

## ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА, ОБИЛИЯ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В РЕКАХ СЕЛЬГОВЫХ ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

© 2022 г. И. А. Барышев\*

*Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия*

*\*e-mail: i\_baryshev@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 21.03.2022 г.

Принята к публикации 11.04.2022 г.

Проанализированы особенности формирования структуры макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов с изрезанным рельефом. В составе макрозообентоса выявлено 110 таксонов. Видовой состав донных сообществ сформирован под влиянием бедной региональной фауны Восточной Фенноскандии. Изрезанность рельефа и обусловленное этим большое количество проточных озер в речной сети с множеством зон лимнического влияния формируют особые локальные условия, определяющие распределение и обилие макрозообентоса. В результате формируются донные сообщества с высоким обилием: в среднем 10 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 52 г/м<sup>2</sup> по порогам и 3 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 12 г/м<sup>2</sup> по плесам. В составе макрозообентоса велика доля коллекторов-фильтраторов (в среднем 43% общей биомассы в зонах озерного влияния), способных потреблять поступающий из озер сестон.

*Ключевые слова:* донные сообщества, водотоки, исток из озера, пороги, плесы

**DOI:** 10.31857/S0320965222050035

### ВВЕДЕНИЕ

Речные экосистемы чрезвычайно тесно связаны с ландшафтом водосборного бассейна (Thorp et al., 2006; Allan, Castillo, 2007; Karlsen et al., 2019). Особенности климата, рельефа, растительности, хозяйственной деятельности человека оказывают большое влияние на структуру и состояние речных сообществ и, в частности, макрозообентоса (Heino, 2005; Богатов, Федоровский, 2017; Gerth, Giannico, 2017; Erős, Lowe, 2019). Исследование особенностей структуры донных сообществ в реках различных ландшафтов помогает раскрыть механизмы формирования и функционирования речных экосистем в условиях многофакторного воздействия на территории их водосборов.

Северное побережье Онежского озера (территория между реками Лижма и Кумса, включая Заонежский полуостров) отличается весьма примечательными ландшафтами. Основная особенность рельефа этой территории – распространение узких и длинных кристаллических гряд (сельг) с отметками до 230 м, покрытых тонким, прерывистым слоем четвертичных отложений; характерны высокие водоразделы, сильная вертикальная и горизонтальная расчлененность поверхности (Громцев, Карпин, 2013). Заонежский полуостров отличается наиболее мягкими для Карелии климатическими условиями (сумма температур >10°C достигает

~1500°C, продолжительность безморозного периода 120–130 сут, со снежным покровом – 135–145 сут) (Громцев, Карпин, 2013).

Сельговый ландшафт обуславливает ряд особенностей гидрологии рек. Для гидрографической сети полуострова характерны озерно-речные системы с коэффициентом линейной озерности ≤70% и ступенчатым продольным профилем (Литвиненко, Богданова, 2013). Изрезанность и мозаичность ландшафта формирует большое разнообразие водных биотопов, что может влиять на биологическое разнообразие и устойчивость сообществ. Многие водотоки представляют собой короткие порожистые протоки между озерами, где влияние озер на речные экосистемы сказывается в значительной степени (Baryshev, 2017; Salvo et al., 2020).

Известно, что повышенная цветность, низкая минерализация и пониженный рН, характерные для вод Фенноскандии, ограничивают развитие разнообразия и обилия водных сообществ (Теканова и др., 2019; Kesti et al., 2022). Однако для вод Заонежья свойственна относительно высокая для рек Республики Карелия минерализация (30–360 мг/л), щелочность и трофность при невысоком содержании органических веществ в озерах и при высоком – в реках (Лозовик и др., 2005).

Макрозообентос р. Лижма, одной из рек северного побережья Онежского озера, достаточно

