

УДК 574.587(1-924.14/. 16)

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА КАМЕНИСТЫХ ПОРОГОВ И ПЕРЕКАТОВ ВОДОТОКОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2014 г. И. А. Барышев

ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, Карелия, Пушкинская, 11
e-mail: baryshev@bio.hrc.karelia.ru

Поступила в редакцию 14.01.2013 г.

На основе собственного материала исследованы факторы формирования реофильного макрозообентоса Восточной Фенноскандии с помощью анализа соответствия с удаленным трендом (ДСА). Показано, что структура донных сообществ зависит не только от климатических условий, но и от близости проточных озер и степени урбанизации территории. Вероятно, органическое вещество и биогенные элементы, поступающие из озер и с территории водосбора, увеличивают трофность водотоков, что в условиях Севера вызывает возрастание биомассы, видового богатства зообентоса и доли фильтраторов в донных сообществах.

При исследовании донных сообществ большое внимание уделяют закономерностям и факторам формирования их структуры. Важнейшими абиотическими факторами в реках считают скорость течения и характер грунтов, прозрачность воды и состав растворенных веществ (Жадин, 1940; Леванидов, 1969; Cummins, 1975; Hynes et al., 1970, и др.). В северных реках большую роль играют водные мхи (Хренников, 1978; Шубина, 1986, 2006). Многие экологические факторы зависят от местоположения участка в речной сети. Так, на скорости течения, характере грунтов и, следовательно, на донных сообществах сказывается продольная изменчивость водотоков (Vannote et al., 1980; Allan, 1995; Чертопруд, 2005). В озерно-речных системах, характерных для Фенноскандии, на речных участках, расположенных ниже озер, формируются бентосные сообщества со специфической структурой и повышается продуктивность зообентоса (Хренников, 1978; Oswood, 1979; Richardson, Mackay, 1991; Барышев, Кухарев, 2011). В макромасштабе на фауну реофильных беспозвоночных влияют климат и возможности расселения отдельных видов (Герд, 1961; Чертопруд, 2010).

Известно, что многие факторы формирования донных сообществ тесно связаны между собой. Так, характер грунтов во многом определяется скоростями течения, а они в значительной степени зависят от размера и уклона водотока. Исследование формирования структуры зообентоса требует применения методов, способных

учитывать одновременное влияние взаимосвязанных факторов. Один из основных способов такого “комплексного” подхода – это выделение типов местообитаний, биоценозов, зон водотока и т.д. (Жадин, 1940; Illies, 1961; Чертопруд, 2011). Однако попытка учета большего количества факторов приводит к выделению новых типов сообществ и утрате четкости классификации. Другой способ обобщить множество факторов в небольшое число “индексов” – это использование методов многомерной статистики (Townsend et al., 1983; Li et al., 2012, и др.). Они позволяют обеспечить, с одной стороны, более полное количественное описание биологических объектов и окружающей среды, а с другой – представить большие массивы данных в наглядном обобщенном виде.

Цель данной работы – при помощи методов многомерной статистики выявить основные факторы, определяющие структуру зообентоса пороговых участков рек Восточной Фенноскандии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для работы – серию из 267 количественных проб зообентоса отбирали с 2005 по 2011 год в реках Восточной Фенноскандии – Карелии и Кольского полуострова. Обследовано 90 пороговых участков из 39 речных бассейнов: реки бассейна Ладожского озера (Вуокса, Видлица, Вожма, Уксунйоки), Онежского озера (Лижма, Пяльма, Шуя, Шелтозерка, Суна, Падма, Кумса, Уница, Яндома), Белого моря на территории

Карелии (Кемь, Кереть, Нюхча, Кузема, Летняя, Сума, Лекса, Руйга, Унежма), Белого моря на территории Кольского полуострова (Индера, Даниловка, Поной, Пулоньга, Пялица, Усть-Пялка, Лувеньга, Умба, Качковка, Лиходеевка, Стрельна, Чаваньга) и реки Беренцева моря (Ура, Западная Лица, Печенга, Титовка, Кола). Самая южная точка – р. Видлица ($61^{\circ}14'$); северная – р. Печенга ($69/32'$). Геологическая молодость территории обуславливает мало разработанные русла рек и слабо врезаемые долины, ступенчатый характер продольного профиля и большое количество проточных озер, особенно в южной части (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1970, 1972). Протяженность региона в широтном направлении составляет 1 тыс. км, ландшафты с юга на север меняются от тайги до тундры, различны и климатические условия. Водотоки выраженных горных массивов в данном исследовании не рассматриваются.

