

УДК 591.524.1 (470.12)

ВОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Н. Ивичева¹, Д. А. Филиппов^{2,3}

¹ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Вологодское отделение

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок Ярославской обл.

³ Тюменский государственный университет

Фауна водных макробеспозвоночных верховых болот рассматривается как совокупность фаун разных типов внутриболотных водоемов. Исследование выполнялось в 2012–2014 гг. на двух крупных водно-болотных угодьях: Шиченгское и Алексеевское-1 (Вологодская область). Пробы отбирались с мая по сентябрь в болотных озерах, межкочьях проточной топи, болотном ручье, двух внутриболотных озерах. Всего в составе зоофитоса и зообентоса обнаружено 116 видов и таксонов более высокого ранга (71 таксон определен до вида, 25 – до рода) из 5 типов, 7 классов. Преобладают насекомые (88 видов, в том числе 55 – двукрылые, 14 – стрекозы, 8 – жуки, 5 – ручейники), остальные группы малочисленны (в том числе олигохеты – 12 видов, пиявки – 6, моллюски – 5). Наибольшее количество видов зарегистрировано в пределах Шиченгского водно-болотного угодья – 104, из которых 81 отмечены в границах ландшафтного заказника «Шиченгский». Состав фауны и ее структура зависят от типа болотного водного объекта. В ручье преобладают амфибиотические насекомые, в топи основную роль играют олигохеты и хирономиды. В озерах доминируют моллюски и пиявки. Наиболее специфичны сообщества болотных озерков, в которых преобладают стрекозы и хирономиды. Сходство фаун разнотипных водоемов между собой минимально ($K_{sc} = 0,07–0,36$). При анализе трофической структуры наибольшую численность имеют мирные полифаги, наибольшую биомассу – хищники. Последние широко представлены в большинстве изученных водных объектов, что отличает их от неболотных. Наиболее благоприятные условия для водных беспозвоночных складываются во внутриболотных озерах.

Ключевые слова: бентос; зоофитос; болотные водоемы; верховое болото; Вологодская область.

K. N. Ivicheva, D. A. Philippov. AQUATIC MACROINVERTEBRATES OF RAISED BOGS IN THE CENTRAL PART OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA

The aquatic macroinvertebrates fauna of raised bogs is considered as a complex of faunas of different types of within-bog waterbodies. This study was conducted in 2012–2014 at two large wetlands, Shichengskoe and Alekseevskoe-1 (Vologda Region, Russia). Samples were collected from May to September from pools, spaces between hummocks of water tracks, a mire stream and two within-bog lakes. In total, 120 taxa were found (71 taxa identified to species, 25 – to genus), belonging to 5 phyla, 8 classes. Insects were prevalent (91 species, among them 55 – Diptera, 14 – Odonata, 11 – Coleoptera, 5 – Trichoptera), other groups were scarce (including 12 species of Oligochaeta, 6 Hirudinea,

5 Mollusca). The greatest number of species was registered from Shichenskoe wetland – 109 species, 80 of which were found within the Shichenskiy Landscape Reserve. The fauna was specific in each of the studied types of waterbodies. In the stream, amphibiotic insects were prevalent. In the water track, the main role belonged to oligochaetes and chironomids. In the lakes, mollusks and hirudineas were dominant. The most specific were the communities of pools, where odonates and chironomids were prevalent. The similarity between the faunas of the studied wetland waterbodies was minimal ($K_{sc} = 0.07-0.36$). Analysis of the trophic structure showed that detritophagous insects were the most abundant, while predators prevailed in terms of biomass. The latter were well represented in most of the studied waterbodies, and this was a distinctive feature of within-wetland waterbodies as compared to non-mire ones. The most favourable conditions for aquatic invertebrates were found in within-bog lakes.

Key words: benthos; zoophytes; mire waterbodies; raised bog; Vologda Region.

Введение

Верховые болота на территории России по площади и запасам торфа превалируют над всеми другими типами болот [Кац, 1948; Юрковская, 1992]. По сложности структуры, характеру образования и условиям залегания в ландшафте они наиболее разнообразны. Общим для всех верховых болот является превышение центральной части болота над окраиной, бедность и специфичность флоры, преобладание залежей с мощной толщей сфагновых верховых торфов, атмосферный тип водно-минерального питания, низкая минерализация и высокая кислотность вод и торфов. Верховые болота сосредоточены главным образом в тайге, но выходят и за ее пределы [Юрковская, 1992].

Для верховых болот характерна хорошо развитая поверхностная гидрографическая сеть, которая может быть представлена мочажинами, вторичными озерками, топями, первичными озерами, реками и ручьями [Романова, 1961].

Значительная часть гидробиологических работ на верховых болотах выполнена преимущественно на первичных или остаточных озерах [Meriläinen, Нунунен, 1990; Лазарева и др., 2003; Скальская, Жгарева, 2007; Шаропова, 2007; Лоскутова и др., 2010; и др.], тогда как для познания всей водной фауны болота и выявления ее закономерностей необходимо исследовать и другие типы болотных водных объектов. Подобных исследований довольно мало [Воусе, 2004; Прокин, 2005; Силина, Прокин, 2008; Hannigan et al., 2011; Vaars et al., 2014; Oyague Passuni, Maldonado Fonken, 2015; Kangasniemi et al., 2016]. На территории Вологодской области такие работы ранее не проводились [Филиппов, 2010].

Целью настоящей работы было определение видового состава и анализ количественных показателей и трофической структуры фауны

макробеспозвоночных верховых болот центральной части Вологодской области с учетом разнообразия разнотипных болотных водоемов и водотоков, входящих в их состав.

Материалы и методы

Изучение животного населения разнотипных болотных водных объектов проводили на двух модельных водно-болотных угодьях Вологодской области на границе южной и средней подзон тайги.

Болото Алексеевское-1 расположено в окрестностях г. Кадников (Сокольский район) и имеет площадь 1503 га. Оно формировалось в бессточной котловине на водоразделе р. Сухона и ее притоков путем зарастания первичного водоема. В настоящее время это типичный олиготрофный болотный массив с выраженными грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами и с мезоолиготрофными окрайками [Филиппов, 2007]. Болото является охраняемым (согласно решению Вологодского областного Совета народных депутатов № 479 от 14.08.1978), однако с 2005 г. в юго-западной части на площади в 150 га разрешена торфодобыча.

Шиченгское водно-болотное угодье – крупный водно-болотный объект, расположенный в Сямженском районе и включающий в себя болото Шиченгское (15,9 тыс. га), внутриболотные озера Шиченгское (1,02 тыс. га), Плакуновское и Полянок (4 и 3,7 га соответственно), а также болотные реки и ручьи. Болото сформировалось в озерно-ледниковой котловине и имеет преимущественно лимногенное происхождение. В настоящее время оно находится на олиготрофной стадии развития. Значительные участки заняты сосново-кустарничково-сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами в составе грядово-мочажинных, кочковато-мочажинных

Таблица 1. Общая характеристика исследованных болотных водоемов

Водный объект	Размер, м ²	Средняя глубина, м	Грунты	pH воды	Зарастание, %	Хл а, мкг/л	Троф. статус	n проб
<i>болото Шиченгское</i>								
Р	3·10 ²	0,1–0,8	торф	6,4	2–10	0,1–5,4	О – М	16/1
Т	2·10 ⁴	0,1–0,2	торф	5,4	80–90	3,0–165,0	М – GE	16/0
Ш	10,2·10 ⁶	1,2–2,3	ил	6,8	1	12,0–22,0	М – E	6/3
П	3,7·10 ⁴	3,0–7,0	ил	7,2	1	0,5	О	3/2
<i>болото Алексеевское-1</i>								
А	1–5·10 ²	1,0–2,0	торф	4,7	2–3	1,0–25,0	О – М	9/1

Примечание. Здесь и далее – болотные водные объекты: Р – ручей, Т – топь, Ш – оз. Шиченгское, П – оз. Полянок, А – болотные озера болота Алексеевское-1. Трофический статус: О – олиготрофный, М – мезотрофный, E – эвтрофный, GE – гиперэвтрофный. Пробы: зообентос/зоофитос.