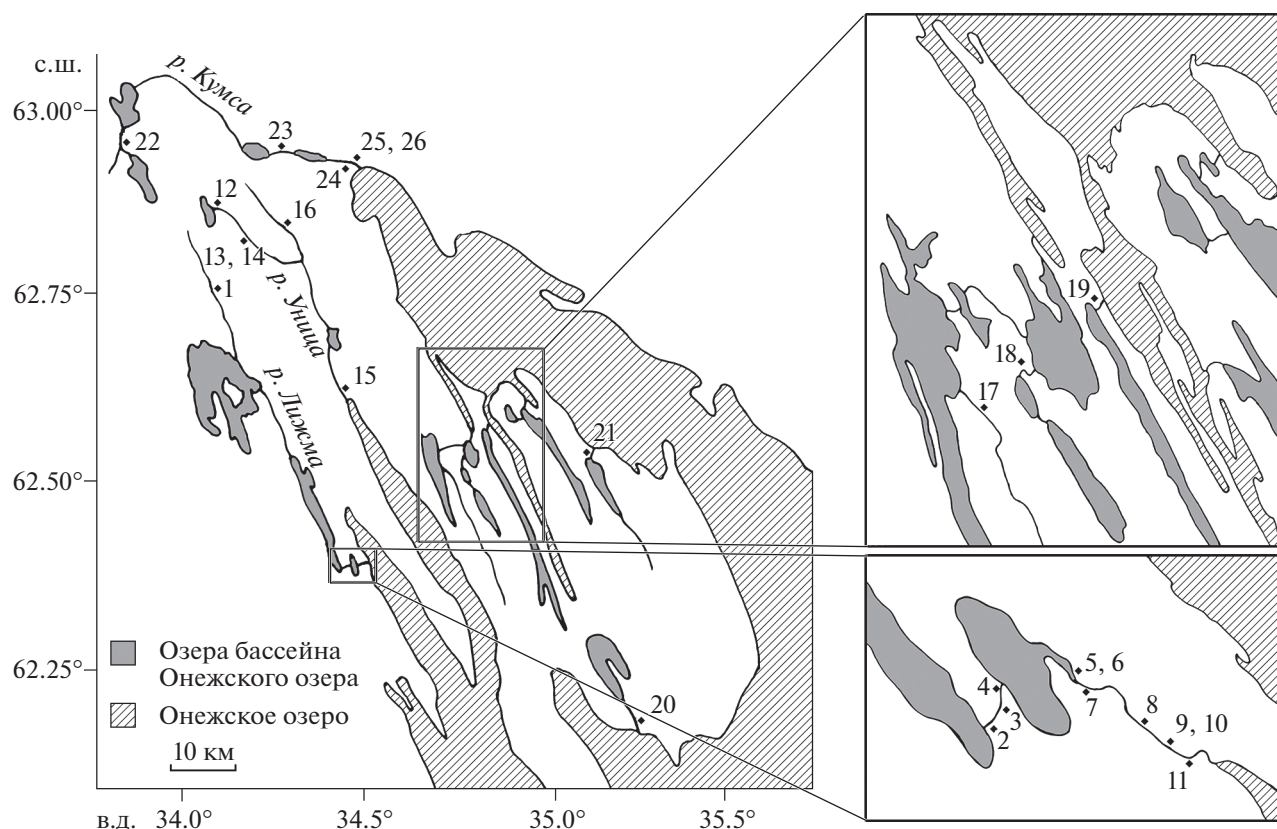


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (1–26) в реках северной части бассейна Онежского озера в 2007–2017 гг.

хорошо изучен (Хренников, 1978; Khrennikov, 2007; Барышев, Кухарев, 2011). Однако сведения о донных сообществах других водотоков этой территории немногочисленны (Рябинкин и др., 2000; Комулайнен и др., 2013). Вместе с тем, понимание закономерностей формирования донных сообществ в реках, протекающих по сельговым ландшафтам с высокими водоразделами, выраженной вертикальной и горизонтальной расчлененностью важно для формирования единой картины функционирования структуры пресноводных экосистем.

Цель работы – выявить, как комплекс природных факторов, связанный с физико-химическими особенностями водосбора рек сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера, влияет на формирование состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса этих рек.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования собирали на 26 станциях в 10 реках (рис. 1) северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. Всего было собрано и обработано 97 количественных проб макрозо-

обентоса, из них 80 – на пороговых участках и 17 – на плесовых. Основная часть материала (85 проб) собрана в летний период (вторая половина июля–первая половина августа). Этот сезон наиболее показательный и полный для характеристики водотока с биологической стороны в реках бассейна Онежского озера (Чернов, 1927; Барышев, Веселов, 2007; Барышев, 2020). Также для оценки сезонных изменений трофической структуры и обилия в течение года на трех станциях отобраны пробы осенью и весной (табл. 1).

Обследованы основные речные биотопы – пороговые участки с каменистыми грунтами и плесовые, для которых характерны “мягкие” грунты. В реках Восточной Финляндии на порогах и перекатах тальвег обычно не выражен, поэтому деление станций на медиаль и рипаль (табл. 1) проведено только для плесов.

Для отбора проб на каменистых грунтах применяли количественную рамку “Surber” с размером ячеек 250 мкм и площадью 0.04 м<sup>2</sup>, на мягких грунтах – дночерпатель ДАК-250 (площадь 0.25 м<sup>2</sup>), по два подъема на пробу (Комулайнен и др., 1989). При камеральной обработке с использованием бинокулярного микроскопа из пробы изымали всех беспозвоночных, подсчитывали и взве-

**Таблица 1.** Характеристика станций и число проб макрозообентоса из рек северной части бассейна Онежского озера в 2007–2017 гг.

