательными отборами проб. Она варьировала и между сезонами. В начале отбора проб дрифта (19.05.2008 г.) скорость течения была значительной.

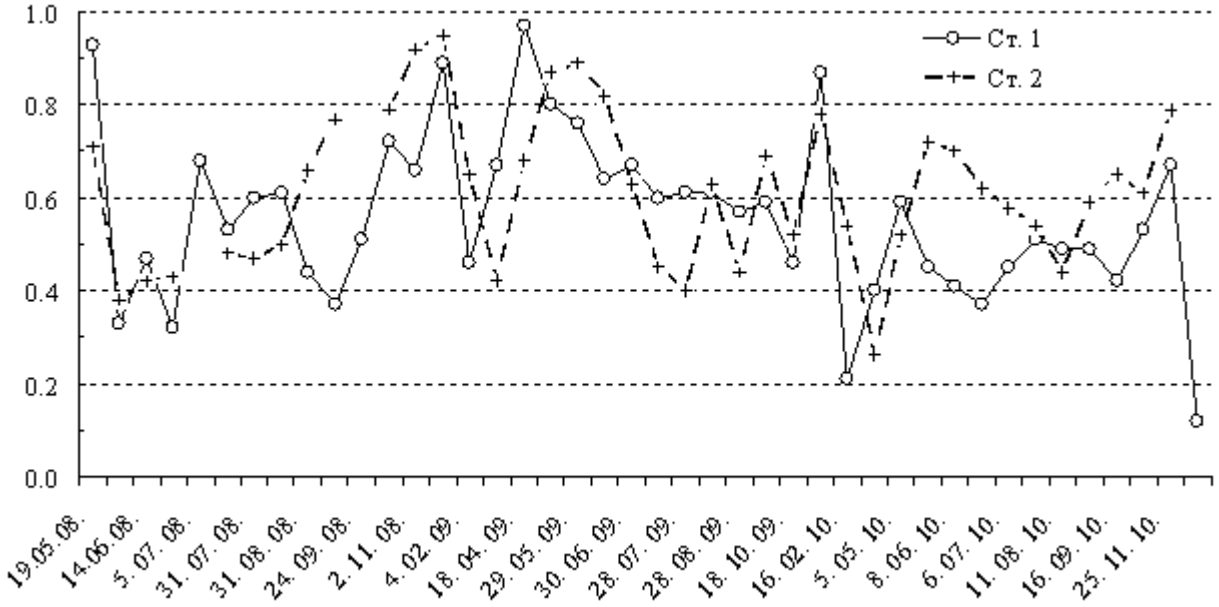

Рис. 5.10. Динамика скорость течения (м/с) на станциях в средней части р. Мёша (19.05.2008-15.03.2011 гг.)

Летом она стабилизировалась на относительно низких значениях. Осенью, зимой и весной следующего года наблюдались значительные колебания. Летом 2009 г. течение было более спокойное и стабильное. Лето 2010 г. отличалось аномально высокой температурой и низким уровнем воды. Заметное уменьшение скорости течения наблюдалось особенно на ст. 1. В целом минимальная скорость течения была отмечена для летнего периода (при равнении с весной и осенью: *ANOVA*, $p < 0.05$).

Анализ зависимостей дрифта от скорости воды на двух станциях р. Мёша показал, что в целом обнаруживается слабая зависимость количественных показателей дрифта (как в целом, так и отдельных систематических групп) от скорости течения. Достоверная корреляционная связь со скоростью течения обнаружилась лишь для относительных показателей (доля в общих показателях дрифта) личинок и куколок хирономид, причем она была отрицательной (с относительными значениями численности ($p = 0.007$) и биомассы ($p = 0.02$)). Суммарная биомасса дрифта уменьшалась по мере увеличения скорости течения воды ($p = 0.03$).

Наряду с личинками насекомых в дрифте могут присутствовать и куколки, на долю которых иногда приходится от 25 до 50 % численности всего дрифта (Ali, Mulla, 1975). По сборам экзувиев куколок в одной из рек Испании выявлено 43 вида хирономид (по 2 − Tanypodinae и Diamesinae, 19 − Ortocladiinae, 11 − Chironomini, 9 − Tanytarsini). Максимальная их численность приходилась на лето (650 экз./1000 м^3), осенью и зимой она была меньше (230−280 экз./1000 м^3) (Ubero-Pascal et al., 2000).

В дрифте р. Мёша куколки двукрылых насекомых обнаруживались с мая по сентябрь (с максимумом в июне − августе). Разные представители двукрылых отличаются друг от друга сезонной динамикой показателей. Так, личинки семейства Simuliidae и хирономиды *C.* гр. *algarum* обнаруживались в дрифте во все месяцы года (январе отбор проб не производился), а *O. saxicola* − за исключением февраля. Однако их куколки встречались в дрифте с июля по сентябрь, в мае и августе и с мая по июль соответственно.

Максимальная численность личинок семейства Simuliidae отмечена для ноября и июля (ноябрьский пик объясняется катастрофическим дрифтом), а куколок − для августа (рис. 5.11).

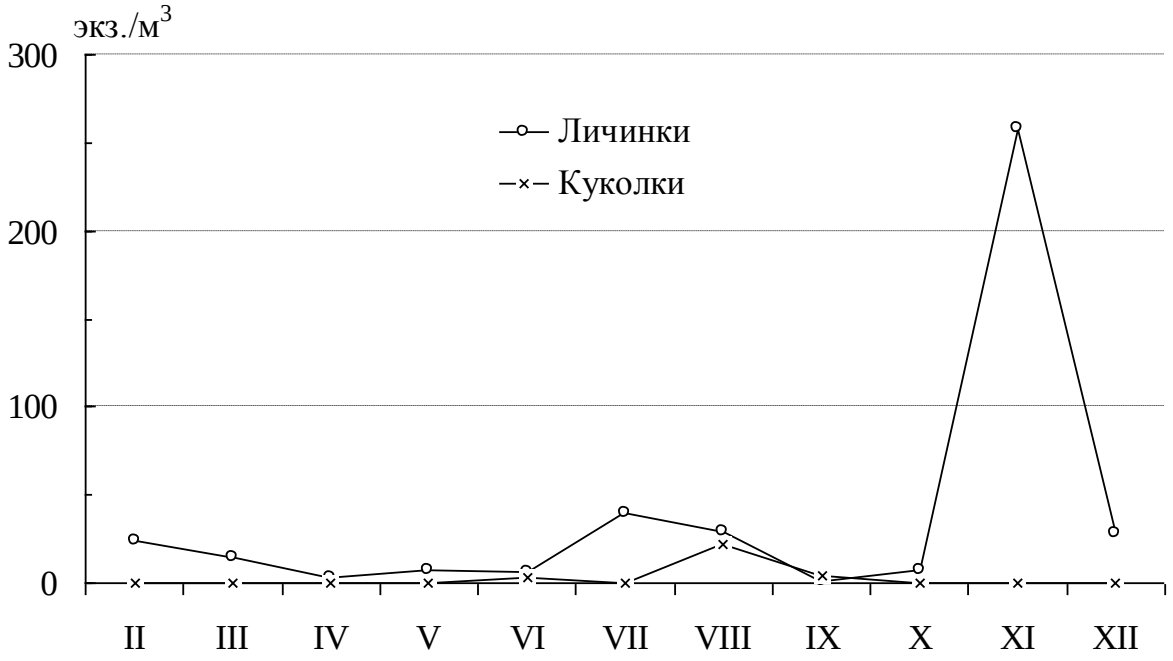

Рис. 5.11. Сезонная динамика среднемесячной численности личинок и куколок семейства Simuliidae в дрифте р. Мёша (2008−2011 гг.)

В одном из водотоков в Калифорнии частая встречаемость личинок и куколок рода *Cricotopus* в дрифте отмечалась в период с июня по сентябрь (Ali, Mulla, 1975).

В данном исследовании личинки хирономид рода *Cricotopus* встречались в дрифте фактически во все месяцы, а их куколки − с марта по сентябрь (рис. 5.12).

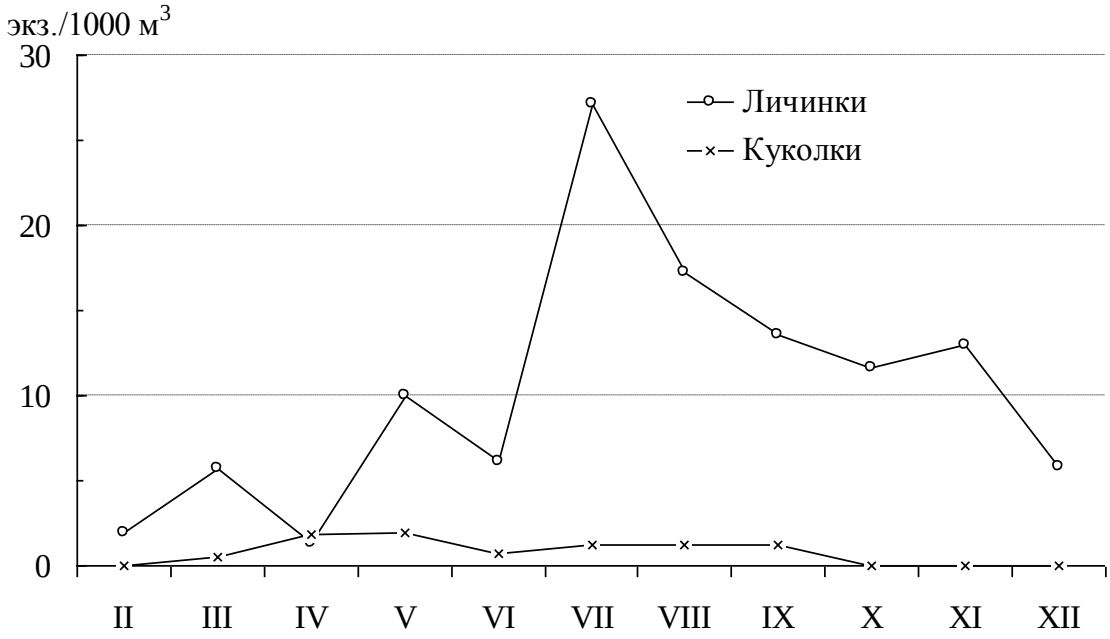

Рис. 5.12. Сезонная динамика среднемесячной численности личинок и куколок хирономид рода *Cricotopus* в дрифте р. Мёша (2008−2011 гг.)

Хирономиды *Mesocricotopus* sp. были представлены в дрифте лишь куколками, которые обнаруживались в дрифте уже в марте. Пики численности куколок этого вида наблюдались в апреле и июле (рис. 5.13).

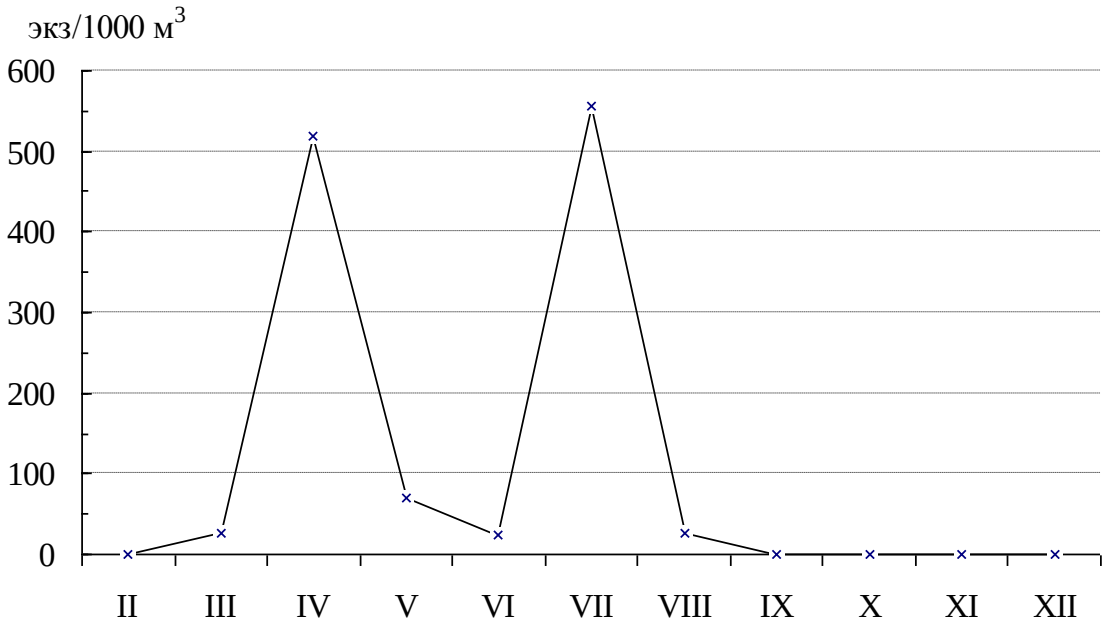

Рис. 5.13. Сезонная динамика среднемесячной численности куколок хирономид *Mesocricotopus* sp. в дрифте р. Мёша (2008−2011 гг.)

5.2. Река Казанка

Численность и биомасса дрифтующих организмов в пробах дрифта изменялись в течение периода исследования (рис. 5.14).

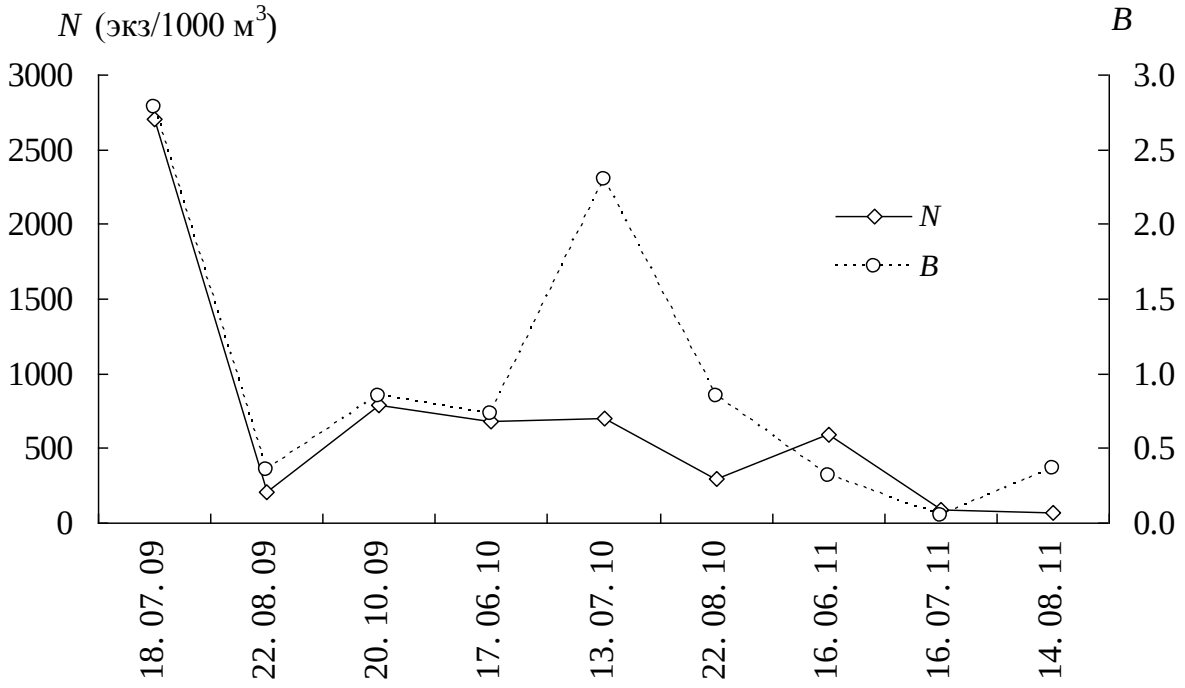

Рис. 5.14. Изменения численности и биомассы дрифта в средней части р. Казанка в 2009–2011 гг.

