



**МИР
МАЛЫХ ВОДОЁМОВ**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук
Российское сообщество по сохранению малых водоёмов

МИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Товарищество научных изданий КМК
Москва 2023

УДК 502.171:556.55:574.58
ББК 26.222+28.082+28.088

Рецензенты:

Курашов Евгений Александрович, доктор биологических наук, профессор,
Институт озераедения Российской академии наук

Винарский Максим Викторович, доктор биологических наук, профессор,
Санкт-Петербургский государственный университет

**Башинский И.В., Прокин А.А., Филиппов Д.А., Сажнев А.С., Осипов В.В.,
Ершкова Е.В., Свинин А.О., Жаров А.А., Айбулатов С.В.**

Мир малых водоёмов: коллективная монография. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023. – 282 с. – ISBN 978-5-907747-32-6

Коллективная монография посвящена малым водоёмам как особому типу экосистем. Анализируются ключевые особенности малых водоёмов, предлагается оригинальное определение этого термина и его обоснование. В работе описывается происхождение и варианты классификаций малых водоёмов. Для основных типов малых водоёмов приводится информация о распространении, особенностях флоры и фауны, хозяйственном значении, современных угрозах и проблемах охраны. Часть книги посвящена флоре и фауне этих экосистем, их специфике. Подробно рассказано об основных группах растений и животных, которых можно встретить в малых водоёмах Европейской части России, а также других регионов. В конце книги даны определения основных терминов, которые связаны с малыми водоёмами, а также приводится список рекомендуемой литературы, посвященной отдельным компонентам этих экосистем. Книга иллюстрирована большим количеством цветных фотографий, что даёт представление о разнообразии малых водоёмов и их значении для природы и общества.

Монография ориентирована как на специалистов в области экологии, гидробиологии, лимнологии, охраны природы, так и на любителей природы, школьников старших классов, а также студентов географических и биологических направлений.

УДК 502.171:556.55:574.58
ББК 26.222+28.082+28.088

Под редакцией
А.А. Прокина и И.В. Башинского

Рекомендовано к печати ученым советом
ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

ISBN 978-5-907747-32-6

© Коллектив авторов, 2023.
© Авторы фотографий, 2023.
© ООО «КМК», издание, 2023.

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	5
Часть 1. ЗНАКОМСТВО С МАЛЫМИ ВОДОЁМАМИ	9
Что такое малый водоём? (Башинский И.В., Прокин А.А., Филиппов Д.А.)	9
Значение малых водоёмов (Башинский И.В.)	19
Основные риски и угрозы (Башинский И.В.)	23
Охрана малых водоёмов (Башинский И.В.)	25
Часть 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗНОВИДНОСТИ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ ...	27
Происхождение и разновидности малых водоёмов (Башинский И.В., Прокин А.А., Ершкова Е.В.)	27
Термокарстовые водоёмы (Прокин А.А.)	38
Карстовые водоёмы (Ершкова Е.В.)	43
Суффозионные (просадочные) водоёмы (Прокин А.А.)	48
Старицы (Ершкова Е.В., Прокин А.А.)	50
Вторичные пойменные водоёмы (Башинский И.В.)	59
Истоковые комплексы (Прокин А.А., Филиппов Д.А.)	61
Болота и болотные водоёмы (Филиппов Д.А., Прокин А.А.)	65
Пруды (Башинский И.В.)	75
Копаные водоёмы (Филиппов Д.А.)	81
Бассейны и другие резервуары (Башинский И.В.)	87
Бобровые пруды (Башинский И.В., Осипов В.В.)	92
Временные (астатические) водоёмы (Прокин А.А.)	97
Наскальные ванны (Прокин А.А.)	102
Микроводоёмы (Прокин А.А., Айбулатов С.В.)	106
Часть 3. ФЛОРА И ФАУНА МАЛЫХ ВОДОЁМОВ	108
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Филиппов Д.А., Ершкова Е.В.)	108
Настоящие водные растения	112
Прибрежно-водные растения	122
Околоводные растения	128
МИКРОМИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Жаров А.А.)	132
Протисты	135
Коловратки	137
Ветвистоусые ракообразные	139
Остракоды	141
Веслоногие ракообразные	142
ТРЕМАТОДЫ (Свинин А.О.)	143
МАКРОМИР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Прокин А.А.)	148
МОЛЛЮСКИ (Прокин А.А.)	154
РАКООБРАЗНЫЕ (Жаров А.А.)	158

Щитни	159
Жаброноги	161
«Конхостраки»	162
НАСЕКОМЫЕ (Прокин А.А., Сажнев А.С., Айбулатов С.В.).....	163
Стрекозы	168
Клопы.....	173
Жуки	178
Двукрылые	185
РЫБЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Осипов В.В.).....	192
Золотой карась	198
Серебряный карась	200
Ротан-головешка	202
Вьюн	204
ЗЕМНОВОДНЫЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Свинин А.О., Башинский И.В.)	206
Углозубы	210
Тритоны	212
Жерлянки.....	214
Чесночницы	216
Жабы	218
Квакши	220
Бурые лягушки	222
Зелёные лягушки.....	224
ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Башинский И.В., Свинин А.О.) ...	227
Обыкновенный уж	231
Болотная черепаха	233
Красноухая черепаха	235
ПТИЦЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Сажнев А.С.)	237
Утки.....	241
Поганки.....	245
Пастушковые.....	248
Кулики	251
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (Башинский И.В., Осипов В.В.)	255
Бобр.....	259
Русская выхухоль	261
Ондатра	264
ПОСЛЕСЛОВИЕ.....	267
ГЛОССАРИЙ.....	268
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	273
Об авторах	279
Источники финансирования.....	280
Авторы фотографий	281



ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга написана учёными, научными сотрудниками академических институтов, особо охраняемых природных территорий, университетов. Среди них разные специалисты – ботаники, гидробиологи, энтомологи, ихтиологи, герпетологи и териологи. Всех их объединяет не только профессиональный интерес к малым водоёмам, но и любовь к этим недооценённым водным объектам. Поэтому книга предназначена для широкого круга читателей и направлена осветить условия и всё богатство проявления жизни в малых водоёмах. В книге почти нет сухих цифр, диаграмм и графиков. Она адресована всем неравнодушным людям, которые так или иначе регулярно сталкиваются с малыми водоёмами. Главная наша цель – обратить внимание на, казалось бы, не примечательные на первый взгляд лужи, канавы, прудики, небольшие старицы, показать всё их разнообразие, описать значение для людей и природы, а также указать на проблемы, которые им угрожают.

Так как разнообразие водных объектов огромно, в этой книге рассматриваются только водоёмы – экосистемы со стоячей или слабо проточной водой, как следует из этимологии слова («вода» и «ёмкость»). Малые водотоки («вода» и «поток»), которые иногда тоже называют водоёмами (текучими или проточными), в этой работе не рассматривали, так как их огромное разнообразие требует отдельного издания.

Велик образовательный потенциал малых водоёмов для школьников, студентов и натуралистов абсолютно любого возраста, так как их базовое изучение не требует серьёзных финансовых затрат, их можно исследовать, практически не отходя от дома. Вместе с тем, работа на этих объектах позволяет

На фото: Остаточное болотное озеро в центре торфяного болота, Вологодская область. Фото Д.А. Филиппова.

приобрести необходимые навыки, раскрыть основные вопросы экологии водных организмов, выявить закономерности протекания природных процессов в водных экосистемах разных типов.

Книга состоит из трёх частей. В первой главе мы постарались рассказать о том, что такое малый водоём, почему нужно говорить об этих экосистемах отдельно, в чем их отличие от более крупных стоячих водоёмов (озёр и водохранилищ); коснулись всевозможных рисков и угроз, а также различных способов охраны этих объектов.

Во второй части описано происхождение малых водоёмов, их разновидности, приведены примеры разных типов этих водных объектов, как самых распространённых, так и довольно необычных. Мы решили не рассматривать здесь различные технические водоёмы, например, такие, как отстойники, поля фильтрации и аэротенки, так как доступ к ним ограничен из-за рисков для здоровья посетителей. Невозможно охватить всё разнообразие малых водоёмов в одной книге. Нет здесь, к примеру, специальной главы, посвящённой рисовым чекам, но мы надеемся, что устраним этот и другие пробелы в последующих изданиях.

В третьей части книги подробно рассказано о флоре и фауне малых водоёмов. Поскольку это самые многочисленные водные объекты, и распространены они по всей планете во всех природных зонах, сложно в рамках одной публикации показать невероятное разнообразие таких экосистем. Поэтому в примерах мы в основном ограничимся равнинной частью Европейской России, которая в отношении рассматриваемых водоёмов изучена лучше, нежели Сибирь и Дальний Восток. Тем не менее, в некоторых местах приведены примеры из других регионов, даже тропических.

Микромир водоёмов рассмотрен менее подробно, чем макромир, не потому что он менее разнообразен и интересен. Для того чтобы изучать или хотя бы увидеть мельчайших водных обитателей, необходимы, по меньшей мере, специальные оптические приборы – микроскопы и бинокляры. Сегодня микроорганизмы, с их огромным и до сих пор скрытым разнообразием не только на уровне видов, но и самых крупных подразделений (например, царств), активно изучаются современными методами электронной микроскопии и молекулярной генетики.

При написании книги, кроме авторского опыта, мы использовали материалы научных публикаций (в тексте обозначены номерами[№]), полные библиографические ссылки на которые приведены сносками внизу страницы. В конце книги добавлена рекомендуемая литература, где можно найти более подробную информацию по разным группам водоёмов и населяющим их организмам.

В основном мы использовали русские названия видов флоры и фауны. Но поскольку для многих беспозвоночных животных нет русских эквивалентов, приводили только их научные латинские названия. Кроме того, так будет проще найти дополнительную информацию.

В тексте попадаются специальные термины, слова или словосочетания, требующие дополнительного разъяснения. Они выделены *курсивом*, и если

сразу их определение не приведено в тексте, то его следует искать в разделе «Глоссарий». Там же можно будет найти описание различных организаций, а также биографические справки о людях, упомянутых в тексте. В книге можно увидеть подчёркнутые наименования организмов и типов водоёмов. Они означают, что этому объекту посвящён отдельный раздел.

В завершение мы хотим поблагодарить всех, кто помогал нам в подготовке этой книги, в особенности А.В. Крылова, А.О. Беляева, С.М. Жданову, В.И. Лазареву, Д.Д. Павлова, И.С. Турбанова и А.Н. Шарова (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук), Н.Ю. Ключе (Санкт-Петербургский государственный университет), Е.Д. Лукашевич (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук), В.А. Столбова (Тюменский государственный университет), П.Н. Петрова и Д.М. Палатова (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), В.А. Соболеву (Воронежский государственный университет), Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), М.В. Рутовскую (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук) и всех фотографов, особенно из Клуба любителей макросъёмки (<https://macroclub.ru/>), которые поделились с нами своими замечательными снимками. Список авторов фотографий приведен в



Болотный водоём на болоте Флоровское, Ярославская область. Фото Д.А. Филиппова.