Номер станции	Река	Дата сбора	Число проб	Глубина, м	Течение, м/с	Расход воды, м <sup>3</sup> /с	Биотоп	Грунт	Расстояние от озера, км
1	Егламка	23.07.2009	3	0.2	0.30	0.2	Порог	Вм, Гк	–
2	Лижма	06.08.2007	4	0.3	0.50	5.0	Порог	Вм, Гк	0.02
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
3	То же	06.08.2007	4	0.3	0.30	5.0	Порог	Вм, Гк	0.3
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
4	»	06.08.2007	4	0.3	0.40	5.0	Порог	Вм, Гк	0.7
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
5	»	07.08.2017	2	2.0	0.05	5.0	Медиаль	Пк, Ил, Ро	0.1
6	»	07.08.2017	1	0.5	0.05	5.0	Рипаль	Ил, Ро	0.1
7	»	07.08.2007	1	0.4	0.35	5.0	Порог	Вм, Гк	0.1
8	»	07.08.2017	2	2.0	0.30	5.0	Медиаль	Пк, Ил	1.5
9	»	07.08.2017	2	2.5	0.10	5.0	Медиаль	Пк, Ил	1.7
10	»	07.08.2017	1	0.5	0.05	5.0	Рипаль	Ил, Ро	1.7
11	»	31.07.2009	1	0.1	0.20	5.0	Порог	Вк, Вм,	1.0
12	Уница	03.08.2010	6	0.2	0.50	0.2	Порог	Вк, Вм, Гк	0.1
13	То же	02.08.2017	3	0.6	0.03	2.0	Медиаль	Ро	10.0
14	»	10.08.2010	3	0.2	0.30	2.0	Порог	Вм, Гк	10.0
15	»	10.08.2010	3	0.3	0.30	4.0	Порог	Вк, Вм,	10.0
16	Чебинка	02.08.2017	3	0.6	0.02	0.3	Медиаль	Пк, Гл	–
17	Муна	21.08.2012	3	0.3	0.40	0.9	Порог	Вк, Вм, Гк	–
18	Мягрека	21.08.2012	3	0.3	0.40	0.3	Порог	Вк, Вм, Гк	0.8
19	Косморекка	21.08.2012	3	0.3	0.50	1.0	Порог	Вк, Вм, Гк	1.0
20	Яндома	09.08.2010	3	0.3	0.50	0.7	Порог	Вк, Вм	3.5
21	Падма	09.08.2010	3	0.2	0.30	0.1	Порог	Вк, Вм, Гк	1.7
22	Кумса	03.08.2010	3	0.3	0.30	0.6	Порог	Гк, Пк	4.0
23	То же	03.08.2010	3	0.3	0.30	0.3	Порог	Гк, Пк	1.7
24	»	09.08.2010	3	0.3	0.30	3.0	Порог	Гк, Пк	6.0
25	»	02.08.2017	2	0.5	0.05	3.0	Рипаль	Пк, Ил	6.2
26	»	02.08.2017	1	0.6	0.10	3.0	Медиаль	Гк, Пк	6.2

Примечание. Номера станций соответствуют таковым на рис. 1; в столбце “биотоп” медиаль и рипаль указаны для плесовых участков. Обозначения грунта: Вк – валун крупный и средний, Вм – валун мелкий, Гк – галька, Пк – песок, Ил – Ил, Гл – глина, Ро – растительные остатки.

шивали по видам. При описании структуры сообществ доминантами (по численности и биомассе) считали виды, достигающие 15% суммарного обилия на станции.

**Статистические расчеты.** Расчеты корреляции по Спирмену и критерия Краскела–Уоллиса, проверка выборок на нормальность распределе-

ния (тесты Шапиро–Уилка и Жарка–Бера) проведены в программе PAST 4.09. Данные по численности и биомассе даны без стандартной ошибки из-за их ассиметричного распределения.

**Разнообразие.** Индекс Шеннона (H) вычисляли по формуле:  $H = -\sum p_i \ln p_i$ , где  $p_i$  – доля особей  $i$ -го вида в суммарной численности зообентоса.

**Таблица 2.** Доминирующие виды в составе макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

Биотоп	Доминирующие виды	
	по численности	по биомассе
Порог	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (34%), <i>Simulium</i> sp. (18%), <i>Hydropsyche siltalai</i> (15%), <i>Baetis rhodani</i> (14%), <i>Neureclipsis bimaculata</i> (10%), <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (6%), <i>Elmis aenea</i> (6%)	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (49%), <i>Euglesa</i> sp. (19%), <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (15%), <i>Rhyacophila nubila</i> (15%), <i>Hydropsyche siltalai</i> (9%), <i>Simulium</i> sp. (6%), <i>Glossiphonia complanata</i> (4%)
Плес	<i>Euglesa</i> sp. (36%), <i>Tanytarsus</i> sp. (17%), <i>Heterotrissocladius marcidus</i> (17%), <i>Polypedilum convictum</i> gr. sp. (12%), <i>Stictochironomus crassiforceps</i> (12%), <i>Procladius</i> sp. (12%), <i>Ephemera vulgata</i> L. (12%), <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (6%)	<i>Euglesa</i> sp. (29%), <i>Procladius</i> sp. (17%), <i>Heterotrissocladius marcidus</i> (12%), <i>Polypedilum convictum</i> gr. sp. (12%), <i>Tanytarsus</i> sp. (12%), <i>Ephemera vulgata</i> (12%), <i>Stictochironomus crassiforceps</i> (6%), <i>Gomphus vulgatissimus</i> (6%), <i>Onychogomphus forcipatus</i> (6%), <i>Anodonta cygnea</i> (6%), <i>Unio pictorum</i> (6%)

Примечание. В скобках указана доля станций, где вид доминирует.

Выравненность сообществ рассчитывали по формуле  $E = N/N_{\max} = N/\ln S$ , где  $S$  – число видов в сообществе. В качестве меры доминирования выбран индекс Симпсона ( $D$ ), который вычисляли по формуле  $D = \sum p_i^2$ , где  $p_i$  – доля особей  $i$ -го вида в обилии (по численности) зообентоса.