В июле 2009 г. в дрифте р. Казанка наблюдались максимальная численность и биомасса беспозвоночных (2700 экз./1000 м^3 и 2.8 г/1000 м^3 соответственно). После этого, в июле, численность и биомасса дрифта достигли минимальных значений (200 экз./1000 м^3 и 0.4 г/1000 м^3), а в октябре численные показатели дрифта вновь возросли (до 800 экз./1000 м^3 и 0.9 г/1000 м^3).

В 2010 г. численность дрифта в июне – июле изменялась незначительно (680 экз./1000 м^3 и 700 экз./1000 м^3), в то время как биомасса в июне имела значения, близкие к средним (0.7 г/1000 м^3), а в июле наблюдался пик (2.3 г/1000 м^3). В августе значения численности и биомассы вновь снизились (до 300 экз./1000 м^3 и 0.8 г/1000 м^3).

В 2011 г. в июне значения численности также были близки к средним (600 экз./1000 м^3), а значения биомассы беспозвоночных в дрифте были несколько ниже (0.3 г/1000 м^3). В июле оба эти показателя значительно снизились (численность до 100 экз./1000 м^3, биомасса – до 0.05 г/1000 м^3). В августе значения численности дрифта оставались низкими (70 экз./1000 м^3), при этом биомасса несколько возросла (0.4 г/1000 м^3).

Высокие значения биомассы в июле 2009 и 2010 гг. можно объяснить присутствием в пробе двустворчатых моллюсков. Причём, если в июле 2009 г. помимо моллюсков наблюдалась высокая биомасса (и численность) насекомых, то в 2010 г. биомасса формировалась почти исключительно моллюсками. Увеличение биомассы в августе 2011 г. объясняется присутствием в пробе личинки ручейника (*H. angustipennis*) с достаточно большой массой тела, что, на фоне низкой численности дрифта, внесло существенный вклад в общую биомассу.

В целом в летний период скорость течения воды оставалась почти на одинаковом уровне, в пределах 0.7–1.1 м/с (см. *Приложение* 3). Лишь 16.07. 2011 г. она резко повысилась после дождя.

5.3. Река. Нокса

Как и в реках Мёша и Казанка, в р. Нокса выявлена значительная вариабельность количественных показателей дрифта (рис. 5.15).

В июле 2009 г. численность дрифта беспозвоночных в реке была близка к средним показателям (900 экз./1000 м^3), а биомасса была достаточно высока (3.1 г/1000 м^3). В августе значения обоих показателей упали (до 600 экз./1000 м^3 и 0.2 г/1000 м^3). В октябре вновь наблюдался рост обоих показателей (до 1100 экз./1000 м^3 и 0.7 г/1000 м^3). В июне – июле 2010 г. численность дрифта была достаточно высока (1900 и 1700 экз./1000 м^3), значения биомассы были высоки в июне, а в июле были низкими (7.0 г/1000 м^3 в июне и 1.0 г/1000 м^3 в июле).

В связи с засушливым летом в августе 2010 г. вода на данном участке реки исчезла (частично река пересохла, либо превратилась в небольшие озерца и лужи), поэтому отбор проб дрифта не проводился.

В июне 2011 г. наблюдались достаточно низкие показатели численности дрифта (400 экз./1000 м^3) при высоких значениях биомассы (9.0 г/1000 м^3). В июле и августе численность дрифта беспозвоночных возросла (до 500 экз./1000 м^3 и 1700 экз./1000 м^3 соответственно), при этом в июле биомасса значительно снизилась (до 0.3 г/1000 м^3), а в августе несколько возросла по сравнению с июлем (0.7 г/1000 м^3).

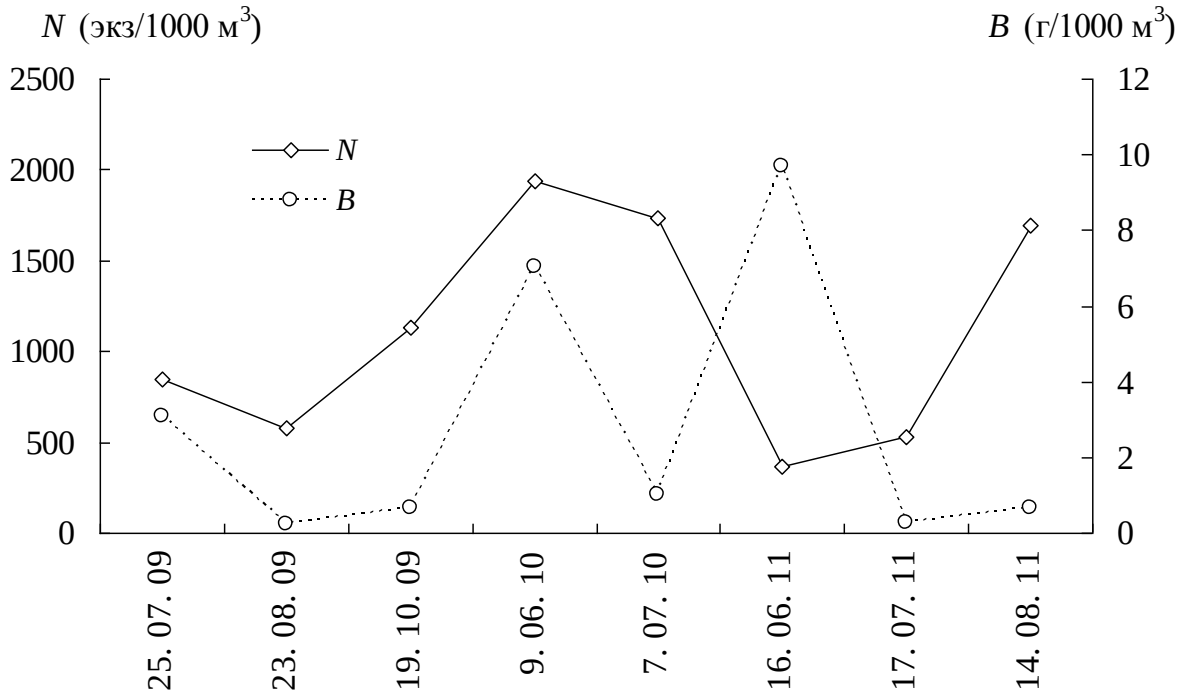

Рис. 5.15. Динамика численности и биомассы дрифта в верховье р. Нокса в 2009–2011 гг.

Максимальные значения биомассы дрифта, отмечаемые при отборе проб, в основном, были обусловлены попаданием в ловушку клопов, жуков и брюхоногих моллюсков. Достаточно высокие значения биомассы в июле 2009 г. были связаны с высокой дрифтовой активностью, одновременным присутствием в пробе жука (*Platambus maculatus*) и клопа (*N. cinerea*) с относительно большой массой тела. То же относилось к июню 2010 г., когда в пробу попал клоп (*N. glauca*) с большой массой тела, и в результате наблюдался пик значений биомассы всего дрифта. В июне 2011 г., когда наблюдался максимум значений биомассы дрифта за весь период исследований при достаточно низкой численности дрифта, их пики можно было объяснить попаданием в ловушку сразу четырёх брюхоногих моллюсков (*L. auricularia*), что существенно сказалось на общих показателях биомассы дрифта.

В целом р. Нокса отличалась от двух других рек относительно низкой скоростью течения воды, особенно летом в 2010 г. в результате аномально жаркой и сухой погоды (см. *Приложение* 3).

5.4. Сезонные флуктуации показателей дрифта как результат влияния абиотических и биотических факторов

В целом количество (и биомасса) отдельных видов и даже систематических групп в дрифте непостоянны; они меняются в зависимости от сезона года. Наименьшие значения числовых показателей дрифта могут наблюдаться непосредственно после прохождения паводка (весной), после массового вылета насекомых (в летнее время) и в некоторой степени в зимний период (возможно, в связи со снижением активности гидробионтов).

По литературным данным, на сезонную динамику влияют биологические особенности донных беспозвоночных, а именно, процессы, связанные с их циклом развития (Waters, 1972; O'Hop, Wallace, 1983). Обычно личинки хирономид преобладают в дрифте по численности в течение всего года, достигая максимальных значений (и внося максимальный вклад в общую численность дрифта) в июле (Петрожицкая, Руднева, 2000). Личинки подёнок и мошек также многочисленны в дрифте в летнее время (в июне). Однако на примере р. Большая показано (Травина, 2006), что большая часть личинок хирономид являются дицикличными, т.е. имеют весеннюю (июнь) и летнюю генерации (конец августа – начало сентября). Появившаяся молодь заселяет пригодные участки ложа реки.

Однако, наряду с фазой жизненного цикла гидробионтов, обитающих в водотоке, состав и количественные показатели дрифта резко изменяются из-за погодных условий (в особенности влияние оказывают дожди, ледостав, промерзание до дна) и катастрофических факторов (резкое увеличение скорости течения воды, шуга, ледоход, разрушение субстрата и другие явления).

Различные природные явления (как, например, весеннее половодье, увеличение скорости течения воды в период дождей) и связанные с ними нарушения структуры грунта приводят к добавлению к поведенческому дрифту катастрофического. Показано (Hynes, 1970; O'Hop, Wallace, 1983), что в летний период количество мигрирующих в составе дрифта беспозвоночных относительно мало, повышается осенью, и затем снова снижается.

К беспозвоночным, встречающимся в дрифте постоянно, присоединяются беспозвоночные автохтонного происхождения (сносимые быстрым течением, при нарушении грунта и т.д.), а также аллохтонного происхождения (наземные беспозвоночные, сносимые при затоплении прибрежной суши, упавшие на воды с деревьев и т.д.). Усиление течения в период дождей вызывает увеличение содержания в воде мелких частиц грунта и особенно твердых органических веществ, при этом возрастает и численность дрифтующих беспозвоночных (O'Hop, Wallace, 1983; Wilzbach et al., 1988).

Максимальные значения численности в конце мая и минимальная численность личинок хирономид в сентябре-октябре были отмечены для дрифта р. Большая (Камчатка) (Травина, 2006). Возрастание количества дрифтующих беспозвоночных в реках южной части Карелии приходится на период паводка и во время интенсивного вылета (июль – август), а минимальная численность и биомасса наблюдаются в осенне-зимнее время И.А. Барышев (2001).

Таким образом, данные, полученные при изучении сезонных изменений показателей дрифта трех (см. главы 5.1–5.3), рассматриваемых в настоящей работе рек, позволяют заключить, что они характеризуются значительной вариабельностью, как между годами, так и между сезонами года. Аномально сухая погода летом 2010 г. негативно отразилась на количестве и биомассе дрифта. В целом количество и биомасса дрифтующих беспозвоночных наблюдались осенью, летом численность уменьшалась примерно в два раза, а биомасса в три раза.

На примере р. Мёша показано, что зимний период отличался от других сезонов года минимальными показателями всех основных систематических групп беспозвоночных в дрифте; водяные клещи и жуки вообще не обнаруживались в дрифте в зимний период. Если для олигохет максимальные значения численности и биомассы отмечались летом, то у двукрылых насекомых, представленных, главным образом, семействами Chironomidae и Simuliidae, они приходились на осень и лето. Водяные клещи, подёнки и клопы были многочисленными весной. В целом ход сезонных изменений дрифта отражает особенности жизненного цикла отдельных видов беспозвоночных. У насекомых пики численности приходятся на периоды окукливания личинок перед вылетом имаго. Куколки также встречаются в дрифте, а ряд таксонов беспозвоночных в р. Мёша представлен в дрифте лишь на этой стадии.

Биомасса дрифта резко возрастает в случае попадания в ловушку крупного жука или моллюска. На показатели дрифта оказывают влияние резкие изменения условий в реке, а именно дожди, ход шуги, механическое воздействие на дно рек (например, в результате скопления животных выше места отбора проб дрифта) (см. главу 5.1). Одним из факторов, влияющих на дрифт беспозвоночных в реках, является скорость течения воды, повышающаяся в период дождя или весеннего половодья. Однако на примере р. Мёша обнаружилось, что, напротив, количество личинок и куколок хирономид, как и всех беспозвоночных, уменьшается при возрастании скорости течения воды.

Глава 6. СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ДРИФТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Наряду с постоянным дрифтом, при котором беспозвоночные мигрируют в составе дрифта в относительно малом количестве преимущественно пассивно, наблюдается катастрофический дрифт. Причиной последнего чаще всего является резкое изменение условий среды обитания или другие факторы. Это явление не имеет определенной приуроченности ко времени суток. Температура, вероятно, не является фактором, влияющим на суточную динамику, как это было показано на примере арктического ручья с постоянной температурой (0.4˚C). Повышенный дрифт наблюдается в ночное время (Müller-Haecker, 1970; по: Müller, 1974). Течение, особенно во время паводка, может стать причиной сноса беспозвоночных в реках (Poff, Ward, 1991; Барышев, 2001).

Однако и многие другие явления могут стать причиной дрифта, например, поиск пищи, места с большим содержанием растворенного кислорода в воде, избегание хищников, миграции в период размножения, линьки и т.д. (Waters, 1965). Характер суточной динамики также связывают с циклом развития насекомых, а именное со стадией развития личинок или окукливанием и вылетом имаго (Bass, 2004). В целом у беспозвоночных наблюдается разная ритмика активности (Богатов, 1994).

Резкое усиление миграции в определенное время суток (или так называемый поведенческий дрифт) отмечают многие авторы (Müller, 1974). Соответственно, выделяют «дневной» и «ночной» дрифт (Watson, 1971; Bass, 2004). Одним из факторов, влияющих на дрифт беспозвоночных, является свет, отношение к которому (фототаксис) может быть отрицательным или положительным. Ведущую роль освещённости для суточной динамики беспозвоночных подчеркивают многие авторы (например, Ali, Mulla, 1979; Барышев и др., 2004). По результатам экспериментального регулирования фотопериода в ручье (Северная Швеция) показано (Marziali et al., 2009), что в

условиях «арктического лета» максимальное количество личинок хирономид в дрифте наблюдается в середине дня. При фотопериоде 12 ч «темное время» и 12 ч «светлое время» хирономиды в массе появлялись в «темное время». Лунное освещение в ночное время подавляет миграционную активность беспозвоночных (Brittain, Eikland, 1988; Allan, 1995).

Таким образом, свет является одним их ключевых факторов, влияющих на суточную динамику дрифта.

Как уже указывалось в главе 2, для исследования суточной динамики дрифта беспозвоночных в средней части р. Мёша у н.п. Чита было проведено 9 круглосуточных отборов в 2008–2010 гг. (в летний и осенний периоды).

