

УДК 574.587

## РАЗНООБРАЗИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ РЕОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2011 г. М. В. Чертопруд

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра гидробиологии  
119992 Москва, Ленинские горы  
e-mail: [lymnaea@yandex.ru](mailto:lymnaea@yandex.ru)  
Поступила в редакцию 15.10.2009 г.

На оригинальных данных предпринята попытка описать разнообразие всего спектра донных и зарослевых сообществ текучих вод средней полосы Европейской России. С помощью метода Браун-Бланке выделено 39 типов сообществ, описана их таксономическая и структурная специфика, проведена ассоциация с биотопами и предложена биотопическая номенклатура. Все сообщества разделены на четыре биотопических класса: кренали (ручьев со смешанными субстратами), ритрала (плотных грунтов), фитали (зарослей макрофитов) и пелали (мягких грунтов). Описаны также интербиотопные сообщества, связанные с резким доминированием эврибионтных видов *Viviparus viviparus* и *Dikerogammarus haemobaphes* (в отличие от сообществ насекомых с неустойчивым доминированием и более четкой приуроченностью к биотопу). Обсуждаются влияние масштаба рассмотрения на выделение сообществ, а также проблемы, связанные с динамикой этих сообществ.

Идея систематизации имеющегося в природе разнообразия многовидовых ассоциаций и сообществ не нова. Посвященные ей работы не многочисленны, но являются, возможно, наиболее цитируемыми в экологии сообществ всех типов. Однако сделано в этом направлении явно недостаточно; наиболее известные работы по классификации сообществ реофильного бентоса (Жадин, 1940; Illies, 1961; Pennak, 1971; Vannote et al., 1980) предлагают альтернативные системы, ни одна из которых не может претендовать на полноту. Работать с сообществами, не распределив их на какие-то группы с более или менее прогнозируемыми свойствами, во многих случаях не представляется возможным. Это побудило нас, отталкиваясь от классических работ предшественников, продолжить классификационные изыскания.

Основные вехи систематизации донных сообществ текучих вод можно свести к следующим. Эмпирические подразделения речных местообитаний какого-либо региона на несколько типов известны по меньшей мере около 100 лет. Например, Шелфорд (Shelford, 1913) для севера США выделяет “быстрые каменистые речки, большие равнинные реки, ручьи с болотным питанием, родниковые водоемы” и кратко описывает их

фауну. Этот подход, при всей привлекательности, не опирался на какую-либо вербализуемую методику и широкого распространения не получил. Однако уже в 1929 г. Персиваль и Уайтхед, также умозрительно анализируя количественные данные, выделяют для водотоков Англии семь типов только литореофильных сообществ и дают для них наборы характерных таксонов (Percival, Whitehead, 1929).

В нашей стране наиболее известны работы В.И. Жадина (1940; Жадин, Герд, 1961), разделившего речные биоценозы “по принципу грунта и течения” на лито-, псаммо-, пело-, фито- и аргиллореофильные, с кратким описанием характерных видов. В дальнейшем основные классы донных биоценозов рек изучались в основном независимо и даже разными школами исследователей в разных регионах. Литореофильные сообщества как кормовая база молоди лососевых рыб стали предметом исследований в горных и предгорных районах Дальнего Востока России (Богатов, 1994; Вшивкова, 1995; Леванидов, 1981; Леванидова, 1982, и др.), Средней Азии (Бродский, 1976; Кустарева, Иванова, 1980) и Северного Урала (Шубина, 1986, 2006; Паньков, 2000). Пело- и псаммофильные сообщества равнинных рек исследовали в Волжском бассейне (Жадин, 1940; Каменев,

1982) и не столь интенсивно; по фитореофильным сообществам известна лишь одна крупная сводка (Зимбалева, 1981), посвященная крупным рекам Украины. Сравнительный анализ сообществ разных биотопов с обоснованием числа выделяемых типов практически не проводили. Недавно нами (Чертопруд, 2006а) проведен такой анализ по собственным (но только качественным) данным и показана специфичность наборов жизненных форм и семейств основных типов биоценозов, выделенных В.И. Жадиным.

В работах Иллиеса (Illies, 1961) была описана еще одна градация реофильных местообитаний и сообществ – продольная, связанная с размером водотока. Были выделены зоны кренали, ритрала и потамали для малых, средних и крупных водотоков, с характерными для предгорий Западной Европы особенностями биоты и абиоты. Позже, на материале из США, сходные воззрения, дополненные продукционными данными, были сформулированы в так называемую концепцию речного континуума (Vannote et al., 1980), получившую гораздо большую известность. Продольной изменчивости речного бентоса посвящено довольно много частных исследований, в основном зарубежных (Паньков, 2004; Burgherr, Ward, 2001; Grubaugh et al., 1996; Milner, Pett, 1994; см. обзор Allan, 1995). Мы провели такое исследование для водотоков центра Европейской России, но только по качественным данным (Чертопруд, 2005). В целом теперь достаточно очевидно, что на оси размера потока от ручья до большой реки состав и структура сообщества меняются довольно плавно, но многократно (изменение водорасхода в 10 раз, а ширины русла – в 2–3 раза примерно соответствует 50%-ной смене фауны макробентоса). При впадении крупных притоков, прохождении рекой озера или запруды и при смене окружающего ландшафта возможны скачкообразное изменение характера водотока и резкая смена сообществ.

Признание многофакторной природы изменчивости сообществ породило стремление создать их многофакторную же классификацию. Например, для речных сообществ Пеннак (Pennak, 1971) предлагает систему классификации речных местообитаний по 13 основным факторам среды, но не применяет ее на практике. В общем, очевидно, что классификация в виде тринадцатимерной таблицы может быть построена и использована компьютером, но не человеком.

В современной гидробиологической практике наиболее популярна классификация сообществ по биотическим показателям – их составу и

структуре. Обычно для этого применяются статистические методы: кластер-анализ, анализ главных компонент и т.п. Эти методы позволяют в любом случае подразделить совокупность собранных проб на некие группы. Однако разные съемки дают разные наборы этих групп, которые по-разному интерпретируются исследователями. Накопление таких работ при отсутствии какой-либо обобщающей их концепции приводит к лучшему пониманию действия отдельных факторов среды, но не к созданию единой классификационной системы. Исключение (хотя и относящееся к наземным сообществам) составляет лишь отчасти формализованная методика классификации Браун-Бланке, сформировавшая более или менее всеобъемлющую (хотя и не общепринятую) систематику и номенклатуру растительных сообществ (Миркин и др., 2001).

Один из наиболее очевидных выводов, следующих из анализа известных публикаций, – что биотопическая и географическая составляющие разнообразия сообществ в целом независимы друг от друга и изучать их можно отдельно. Это существенно упрощает нашу задачу. Различия и сходства сообществ в пределах региона связаны с локальными абиотическими факторами (в водоемах – субстрат, течение, температура, свет и т.п.) и, возможно, биотическими взаимодействиями – это проблема классической экологии. Различия сообществ разных регионов связаны с ландшафтно-климатическими зонами этих регионов и барьерами в расселении видов – это проблема биогеографическая, и классификация сообществ в этом направлении должна прямо опираться на биогеографическое районирование для соответствующих групп организмов. В данной работе мы остановимся на внутривнутрирегиональной (биотопической) изменчивости сообществ.

Второй важный методический вывод из более ранних (в том числе наших собственных) работ – что независимо от критериев и успешности классификации сообщества в любом из выделенных типов будут довольно существенно различаться. Ранее замечено (Еськов, 2000), что сообществам в отличие от живых организмов не присущ филогенез, и их классификация не может выделить естественные иерархические кластеры. Продолжая это сравнение, следует подчеркнуть, что сообществам не присущи и “виды” – т.е. совокупности особей (сообществ), которые можно считать одинаковыми. Практически любые две пробы, даже собранные в пределах однородного биотопа и разделенные незначительным расстоянием, заметно различаются (если вообще содер-

жат живые организмы исследуемой группы). Это заметил еще Шелфорд (Shelford, 1913) и многократно подтвердили разнообразные исследования внутрибиотопной неоднородности, в том числе наши (Чертопруд, 2007). Это не снимает необходимости в классифицировании и даже дает нам определенную свободу выбора: искомая система должна быть максимально удобной на практике (т.е. выделять наиболее целостные и легко интерпретируемые группировки сообществ), но от нее нельзя требовать точности и полной естественности. Многоуровневая иерархия желательна при большом числе выделяемых классов для большего удобства обращения с ними, но это также может быть лишь искусственная управляющая надстройка.

Цель настоящей работы – описать и систематизировать разнообразие сообществ макробентоса текучих вод компактного биогеографического региона и по возможности выработать оптимальную схему их классификации и номенклатуры. При этом мы будем избегать формальных статистических методов в пользу прозрачности биологического смысла самого анализа.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельного региона выбрана средняя полоса Европейской России, достаточно однородная в биогеографическом отношении, хорошо нами изученная и несущая весьма разнообразные по характеру водотоки. Некоторые результаты по изучению реофильных сообществ региона опубликованы ранее (Чертопруд, 2002, 2005, 2006а, б). Для анализа использовали количественные пробы, собранные на территориях Московской (около 70% всех проб), Тверской, Тульской, Рязанской, Псковской и Костромской областей в 2004–2008 гг. Большинство проб взято с помощью гидробиологического сачка площадью 0.02 м<sup>2</sup>, пробы с камней и коряг – вручную, методом Жадина–Шредера. Серия проб по р. Оке предоставлена Д.М. Палатовым. Площадь проб составляла от 0.1 до 0.4 м<sup>2</sup> в зависимости от плотности бентоса, пробы отбирали в самых разных донных и зарослевых биотопах, в водотоках всех доступных типов и размеров. В общей сложности использовано 450 проб из 115 водотоков; при этом найдено около 390 видов. Организмы большинства групп макробентоса определены до видов или групп видов, некоторые представители семейств Tubificidae, Euglesidae, Chironomidae, Simuliidae, Psychodidae, Dytiscidae, Hydraenidae – до родов.

В качестве основного показателя обилия видов использовали интенсивность метаболизма, рассчитываемую по формуле  $D = k \cdot N^{0.25} \cdot B^{0.75}$  (где  $N$  – численность вида,  $B$  – биомасса в граммах,  $k$  – специфический для каждой группы коэффициент) и выражаемую в мл O<sub>2</sub>/ч. Этот показатель прямо связан с пищевыми потребностями организмов и представляется более адекватным критерием их роли в сообществах, чем численность или биомасса. Значения  $k$  взяты из работы А.Ф. Алимова (1979): личинки насекомых – 0.106, ракообразные – 0.133, брюхоногие моллюски – 0.126.

Остался неочевидным выбор критерия классификации: должна ли им служить сама структура сообществ или характеристики биотопа. В поисках компромисса между этими подходами избран следующий алгоритм. На первой стадии мы уточняем определения наиболее крупных биотопических комплексов текучих вод, сделанные ранее (Жадин, 1940; Illies, 1961), чтобы разделить все реофильные сообщества на наиболее очевидные классы. Затем в пределах каждого класса выделяем типы сообществ по комплексам характерных видов с помощью метода Браун-Бланке. Далее проводится анализ соответствия этих типов биотопам. Если такое соответствие удастся провести, типы сообществ группируются в комплексы по биотопам; если же нет – то только в соответствии со структурой сообществ.

Для выделения типов литореофильных сообществ использовали метод Браун-Бланке в описании Б.М. Миркина с соавт. (2001) в нашей модификации для количественных данных: в качестве исходных данных использовали таблицу долей видов в суммарном обилии сообщества по метаболизму, и относительное обилие видов учитывали при классификации вместе с их встречаемостью.

Нужно подчеркнуть методический аспект, имеющий и важный биологический смысл. Мы будем рассматривать как сообщества общности определенного минимального размера – протяженностью не менее 1 м. Каждая проба – результат сложения нескольких (обычно 10) подпроб площадью 0.02 м<sup>2</sup> на участке метрового размера. От выбора этого минимального размера во многих случаях зависит набор выделяемых сообществ и их свойства.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Основные классы реофильных сообществ*

Разделение водотоков на креналь, ритраль и потамаль с соответствующими классами сообществ, данное Иллиесом (Illies, 1961) и уточ-

ненное в рамках концепции речного континуума (Vannote et al., 1980), следует принять за основу, но с существенными уточнениями и дополнениями. Схема Иллиеса хорошо описывает именно тот тип рек, для которого была разработана: реки умеренной зоны, текущие с гор (с ледниковыми, родниковыми или озерными истоками). Именно они имеют ультрахолодноводную креналь, бурную литофильную и холодноводную ритраль и заиленную относительно тепловодную потамаль с соответствующими этим условиям сообществами. В России эта схема более или менее приемлема на Северном Кавказе, юге Дальнего Востока и в Приуралье, хотя уже и здесь возникает потребность в дополнительных понятиях, выходящих за ее рамки (Леванидова, 1981 – “тепловодный ритрон”). Для многообразия реофильных сообществ в целом она явно недостаточна, и более адекватным представляется подход В.И. Жадина (1940), выделявшего типы донных биоценозов “по типу грунта и течению”. Однако биотопический подход Жадина вообще не учитывает продольную изменчивость речных экосистем. Учитывая опубликованные (Чертопруд, 2005, 2006а, 2007) и новые данные по биотопической и продольной изменчивости реофильного макробентоса, мы можем, опираясь на оба вышеупомянутых подхода, предложить более универсальную схему.