**Трофическая структура.** Для анализа трофической структуры использован метод функциональных групп по питанию, поскольку именно они в первую очередь отражают особенности состава и трансформации органического вещества на участках водотока (Vannote et al., 1980; Minshall et al., 1985). На основании работ (Merritt et al., 1996) и (Cummins et al., 2005) выделены следующие группы: измельчители; коллекторы-фильтраторы; коллекторы-собиратели; хищники; соскребатели.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Видовой состав.** Фауна сформирована не менее чем 110 таксонами, большинство из них определены до вида. В бентосе порогов отмечено 90 таксонов, в бентосе плесов – 45. Данные по встречаемости видов и таксонов по станциям приведены в табл. (Приложение, S1)

Сообщества порогов сформированы в первую очередь личинками ручейников (25 видов), поденок (13 видов), веснянок (11 видов) и брюхоногими моллюсками (7 видов). В макрозообентосе плесов по числу видов преобладали хирономиды (7), ручейники (6), двустворчатые моллюски (4), поденки (4) и мошки (4). Для порогов встречаемость >50% по пробам выявлена для представителей амфибиотических насекомых: ручейников *Hydropsyche pellucidula* (82.5%) и *Rhyacophila nubila* (62.0%), мошек Simuliidae spp. (62.5). В донных сообществах плесов высокую встречаемость по пробам имеют только первичноводные организ-

мы – двустворчатые моллюски рода *Euglesa* (64.7%) и *Sphaerium corneum* (29.4%).

**Доминирующие виды (табл. 2).** Основу донных сообществ плесов составляют личинки хирономид (*Procladius* sp., *Heterotrissocladius marcidus*, *Procladius convictum* gr., *Stictochironomus crassiforceps*, *Tanytarsus* sp.) и двустворчатые моллюски (*Euglesa* sp.); в сообществах порогов многочисленны личинки ручейников (*Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Neureclipsis bimaculata*), мошек (*Simulium* sp.) и поденок (*Baetis rhodani*).

**Обилие макрозообентоса.** Численность и биомасса макрозообентоса варьировали по станциям в широких пределах (табл. 3). Во всех случаях медиана оказалась ниже среднего арифметического значения, что является следствием асимметрии распределения данных по обилию (Шитиков и др., 2013). Выборки статистически значимо отличались от нормального распределения: для суммарной численности критерий Шапиро–Уилка составил 0.31 ( $p < 0.001$ ), тест Жарка–Бера – 16680 ( $p < 0.001$ ); для суммарной биомассы критерий Шапиро–Уилка составил 0.49 ( $p < 0.001$ ), тест Жарка–Бера – 3460 ( $p < 0.001$ ).

Сопоставление средних и медианных значений численности и биомассы макрозообентоса привело к выводу, что в реках северного побережья Онежского озера показатели обилия достаточно высоки и в 2–3 раза превышают таковые в других река региона исследований – Восточной Фенноскандии.

Обилие макрозообентоса порогов оказалось значительно выше, чем плесов, как по численности, так и по биомассе (см. табл. 3). Количественные показатели макрозообентоса изменялись в зависимости от расстояния до вышерасположенного озера: по численности коэффициента корреляции по Спирмену  $r_s = -0.522$  ( $df = 95$ ,  $p < 0.001$ ), для критерия Краскела–Уоллиса  $H$  ( $\chi^2 = 26.17$  ( $p < 0.001$ )).

**Таблица 3.** Численность и биомасса макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. и Восточной Финноскандии в целом

Северное побережье Онежского озера		Восточная Финноскандия*	
численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
Плеса			
$\frac{3185}{320-12280}$ (2200)	$\frac{12.3}{1.8-59.3}$ (5.8)	$\frac{3100}{-}$ (1000)	$\frac{6.6}{-}$ (2.4)
Пороги			
$\frac{10477}{625-205700}$ (4287)	$\frac{52.4}{0.8-732.6}$ (17.8)	$\frac{5100}{-}$ (2800)	$\frac{17.3}{-}$ (5.1)

Примечание. Над чертой – среднее, под чертой – min–max, в скобках – медиана; “–” – данные отсутствуют.

\* По данным работы И.А. Барышева (2019).

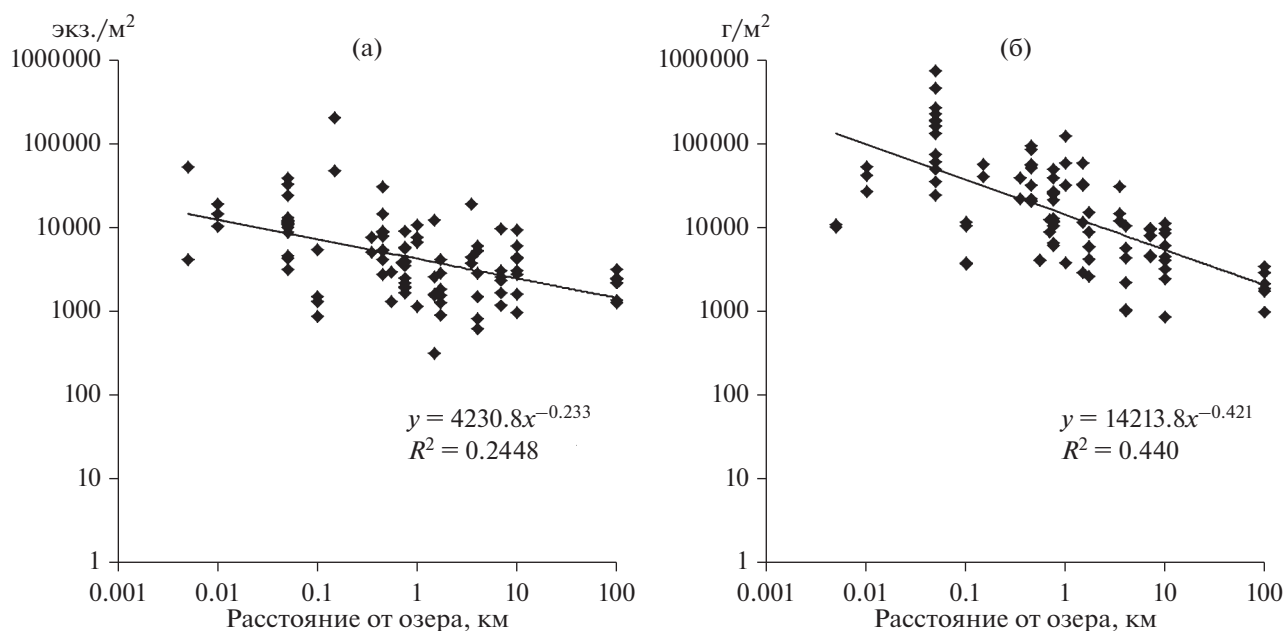
По биомассе  $r_s = -0.701$  ( $df = 95$ ,  $p < 0.001$ ), для критерия Краскела–Уоллиса  $H$  ( $\chi^2 = 47.69$  ( $p < 0.001$ )). Численность и биомасса на разном удалении от озера показаны на рис. 2. Зависимость может быть описана степенной функцией. При этом достоверность аппроксимации ( $R^2$ ) для биомассы значительно выше, чем для численности, как и коэффициент корреляции по Спирмену.