Для исследования были выбраны пороги в водотоках длиной от 1.5 до 420 км, шириной от 0.5 до 100 м, с расходом воды от 0.02 до 170 м³/с, на различном удалении от проточного озера и населенных пунктов. Значения озерности речных бассейнов составляют от 0.1 до 26.2. Выбирали участки со скоростями течения 0.2–0.6 м/с и твердыми грунтами, соответствующими градации “литореофильный биоценоз” в классификации В.И. Жадина (1940). Большая часть станций (кроме самых мелких водотоков) соответствует понятию “ритраль” (Illies, 1961; Чертопруд, 2011).

Отбор проб проводили в летнюю межень с помощью количественной рамки площадью 0.04 м² (Методические рекомендации..., 1989). Для каждой пробы фиксировали скорость течения, глубину, фракционный состав грунта, количество макрофитов и водорослей. С каждого порога было отобрано от 1 до 12 проб, для анализа были взяты средние для участка значения, что позволило снизить варьирование, вызванное микробиотопической приуроченностью.

При камеральной обработке организмы разбивали по таксономическим группам и взвешивали на аналитических весах с точностью 0.1 мг. Большинство гидробионтов определено до вида. Представители двукрылых (Simuliidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Limoniidae) определены до родов (в некоторых случаях до более крупных таксонов). Кроме того, определение Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Bivalvia, Gastropoda (кроме *Ancylus fluviatilis*), Ostracoda и Hydracarina выполнено до этих таксономических категорий. Для видового определения использовали общепринятые руководства (Определитель пресноводных

беспозвоночных..., 1977; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1997, 1999, 2001).

Ведущие факторы формирования зообентоса выявлены с использованием метода анализа соответствия с удаленным трендом (detrended correspondence analysis DCA) (Hill, 1979). Для характеристики обилия видов выбрана биомасса, поскольку она отражает функциональные связи в сообществе. В соответствии с результатами предварительных расчетов в анализе использовали квадратный корень биомассы как характеристику, позволяющую получить наибольшую долю объясненной изменчивости. Выделение типов сообществ произведено по присутствию видов с использованием кластерного анализа по методу Уорда (Ward's method). Расчеты проведены с использованием программного пакета “PC-ORD for Windows Version 4.41” (McCune, Mefford, 1999).

Принимали в расчет следующие факторы: географическую широту, длину реки (полная и от места взятия пробы до истока), расстояние до выше расположенного озера и населенного пункта, площадь водосбора (полная и участка выше по течению от места взятия пробы), ширину водотока в месте взятия пробы, озерность водотока, расход воды в месте взятия пробы, фракционный состав грунта (доли песка, гальки, мелкого и среднего валуна), проективное покрытие макрофитов, глубину, скорость течения. Для выявления влияния температуры на формирование донных сообществ нами задействованы литературные данные по средней температуре воздуха в июле (Атлас Карельской АССР, 1989; Атлас Мурманской области, 1971). Гидрологические характеристики водотоков взяты из литературных источников, в некоторых случаях установлены нами (Берсонов, 1960; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1970, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящем анализе задействовано 95 видов и таксонов надвидового ранга (Khrennikov et al., 2007; Барышев, 2008, 2010; Барышев, Кухарев, 2011; Комулайнен и др., 2012). Численность и биомасса зообентоса по участкам варьировали в широких пределах – от 325 до 37500 экз м² (среднее 4616 ± 610) и от 0.51 до 216.5 г/м² (среднее 13.8 ± 2.83).