28–29 июня 2008 г. Максимальные численность и биомасса наблюдались с 23 до 11 ч; растянутость периода, в течение которого наблюдалась активная миграция беспозвоночных, возможно, была связана с особыми условиями освещённости (29 июня был пасмурный день, облачность достигала 70 %). Беспозвоночные, обнаруженные в период максимальной миграционной активности, относились преимущественно к классу насекомых (от 83 до 100 % численности и от 77 до 100 % биомассы). Численность и биомасса беспозвоночных в дрифте формировалась двукрылыми (семейства Chironomidae и Simuliidae) и подёнками. Кроме насекомых, в пробах в это время встречались также водяные клещи.

5–6 июля 2008 г. Численность и биомасса дрифта изменялись сходным образом. С 10 до 19 ч дня численность и биомасса дрифта оставались практически на постоянном уровне. К 22 ч наблюдалось возрастание значений этих показателей, а максимальные их значения приходились на период с 22 до 7 ч.

К 10 ч утра следующего дня значения численности и биомассы вновь вернулись на прежний уровень. Беспозвоночные, формировавшие максимальную численность и биомассу в ходе данного наблюдения, тоже относились, в основном, к классу насекомых (от 78 до 98 % численности и от 76 до 98 % биомассы). Среди них основу численности составляли также

личинки двукрылых (Chironomidae и Simuliidae). Помимо них были отмечены водяные клещи, подёнки, ручейники и клопы. Лишь в одной пробе (в 1 ч ночи) биомасса ручейников в общей биомассе дрифта оказалась несколько выше показателей двукрылых.

24–25 сентября 2008 г. В динамике численности и биомассы дрифта наблюдалась динамика, сходная с таковой 28–29 июня. Однако были и некоторые отличия. С 8 до 11 ч утра наблюдались наиболее высокие значения численности дрифта, снижение которых происходило с 14 до 17 ч. Временный подъём численности дрифта отмечался в 20 ч, после чего (с 23 до 5 ч утра 25 сентября) численность дрифта снова уменьшалась. Численность и биомасса дрифта, как и в предыдущих суточных отборах, в периоды наибольших их значений формировались преимущественно насекомыми (от 80 до 96 % численности и от 78 до 99 % биомассы). Кроме насекомых, в пробах были отмечены представители водяных клещей, круглых червей, пиявок и брюхоногих моллюсков. Из класса Insecta отмечены представители отрядов Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera, Heteroptera и Diptera. В период с 8 до 11 ч двукрылые вносили максимальный вклад в суммарные показатели дрифта. Вечером (20 ч) численность клопов и двукрылых стала практически равной, а доля клопов в общей биомассе значительно превысила таковую двукрылых (за счёт высокой массы тела). Следует отметить, что 24 сентября, как и 29 июня, был пасмурный день (облачность составляла 100 %). Повышение численных показателей дрифта, зафиксированное в 20 ч, можно объяснить тем, что вечерние сумерки в этот день окончились в 19 ч 13 мин, и это время являлось, по сути, началом ночного периода.

29–30 мая 2009 г. относительно высокая биомасса дрифтующих организмов была отмечена в 9 ч утра, максимальные же значения численных показателей дрифта наблюдались с 0 до 3 ч утра. В этот период максимальный вклад в общую численность и биомассу, так же, как и в предыдущих суточных сериях, формировали насекомые (Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera, Heteroptera и Diptera), на долю которых приходилось

от 93 до 100 % численности и от 95 до 100 % биомассы; при этом наибольшие доли в общей численности и биомассе принадлежали личинкам двукрылых и подёнок Утренний пик биомассы можно объяснить присутствием в пробе относительно крупных клопов (*A. aestivalis*) и личинок ручейников (*Triaenodes bicolor*). Помимо насекомых, в пробах были отмечены водяные клещи.

8–9 июля 2009 г наблюдалась такая же динамика изменения количественных показателей дрифта. Максимальные значения численности и биомассы дрифтующих беспозвоночных наблюдались в 8 ч и с 23 до 2 ч ночи, после чего значения этих показателей снижались. Как во время утреннего, так и во время ночного пика наибольшая доля в общей численности и биомассе (от 96 до 100 % и от 90 до 100 % соответственно) принадлежала насекомым. Кроме личинок двукрылых (семейства Chironomidae, Simuliidae и Ceratopogonidae), которые вносили максимальный вклад в общую численность и биомассу, были обнаружены представители отрядов Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera и Heteroptera. Среди них доля личинок подёнок в общей численности и биомассе была сравнима с таковой двукрылых. Наряду с ними в пробах были отмечены водяные клещи и олигохеты (в 8 ч утра).

16–17 августа 2009 г. наблюдались два пика численных показателей дрифта: небольшой пик в 15 ч и максимальный пик с 0 до 3 ч утра. Во время дневного пика (15 ч) численность и биомасса дрифта формировались почти исключительно личинками и куколками семейства Simuliidae. Личинки и куколки семейства Chironomidae значительно уступали им по вкладу в общую численность и биомассу. Кроме них, были обнаружены водяные клещи.

Во время ночного пика (с 0 до 3 ч утра) к этим группам добавились представители Oligochaeta и Hirudinea, а также Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera и Heteroptera. Максимальные значения численности и биомассы также отмечались у двукрылых. Лишь в 3 ч утра вклад ручейников в общую

численность и биомассу превысил долю двукрылых, что объяснялось не только увеличением абсолютных значений численности и биомассы ручейников, но и уменьшением таковых у двукрылых.

Следует отметить, что 16 августа наблюдалась смена погодных условий: утром было ясно, облачность составляла около 20 %, а в середине дня облачность возросла, и начался дождь. Возможно, этим и объясняются высокие значения числовых показателей двукрылых в дрифте в дневной пробе (в 15 ч).

8–9 июня 2010 г. численность и биомасса дифта с 9 до 21 ч были невысокими; эти показатели достигли максимальных значений в 0 ч, после чего они вернулись на прежний уровень. Максимальный вклад в общую численность и биомассу вносили насекомые (на их долю в этот период приходилось 97 % численности и 98 % биомассы), в основном за счет отрядов Ephemeroptera, Trichoptera и Diptera.

Как и в предыдущих суточных отборах, по численности и биомассе преобладали представители отряда двукрылых (в основном, личинки и куколки семейства Chironomidae). Кроме насекомых, в пробе также встречались водяные клещи и двустворчатые моллюски. Непродолжительный пик максимальных значений показателей дрифта беспозвоночных в этот день может быть объяснён коротким ночным периодом: вечерние сумерки закончились в 22 ч 30 мин, а утренние сумерки начались примерно в 3 ч.

6–7 июля 2010 г. максимальные значения численности и биомассы дрифта также наблюдались с 0 до 3 ч; кроме того, в 15 ч было отмечено некоторое повышение численности дрифта при небольшом увеличении биомассы. Во время дневного пика в дрифте были обнаружены лишь насекомые (представленные исключительно хирономидами) и водяные клещи (5 % численности и 11 % биомассы).

В ночное время в период высоких значений численности и биомассы также встречались лишь насекомые (97–100 % численности и 99–100 %

биомассы) и гидракарины. Однако из насекомых, помимо хирономид, были отмечены также представители семейства Simuliidae и отрядов Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera и Heteroptera. По численности все отряды сильно уступали двукрылым, и лишь по показателям биомассы жуки преобладали над двукрылыми (52 % от общей биомассы в пробе в 3 ч утра) за счёт большой массы тела.

26–27 августа 2010 г. Во время последнего круглосуточного отбора максимальные значения количественных показателей дрифта наблюдались с 21 до 3 ч утра; в остальное время эти показатели были низкими. Абсолютное большинство беспозвоночных в дрифте в этот период принадлежало к классу насекомых. Лишь в одной пробе была обнаружена одна особь водяного клеща. Насекомые были представлены отрядами Ephemeroptera, Trichoptera, Heteroptera и Diptera; при этом максимальные доли в общей численности и биомассе принадлежали подёнкам и двукрылым (семейство Chironomidae).

Подытоживая результаты девяти круглосуточных наблюдений, можно заключить, что количество мигрирующих в дрифте видов и таксонов беспозвоночных максимально тёмное время суток (с 22 до 1 ч). Минимальное разнообразие приходится на светлое время суток (рис. 6.1).

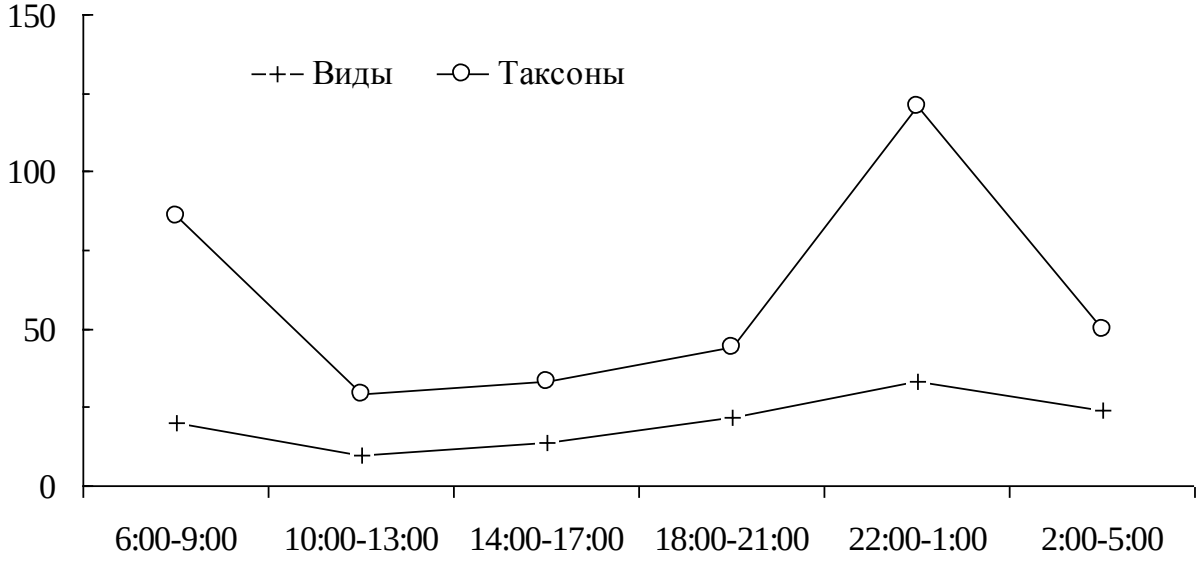

Рис. 6.1. Суточная динамика количества видов и таксонов мигрирующих в дрифте беспозвоночных.

Сходная динамика наблюдается и при сравнении средних величин количества таксонов, рассчитанных для одной пробы (рис. 6.2).

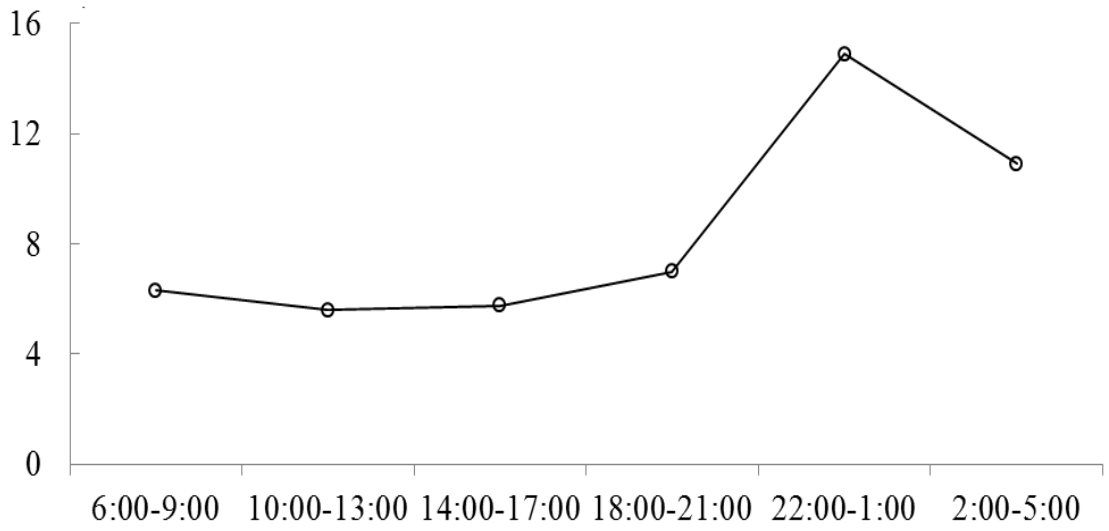

Рис. 6.2. Динамика среднего количества таксонов на одну пробу в пробах дрифта в течение суток

Несмотря на отсутствие достоверных отличий в численности олигохет в дрифте между выделенными нами периодами суток, видно, что во второй половине дня (14–17 ч) их встречается несколько больше. Пиявки и моллюски редко появляются в дрифте, как ночью, так и днем (табл. 6.1).

Таблица 6.1

Средняя численность (экз./1000 м^3) отдельных систематических групп в разные периоды суток

Таксон	6–9	10–13	14–17	18–21	22–1	2–5
Oligochaeta	3±2	6±4	20±11	2±1	2±1	0
Hirudinea	0	0	6±5	3±2	3±3	0
Gastropoda	0	3±2	0	0	0	12±4
Bivalvia	0	0	5±4	0	3±3	0
Hydracarina	59±22	72±27	85±18	72±24	61±20	126±63
Ephemeroptera	121±85	21±8	33±22	197±103	445±131	136±45
Heteroptera	19±14	8±5	22±6	75±36	54±17	22±13

Coleoptera	5±3	6±2	0	3±3	31±14	22±9
Lepidoptera	23±6	0	0	0	0	4±4
Trichoptera	36±14	6±4	11±7	23±8	216±108	43±12
Simuliidae	242±124	105±27	451±307	172±96	1639±1147	518±164
Chironomidae	330±92	280±112	248±78	262±46	813±331	374±88
Insecta	765±219	421±126	750±307	739±210	3245±1441	1441±224
Всего	827±231	506±155	866±409	816±215	3314±1453	1277±256

Личинки Lepidoptera встречаются в дрифте лишь ранним и поздним утром. Личинки двукрылых семейств Certopogonidae и Tabanidae не были обнаружены в дрифте в период с 10 ч дня до 21 ч вечера. В целом численность преобладающей части мигрирующих в дрифте беспозвоночных максимальна в наиболее темное время суток (период с 22 до 1 ч).

Максимальная суммарная биомасса беспозвоночных в дрифте также отмечается ночью (рис. 6.3).