В сообществах порогов основу биомассы формируют личинки ручейников, а основу численности – гидроиды, ручейники и мошки. В сообществах плесов преобладают личинки хирономид и двустворчатые моллюски (табл. 4).

Крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae (*Anodonta cygnea* и *Unio pictorum*) отме-

чены в бентосе четырех проб, собранных на трех станциях (5, 6 и 8), что составляет 4.1% встречаемости по всем пробам и 23.5% встречаемости по пробам, собранным в макрозообентосе плесов. Из-за большого размера особей биомасса этих гидробионтов многократно превышает показатели других видов бентоса. Максимальное обилие выявлено на ст. 8, где численность достигала 120 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 3600 г/м<sup>2</sup>.

**Трофическая структура.** Показатели трофической структуры макрозообентоса были рассчитаны для трех групп станций: порогов вне влияния озера, порогов в зоне влияния озера (500 и менее метров) и плесов (табл. 5).



**Рис. 2.** Численность (а) и биомасса (б) макрозообентоса на станциях при разном удалении от вышерасположенного озера в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. Шкалы логарифмированы.

**Таблица 4.** Обилие крупных таксонов в макрозообентосе рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

Таксон	Порог		Плес	
	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
Hydrozoa	3674	0.37	0	0.00
Nematoda	7	0.00	12	0.02
Oligochaeta	59	0.34	262	0.80
Hirudinea	46	0.62	14	0.05
Bivalvia	241	3.29	145	4.98
Gastropoda	54	0.33	22	0.07
Crustacea	21	0.04	2	0.00
Hydrachnidiae	12	0.00	2	0.01
Ephemeroptera	807	1.31	54	0.29
Plecoptera	231	0.92	47	0.09
Trichoptera	3244	41.74	73	0.14
Megaloptera	1	0.00	11	0.32
Coleoptera	114	0.10	16	0.08
Simuliidae	1211	1.61	249	0.31
Chironomidae	657	0.30	1941	2.19
Ceratopogonidae	8	0.01	0	0.00
Diptera прочие	34	0.20	276	0.03
Odonata	5	0.25	15	1.79
Hemiptera	53	0.99	42	1.08
Всего	10477	52.44	3186	12.25

Примечание. Данные приведены без учета двустворчатых моллюсков сем. Unionidae. Приведены средние показатели по станциям.

Выявлены значительные отличия в трофической структуре макрозообентоса выделенных биотопов: по вкладу в суммарную биомассу макрозообентоса на порогах вне влияния озер преобладают хищники (доля коллекторов фильтраторов также высока); в зоне влияния озер в сообществах порогов уверенно преобладают коллекторы фильтраторы; основу биомассы плесов формируют коллекторы фильтраторы.

В реках северного побережья Онежского озера измельчители представлены ручейниками *Potamophylax latipennis*, *Stenophylax* sp., *Ceraclea nigronervosa*; веснянками *Leuctra fusca* и *L. digitata*. Среди коллекторов-фильтраторов преобладают пассивные фильтраторы: ручейники *Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche newae*, *C. silfvenii*, *Neureclipsis bimaculata*; мошки *Wilhelmia equina*, *Odagmia ornata*, *Simulium morsitans*. Активные фильтраторы представлены мелкими двустворчатыми моллюсками сем. Sphaeriidae – *Sphaerium corneum* и видами рода *Euglesa*. Отдельные участки плесов заселены крупными двустворчатыми моллюсками сем. Unionidae – *Anodonta cygnea* и *Unio pictorum*. Коллекторы-собиратели представлены поденками *Baetis rhodani*,

*B. fuscatus*, *B. vernus*, *Nigrobaetis digitatus*, *N. niger*, *Paraleptophlebia submarginata* и др. Также к этой группе относятся жуки *Elmis aenea* и *Limnius volckmari*, малощетинковые черви *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus*, *Spirosperma ferox* и большинство видов хирономид. Соскребатели представлены поденками *Heptagenia sulphurea*, *Serratella ignita* и *Ephemerella mucronata*, а также брюхоногими моллюсками *Ampullaceana balthica*, *Ancylus fluviatilis*, *Planorbis corneus*, *Viviparus viviparus* и др. К хищникам относятся представитель клопов *Aphelocheirus aestivalis*; ручейники *Rhyacophila nubila* и *Rh. fasciata*; стрекозы *Onychogomphus forcipatus*, *Gomphus vulgatissimus* и *Cordulegaster boltonii*; пиявки *Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis*; большекрылые *Sialis fuliginosa*, *S. lutaria* и *S. sordida*; двукрылые – *Procladius* sp. и *Hexatoma* sp.