При помощи анализа соответствия с удаленным трендом выявлены три оси ординации, из которых на первую приходится существенная доля дисперсии, при этом доля дисперсии второй

Таблица 1. Объясненная дисперсия осей ординации и их корреляция (по Пирсону) с факторами среды и параметрами зообентоса

Параметр	Ось		
	первая	вторая	третья
Доля объясненной дисперсии оси	0.42	0.04	0.05
Географическая широта	0.58	−0.03	−0.45
Температура воздуха в июле	−0.57	0.04	0.54
Длина реки полная	−0.16	0.01	−0.23
Длина вышерасположенного участка речной системы	−0.16	0.09	−0.35
Lg* длины вышерасположенного участка речной системы	−0.30	0.14	−0.36
Расстояние от вышерасположенного озера	0.24	0.02	−0.01
Lg расстояния от вышерасположенного озера	0.32	0.18	−0.43
Расстояние от вышерасположенного плеса	0.22	−0.02	0.03
Lg расстояния от вышерасположенного плеса	0.45	0.10	−0.29
Расстояние от вышерасположенного населенного пункта	0.44	−0.12	0.11
Lg расстояния от населенного пункта	0.46	−0.05	0.13
Ширина водотока	−0.22	0.19	−0.41
Озерность водосбора	−0.37	0.08	0.07
Расход воды	−0.06	0.07	−0.30
Доля среднего валуна в грунте	0.27	−0.07	−0.23
Доля гальки в грунте	−0.15	−0.07	0.24
Доля песка в грунте	−0.16	0.10	0.04
Проективное покрытие водного мха	0.10	0.06	0.24
Глубина	−0.39	0.10	0.11
Скорость течения	−0.24	−0.33	−0.13
Доля пассивных фильтраторов в зообентосе	−0.48	−0.57	0.10
Индекс Шеннона	−0.31	0.12	−0.09
Суммарная продукция популяций	−0.48	−0.24	0.30
Поток энергии	−0.43	−0.10	0.36
Сапробность	−0.30	−0.09	0.06

* Высокий коэффициент корреляции логарифма значения отражает экспоненциальный характер действия фактора.

и третьей осей в сумме составляет лишь 10% (табл. 1).

На выявленные оси ординации приходится 51% объясненной дисперсии. Сопоставление осей с учтенными факторами среды позволило интерпретировать их содержание. Первая ось положительно коррелирует с географической широтой, расстоянием до озер, плесов и населенных пунктов; отрицательно – с температурой, озерностью водосбора и глубиной водотока (табл. 1). Вторая ось отрицательно коррелирует со скоростью течения. Третья положительно коррелирует с температурой, отрицательно с географической широтой, размерными характеристиками водотока и удаленностью от вышерасположенного озера. Функциональные характеристики зообентоса – продукция и поток энергии, разнообразие, доля фильтраторов в зообентосе и сапробность показали отрицательную корреляцию с первой осью ординации (табл. 1).

На основе результатов кластерного анализа выделено пять групп пороговых участков: 1 – пороги рек, протекающих по тундровым ландшафтам; 2 – участки, видовой состав зообентоса которых существенно обеднен в силу причин, в том числе и методических, которые не рассматриваются в настоящем исследовании; 3 – пороги в водотоках лесных ландшафтов на удалении от проточных озер и населенных пунктов; 4 – участки водотоков, находящиеся ниже проточного озера или на урбанизированной территории; 5 – пороги в нижнем течении озерно-речных систем (рис. 1).

Выделенные группы водотоков в пространстве осей ординации с наибольшей объясненной изменчивостью (оси первая и третья) образовали частично перекрывающиеся поля (рис. 2).

Пороговые участки групп 1, 3 и 5 расположились друг за другом вдоль первой оси ординации практически без перекрытия. Участки водотоков, находящиеся ниже проточного озера или на урбанизированной территории, частично совпали по положению с группой порогов в нижнем течении озерно-речных систем, частично с участками в водотоках лесных ландшафтов. Группа 2 – участки, видовой состав зообентоса которых существенно обеднен в силу “случайных” причин, не сформировали определенного поля. Характеристики каждого из типов водотоков представлены в табл. 2.