и коврово-мочажинных болотных комплексов [Филиппов, 2015б]. Все три озера являются остаточными по происхождению, дистрофными и слабо заросшими. С 1987 г. Шиченгское озеро и болото входят в состав одноименного регионального комплексного заказника.

Исследования проводились на следующих станциях: 1) три вторичных болотных озера на болоте Алексеевское-1 (59°27'07–11" с. ш., 40°30'57–59" в. д.; май–сентябрь 2014 г.); 2) болотный ручей на облесенной эвтрофной окрайке Шиченгского болота (59°56'25.5" с. ш., 41°16'05.8" в. д.; май–сентябрь 2012–2014 гг.); 3) межкочья мезоолиготрофной проточной топи (59°56'42.5" с. ш., 41°17'07.5" в. д.; май–сентябрь 2012–2014 гг.); 4) оз. Шиченгское (юго-западная часть озера; 59°56'59.5" с. ш., 41°19'14.5" в. д.; июль 2012 и 2014 гг.); 5) оз. Полянок (59°55'58" с. ш., 41°31'41" в. д.; июль 2014 г.). Общая характеристика изученных водных объектов верховых болот приведена в таблице 1. Пробы зоофитоса отбирались в зарослях макрофитов: *Nuphar lutea* (L.) Smith; *Potamogeton natans* L.; *Fontinalis antipyretica* Hedw.; *Calliergon megalophyllum* Mikut.; *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm.

Отбор проб осуществлялся при помощи гидробиологического скребка (бентос) (20 × 20 см) и путем сбора отдельных растений (зоофитос). Все пробы фиксировались 40%-м формалином. В лаборатории грунт и растения промывались через газ № 33, что позволяло учитывать организмы не только макро-, но и мейобентоса. Учитывались численность и биомасса организмов. Таксономический состав идентифицировался нами до наименьшего определяемого таксона [Панкратова, 1970, 1977, 1983; Определитель..., 1977, 1999, 2001]. Расчет индексов видового разнообразия (индекс доминирования, индекс Шеннона, индекс Маргалефа) осуществлялся в программе Past.

При анализе трофической структуры ориентировались на работу А. Е. Силиной

и А. А. Прокина [2008]. При описании трофических групп и гильдий рассчитывалась их численность и биомасса в сообществе, показатель конкуренции (отношение хищных видов к мирным) и трофического разнообразия на 1 гильдию, выявлено число трофических уровней. Данные по пищевой специализации видов взяты в основном из работ Э. И. Извековой [1975], А. И. Шиловой [1976], А. В. Монакова [1998].

Результаты и обсуждение

Общее видовое богатство

В результате изучения животного населения разнотипных болотных водных объектов двух водно-болотных угодий в составе зоофитоса и зообентоса выявлено 116 видов и таксонов более высокого ранга (71 таксон определен до вида, 25 – до рода) из 5 типов, 7 классов, 17 отрядов, 36 семейств (табл. 2). Больше всего видов (88) принадлежит к классу насекомых, из них двукрылых – 55 видов (в том числе хирономид – 35), стрекоз – 14, жуков – 8, ручейников – 5, полужесткокрылых – 2, по 1 – поденок, вислоккрылок. Также зафиксировано 12 видов олигохет, 6 – пиявок, 5 – моллюсков, 1 – гаммарид. На болоте Алексеевское-1 обнаружено 30 видов беспозвоночных, а на Шиченгском водно-болотном угодье – 104 (из которых 81 – в границах ландшафтного заказника «Шиченгский»).

Макробеспозвоночные разнотипных водных объектов

Разные типы болотных водоемов и водотоков отличаются друг от друга по гидрологическому режиму и физико-химическим условиям вод и грунтов, что отражается и на видовом составе, количественных характеристиках и структуре сообществ водных макробеспозвоночных.

В болотном ручье зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные

Таблица 2. Водные макробеспозвоночные внутриболотных водоемов и водотоков

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	Р – 2012	Р – 2013	Р – 2014	Т – 2012	Т – 2013	Т – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	А – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
NEMATODA sp. indet.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-
TURBELLARIA sp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
MOLLUSCA																
Luciniformes sp. indet.	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Gasrtopoda sp. indet.	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Planorbis</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
OLIGOCHAETA																
Oligochaeta spp.	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Muller, 1774)	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Enchytraeidae spp.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Nais barbata</i> Muller, 1774	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. communis</i> Piguët, 1906	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Tubificidae spp.	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. tubifex</i> (Muller, 1774)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HIRUDINEA																
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-
<i>Alboglossiphonia heteroclita</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Theromyzon tessulatum</i> (O. F. Muller, 1774)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Gammarus pulex</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Hydracarina spp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-
EPHEMEROPTERA																
Baetidae spp.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MEGALOPTERA																
<i>Sialis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
ODONATA																
Odonata spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aeshna</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Cordula aenea</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Epitheca bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Somatochlora metallica</i> (Vander Linden, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

Продолжение табл. 2

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	P – 2012	P – 2013	P – 2014	T – 2012	T – 2013	T – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	A – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Leucorrhinia rubicunda</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nehalennia speciosa</i> (Charpentier, 1840)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lestes virens</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Plecoptera spp.	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HEMIPTERA																
<i>Gerris</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
COLEOPTERA																
Coleoptera spp.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Donacia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plateumaris</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dytiscus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ochthebius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Scirtidae spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
TRICHOPTERA																
Trichoptera spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tricholeiochiton fagesii</i> (Guinard, 1879)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DIPTERA																
Diptera spp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratopogonidae spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bezzia nigrata</i> Clastrier, 1962	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Ceratopogon</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clinohalea unimaculata</i> (Macquart, 1826)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Culicoides</i> gr. <i>obsoletus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. gr. pulicaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. stigma</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palpomyia lineata</i> (Meigen, 1804)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. rufipes</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Dolichopodidae spp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipulidae spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Tabanidae spp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lispe</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antocha vitripennis</i> (Meigen, 1830)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranomyia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Pilaria</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontomyia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phalacrocer repicata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Triogma trisulcata</i> (Schummel, 1829)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Окончание табл. 2

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	Р – 2012	Р – 2013	Р – 2014	Т – 2012	Т – 2013	Т – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	А – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
Chironomidae																
Tanypodinae																
Tanypodinae spp.	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. gr. annulata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Procladius</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Geotghebuer, 1921)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
Orthocladinae																
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricotopus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chaetocladius vitellinus</i> (Kieffer et Thienemann, 1908)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplocladius cultriger</i> Kieffer, 1908	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hydrobaenus</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Krenosmittia camptophleps</i> (Edwards, 1929)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnophyes minimus</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-
Chironominae																
<i>Chironomus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma laccophila</i> (Kieffer, 1922)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Lauterborniella agrayloides</i> (Kieffer, 1911)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Microtendipes pedellus</i> (de Geer, 1776)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parachironomus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum exsectum</i> (Kieffer, 1916)	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. scalaenum</i> (Schrank, 1803)	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenochironomus fascipennis</i> (Zetterstedt, 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tanytarsus</i> sp.	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Zavrelia pentatoma</i> Kieffer et Bause in Bause, 1914	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Prodiamesinae																
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
Всего таксонов	18	7	17	17	13	27	15	7	11	29	6	5	17	20	26	7

Примечание. Растения: N. lut. – *Nuphar lutea*; P. nat. – *Potamogeton natans*; F. ant. – *Fontinalis antipyretica*; C. meg. – *Calliergon megalophyllum*; S. cusp. – *Sphagnum cuspidatum*.