**Биологическое разнообразие.** Показатели биологического разнообразия рассчитаны для трех групп станций: порогов вне влияния озера, порогов в зоне влияния озера (500 и менее метров) и плесов (табл. 6).

Наибольшие показатели разнообразия выявлены для донных сообществ порогов вне влияния

**Таблица 5.** Трофическая структура макрозообентоса в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. в летний период

Трофическая группа	Пороги		Плесы
	вне влияния озера	в зоне влияния озера	
Измельчители	7.4	23.5	0.3
	10	15	4
Коллекторы-фильтраторы	30.9	43.2	32.2
	13	12	6
Коллекторы-собиратели	24.7	13.3	48.6
	20	25	9
Соскребатели	4.1	2.5	0.4
	5	7	7
Хищники	32.9	17.5	18.4
	11	10	5

Примечание. Над чертой – доля (%) в общей биомассе трофических групп, под чертой – количество видов в группе.

вышерасположенных озер, наименьшие для макрозообентоса плесов.

**Сезонная динамика.** В течение года видовое богатство и обилие макрозообентоса меняется, что выражается в снижении количественных показателей летом (табл. 7).

Речной макрозообентос на истоке из озера характеризуется чрезвычайно высоким обилием (по численности и биомассе) в течение всего года. Трофическая структура донных сообществ по сезонам также претерпевает изменения. Летом выявлено увеличение доли хищников и снижение доли собирателей и соскребателей (табл. 8). Высокая доля фильтраторов в трофической структуре указывает на существенное влияние озера, которое прослеживается не только летом, но и в другие сезоны.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера вполне соответ-

ствует фауне беспозвоночных в водотоках Фенноскандии (Baryshev, 2017). По сравнению с водотоками других территорий видовое разнообразие находится на низком уровне. Например, в верховьях р. Хопер (Пензенская обл.) выявлено 123 вида при обработке лишь 23 бентосных проб (Силина, 2017). Фауна реофильного пресноводного макрозообентоса Кавказа оценивается в ~1700 видов (Палатов, 2018). В реках восточного Сахалина обнаружено 164 вида (Живоглядова и др., 2012). Такая бедность фауны макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера связана с достаточно суровым климатом Республики Карелия, высокой цветностью вод и их низкой минерализацией (Лозовик и др., 2005; Теканова и др., 2019).

Для макрозообентоса порожистых рек характерно значительное варьирование обилия по отдельным участкам, что связано с мозаичным расположением биотопов и резкими изменениями гидрологических условий и грунта в пределах русла (Тиунова, 2006; Живоглядова и др., 2012; Богатов, Федоровский, 2017; Хаменкова, Тесленко, 2021). В обследованных нами реках обилие тоже изменялось в десятки раз (табл. 3). Вместе с тем, полученные в ходе этой работы средние и медианные значения численности и биомассы для макрозообентоса порогов и плесов (табл. 3, рис. 2) довольно высоки для рек Восточной Фенноскандии.

Выявлено, что в реках северного побережья Онежского озера на состав доминирующих видов, обилие макрозообентоса и трофическую структуру сообществ большое влияние оказывают многочисленные проточные озера. Ранее подобную зависимость отмечали в работах (Malmqvist, Eriksson, 2006; Turner et al., 2016). Сельговый ландшафт обуславливает частое чередование озерных и речных фрагментов гидрографической сети, соответственно большое число речных местообитаний находится в зонах лимнического влияния. Вероятно, это основная причина того, что речной макрозообентос исследованной территории в целом отличается высокими показателями обилия, по сравнению с другими районами Фенноскандии. Также проточные озера обуславливают высокую долю коллекторов-фильтраторов (потребляющих

**Таблица 6.** Оценка биологического разнообразия донных сообществ в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. в летний период

Показатель	Пороги		Плесы
	вне влияния озера	в зоне влияния озера	
Число видов на пробу	14.7 ± 0.75	13.7 ± 0.62	6.6 ± 0.97
Индекс Шеннона	1.96 ± 0.079	1.64 ± 0.088	1.34 ± 0.138
Индекс Симпсона	0.23 ± 0.026	0.32 ± 0.032	0.41 ± 0.065
Выровненность	0.74 ± 0.024	0.64 ± 0.029	0.71 ± 0.055

Примечание. Средние приведены со значениями стандартной ошибки.

**Таблица 7.** Количественные показатели макрозообентоса в течение вегетационного периода 2010 г. в р. Лижма в зоне влияния оз. Кедрозеро (ст. 2–4)

Показатель	Весна	Лето	Осень
Число видов в пробе	14.0 ± 1.23	12.8 ± 0.92	15.8 ± 0.74
Численность экз./м <sup>2</sup>	<u>11555</u>	<u>8705</u>	<u>11422</u>
	8925	4225	8875
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	<u>126</u>	<u>124</u>	<u>92</u>
	54.8	26.4	56.2
Индекс Шеннона	1.81 ± 0.129	1.76 ± 1.171	1.87 ± 0.197
Выровненность	0.69 ± 0.030	0.69 ± 0.058	0.68 ± 0.068
Индекс Симпсона	0.25 ± 0.031	0.29 ± 0.057	0.26 ± 0.070

Примечание. Над чертой – средняя; под чертой – медиана.