конце книги на стр. 281. Кроме того, нами были использованы фотографии по лицензиям Unsplash (<https://unsplash.com/license>) или Creative Commons Zero, и изображения, перешедшие в общественное достояние (Public Domain).

Мы благодарны рецензентам Е.А. Курашову (Институт озераведения Российской академии наук) и М.В. Винарскому (Санкт-Петербургский государственный университет) за ценные замечания и своевременные советы, которые помогли улучшить текст. А.С. Сажнев взял на себя труд подготовить рисунки для книги и провел итоговое редактирование текста, за что мы выражаем ему искреннюю признательность.

Отдельно мы благодарим *Европейское сообщество по сохранению малых водоёмов*, чья многолетняя деятельность способствует защите и восстановлению малых водоёмов по всему миру.

В заключении приглашаем присоединиться к нашему обществу любителей малых водоёмов. Много интересной, свежей и полезной информации можно найти в нашей группе <https://vk.com/russianponds>, по любым вопросам можно связаться с сообществом по адресу: epcn.russia@gmail.com.

Пруд в саду художника Клода Моне, Живенри, Франция. Фото Pascal Bernardon.





ЧАСТЬ 1. ЗНАКОМСТВО С МАЛЫМИ ВОДОЁМАМИ

ЧТО ТАКОЕ МАЛЫЙ ВОДОЁМ?

Малыми водоёмами называют группу очень разнообразных водных объектов, которые отличаются небольшими размерами – обычно до одного–двух гектар (1 га = 0.01 км², площадь 100 × 100 м). По всей планете их миллионы, и они составляют 90% всех водоёмов суши. И даже если оценивать долю малых водоёмов по площади, то все вместе они занимают треть акватории пресных вод мира¹. Без преувеличения можно сказать, что каждый человек сталкивается с малыми водоёмами почти ежедневно. Это может быть лужа, городской пруд, канава вдоль дороги, или декоративный резервуар, размещённый на дачном участке. Ещё чаще люди ощущают их незримое влияние на свою жизнь – малые водоёмы улучшают качество воздуха, влияют на микроклимат. Всем знакомые жужжание комаров, шелест тростника, квакание лягушек, крикание уток олицетворяют важное значение малых водоёмов в поддержании *биоразнообразия*.

Если открыть учебники по *гидрологии* или *лимнологии*, то там будет невозможно найти определение термина малый водоём. Не найти такого словосо-

¹ Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J. et al. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51(5). P. 2388–2397.

На фото: Малый водоём в пойме р. Хопёр. Фото И.В. Башинского.

четания и в различных справочниках, государственных стандартах, *Водном кодексе*. Есть чёткие определения озера – под ним понимают понижения в земной поверхности, заполненные водой, для которых характерен замедленный водообмен. В многочисленных классификациях озёр^{2,3}, включая нормативную для Российской Федерации (ГОСТ 17.1-1.02-77), учтены их размерные градации. Малым водоёмам в такой системе часто соответствует термин озерко. Например, по классификации П.В. Иванова⁴ по величинам площадей водной поверхности озёр, классы водоёмов распределены в геометрической прогрессии со знаменателем, равным 10: площадь зеркала равна 0.001–0.01 км² и 0.02–0.1 км² (озерки); 0.1–1.0 км² (очень малые); 1.0-10 км² (малые) и другие. В то же время не существует единой классификации водоёмов по размерам, которая бы кроме озёр включала, например, пруды и прочие искусственные водоёмы, болота, лужи и временные водоёмы.

Больше всего этим вопросом занимались в тех странах, где малые водоёмы распространены повсеместно, а более крупные озёра являются редкостью, например, в Дании, Великобритании, Польше. Часть исследователей считает, что в отдельном определении необходимости нет, поскольку в любом случае оно будет условно. Они предлагают понимать под малым водоёмом просто маленькое озеро. Другие учёные указывают на уникальность малых водоёмов и совсем другую интенсивность процессов в таких *экосистемах*. Приводится показательный пример – сильный дождь может полностью изменить в них физические и химические характеристики воды⁵. Для озера такую ситуацию представить сложно.

Британское прудовое сообщество (Pond Conservation Trust) в начале 1990-х годов сформулировало определение малого водоёма, как водоёма размером от одного квадратного метра до двух гектар, который не высыхает как минимум четыре месяца в году⁶. С разными вариациями этого определения придерживаются в Европе и сейчас⁷. Хотя неоднократно предпринимались попытки более четко обосновать разделение *экосистем* по размерам. Приводились данные, что в водоёмах площадью более гектара резко повышается *биомасса рыб*, а в меньших – её может не быть вовсе⁸. В горных озёрах по такому же размерному рубежу происходит заметная смена сообществ крупных водных

² Мякишева Н.В. Многокритериальная классификация озёр. СПб.: изд. РГМУ, 2009. 160 с.

³ Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озёр различных природных зон. М.: Наука, 1984. 208 с.

⁴ Иванов П.В. Классификация озёр мира по величине и по их средней глубине. Бюл. ЛГУ. 1949. №21. С. 29-36.

⁵ Biggs J., Williams P., Whitfield M., Nicolet P., Weatherby A. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2005. Vol. 15. P. 693–714.

⁶ Biggs J., Corfield A., Walker D., Whitfield M., Williams P. New approaches to the management of ponds. *British Wildlife*. 1994. Vol. 5. P. 273–287.

⁷ Hill M.J., Greaves H.M., Sayer C.D. et al. Pond ecology and conservation: research priorities and knowledge gaps. *Ecosphere*. 2021. V. 12. e03853.

⁸ Søndergaard M., Jeppesen E., Jensen J.P. Pond or lake: does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie*. 2005. Vol. 162. P. 143–165.