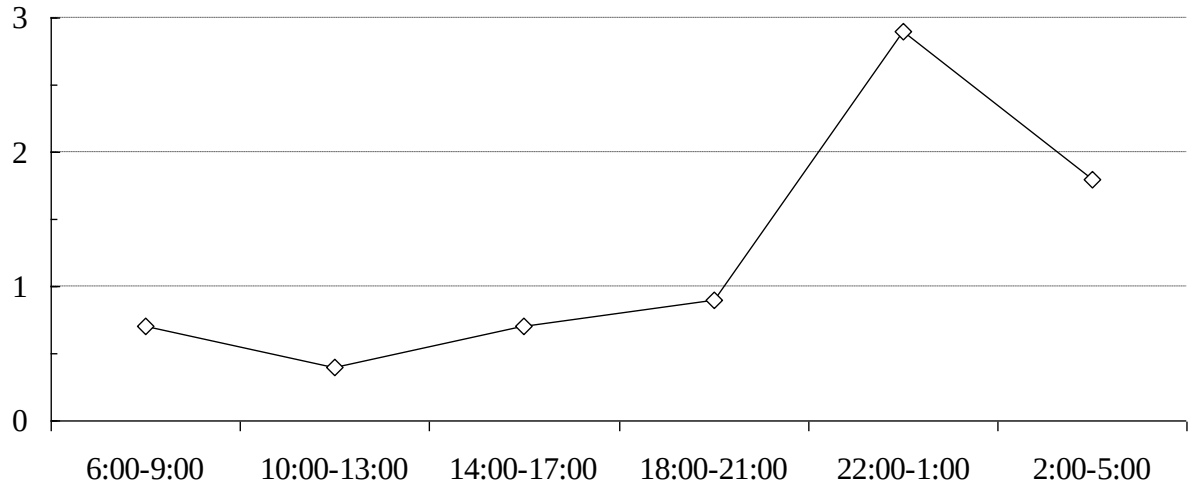

Рис. 6.3. Суточная динамика средней биомассы (*B*, г/1000 м^3) в дрифте р. Мёша (2008-2010 гг.)

Таким образом, полученные в настоящем исследовании результаты соответствует литературным данным. Например, В.В. Богатов (1994, 2005) отмечает, что наиболее активный подъем организмов в толщу воды чаще всего происходит в тёмное время суток. О более интенсивном ночном дрифте

пишут также T.F. Waters и K. Müller (по: Wilzbach et al., 1988). И.А. Барышев с соавторами (2004) отмечает наличие ночного пика интенсивности дрифта. Цепляющиеся за камни личинки ручейников и подёнок, а также плавающие собиратели, более активны ночью. Напротив, медленно двигающиеся личинки стрекоз семейства Libellulidae дрифтуют чаще днем (Wilzbach et al., 1988). Повышение миграционной активности с наступлением темноты отмечено и для бокоплава *Gammarus angulatus* (Яныгина, 2012). Преимущественная миграция донных беспозвоночных ночью – обычное явление (Flecker, 1992; Ramirez, Pringle, 1998).

В целом для личинок двукрылых не характерна приуроченность активности к тому или иному времени суток (Bass, 2004). Отсутствие явной периодичности появления в дрифте у личинок хирономид отмечают N.L. Poff и J.V. Ward (1991). Однако в начале вегетационного сезона у хирономид наблюдается поведенческий тип дрифта (Петрожицкая, Руднева, 2000). Имеются данные (Allan, 1995), что хирономиды демонстрируют явную периодичность. Они появляются в массе в дрифте сразу после заката, или до заката (Covaci et al., 2009).

На примере реки Кольского полуострова выявлено (Барышев и др., 2004), что для численности Acari, Simuliidae, Chironomidae и Trichoptera существует положительная корреляция с освещённостью.

В дрифте р. Большая (Камчатка) максимальная численность хирономид наблюдалась в 24 и 3 ч (Травина, 2006). Действительно, несмотря на максимальную численность в дрифте р. Мёша двукрылых, включая хирономид, в период 22–1 ч, наиболее массовые в дрифте представители хирономид – личинки рода *Cricotopus* – активно мигрируют утром и ночью.

Показано (Ubero-Pascal et.al., 2000), что время появления куколок *Cricotopus* в разные периоды суток отличается от сезона к сезону. Весной максимальная численность отмечается ночью (22–23 ч), летом рано утром (4–5 ч), осенью – вечером (19–20 ч), зимой – в 10–11 дня и ночью (22–23 ч).

Считают, что хирономиды не отличаются суточной вариабельностью появления в дрифте (Brusven, 1970). Увеличение в дрифте численности ряда видов личинок рода *Cricotopus* в ночное время отмечают A. Ali и M.S. Mulla (1979). Пик численности куколок *Cricotopus annulator* и *C. silvestris* весной наблюдался ночью, летом – днем, осенью – в сумерки (Ubero-Pascal et al., 2000). Таким образом, возможно, у личинок ряда видов хирономид отсутствует четко выраженная суточная периодичность. Однако эти же авторы подчеркивают, что в целом преобладает дрифт в темное время суток.

На примере наиболее обычных в дрифте таксонов насекомых также выявлено, что максимальная их активность наблюдается с 21 ч до 5 ч утра, с максимумом в 22–1 ч (рис. 6.4).

Пик численности подёнки *B. rhodani* и ручейника *H. angustipennis* в р. Мёша наблюдался ночью (22–1 ч).

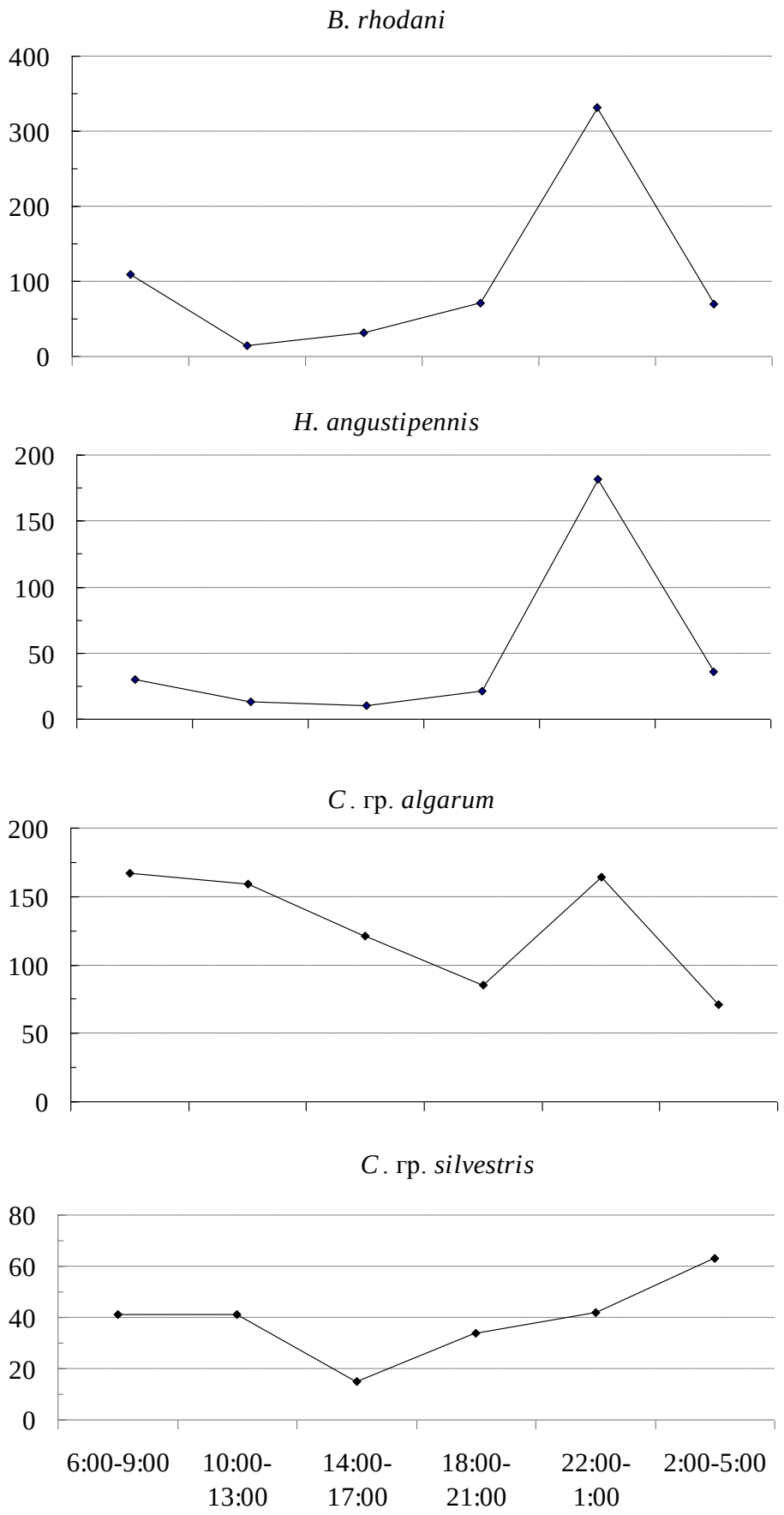

Рис. 6.4. Суточная динамика наиболее массовых таксонов в дрифте средней части р. Мёша (2008–2011 гг.)

Полученные нами результаты вполне совпадают с данными из литературы (Poff, Ward, 1991; Covaci et al., 2009). Так, активность нимф подёнок в ручье Waitakere (Северная Швеция) возрастала с наступлением вечера и продолжается до рассвета (Watson, 1971). В ручье в штате Арканзас нимфы подёнок *Baetis flavistriga* появлялись в дрифте ночью (Ploskey, Brown, 1980). Количество беспозвоночных в ручье (Республика Доминика) в темное время суток превышало дневные показатели примерно в 4 раза (Bass, 2004). На примере одного из ручьёв в горах Анды показано (Flecker, 1992), что резкое повышение активности подёнок рода *Baetis* наступало сразу после наступления ночи, однако при отсутствии рыб такой закономерности не наблюдалось. Периодичность появления в дрифте наиболее характерна для личинок подёнок и ручейников. В тёмное время суток количество видов и особей выше, чем днём (Bass, 2004). Однако пики численности подёнки *B. rhodani* могут отмечаться в течение суток несколько раз. Таким образом, можно заключить, что подёнки активнее мигрируют в темное время суток (Brittain, Eikland, 1988).

Вероятно, двукрылые (в т.ч. и хирономиды), все же активнее мигрируют в тёмное время суток. Для проверки предположения о том, что изменение миграционной активности связано с освещённостью, все отобранные пробы были разделены на две группы: «дневные» и «ночные». Для этого при каждом отборе отмечали точное время восхода солнца и его заката. Соответственно в летний и осенний периоды они отличались.

На основе *Tukey HSD* теста (*ANOVA*) было выявлено, что в течение тёмного времени суток в дрифте обнаруживается большее количество таксонов, чем в течение светлого периода (табл. 6.2–6.3). Сходные различия были выявлены для численности и биомассы дрифтующих организмов. Кроме того, средняя масса беспозвоночных, мигрирующих в ночное время, также была достоверно больше, чем в дневное время.

Таблица 6.2

Соотношение количества обнаруженных таксонов, численности (*N*, экз./1000 м^3), биомассы (*B*, г/1000 м^3) и средней массы тела (*W*, мг/экз.) дрифтующих гидробионтов в «дневных» и «ночных» пробах (*p* – достоверность различий)

Показатель	«День»	«Ночь»	*p*
Количество таксонов	5.8±0.6	13.1±1.3	0.0001
Численность	600±100	1300±900	0.0001
Биомасса	0.4±0.1	2.5±0.7	0.0001
Средняя масса тела	1.0±0.3	1.5±0.3	0.02

Анализ суточной динамики массы тела беспозвоночных в дрифте средней части р. Мёша показал, что ночью мигрируют более крупные беспозвоночные. Полученные результаты соответствуют литературным данным. Так, показано (O'Hop, Wallace, 1983), что более крупные особи подёнок, веснянок, ручейников и мошек встречаются в дрифте чаще ночью, чем днём. Личинки насекомых разных стадий развития (более молодые и более старшие) населяют разные биотопы ручья (Watson, 1971). Более лёгкие личинки ручейников в дрифте преодолевают большее расстояние вниз по течению. Они подвергаются меньшей опасности со стороны рыб, чем более крупные особи. Причём личинки подёнок более ранних стадий развития проявляют активность сразу после наступления темноты. Около полночи в дрифте появляются более крупные особи (Богатов, 1994). Однако в разное время года происходит изменение суточной динамики численности дрифтующих беспозвоночных, что, вероятно, связано с их жизненным циклом (Богатов, 1994).

Сравнение численности беспозвоночных в «дневном» и «ночном» дрифте р. Мёша показало, что достоверное различие характерно для водяных клещей и насекомых (табл. 6.3). Для моллюсков (брюхоногих и двустворчатых), олигохет и пиявок достоверных различий не выявлено ($p > 0.05$).

Таблица 6.3

Численность (*N*, экз./1000м^3) водяных клещей и насекомых в «дневных» и «ночных» пробах дрифта

Группа	«День»	«Ночь»	*p*
Hydracarina	60±10	30±10	0.03
Insecta	500±100	2300±900	0.0001
в т.ч. Ephemeroptera	50±20	300±100	0.0001
в т.ч. Trichoptera	0.02±0.00	200±100	0.006
в т.ч. Diptera	420±90	1720±790	0.0005
в.т.ч. Chironomidae	230±40	570±190	0.004
в.т.ч. Simuliidae	0.19±0.08	1120±700	0.005
Суммарная численность	1670±110	3910±900	0.0001

Таким образом, в средней части реки Мёша наиболее активный дрифт бентосных беспозвоночных, включая насекомых, наблюдается в тёмное время суток.

Иная картина наблюдается для водяных клещей (Hydracarina): их численность в дрифте в дневное время в среднем выше, чем в ночное. На примере одной из рек Северной Америки также показано (O'Hop, Wallace, 1983), что водяные клещи мигрируют в составе дрифта преимущественно днём.

Повышение миграционной активности в составе дрифта связывают с началом окукливания и вылета насекомых. Наряду с личинками в дрифте появляются и куколки.

Всего на стадии куколки в дрифте р. Мёша обнаружено около 30 таксонов двукрылых, из которых 26 принадлежали к семейству Chironomidae (13 – Orthocladiinae, 6 – Tanypodinae, 4 – Chironomini, 2 – Tanytarsini, 1 – Diamesinae). Количество таксонов двукрылых, выловленных на стадии куколки, также было больше в 22–1 ч (15 таксонов). В остальное время суток их количество находился в пределах 8–11.

Однако, как видно на рис. 6.5, количество куколок двукрылых становится максимальным в период с 14 ч до 17 ч. В остальное время суток по численности преобладают личинки. Таким образом, миграция двукрылых на стадии куколки приходится на самое светлое время суток.