лимнический сестон) в зоне их влияния (табл. 5, 8). Известно, что в зонах поступления в реку лимнического сестона обилие макрозообентоса часто многократно увеличено за счет коллекторов-фильтраторов (Valett, Stanford, 2011; Baryshev, 2017). Вместе с тем, на участках вне влияния озер относительное обилие коллекторов-фильтратов в макрозообентосе сопоставимо с таковым в реках других территорий – Фенноскандии и других регионов (Tiipova, 2006; Baryshev, 2020). На показатели биологического разнообразия проточные озера оказывают негативное влияние (табл. 6), наибольшие значения зарегистрированы в сообществах порогов на удалении от озер.

В течение года в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера прослеживаются ранее выявленные закономерности сезонной динамики макрозообентоса региона – снижение видового богатства и обилия в летнее время, связанное с интенсивным вылетом амфибиотических насекомых (Барышев, Веселов, 2007). Анало-

гичные закономерности отмечены и для рек других территорий (Живоглядова и др., 2012; Хаменкова, Тесленко, 2021). Высокая озерность речной сети исследуемой территории обеспечивает стабильный водный режим – плавный ход половодья и достаточное количество воды в межень, что снижает количество и интенсивность катастрофических явлений, таких как пересыхание и резкие колебания уровня воды и соответственно, разрушение донных сообществ в ходе этих процессов (Барышев, Веселов, 2007).

Структура речных донных сообществ северного побережья Онежского озера формируется под влиянием локальных и региональных факторов. К локальным следует отнести сельговый ландшафт, обуславливающий множество проточных озер. Бедная фауна беспозвоночных рек Восточной Фенноскандии определяет видовой состав донных сообществ исследованных водотоков как региональный фактор. Также в реках северного побережья Онежского озера прослежены и общие закономерности пространственной динамики структуры реофильных сообществ, в частности реакция макрозообентоса на поступление озерного сестона.

**Выводы.** В реках северного побережья Онежского озера выявлен относительно бедный видовой состав макрозообентоса, несмотря на изрезанный рельеф территории с разнообразием биотопов, относительно благоприятные климатические условия и достаточно высокую (для рек Карелии) минерализацию вод. Фауну макрозообентоса рек этой территории в первую очередь определяет бедный видовой состав донных беспозвоночных Восточной Фенноскандии, а не особенности ландшафта. Сообщества макрозообентоса рек этой территории отличаются относительно высокой биомассой и значительной долей коллекторов-фильтраторов, что обусловлено влиянием множества проточных озер.

**Таблица 8.** Трофическая структура макрозообентоса в вегетационный период на примере р. Лижма в 2010 г.

Трофическая группа	Весна	Лето	Осень
Измельчители	<u>3.0</u>	<u>2.6</u>	<u>1.3</u>
	8	6	5
Коллекторы-фильтраторы	<u>60.4</u>	<u>58.5</u>	<u>61.8</u>
	5	7	6
Коллекторы-собиратели	<u>7.1</u>	<u>4.7</u>	<u>9.0</u>
	11	8	10
Соскребатели	<u>10.5</u>	<u>2.8</u>	<u>8.7</u>
	4	3	4
Хищники	<u>18.9</u>	<u>31.3</u>	<u>19.2</u>
	5	4	5

Примечание. Над чертой – доля биомассы (%) трофических групп беспозвоночных, под чертой – количество видов. Данные приведены без учета двустворчатых моллюсков сем. Unionidae.



## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке из средств федерального бюджета в рамках государственного задания Карельского научного центра РАН (тема FMEN-2022-0007).

## ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Встречаемость (%) выявленных видов и таксонов по пробам в макрозообентосе рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышев И.А.* 2019. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. 46 с.
- Барышев И.А., Веселов А.Е.* 2007. Сезонная динамика бентоса и дрефта беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера // Биология внутр. вод. № 1. С. 80.
- Барышев И.А., Кухарев В.И.* 2011. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. № 6 (119). С. 16.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Громцев А.Н., Карпин В.А.* 2013. Положение Заонежского полуострова в системе природного районирования и его физико-географическая специфика // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 11.
- Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С.* 2012. Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 199.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А.* 1989. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: Карельск. науч. центра РАН.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А. и др.* 2013. Гидробиологические особенности водоемов и водотоков // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 139.
- Литвиненко А.В., Богданова М.С.* 2013. Гидрографическая сеть // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 36.
- Лозовик П.А., Басов М.И., Зобков М.Б.* 2005. Поверхностные воды Заонежского полуострова. Химический состав воды // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 35.
- Палатов Д.М.* 2018. Реофильный макрозообентос Восточного Причерноморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Москов. гос. ун-т. 24 с.
- Рябинкин А.В., Кухарев В.И., Полякова Т.Н.* 2000. Макрозообентос. Флора и фауна водных экосистем. Заонежский полуостров // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 184.
- Силина А.Е.* 2017. Фауна и структура сообществ макрозообентоса верховья Хопра в условиях заповедного режима // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер.: Естественные науки. № 25 (274). С. 59.
- Теканова Е.В., Калинкина Н.М., Кравченко И.Ю.* 2018. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Известия Российской академии наук. Серия географическая. № 1. С. 90–100. <https://doi.org/10.7868/S2587556618010083>
- Тиунова Т.М.* 2006. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. № 6. С. 457.
- Хаменкова Е.В., Тесленко В.А.* 2017. Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // Зоол. журн. Т. 96. № 6. С. 619. <https://doi.org/10.7868/S0044513417060071>
- Хренников В.В.* 1978. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 41.
- Чернов В.К.* 1927. Результаты гидробиологического обследования рек Суны, Шуи, Лососинки и Косалмского протока // Тр. Бородинской биол. ст. Т. 5. С. 190.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Allan J.D., Castillo M.M.* 2007. Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht; Netherlands: Springer.
- Baryshev I.A.* 2017. Taxonomic composition and trophic structure of benthic fauna in rocky rapids and riffles in rivers of the Republic of Karelia and Murmansk oblast // Inland Water Biology. V. 10. № 4. P. 405. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040034>
- Baryshev I.A.* 2020. Zoobenthos of Pools of Rapid Rivers: Composition, Abundance, and Trophic Structure (Based on the Example of Eastern Fennoscandia) // Inland Water Biology. V. 13. № 1. P. 69. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010022>
- Cummins K.W., Merritt R.W., Andrade P.C.* 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. V. 40. Iss. 1. P. 69. <https://doi.org/10.1080/01650520400025720>