Креналь выделена Иллиесом как ручьевая околородниковая область с малым водорасходом и стабильно низкими температурами. На равнинах, однако, ручьи чаще всего берут начало из малых стоячих водоемов (различного вида заболоченностей, луж и т.п.) и лишь ниже по течению, промывая себе долину и подрезая водоносные пласты грунта, обогащаются родниками и грунтовыми водами. Гидрологический и термический режим таких ручьев может быть различен; фауна их довольно изменчива и не отвечает классическому описанию кренона. Однако эта фауна достаточно богата и специфична, она составляет основу ручьевых сообществ и нуждается в отдельном описании. Поэтому мы предлагаем определить кренон как совокупность всех сообществ малых водотоков (с водорасходом примерно до 0.03 м<sup>3</sup>/с и шириной русла до 1–1.5 м) с большой долей детрита в донных отложениях, но независимо от типа истока и температуры воды. Донные сообщества кренали являются ареной взаимодействия детритофагов трех основных групп: массивных ручейников сем. *Limnephilidae* (*Arctoecia*, *Stenophylax*, *Potamophylax*, *Limnephilus*, в среднем 22% суммарного обилия сообщества), мелких щелевых веснянок (*Nemoura*, *Nemurella*, *Leuctra*,

*Capnopsis*, 17% суммарного обилия) и плавающих поделок семейств *Baetidae* (*Baetis*, *Cloeon*), *Siphonuridae* (*Siphonurus*), *Leptophlebiidae* (*Leptophlebia*), 16% суммарного обилия. Из других групп также типичны детритофаги (*Elodes*, *Eiseniella*, *Asellus*) и хищники (*Plectrocnemia*, *Platambus*, *Sialis*, *Tipula*). Для полугорных регионов Средиземноморья характерны, кроме того, виды родов *Gammarus*, *Ecdyonurus*, *Trochaeta*, *Niphargus*. Некоторые из приведенных форм являются преимущественно родниковыми, но большая их часть населяет как родниковые водоемы, так и любые другие ручьи.

Ритрон в определении Иллиеса – сообщество крупных ручьев и малых рек полугорного типа, холодноводных, быстрых, олигосапробных, с резким преобладанием каменистых грунтов. Попытка распространить этот комплекс на все малые реки встречает многочисленные противоречия. Поскольку на равнинах малые реки имеют в основном мягкие грунты и во многих случаях тепловодны (по крайней мере, слабо зарегулированы по температуре), их сообщества устроены многообразно и слагаются из фито-, псаммо-, пело- и литофильного (по определению В.И. Жадина) комплексов. Их совокупность мало похожа на типичный “ритрон” и не может быть им названа (поэтому речные биологи, работающие на равнинах, обычно не применяют этот термин). В холмистых и низкогорных субтропиках и тропиках в малых водотоках обитает более или менее “ритронный” по составу форм комплекс, но при совсем других характерных температурах (20–30 °С), не отвечающих определению Иллиеса (так называемый “тепловодный ритрон”). По нашему мнению, термин “ритрон” уместно применять в дальнейшем как обозначение комплекса форм плотных грунтов (в первую очередь каменистых) независимо от размера водотока и температуры. Он наиболее распространен и разнообразен в малых реках и крупных ручьях регионов с холмистым и горным рельефом, но встречается также в крупных реках, при любых температурах и даже в прибойной полосе крупных озер. Ему соответствует определенный набор родов, семейств и жизненных форм макробентоса, в то время как видовой состав в целом специфичен для каждого региона, размера водотока и температурных условий (Чертопруд, 2007). Для ритрона средней полосы Европейской России характерны таксоны: *Baetis*, *Heptagenia*, *Isoperla*, *Isogenus*, *Aphelocheirus*, *Rhyacophila*, *Hydropsyche*, *Polycentropus*, *Glossosomatidae*, *Goeridae*, *Psychomyidae*, *Potamophylax*, *Elmidae*, *Orthocladius*, *Ancylus*. В Средиземноморье их отчасти замещают *Epeorus*, *Rhithrogena*,

*Habroleptoides*, *Acentrella*, Perlidae, *Protonemoura*, *Capnionera*, Vlephariceridae, Simuliidae. Набор доминирующих таксонов сменяется от ручьев с доминированием различных альгофагов-соскребателей к крупным водотокам с преобладанием фильтраторов (чаще всего ручейников сем. Hydropsychidae).

Потамон выделен Иллиесом как сообщество крупных равнинных рек с преобладанием мягких грунтов и сильным летним прогревом воды. Однако для таких рек характерно не менее двух резко различающихся типов сообществ со своими комплексами таксонов и жизненных форм: мягких грунтов (пело- и псаммофильные) и зарослей макрофитов (фитофильные). На равнинах эти сообщества (все или некоторые) широко проникают в малые реки и даже ручьи, часто доминируют в них по всем показателям. Не менее широко (причем почти тем же комплексом форм) они населяют озера и водохранилища (в том числе холодноводные северные озера). Таким образом, потамон как совокупность форм, обитающих в крупных и средних реках, также не может рассматриваться как единый класс сообществ. Мы предлагаем выделять здесь два класса: фитопотамон или фитон (зарослевые сообщества рек) и пелопотамон или пелон (речные сообщества мягких грунтов) без каких-либо ограничений по температуре.

Фитофильный комплекс формируется в густых зарослях высших водных растений (фитали), обычно в условиях умеренного течения. Наиболее типичен для малых и средних рек (в которых иногда занимает большую часть акватории), в крупных реках обычно оттеснен к берегам. Доминируют, как правило, брюхоногие моллюски (в среднем 24% суммарного обилия) при весьма высоком общем таксономическом разнообразии. Типичные формы для нашего региона – *Calopteryx*, *Plathyncnemis*, *Coenagrion*, *Cloeon*, *Ephemerella*, *Notonecta*, *Plea*, *Sigara*, *Ranatra*, *Laccophilus*, *Halipilus*, *Anabolia*, *Limnephilus*, *Semblis*, *Mystacides*, *Athripsodes*, ряд Orthoclaadiinae, Simuliinae, *Lymnaea*, *Physa*, *Anisus*, *Bithynia*, *Cincinna*, *Stylaria*.

Пелофильный комплекс развит в условиях умеренного или замедленного течения на мягких (илистых, песчаных и глинистых) грунтах. В равнинных реках, особенно крупных, он обычно занимает большую часть акватории. Доминирующие формы относятся к инфауне: двукрылые из Chironomidae, Ceratopogonidae, *Hexatoma*, *Dicranota*, двустворчатые моллюски большинства родов, олигохеты Tubificidae, роющие поденки Ephemeridae, Caenidae, стрекозы Gomphidae.

Необходимо особо остановиться на внутреннем многообразии сообществ мягких грунтов. В.И. Жадин (1940) выделял здесь три типа сообществ: пелофильный, соответствующий илистым грунтам на замедленном течении, псаммофильный, присущий песчаным грунтам на среднем и быстром (до 1 м/с) течении, и аргиллофильный (в глинистом дне). Состав и структура этих сообществ существенно различаются (Чертопруд, 2006а). Однако наши более детальные исследования (на реках Москве и Дубне в Московской области) показали, что эти сообщества резко неравноценны: псаммофильное сообщество качественно и количественно во много раз беднее пелофильного, причем наблюдается единый максимум обилия и разнообразия сообщества мягких грунтов – на сильно заиленном песке, обычно у берега, в местах с ослабленным течением. При увеличении скорости течения и уменьшении заиления обилие и разнообразие сообщества резко падают, при этом незначительное добавление новых (псаммофильных) видов не меняет картину существенно. Поэтому псаммофильное сообщество можно рассматривать как вариант единого сообщества мягких заиленных грунтов и отказаться от его выделения в отдельный класс. Аргиллофильное сообщество оказывается еще более минорным вариантом: нам удалось сделать всего несколько описаний таких сообществ с одним специфическим доминирующим видом (роющая поденка *Polymitarcys nigridorsum*); при этом большинство проб в глине вообще не содержали макробентоса.

#### Описание сообществ

Классификация методом Браун-Бланке позволила выделить в анализируемых пробах 39 вариантов сообществ. Их номенклатура и относительное обилие массовых видов (достигающих 5% суммарного обилия хотя бы в одном типе сообществ) сведены в табл. 1–5. Подавляющее большинство выделенных сообществ оказалось вполне однозначно связано с определенными комбинациями условий среды (биотопами), поэтому представляется оптимальным группировать их именно по биотопическому принципу и использовать соответствующую номенклатуру.

Все выделенные сообщества мы сгруппировали в четыре комплекса, описанных выше: креналь, ритраль, фиталь и пелаль. Это разделение отражает наиболее глубокие, по нашему мнению, вариации между реофильными сообществами. В каждом из этих комплексов оказалось от 8 до

Таблица 1. Массовые виды сообществ кренали

Вид	Сообщества							
	эугипо-креналь (1)	палудо-гипо-креналь (2)	эфеме-рогипо-креналь (3)	реокре-наль (4)	гелокре-наль (5)	троглок-реналь (6)	мадикре-наль (7)	лимно-креналь (8)
<b>EPHEMEROPTERA</b>								
<i>Baetis muticus</i>	1.1			5.0				0.3
<i>Baetis rhodani</i>	5.1			5.1	2.8		3.5	
<i>Cloeon dipterum</i>	1.2	5.1	0.8					1.0
<i>Siphonurus aestivalis</i>	3.1	12.5	6.4					
<i>Leptophlebia marginata</i>	0.4	5.9						
<b>PLECOPTERA</b>								
<i>Nemoura cinerea</i>	16.5	7.2	5.9	2.1	2.1	4.0	0.5	1.3
<i>Nemurella pictetii</i>	2.5	0.5	9.2	5.6	4.9		4.3	12.6
<b>TRICHOPTERA</b>								
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	2.2	0.1	2.0	3.9	0.4			8.9
<i>Beraea maura</i>					5.2			
<i>Potamophylax latipennis</i>	5.0	0.6		2.6				1.4
<i>Potamophylax nigricornis</i>				18.1	7.7			1.0
<i>Parachiona picicornis</i>				1.0	12.6			0.5
<i>Chaetopteryx</i> sp.	5.0		5.0					2.3
<i>Stenophylax lateralis</i>			13.0	3.0				
<i>Stenophylax sequax</i>	1.5	0.5	6.1					1.9
<i>Arctoecia concentrica</i>	7.1							
<i>Limnephilus rhombicus</i>	1.1	6.1						
<b>COLEOPTERA</b>								
<i>Elodes</i> spp.	1.9	0.2		5.8	16.9		11.5	1.2
<b>DIPTERA</b>								
<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>branickii</i>	0.3							27.9
<i>Zavrelimyia</i> sp.	0.1		26.2					0.1
<i>Thaumalea testacea</i>					1.7		16.2	
<i>Dixa submaculata</i>				0.5	2.9		5.9	
<i>Pericoma blandula</i>	0.1				0.3		7.8	0.1
<i>Tipula maxima</i>	1.4			4.0	3.1		6.7	
<i>Pedicia rivosa</i>				0.3	14.9			1.8
<i>Oxycera pseudoamoena</i>				0.4	3.9		33.1	
<b>MALACOSTRACA</b>								
<i>Asellus aquaticus</i>	0.2	0.5				32.4		1.1
<i>Synurella meschtscherica</i>						45.3		
<b>MOLLUSCA</b>								
<i>Lymnaea goupili</i>				0.3	6.1			
<i>Aplexa hypnorum</i>		6.3						
<i>Euglesa eichwaldi</i>	0.5			2.0	0.9			6.2

**Примечание.** Здесь и в табл. 2–5 указаны средние доли видов в суммарном обилии сообщества по метаболизму, %. Цифрами в скобках обозначены типы сообществ.