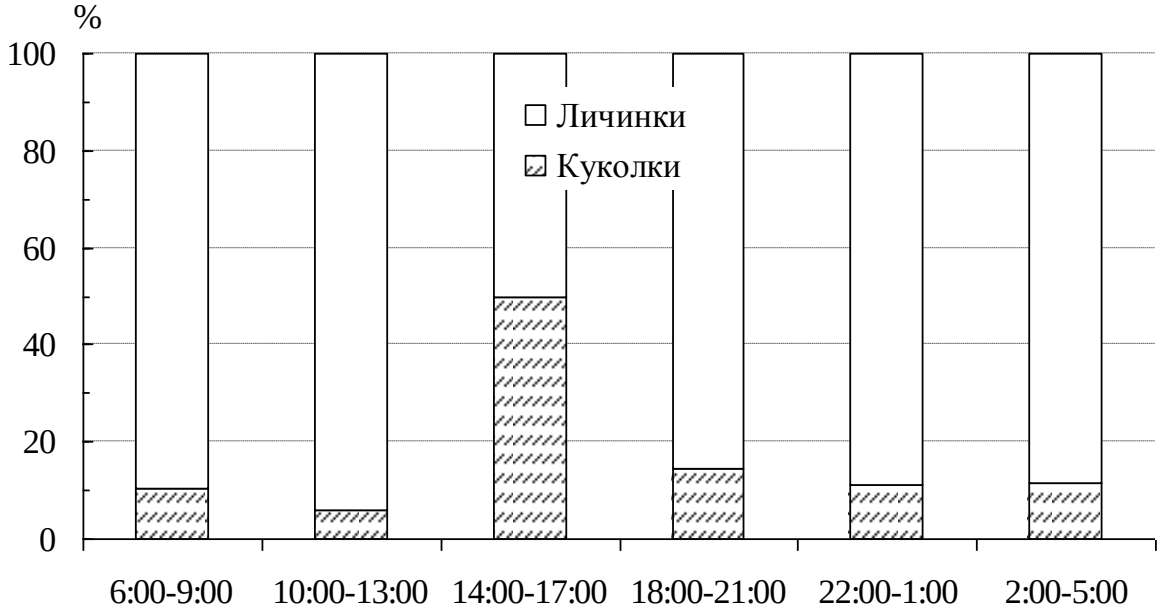

Рис. 6.5. Суточная динамика соотношения численности личинок и куколок насекомых отряда Diptera в дрифте (средняя часть р. Мёша)

Так как отряд двукрылых включает несколько семейств, более подробно рассмотрим особенности суточной динамики на примере представителей семейств Simuliidae и Chironomidae. Как видно в табл. 6.4, наблюдается полностью противоположная динамика пиков численности личинок и куколок мошек. Если максимум численности личинок приходится на ночь (22–1 ч), то куколок – на дневное время (14–17 ч).

Таблица 6.4

Средняя численность ($M \pm m$, экз./1000 м^3) личинок и куколок семейства Simuliidae в различные периоды суток

Стадия	6–9	10–13	14–17	18–21	22–1	2–5
Личинки	239±121	101±23	137±61	163±92	1617±112,7	516±164
Куколки	3±3	4±4	314±300	9±4	22±20	2±2

Куколки мокрецов (Ceratopogonidae) встречались в пробах в период с 6 до 9 ч.

Массовое появление личинок мошек в дрифте в 12 ч ночи и в несколько меньшем количестве в 4–5 утра указано для горного водотока Алтая (Петрожицкая, Руднева, 2000). Авторы отмечают, что для них характерен поведенческий дрифт, позволяющий избегать личинкам пресса рыб. Однако имеются данные (Тертерян, 1968; Семушкин, 1982; Каплич, 1990; по: Петрожицкая, Руднева, 2000; Барышев и др., 2004), что более интенсивная миграция личинок мошек наблюдается в дневное время.

Личинки и куколки семейства Chironomidae также появлялись в дрифте в разное время. Утром и до 13 ч дня личинки подсемейства Tanypodinae в дрифте были представлены исключительно личинками (рис. 6.6). Куколки, напротив, встречались лишь в темное время суток: от заката до восхода солнца, в основном за счет куколок рода *Procladius*, численность которых достигала максимума в период 22–1 ч (160 экз./1000 м^3). С 18 ч вечера до 1 ч ночи их количество превышало численность личинок.

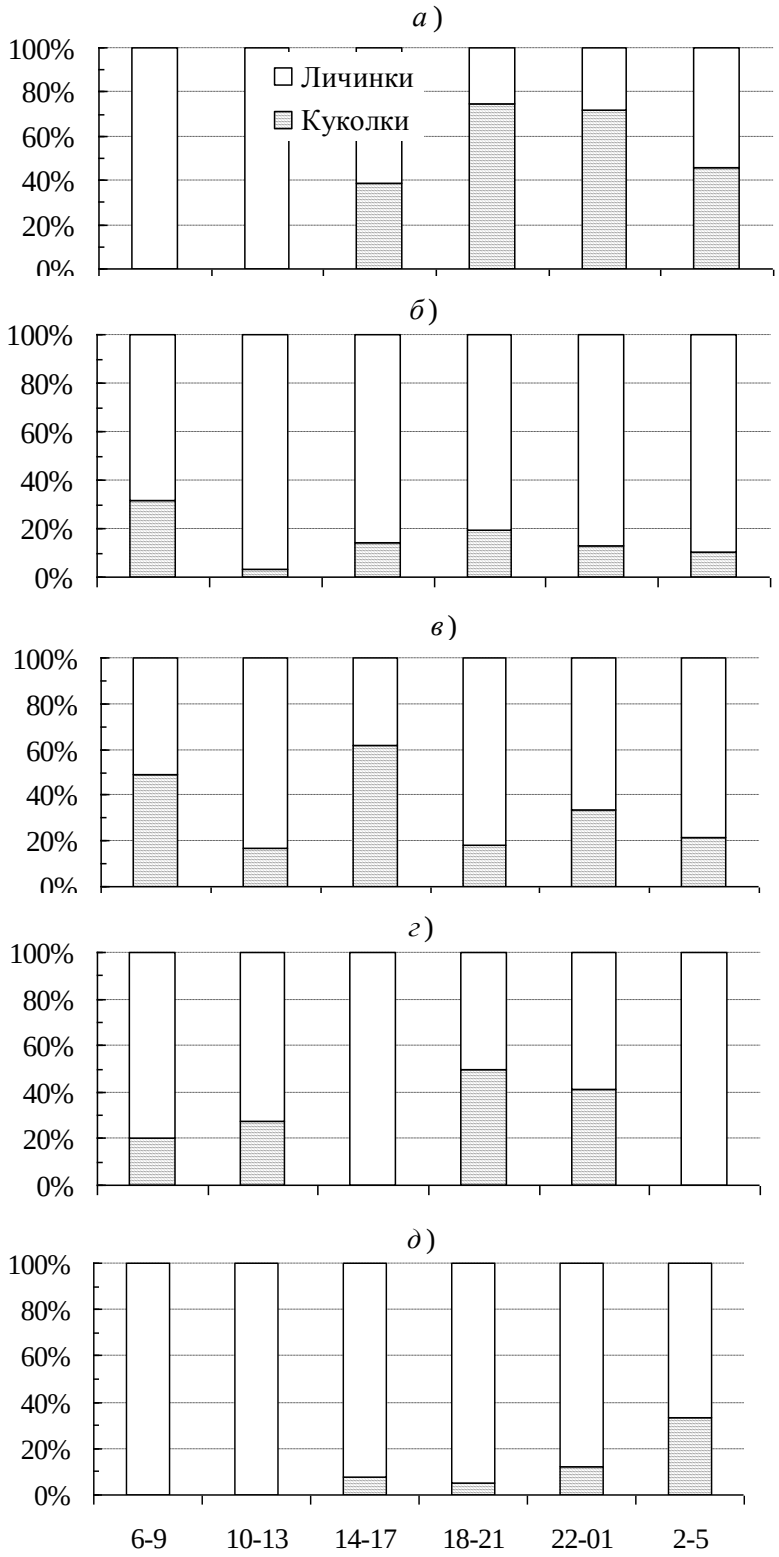

Рис. 6.6. Суточная динамика соотношения численности личинок и куколок в дрифте р. Мёша некоторых групп хирономид: *а*) Tanypodinae, *б*) *Cricitopus*, *в*) Orthocladiinae (без *Cricotopus*), *г*) Tanytarsini, *д*) Chironomini.

Куколки рода *Cricotopus* присутствовали в дрифте р. Мёша круглосуточно в относительно малом количестве, значительно уступая личинкам. Однако на примере ручья в Северной Америке показано (Ali, Mulla, 1979), что личинки рода *Cricotopus*, ряда других групп хирономид встречаются в дрифте ночью, в большом количестве в течение 3–5 ч после заката и в небольшом количестве за 1–4 ч до рассвета, причём ночью численность куколок была больше, чем у личинок.

Куколки хирономид подсемейства Orthocladiinae (с учетом рода *Cricotopus)* вылавливались в дрифте фактически во все периоды суток. Однако наибольшее количество их куколок приходилось на 2–5 ч (до 72 экз./1000 м^3). С утра до полудня эта величина не превышала 10 экз./1000 м^3, во второй половине дня – 30 экз./1000 м^3. Значительное преимущество в численности куколок над личинками наблюдалось в период: 14–17 ч. С учетом того, что подсемейство включает большое количество видов и личиночных форм, детальный анализ их суточной динамики требует более тщательных и продолжительных исследований.

Куколки трибы Chironomini попадались в большем количестве в ловушку лишь в тёмное время суток с пиками численности в периоды 22–1 ч и 2–5 ч.

Как известно, беспозвоночные в толще воды в светлое время суток подвергаются большей опасности (Flecker, 1992). Кроме того, имеются данные о более интенсивной миграции куколок хирономид ночью (Ali, Mulla, 1979).

Таким образом, донные беспозвоночные мигрируют вниз по течению во все периоды суток. Однако наибольшая их активность приходится на самое тёмное время. Причины подобных миграций пока остаются не совсем понятными. Возможно, это связано с тем, что окрыление и спаривание имаго мошек частично происходит в низовьях рек, куда они поступают из различных притоков, и это позволяет им образовывать межпопуляционные гибриды (Петрожицкая, Руднева, 2000).

ВЫВОДЫ

1. Всего в дрифте рек Мёша, Казанка и Нокса выявлено 198 таксонов разного уровня (из них 93 вида); наибольшее их количество приходится на насекомых отрядов Diptera, Trichoptera, Ephemeroptera и Coleoptera.

2. Наиболее часто встречаемые в дрифте рек насекомые – личинки и куколки двукрылых семейства Simuliidae, а из семейства Chironomidae – подсемейства Orthocladiinae (*C.* гр. algarum и *C.* гр. *silvestris*), из других отрядов насекомых – нимфы подёнки *B. rhodani* и личинки ручейника *H. angustipennis*; из других групп – водяные клещи (Hydracarina).

3. Наряду с постоянным дрифтом, наблюдается резкое увеличение в дрифте численности беспозвоночных, связанное с рядом причин: изменение погодных условий (в особенности дожди), катастрофические факторы (шуга, разрушение субстрата, вытаптывание), а также биологические факторы, в особенности, фаза жизненного цикла гидробионтов (окукливание личинок, преимагинальная фаза куколок и др.).

4. В продольном распределении количественных показателей дрифта на отдельных участках рек определённых закономерностей не выявлено, различия в их значениях, по-видимому, зависят от условий на исследуемом и вышележащем участках рек.

5. Состав и количественные показатели дрифта характеризуются значительной вариабельностью, как между годами, так и между сезонами года; максимальное количество (и биомасса) дрифтующих беспозвоночных наблюдается летом и осенью, а минимальное – в подледный период; пиявки, моллюски, водяные клещи, жуки, а также ряд массовых в летне-осенний период двукрылых в зимний период в дрифте отсутствует.

6. Куколки двукрылых насекомых − постоянный компонент дрифта (10.8 % в общей численности в р. Мёша); наибольшее их количество приходится на период март − сентябрь, в разные сроки у различных таксонов, в зависимости от сроков окукливания личинок и вылета имаго.

7. Наиболее активный дрифт личинок насекомых наблюдается в тёмное время суток; напротив, миграция куколок двукрылых, как и водяных клещей, усиливается в светлое время; средняя масса беспозвоночных, мигрирующих в ночное время, достоверно больше, чем днём.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астахов М.В. Осенний дрифт в реке Кедровой (Приморский Край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2008, вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 93−107.
2. Барышев И.А. Методики изучения дрифта гидробионтов в малых реках: обзор // Биол. внутр. вод. 2006. № 3. Петрозаводск, С. 91–96.
3. Барышев И.А. Реофильные сообщества донных беспозвоночных притоков Онежского озера и Белого моря. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2001. – 24 с.
4. Барышев И.А., Веселов А.Е., Бахмет А.Н. Суточная динамика дрифта беспозвоночных организмов и смолтов атлантического лосося в р. Индера (Кольский п-ов) // Тез. Докл. XI мол. науч. конф. инст. биол. Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2004. С. 23–24.
5. Барышев И.А., Веселов А.Е., Зубченко А.В., Калюжин С.М. Беспозвоночные организмы выростных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуги // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 39–51.
6. Бирштейн Я.А. Ракообразные. Фауна СССР. Том VII, вып. 5. Пресноводные ослики (Asellota). М.–Л.: Изд–во АН СССР, 1951. 143 с.
7. Богатов В.В. Влияние гидрологического режима верховьев реки Зеи и ее притоков на динамику бентоса // Гидробиология бассейна Амура. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 84–91.
8. Богатов В.В. Влияние паводка на снос бентоса в реке Бомнак (бассейн реки Зеи) // Экология, 1978, № 6. С. 36–41.
9. Богатов В.В. Дрифт речного бентоса // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ РАН, 1984. С. 107–120.

10. Богатов В.В. Значение бентостока в процессах биологического продуцирования в реках // Экология, 1994 б. С. 52–60
11. Богатов В.В. Классификация дрифта речного бентоса. // Гидробиол. журн. Изд–во АН Украины, 1988, т. 24, № 1. С. 29–33.
12. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.
13. Богатов В.В. Основные методы изучения дрифта речного бентоса // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Изд–во «Дальнаука», Владивосток, 2005. С. 5–17.
14. Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994 а. 218 с.
15. Богатов В.В., Богатова Л.В., Сиротский С.Е. Значение речного бентоса для оценки антропогенного загрязнения в условиях Дальнего Востока // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпоз. Ч. 1.– Магадан, Б. и. 1983. С. 7–8.
16. Бубнов А.Г., Буймова С.А., Гущин А.А., Извекова Т.В. Биотестовый анализ – интегральный метод оценки качества объектов окружающей среды: учебно–методическое пособие. Иваново: изд–во Иван. гос. хим.–технол. ун–та., 2007. 112 с.
17. Быховская–Павловская И.Е., Гусев А.В., Дубинина М.Н. и др. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.: Изд–во АН СССР, 1962. 727 с.
18. Винберг Г.Г. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод в СССР // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоёмов. Л.: Наука, 1979. С. 285–292.
19. Водные объекты Республики Татарстан. Изд–во АН РТ, Института экологии природных систем, Казань, 2006. 504 с.
20. Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоёмов. М.: Наука, 1966. 327 с.

21. Государственный реестр особо охраняемых природных территорий в республике Татарстан, издание второе. Изд–во «Идел–пресс». Казань, 2007. 408 с.
22. Государственный реестр особо охраняемых природных территорий в республике Татарстан. Изд–во «Магариф». Казань, 1998. 315 с.
23. Дегтярик С.М. Паразиты рыб, обитающих в озерах и реках Беларуси // V Всероссийской конф. по теоретической и морской паразитологии: Материалы докл., Светлогорск, Калининградская обл., 23–27 апреля 2012 г. Калининград: Б.и., 2012. – С. 66–68.
24. Дедков А.П., Мозжерин В.И. Основные подходы к изучению изменений режима стока и их геоморфологических следствий // Причины и механизмы пересыхания малых рек. Казань: Изд–во Казан, ун–та, 1996. С. 9–26.
25. Жадин В.И. Методика изучения донной фауны водоёмов и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. М.: Изд–во АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 279–382.
26. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. (Определители по фауне СССР, т. 46). М.–Л., 1952. 346 с.
27. Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Ленснабтехиздат, 1933. 231 с.
28. Жизнь животных. Т. 3. М.: Просвещение, 1969. 576 с.
29. Жизнь пресных вод СССР. Т. 1. М.–Л.: изд–во АН СССР, 1940. 460 с.
30. Задорина В.М. Выбор экспозиции ловушки при сборе проб дрифта. // Гидробиол. журнал. Изд–во АН Украины, 1987, т. 23, № 2. С. 79–83.
31. Зинченко Т.В., Попченко В.И. Состояние гидробиологических исследований малых рек Среднего Поволжья // Тезисы докл. VI съезда Гидробиол. о–ва (Мурманск, 8−11 окт., 1991) Мурманск: Полярная правда, 1991. Т. 2. С. 69−71.