Для порогов рек тундровых ландшафтов (первая группа) характерно высокое обилие *Baetis vernus*, *B. fuscatus* и *B. scambus* (относительное обилие по биомассе 0.16), Simuliidae g. spp. (0.14), Chironomidae g. spp., (0.12), Oligochaeta g.spp.

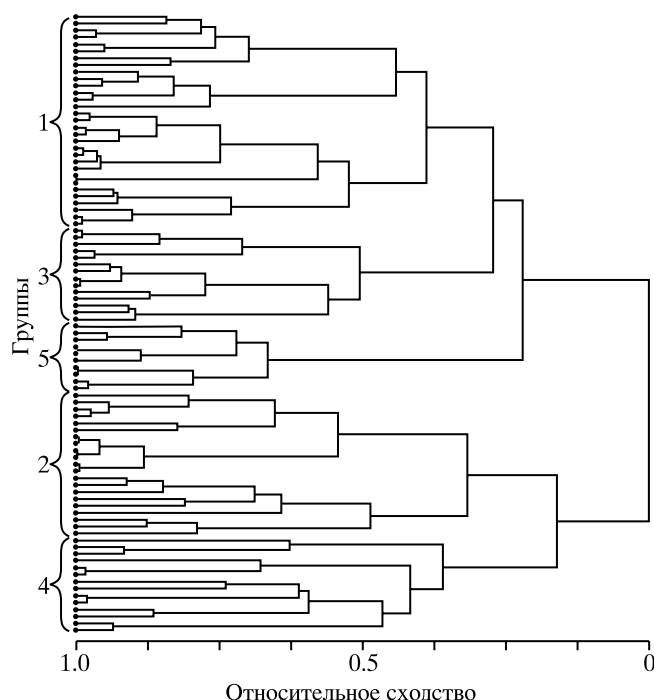


Рис. 1. Дендрограмма сходимости обследованных порогов по присутствию видов зообентоса. Для рис. 1 и 2 группы 1–5 – см. пояснения в тексте.

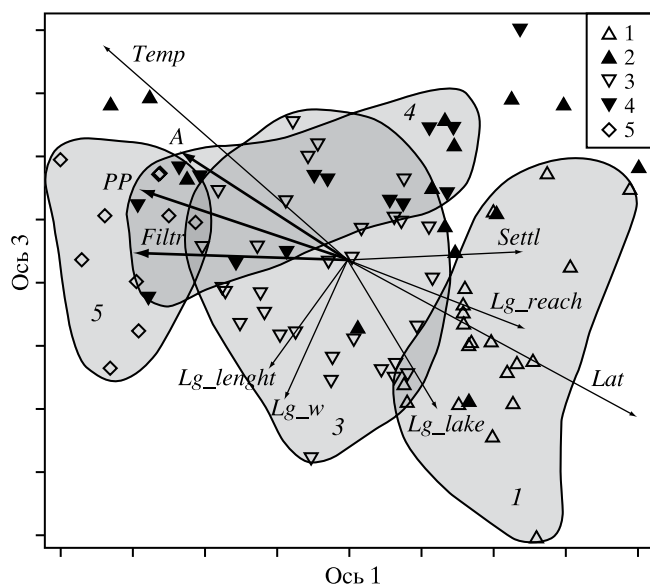


Рис. 2. Расположение выделенных групп порогов в ординационном пространстве. Факторы среды: *Lg_lenght* – логарифм длины водотока (вышерасположенного участка), *Lg_w* – логарифм ширины, *Lg_lake* – логарифм расстояния от озера, *Lat* – географическая широта, *Lg_reach* – логарифм расстояния от плеса, *Settl* – расстояние от населенного пункта, *Temp* – средняя температура воздуха в июле. Характеристики донных сообществ: *A* – поток энергии, *PP* – сумма продукций популяций, *Filtr* – доля фильтраторов в сообществе (по биомассе).