Сбор насекомых в луже – купальне буйволов, Вьетнам. Фото А.С. Сажнева.

беспозвоночных⁹. Есть похожие данные по растительности, водорослям, *планктонным* организмам¹⁰. Однако, если учитывать, какими разнообразными бывают малые водоёмы, очевидно, что выделение жёстких размерных рамок для их определения будет не очень корректно. В природе невозможно представить ситуацию, когда экосистемные различия будут гарантированно проявляться при изменении площади на один, два, и даже десять гектар.

Многие исследователи предпочитают искать определяющую уникальность малых водоёмов не в размерах, а в особенностях их структуры и *функционализации*. Чаще всего люди обращают внимание на растительность. Поскольку малые водоёмы, помимо небольшой площади, отличаются малой глубиной, это позволяет свету проникать до самого дна. Свет в свою очередь способствует зарастанию дна *макрофитами*. Из этой особенности возникло одно из самых популярных определений малого водоёма – как водоёма, дно которого может полностью зарастать водной растительностью¹¹. На примере

⁹ Hamerlík L., Svitok M., Novikmec M., Očadlík M., Bitušík P. Local, among-site, and regional diversity patterns of benthic macroinvertebrates in high altitude waterbodies: do ponds differ from lakes? *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 723. P. 41–52.

¹⁰ Catalan J., Barbieri M.G., Bartumeus F. et al. Ecological thresholds in European alpine lakes. *Freshwater Biology*. 2009. Vol. 54(12). P. 2494–2517.

¹¹ Fitter R., Manuel R. *A Guide to the Freshwater Life of Britain and North-west Europe*. Collins: London 1986. 382 pp.



Первичное (остаточное) внутриболотное озерко на горном сфагновом болоте, Кабардино-Балкария. Фото А.А. Прокина.



Малый водоём, заросший хвощем речным и макроводорослями, Северная Осетия. Фото А.С. Сажнева.

растительности можно разграничить не только малые водоёмы и озёра, но и малые водоёмы и болота, которые бывают во многом схожи. Западные исследователи недавно предложили считать болотами те водоёмы, которые как минимум на 30% покрыты полупогруженной растительностью (например, тростниками, рогозом, осоками)¹². В отечественном же болотоведении настоящими болотами принято считать лишь торфяные, в которых происходит образование торфа, а остальные «болота» в западном понимании относить к водно-болотным угодьям.

К сожалению, несмотря на всю свою логичность, выделение малого водоёма по зарастанию растительностью не конкретизирует термин, а, наоборот, его размывает. Существует множество огромных по площади озёр, которые могут полностью зарастать – во всяком случае, их глубина позволяет это. С другой стороны, есть достаточно глубокие карстовые водоёмы, на дне которых не хватает света для развития растительности. Однако они могут быть очень компактными по площади, поэтому будет неправильно не отнести их к малым водоёмам. Если же говорить о многочисленных и разнообразных лужах, наскальных ваннах, искусственных резервуарах, и прочих временных и экстремальных по условиям жизни для неспециализированных обитателей водных объектах, то там упоминать зарастание можно лишь совсем гипотетически. Поэтому для малых водоёмов это определение тоже не подходит. Водоём, глубина которого достаточна для полного зарастания погруженной растительностью, обычно считается мелководным озером¹³.

Помимо растительности, многие исследователи обращают внимание на такой фактор, как температура воды. В озёрах она неоднородна, так как солнечные лучи нагревают лишь поверхность, поэтому образуется выраженная слоистость. В глубоких озёрах придонный слой может сохранять одинаковую температуру в течение всего года, независимо от погоды. В совсем мелких водоёмах тоже существуют различия по температуре в толще воды, однако они менее выражены и проявляются в отдельные периоды года, например, летом. Поэтому ряд исследователей добавили в описание малого водоёма такую особенность, как непостоянство слоев разной температуры продолжительное время¹⁴.

Температура косвенно связана с другим важным процессом – перемешиванием слоёв толщи воды. В глубоких водоёмах температура воды в нижних и верхних слоях может значительно различаться из-за того, что солнечная энергия не проникает на глубину, возникает так называемый *термоклин* – слой воды, в котором градиент температуры резко отличается от градиентов выше- и нижележащих слоёв. Сезонные изменения температуры воздуха приводят к взаимному перемещению нижних и верхних слоёв воды, обога-

¹² Richardson D.C., Holgerson M.A., Farragher M.J. et al. A functional definition to distinguish ponds from lakes and wetlands. Scientific Reports. 2022. Vol. 12. P. 1–13.

¹³ Scheffer M. Alternative Attractors of Shallow Lakes. Scientific World Journal. 2001. Vol. 1. P. 254–263.

¹⁴ Holgerson M.A., Richardson D.C., Roith J. et al. Classifying Mixing Regimes in Ponds and Shallow Lakes. Water Resources Research. 2022. Vol. 58. e2022WR032522.



Лысуха на берегу городского водоёма, Лондон, Великобритания. Фото Jaleel Akbash.



Зарастающие водоёмы в долине р. Рейн, национальный парк Petite Camargue Alsacienne, Сен-Луи, Франция. Фото Karsten Fullhaas.



Эфемерный водоём, Забайкалье. Фото А.А. Жарова.

щению верхних *органическим веществом* со дна, а нижних – кислородом с поверхности. В малых водоёмах за счет незначительной глубины термоклин обычно не образуется, и ведущая роль в перемешивании водной массы принадлежит ветру. Преобладающий тип перемешивания водных слоев можно считать самым понятным критерием разделения малых водоёмов и озёр¹⁵.