32. Каменев А.Г., Тимралеев З.А., Вельмяйкина А.Н. Зооперифитон малых озер левобережного Присурья. Фитофильные беспозвоночные. Саранск: Изд–во Мордов ун–та, 2005. 108 с.
33. Канюкова Е.В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран. Владивосток: Дальнаука, 2006. 297 с.
34. Канюкова Е.В. Список видов водных полужесткокрылых (Hetroptera) бассейна р. волги // Энотмологические исследования в Чувашии: Материалы энтомол. конф. Чебоксары, 24–25.10. 1997. Чебоксары, 1998. С. 37–41.
35. Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. Таксономический состав беспозвоночных в дрифте рек Меша, Казанка и Нокса // Малые реки: экологическое состояние и перспективы развития: Материалы докладов II Всероссийской конф. с междунар. участием, Чебоксары, 7–8 декабря 2012 г. Чебоксары: Изд-во «Перфектум», 2012. С. 96-100.
36. Кержнер И.М., Ячевский Т.Л. 19. Отряд Heteroptera (heteroptera) – Полужесткокрылыеб или клопы // Определитель отрядов насекомых по имаго. Т. 1. М.–Л.: Изд–во АН СССР, 1964. С. 655–684.
37. Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Ербаева Э.А., Акиншина Т.В. Классификация чистоты вод р. Ангары по состоянию макрозообентоса // Материалы 6–го Всесоюз. симпоз. по соврем. проблемам самоочищения водоёмов и регулирования качества воды. Ч. 2. Таллин, 1979. С. 16–18.
38. Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: Ин–т биологии КНЦ АН СССР, 1989. 42 с.
39. Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 1986. 472 с.
40. Красная книга Республики Татарстан. Издание второе. Казань: Изд–во «Идел–пресс», 2006. 171 с.
41. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 363 с.

42. Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере р. Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22–37.
43. Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 214 с.
44. Леванидова И.М., Леванидов В.Я. Суточные миграции донных личинок поденок в реке Хор // Зоол. журн., 1965. Т. 44. Вып. 3. С. 373–389.
45. Леман В.Н., Есин Е.В., Чалов С.Р., Чебанова В.В. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2005, вып. 3. С. 18–35.
46. Лепнева С.Г. Личинки и куколки Подотряда Цельнощупиковых (Integripalpia) (Фауна СССР. Ручейники. Том II, выпуск 2). М.–Л.: "Наука", 1966. 284 с.
47. Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоёмов (Фауна СССР. Пиявки. Т.1). Л.: Наука, 1976. 484 с.
48. Ляхов С.М., Жидков Л.Ф. Донная ловушка – прибор для изучения сноса донных организмов в речном потоке // Зоол. журн. 1953. Т. 32. Вып. 5. С. 1020–1024.
49. Мамаев Б.М. Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
50. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 242 с.
51. Мингазова Н.М., Деревенская О.Ю., Нургалиева З.М., Палагушкина О.В., Павлова Л.Р. Озера г. Казани и проблемы малых озер // Экология города Казани. – Казань: Фэн, 2005. С. 120–135.
52. Михеев В.Н., Пастернак А.Ф. Эктопаразитические ракообразные Branchiura: морфология, жизненный цикл, поведение // Материала доклада Междунар. школы–конф. «Актуальные проблемы изучения ракообразных

континентальных вод»: Борок, 5–8 нояб. 2012 г. Кострома: ООО «Костромской печатн. дом», 2012. С. 73–86.

53. Мозжерин В.И., Курбанова С.Г. Деятельность человека и эрозионно–русловые системы Среднего Поволжья. – Казань, 2004. – 125 с.

54. Мозжерин В.И., Курбанова С.Г., Евсеева Л.А., Курбанова Н.Г. Влияние антропогенной деятельности на экологическое состояние малых рек (на примере р. Нокса) // Эколого–гидрологические проблемы изучения и использования водных ресурсов: Сборник научных трудов. Казань: «Идел–пресс», 2006. С. 224–228.

55. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Б.и., 1998. 320 с.

56. Мороз М., Czachorowski S., Lewandowski K. Водные насекомые (Insecta Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Trichoptera) Березинского биосферного заповедника // Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrod 20.4. 2001. P. 75–81.

57. Никаноров А.М., Захаров С.Д., Брызгало В.А., Жданова Г.Н. Реки России. Часть III. Реки Республики Татарстан (гидрохимия и гидроэкология). – Казань: Изд–во ИПК «Бриг», 2010. 224 с.

58. Новак А.И. Паразитофауна рыб в экологических условиях водоёмов северной части Верхневолжского региона: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. – 43 с.

59. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 512 с.

60. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 1. Низшие беспозвоночные. Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб: ЗИН РАН, 1994. 396 с.

61. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Изд–во ЗИН РАН, 1995. 626 с.

62. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том. 3. Паукообразные (Низшие насекомые). Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб: Наука, 1997. 444 с.
63. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том. 4. Высшие насекомые (Двукрылые). Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб: ЗИН РАН, 1999. 1000 с.
64. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том. 5. Высшие насекомые. Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб: Наука, 2001. 825 с.
65. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. Л.: Наука, 1983. 296 с.
66. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 344 с.
67. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР. Л.: Наука, 1977. 152 с.
68. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии: Учебное пособие / Сост.: Ю. Ю. Барская, Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. 168 с.
69. Петрова Р.С. Водные ресурсы Татарии и их использование для орошения. – Казань: Татарское книжное издательство, 1975. 128 с.
70. Петрожицкая Л.В., Руднева Л.В. Дрифт личинок двукрылых насекомых в горном водотоке Алтая // Сибирский экологический журнал. Т. 7, № 4. Барнаул: изд–во Сибирского отделения РАН, 2000. С. 439–443.
71. Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). М.–Л.: Изд–во АН СССР, 1953. 235 с.
72. Работы Гидробиологической станции № 1 // Тр. Об-ва естествоиспытателей при КГУ. Т. XLIX, вып. 3. Казань: Изд-во КГУ, 1925. 96 с.
73. Самохвалов В.Л. Руслообразовательные процессы и концепция континуума населения водотока. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. 64 с.

74. Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Макарченко М.А. Спектр питания молоди кеты *Onchoryncus keta* (Walbum), видовой состав сообщества и дрифта беспозвоночных реки Барашевка (Южное Приморье) // Материалы докл. Чтения памяти В.Я. Леванидоваю, 2008. Вып. 4. С. 258–278.

75. Травина Т.Н. Хирономиды в дрифте реки Большая (Камчатка) // Тезисы докладов IX Съезда Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.), Т. II / Отв. ред. А.Ф. Алимов, Г.С. Розенберг. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 200.

76. Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 95–106.

77. Хабибуллина Г.И., Яковлев В.А. Фаунистический обзор зообентоса рек Меша, Казанка и Нокса (Республика Татарстан) // Малые реки: экологическое состояние и перспективы развития: Материалы докладов II Всероссийской конф. с междунар. участием, Чебоксары, 7–8 декабря 2012 г. Чебоксары: Изд-во «Перфектум», 2012. С. 129–133.

78. Хейсин Е.М. Краткий определитель пресноводной фауны. М.: Учпедгиз, 1962. 148 с.

79. Хренников В.В. Сезонная динамика бентофауны в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск: 1987. С. 65-69.

80. Чебанова В.В. Динамика биомассы и продукции бентоса и дрифт донных беспозвоночных в некоторых речных системах Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол, наук. Владивосток: 1983. 21 с.

81. Чебанова В.В. Динамика дрифта беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки). // Гидробиологический журнал. Изд–во АН Украины, 1992, т. 28, № 4. С. 32 – 39.

82. Чебанова В.В. О значении бентоса и дрифта донных беспозвоночных в питании молоди лососей. //Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2002. Вып. 6. С. 260–271.

83. Чебанова В.В. Особенности активного дрифта хирономид // Гидробиол. журн. Изд-во АН Украины, 1984. 20, № 6. С. 14–20.
84. Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. Определитель по фауне СССР. Т. 78. М.–Л.: Наука, 1962. 411 с.
85. Черновский А.А. Определитель комаров семейства Tendipedidae. М.–Л.: Изд–во АН СССР, 1949. 185 с.
86. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель пресноводных беспозвоночных центра Европейской России. М.: МАКС Пресс, 2003. 196 с.
87. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
88. Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 157 с.
89. Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с
90. Шубина В.Н. Дрифт донных беспозвоночных в уральской семужье–нерестовой р. Щугор (бассейн Печоры) // Тр. Коми фил. АН СССР. 1979. № 40. С. 134–199.
91. Шубина В.Н., Орлов А.В. Сравнение фильтрующей способности и уловистости ловушек при сборе проб дрифта донных беспозвоночных // Экология. 1991. № 4. С 89–91.
92. Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Изд–во «Карелия», 1983. 153 с.
93. Шустов Ю.А. Дрифт беспозвоночных в притоках Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978. С. 50–53.
94. Шустов Ю.А., Широков В.А. Методика изучения дрифта беспозвоночных в реке // Гидробиол. журн. Изд–во АН Украины, 1980. Т. 16. № 3. С. 100–102.

95. Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан (на примере Мёши, Казанка и Свияги) / Под ред. В.А. Яковлева. Казань: Изд–во «Фэн», 2003. 289 с.
96. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под. ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007. 372 с.
97. Яковлев В.А. Охраняемые водные беспозвоночные Республики Татарстан. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 2010. 140 с.
98. Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Современное состояние малых рек на территории Республики Татарстан // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Тезисы докл. Всероссийской конф. 16–19 ноября 2004 г. Борок, 2004. С. 106–107.
99. Яныгина Л.В. Амфиподы Телецкого озера и рек его бассейна // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: сб. лекций и докл. Междунар. школы-конф. (5–9 ноября 2012 г., Борок) – Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2012. – С. 330–332.
100. Ali A., Mulla M.S. Diel periodicity of chironomid larval and pupal drift in an urban flood channel system // Environ. Entomol. 1979. Vol. 8. P. 902–907.
101. Ali A., Mulla M.S. Substrate type as a factor influencing spatial distribution of chironomid midges in an urban flood control channel system // Environ. Entomol. 1976. Vol. 5. P. 631–636.
102. Allan J.D. Macroinvertebrate drift in a rocky mountain stream // Hydrobiologia, 1987. Vol. 144, № 3. P. 261–268.
103. Allan J.D. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. L.: Chapman & Hall, 1995. 388 p.
104. Alonso R., Catherine M.P. Invertebrate drift and benthic community dynamics in a lowland neotropical stream, Costa Rica // Hydrobiologia. 1998. Vol. 386. P. 19–26.
105. Anholt B. R. Density dependence resolves the stream drift paradox // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 2235–2239.

106. Aquatic Insects of North Europe. A taxonomic handbook. Vol. 1 / Edited by A. Nilsson. Stenstrup: Apollo Books, 1996. 274 p.
107. Aquatic Insects of North Europe. A taxonomic handbook. Vol. 2 (Odonata–Diptera) / Edited by A. Nilsson. Stenstrup: Apollo Books, 1997. 440 p.
108. Arslan N., Şachin Y. Ýn. A Preliminary Study on the Identification of the Littoral Oligochaete (Annelida) and Chironomidae (Diptera) Fauna of Lake Kovada, a National Park in Turkey // Turk. J. Zool. 2006. Vol. 30. P 67–72.
109. Bass, D. Diurnal stream drift of benthic macroinvertebrates on the small oceanic island of Dominica, West Indies // Caribbean J. Sci. 2004. Vol. 40. P. 245–252.
110. Bernauer, D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1, No 2. P. 55–71.
111. Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A. M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto–Caspian macroinvertebrate species in Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.
112. Bíró J. Temporal spatial pattern of true bug assemblages (Heteroptera:: Ger–romorpha, Nepomorpha) in lake Balaton // Applied Ecol. and Environ. Research. 2003. Vol. 1. No 1–2. P. 173–181.
113. Bönecke G. Einfluss der Forstwirtschaft auf die Fliessgewässerfauna // Wissenstransfer in Praxis und Gesellschaft, FVA–Forschungstage 5.–6. Juli 2001. Bd. 18, Freiburg, 2002. S. 182–193.
114. Briinmark Ch., Malmqvist B. Interactions between the leech Glossiphonia complanata and its gastropod prey // Oecologia (Berlin). 1986. Vol. 69. P. 268–276.
115. Brittain J.E., Eikeland T.J. Invertebrate drift – A review // Hydrobiologia. 1988. Vol. 166, № 1. P. 77–93.

116. Cadwallader Ph. L., Feeding habits of two fish species in relation to invertebrate drift in a New Zeeland river // J. Marine and Freshwater Research. 1974. Vol. 9, No 1. P. 11–26.
117. Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol 2. (Psychodidae–Chironomidae)/ Editor A. Soós. Budapest: Academic Klado. 1990. 499 p.
118. Clifford H.E. A year's study of the drifting organisms in a brown–water stream of Alberta, Canada // Can . J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 975–983.
119. Covaci A., Voorspoels S., Abdallah M.A.E., Geens T., Harrad S., Law R.J. Analytical and environmental aspects of the ame retardant tetrabromobisphenol-A and its derivatives // J. Chromatogr. 2009. P. 1216, 346–363.
120. Darestani K. D., Malek M. Predation in two species of leech under laboratory conditions // Progress in Biol. Sc. 2011. Vol. 1, № .2. P. 11–15.
121. Dorn N.J., Cronin G., David M.L. Feeding preferences and performance of an aquatic lepidopteran on macrophytes: plant hosts as food and habitat // Oecologia. 2001. Vol. 128. P. 406–415.
122. Dzika E., Kustala A., Kustala M. Parasites of carp bream, Abramis brama, from Lake Jamno, Poland // Helmintologica. Vol. 44, No 4. 2007. P. 222–225.
123. Edington J.M., Hildrew A.G. Caselless caddis larvae of the British Isles with notes on their ecology // Freshwater Biol. Associat. Sci. Publ. 1981. 43. P. 1–59.
124. Elliot J.M. Methods of sampling invertebrate drift in running water // Ann. Limnol. 1970. Vol. 6. P. 133–159.
125. Elliot J.M. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to body weight, water temperature and ration size // Journal of Applied Ecology. 1976. Vol.45, P. 923–948
126. Elliot J.M., Humpesch U.H., Macan A.N. Larvae of the British Ephemeroptera // Freshwater biol. Ass. Sci. Publ. No 49. 1988.145 p.
127. Elliott J.M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream // Arch. Hydrobiol. 1967. Vol. 63, p. 202–237.