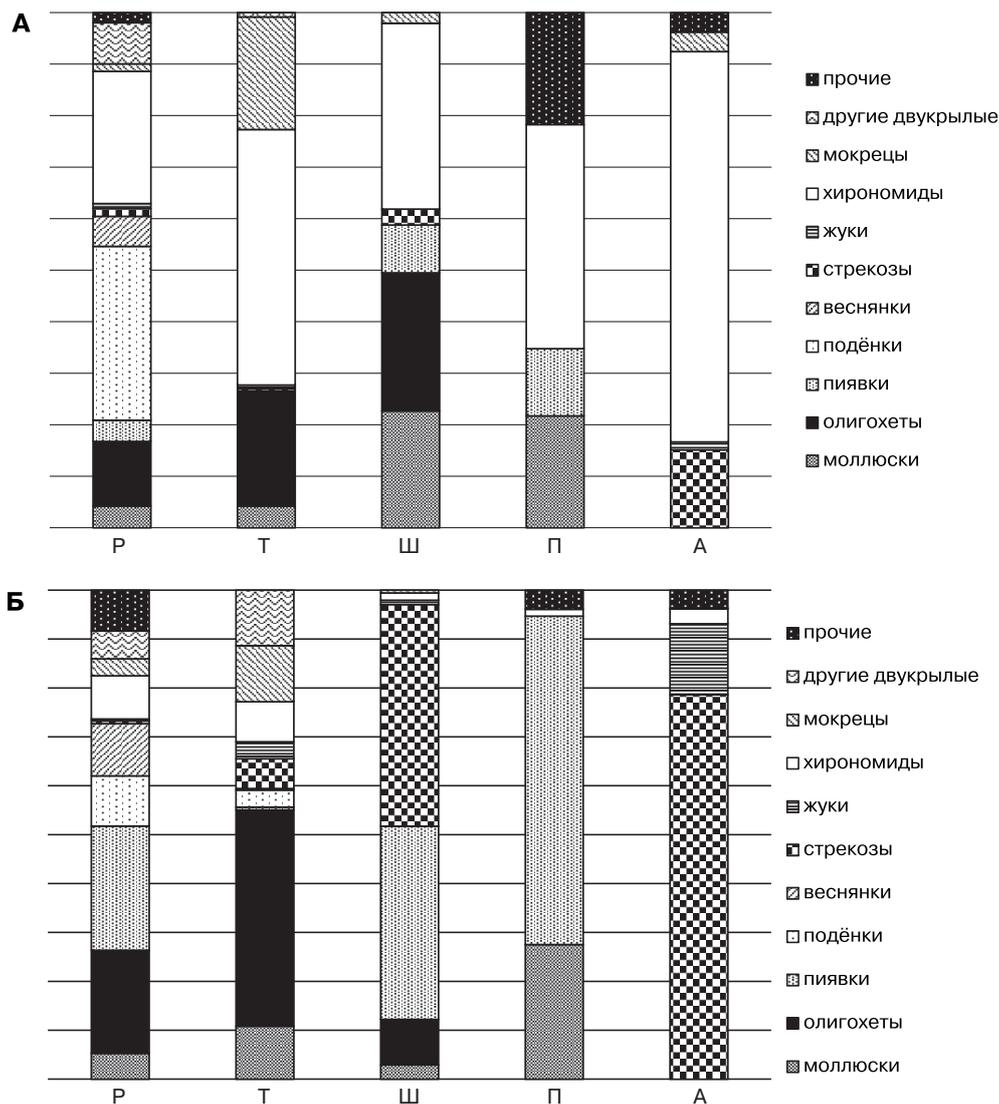


Рис. 1. Численность (А) и биомасса (Б) основных групп зообентоса (здесь и далее условные обозначения – см. табл. 1)

годы в составе бентоса было обнаружено от 7 до 19 видов за сезон (в среднем 14)). Преобладают личинки насекомых, также отмечено наибольшее число видов олигохет (6) и пиявок (5). Только в болотных водных объектах данного типа обнаружены олигохеты *Tubifex tubifex* и *Spirosperma ferox*, поденка *Cloeon dipterum*, двукрылые из семейства Cyndrotomidae и вислокрылки. Лишь в ручьях веснянки были вполне обычным таксоном. По структуре сообществ зообентоса ручьи сходны с речными сообществами таежной зоны (например, Вологодской области [Ивичева, 2016; и др.]) и характеризуются преобладанием амфибиотических насекомых [Паньков, 2000; Барышев, 2001; Чертопруд, 2002; Баканов, 2003; Яныгина, 2013; и др.]. Сообщества зообентоса имеют относительно низкую численность (табл. 3), основу которой составляют поденки

Cloeon dipterum и хирономиды (рис. 1, А). Более половины биомассы приходится на кольчатых червей, среди которых доминирует пиявка *Erpobdella octoculata* (рис. 1, Б). В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечено 17 видов макробеспозвоночных [Ивичева, Филиппов, 2013]. По численности и биомассе преобладает *Tubifex newaensis*. Высокая численность отмечена для семейства Ceratorogonidae.

В проточной топи зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные годы было обнаружено от 13 до 27 видов за сезон (в среднем 19)). В топи отмечено наибольшее число видов насекомых (35), из которых 19 видов – хирономиды и 10 – другие виды двукрылых, а также 3 вида стрекоз, 2 – жуков, 1 – веснянок. Пиявки для данного типа болотных водоемов нехарактерны. Только здесь встречаются представители двукрылых из

Таблица 3. Численность и биомасса зообентоса, значения индексов видового разнообразия разных типов болотных водоемов и водотоков

Показатель	Водный объект				
	Р	Т	Ш	П	А
Среднесезонная численность, экз./м ²	1187,5 ± 494,2	4184,3 ± 1230,6	4850 ± 2850	766,7 ± 88,2	1466,7 ± 668,3
Среднесезонная биомасса, г/м ²	5,23 ± 1,97	2,22 ± 0,85	18,11 ± 3,95	22,41 ± 11,1	14,97 ± 6,22
S (среднее число видов в пробе)*	4,5 (2–15)	5,2 (2–11)	7,6 (5–15)	15,3 (4–28)	4,5 (2–11)
Marg. (индекс Маргалефа)	1,31 (0,42–2,79)	1,29 (0,62–3,1)	1,73 (0,91–3,22)	3,45 (1,44–5,13)	1,42 (0,91–3,15)
D (индекс доминирования)	0,35 (0,21–0,55)	0,41 (0,24–0,84)	0,25 (0,12–0,35)	0,17 (0,07–0,34)	0,35 (0,16–0,58)
H (индекс Шеннона)	0,92 (0,67–2,0)	1,06 (0,31–1,77)	1,62 (1,77–2,35)	2,09 (1,2–2,89)	1,05 (0,69–2,11)

Примечание. *В скобках приведен диапазон значений.