13 сообществ. Это тоже довольно много, и мы разделили сообщества каждого класса еще на несколько групп: гипо- и эукреналь, эпи-, эу-, ксило- и понторитраль, эу- и реофиталь, эпи- и эупелаль (пояснения см. ниже). Все эти сообщества можно охарактеризовать специфической

комбинацией доминирующих таксонов (видов или родов), но мы, кроме того, дали им названия, соответствующие биотопам. Эти названия образованы названием класса сообществ и двумя приставками (традиционно греческого происхождения): отражающими биотопические особен-

Таблица 2. Массовые виды сообществ эпи- и эуритрали

Вид	Сообщества							
	эуэпиритраль (9)	креноэпиритраль (10)	лимноэпиритраль (11)	пелоэпиритраль (12)	псефоэпиритраль (13)	эуритраль (14)	гипоэпиритраль (15)	пелоэпиритраль (16)
<b>EPHEMEROPTERA</b>								
<i>Potamanthus luteus</i>							5.2	27.0
<i>Baetis fuscatus</i>	0.3				1.2	0.1	6.3	1.2
<i>Baetis muticus</i>	0.2	7.8	0.2		3.0		0.1	
<i>Baetis rhodani</i>	22.6	28.8	2.3	0.2	29.3	13.7	1.7	
<i>Leptophlebia submarginata</i>	0.9		1.4	16.9		0.3		
<b>PLECOPTERA</b>								
<i>Isoperla difformis</i>	8.4		6.2			3.6		
<i>Nemoura cinerea</i>	4.0	1.3	0.8	6.5	0.6	0.6		
<b>TRICHOPTERA</b>								
<i>Rhyacophila fasciata</i>	12.7	31.9	2.4	0.7		0.3	0.1	
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	5.2		2.7			30.7	15.4	0.6
<i>Cheumatopsyche lepida</i>							7.1	1.2
<i>Psychomyia pusilla</i>						0.5	5.4	1.1
<i>Agapetus fuscipes</i>	6.1		14.2			0.3		
<i>Silo pallipes</i>	1.4		13.4	2.5	0.7	0.1		
<i>Potamophylax latipennis</i>	5.5		12.7	31.7	10.0	2.9	0.2	
<b>DIPTERA</b>								
<i>Orthocladus</i> spp.	0.3			0.1	1.6	2.0	9.7	7.8
<i>Diamesa thienemanni</i>		9.8						
<i>Antocha vitripennis</i>			0.1	0.1		5.0	0.1	
<i>Dicranota bimaculata</i>	1.1	4.9	0.1	0.5	8.3	0.4		
<i>Atherix ibis</i>	0.8				2.0	4.4	0.7	
<b>MOLLUSCA</b>								
<i>Ancylus fluviatilis</i>	17.7	1.2	25.6	2.0	1.3	15.7	6.7	6.6
<i>Bithynia tentaculata</i>							4.8	11.9
<i>Amesoda scaldiana</i>				2.1	6.5	0.1		
<i>Erpobdella octoculata</i>	0.9		0.4	2.5	4.4	0.4	3.0	11.9

ности группы сообществ и самого сообщества. Приставка эу- в названии группы, обозначающая наиболее типичный вариант для данного класса сообществ, обычно опускается. Все выделенные сообщества описаны ниже.

#### Ручьевого комплекса (креналь)

Истоками большинства водотоков служат ручьи, формирующиеся высачиваниями грунтовых вод, либо вытекающие из заболоченных лощин, а также принимающие в себя поверхностный сток во время дождей. Мы имеем в виду водотоки с меженным водорасходом примерно до 0.01 м<sup>3</sup>/с и шириной до 1 м. Этот класс водотоков (мы будем называть его термином креналь) имеет, при всем внутреннем многообразии, ряд специфических черт. Это, во-первых, мел-

кая мозаика разных субстратов, главным образом детрито-опадно-песчаного ряда, что приводит к смешению типичных донных биотопов и часто – к невозможности их отдельного рассмотрения. Уже на 1 дм<sup>2</sup> часто сочетаются фрагменты плотных и мягких субстратов. При очень маленькой (обычно 1–5 см) глубине в этих водотоках относительно слабое течение (не более 0.1–0.2 м/с при любом уклоне русла). Органические вещества в основном представлены более или менее грубодисперсным детритом и опадом; заиление встречается лишь при наличии в истоках луж и болот. Русло обычно затенено прибрежными растениями, и водные продуценты (водоросли обрастаний, фитопланктон и макрофиты) практически не развиты. Отсутствуют крупные хищники (рыбы), и у беспозвоночных

Таблица 3. Массовые виды сообществ ксило- и понторитрالي

Вид	Сообщества					
	эпиксило- ритраль (17)	гипоксило- ритраль (18)	пелоксило- ритраль (19)	эупонто- ритраль (20)	ксилопон- торитраль (21)	пелопонто- ритраль (22)
<b>EPHEMEROPTERA</b>						
<i>Cloeon bifidum</i>		0.1	9.9			
<i>Caenis macrura</i>		0.1	30.2			
<b>HETEROPTERA</b>						
<i>Micronecta griseola</i>			8.4			0.2
<b>TRICHOPTERA</b>						
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	0.5	17.0	1.7		0.2	
<i>Hydropsyche contubernalis</i>				2.7	6.7	
<i>Lype phaeopa</i>	1.0	6.4				
<i>Ceraclea dissimilis</i>			6.0			
<i>Athripsodes cinereus</i>		0.4	7.7			
<i>Potamophylax rotundipennis</i>	5.2	0.6				
<i>Potamophylax latipennis</i>	51.6					
<i>Halesus tessellatus</i>		9.2		0.2		
<i>Chaetopteryx</i> sp.	10.2					
<b>DIPTERA</b>						
<i>Glyptotendipes glaucus</i>	0.2	6.1				
<i>Microtendipes</i> gr. <i>pedellus</i>		11.9				
<i>Atherix ibis</i>	0.3	7.3			0.3	
<b>MALACOSTRACA</b>						
<i>Corophium sowinskyi</i>				5.4		
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>				7.3	9.9	
<b>MOLLUSCA</b>						
<i>Viviparus viviparus</i>				80.2	76.6	83.3
<i>Anodonta</i> spp.						8.0
<b>HIRUDINEA</b>						
<i>Erpobdella octoculata</i>		2.9	4.1		1.3	

нет необходимости в защитных приспособлениях и укрытиях.

В бентосе кренали (табл. 1) доминируют детритоядные или всеядные виды мелких немуроидных веснянок (главным образом *Nemoura cinerea*), массивных ручейников из сем. Limnephilidae и плавающих поденок. Эти группы в целом неразборчивы в выборе субстратов и встречаются на песке разной заиленности, детрите, опаде, корягах и камнях. Сходный образ жизни ведут жуки *Elodes* (личинки) и *Hydraena* (имаго).

**Гипокреналь.** Сообщества ручьев с различным, в целом смешанным питанием, а также без постоянных источников питания.

1. Эугипокреналь (*Nemoura cinerea* – Limnephilidae). Типичный вариант гипокренали Подмосковья – лесной ручей в суглинистом овраге со смешанным (грунтово-болотным) питанием. Обычно

такие ручьи начинаются из заболоченных лощин и в первую очередь заселяются видами луж и болот, затем прорезают овраг, получают выход к грунтовым водам, начинают подпитываться прирусловыми родничками и обычно накапливают в русле камни, вымываемые из моренного суглинка. Большую часть года здесь доминирует эврибионтная веснянка *Nemoura cinerea*; но в конце весны ее личинки созревают и покидают водоем до осени. Ручейники-лимнефилиды, напротив, встречаются круглый год, но в разных ручьях и урочищах в сходных условиях замещают друг друга разные виды: *Potamophylax latipennis*, *Arctoeicia concentrica*, *Chaetopteryx* sp., *Halesus digitatus*; иногда 2–3 вида лимнефилид существуют совместно. Нередко сосуществуют разные виды плавающих поденок: *Baetis rhodani*, *B. niger*, *B. muticus*, *Cloeon luteolum*, *Siphonurus* spp. Интересно, что в более крупных водотоках эти

Таблица 4. Массовые виды сообществ фитали

Вид	Сообщества							
	лимно-фиталь (23)	плей-стофиталь (24)	эпирео-фиталь (25)	гипо-реофиталь (26)	пело-реофиталь (27)	грассо-реофиталь (28)	ризо-реофиталь (29)	палудо-реофиталь (30)
ODONATA								
<i>Calopteryx splendens</i>	4.2	4.6		1.7	3.6	1.1	13.5	1.1
<i>Plathycnemis pennipes</i>	1.7			0.1	0.7	0.2	7.3	0.8
EPHEMEROPTERA								
<i>Potamanthus luteus</i>	0.8			0.7	5.4		2.5	
<i>Baetis gr. tricolor</i>	0.9			8.7	6.0			
<i>Baetis muticus</i>	0.2		5.3	0.4			0.1	
<i>Baetis niger</i>			8.9	0.2		0.6		
<i>Baetis rhodani</i>			14.6	2.0		2.0	1.2	
<i>Baetis vernus</i>	1.8		2.6	11.5		4.2	2.9	
<i>Cloeon bifidum</i>	5.5			2.4	12.8	0.5	2.0	
<i>Cloeon dipterum</i>	1.3		0.1	0.1	10.5	1.4		6.2
<i>Cloeon luteolum</i>	4.8	0.1	0.6	2.3	4.5	6.1	1.9	
<i>Leptophlebia marginata</i>					4.0	1.9	0.7	18.2
<i>Ephemerella ignita</i>	0.7			5.0	0.4	0.1	1.3	
HETEROPTERA								
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i>						0.3		5.5
<i>Micronecta griseola</i>					7.1	0.1		
TRICHOPTERA								
<i>Leptocerus tineiformis</i>					0.1		6.4	
<i>Brachycentrus subnubilus</i>				5.4	0.3			
<i>Potamophylax latipennis</i>	0.1		14.5			5.1		
<i>Halesus tessellatus</i>	0.2		9.3		2.3	10.6	4.3	1.4
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>								5.8
<i>Limnephilus rhombicus</i>	0.1		1.4	0.1	1.2	13.2	0.1	5.3
COLEOPTERA								
<i>Galerucella sp.</i>	0.6	31.2						
DIPTERA								
<i>Cnetha spp.</i>			4.2	0.4		0.5		
<i>Wilhelmia lineata</i>			0.2	5.2				
MALACOSTRACA								
<i>Asellus aquaticus</i>	0.3	0.2		0.1		0.2		7.6
MOLLUSCA								
<i>Acroloxus lacustris</i>	0.3	6.8				0.2	0.1	0.5
<i>Lymnaea auricularia</i>	5.4			2.0	2.9	2.3	1.5	
<i>Lymnaea fragilis</i>	18.4	26.2				3.5	2.7	7.8
<i>Physa adversa</i>	2.5	1.0	3.6	0.6	2.2	5.0	0.1	4.1
<i>Anisus vortex</i>	0.7	7.8		2.3				0.5
<i>Viviparus viviparus</i>	9.3			1.8			8.0	
<i>Bithynia tentaculata</i>	9.1	11.4		0.8			0.9	0.6

же виды расходятся по разным биотопам, входя в состав совершенно различных сообществ рит-рала, фитали и пелали. Обычны детритоядные жуки родов *Hydraena* и *Elodes*. Из прикрепленных фильтраторов встречаются мошки рода *Cnetha*.

В небольшом числе обитают горошинки: *Euglesa personata*, *E. eichwaldi*, *Pseudeupera arcidens*.