- Erős T., Lowe W.H.* 2019. The Landscape Ecology of Rivers: from Patch-Based to Spatial Network Analyses // Current Landscape Ecology Reports. V. 4. P. 103. <https://doi.org/10.1007/s40823-019-00044-6>
- Gerth W.J., Li J., Giannico G.R.* 2017. Agricultural land use and macroinvertebrate assemblages in lowland temporary streams of the Willamette Valley, Oregon, USA // Agric. Ecosyst. Environ. V. 236. P. 154. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.11.010>
- Heino J.* 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams // Freshwater Biology. № 50(9). P. 1578.
- Karlsen C.S., Flindt M.R., Sønderup M.J. et al.* 2019. Impact of land use and runoff on stream quality // Sustainability. V. 11(19). P. 5479. <https://doi.org/10.3390/su11195479>
- Kesti P., Hiltunen M., Strandberg U. et al.* 2022. Lake browning impacts community structure and essential fatty acid content of littoral invertebrates in boreal lakes // Hydrobiologia. V. 849. P. 967. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04760-1>
- Malmqvist B., Eriksson A.* 2006. Benthic insects in Swedish lake-outlet streams: Patterns in species richness and assemblage structure // Freshwater Biology. № 34(2). P. 285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00888.x>
- Merritt R.W., Wallace J.R., Higgins M.J. et al.* 1996. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-floodplain ecosystem: Florida Scientist [Fla. Sci.]. V. 59. № 4. P. 216.
- Minshall G.W., Cummins K.W., Petersen R.C. et al.* 1985. Developments in stream ecosystem theory // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. P. 1045.
- Salvo J., Valdovinos C., Fierro P.* 2020. Benthic macroinvertebrate assemblages of a stream-lake network in the upper zone of the trans-Andean basin of the Valdivia River (Chile) // New Zealand journal of marine and freshwater research. V. 55. Iss. 2. P. 375.
- Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D.* 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // River Research and Applications. V. 22. P. 123.
- Tiunova T.M.* 2006. Trophic structure of invertebrate communities in ecosystems of salmon rivers in the southern Far East // Russian J. Ecology. V. 37. № 6. P. 419. <https://doi.org/10.1134/S1067413606060099>
- Turner K.L., Matthews R.A., Rawhouser A.K.* 2016. Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Kryal and Rhithral Lake Outlet Streams in the North Cascade Mountains // Northwest Science. № 90(2). P. 206. <https://doi.org/10.3955/046.090.0211>
- Valett H.M., Stanford J.A.* 2011. Food quality and hydropsychid caddisfly density in a lake outlet stream in Glacier national park, Montana, USA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 44(1). P. 77. <https://doi.org/10.1139/f87-009>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130.

## Peculiarities of Composition, Abundance and Trophic Structure of Macrozoobenthos Communities in Rivers of Esker Landscapes of the Northern Coast of Lake Onega

I. A. Baryshev\*

<sup>1</sup>*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*

\*e-mail: [i\\_baryshev@mail.ru](mailto:i_baryshev@mail.ru)

Based on the analysis of original samples of macrozoobenthos, the features of the formation of the structure of river bottom communities in conditions of esker landscapes with rugged terrain were analyzed. 110 invertebrate taxa have been identified. It was shown that the species composition of the macrozoobenthos of the rivers of the northern coast of Lake Onega was formed under the influence of the poor regional fauna of Eastern Fennoscandia. The ruggedness of the relief, as a local factor, causes a large number of flowing lakes in the river network and many zones of limnic influence. As a result, benthic communities are characterized by high abundance (10 000 ind./m<sup>2</sup> and 52 g/m<sup>2</sup> on average in rapids and 3000 ind./m<sup>2</sup> and 12 g/m<sup>2</sup>, on average, in pools). In the macrozoobenthos, there is a large proportion of collector-filterers (43% on average in terms of biomass in the zones of lake influence), capable of consuming seston coming from lakes.

*Keywords:* bottom communities, stream, lake-outlet, rapids, pools