семейств Dolichopodidae, Tabanidae, Muscidae, а также лимониды *Antocha vitripennis* и *Pilaria* sp. В топях зафиксирована высокая численность и низкая биомасса (табл. 3) сообществ беспозвоночных, что связано с преобладанием в составе зообентоса в основном небольших по размерам видов. Более 70 % численности составляют двукрылые, представленные преимущественно хирономидами и мокрецами. В 2012 и 2013 гг. весной и летом доминировали хирономиды *Tanytarsus* sp., осенью – *Polypedilum scalaenum*. В 2014 г. весной преобладали представители подсемейства Tanypodinae, в остальные периоды – подсемейства Orthocladinae. Олигохеты составили более 40 % биомассы (преобладал крупный вид *Lumbriculus variegatus*).

Озеро Шиченгское является самым бедным в видовом отношении. Из 25 зафиксированных видов донных беспозвоночных 46 % приходится на насекомых, а 38 % – на кольчатых червей. Только в этом озере встречены олигохеты *Nais communis* и *Ripistes parasita*, хиромида *Cricotopus* sp. Более 50 % численности и биомассы зообентоса составляют гомотопные виды (моллюски, кольчатые черви). Здесь отмечены максимальная численность и высокая биомасса. Доминантов не выявлено, высокую численность имеют виды *Ripistes parasita*, *Lumbriculus variegatus*, *Erpobdella octoculata*, *Cricotopus* sp. Зоофитосы *Nuphar lutea* и *Potamogeton natans* отличаются бедным видовым составом (по 6 видов). Однако в сообществе *Potamogeton natans* отмечены более высокие количественные показатели. Также в отличие от заросли *Nuphar lutea*, где абсолютным доминантом является *Erpobdella octoculata*, в ценозах *Potamogeton natans*, помимо доминирующего *Endochironomus albipennis*, высокую численность также имеют *Cricotopus* sp., *Erpobdella octoculata*, *Nais communis*.

В озере Полянок зафиксировано наибольшее число видов водных макробеспозвоночных

(46). По сравнению с другими водоемами для него характерно большее разнообразие жуков (4 вида) и ручейников (3). Только в этом озере встречаются олигохеты *Nais barbata* и *Stylaria lacustris*, львинки, реликтовый рачок *Gammarus pulex*, а также стрекоза *Anax imperator* [Ивичева, Филиппов, 2015], занесенная в Красную книгу России [2001]. Здесь отмечена наименьшая численность и наибольшая биомасса бентосных организмов. Более 60 % численности составляют амфибиотические насекомые, почти 70 % биомассы составляют пиявки. В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечен 21 вид водных макробеспозвоночных. Доминирует *Endochironomus albipennis*, субдоминантом выступает *Stylaria lacustris*. Для зоофитоса *Calliergon megalophyllum* выявлено 28 видов. Доминирования не выражено, субдоминантами выступают *Orthocladus* sp., *Endochironomus albipennis*, *Dicranomyia* sp., *Erpobdella octoculata*, *Stylaria lacustris*.

Во вторичных болотных озерах на болоте Алексеевское-1 зафиксировано 29 видов водных макробеспозвоночных, из которых чуть более 86 % (26 видов) – насекомые. Для данного типа водоемов характерно наибольшее число видов стрекоз (8), а также только здесь отмечены хирономиды подсемейства Prodiamesinae – *Monodiamesa bathyphila*. Более 80 % численности составили двукрылые (рис. 1, А) – преобладали хирономиды, среди которых наибольшую численность имели представители подсемейства Tanypodinae и *Psectrocladius* sp. В данном типе водоемов отмечена наибольшая биомасса, почти 80 % от которой приходится на стрекоз (рис. 1, Б). В озерах не были обнаружены пиявки, а олигохеты встречались лишь единично. В зоофитосе *Sphagnum cuspidatum* отмечено 8 видов беспозвоночных, по численности доминировали *Paratanytarsus* sp. и *Psectrocladius* sp., по биомассе – *Cordula aenea*.

Анализируемые фауны разных типов водных объектов имеют низкие значения сходства

Таблица 4. Трофическая структура водных макробеспозвоночных разных типов болотных водоемов и водотоков

Показатель	Водный объект				
	Р	Т	Ш	П	А
Трофические группы и гильдии (количество видов)					
Облигатные хищники	15	15	8	12	17
– хищники-хвататели	13	15	7	11	17
– гемофаги моллюсков	2	0	1	1	0
Факультативные хищники	2	7	3	9	1
– всеядные собиратели+хвататели	2	5	3	6	1
– сапрозоофаги собиратели+хвататели	0	1	0	0	0
– соскребатели	0	1	0	3	0
Мирные полифаги	13	13	9	19	10
– сестоно-фитодетритофаги+собиратели	7	8	7	8	6
– фитодетритофаги-собиратели	6	5	2	11	4
Детритофаги	6	4	3	1	1
– глотатели	6	4	3	1	1
Фитофаги	3	1	1	2	0
– жующие	3	1	1	2	0
Трофическая структура					
Число трофических уровней	4	4	5	5	4
Число трофических групп	5	5	5	5	4
Число гильдий	7	8	7	8	5
Трофическое разнообразие, бит/гил.	0,78	0,95	1,2	1,13	0,81
Число «мирных» видов	22	18	13	22	11
Число хищных видов, с учетом факультативных	17	22	11	21	18
Число верховных хищников	15	15	8	12	17
Соотношение хищных и «мирных» видов	0,8	1,2	0,8	1,0	1,6

(табл. 3). По индексу Сьеренсена – Чекановского наибольшие из них отмечены между оз. Полянок и ручьем (0,36), а также между оз. Шиченгским и ручьем (0,35). Наименьшие – между озерами болота Алексеевское-1 и оз. Шиченгское (0,07) и озерами и ручьем (0,17). Невысокое сходство фаун во многом отражает уникальность разных типов болотных водоемов и водотоков. Сходство не выявлено и при сравнении фауны водных макробеспозвоночных болота Алексеевское-1 и Шиченгского водноболотного угодья с фауной крупных озер Вологодской области (Белое, Воже, Кубенское) [Слепухина, 1977; Слепухина, Фадеева, 1978; Баканов, 2002]. Заметим, что совпадений также не было обнаружено и при сравнении фауны различающихся по условиям малых болотных озер Дарвинского государственного заповедника [Скальская, Жгарева, 2007].