Данное сообщество можно рассматривать как наименее специализированное из всех водных сообществ: в нем встречаются элементы практиче-

Таблица 5. Массовые виды сообществ пелали

Вид	Сообщества								
	эуэпи-пелаль (31)	крено-эпипелаль (32)	псаммо-эпипелаль (33)	псаммо-пелаль (34)	рипо-пелаль (35)	гипо-пелаль (36)	сапро-пелаль (37)	аэро-пелаль (38)	аргилло-пелаль (39)
<b>EPHEMEROPTERA</b>									
<i>Ephemera danica</i>		2.0	12.8						
<i>Ephemera vulgata</i>			1.4		5.2	0.7			
<i>Ephemera lineata</i>				1.2	16.3	3.2			1.9
<i>Polymitarcys nigridorsum</i>				0.6					82.7
<i>Cloeon bifidum</i>			0.2	0.3	5.6	0.2			
<i>Cloeon luteolum</i>	2.7	30.7	1.2		4.0	0.3			
<b>COLEOPTERA</b>									
<i>Cercyon bifenestratus</i>								8.7	
<i>Laccobius</i> sp.								5.9	
<i>Heterocerus marginatus</i>								21.9	
<b>DIPTERA</b>									
<i>Orthocladius</i> spp.		5.9	0.3	0.8	0.6	0.6			
<i>Odontomesa fulva</i>		0.7	5.0		0.6	0.1			
<i>Monodiamesa</i> gr. <i>bathyphila</i>	0.8		6.6			1.1			
<i>Beckidia zabolotskyi</i>				8.1					
<i>Chironomus</i> spp.				2.7	2.3	7.3	1.9		
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>				8.6	0.1	1.4			
<i>Paratendipes intermedius</i>				0.6	6.7				
<i>Polypedilum scalaenum</i>				7.9	7.8	0.2			
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i>	7.2					0.1			
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i>	14.3		1.2		0.2	0.4			
<i>Procladius ferrugineus</i>	5.2		0.1			7.0			
<i>Eloeophila mundata</i>	4.2	14.0	2.0						
<i>Hexatoma fuscipennis</i>			0.2	7.3	0.1				
<i>Symplecta pilipes</i>								11.9	
<i>Chrysops flavipes</i>	5.9	3.8	4.1	0.3	4.8	1.5			
<b>MOLLUSCA</b>									
<i>Lymnaea truncatula</i>			0.1			0.3		11.7	
<i>Cincinna piscinalis</i>			0.5			6.2	0.5		
<i>Unio pictorum</i>				7.8		2.5			
<i>Pisidium amnicum</i>	0.9		17.7	1.2	0.4	13.3		21.4	
<i>Amesoda scaldiana</i>	11.6		1.3		0.8	1.6			
<i>Euglesa personata</i>		17.8	0.1						
<i>Henslowiana suecica</i>				0.2	5.3	1.2		1.2	
<i>Henslowiana supina</i>			0.3	5.0		1.3			
<i>Pseudeupera arcidens</i>	15.6		2.6		0.6	0.6			
<b>OLIGOCHAETA</b>									
<i>Limnodrilus</i> spp.	0.5		0.6	7.9	2.3	4.3		2.0	
<i>Tubifex</i> spp.	0.8		0.6	2.7		0.7	92.4	0.2	

ски всех жизненных форм и экологических групп зообентоса: лито-, ксило-, детрито- и пелофильные элементы, представители фаун ручьев, рек, луж и болот. Доминирует, тем не менее, вполне специфичный ручьевогой комплекс детритофагов. Следует отметить: хотя все эти виды встречаются здесь в одних и тех же пробах и, с методической точки зрения, входят в одно сообщество, в более мелком масштабе многие из них выбирают определенную среду обитания: лимнефилиды ползают по поверхности крупных и устойчивых фрагментов детрита, веснянки населяют щели между этими фрагментами, горошинки и болотницы зарываются в пятна песчаных наносов, реофильные поденки и мошки концентрируются на миниатюрных сливах с максимальным течением. Таким образом, и здесь уже проявляются биотопические предпочтения, но их трудно установить стандартными методами, поскольку размеры пятен субстратов в целом меньше орудий сбора проб. Кроме того, при столь малых размерах биотопов сами животные постоянно пересекают их границы, что также приводит к смешению фаун разных субстратов.

Ряд других сообществ в ручейках сходного размера можно рассматривать как производные от данного. Кратко опишем наиболее заметные из них.

2. Палудогипокреналь (*Siphonurus aestivalis* – *Nemoura cinerea* – *Leptophlebia vespertina* – *Nemurella pictetii* – *Cloeon dipterum* – *Aplexa hypnorum*). Сообщество ручьев с заболоченной долиной с сильным заилением субстратов, летним прогревом воды, резким ослаблением течения в летний межень (вплоть до распадаения ручья на серии луж и болот). Эта ситуация неблагоприятна для многих ручьевых видов, и они частично замещаются лимнофильными (иногда только на летнее время, которое насекомые могут проводить на суше на стадии имаго). Обычно весной здесь обитают вполне ручьевые виды: *N. cinerea*, *N. pictetii*, *Cloeon luteolum*, даже мошка *Cnetha*; но вместе с ними встречаются и даже доминируют лимнофильные, устойчивые к заморам: из поденок *Cloeon dipterum*, *Siphonurus*, *Leptophlebia*, стрекозы рода *Aeshna*, водяной ослик *Asellus aquaticus*, улитки болотного комплекса (*Aplexa hypnorum*, *Planorbis planorbis*), плавунцы и водолюбы. Летом течение может практически прекратиться, вода сохраняется в омутах, сильно прогревается и часто загнивает. Большинство насекомых вылетает из водоема в виде имаго либо погибает, а привычные к бо-

лотным условиям улитки, водяной ослик и жуки продолжают размножаться.

3. Эфемерогипокреналь (*Zavrelimyia* – *Nemurella pictetii* – *Siphonurus aestivalis* – *Stenophylax*). Весенние сообщества ручьев, не имеющих стабильных источников питания и полностью пересыхающих летом. Как правило, они существуют в течение 1–3 мес в году. Фауна их бедна и своеобразна; она складывается главным образом из видов, успевающих за время существования водотока пройти развитие от покоящегося яйца (яйца обычно зимуют) до вылетающего имаго, способного затем отложить новые яйца на месте будущего водотока. Наиболее характерные виды этой группы: поденки *Siphonurus*, хирономиды *Zavrelimyia* sp. Встречаются также веснянки *N. pictetii*, ручейники *Stenophylax lateralis*, *S. sequax*, улитки *Aplexa hypnorum* и *Lymnaea truncatula*. Некоторые плавунцы (лесные виды родов *Agabus*, *Hydroporus*) прилетают сюда из других водоемов на время существования ручья, а при его высыхании улетают обратно.

**Эукреналь.** Сообщества, формирующиеся в водотоках с родниковым питанием – либо непосредственно в месте выхода грунтовых вод (в родниках), либо на небольшом протяжении после них. Эти сообщества отличаются высокой стабильностью местообитания при миниатюрных его размерах, холодноводность и, как следствие, наличие комплекса специфических видов.

4. Реокреналь (*Potamophylax nigricornis* – *Nemurella pictetii* – *Baetis*). Сообщества ручьев с родниковым питанием, обычно по склонам долин рек. Биотоп внешне сходен с гипокреналью, но нет паводков и резких перепадов температуры, и понижена сапробность (поскольку отсутствует болотный элемент питания). Здесь также типичны немуроидные веснянки (*N. cinerea*, *N. pictetii*) и поденки рода *Baetis*, но доминирует другая, специфическая лимнефилида – *Potamophylax nigricornis*. Шлейф второстепенных видов меньше за счет слабого развития лимнофильных и роющих видов. В более крупных и быстрых родниковых ручьях, кроме того, может формироваться специфическое сообщество каменистых перекатов, но оно отнесено нами к ритралу и рассмотрено ниже под № 10.

5. Гелокреналь (*Parachionapicicornis* – *Elodes* – *Pedicia rivosa*). Сообщество родниковых топей (гелокренов), где вода просачивается из грунта, смачивает субстрат и тонкой пленкой стекает под уклон. Беспозвоночные, сидящие на субстрате сверху, нередко выступают из воды. Наиболее типичный для гелокренов субстрат – опавшие

листья; но встречаются также детрит, песок, коряги, мох, камни и т.п. В гелокренах Подмосковья (и западнее) обитает специфический комплекс родниковых видов, главным образом ручейников: *Parachiona picicornis*, *Potamophylax nigricornis*, *Beraea maura*, *B. pullata*, *Crunoecia irrorata*, а также мелкий прудовик *Lymnaea goupili*. В основном они ползают по поверхности опавших листьев и другого крупного детрита (иногда между листьями); *Crunoecia* предпочитает коряги и палки. Им сопутствуют (нередко доминируя) ручьевые эврибионты – личинки жуков *Elodes*, веснянки *N. cinerea*, *N. pictetii*, иногда *Amphinemura borealis*. В толще субстрата обитают двукрылые – кренальные болотницы *Pedicia rivosa*, долгоножки *Tipula maxima*, *Ptychoptera*, некоторые хирономиды.

К востоку от Подмосковья вышеописанный комплекс специфических гелокренных ручейников (*Parachiona* – *Beraea* – *Crunoecia*) не найден, его замещает ручьевая лимнефилида *Stenophylax lateralis* (Ивановский, 2008). Видимо, это последствия ледниковой эпохи: в послеледниковое время кренальные и реофильные виды насекомых проникали в наш регион из Юго-Западной Европы (где сохранились доледниковые фауны), и к востоку их фауна беднеет. Подмосковье для многих из них является восточным форпостом, так как на нем заканчивается полоса елово-широколиственных лесов на моренной возвышенности. Восточнее начинается Мещёрская низменность (неблагоприятная для многих ритральных и кренальных видов), к северу от нее – более суровая таежная зона, а южнее – степная; все вместе они создают для многих видов насекомых заметный барьер. Впрочем, кренальные ракообразные и моллюски третичного комплекса (кроме одного, см. ниже) вообще ограничены в распространении линией Карпаты – Крым – Кавказ.

6. Троглокреналь (*Synurella meschtscherica* – *Asellus aquaticus*). В Мещёре по берегам рек встречается собственный тип родниковых сообществ, связанный с распространением своеобразного кренального бокоплава *S. meschtscherica*. Считается, что этот вид пережил покровное оледенение в подземных водах и является, таким образом, редким представителем восточно-европейских третичных реликтов. В настоящее время он встречается не только в родниках, но и в малых реках Мещёрской низменности, хотя с небольшим обилием (Чертопруд, 2006в). В обычно заболоченных родниках Мещёры (наибольшее их число известно нам из низовьев р. Ялма) сообщество бентоса складывается из *S. meschtscherica*, *A. aquaticus* и

*Nemoura cinerea*; их дополняют неспецифические виды, заносимые рекой в половодье (обычно эти родники находятся в пойменной зоне).

7. Мадикреналь (*Oxycera pseudoamoena* – *Thaumalea testacea* – *Elodes*). Очень интересное сообщество можно встретить в мадидных условиях – когда небольшой склоновый родник сочится по известковым камням, не затапливая, а только смачивая их. Иногда такие камни частично зарастают мхом. Подобные родники в Подмосковье можно встретить на склонах долин крупных рек в местах выхода известняков. Характерен небольшой комплекс полуназемных насекомых, главным образом личинки двукрылых: *Thaumalea testacea*, *Dixa submaculata*, *Psychodidae* (*Pericoma blandula*, *Satchelliella palustris*, *Tonnoriella pulchra*), долгоножка *Tipula maxima*, львинки (*Oxycera pseudoamoena*, *O. limbata*, *Beris* sp.). Часто встречаются также *Elodes* sp., *Nemoura cinerea*, *Nemurella pictetii*, подстилочные мокрицы и наземные моллюски (например, *Carychium*).

При возрастании мощности родника, глубины и скорости стекающего потока здесь появляются литофильные виды – *Baetis rhodani*, *Diamesa thienemanni*, а мадидные формы оттесняются на периферию водотока.

8. Лимнокреналь (*Pseudodiamesa* gr. *branickii* – *Nemurella pictetii* – *Plectrocnemia conspersa* – *Euglesa eihwaldi*). Сообщество мягких грунтов в родниках – как в лимнокренах (родниковых лужах), так и в родниковых ручьях на замедленном течении (иногда заболоченных). На дне преобладает мелкий детрит или даже ил. Наиболее типичные виды – детритофильная хирономида *Pseudodiamesa* gr. *branickii* (на участках с однородным мелким детритом часто доминирует), эврибионтная веснянка *N. pictetii*, родниковая горошинка *E. eihwaldi* и хищный ручьевой ручейник *P. conspersa*. Известен по меньшей мере один кренальный плавунец – *Agabus guttatus*; встречаются *N. cinerea*, *Elodes* sp., *Pedicia rivosa*. Чем меньше мощность родника и сильнее застаивается (и прогревается) вода, тем больше здесь видов из болот и луж (*Asellus aquaticus*, *Hydroporus* spp. и др.), а холодноводные кренофилы постепенно исчезают.

Как видно, в ручьях существуют, тесно переплетаясь, элементы сообществ разных донных биотопов: каменистых грунтов, плотных органических субстратов и мягких (песчано-илистых) грунтов. В более крупных водотоках соответствующие субстраты все больше обособляются друг от друга, и сообщества их также все сильнее

дифференцируются. Кроме того, в реках появляется биотопический элемент, не свойственный кренали – заросли макрофитов, который становится основой для фитальных сообществ.