Важно и то, что в отличие от крупных озёр, малые водоёмы значительно менее долговечны, срок их жизни никогда не измеряется миллионами и тысячами лет, за исключением болот, возраст которых к настоящему времени не превышает 9–12 тыс. лет. Речь здесь именно о болотах, а не внутриболотных водоёмах, которые, кроме первичных остаточных озёр, часто существуют не так долго и могут трансформироваться в ходе развития болотной экосистемы. Но временной критерий также не панацея. Например, пойменные озёра, как правило, существуют лишь столетия, а периодические или пульсирующие озёра в засушливых регионах за свою жизнь чередуют многоводные, маловодные периоды и промежутки полного пересыхания.

Малые водоёмы в большей степени, чем озёра, зависят от характера ландшафта. Чем меньше водоём, тем более он отражает особенности своего водосбора. Это проявляется в первую очередь в химизме воды, соотношении форм различных минеральных и *органических веществ*. В отношении последних следует заметить, что с уменьшением размера водоёма увеличивается роль аллохтонного (стороннего) вещества, по сравнению с автохтонным (произведенным в самом водоёме).

¹⁵ Hill M.J., Greaves H.M., Sayer C.D. et al. Pond ecology and conservation: research priorities and knowledge gaps. *Ecosphere*. 2021. V. 12. e03853.

Еще одним критерием выделения малого водоёма можно считать его периодическое высыхание (хотя это тоже может быть характерно и для более крупных озёр). В середине прошлого века польским исследователем Х. Климовичем был предложен термин «минорный водоём», для которого не исключено периодическое высыхание¹⁶. Эти идеи были подхвачены отечественными *малакологами* (исследователями моллюсков) Г.В. Березкиной и Я.И. Старобогатовым, которые развили типологию таких водоёмов¹⁷. Однако под термином «минорные» понимаются не только водоёмы, но и водотоки¹⁸. Например, креналь (верховья водотоков чуть ниже истока), гигропетрические (мадикулярные или мадические) местообитания (по сути, мокрые поверхности с очень тонкой пленкой текущей воды) и другие.

Подытожив всё вышесказанное, мы попробовали сформулировать авторское определение малого водоёма. **Малый водоём – небольшой водный объект, площадью не более 5 га, глубиной до 5 м¹⁹, со стоячей водой, существующий менее тысячи лет, в котором аллохтонное органическое вещество преобладает над автохтонным, а ветровое перемешивание водных слоёв – над температурным.** Надо иметь в виду, что воздействие ветра сильно зависит от окружения водоёма, например, облесённости территории, характера рельефа или расстояния от моря. Следует также уточнить, что малый водоём может быть как естественным, так и искусственным, постоянным или временным.

К сожалению, это определение остается по-прежнему во многом условным, каждый критерий может иметь свои вариации (долголетние болотные водоёмы, или крупные озера с ветровым перемешиванием). В итоге уверенно утверждать, что водоём относится к малым, мы можем только при совпадении всех критериев определения (см. Таблицу). Каждый случай несоответствия хотя бы одного из них заслуживает дополнительного рассмотрения. Кроме того, возраст водоёма или баланс поступления органического вещества сложно определить даже специалистам. Понятная и наглядная размерная градация не всегда нам поможет в определении малого водоёма в случае, когда его площадь более 1–2 га (0.01–0.02 км²).

С другой стороны, на интуитивном уровне почти каждый человек может отличить большинство малых водоёмов, и редко назовет небольшой пруд, лужу или канаву озером. Такое «бытовое» определение основывается исключительно на размерных параметрах, и возможно только их и нужно рассматривать в первую очередь, остальные критерии привлекая только в спорных

¹⁶ Klimowicz H. Tentative classification of small water bodies on the basis of the differentiation of the molluscan fauna. *Polish Arch. Hydrobiol.* 1959. Vol. 6 (19). P. 85–103.

¹⁷ Березкина В.Э., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. Ленинград, 1988. Т. 174. 306 с.

¹⁸ Babushkin E.S., Andreeva, S.I., Nekhaev, I.O., Vinarski M.V. The “Minor Water Bodies” and Their Malacofauna: Are Freshwater Gastropod Communities Usable for Habitat Classification? *Water*. 2023. Vol. 15. Art. 1178. <https://doi.org/10.3390/w15061178>.

¹⁹ Richardson D.C., Holgerson M.A., Farragher M.J. et al. A functional definition to distinguish ponds from lakes and wetlands. *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14569-0>.

Таблица. Оценка критериев выделения малого водоёма

Критерий	Научная обоснованность	Наглядность
Размеры	**	***
Возраст	**	*
Зарастание	**	**
Баланс органического вещества	***	*
Перемешивание	**	*

* – низкая, ** – средняя, *** – высокая.

случаях. Размерный критерий возможно не самый обоснованный с научной точки зрения, но его проще наглядно объяснить и дать популярное определение. Например, малым водоёмом можно называть водоём, если взрослый человек может перекинуть камень с одного берега на другой в каком-либо произвольном направлении. Или водоём, который можно обойти вокруг по берегу менее чем за полчаса, если представить, что он окружен удобной тропинкой. Размер можно сопоставить с понятными всем объектами, например, 1 га это полтора футбольного поля, а 5 метров – высота одноэтажного дома.

И хотя сложно разобраться с определением, можно наполнить этот термин конкретным содержанием и описать основные экосистемные особенности малого водоёма, которые подчеркивают его уникальность и отличия от озёр. Из-за небольшой глубины и размеров, все процессы в малых водоёмах происходят быстро. Малые водоёмы активно заиливаются, зарастают, высыхают и исчезают. Атмосферный углерод, азот, фосфор, а также тяжелые металлы в малых водоёмах фиксируются организмами гораздо интенсивнее, чем в больших. Эти *биогенные соединения* изымаются из природных циклов и в короткий срок захораниваются на дне, однако при коллапсе *экосистемы* (пересыхании) вновь возвращаются в биосферу в ещё большем объёме.