Трофическая структура фауны

Беспозвоночные зообентоса и зоофитоса верховых болот представлены пятью трофическими группами (табл. 4): 1) облигатные хищники (гильдии хищников-хватателей (43 вида)

и гемофагов-моллюсков (2)); 2) факультативные хищники (всеядные собиратели+хвататели (11); сапрозоофаги собиратели+хвататели (1); соскребатели (3)); 3) мирные полифаги (сестоно-фитодетритофаги+собиратели (17); фитодетритофаги-собиратели (20)); 4) детритофаги (глотатели (8)); 5) фитофаги (жующие (6)). Для пяти таксонов, не определенных до рода или вида, установить трофические предпочтения не представлялось возможным. В разнотипных болотных водоемах выявлены различия в распределении состава доминирующих трофических групп (рис. 2, А, Б). Во всех водоемах отмечено по 7–8 гильдий (из 9 зафиксированных в водоеме). Исключение составляют озера болота Алексеевское-1, где найдено только 5 гильдий.

Группа облигатных хищников во всех водоемах составляет от 16 до 34 % численности (рис. 2). Относительная биомасса этой группы минимальна в топях (24,5 %), в то время как в озере Шиченгское и в озерах болота Алексеевское-1 она составляет более 93 %. В топи, ручье и озерах это самая богатая видами группа (табл. 4). Из двух гильдий, входящих в данную группу, отмечены в основном

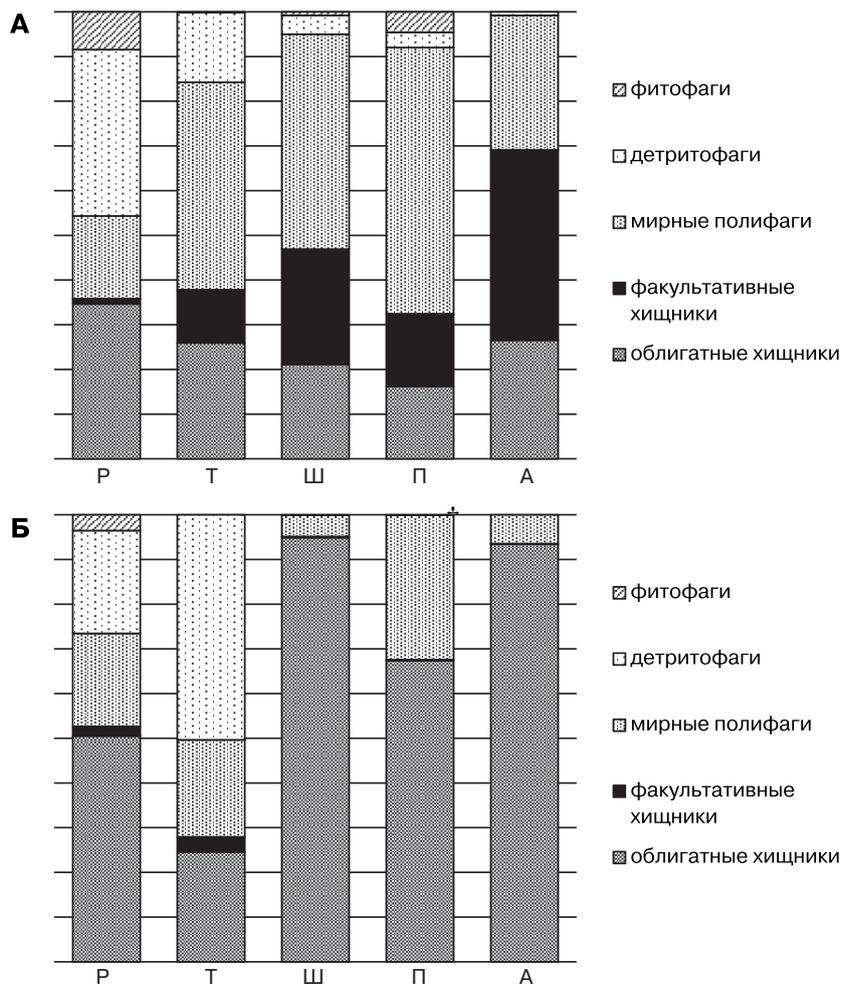


Рис. 2. Относительная численность (А) и биомасса (Б) трофических групп зообентоса

хищники-хвататели. Гильдия гемофагов моллюсков представлена родом *Glossiphonia*, отмеченным в ручье и озерах. Группа облигатных хищников в разнотипных водоемах представлена разными таксонами. В ручье по численности преобладают мокрецы и таниподины, по биомассе – пиявки (*Helobdella stagnalis* и *Erpobdella octoculata*). В озерах основным хищником является пиявка *Erpobdella octoculata*, стрекозы и таниподины встречаются значительно реже. В топи облигатные хищники представлены двукрылыми: таниподинами и мокрецами, единично встречаются стрекозы. В озерах болота Алексеевское-1 – хирономидами, имеющими наибольшую численность, и стрекозами, имеющими наибольшую биомассу; также широко представлены жуки.

Группа факультативных хищников менее разнообразна. В озерах болота Алексеевское-1 ее численность максимальна и составляет 42 % от общей, биомасса этой группы во всех водоемах незначительна (рис. 2). Из трех гильдий во всех водотоках отмечены

только сестоно-фитодетритофаги+собиратели (табл. 4), представленные двукрылыми (мокрецами *Culicoides* spp. и мелкими хирономидами), а также отмеченным только в оз. Полянок *Gammarus pulex*. В оз. Шиченгское преобладающим в составе группы видом является *Cricotopus* sp., в оз. Полянок, топи и озерах болота Алексеевское-1 – *Psectrocladius* sp. (в последних это единственный вид в данной группе), в ручье данная группа развита слабо. Гильдия сапрозоофаги собиратели+хвататели отмечена только в топи (табл. 4) (Tabanidae). Гильдия соскребателей представлена *Lymnaea* spp. и отмечена в топи и оз. Полянок.

Группа мирных полифагов в топи и озерах составляет около 50 % численности (рис. 2). Наибольшую биомассу она имеет в оз. Полянок (32 %), наименьшую – в оз. Шиченгское. В озерах данная группа является наиболее богатой в видовом отношении (табл. 4). Мирные полифаги представлены двумя гильдиями, из которых большую численность имеет гильдия сестоно-фитодетритофаги+собиратели.

Только в оз. Полянок обе гильдии имеют одинаковую численность. Гильдия сестонофитодетритофаги+собиратели представлена двустворчатыми моллюсками и хирономидами, при этом в озерах по численности и биомассе преобладает *Endochironomus albipennis*, также представлены *Glyptotendipes gripekoveri* и двустворчатые моллюски. В топи преобладает *Polypedilum* spp., в ручье – *Tanytarsus* sp. и *Chironomus* sp., в озерах – *Paratanytarsus* sp. Гильдия фитодетритофагов-собирателей представлена наидидами, поденками, ручейниками, ортокладинами и некоторыми другими двукрылыми. В озере Полянок по численности преобладают *Stylaria lacustris* и *Orthocladus* sp., по биомассе – *Dicranomyia* sp. и *Planorbis* sp. В оз. Шиченгское данная гильдия представлена только *Nais communis* и *Ripistes parvita*. В топи преобладали *Limnophyes minimus* и *Eukiefferiella* sp., в ручье – поденки *Cloeon dipterum*, в озерах – ручейник *Psychoomyia pusilla*.

Группа детритофагов в болотных водных объектах верховых болот представлена только одной гильдией – глотатели. В ручье данная группа имеет наибольшую численность (37 %), в топи – наибольшую биомассу (50 %) (рис. 2). К данной группе относятся только олигохеты семейств Enchytraeidae, Lumbriculidae и Tubificidae. Наибольшее число видов детритофагов (6) (табл. 4) отмечено в ручье, за счет тубифицид, среди которых по численности и биомассе доминирует *Tubifex newaensis*. В топи абсолютным доминантом является *Lumbriculus variegatus*. В озере Полянок и озерах отмечено по одному виду из данной группы (табл. 2).