#### Комплекс плотных грунтов (ритраль)

Этот класс сообществ в основном связан с каменистыми грунтами. Его центральное сообщество – сообщество каменистых перекаатов, развивающееся в условиях быстрого течения в прохладной чистой реке (как описана ритраль у Иллиеса). Обитатели этого биотопа несут наиболее выраженные черты приспособления к течению, хотя большинство из них населяют не верхнюю открытую поверхность камней, а щели под камнями. Доминируют ручейники (*Rhyacophilidae*, *Hydropsychidae*, *Limnephilidae* и *Goeridae*), поденки *Baetis*, *Heptageniidae*, а также немногие специфические виды двукрылых и моллюсков. Тем не менее сообщества этого комплекса не только богаты видами, но и довольно многообразны. Структурную их организацию и вариабельность мы подробно изучали ранее (Чертопруд, 2007). Основные вариации их связаны с размером водотока (и связанным с ним развитием обрастаний камней) и скоростью течения (и связанным с ним заилением). Мы выделяем здесь несколько групп.

**Эпиритраль.** Сообщества малых водотоков со слабым обрастанием камней. Ритраль малых водотоков несет в себе некоторые черты кренали: затенение русла береговой растительностью, слабое развитие обрастаний дна и в целом грубодисперсный характер поступающей аллохтонной органики (главным образом листового опада и грубого детрита). Обрастания камней обычно представлены тонкой пленкой диатомей, что благоприятно для типичных альгофагов-соскребателей. Градации сообществ связаны с изменением скорости течения, заилением грунта и характером самого грунта (табл. 2).

9. Эпиритраль (*Baetis rhodani* – *Ancylus fluviatilis* – *Rhyacophila fasciata* – *Isoperla difformis*). Центральное для этой группы сообщество типично для каменистых перекаатов крупных чистых лесных ручьев (обычно шириной 1–3 м, водорасходом 0.03–0.3 м<sup>3</sup>/с), с затененным руслом, где камни не заилены и покрыты тонкой пленкой диатомовых обрастаний. Видовой состав богат и включает практически все варианты жизненных форм литореофилов, а набор доминантов подвержен сильной сезонной динамике. Обычно весной доминируют литофильные насекомые (*Baetis rhodani*, *Rhyacophila fasciata*, *Potamophylax*

*latipennis*), а осенью, при меньшем течении и большем развитии обрастаний – улитка *Ancylus fluviatilis* и комплекс более лимнофильных насекомых (*Agapetus fuscipes*, *Silo pallipes*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Limnius wolckmari*). Веснянки (*Isoperla difformis*, *Leuctra digitata*, *Nemoura cinerea*, *Capnia bifrons*) играют наибольшую роль зимой и весной, в апреле–мае наиболее массовые виды покидают водоем.

10. Креноэпиритраль (*Rhyacophila fasciata* – *Baetis rhodani* – *Baetis muticus*). В быстротекущих (обычно склоновых) родниковых ручьях (макрорекренках) с каменистым дном развивается вполне ритральное сообщество, близкое к предыдущему, хотя заметно обедненное. Для него не характерны малоподвижные соскребатели, но почти круглогодично доминируют плавающие поденки *Baetis rhodani* (иногда *B. muticus*) и хищные ручейники *R. fasciata*. Видовое разнообразие невелико; второстепенными видами могут выступать *Nemoura cinerea*, *Leuctra digitata*, *Potamophylax nigricornis*, *Cnetha* spp., *Apatania zonella*, *Diamesa thiennemanni*. Это наиболее олигосапробное и холодноводное сообщество региона.

11. Лимноэпиритраль (*Ancylus fluviatilis* – *Silo pallipes* – *Agapetus fuscipes* – *Potamophylax latipennis*). Сообщество с доминированием малоподвижных соскребателей развивается в относительно глубоких и спокойных плесах каменистых ручьев и малых рек. Многие слагающие его виды исчезают в случае заиления (тогда сообщество трансформируется в следующий тип). Первый доминант может меняться в связи со спорадичным распространением *Ancylus fluviatilis*. Когда он присутствует в водотоке, то обычно доминирует в этом сообществе; в противном случае замещается одним из ручейников. Иногда здесь встречаются равнинные представители рода *Ecdyonurus* – *E. venosus*, *E. affinis*.

12. Пелозэпиритраль (*Potamophylax latipennis* – *Paraleptophlebia cincta* – *Nemoura cinerea*). Это сообщество, структурно близкое к кренальному, характерно для заиленных камней на медленном течении в ручьях и малых реках. Заиление препятствует развитию диатомовых обрастаний и их соскребателей, их замещают менее требовательные к субстрату детритофаги и хищники. Типичны также *Polycentropus flavomaculatus*, *Sialis fuliginosa*, *Habrophlebia lauta*, *H. fusca*.

13. Псефозэпиритраль (*Baetis rhodani* – *Potamophylax latipennis* – *Dicranota bimaculata*). Название от греч. *psephos* – галька. Вариант эпиритрального сообщества на галечном грунте малых водотоков; в центре Европейской России встре-

чается относительно редко. Галечный грунт не вполне стабилен, он перебивается течением, на нем мало диатомовых обрастаний и нет малоподвижных альгофагов типа *Ancylus*, а также ряда других форм (например, *Rhyacophila*). Наиболее приспособленными к этому комплексу факторов оказываются плавающие поденки (в первую очередь *Baetis rhodani*) и подвижные ручейники-лимнефилиды. Кроме того, появляются некоторые роющие формы, свойственные мягким грунтам (*Dicranota bimaculata*, *Ephemerella danica*, *Amesoda scaldiana*).

**Эуритраль.** Сообщества крупных водотоков с мощными обрастаниями или заилением камней и благоприятными условиями для фильтрации (табл. 2).

14. Эуритраль (*Hydropsyche pellucidula* – *Ancylus fluviatilis* – *Baetis rhodani* – *Atherix ibis* – *Antocha vitripennis*). Литореофильное сообщество малых рек с умеренным освещением и развитием корковых обрастаний на верхней стороне камней. Большинство панцирных альгофагов-соскребателей уходят с верхней стороны камней, уступая место фильтраторам (в первую очередь ручейнику *H. pellucidula*) и другим жизненным формам. Характерны также *Rhyacophila nubila*, *Cheumatopsyche lepida*, *Goera pilosa*, *Lepidostoma hirtum*, *Elmis maugetii*, *Limnius volckmari*, *Ephemerella ignita*, *Lymnaea mucronata*, *Orthocladus* spp.

15. Гипоритраль (*Hydropsyche pellucidula* – *Orthocladus* – *Psychomyia pusilla* – *Baetis fuscatus* – *Ephemerella ignita* – *Heptagenia sulphurea*). Литореофильное сообщество средних и крупных рек с толстыми рыхлыми обрастаниями на камнях, позволяющими жить в их толще хириномидам (главным образом рода *Orthocladus*, также *Psectrocladius*, *Eukiefferiella*) и ручейникам *Ps. pusilla*. На нижней стороне камней развивается довольно богатый комплекс животных, включающий ручейников (*H. pellucidula*, *Rh. nubila*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Cheumatopsyche lepida*, *Ceraclea annulicornis*, *Athripsodes albifrons*), улиток (*Ancylus fluviatilis*, *Bithynia tentaculata*), поденок (*Baetis fuscatus*, *B. rhodani*, *B. inexpectatus*, *Heptagenia sulphurea*, *Ephemerella ignita*), веснянок (*Leuctra digitata*, *Isogenus nubecula*, *Isoperla obscura*), клопов *Aphelocheirus aestivalis*, пиявок *Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata*, жуков *Oulimnius tuberculatus*.

16. Пелоритраль (*Potamanthus luteus* – *Bithynia tentaculata* – *Erpobdella octoculata* – *Orthocladus*). Сообщество заиленных каменисто-галечных грунтов на замедленном (0.1–0.2) течении в средних и крупных реках. Кроме означенных доминантов

характерны *Baetis fuscatus*, *Micronecta griseola*, ряд хириномид.

**Ксилоритраль.** Группа сообществ на мертвых древесных субстратах – от грубого детрита с частицами размером около 1 см до затонувших бревен (табл. 3). По особенностям местообитания и набору жизненных форм близка к литофильным сообществам, но имеет ряд специфических черт. На корягах плохо развиваются диатомовые обрастания и почти нет альгофагов-соскребателей и видов, населяющих толщу обрастаний. Обычно преобладают детритофаги типа ручейников-лимнефилид. Кроме того, появляется специфическая группа щелевых червеобразных ксилофагов. В целом ксилоритраль имеет немного специфических форм и представляет арену смешения лито-, фито- и кренофильных видов. Особенно характерна для малых водотоков.

17. Эпиксилоритраль (*Potamophylax latipennis* – *Lype phaeopa*). Это сообщество характерно для лесных ручьев и малых рек, где коряги и грубый детрит почти не заилены и часто занимают значительную площадь дна. Как правило, имеет одну резко доминирующую жизненную форму – крупных ползающих ручейников-детритофагов. Их представляют лимнефилиды – обычно *P. latipennis*; иногда (особенно в пятнах грубого детрита) он образует монокультуру. Часто его дополняют, а иногда замещают другие лимнефилиды: *P. rotundipennis*, *Halesus tessellatus*, *Chaetopteryx* spp. При наличии щелей под корой гниющих коряг в этом сообществе появляется более специфический ксилофильный комплекс из червеобразного ручейника *Lype phaeopa*, хириномид родов *Glyptotendipes*, *Microtendipes*, *Stenochironomus*. Кроме того, на поверхности коряг встречаются ручьевые эврибионты: *Nemoura cinerea*, *Baetis rhodani*, *Paraleptophlebia cincta*, *Elodes* sp., *Lymnaea mucronata*.

18. Гипоксилоритраль (*Hydropsyche pellucidula* – *Microtendipes pedellus* – *Lype phaeopa*). Сообщество древесных субстратов рек, где ручейники-детритофаги отступают на второй план (иногда встречаются *Halesus tessellatus*, *Anabolia furcata* и *Lepidostoma hirtum*), зато появляются фильтраторы – в первую очередь тоже ручейники *Hydropsyche* (обычно *H. pellucidula*, в случае прудового питания рек также *H. angustipennis*), иногда также *Brachycentrus subnubilus* и некоторые Simuliidae. При наличии щелей сохраняется ксилофильный комплекс *Lype* – *Microtendipes* – *Glyptotendipes*. Встречаются также *Heptagenia flava*, *Calopteryx splendens*, *Leuctra digitata*, *Neureclipsis bimaculata*, *Macronychus quadrotuberculatus*, *Ephemerella*

*ignita*, *Oligoneuriella pallida*, *Ephemerella maculocaudata*, *Baetis muticus*, многие из которых в целом редки для региона.

19. Пелоксилоритраль (*Caenis macrura* – *Cloeon bifidum* – *Ceraclea dissimilis* – *Micronecta griseola*). Сообщество заиленных коряг характерно для заводей рек; в нем специфический ксилофильный комплекс отчасти замещается набором прибрежных и пелофильных видов, главным образом поденок, иногда клопов, пиявок и улиток.

**Понторитраль.** Группа сообществ крупных рек Волжского и Черноморского бассейнов, связанных с внедрением и доминированием нескольких видов моллюсков и ракообразных, главным образом живородки *Viviparus viviparus* и бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes* (табл. 3). Распространены на заиленных субстратах различной природы. Отнесение этой группы к ритрالي условно – одно из ее сообществ развивается на типичных мягких грунтах.

20. Эупонторитраль (*Viviparus viviparus* – *Hydropsyche contubernalis* – *Dikerogammarus haemobaphes*). Специфическое ритральное сообщество, свойственное каменистым перекатам р. Оки и других крупных рек южной половины Восточной Европы. По особенностям местообитания близко к гипоритрالي, отличаясь несколько большей заиленностью субстрата и прогреваемостью воды. Большинство видов гипоритрالي оттеснены на второй план внедрением пелофильного моллюска *V. viviparus* и эврибионтного понто-каспийского бокоплава *D. haemobaphes*. Оба эти вида достигают большой плотности, причем бокоплав склонен вытеснять многих личинок насекомых. В роде *Hydropsyche* типичный для малых и средних рек вид *H. pellucidula* замещен более потамальным *H. contubernalis*. Характерны также *Potamanthus luteus*, *Heptagenia sulphurea*, *Brachycentrus subnubilus*, *Psychomyia pusilla*, *Ephemerella ignita*, *Erpobdella octoculata*.

21. Ксилопонторитраль (*Viviparus viviparus* – *Dikerogammarus haemobaphes* – *Corophium sowinskii*). Это сообщество характерно для крупных коряг (вплоть до целых затонувших деревьев), но известно только для р. Оки, где широко распространено.