128. Engblom E. Ephemeroptera, Mayflies // Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook. Vol. 1. Stenstup: Apollo, 1996. P. 13–53.
129. Flecker A.S. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: Evidence from neotropical streams // Ecology. 1992. Vol.73, P. 438–448.
130. Fleituch T. Macroinvertebrate drift in the middle course of the River Dunajec (Southern Poland) // Acta hydrobiol., 1985. Vol. 27, No 1. P. 49–61.
131. Gattooliat J.–L., Sartor M. What is Baetis rhodani (Pictet, 1843) (Insecta, Ephemeroptera, Baetidae). Designation of a neotype and redescription of the species from its original area // Zootaxa. 2008. No 1957. P. 69–80.
132. Godunko R.J., Prokopov G.A. 2003. Mayflies of the Crimean Peninsula. I. Baetis rhodani tauricus ssp. n. (Ephemeroptera: Baetidae)// Acta zologica cracoviensia, 2003. Vol. 46, No 3. P. 209–217.
133. Gomi T, Kobayashi S, Negishi JN, Imaizumi F (2010) Short–term responses of macroinvertebrate drift following experimental sediment flushing in a Japanese headwater channel // Landsc. Ecol. Eng. 2010. Vol. 6, P. 257–270.
134. Grizzell R. A. Flood effects on stream ecosystems // J. Soil and Water Conserv., 1976. Vol. 31, N 6. P. 283–285.
135. Grubaugh, J. W., J. B. Wallace, and E. S. Houston. Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. Vol. 53, P. 896–909.
136. Hakalahti T., Valtonen E.T. Population structure and recruitment of the ectoparasite *Argulus coregoni* Thorell (Crustacea: Branchiura) on a fish farm // Parasitology. 2003. Vol. 127. P. 79–85.
137. Hershey, A.E., Bowden W.B., Deegan L.A., Hobbie J.E., Peterson B.J., Kipphut G.W., Kling G.W., Lock M.A., Merrittv R..W., Miller M.C., Vestal J.R., Schuldt J.W. The Kuparuk River: A long–term study of biological and chemical processes in an arctic river // Freshwaters of Alaska. Ecological Syntheses. 1996. P. 107–130.

138. Hieber M., Robinson C.T., Uehlinger U. Seasonal and diel patterns of invertebrate drift in different alpine stream types // Freshwater Biol. 2003. Vol. 48. P. 1078–1092.

139. Hinterleitner–Anderson, D., Hershey A.E., Schuldt J.A. The effects of river fertilization on mayfly (*Baetis* sp.) drift patterns and population density in an arctic river // Hydrobiologia. 1992. Vol. 240, P. 247–258.

140. Holland D.G. A Key to the larvae, pupae and adults of the British Species of Elminthidae // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1972. Vol. 26. P. 1–46.

141. Hynes H.B.N. The Ecology of Running Waters // Univ. Toronto press, 1970. 555 p.

142. Illies J., Botosaneanu L. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique // Mitt.Int.Ver.Theor.Angew.Limnol. 1963, P. 12– 57.

143. Irvine J.R. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1985. Vol. 42, No 12. P. 1922–1927.

144. Jankowski T., Collins A.G., Campbell R. Global diversity of inland water cnidarians // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 35–40.

145. Jaskula R., Jaroszewaska I., Pawlick. B. Second record of Macronychus quadrituberculatus in Greece (Coleoptera: Elmidae) // Opole Sci. Society nature J. 2011. Vol. 44. P. 172–179.

146. Johnson R.L., Coghlan S.M., Harmon N. Spatial and temporal variation in prey selection of brown trout in a cold Arkansas tailwater // Ecol. Freswater Fish. 2007. Vol. 16. P. 373–284.

147. Kálmán Z., Kálmán A.– Csabai Z. Contribution to thw riffle beetle fauna of Hungary (Coleoptera: Elmidae) // Acta Biol. Debr. Oecol. Hungary. 2009. Vol. 20. P. 127–144.

148. Koch L.F. Index of biotal dispersity // Ecology, 1957. Vol. 38, No 1. P. 145–148.

149. Kopp M., Jeschke J. M., Gabriel W. Exact compensation of stream drift as an evolutionarily stable strategy // Oikos. 2001. Vol. 92. P. 522–530.

150. Korniushin A.V. Review of the European species of the genus Sphaerum (Mollusca, Bialvia, Pisidocea) // Ruthenica. 1994. Vol. 4. No 1. P. 43–60.

151. Kuiper J.G.J. Okland K.A., Rnudsen J. et al. Geografical distribution of the small mussels (Sphaeridae) in North Europe (Denmark, Faroes, Finland, Iceland, Norway and Sweden) // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26. P. 73–101.

152. Lauridsen R.B., Friberg N. Stream macroinvertebrate drift response to pulsed exposure of the synthetic pyrethroid lambdacyhalothrin // Environ. Toxicol. 2005. Vol. 20. P. 513–521.

153. Lillehammer A. Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scand. 1988. 21. P. 1–162.

154. Macan T.T. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera with notes on their ecology // Scient. Publ. Freshwat. Biol. Assoc. 1979. Vol. 20. P. 1–80.

155. Mackay R.J. Colonization by lotic macroinvertebrates – a review of processes and patterns // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49. P. 617–628.

156. Malmquist B. Downstream drift in Maderian Levadas: tests of hypotheses relating to the influence of predators on the drift of insects // Aquat. Insect. 1988. Vol. 10. P. 141–152.

157. Malzacher, P. Mayflies from Israel (Insecta, Ephemeroptera) II. Caenidae // Mittelungen der Schweizarichen Entomologischen gesellschaft. 1992. 65. S. 385–394.

158. Malzacher, P., Jacob U., Haybach A., Reusch H. Rote Liste der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) // Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere in Deutschland. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. 1998. Vol. 55. P. 264–267.

159. Manci C.O. Dragonfly Fauna (Insecta: Odonata)from Romania. PhD Thesis Abstract. Cluj - Napoca, 2012. 62 p.

160. Marković Z., Živić I. Fauna of Ephemeroptera in the running waters of West Serbia. 2002, Vol. 54, No 3−4. P. 117−124.

161. Marziali L., Gozzini M., Rossaro B., Lencioni V. Drift patterns of Chironomidae (Insecta, Diptera) in an arctic stream (Svalbard Islands): an experimental approach // Studi Trentini di Scienze Naturali. 2009. Vol. 84. P. 87–96.

162. McLay C.L. A study of drift in the Kakanui River, NewZealand // Aust . J . Mar. Freshwat . Res . 1968. Vol. 19. P. 139–149.

163. Minshall G.W., Winger P.V. The effet o reduction I stream flow on invertebrate drif // Ecology. 1968. Vol. 49. P. 580−582.

164. Moser W.A. Leeches (Anelida: Hirudinea) in central and western Nebraska //Transactions of the Nebraska Acad. of Sc. 1991.Vol. XVIII. P. 87–91.

165. Müller K. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems // Ann. Rev. Eco. System. 1974, V. 5. P. 309-323.

166. Műller–Liebenau I. Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). Gőttinggen: Max–Plank–Gesellschaft, 1969. P. 214.

167. Nijboer R.C. Wetzel M.J., Verdonschot P. F. M. Diversity and distribution of Tubificidae, Naididae, and Lumbriculidae (Annelida: Oligochaeta) in the Netherlands: an evaluation of twenty years of monitoring data // Hydrobiologia. 2004. Vol. 520. P. 127–141.

168. Obi A., Conner G.V. Spring and summer macroinvertebrate drift in the Lower Mississippi River, Louisiana // Hydrobiologia, 1986. Vol. 139, № 2. P. 167–175.

169. O'Hop J.R., Wallace J.B. Invertebrate drift, discharge, and sediment relations in a southern Appalachian headwater stream // Hydrobiologia. 1983. Vol. 98. P. 71–84.

170. Palmer M. A survey of the animal community of the main pond at Castor Haglands National Nature Reserve, near Peterborough // Freshwat. Biol. 1973. Vol. 3. P. 397–407.

171. Peckarsky B.L. Biological interactions as determinants of benthic invertebrates within the substrate of stony streams // Limnol . Oceanogr. 1979. Vol. 24 (1). P. 59–68 .

172. Perçin–Paçal F., Sancar–Baş S. An Anatomical and Morphological Study about Gordius aquaticus, Linnaeus, 1758 (Nematomorpha) Found in Sarıyer, Istanbul // IUFS J. of Biol. Research Article. 2008. Vol. 67, № 2. P. 123–128.

173. Ploskey G.R., Brown A.V. Downstream drift of the mayfly Baetis flavistriga as a passive phenomenon // American Midland Naturalist. 1980. Vol. 104. P. 405–409.

174. Poff, N.L., Ward J.V. Drift responses of benthic invertebrates to experimental hydrologic variation in a regulated stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 1926–1936.

175. Rader R.B. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. Vol. 54. P. 1211–1234.

176. Ramirez A., Pringle C.M. Invertebrate drift and benthic community dynamics in a lowland neotropical stream, Costa Rica // Hydrobiologia. 1998. Vol. 386. P. 19–26.

177. Russev B. Die Bedeutung des Gesetzes van Baer-babinet zur Klärung der Zoobenthosverteilung in der Donay Zwischen dem 375. und 845. km von den Műndung // Доклады Болгарской Академии наук. 1960. Tome 13, No 3. S. 327–330.

178. Saltveit S.J., Haug I., Brittain J.E. Invertebrate drift in a glacial river and its non–glacial tributary // Freshwater Biol. 2001. Vol. 46. P. 1777–1789.

179. Sandlund O.T. The drift of zooplankton and microzoobenthos in he River Strandaelva, western Norway // Hydrobiologia. 1982. Vol. 94. P. 33–48.

180. Schulz R., Liess M. Acute and Chronic Effects of Particle-Associated Fenvalerate on Stream Macroinvertebrates: A Runoff Simulation Study Using Outdoor Microcosms // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 2001. Vol. 40. P. 481–488.

181. Siler E.R., Wallace J.B., Eggert S.L. Long-term effects of resource limitation on stream invertebrate drift // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58. P. 1624–1637.

182. Stoneburner D.L., Smock L.A. Seasonal fluctuation of macroinvertebrate drift in a South Carolina Piedmont stream // Hydrobiologia. 1979. Vol. 63. P. 49–56.

183. Svensson B.S. Sveriges dagsländor (Ephemeroptera), bestämning av larver // Ent. Tidskr. 1986, Vol. 107. P. 91–106.

184. Swensson B.O.W., Tjeder B.O. Check–List of the Trichoptera of North–Western Europe // Ent. Scand. 1975. Vol. 6. P. 261–274.

185. Tiberti R., Gentilli A. First report of freshwater leech Helobdella stagnalis (Rhyncobdellida: Glossiphoniidae) as a parasite of an anuran amphibian // Acta Herpetologica. 2010. Vol. 5, No 2. P. 255–258.

186. Ubero-Pascal N., Torralva M., Oliva-Paterna F., Malo J. Seasonal and diel periodicity of the drift of pupal exuviae of chironomid (Diptera) in the Mundo River (SE Spain) // Arch. Hydrobiol. 2000. Vol. 147. P. 161–170.

187. 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. Vol. 37 (1). P. 130–137.

188. Veronik R., Sket B., Trontelj P. The colonization of Europe by the freshwater crustacean Asellus aquaticus (Crustacea: Isopoda) proceeded from ancient refugia and was directed by habitat connectivity // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 4355–4369.

189. Waters T. F. Interpretation of ivertebrate drift in streams // Ecology, 1965. Vol. 46, N3, P. 327–334.

190. Waters T.F. The drift of stream insects // Ann. Rev. Entomol. 1972. Vol. 17. P. 253–272.

191. Watson G.W. Drift of stream invertebrates // Tone. 1971. Vol. 17. P. 197–212.

192. Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae// Ent. Scand. Suppl. 19. 1983. P. 450 p.; Part 2 Pupae // Ent. scand. Suppl. Vol. 28. 1986. 482 p.

193. Williams Ph.M. Feeding behaviour of *Lumbriculus variegatus* as an ecological indicator of in situ sediment contamination. Thesis for the degree of Doctor of Philosophy. 2005. 256 p.

194. Wilzbach M.A., Cummins K.W., Knapp R.A. Towards a functional classification of stream invertebrate drift // Verh. Int. Ver. Limnol. 1988. Vol. 23. P. 1244–1254.

195. Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent River Board // Chemistry and Industry. 1964. Vol. 11. P. 443–447.

196. Živić I., Protić L., Marković Z. Southernmost finding in Europe of *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794) (Heteroptera: Heteroptera: Aphelocheiridae) // Zootaxa. 2007. № 1496. P. 63–68.

Приложение 1

№	Таксон	Мёша	Казанка	Нокса
	Coelentherata			
1	*Hydra vulgaris* (Pallas, 1766)	+		
2	*Hydra* sp.	+		
3	*Hydra viridissima* (Pallas, 1766)			+
	Nematoda			
4	Nematoda sp.	+		
5	*Gordius aquaticus* (L., 1758)	+		+
	Oligochaeta			
6	*Chaetogaster* sp.	+	+	+
7	*Stylaria lacustris* (L., 1767)	+	+	
8	*Isochaetides* sp.	+		
9	*Limnodrilus* sp.	+	+	
10	*Lumbriculus variegatus* (O. F. Muller, 1773)	+		
11	*Nais pseudobtusa* (Piguet, 1906)		+	+
12	*Tubifex* sp.			+
	Hirudinea			
13	*Erpobdella octoculata* (L.,1758)	+	+	
14	*Glossiphonia complanata* (L., 1758)		+	
15	*Helobdella stagnalis* (L., 1758)	+		
16	*Pisicola (Caspiobdella) fadejewi* (Epstein, 1961)	+		
	Mollusca			
	Bivalvia			
	Pisidiidae			
17	*Pisidium henslowana* (Sheppard, 1823)	+		
18	*Pisidium* sp. (Pfeiffer, 1821)	+	+	
19	*Sphaerium* sp. (Pfeiffer, 1821)	+	+	
	Gastropoda			

	Bithyniidae			
20	*Bithynia tentaculata* (L., 1758)	+		
	Lymnaeidae			
21	*Lymnaea peregra* (Müller, 1774)		+	
22	*Lymnaea auricularia* (Bourguignat, 1864)	+		+
23	*Lymnaea lagotis* (Schranck, 1803)	+		
24	*Lymnaea ovata* (Draparnaud, 1805)	+		
25	*Lymnaea* sp.	+		
	Planorbidae			
26	*Choanomphalus rossmaessleri* (A. Schmidt, 1851)	+		
	Valvatidae			
27	*Valvata depressa* (Pfeiffer, 1828)	+		+
	Viviparidae			
28	*Viviparus contectus* (Millet, 1813)			+
	Crustacea			
29	*Argulus coregoni* (Thorell, 1864)		+	
30	*Argulus foliaceus* (L., 1758)			+
31	*Asellus aquaticus* (L., 1758)			+
32	*Lynceus brachiurus* (Müller, 1776)			+
	Acarina			
33	*Hydracarina* sp.	+	+	+
	Insecta			
	Collembola			
34	*Podura* sp.		+	
	Ephemeroptera			
35	*Baetis rhodani* (Pictet, 1943)	+	+	+
36	*Baetis* sp. (Leach, 1815)	+		
37	*Baetidae* sp.	+		
38	*Brachycerus harrisella* (Curtis, 1834)	+		