(0.09), *Arctopsyche ladogensis* (0.08), *Rhyacophila nubila* (0.08), *Leuctra fusca* (0.04). Особенности макрозообентоса второй группы мы не приводим из-за ее искусственного характера. Третья группа, водотоки лесных ландшафтов, отличается обилием *Hydropsyche pellucidula* (0.20), Sphaeriidae g. spp. (Bivalvia) (0.08), Simuliidae g. spp. (0.07), *Arctopsyche ladogensis* (0.06), *Rhyacophila nubila* (0.05), Chironomidae g. spp. (0.04). Для участков водотоков, находящихся ниже проточного озера или на урбанизированной территории (четвертая группа), характерно обилие *Hydropsyche pellucidula* (0.28), Sphaeriidae g. spp. (Bivalvia) (0.15), *Ceratopsyche nevae* (0.06), *Rhyacophila nubila* (0.05), Simuliidae g. spp. (0.05), *Hydropsyche siltalai* (0.04), *Atherix ibis* (0.04). Макрозообентос порогов нижнего течения озерно-речных систем отличается максимальной долей фильтрующих организмов – *Hydropsyche pellucidula* (0.49), Sphaeriidae g. spp. (Bivalvia) (0.16), *Hydropsyche siltalai* (0.07), *Brachycentrus subnubilus* (0.05).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Интерпретация осей ординации. Важной частью методов многомерной статистики является анализ содержания выявленных осей ординации, каждая из которых отображает некие процессы (или факторы), затрагивающие группы признаков объекта. Выявленная первая ось, на которую приходится максимум объясненной дисперсии, отражает совокупное влияние климатических условий (географической широты и температуры), близости проточных озер, плесов и населенных пунктов (табл. 1). Эти факторы определяют продукционные характеристики донных сообществ, сапробность, разнообразие и долю пассивных фильтраторов в составе. Внутренние водоемы и водотоки Восточной Фенноскандии в целом отличаются низкой трофностью (Озера..., 1974; Салазкин, 1976; Яковлев, 2005). Ранее было показано, что в реки из озер поступает значительное количество органического вещества, в частности зоопланктона, что повышает их трофность (Круглова, Барышев, 2010). Населенные пункты и сельскохозяйственные угодья служат источником биогенных элементов, что приводит к росту разнообразия и количественных показателей зообентоса в условиях северных водоемов и водотоков (Яковлев, 2005; Барышев, 2010). Изменение трофического статуса водоемов и водотоков в широтном направлении неоднократно отмечено авторами (Винберг, Бауэр, 1971; Китаев, 1984). В связи с этим можно предположить, что первая ось ординации отражает продукционные и тро-

Таблица 2. Характеристики зообентоса пороговых участков водотоков выделенных типов

Тип*	Число видов	Видов на пороге	Биомасса, г/м ²	Численность, экз/м ²	Длина водотока, км	Индекс Шеннона	Сапробность	Температура воздуха в июле
1	49	13.4±0.96	2.3±0.29	3900±1455	70±21.0	1.52±0.079	1.55±0.093	11.1±0.48
2	45	11.4±1.29	10.8±3.66	6770±2576	22±5.6	1.41±0.069	1.65±0.050	16.1±0.44
3	86	24.3±0.77	7.8±0.94	3860±547	45±6.9	1.89±0.060	1.62±0.025	15.4±0.25
4	62	18.9±1.70	11.2±3.31	6354±1497	46±7.8	1.71±0.090	1.68±0.047	15.3±0.40
5	69	28.7±1.90	64.1±9.16	3010±610	101±25.8	1.97±0.099	1.80±0.034	16.9±0.10

* Группы пороговых участков: пояснения в тексте.

фические характеристики водотоков, зависящие от климатических условий, а также от количества органического вещества и биогенных элементов, поступающих в водотоки из проточных озер, плесов и расположенных на берегах населенных пунктов.

На вторую ось ординации приходится около 4% общей дисперсии, что говорит о малой силе влияния фактора, действие которого она отражает. Принимая во внимание высокую факторную нагрузку скорости течения (табл. 1) и существенную корреляцию с долей фильтраторов в сообществе можно предположить, что данная ось отражает связь между скоростью течения и эффективностью пассивной фильтрации. По всей видимости, невысокая доля от общей дисперсии, приходящаяся на нее, связана с тем, что все пробы были собраны на существенном течении и варьирование этого фактора было невелико.