22. Пелопонторитраль (*Viviparus viviparus* – *Anodonta*). Этот вариант сообщества с доминированием *V. viviparus* распространен на илах и заиленных песках, а также камнях и корягах под толстым слоем ила. Известен для рек Москва, Ока, Волга. *V. viviparus* достигает в этом биотопе огромного обилия и составляет в пробах 90–95%

суммарного обилия. Другие пелофильные виды здесь также присутствуют, но играют подчиненную роль. Иногда встречаются также очень массивные беззубки рода *Anodonta* и перловицы *Unio pictorum*.

#### Фитофильный комплекс (фиталь)

Комплекс зарослевых сообществ является ареной взаимодействия лимнофильных брюхоногих моллюсков и вполне реофильных поденок, ручейников и мошек (табл. 4). Структура доминирования определяется в основном тем, достаточно ли развиты заросли макрофитов для создания лимнофильного комплекса микроусловий (эуфиталь) или же сообщество должно приспособливаться к течению (реофиталь). Большинство сообществ этого комплекса нормально развито только в летнее время, а зимой деградирует вместе с зарослями макрофитов.

**Эуфиталь.** Сообщества густых зарослей живых макрофитов.

23. Лимнофиталь (*Lymnaea* – *Cloeon* – *Bithynia tentaculata*). Основное сообщество густых зарослей макрофитов в реках, обычно развивается на замедленном течении у берегов; в некоторых малых реках макрофиты вместе с этим комплексом занимают всю акваторию. Сходные сообщества характерны для зарослей макрофитов озер и водохранилищ. Мощные заросли крупных растений (кувшинки, рдесты, элодея, роголистник и т.п.) гасят течение, позволяя развиваться практически лимнофильному комплексу зарослевых организмов.

Одно из наиболее богатых видами сообществ. По обилию доминируют различные виды брюхоногих моллюсков: чаще всего большой прудовик *Lymnaea fragilis*, иногда *L. patula*, *L. auricularia*, *Physa adversa*, *Bithynia tentaculata*, *Cincinna piscinalis*, *Viviparus viviparus*; из второстепенных по обилию видов также много брюхоногих (*Anisus* spp., *Acroloxus* spp., *L. glutinosa*, *L. ovata*, *L. atra*), часто образующих многовидовые комплексы. Очень многочисленны также плавающие поденки рода *Cloeon* (*C. bifidum*, *C. luteolum*, реже *C. dipterum*) и рода *Baetis* (*B. atrebatinus*, *B. vernus*). Из других групп характерны олигохета *Stylaria lacustris*, стрекоза *Calopteryx splendens*, жуки *Laccophilus hyalinus*, *Haliphus* spp., клопы *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis*, Corixidae.

24. Плейстофиталь (*Lymnaea* – *Galerucella* – *Bithynia tentaculata* – *Anisus vortex*). Своеобразное производное предыдущего сообщества, развивается на крупных плавающих листьях макрофитов, в первую очередь кувшинок и кубышек. В нем

также часто доминируют прудовики (*Lymnaea fragilis*, *L. auricularia*), но не менее характерны жуки-листоеды рода *Galerucella* (иногда также рода *Donacia*) и некоторые мелкие улитки (*Bithynia tentaculata*, *Anisus vortex*, *Acroloxus lacustris*).

**Реофиталь.** Эта группа объединяет сообщества слабых зарослей макрофитов, не препятствующих течению, а также близких по свойствам мертвых растительных субстратов. В нем уже не доминируют брюхоногие моллюски, и набор основных таксонов довольно близок к ритральному.

25. Эпиреофиталь (*Baetis* – *Potamophylax latipennis* – *Halesus tessellatus* – *Cnetha*). В быстрых малых водотоках макрофиты (шелковник, вероника, ежеголовка) обычно растут отдельными куртинами, и на них развивается своеобразное, довольно бедное формами сообщество, обычно включающее 1–3 вида плавающих поденок рода *Baetis* (*B. rhodani*, *B. niger*, *B. muticus*, реже *B. vernus*), ручейников-лимнефилид (*P. latipennis*, *H. tessellatus*, *Limnephilus rhombicus*) и личинок мошек рода *Cnetha*. Встречаются также *Hydropsyche pellucidula*, *Nemoura cinerea*, *Physa adversa*. Подобное сообщество населяет и отмершие ветки деревьев, омываемые водой.

26. Гипореофиталь (*Simuliidae* – *Baetis* – *Ephemerella ignita* – *Brachycentrus subnubilus*). Сообщество мягких макрофитов, а также тонких веток деревьев на быстром течении в более крупных реках (водорасходом примерно от 1–3 м<sup>3</sup>/с). Сходно с предыдущим, но имеет иной видовой состав и в целом разнообразнее. Иногда, впрочем, включает всего две жизненные формы: прикрепленных мошек-фильтраторов (обычно из родов *Wilhelmia*, *Archesimulium*, *Eusimulium*, *Parabyssodon*, *Byssodon*) и цепляющихся поденок-альгофагов (*Baetis vernus*, *B. rhodani*, *B. buceratus*, *E. ignita*); летом после вылета мошек иногда остаются только поденки. В каждом водотоке сообщество обычно включает по 1–2 вида мошек и поденок. Нередко встречаются также хирономиды *Orthocladius*, *Rheotanytarsus*, *Eukiefferiella*, ручейники *Ithytrichia lamellaris*, *Hydroptila* spp., *Neureclipsis bimaculata*, виды рода *Hydropsyche*.

Бриофильные сообщества в нашем регионе встречаются редко (главным образом они приурочены к растущему на камнях мху *Fontinalis*). Специфического для них комплекса видов выделить не удастся; здесь встречаются более эврибионтные ритральные (*Hydropsyche pellucidula*, *Baetis rhodani*) и фитофильные виды (*Baetis vernus*, *Ephemerella ignita*).

27. Пелореофиталь (*Cloeon* – *Micronecta griseola*). Сообщество заиленных макрофитов (иногда и затопленной наземной растительности) на мелководьях и в заводях рек. Заиление в сочетании с частыми перепадами уровня воды (заставляющими все сообщество смещаться вместе с урезом) неблагоприятно для прикрепленных форм и приводит к доминированию мелких плавающих поденок рода *Cloeon* (*C. bifidum*, *C. luteolum*, *C. dipterum*), клопов (особенно гребляков рода *Micronecta*) и жуков. Кроме вышеназванных характерны виды родов *Baetis* и *Sigara*, нередко также *Heptagenia fuscogrisea*, *Leptophlebia* sp., *Laccophilus hyalinus*. При малой глубине (10–30 см) это же сообщество переходит на заиленный грунт под растениями, обогащаясь при этом подвижными элементами пелофильного сообщества (*Caenis macrura*, *Brachycercus harrisella*, *Procladius* spp.).

28. Грассореофиталь (*Limnephilus rhombicus* – *Halesus tessellatus* – *Baetidae*). Название от греч. *grasso* – трава. Сообщество развивается главным образом на береговой травянистой растительности, после отмирания свисающей в реку и затапливаемой на слабом или умеренном (0.2–0.5 м/с) течении. В ручьях и малых реках полоса такой затопленной травы часто тянется вдоль всей береговой линии, в крупных реках встречается редко. Иногда этот комплекс оккупирует также небольшие куртины макрофитов у берега. Основные группы: ручейники-лимнефилиды (*L. rhombicus*, *H. tessellatus*, *P. latipennis*), обычно замещающие друг друга в разных водотоках, и плавающие поденки (*Cloeon luteolum*, *Baetis vernus*, *B. rhodani*, *B. niger*).

29. Ризореофиталь (*Calopteryx splendens* – *Plathycnemis pennipes* – *Leptocerus tineiformis* – *Amesoda scaldiana*). Название от греч. *riso* – корень. Этот комплекс типичен для глинистых береговых обрывов рек, оформленных омываемыми водой мелкими древесными и травянистыми корнями при умеренном течении. Основная часть видов живет, постоянно цепляясь за эти корни, но некоторые проникают в толщу грунта. Второстепенными видами в разных водотоках выступают *Baetis vernus*, *B. digitatus*, *Cloeon luteolum*, *Hydropsyche pellucidula*, *Anabolia furcata*, *Caenis macrura*, *Beraeodes minutus*, *Ithytrichia lamellaris*, *Ephemerella ignita*, *Somatochlora metallica*, *Brychius elevatus*.

30. Палудореофиталь (*Leptophlebia vespertina* – *Asellus aquaticus* – *Cloeon dipterum* – *Corixidae* – *Limnephilus rhombicus*). Сообщество, населяющее различные прибрежные субстраты (затопленную

траву, опад, детрит, иногда и макрофиты) в реках низменностей с медленным течением и обычно повышенной сапробностью. Для субстратов характерно заиление или занос торфянистым детритом. Характерны подвижные поденки (*L. marginata*, *C. dipterum*, *Heptagenia fuscogrisea*), клопы-гребляки (*Hesperocorixa sahlbergi*, *Callicorixa praeusta*, *Sigara semistriata* и другие), водяной ослик *Asellus aquaticus*, ручейники *Limnephilus rhombicus*, *Glyptotaelius pellucidus*, иногда *Ironoquia dubia*, *Oligostomis reticulata*, *Molannodes tincta*, улитки *Lymnaea fragilis*, *Physa adversa*, *Anisus contortus*, нередко другие улитки, клопы и плавунцы. В реках возвышенностей близкое сообщество развивается на прибрежных макрофитах при антропогенном загрязнении средней интенсивности ( $\alpha$ -мезосапробная зона).

#### Комплекс мягких грунтов (пелаль)

Комплекс сообществ мягких грунтов (ил, заиленный в разной степени песок, заиленный детрит) наиболее развит обычно в реках, реже в ручьях, на слабом или умеренном течении. В районах, не имеющих материала для каменистого грунта, занимает и участки с быстрым течением. Это арена взаимодействия двух основных групп: двустворчатых моллюсков и личинок двукрылых (особенно хирономид). Второстепенными группами выступают олигохеты (Tubificidae) и личинки поденок (табл. 5). Во всех сообществах резко преобладает роющая инфауна.

**Эпипелаль.** Сообщества мягких грунтов малых водотоков. Биотоп и сообщества мягких грунтов обособляются еще в ручьях, хотя и ил, и песок при этом, как правило, несут большую примесь мелкого или грубого детрита. В составе сообществ помимо типичной инфауны довольно много ручьевых эврибионтов.

31. Эуэпипелаль (*Pseudeupera arcidens* – *Apsectrotanypus trifascipennis* – *Amesoda scaldiana*). В заводях ручьев и малых рек скапливаются илы (часто с большой примесью детрита) и развивается пелофильное сообщество мелких двустворок (*Pseudeupera arcidens*, *Amesoda scaldiana*) и хирономид (*Apsectrotanypus trifascipennis*, *Micropsectra* gr. *praecox*, *Procladius ferrugineus*). Встречаются также многие кренальные виды, а также олигохеты рода *Tubifex*.

32. Креноэпипелаль (*Cloeon luteolum* – *Euglesa personata* – *Eloeophila mundata*). Это наиболее ручьевое из пелофильных сообществ, развивается на заиленном песке с наилком на слабом течении в ручьях шириной до 1–1.5 м (водорасход от 3 до 30 л/с). Собственно пелофильное сообщество

небогато; часто в нем доминирует представитель эпифауны – плавающая поденка *Cloeon luteolum*. Встречаются также ручьевые *Nemoura cinerea*, *Siphonurus* sp., *Potamophylax latipennis*.

33. Псаммоэпипелаль (*Pisidium amnicum* – *Ephemera danica* – Chironomidae). При возрастании мощности ручья и средней скорости течения наилок с поверхности грунта исчезает, обнажается песчаное дно, а сообщество инфауны обогащается рядом новых видов. Появляется несколько новых горошинок (*Pisidium amnicum*, *Euglesa rivularis*, *Pseudeupera arcidens*), роющая поденка *Ephemera danica*, а также целый комплекс ручьевых псаммофильных хирономид: *Stictochironomus* gr. *histrio*, *Monodiamesa* gr. *bathyphila*, *Prodiamesa olivacea*, *Odontomesa fulva*. Из других групп характерны *Dicranota bimaculata*, *Eloeophila maculata*, *Chrysops flavipes*, *Notidobia ciliaris*, *Potamophylax latipennis*. Этот довольно богатый комплекс видов приурочен к заиленному песку; в промытом песке ручьевых перекаатов макробентос крайне беден, и описать его сообщество трудно.