Группа фитофагов также представлена одной группой – жуящие. Она является наиболее бедной в количественном и видовом отношении (табл. 4; рис. 2), в озерах верхового болота Алексеевское-1 вообще не отмечена. Наибольшая численность и биомасса этой группы зафиксированы в ручье и оз. Полянок. В ручье данная группа представлена отмеченными только здесь цилиндроматидами, в оз. Полянок – жуками семейства Chrysomelidae.

Число трофических уровней в ручье, топи и озерах составляло 4, в озерах – 5 (за счет присутствия рыб) (табл. 4). В озерах болота Алексеевское-1 отмечено 4 трофические группы и 5 гильдий, во всех остальных водоемах и водотоках – 5 групп и 7–8 гильдий. Трофическое разнообразие в ручье топи и озерах ниже, чем в озерах. Численность зообентоса в озерах распределена по трофическим гильдиям более равномерно. В озерах отмечено наименьшее число «мирных» видов и наибольшее число

хищников. Наибольший уровень конкуренции (соотношение хищных и «мирных» видов) отмечен также во вторичных озерах. В целом количество трофических групп и гильдий сходно с таковым в болотных водоемах лесостепной зоны Среднерусской возвышенности [Прокин, 2005; Силина, Прокин, 2008].

Особенности фауны разных типов водных объектов верховых болот

Наибольшее видовое разнообразие (индекс Шеннона) и видовое богатство (индекс Маргалёфа) отмечено для оз. Полянок (табл. 3). Также здесь выявлено наименьшее доминирование. Таким образом, в этом озере зафиксировано наибольшее число видов и распределение общей численности по видам относительно равномерное. В ручье и проточной топи болота Шиченгское и озерах болота Алексеевское-1, напротив, отмечены наименьшие значения индексов видового богатства и разнообразия и наибольшее доминирование. Несмотря на достаточно высокое количество видов, распределены они неравномерно и отмечается высокое доминирование отдельных из них. В оз. Шиченгское (в котором отмечено меньше всего таксонов) виды распределены в общей численности относительно равномерно.

Озера Шиченгское и Полянок являются остаточными по происхождению и, соответственно, более древними среди всех изученных типов болотных водоемов. Они характеризуются большим объемом водной массы, илистыми грунтами, низкой степенью зарастания, нейтральными значениями pH. Гидрологические условия здесь наиболее стабильные – отсутствует промерзание в зимний и пересыхание в летний периоды. В зообентосе преобладают моллюски, кольчатые черви и хирономиды, что в целом характерно для озер региона. Доля численности и биомассы гомотопных организмов здесь наибольшие. Доля хищников составляет менее половины численности, однако они преобладают по биомассе. В оз. Полянок имеется больший диапазон глубин, оно менее дистрофное (по сравнению с Шиченгским), поэтому условия для существования водных макробеспозвоночных здесь более благоприятные, что и выражается в более высоких значениях видового разнообразия и биомассы. Состав макрофитов, являющихся субстратом для обитания беспозвоночных, также зависит от условий в водоеме.

Менее благоприятные условия для существования донных сообществ складываются в ручье

и проточных топях Шиченгского болота и во вторичных озерах болота Алексеевское-1. Перечисленные водоемы характеризуются небольшими площадями и объемами воды, а единственным субстратом для обитания служит торф разной зольности и степени разложения.

Ручей и проточная топь имеют эвтрофный или мезотрофный облик, характеризуются непостоянством гидрохимического режима [Филиппов, 2014] и уровня и объема воды. Последнее способствует как промерзанию, так и пересыханию водоемов, что приводит к частичной гибели донных беспозвоночных. В обоих водоемах зафиксированы низкие значения биомассы. В топи общая численность и количественные показатели гомотопных видов выше, чем в ручье. Только в ручье хищники составляют менее 50 % численности и биомассы и широко представлены детритофаги. Наибольшие скопления макробеспозвоночных в ручье отмечены в зарослях *Fontinalis antipyretica*, что, по-видимому, связано с привлекательностью данного субстрата с трофической точки зрения (наличие эпифитных, планктонно-эпифитных, бентосных водорослей и зарослевых зоопланктеров).

Озерки являются ультраолиготрофными и относительно молодыми по происхождению (вторичными по отношению к болоту) водными объектами [Филиппов, 2015а], с весьма постоянным в течение сезона уровнем воды и ее физико-химическим составом. Структура сообществ зообентоса здесь наиболее специфична, а представители гомотопного бентоса встречаются лишь единично. Трофическая структура упрощена (отмечено всего пять гильдий, преобладающей группой являются хищники).

Заключение

Исследования водных макробеспозвоночных верховых болот Вологодской области были проведены впервые. Они позволили выявить в четырех типах болотных водных объектов (озеро, вторичное озерко, ручей, топь) 116 видов и таксонов более высокого ранга. Каждый тип болотных водоемов/водотоков характеризовался определенным составом фауны, ее структурой, а также количественными показателями. В разных водных объектах зафиксировано от 25 до 46 видов, но сходство фаун между собой минимально ($K_{sc} = 0,07-0,36$). В ручье преобладают амфибиотические насекомые, в топи – олигохеты и хирономиды, в озерах – моллюски и пиявки, в озерах – стрекозы и хирономиды. При анализе трофической структуры наибольшую численность имеют мирные полифаги, а наибольшую биомассу – хищники.

Последние широко представлены в большинстве изученных водных объектов, что отличает их от неболотных. Зафиксированные различия во многом обусловлены абиотическими особенностями, присущими каждому типу болотных водоемов/водотоков. К лимитирующим факторам следует отнести глубину водоема и колебания его уровня в течение сезона, наличие течения/волнения, характер и тип субстрата, а также характер и степень зарастания, физико-химические свойства вод.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-14-01134).

Авторы благодарят А. А. Прокину (ИБВВ РАН) за конструктивное обсуждение рукописи, В. А. Филиппова за помощь в проведении полевых работ и В. В. Юрченко (ИБВВ РАН) за помощь с переводом.

Литература

- Баканов А. И. Зообентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 165–180.
- Баканов А. И. Состояние зообентоса малых рек // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 332–357.
- Барышев И. А. Реофильные сообщества донных беспозвоночных притоков Онежского озера и Белого моря: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2001. 146 с.
- Ивичева К. Н. Зообентос малых рек-притоков Верхней Сухоны // Вода: химия и экология. 2016. № 8 (98). С. 53–59.
- Ивичева К. Н., Филиппов Д. А. *Anax imperator* (Insecta, Odonata) в Вологодской области // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 10–4. С. 748.
- Ивичева К. Н., Филиппов Д. А. О макрозоофитосе сообществ *Fontinalis antipyretica* водоемов и водотоков Вологодской области // Ярославский педагогический вестник. 2013. Т. III, № 4. С. 166–170.
- Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975. 20 с.
- Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: ОГИЗ, 1948. 320 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: АСТ Астрель, 2001. 862 с.
- Лазарева В. И., Жгарева Н. Н., Гусаков В. А., Иванов В. К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 73–84.