39	*Caenis macrura* (Stephens,1835)	+	+	+
40	*Centroptilum luteolum* (O. F. Müller, 1776)	+		
41	*Cloeon dipterum* (L., 1761)	+		
42	*Cloeon simile* (Eaton, 1870)	+		
43	*Cloeoptilum pennulatum* (Eaton, 1870)	+		
44	*Ephemera* sp.	+		
45	*Habrophlebia lauta* (Eaton, 1884)	+		
46	*Heptagenia* sp.	+		
47	*Heptagenia coerulans* (Rostock, 1878)	+		
48	*Heptagenia flava* (Rostock, 1877)	+		
49	*Heptagenia fuscogrisea* (Retzius, 1793)	+	+	
50	*Paraleptophlebia submarginata* (Stephens, 1835)	+	+	
51	*Paraleptophlebia* sp.	+		+
52	*Polymitarcys virgo* (Oliver, 1791)	+		
	Odonata			
53	Odonata sp.	+		
	Agrionidae			
54	*Agrion (Calopteryx) virgo* (L., 1758)	+	+	
55	*Agrion (Calopteryx) splendens* (Harris, 1782)	+		
	Platycnemididae			
56	*Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771)	+	+	
	Coenagrionidae			
57	*Coenagrion puella* (L., 1758)	+		
58	*Ischnura elegans* (Van der Linden, 1820)	+		
	Lestidae			
59	Lestidae sp.	+		
	Heteroptera			
	Hebridae			
60	*Hebrus ruficeps* (Thomson, 1871)			+

	Nepidae			
61	*Nepa cinerea* (L., 1758)			+
	Notonectidae			
62	*Notonecta glauca* (L., 1758)			+
63	*Notonecta* sp.			+
	Aphelocheiridae			
64	*Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1803)	+	+	
	Gerridae			
65	*Gerris* sp.	+		
	Corixidae			
66	*Sigara* sp. (Fabricius, 1775)	+		
67	*Micronecta* sp. (Kirkaldy, 1897)	+	+	+
	Coleoptera			
68	Curculionidae sp.			+
69	Helodidae sp.			+
	Helodidae sp. (larvae)			+
	Hydraenidae			
70	*Hydraena* sp. (larvae)	+		
	Hydrophylidae			
71	*Enochrus* sp. (larvae)		+	
	Haliplidae			
72	*Peltodytes* sp. (Regimbart, 1878)	+		
	Peltodytes sp. (larvae)	+		+
73	*Haliplus* sp. (Latreille, 1802)	+		+
	Haliplus sp. (larvae)	+		
74	*Haliplus ruficolis* (De Geer, 1774)			+
	Dytiscidae			
75	*Colymbetes* sp.	+		
76	*Laccophilus* sp. (Leach, 1817)	+		
77	Platambus maculatus (L., 1758)	+		+

78	Rhantus sp.	+		
	Chrysomelidae			
79	*Donacia* sp.	+		
80	*Galerucela* sp.		+	
81	*Galerucela nymphaeae* (L., 1758)	+	+	
	Gyrinidae			
82	*Gyrinus* sp. (larvae)	+		
83	*Orectochirlus villosus* (Müller, 1776)	+		
	Elmidae			
84	Elmidae sp. (larvae)	+		
85	*Macronychus quadrituberculatus* (Müller, 1806)	+		
86	*Normandia* sp.	+		
	Lepidoptera			
87	*Elophila interruptalis* (Pryer, 1877)	+		
	Neuroptera			
88	*Sysira* sp.	+		+
	Trichoptera			
89	Trichoptera sp.	+		
	Trichoptera sp. (pupae)		+	
	Lepidostomatidae			
90	*Lepidostoma hirtum* (Fabricius 1775)	+		
	Hydropsychidae			
91	*Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834)		+	
92	*Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834)	+	+	
	Hydroptilidae			
93	*Agraylea multipunctata* (Curtis, 1834)	+	+	
94	*Hydroptila tineoides* (Dalman, 1819)	+	+	
95	*Ithytrichia lamellaris* (Eaton, 1873)	+	+	
	Leptoceridae			
96	*Setodes viridis* (Fourcroy, 1785)	+		

97	*Triaenodes bicolor* (Curtis, 1834)	+		
	Limnephilidae			
98	*Ironoquia dubia* (Stephens, 1837)	+		
99	*Micropterna* sp.		+	
100	*Limnephilus sp.*	+		+
	Molannidae			
101	*Molanna* sp.		+	
	Brachycentridae			
102	*Brachycentrus subnubilus*(Curtis, 1834)	+	+	
103	*Brachycentrus* sp.	+		
	Leptoceridae			
104	*Mystacides* sp.	+		
105	*Triaenodes bicolor* (Curtis, 1834)	+		
	Polycentropodidae			
106	*Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834)		+	
	Psychomyiidae			
107	*Psychomya pusylla* (Fabricius, 1781)	+		
	Diptera			
108	Simuliidae sp.	+	+	+
	Simuliidae sp. (pupae)	+	+	
109	Ceratopogonidae sp.	+	+	+
	Ceratopogonidae sp. (pupae)	+		
	Culicidae			
110	*Anopheles* sp.			+
	Dixidae			
111	*Dixa nebulosa (Meigen, 1830)*			+
	Limoniidae			
112	*Antocha vitripennis* (Meigen 1830)	+		
113	*Dicranota bimaculata* (Schummel, 1829)			+
	Rhagionidae			

114	*Antherix ibis* (Meigen, 1803)	+		
	Psichodidae			
115	*Berdeniella,* sp			+
	Chaoboridae			
116	*Chaoborus crystallinus* (DeGeer, 1776)	+		
117	*Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830)	+		
118	*Chaoborus* sp.	+		
	Empididae			
119	*Chelifera* sp.	+		
	Tabanidae			
120	*Tabanus* sp.	+		
	Tipulidae			
121	*Tipula* sp.	+		
122	*Prinocera* sp. (pupae)			+
	Ephydridae			
123	*Notiphila* sp.	+		
124	*Hydrellia* sp. (Robineau-Desvoidy, 1830)	+		
	Culicidae			
125	*Anopheles* sp.	+		
	Chironomidae			
126	*Ablabesmyia* sp. (pupae)	+		+
127	*Ablabesmyia* гр. *lentiginosa* (Fries, 1823)	+	+	+
	Ablabesmyia гр. *lentiginosa* (pupae)	+	+	
128	*Ablabesmyia* гр. *monilis* (pupae)			+
129	*Apsectrotanypus trifascipennis* (Zetterstendt, 1838)	+		+
130	*Chironomus dorsalis* (Meigen,1818)	+		
	Chironomus dorsalis (pupae)	+		
131	*Chironomus plumosus* (L., 1758)	+		
132	*Chironomus tentans* (Fabricius, 1805)	+		

133	*Conchapelopia* sp. (pupae)	+		
134	*Cricotopus* sp. (Edwards, 1929)	+	+	
	Cricotopus sp. (pupae)	+	+	+
135	*Cricotopus trifascia* (Edwards, 1929)	+	+	
136	*Cricotopus* гр. *algarum* (Kieffer, 1911)	+	+	+
	Cricotopus гр. *algarum* (pupae)	+		+
137	*Cricotopus* гр. *silvestris* (Fabricius, 1794)	+	+	
	Cricotopus гр. *silvestris* (pupae)	+		
138	*Cryptochironomus* sp. (pupae)	+		
139	*Cryptochironomus* гр. *anomalis*	+		
140	*Cryptochironomus* гр. *vulneratus*	+		
141	*Cryptochironomus conjugens* (Kieffer, 1916)		+	
142	*Cladotanytarsus* sp.	+		
143	*Cladotantyarsus* гр. *mancus*	+		
144	*Diamesa* sp. (Meigen, 1838)	+		
	Diamesa sp. (pupae)	+		
145	*Diamesa insignipes* (Kieffer, 1908)	+		
146	*Dicrotendipes* sp.	+		
147	*Endochironomus tendens* (Fabricius, 1775)	+		
148	*Eukiefferiella hospita* (Edwards, 1929)	+	+	
149	*Eukiefferiella longicalcar* (Thienemann, 1926)	+		+
150	*Eukiefferiella* sp.	+		
	Eukiefferiella sp. (pupae)	+	+	
151	*Glyptotendipes gripekoveni* (Kieffer, 1913)	+	+	
152	*Glyptotendipes* sp. (Kieffer, 1913)	+		
	Glyptotendipes sp. (pupae)	+		
153	*Limnochironomus* гр. *nervosus*	+		
154	*Limnochironomus* гр. *tritomus* (Kieffer,1916)	+	+	
155	*Lipiniella* sp.	+		
156	*Lipiniella arenicola* (Shilova, 1961)	+		

157	*Mesocricotopus* sp. (pupae)	+		
158	*Micropsectra* гр. *praecox* (Meigen, 1818)	+	+	+
159	*Microtendipes* гр. *chloris* (Meigen, 1818)	+	+	+
	Microtendipes гр. *chloris* (pupae)	+		
160	*Nanocladius* sp. (pupae)	+		
161	*Neozavrelia bernensis* (Reiss, 1968)	+		
162	Orthocladiinae sp.	+		
	Orthocladiinae sp. (pupae)	+		
163	*Orthocladius saxicola* (Kieffer, 1911)	+	+	+
	Orthocladius saxicola (pupae)	+		
164	*Orthocladius* sp. (Brundin, 1956)	+	+	+
	Orthocladius sp. (pupae)	+	+	
165	*Parachironomus arcuatus* (Goetghebuer, 1919)	+		
166	*Parachironomus* sp.	+		
167	*Parachironomus* гр. *pararostratus*	+		
168	*Paratanytarsus* гр. *lauterborni* (Kieff,1909)	+		
169	*Paratendipes* гр. *albimanus*	+		
170	*Pentapedilum* гр. *exectum*	+		
171	*Paracricotopus* sp. (pupae)	+		
172	*Paratanytarsus* sp. (pupae)	+		
173	*Phaenopsectra flavipes* (Meigen, 1818)	+		
174	*Polypedilum breviantenatum* (Tschernovskij, 1949)	+		
175	*Polypedilum* sp.	+		
	Polypedilum sp. (pupae)	+		
176	*Polypedilum* гр. *convictum* (Walker, 1856)	+	+	
177	*Polypedilum* гр. *nubeculosum* (Meigen,1818)	+		
178	*Polypedilum* гр. *scalaenum*	+		
179	*Psectrocladius* sp. (Kieffer, 1906)	+		
	Psectrocladius sp. (pupae)	+	+	

180	*Procladius* sp. (pupae)	+		+
181	*Psectrocladius obvius* (Walker, 1856)	+		
182	*Psectrocladius* sp. (Kieffer, 1906)	+		+
	Psectrocladius sp. (pupae)	+	+	+
183	*Psectrocladius* гр. *dilatatus* (van der Wulp, 1834)	+	+	
184	*Psectrocladius* гр. *psilopterus* (Kieffer, 1906)	+		+
185	*Pseudorthocladius curtistylus* (Goetghebuer, 1921)	+		
186	*Rheopelopia ornata* (pupae) (Meigen, 1838)	+		
187	*Rheotanytarsus* sp. (pupae)	+		
188	*Rheotanytarsus* гр. *exiguus*	+	+	+
189	*Rheotanytarsus curtystilus* (Goetghebuer,. 1921)	+		+
190	*Sergentia* гр. *longiventris* (Kieffer)	+		
191	*Stictochironomus* гр. *histrio*	+		
192	*Syndiamesa* гр. *nivosa*			+
193	Tanypodinae sp.	+		
	Tanypodinae sp. (pupae)			+
194	*Tanypus* sp. (Meigen, 1803)	+	+	
195	Tanytarsini sp. (pupae)	+		
196	Tanytarsus sp. (pupae)	+		
	Thienemaniella sp. (pupae)	+	+	
197	*Thienemaniella* sp. (Kieffer, 1911)	+		
	Zavrelia sp.	+		+
198	*Zavrelia* sp. (pupae)	+		
	Итого	**168**	**58**	**55**

Приложение 2

Скорость течения (м/с) на станциях в р. Мёша

Дата	Скорость течения, м/с	
	Ст. 1	Ст. 2
19. 05. 08.	0.93	0.71
31. 05. 08.	0.33	0.38
14. 06. 08.	0.47	0.42
28. 06. 08.	0.32	0.43
5. 07. 08.	0.68	-*
12. 07. 08.	0.53	0.48
31. 07. 08.	0.60	0.47
16. 08. 08.	0.61	0.50
31. 08. 08.	0.44	0.66
19. 09. 08.	0.37	0.77
24. 09. 08.	0.51	-
12. 10. 08.	0.72	0.79
2. 11. 08.	0.66	0.92
5. 12. 08.	0.89	0.95
4. 02. 09.	0.46	0.65
4. 03. 09.	0.67	0.42
18. 04. 09.	0.97	0.68
7. 05. 09.	0.80	0.87
29. 05. 09.	0.80	0.89
15. 06. 09.	0.64	0.82
30. 06. 09.	0.67	0.63
8. 07. 09.	0.73	-
13. 07. 09.	0.60	0.45
28. 07. 09.	0.61	0.40
11. 08. 09.	0.61	0.63

16. 08. 09.	0.74	-
28. 08. 09.	0.57	0.44
21. 09. 09.	0.59	0.69
18. 10. 09.	0.46	0.52
13. 11. 09.	0.87	0.78
16. 02. 10.	0.21	0.54
16. 03. 10.	0.40	0.26
5. 05. 09.	0.59	0.52
22. 05. 10.	0.45	0.72
8. 06. 10.	0.41	0.70
21. 06. 10.	0.37	0.62
6. 07. 10.	0.45	0.58
23. 07. 10.	0.51	0.54
11. 08. 10.	0.49	0.44
26. 08. 10.	0.49	0.59
16. 09. 10.	0.42	0.65
28. 10. 10.	0.53	0.61
25. 11. 10.	0.67	0.79
15. 03. 11.	0.12	-

* – данные отсутствуют; отбор проб и измерения проводили только на ст. 1.

Приложение 3

Скорость течения (м/с) на станции в р. Казанка (Чепчуги)

Дата	Скорость течения, м/с
18. 07. 09.	0.94
22. 08. 09.	1.15
20. 10. 09.	1.32
17. 06. 10.	1.08
13. 07. 10.	0.94
22. 08. 10.	0.96
16. 06. 11.	1.24
16. 07. 11.	1.54
14. 08. 11.	0.74

Приложение 4

Скорость течения (м/с) на станции в р. Нокса (Кощаково)

Дата	Скорость
25. 07. 09.	0.30
23. 08. 09.	0.15
19. 10. 09.	0.38
9. 06. 10.	0.29
7. 07. 10.	0.15
15. 08. 10.	–*
16. 06. 11.	0.42
17. 07. 11.	0.21
14. 08. 11.	0.24

*– отбор проб не проводили, так как река на данном участке пересохла

Приложение 5

Скорость течения (м/с) на станциях в р. Мёша (продольное распределение)

Станция	№ станции	Скорость течения, м/с
Мал. Мёша	1	0.45
Бол. Мёша	2	0.32
Сауши	3	0.33
Чита	4	0.67
Пестрецы	5	0.60

Приложение 6

Скорость течения (м/с) на станциях в р. Казанка (продольное распределение)

Станция	№ станции	Скорость течения, м/с
Казанбаш	1	0.49
Купербаш	2	0.75
Арск	3	0.47
Чемерцы	4	0.85
Чепчуги	5	1.19