**Эупелаль.** Сообщества мягких грунтов в реках.

34. Псаммопелаль (Chironomini – *Unio* – *Limnodrilus* – *Hexatoma fuscipennis* – *Henslowiana supina* – *Macropeza albitarsis*). Основное псаммофильное сообщество рек различного размера. Распространено на слабо заиленных песчаных грунтах при умеренном или даже сильном течении (0.3–0.7 м/с). Сложено довольно большим комплексом хирономид, сменяющих друг друга от станции к станции и в течение сезона: *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Stictochironomus* gr. *histrio*, *Polypedilum* gr. *scalaenum*, *Cryptotendipes nigronitens*, *Paratendipes intermedius*, *Beckidia zabolotskyi*, *Lipiniella moderata*, *Chernovskia ra*, *Stempellina* sp., *Chironomus* sp. Из других роющих двукрылых характерны болотницы *Hexatoma fuscipennis* и мокрецы *Macropeza albitarsis*. Типичны также олигохеты *Limnodrilus* spp., ручейники *Oecetis lacustris*, горошинки *Henslowiana supina*. Спорадично и в небольшом числе встречаются перловицы (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Crassiana musiva*) и шаровки *Sphaeriastrum rivicola*; но в силу огромной биомассы они оказывают существенное влияние на суммарное обилие сообщества. Относительно редко встречаются псаммофильные поденки: *Cloeon pulchrum* и *Brachycercus minutus*.

35. Рипопелаль (*Ephemera lineata* – Chironomini – *Cloeon* – *Henslowiana suecica*). Для мелкого заиленного песка береговой зоны (обычно у края берегового склона) характерно сообщество

с доминированием роющих поденок *Ephemera* (*E. lineata* и *E. vulgata*). Характерны также хириномиды (*Polypedilum scalaenum*, *Paratendipes intermedius* и другие), плавающие поденки (*Cloeon bifidum*, *C. luteolum*), горошинки *Henslowiana suecica*, встречаются стрекоза *Ophiogomphus serpentinus*, поденки *Brachycercus harrisella*, перловицы *Unio pictorum* и *U. tumidus*, прудовики *Lymnaea* gr. *ovata*.

36. Гипопелаль (*Pisidium amnicum* – *Chironomus* – *Procladius ferrugineus* – *Cincinna piscinalis*). Пелофильное сообщество малых и средних рек. Развивается на илах и сильно заиленных песках, наиболее богато видами из всех сообществ мягких грунтов. Характерен большой комплекс хириномид: *Chironomus* sp., *Procladius ferrugineus*, *Procladius* gr. *choreus*, *Cryptotendipes nigronitens*, *Paracladopelma* gr. *camptolabis*, *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Harnischia curtillamellata* и др. Из остальных групп типичны олигохеты (*Limnodrilus* spp., *Tubifex* spp., *Stylodrilus heringianus*), горошинки *Pisidium amnicum*, улитки *Cincinna piscinalis*; встречаются вислоккрылки *Sialis sordida*, стрекозы *Gomphus vulgatissimus*, гребляки *Micronecta griseola*.

37. Сапропелаль (*Tubifex tubifex*). Пелофильное сообщество полисапробных условий в водотоках, сильно загрязненных антропогенной органикой. Часто (в случае очень сильных загрязнений) представлено одним видом трубочника; в других случаях может быть дополнено хириномидами, при наличии грубого детрита и мусора – улитками (*Costatella integra*, *Lymnaea* spp.), пиявками *Erpobdella octoculata*, *Helobdella stagnalis* и др. Типично для малых рек в городах и ниже крупных сельскохозяйственных комплексов.

38. Аэропелаль (*Symplecta pilipes* – *Heterocerus marginatus* – *Pisidium amnicum*). Сообщество супралиторали рек, характерное для пропитанного водой заиленного песка чуть выше уреза воды. Здесь смешиваются настоящие водные виды (как *Pisidium*) и литоральные (*Heterocerus*, *Symplecta*, *Cercyon*, *Laccobius*), и даже наземные жужелицы и стафилины. *Heterocerus* делает небольшие пещерки под тонким слоем наилка, что при его массовом развитии придает специфический микрорельеф всему субстрату. На промытых песках пляжей сообщество не развивается.

39. Аргиллопелаль (*Polymitarcys nigridorsum*). Практически моновидовое сообщество встречается в лишенных растительности глинистых берегах рек и в комьях глины на дне под этими берегами. Роющие поденки *Polymitarcys* роют в глине глубокие норы, в которых и живут. На поверхно-

сти глины и в норках поденок нередко встречаются неспецифические речные виды: *Hydropsyche pellucidula*, *Atherix ibis*, *Apheocheirus aestivalis*, хириномиды, горошинки и мошки. В.И. Жадин (1940) описывал также аргиллофильные сообщества с доминированием других роющих поденок – рода *Palingenia*, но нам их найти не удалось. Известны также водотоки, где в сходных биотопах обитает *Polymitarcys virgo*.

#### Стратегии отдельных видов и интербиотопные сообщества

Наборы доминирующих видов в различных типах сообществ (табл. 2–5) частично перекрываются, особенно в пределах одного класса сообществ, за счет эврибионтных видов, свойственных большинству речных местообитаний. Наиболее массовые виды, обычно доминирующие в сообществах, часто более или менее эврибионтны и распространены в нескольких близких типах сообществ (иногда по всему классу, например ритрала или кренали, или даже шире). Например, *Ancylus fluviatilis* маркирует практически все каменистые грунты, а *Baetis rhodani* – также и древесные субстраты, встречается и в кренали. Веснянка *Nemoura cinerea* объединяет своим присутствием большинство сообществ кренали. Более специализированные виды (как *Lype phaeopa* в ксилоритралах или *Heptagenia sulphurea* в гипоритралах), напротив, обычно не достигают высокой плотности и играют в сообществах второстепенную роль.

Особый интерес представляет группа сообществ, названная нами “понторитраль”. Она связана с внедрением в некоторые водотоки крупных эврибионтных видов моллюсков и ракообразных и формированием ими интербиотопных сообществ с очень резко выраженным доминированием и высоким обилием. Ярким примером являются сообщества заиленных субстратов р. Москвы на участке Тучково–Звенигород, в которых резко доминирует речная живородка *Viviparus viviparus*. Формально эти сообщества могут являться пело-, фито-, ксило- и даже литофильными, но различаются только комплексом второстепенных видов при доминировании *V. viviparus*. Классификация сообществ этого участка, например, методом Браун-Бланке выявляет “центральное” сообщество с доминированием *V. viviparus* (на различных, но более или менее заиленных субстратах) и “чистые” лито-, фито-, псаммо- и пелофильные сообщества. Похожая картина наблюдается в р. Оке, где в качестве интербиотопных доминантов выступают

два вида – *V. viviparus* и понто-каспийский бокоплав *Dikerogammarus haemobaphes*. В нашей номенклатуре эти сообщества имеют приставку понто-, отражающую причерноморское происхождение доминирующих в них видов.

Подобные примеры известны и из других типов сообществ, причем всегда связаны с ракообразными или моллюсками, но не насекомыми. Для горно-лесных ручьев Южной Европы и Кавказа характерны сообщества с доминированием бокоплавов рода *Gammarus* (Чертопруд, Песков, 2007). Аналогично в Угличском водохранилище на многих типах грунта доминирует интродуцированный в регион байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*. Наконец, найденное нами в Мещёре сообщество троглокренали (*Synurella* – *Asellus*) также связано не с новым биотопом, а со спорадичным распространением реликтового бокоплава. В малых реках Подмосковья также встречается интербиотопное сообщество с доминированием бокоплава *Gammarus lacustris* (Чертопруд, 2006в), но оно достаточно редко и не включено в нашу классификацию.

Особый интерес представляют результаты по суммарному обилию бентоса в разных типах сообществ. Большинство типов имеют довольно стабильный суммарный метаболизм: в кренали от 1.7 до 5.1, в ритралах 1.9–13.3, в фитали 3.5–12.9 и в пелаги 2.2–9.2 мл  $O_2/m^2 \cdot ч$ . В целом обилие довольно плавно возрастает от ручьев к рекам. Из этого ряда резко выделяются сообщества понторитрала – их суммарный метаболизм составляет от 44 до 175 мл  $O_2/m^2$  в час, т.е. примерно в 10 раз больше. Различия по биомассе еще более существенны; при этом различия биотопов в некоторых случаях исчезающе слабы. Кроме того, эти сообщества характеризуются гораздо большим уровнем внутреннего сходства (что прямо обусловлено стабильным резким доминированием 1–2 видов). Из этих данных следует важный вывод: обычно существующие в наших водотоках сообщества (главным образом с доминированием насекомых) не используют большую часть трофических ресурсов экосистемы. Их структура скорее всего определяется иными абиотическими факторами (возможно, катастрофической природы, вроде паводков, заморозов и промерзаний) и подвержена резкой сезонной, а возможно, и погодной динамике. Только при внедрении в водотоки некоторых моллюсков и ракообразных, способных накапливать огромную биомассу, формируются стабильные сообщества с высоким обилием, гораздо более полно перехватывающие поступающую пищу.

В этой связи интересна работа А.А. Протасова (1989), в которой все сообщества располагаются в так называемом РМ-биоценологическом градиенте. Сообщества М-типа, имеющие четко выраженных и активно модифицирующих среду доминантов, управляются в основном биотическими связями и должны лучше выделяться именно по структуре и составу сообщества. Напротив, сообщества Р-типа со слабо выраженным и неустойчивым доминированием управляются преимущественно абиотическими факторами среды и могут успешно классифицироваться главным образом на их основе. Видимо, большая часть рассмотренных нами сообществ должна быть отнесена к Р-типу: они довольно четко вписываются в определенные типы биотопов, при этом обладают большой изменчивостью структуры и нестабильным доминированием. Только сообщества понторитрала (и, вероятно, другие водные сообщества с большим обилием бокоплавов и моллюсков) приближаются к М-типу: они проявляют интербиотопные свойства при высоком постоянстве таксономической структуры. В этом плане они напоминают многие морские донные, а также и наземные растительные сообщества. Именно для них наиболее приемлема биотическая классификация, в то время как динамичные и недоукомплектованные Р-сообщества реофильных насекомых более уместно классифицировать на основе биотопов. Видимо, амфибиотические насекомые с высокой способностью к расселению внутри и между водоемами играют в пресноводном бентосе роль рудералов и одновременно пациентов: они могут заселять любые биотопы и распределяются по ним в тонком соответствии с экологическими предпочтениями. Высшие ракообразные и моллюски, не обладая такой расселительной способностью, выбрали виолентную стратегию: они расселены более спорадично, но склонны к резкому доминированию везде, где обитают, при этом оккупируют в соответствующем водоеме сразу несколько биотопов.

#### *Размер пробы и масштаб рассмотрения сообщества*

Специфика выделенных нами сообществ во многом определяется масштабом нашего рассмотрения – точнее, выбором минимального размера сообщества (и пробы) в 1 м<sup>2</sup>. По нашим наблюдениям, при выборе иного масштаба весь спектр сообществ и их свойства неизбежно будут меняться. Например, при снижении этого размера на порядок (примерно до 1 дм) в кренальном комплексе будут выделяться сообщества, соответствующие отдельным типам донных субстратов,

с резким доминированием, как правило, одного-двух видов. Соответственно большую часть этих сообществ нужно будет классифицировать как сообщества пело-, лито- и ксилофильного ряда. В литореофильном сообществе будут выделяться группировки, соответствующие участкам убыстренного и замедленного течения в пределах одних и тех же перекаатов, нормального и ослабленного освещения с разных сторон камней, а также под камнями. Подробно эти явления мы рассматривали ранее (Чертопруд М., Чертопруд Е., 2004). На корягах нужно будет рассматривать как отдельное сообщество комплексы щелевых ксилофагов (*Lype* – *Glyptotendipes* – *Microtendipes* – *Stenochironomus*), реофильных фильтраторов (*Hydropsyche*) и поверхностных детритофагов (*Potamophylax* – *Nemoura*). Видимо, не менее сложная мозаика микробиотопов и микросообществ присуща фито- и пелофильным сообществам.

Напротив, при рассмотрении более крупных по размеру сообществ будут усредняться некоторые типы, выделенные нами выше, а получаемые сообщества будут отражать более общие свойства биотопов, при этом иметь большее видовое разнообразие, менее выраженное доминирование и большой, но менее четко оформленный комплекс характерных видов. При дальнейшем увеличении масштаба рассмотрения мы придем к рассмотрению целых участков водотоков с различными типами грунта. Такие участки тоже имеет смысл классифицировать – они отражают в первую очередь специфику самого водотока (его гидрологический и гидрохимический режим, размер, сапробность, набор донных субстратов и т.п.).