Лоскутова О. А., Хохлова Л. Г., Патова Е. Н., Степина А. С., Кононова О. Н. Биоразнообразие беспозвоночных и водорослей в озерах болотного заказника «Океан» // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1 (4). С. 957–962.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Наука, 1998. 320 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / Под ред. Л. А. Кутиковой, Я. И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 1999. 996 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 2001. Т. 5. 838 с.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1977. Вып. 112. С. 1–154.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1983. Вып. 134. С. 1–296.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1970. Вып. 102. С. 1–344.

Паньков Н. Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 192 с.

Прокин А. А. Состав и структура макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.

Романова Е. А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот (с использованием аэрофотосъемки). Л.: ГИМИЗ, 1961. 244 с.

Силина А. Е., Прокин А. А. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоемов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 35–44.

Скальская И. А., Жгарева Н. Н. Сравнительный анализ структур зооперифитона и зообентоса слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 87–94.

Слепухина Т. Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Зоология. Л.: Наука, 1977. Часть III. С. 51–86.

Слепухина Т. Д., Фадеева Г. В. Зообентос и фитофильная фауна озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.

Филиппов Д. А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоемов (на примере Ши-

ченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014. № 7 (73). С. 10–17.

Филиппов Д. А. О растительном покрове вторичных болотных озерков верховых болот // Гидробиотика 2015: материалы VIII Всероссийской конф. с междунар. участием по водным макрофитам, п. Борок, 16–20 октября 2015. Ярославль: Филигрань, 2015а. С. 237–239.

Филиппов Д. А. Первые результаты исследования болотного массива «Алексеевское-1» (Сокольский район, Вологодская область) // Вузовская наука – региону: материалы пятой всерос. науч.-техн. конф. Вологда: ВоГТУ, 2007. Т. 2. С. 355–357.

Филиппов Д. А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Сад-Огород, 2010. 217 с.

Филиппов Д. А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015б. Т. IX, № 4. С. 86–117.

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

Шарапова Т. А. Беспозвоночные озер Тарманского водно-болотного комплекса // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2007. № 7. С. 138–148.

Шилова А. И. Хируномиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 с.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб.: БИН, 1992. 256 с.

Яныгина Л. В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: дис. ... докт. биол. наук. Барнаул, 2013. 399 с.

Vaars J.-R., Murray D., Hannigan E., Kelly-Quinn M. Macroinvertebrate assemblages of small upland peatland lakes in Ireland // Biology and Environment: Proceedings – Royal Irish Academy. 2014. Vol. 114 B, no. 3. P. 233–248.

Boyce D. C. A review of the invertebrate assemblage of acid mires // English Nature Research Reports. Peterborough, 2004. No. 592. P. 1–109.

Hannigan E., Mangan R., Kelly-Quinn M. Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates // Biology and Environment-Proceedings of the Royal Irish Academy. 2011. Vol. 111 B, no. 2. P. 95–105.

Kangasniemi V., Mustonen J., Ikonen A. T. K. Macrobenthos communities in bog pools at Alkkianneva mire, SW Finland – a pilot study // Suo: Mires and peat. 2016. Vol. 67, no. 1. P. 26–30.

Meriläinen J. J., Hynynen J. Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes // Acidification in Finland. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 1029–1049.

Oyague Passuni E., Maldonado Fonken M. S. Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system // Mires and Peat. 2015. Vol. 15, art. 14. P. 1–21.

Поступила в редакцию 22.08.2016

References

- Bakanov A. I.* Sostoyanie zoobentosa malykh rek [The state of zoobenthos of small rivers]. Ekologicheskoe sostoyanie malykh rek Verkhnego Povolzh'ya [Ecological condition of the small rivers of the Upper Volga region]. Moscow: Nauka, 2003. P. 332–357.
- Bakanov I. A.* Zoobentos [Zoobenthos]. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilishcha [Current State of the Sheksna Reservoir Ecosystem]. Yaroslavl': YaGTU, 2002. P. 165–180.
- Baryshev I. A.* Reofil'nye soobshchestva donnykh bespozvonochnykh pritokov Onezhskogo ozera i Belogo morya [Rheophilic communities of benthic invertebrate tributaries streams of the Onega Lake and the White Sea]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2001. 146 p.
- Chertoprud M. V.* Fauna makrobentosa malykh rek Klinsko-Dmitrovskoy gryady [The fauna of macrobenthos of small rivers of the Klinsko-Dmitrovskaya ridge]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]*. 2002. No. 3. P. 16–24.
- Ivicheva K. N.* Zoobentos malykh rek-pritokov Verkhney Sukhony [Zoobenthos of small rivers-tributaries of the Upper Sukhona]. *Voda: khimiya i ekologiya [Water: Chemistry and Ecology]*. 2016. No. 8 (98). P. 53–59.
- Ivicheva K. N., Philippov D. A.* *Anax imperator* (Insecta, Odonata) v Vologodskoy oblasti [*Anax imperator* (Insecta, Odonata) in Vologda Region]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovaniy [Int. Journal of Applied and Fundamental Res.]*. 2015. No. 10–4. P. 748.
- Ivicheva K. N., Philippov D. A.* O makrozoofitose soobshchestv *Fontinalis antipyretica* vodoemov i vodotokov Vologodskoy oblasti [On macrozoophytes of *Fontinalis antipyretica* communities in ponds and streams of the Vologda Region]. *Yaroslavskiy pedagogicheskii vestnik [Yaroslavl Ped. Bulletin]*. 2013. Vol. III, no. 4. P. 166–170.
- Izvekova E. I.* Pitaniye i pischevye svyazi lichinok massovykh vidov khironomid Uchinskogo vodokhranilishcha [Larval nutrition and trophic connections of the chironomid species in the Uchinsk Reservoir]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow: MGU, 1975. 20 p.
- Kats N. Ya.* Tipy bolot SSSR i Zapadnoy Evropy i ikh geograficheskoe rasprostraneniye [Types of mires of the USSR and Western Europe and their geographical distribution]. Moscow: OGIZ, 1948. 320 p.
- Krasnaya kniga Rossiyskoj Federatsii (Zhivotnye)* [Red data book of the Russian Federation (Animals)]. Moscow: AST Astrel', 2001. 862 p.
- Lazareva V. I., Zhigareva N. N., Gusakov V. A., Ivanov V. K.* Struktura troficheskoy seti soobshchestv bespozvonochnykh v trekh nebolshikh ozerakh s razlichnym urovnem zakisleniya vod: zoobentos i litoralnye zootsenozy [The trophic structure of invertebrates communities in three small lakes with different pH level of water: zoobenthos and littoral communities]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]*. 2003. No. 4. P. 73–84.
- Loskutova O. A., Hohlova L. G., Patova E. N., Stenina A. S., Kononova O. N.* Bioraznootobrazie bespozvonochnykh i vodorosley v ozerakh bolotnogo zakaznika Okean [Biodiversity of invertebrates and seaweed in lakes of the Okean (Ocean) mire reserve]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceed. of the Samara Scientific Center of the RAS]*. 2010. Vol. 12, no. 1 (4). P. 957–962.
- Monakov A. V.* Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh [Feeding of freshwater invertebrates]. Moscow: Nauka, 1998. 320 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeyskoy chasti SSSR (plankton i bentos)* [Identification guide to freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos)]. Eds. L. A. Kutikovo, Ya. I. Starobogatova. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977. 511 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy. Vysshie nasekomye* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Pterygota]. Ed. S. Ya. Tsalikhina. St. Petersburg: Nauka, 1999. Vol. 4. 996 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy. Vysshie nasekomye* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Pterygota]. Ed. S. Ya. Tsalikhina. St. Petersburg: Nauka, 2001. Vol. 5. 838 p.
- Pan'kov N. N.* Zoobentos tekuchikh vod Prikam'ya [Zoobenthos of flowing waters of Prikamye]. Perm': Garmoniya, 2000. 192 p.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystv Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of the midges of the subfamilies Podonominae and Tanypodinae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1977. Vol. 112. P. 1–154.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of midges of the subfamily Chironominae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1983. Vol. 134. P. 1–296.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthoclaadiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of midges of the subfamily Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1970. Vol. 102. P. 1–344.
- Philippov D. A.* Flora Shichengskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of the wetland Shichengskoe (Vologda Region, Russia)]. *Fitoraznootobrazie Vostochnoy Evropy [Phytodiversity of Eastern Europe]*. 2015b. Vol. IX, no. 4. P. 86–117.
- Philippov D. A.* Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoemov (na primere Shichengskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the