Третья ось ординации охватывает порядка 5% общей дисперсии и по силе влияния фактора сопоставима со второй. Основные факторные нагрузки связаны с размерными характеристиками водотока (ширина, длина, расход воды), температурой, географической широтой и расстоянием до вышерасположенного озера. Влияние размера водотока на донные сообщества подробно изучалось в ряде работ (lilies, 1961; Чертопруд, 2005, и др.). Продольное зонирование реки – основа известной концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Невысокое значение доли общей дисперсии, приходящейся на эту ось, возможно, связано с тем, что в условиях частого прерывания водотока озерами и плесами продольная зональность и явления, описанные концепцией речного континуума, существенно нарушаются (Комулайнен, 2007).

Основные черты выделенных типов водотоков. Проведенный анализ позволил выявить значимые факторы формирования структуры зообентоса для каждой из групп водотоков. Так, для

рек тундры (тип 1, см. рис. 2) характерно северное расположение и низкие температуры, малое количество проточных озер и плесов, низкая заселенность территории. При этом биомасса зообентоса и энергетические характеристики не высоки, мало и число встреченных видов (табл. 2). Такая скудность зообентоса, очевидно, вызвана непродолжительным и относительно холодным вегетационным периодом, а также малым поступлением в русла рек органики (листового опада), что обуславливает низкую трофность водотоков.

Донные сообщества порогов в нижнем течении озерно-речных систем, характерных для южной части региона, отличаются высокими продукционными характеристиками (тип 5, см. рис. 2). Биомасса зообентоса высока (табл. 2), как и видовое богатство, высока доля фильтраторов (до 95% биомассы). Поступление органики из проточных озер и плесов, сток биогенных веществ с хозяйственно освоенной территории и длинное биологическое лето обуславливают высокую трофность этих водотоков и обильную кормовую базу для донных беспозвоночных. Пороговые участки в водотоках лесных ландшафтов заняли промежуточное положение между двумя выше указанными типами. Вероятно, поступление органики в русла рек обеспечивает лиственный опад древесной растительности, а большое количество видов (86) – следствие разнообразия условий местообитаний.

Водотоки, испытывающие влияние озер и населенных пунктов, но не являющиеся озерно-речными системами, образовали отдельную группу. Их зообентос отличается несколько меньшим видовым богатством и большей биомассой. Особенности зообентоса пороговых участков, расположенных на разном расстоянии от проточных озер и при различной степени хозяйственной освоенности водосборов, были показаны нами ранее на примере рек южного (Поморского) побережья Белого моря (Комулайнен и др., 2012).

Факторы формирования макрозообентоса порогов рек Восточной Фенноскандии. В результате исследования мы можем заключить, что на территории Восточной Фенноскандии одним из ведущих факторов формирования донных сообществ порогов рек наряду с температурой является поступление веществ из проточных озер и с урбанизированных территорий. В рацион организмов макрозообентоса порогов входит органика, поступающая в водоток с водосбора и из проточных водоемов, и автохтонное вещество – водоросли, развивающиеся на субстрате (Комулайнен, 2006). Для территории Фенноскандии, особенно северной части, характерны низкие значения трофности водоемов и водотоков (Яковлев, 2005). По всей видимости, именно скудность кормовой базы, в значительной степени обусловленная низкими температурами, лимитирует развитие зообентоса порогов в водотоках региона. Вместе с тем, помимо температуры, кормовые условия для гидробионтов в значительной степени зависят от:

1. Типа наземной растительности водосборного бассейна. Так, тундра отличается от тайги относительно малым количеством растительности и поступление листового опада и прочей органики в водотоки здесь существенно меньше, чем в лесной зоне.

2. Наличия и трофности озер и крупных плесов выше по течению. Из озера в водотоки поступает органическое вещество (планктон, прочий seston), служащее доступным кормовым объектом для гидробионтов.