Таким образом, чем больше масштаб рассмотрения, тем менее точно определяется биотоп, тем больше возможно вариантов существования и тем больше жизненных форм бентоса играют в нем существенную роль. В микробиотопе (размер порядка 10 см) обычно доминирует одна жизненная форма (обычно от 1 до 3 видов со сходным образом жизни). В биотопе и сообществе размером 1–10 м есть несколько разных микробиотопов и несколько доминирующих жизненных форм (это те сообщества, которые описаны выше). Биотоп размером 10–100 м обычно соответствует всей ритрале, фитали или пелали данного участка водотока – включает области с разными скоростями течения, глубиной, заилением, насчитывает до 10–12 характерных жизненных форм (обычно почти все, присущие данному классу сообществ). Участок водотока, включающий все донные субстраты, уже не имеет характерной количественной

структуры сообщества, но может характеризоваться качественными данными: видовой состав его бентоса довольно четко отражает специфику водотока. Далее в этой иерархии должны следовать ландшафтный район и биогеографические регионы (провинция – подобласть – область); каждый из этих уровней привносит свои элементы неоднородности, требующие собственного анализа. Совместить действия этих элементов и встроить в цельную систему – сложная задача для будущих исследований.

С другой стороны, чем меньше водоток, тем в целом мельче мозаика субстратов, тем меньший размер имеют отдельные биотопы и тем более тесно сочетаются в пространстве элементы различных типов сообществ. Именно поэтому в нашей классификации выделилась креналь как область интербиотопных сообществ. Впрочем, в сообществе любого биотопа и водотока существует примесь чуждых для него видов. Эта примесь тем больше, чем мельче пятна соответствующих биотопов и чем разнообразнее набор местообитаний в потоке. Все типы сообществ одного участка реки обмениваются видами, поэтому ближе друг к другу по составу, чем усредненные типы сообществ.

#### *Динамика реофильных сообществ*

Этот раздел не связан прямо с классификацией сообществ, но служит одним из объяснений ее несовершенства, а также призван дать некоторые ориентиры для дальнейшей работы.

Еще один существенный компонент изменчивости реофильных сообществ, не учитываемый нашей классификацией, – их сезонная динамика. Она играет наибольшую роль летом, в период массового вылета имаго амфибиотических насекомых, и заключается во временном исчезновении их личинок из водотоков. Особенно сильно беднеют ручьевые и некоторые литофильные сообщества с доминированием ручейников и веснянок. Осенью личинки насекомых снова появляются в составе макробентоса и в течение почти всего года постепенно растут, обычно наращивая свою роль в сообществах. Моллюски, ракообразные и черви являются стабилизирующими структуру сообществ элементами: их виды никогда не исчезают полностью, обычно наращивают обилие летом (когда насекомые в значительной части покидают водоемы) и постепенно деградируют в течение зимы.

Видимо, для каждого из типов сообществ можно описать серию вариантов, отражающих разные сезонные стадии динамики сообщества. Мы не считаем нужным рассматривать эти варианты как сообщества разных типов. На практике в основ-

ном мы просто отказались от описания типов сообществ по заведомо обедненным летним пробам. Впрочем, по нашим наблюдениям, почти в любом сообществе в любое время года остается достаточно видов для его уверенной диагностики.

Помимо сезонных реофильные сообщества подвержены и более частым изменениям, связанным с постоянными колебаниями уровня воды. Пока на водосборе реки не выпадают дожди, ее водность и уровень постепенно снижаются, при этом в каждой точке дна уменьшаются глубина и скорость течения, что в свою очередь ведет к перераспределению донных осадков – главным образом прогрессирующему заилению субстратов всех типов. При этом подвижные формы макробентоса (например, плавающие поденки) также перемещаются в соответствии с субстратными предпочтениями, малоподвижные (двустворки, хирономиды, ручейники, роющие поденки) тоже стремятся к этому, но с заметным опозданием; многие из них вынуждены пережить не вполне благоприятные условия. При смене погоды на дождливую процесс запускается в обратном порядке, снова стимулируя миграции бентоса; каждый раз при этом не только сменяются на одном месте разные комплексы видов (с разными предпочтениями), но и меняется состав самих комплексов (в силу разной подвижности видов). Подробных количественных описаний этого явления нам не известно; здесь требуются дальнейшие исследования.

Еще более резкие изменения происходят во время крупных паводков, когда не только наилок, но и большая часть бентоса смывается течением с плесов и перекатов в омуты с замедленным течением, где и концентрируется (либо гибнет). После прекращения паводка животные постепенно (отчасти с помощью активного дрефта, т.е. всплывающая в толщу воды) заселяют предпочитаемые биотопы (которые за это время тоже существенно преобразились за счет смыва наносов). Аналогичным образом при засухах бентос собирается в ямах, где еще остается вода, а затем расселяется обратно по всему руслу. Этот элемент динамики речных сообществ описан в рамках “концепции динамики пятен” (Townsend, 1989). Концепция представляет все речные сообщества с несколько неожиданной точки зрения – как стадии постоянной вторичной сукцессии, в ходе которой все сколько-нибудь подвижные организмы переселяются из рефугиумов (куда их загнал паводок) в места, оптимальные для жизни при нормальных условиях. Тогда текущая структура сообщества в значительной степени определяется тем, как

давно закончился предыдущий паводок (или засуха). При этом в водотоках с более стабильным водным режимом (например, с преобладающим грунтовым питанием) распределение обычно приближается к оптимальному (ненарушенному), а в водотоках, подверженных частым паводкам, бентос может неделями не покидать рефугиумов.

Своеобразным ответом на поднятые в этой работе вопросы является более раннее исследование Миншелла и Петерсона (Minshall, Peterson, 1985) по колонизации безжизненных участков речного грунта (отдельных камней). Авторы считают, что процесс заселения изолированных пятен субстрата подчиняется модели заселения островов МакАртура – Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967) и включает быструю “неравновесную” фазу, регулирующую в основном стохастическими факторами, и длительную “равновесную”, в которой на первый план выходят биотические взаимодействия вселившихся организмов (конкуренция и хищничество). Показано, что речные сообщества большую часть времени проводят в равновесном состоянии (т.е. когда организмы уже достигли нужных им местообитаний и занимаются выяснением биотических отношений). Впрочем, авторы не располагали материалом для сравнения в этом плане водотоков разных типов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В любом случае предлагаемая классификационная схема не может считаться окончательной и подразумевает дальнейшее более тщательное описание отдельных типов сообществ. Скорее всего, окажется целесообразным и выделение новых типов. Тем не менее, эта схема позволяет достаточно уверенно сопоставить названию каждого типа сообщества его биотоп и состав – значительно более эффективно, чем все известные нам системы.

Другим важным направлением развития наших исследований должно стать приложение данной классификации к сообществам других регионов, выявление ее географической изменчивости и устойчивости. Можно предположить наличие в разных регионах параллельных сообществ в пределах каждого из выделенных нами типов; но вероятна и модификация самой классификации и выделение типов, не отмеченных для нашего региона (особенно в горах). Подобные исследования мы проводили пока только для литореофильных сообществ (Чертопруд, 2007).

Работа частично выполнена при поддержке гранта РФФИ № 04-05-64734.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В.*, 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Бродский К.А.*, 1976. Горный поток Тянь-Шаня. Л.: Наука. 244 с.
- Вишкова Т.С.*, 1995. Гидробиологические исследования в Уссурийском заповеднике им. В.Л. Комарова. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. 40 с.
- Еськов К.Ю.*, 2000. История Земли и жизни на ней. М.: МИРОС. 352 с.
- Жадин В.И.*, 1940. Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. Вып. 3–4. М.; Л. С. 519–919.
- Жадин В.И.*, Герд С.В., 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз. 599 с.
- Зимбалева Л.Н.*, 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наук. думка. 216 с.
- Ивановский А.А.*, 2008. Закономерности дифференциации локальных сообществ родникового макрозообентоса внутри макробиотопа // Матер. докл. XV междунар. конф. “Ломоносов”. М.: Изд-во МГУ. С. 4.
- Каменев А.Г.*, 1982. Донная фауна реки Мокши. Саранск: Изд-во Мордов. гос. ун-та. 94 с.
- Кустарева Л.А., Иванова Л.М.*, 1980. Бентос притоков озера Иссык-Куль. Фрунзе: Илим. 103с.
- Леванидов В.Я.*, 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
- Леванидова И.М.*, 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука. 215 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И.*, 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос. 263 с.
- Паньков Н.Н.*, 2000. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония. 191 с.
- Паньков Н.Н.*, 2004. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р.Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во ПГУ. 162 с.
- Протасов А.А.*, 1989. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. Т. 25. № 6. С. 3–9.
- Чертопруд М.В.*, 2002. Фауна макробентоса малых рек Клиско-Дмитровской гряды // Биол. внутр. вод. № 3. С. 16–24.
- Чертопруд М.В.*, 2005. Продольная изменчивость фауны макробентоса водотоков центра Европейской России // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С. 491–502.
- Чертопруд М.В.*, 2006а. Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 3. С. 190–197.
- Чертопруд М.В.*, 2006б. Родниковые сообщества макробентоса Московской области // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 5. С. 376–384.
- Чертопруд М.В.*, 2006в. Фауна и местообитания бокоплавов (Crustacea Amphipoda) Московской области // Биол. внутр. вод. № 4. С. 17–21.
- Чертопруд М.В.*, 2007. Структурная изменчивость литореофильных сообществ макробентоса // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 6. С. 424–434.
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С.*, 2004. Пространственная структура сообщества литореофильного макробентоса (на примере ручья в Московской области) // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 6. С. 480–489.
- Чертопруд М.В., Песков К.В.*, 2007. Биогеография реофильного макробентоса Юго-Восточной Европы // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 1. С. 53–62.
- Шубина В.Н.*, 1986. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука. 158 с.
- Шубина В.Н.*, 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука. 401 с.
- Allan J.*, 1995. Stream Ecology. L.: Charman & Hall. 388 p.
- Burgherr P., Ward J.*, 2001. Longitudinal and seasonal distribution patterns of the benthic fauna of an alpine glacial stream (Val Roseg, Swiss Alps) // Freshwater Biol. V. 46. № 12. P. 1705–1712.
- Grubaugh J., Wallace J., Houston E.*, 1996. Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum // Can. J. Fish. & Aquat. Sc. V. 53. № 4. P. 896–909.
- Illies J.*, 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliessgewasser // Int. Revue Ges. Hydrobiol. B. 46. № 2. S. 205–213.
- MacArthur R., Wilson E.*, 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Milner A., Pett G.*, 1994. Glacial rivers: physical habitat and ecology // Freshwater Biol. V. 32. № 2. P. 295–307.
- Minshall G., Peterson R.*, 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems // Arch. Hydrobiol. V. 104. № 1. P. 49–76.
- Pennak R.*, 1971. Toward a classification of lotic habitats // Hydrobiologia. V. 38. № 2. P. 321–334.
- Percival E., Whitehead H.*, 1929. A quantitative study of the fauna of some type of stream-bed // J. Ecology. V. 17. P. 282–314.
- Shelford V.*, 1913. Animal communities in temperate America. Chicago: Geogr. Soc. Chicago. 368 p.
- Townsend C.*, 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North Amer. Benthol. Soc. V. 8. № 1. P. 36–50.
- Vannote R., Minshall G., Cummins K., Sedell I., Cushing C.*, 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130–137.

## **Diversity and classification of rheophilic communities of macrobenthos in middle latitudes of European Russia**

**M. V. Chertoprud**

*M. V. Lomonosov Moscow State University  
Biological Faculty, Department of Hydrobiology  
119992 Moscow, Leninskie Gory  
e-mail: lymnaea@yandex.ru*

Based on original data (450 samples from 115 streams of European Russia middle latitudes – from Pskov to Kostroma Regions) the attempt is made to describe the overall diversity of rheophilic communities dwelling on streams bottom and in macrophytes. In total, 39 community types were identified by the Brown-Blankuet method; their taxonomical and structural characteristics are described; the associations with biotopes are outlined; and a biotopical nomenclature is proposed. All communities are subdivided into four biotopical classes: crenal (springs and springbrooks with mixed substrates), rhitral (stony and woody substrates), phythal (macrophytes), and pelal (soft ground). It is shown that all communities may be divided by their organization as R-type or M-type community. 36 out of 39 studied communities belong to R-type and are characterized mainly by prevalence of insect, unstable dominance, and rather distinct association to the biotope. In M-type communities (3 out of 39 studied communities) eurybiontic mullusk *Viviparus viviparus* and amphipod *Dikerogammarus haemobaphes* predominate; these communities are interbiotopic, with stable species structure and high total abundance. The effect of the study spatial scale on the definition of communities is discussed along with problems of the communities dynamics.