example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)]. *Voda: khimiya i ekologiya* [Water: Chemistry and Ecology]. 2014. No. 7 (73). P. 10–17.

Philippov D. A. O rastitel'nom pokrove vtorichnykh bolotnykh ozerkov verkhovykh bolot [On vegetation of raised bog hollow-pools]. *Gidrobotanika* 2015: materialy VIII Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem po vodnym makrofitam [Hydrobotany 2015a: Proceed. of the VIII All-Russian Conf. with Int. Part. on Aquatic Macrophytes]. Yaroslavl': Filigran', 2015. P. 237–239.

Philippov D. A. Pervye rezultaty issledovaniya bolotnogo massiva "Aleksееvskoe-1" (Sokolskiy raion, Vologodskaya oblast') [The first results of the study of the Aleksееvskoe-1 mire massif (Sokol District, Vologda Region)]. *Vuzovskaya nauka – regionu: materialy pyatoy vserossiyskoy nauchno-tekhnicheskoy konferentsii* [University Science to the Region: Proceed. of the 5th All-Russian Scientific and Tech. Conf.]. Vologda: VoSTU, 2007. Vol. 2. P. 355–357.

Philippov D. A. Rastitelnyy pokrov, pochvy i zhivotnyy mir Vologodskoy oblasti: retrospektivnyy bibliograficheskiy ukazatel' [Plants, soils, and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda: Sad-Ogorod, 2010. 217 p.

Prokin A. A. Sostav i struktura makrobespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoy lesostepi [Composition and structure of macroinvertebrates of terraced and watershed mires of the Central Russian forest-steppe]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Borok, 2005. 24 p.

Romanova E. A. Geobotanicheskie osnovy gidrologicheskogo izucheniya verkhovykh bolot (s ispol'zovaniem aerofotos'emki) [Geobotanical grounds of the hydrological study of raised bogs (with the use of aerial photography)]. Leningrad: GIMIS, 1961. 244 p.

Sharapova T. A. Bespozvonochnye ozer Tarman-skogo vodno-bolotnogo kompleksa [Invertebrates from lakes of the Tarmany wetlands]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* [Proceed. on Ecology, Silvics, and Landscape Study]. 2007. No. 7. P. 138–148.

Shilova A. I. Khironomidy Rybinskogo vodokhranil'scha [The Chironomids of the Rybinsk Reservoir]. Leningrad: Nauka, 1976. 251 p.

Silina A. E., Prokin A. A. Troficheskaya struktura makrozoobentosa bolotnykh vodoyomov lesostepnoy zony Srednerusskoy vozvysheynosti [The trophic structure of macrozoobentic communities in marsh waterbodies of the forest-steppe zone in the Middle Russian Hills]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2008. No. 3. P. 35–44.

Skalskaya I. A., Zhgareva N. N. Sravnitel'nyy analiz struktur zooperifitona i zoobentosa

slabomineralizovannykh ozer Darvinskogo zapovednika [A comparative analysis of zooperiphyton and zoobenthos structures in the low-mineralized lakes of the Darwin State Nature Reserve]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2007. No. 1. P. 87–94.

Slepukhina T. D. Zoobentos i fitofil'naya fauna oz. Kubenskoe [Zoobenthos and phytophilic fauna of Lake Kubenskoe]. *Ozero Kubenskoe. Zoologiya* [Lake Kubenskoe. Zoology]. Leningrad: Nauka, 1977. Part III. P. 51–86.

Slepukhina T. D., Fadeeva G. V. Zoobentos i fitofil'naya fauna ozer Vozhe i Lacha [Zoobenthos and phytophilic fauna of Lakes Vozhe and Lacha]. *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrobiology of Lakes Vozhe and Lacha (in View of Prognosis of the Quality of the Water Transferred to the South)]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 131–178.

Yanygina L. V. Zoobentos basseyna Verkhney i Sredney Obi: vozdeystviye prirodnykh i antropogennykh faktorov [Zoobenthos of the Upper and Middle Ob basin: the impact of natural and anthropogenic factors]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Barnaul, 2013. 399 p.

Yurkovskaya T. K. Geografiya i kartografiya rastitelnosti bolot Evropeiskoi Rossii i sopredel'nykh territorii [Geography and cartography of mire vegetation of the European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: BIN, 1992. 256 p.

Baars J.-R., Murray D., Hannigan E., Kelly-Quinn M. Macroinvertebrate assemblages of small upland peatland lakes in Ireland. *Biology and Environment: Proceedings – Royal Irish Academy*. 2014. Vol. 114 B, no. 3. P. 233–248.

Boyce D. C. A review of the invertebrate assemblage of acid mires. *English Nature Research Reports*. Peterborough, 2004. No. 592. P. 1–109.

Hannigan E., Mangan R., Kelly-Quinn M. Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates. *Biology and Environment-Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2011. Vol. 111 B, no. 2. P. 95–105.

Kangasniemi V., Mustonen J., Ikonen A. T. K. Macroinvertebrate communities in bog pools at Alkkianneva mire, SW Finland – a pilot study. *Suo: Mires and peat*. 2016. Vol. 67, no. 1. P. 26–30.

Meriläinen J. J., Hynynen J. Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes. *Acidification in Finland*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 1029–1049.

Oyague Passuni E., Maldonado Fonken M. S. Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system. *Mires and Peat*. 2015. Vol. 15, art. 14. P. 1–21.

Received August 22, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивичева Ксения Николаевна

аспирант
Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга,
Вологодское отделение
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012
эл. почта: ksenya.ivicheva@gmail.com
тел.: (8172) 562158

Филиппов Дмитрий Андреевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742

научный сотрудник
Тюменский государственный университет
ул. Семакова, 10, Тюмень, Россия, 625003
эл. почта: philippov_d@mail.ru
тел.: (48547) 24486

CONTRIBUTORS:

Ivicheva, Ksenya

L. S. Berg State Research Institute on Lake and River
Fisheries, Vologda Branch
5 Levichev St., 160012 Vologda, Russia
e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com
tel.: (8172) 562158

Philippov, Dmitriy

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
109 Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

Tyumen State University
10 Semakova St., 625003 Tyumen, Russia
e-mail: philippov_d@mail.ru
tel.: (48547) 24486