Приходя к такому водоёму с интервалами в несколько недель, можно увидеть почти полную смену растительности, воочию наблюдать, как водное зеркало затягивается, например, рясками и/или болотницами. Малые водоёмы в том числе населены организмами с коротким жизненным циклом, которые за считанные дни и недели рождаются, размножаются и умирают. В такие водоёмы приходят метать икру земноводные, время на нерест которых ограничено неделей. Головастики проходят полный метаморфоз от икринки до лягушонка меньше, чем за месяц. Зачастую в таких водоёмах мало рыб – самых типичных водных обитателей. В большинстве случаев на вершине пищевой пирамиды находится не щука, а не менее «зубастые» для своих жертв щитни, личинки жуков и стрекоз. Хотя в отдельном прудике обитает меньше видов, чем в соседнем озере или реке, если оценить *биоразнообразие* целого региона, вклад малых водоёмов будет максимальным – поскольку их много, они очень разные и предлагают бóльший выбор/набор местообитаний для бóльшего числа видов.

Пойменный водоём р. Хопёр, полностью высыхающий к осени. Фото И.В. Башинского.





ЗНАЧЕНИЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Малые водоёмы имеют огромное значение для нашей планеты. Существует множество материальных выгод, которые они несут людям. Это может быть связано с различными формами хозяйственной деятельности или проявляться через различные *экосистемные услуги*. Например, малые водоёмы активно используются человеком в сельском хозяйстве, снабжают людей водой, не столько для питья, сколько для хозяйственных нужд. Некоторые обеспечивают пищей – служат местом разведения рыбы, выгула птицы, водоёма скота. Они способствуют улучшению микроклимата, снижают температуру и повышают влажность воздуха. Малые водоёмы используются для очищения воды от различных загрязнений и промышленных отходов. Кроме того, они служат естественными хранилищами углерода, который связывается в процессе фотосинтеза *продуцентами* и захоранивается в больших количествах, вследствие интенсивных процессов зарастания. Благодаря своей многочисленности малые водоёмы играют очень важную роль в глобальных циклах органического вещества, *биогенных соединений* (азота, фосфора), поэтому способны влиять и на глобальные изменения окружающей среды¹².

Значение малых водоёмов для *биоразнообразия* невозможно переоценить. Как отмечалось ранее, если взять всё скопление водоёмов, например, в пределах области, то общее *биоразнообразие* там будет выше, чем в большом

На фото: Буйволы и утки в остаточном водоёме рукава реки, Вьетнам. Фото А.С. Сажнева.



Деревенский пруд в Пензенской области, используемый для купания, рыбалки и водопоя скота. Фото И.В. Башинского.

озере или крупной реке²⁰. В малых водоёмах часто встречаются редкие виды. Существует множество беспозвоночных животных, которые обитают исключительно во временных водоёмах, для их жизненных циклов необходимо регулярное пересыхание. Большинство видов земноводных размножаются именно в малых водоёмах, потому что для развития икры и головастиков необходимы мелководья, хороший прогрев, наличие зарослей растительности в качестве укрытий и источника корма, и отсутствие крупных хищников (рыб).

С точки зрения человека, роль малых водоёмов не всегда может быть положительной. Как известно, в канавах и лужах развиваются кровососущие комары и другие двукрылые из комплекса *гнуса*, которые могут быть переносчиками различных заболеваний. Брюхоногие моллюски, массово заселяющие мелкие водоёмы, являются промежуточными хозяевами плоских червей – трематод. Не все из них опасны для человека, но многие могут вызвать неприятный зуд (их личинки проникают под кожу человека во время погружения в воду).

Практическое значение малых водоёмов и их роль в поддержании и сохранении *биоразнообразия* очень важны. Но существует не столь материальная оценка влияния водоёмов на жизнь человека. Не в каждом населённом пункте, особенно небольшом, есть доступ к реке или большому озеру, тогда

²⁰ Davies B., Biggs J., Williams P. et al. Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2008. Vol. 125. Is. 1–4. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.10.006>



Картина датского художника Петера Монстеда (Peder Mønsted) – «Восход солнца над лесным озером» (1896).



Картина австрийского художника Хуго Дарнаута (Hugo Darnaut) «Пруд с водяными лилиями в сумерках».

как малые водоёмы можно найти в любой деревне. Поэтому они – важнейшее звено, связывающее человека и природу. Дети там ловят свою первую рыбу, учатся плавать, взрослые устраивают пикники, катаются на лодках. Малые водоёмы используют в качестве наглядных пособий при обучении биологии в школах. Тысячи людей обустроивают на своих усадьбах декоративные прудики без какой-либо особой цели, кроме как для получения эстетического удовольствия. Существует множество картин, вдохновлённых малыми водоёмами. Достаточно вспомнить пруд с лилиями *Клода Моне* или работы датского художника *Петера Мёнстеда*.

Ребенок отдыхает на берегу малого водоёма. Фото Jasper Pappas.