3. Наличия населенных пунктов на территории водосбора, что увеличивает поступление в водоток органики и биогенных элементов и повышает трофность.

Кроме того, каждый из этих факторов претерпевает изменения в широтном направлении. Так, на исследованной территории с юга на север в соответствии с климатом существенно меняется тип наземной растительности от тайги до тундры. Озерность рек южной части региона существенно больше, чем на севере. Плотность населения уменьшается к северу, соответственно и антропогенное влияние на юге региона выше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование охватывает только пороговые участки рек и показывает, в силу каких причин население внешне похожих порогов различается. Такая постановка вопроса исключила из анализа факторы (в первую очередь связку

скорость течения – грунты), формирующие реофильный комплекс гидробионтов и его отличия от сообществ плесов.

Выявлено существенное разнообразие сообществ макрозообентоса порогов и перекатов в водотоках Восточной Фенноскандии. Наиболее бедны как по видовому составу, так и по обилию донные сообщества рек тундры на севере региона. Реофильный макрозообентос озерно-речных систем южной Карелии, напротив, отличается большим числом видов и высокой биомассой.

На территории Восточной Фенноскандии, протяженность которой с юга на север составляет тысячу километров, климатический фактор играет большую роль в формировании макрозообентоса водотоков. Однако наряду с этим на структуру донных сообществ существенное влияние оказывают проточные озера и населенные пункты на территории водосбора. Вероятно, в условиях низкой трофности, характерной для водоемов Севера, эти источники дополнительной органики и биогенных элементов улучшают кормовые условия для организмов макрозообентоса, что приводит к увеличению биомассы и энергетических характеристик, возрастанию видового богатства и доли фильтраторов в составе сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Карельской АССР, 1989. М.: Главное управление геодезии и картографии при СМ СССР. 40 с.
- Атлас Мурманской области, 1971. М.: Главное управление геодезии и картографии при СМ СССР. 33 с.
- Барышев И.А., 2008. Распределение организмов зообентоса при снижении уровня воды в малой реке // Биология внутренних вод. № 4. С. 81–85.
- Барышев И.А., 2010. Формирование зообентоса пороговых участков рек Северо-запада Мурманской области в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов // Тр. Кар. НЦ РАН. № 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 105–112.
- 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) // Уч. зап. Петрозаводского гос. у-та. № 6 (119). С. 16–19.
- Берсонов С.А., 1960. Водно-энергетический кадастр Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 407 с.
- Винберг Г.Г., Бауэр О.Н., 1971. Биологическая продуктивность континентальных вод СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. № 3. С. 34–45.
- Герд С.В., 1961. Растения и животные пресных вод СССР // Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз. С. 36–120.