ОСНОВНЫЕ РИСКИ И УГРОЗЫ

Малые водоёмы из-за своих небольших размеров очень уязвимы, а большинство угроз прямо или косвенно связано с деятельностью человека. С дождевой и талой водой в водоёмы стекают атмосферные загрязнители, удобрения и пестициды с полей, грязь с городских улиц. В водоёмы населённых пунктов умышленно и неумышленно попадает бытовой мусор, иногда в больших количествах. Часто такая ситуация возникает и на естественных водоёмах, которые люди активно используют для отдыха. Многие водоёмы исчезают из-за избыточного забора воды для хозяйственных целей, например, для орошения полей. Поскольку малые водоёмы зачастую не имеют юридического статуса, их без особых последствий можно, например, засыпать при проведении строительных или дорожных работ. Строительство крупных водохранилищ приводит к тому, что затопленными – физически уничтоженными – оказываются бесчисленные пойменные водоёмы и торфяные болота. Последующая регуляция стока, в свою очередь, влияет на водные объекты, оставшиеся в долине реки ниже по течению. Для многих искусственных водоёмов риски могут быть связаны с недостатком должного управления и отсутствием необходимых мероприятий. Например, во избежание заиления, пруды необходимо периодически спускать или очищать. Водоёмы для разведения рыбы, выгула птиц, водопоя скота должны контролироваться на предмет чрезмерной нагрузки. Программы по реабилитации водоёмов должны

На фото: Спонтанные «поля фильтрации» стоков г. Бахар-Дар, Эфиопия. Фото А.А. Прокина.

тщательно планироваться с научным обоснованием, чтобы восстановленный водоём не выглядел безжизненным резервуаром.

С деятельностью человека связаны и *глобальные климатические изменения*. Повышение температуры воздуха приводит к сокращению водной фазы многих водоёмов. Постоянные водоёмы превращаются во временные, а те, в свою очередь, могут исчезать на продолжительное время. Изменение климата привело к трансформации водного режима многих рек²¹. Зимой почва недостаточно промерзает, снег тает постепенно, и вода не задерживается надолго в *пойме* реки. Сильные весенние паводки (*половодья*) становятся редкостью, и разнообразная мозаика пойменных водоёмов постепенно беднеет, они быстрее зарастают и превращаются в луга и болота.

Большой проблемой является вселение *чужеродных видов*. В малые водоёмы они попадают, как правило, в результате деятельности человека. Например, в декоративных целях люди высаживают элодею, и она полностью заполняет водоём, вытесняя другие виды местных растений. Рыболовы-любители запустили в тысячи водоёмов дальневосточную рыбку – ротана, которая отличается живучестью и прожорливостью, что угрожает другим рыбам, многим водным беспозвоночным и земноводным. Для южных стран Европы огромной проблемой стали экзотические виды водных черепах. Будучи всеядными, эти пресмыкающиеся выедают как растения, так и местную фауну – беспозвоночных, головастиков и рыб.



Замусоренный малый водоём в черте города Хошимин, Вьетнам. Фото Anh Vu.

²¹ Blöschl G. et al. Changing climate both increases and decreases European river floods. Nature. 2019. Vol. 573. P. 108–111.



ОХРАНА МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Поскольку малые водоёмы широко распространены, хорошо изучены, разработка и применение различных природоохранных мер, как правило, не является проблемой, и не требует больших финансовых и организационных затрат. Существует множество волонтерских организаций, которые на уровне административных районов, населённых пунктов, отдельных парков осуществляют мероприятия по очистке водоёмов, уборке мусора, благоустройству территорий. Важную роль играет разъяснительная («чисто не там, где убирают, а там, где не мусорят») и просветительская работа, поскольку для обычных людей не всегда понятна та роль, которую играют малые водоёмы.

С другой стороны, более масштабная защита малых водоёмов на государственном или даже международном уровне осложнена множеством нерешённых юридических вопросов. Например, на европейском уровне существует *Водная рамочная директива*, которая направлена на сохранение водных ресурсов. Однако в большинстве стран она применяется только к крупным водным объектам, площадью более 50 гектар. В *Водном кодексе Российской Федерации* указано, что государственная защита водных ресурсов касается абсолютно всех водных объектов, и, независимо от их размера, им гарантируется «... приоритет охраны перед их использованием ...». На практике же многие малые водоёмы не существуют на бумаге, и с правовой точки зрения нет никаких препятствий по их ликвидации или любому использова-

На фото: Термокарстовые водоёмы Большеземельской тундры, Болванская губа, Ненецкий автономный округ. Фото М.С. Бизина.

нию их водоохранной зоны. Искусственные пруды и копани защищены лучше, так как формально у них есть хозяин, который обязан соблюдать водное законодательство. Охрана же небольших естественных водоёмов возможна в том случае, если они являются местообитаниями видов, занесённых в *Красные книги*, или находятся в составе особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

По этим причинам для многих типов малых водоёмов заповедные территории имеют ключевое значение, поскольку именно в таких условиях они максимально защищены от негативных воздействий хозяйственной деятельности человека. Охрана в пределах ООПТ обеспечивается не только в границах водоёма, но и охватывает прилегающие участки, а также соседние водные объекты. Так, разнообразные пойменные комплексы, насчитывающие сотни водоёмов, сохраняются на территории Окского и Хопёрского заповедников. В Астраханском заповеднике сохраняются и изучаются многочисленные уникальные водоёмы дельты Волги. Разнообразные и многочисленные болотные водоёмы находятся под защитой Полистовского и Рдейского заповедников. Большое значение для сохранения типологического разнообразия малых водоёмов имеют региональные и местные ООПТ (заказники, памятники природы, природные комплексы, резерваты и прочее).

Помимо охраняемых территорий, большое значение имеют различные международные организации, привлекающие внимание к проблеме малых водоёмов. Очень многое сделано *Европейским сообществом по сохранению малых водоёмов (European Pond Conservation Network)*, которое объединяет множество специалистов из разных стран, проводит конференции и обучающие семинары. С проблемой малых водоёмов частично связана деятельность секретариата *Рамсарской конвенции*. Большие возможности есть у *Международного союза охраны природы (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources)*. На интернет-ресурсах (<https://www.iucn.org/>) этой организации доступно множество буклетов и полезных инструкций, которые могут помочь организовать работу по оценке состояния водоёмов, или составить план мероприятий по их восстановлению.