- Жадин В.И., 1940. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 991 с.
- Китаев С.П., 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука. 208 с.
- Комулайнен С.Ф., 2006. Питание беспозвоночных ассоциированных с перифитоном в небольшой реке // Экология. № 5. С. 372–378.
- Комулайнен С.Ф., 2007. Влияние ландшафта на особенности структуры фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии // Биология внутренних вод. № 1. С. 55–60.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А., 2012. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря // Тр. Кольского НЦ РАН. Прикладная экология Севера. Вып. 1. С. 109–125.
- Круглова А.Н., Барышев И.А., 2010. Элиминация лимнического зоопланктона в порожистой реке (на примере оз. Кедрозеро и р. Лижма, бас. Онежского озера) // Гидробиол. журн. Т. 46. № 6. С. 15–23.
- Леванидов В.Я., 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. 243 с.
- Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек, 1989. Петрозаводск: Ин-т биологии КНЦ АН СССР. 42 с.
- Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. 1. 1974 / Под ред. Драбакова В.Г., Слепухина Т.Д. Л.: Наука. 235 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР, 1977. Л.: Гидрометиздат. 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3, 1997. Паукообразные и низшие насекомые / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука. 440 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4, 1999. Высшие насекомые. Двукрылые / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука. 1000 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5, 2001. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука. 836 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 1, 1970. Кольский полуостров / Под ред. Елшиной Ю.А., Куприянова В.В. Л.: Гидрометеиздат. 316 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2, 1972. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1 / Под ред. Водограцкого В.Е. Л.: Гидрометеиздат. 279 с.
- Салазкин А.А., 1976. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биологопродукционная характеристика. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. 193 с.
- Хренников В.В., 1978. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. С. 41–50.
- Чертопруд М.В., 2005. Продольная изменчивость фауны макрозообентоса водотоков центра Европейской России // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С. 491–502.
- Чертопруд М.В., 2010. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макрозообентоса // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 2. С. 144–162.
- Чертопруд М.В., 2011. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макрозообентоса средней полосы Европейской России // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 1. С. 51–73.
- Шубина В.Н., 1986. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука. 158 с.
- Шубина В.Н., 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука. 401 с.
- Яковлев В.А., 2005. Пресноводный зообентос северной Финноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 1, 2. Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН. 206 с.
- Allan J.D., 1995. Stream Ecology. L.: Chapman, Hall. 388 p.
- Cummins K.W., 1975. Macroinvertebrates // River Ecol. Oxford: Blackwell. P. 170–198.
- Hill M.O., 1979. DECORANA – a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca; N.Y.: Ecology and Systematic, Cornell Univ. 52 p.
- Hynes H.B., 1970. The Ecology of running waters. Toronto: Univ. Toronto Press. 555 p.
- Ilies J., 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Revue Ges. Hydrobiol. B. 46. № 2. S. 205–213.
- Khrennikov V.V., Baryshev I.A., Shustov Y.A., Pavlov V.N., Ilmast N.V., 2007. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology & Hydrobiology. V. 7. № 1. P. 71–77.
- Li F., Chung N., Bae M., Kwon Y., Park Y., 2012. Relationships between stream macroinvertebrates and environmental variables at multiple spatial scales // Freshwater Biology. V. 57. P. 2107–2124.
- McCune B., Mefford M.J., 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4. Oregon: MjM Software Design. 237 p.
- Oswood M.W., 1979. Abundance patterns of filter-feeding Caddisflies (Trichoptera : Hydropsychidae) and seston in a Montana (U.S.A.) lake outlet // Hydrobiologia. V. 63. P. 177–183.
- Richardson J.S., Mackay R.J., 1991. Lake Outlets and the Distribution of Filter Feeders: An Assessment of Hypotheses // Oikos. V. 62. № 3. P. 370–380.

Townsend C.R., Hildew A.G., Francis J., 1983. Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors // *Freshwater Biology*. V. 13. P. 521–544.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummings K.W., Sedell J.R., Cushing C.E., 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130–137.

Factors of macrozoobenthic communities formation on stony rapids and bars in streams of East Fennoscandia

I. A. Baryshev

*Institute of Biology, Karelian Research Center RAS
185910 Karelia, Petrozavodsk, Pushkinskaya, 11
e-mail: baryshev@bio. krc. karelia. ru*

Relying on own data (267 quantitative samples in total), factors of rheophilous zoobenthos formation in East Fennoscandia have been studied with use of detrended correspondence analysis. In the period from 2005 to 2011, in August, samples were taken from 90 stony rapids belonging to 39 streams. On East Fennoscandia territory, which extends over 1000 kilometers in south-north direction, climatic factor plays an important role in formation of macrozoobenthos in streams. With regard to both species composition and total abundance, the poorest benthic communities are found in tundra rivers in the northern part of the region. In limnetic-riverine systems of south Karelia, on the contrary, rheophilous macrozoobenthos is characterized by great number of species and high biomass. However, the structure of benthic communities is markedly influenced, beside the climate, by flowing lakes and settlements located in the catchment area. Under their influence, the species richness of zoobenthos in streams decreases while the biomass increases. Under the conditions of low trophic status that are indicative of northern water bodies, these sources of additional organic matter and biogenic elements improve feeding conditions for macrozoobenthic organisms which, in its turn, leads to biomass and production growth.