ЧАСТЬ 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗНОВИДНОСТИ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗНОВИДНОСТИ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Малые водоёмы образуются благодаря множеству причин. Сначала возникает котловина или углубление в земной поверхности, которое затем заполняется водой. Для озёр подробно описано формирование различных типов котловин²². Они возникают в результате тектонических процессов, из-за действия речных потоков и ледников, вытаивания подземных льдин (термокарстовые и каровые водоёмы), размывания погребённых пород (карстовые водоёмы). При возникновении котловин на песчаных (зандровых) ландшафтах большое значение имеют эоловые (ветровые) процессы. Некоторые котловины формируются в кратерах от падений метеоритов или в потухших вулканах. Множество водоёмов создаётся человеком. Пожалуй, за исключением тектонических и вулканогенных (кальдер), малые водоёмы могут образовываться в котловинах практически всех типов.

Чаще всего классификации малых водоемов основаны на их происхождении. Одна из самых распространенных разновидностей – пойменные. Они появляются, когда во время *паводков* речной поток выходит из берегов и

²² Михайлов В.Н., Добролюбов С.А. Гидрология: учебник для вузов. М.; Берлин: Директ-Медиа, 2017. 752 с.

На фото: Временный водоём в пустыне, Монголия. Фото А.С. Сажнева.



Пойменные водоёмы – остатки старых русел реки Обь, Ханты-Мансийский АО.
Фото Д.А. Филиппова.



Старица р. Хопёр, Пензенская область. Фото И.В. Башинского.

затапливает часть долины реки. Поток не бывает однородным, он встречает различные препятствия, образует завихрения, изгибы, ответвления. Вода вымывает на поверхности *поймы* различные понижения, которые остаются заполненными после падения уровня и возвращения реки в основное русло. Если река образует излучины, то во время *паводка* может происходить их прорыв, и появление нового русла. Старый участок реки отрезается от потока и постепенно превращается в озеро – *старицу*. Иногда река состоит из нескольких русел, между которыми расположены острова. Такие острова могут расти, постепенно отрезая часть реки – и тогда там тоже появляется водоём. Существуют водоёмы, которые связаны больше не с *поймой*, а с самим руслом. В южных районах есть множество рек, пересыхающих летом. Вода остается только в самых глубоких местах – *плёсах*, и русло превращается в цепочку небольших *луж*. Похожая ситуация случается с ручьями в том числе в центральной полосе и на северо-западе европейской части России. В горных районах, когда у потока воды возникают естественные препятствия, скопления камней и скальных пород или на его пути есть резкие перепады, образуются завальные водоёмы, промоины и водопадные озёра.

Очень распространены водоёмы *постледникового* происхождения. Как известно, во время *ледниковых периодов* значительная часть суши была покрыта льдами. Когда случались потепления, лед стаял, постепенно отступал, возникала неоднородность поверхности. После окончательного ухода ледников, на их месте образовались огромные озёрные долины. Многие из них высыхали, зарастали, разбивались на более мелкие *озерки*. Почва, промерзшая после долгих лет стояния ледников, тоже постепенно оттаивала и проседала, образуя небольшие понижения, заполненные *талой* водой. Такие водоёмы до сих пор многочисленны в зоне *вечной мерзлоты* в тундре.

Образование водоёма в результате просадки поверхности характерно не только для *постледниковых* территорий. Когда рельеф сложен известняком, гипсом, мелом и другими растворяющимися в воде породами, образуются так называемые *карстовые* формы – пещеры, воронки, колодцы, туннели. Заполненные водой, такие водоёмы представляют собой очень глубокие объекты, хотя могут быть очень маленькими по площади. Другими просадочными породами являются *лёссы* и *лёссовидные* суглинки, которые широко распространены в южных лесостепных, степных и полупустынных районах. В отличие от карста, эти породы проваливаются не так глубоко, образуя плоские воронки. Поэтому водоёмы в таких формах рельефа называют *блюдцами*.

Ещё огромное множество малых водоёмов создаётся человеком для различных нужд. Люди сооружают плотины на реках, так возникают *пруды* и запруды. С помощью лопат или техники люди копают котловины в земле, которые потом случайно или умышленно заполняются водой, так образуются *копани*, *карьеры*, *каналы* и *рвы*. Человек может сделать полностью рукотворный *резервуар* в земле или разместить его на искусственных площадках, так появляются *бассейны*, *декоративные пруды* и *фонтаны*. Часто деятельность людей совсем не направлена на создание водоёмов, и они формируются



Пруд, созданный путём сооружения земляной плотины на малом водотоке.
Фото И.В. Башинского.



Копанный водоём с лотосами, Вьетнам. Фото А.А. Прокина.



Пример «случайного» водоёма, образовавшегося под мостом в месте стока дождевых вод. Фото И.В. Башинского.

случайно. Лужи на неровностях дорог, затопленные колеи, канавы, кюветы и колдобины (рытвины) в большинстве случаев являются малыми водоёмами, которые людьми не планировались. Более крупные водные объекты могут возникать при промышленных работах, в процессе добычи полезных ископаемых, когда на месте отвалов горных пород образуются котловины, заполненные водой. Во время дорожных и строительных работ иногда получают небольшие понижения, заполненные водой, которые можно наблюдать вдоль трасс, у больших развязок, под мостами. После Второй мировой войны на территории Европы осталось множество воронок, образовавшихся от бомбардировок авиацией или работы артиллерии, многие из них впоследствии стали водоёмами, которые, конечно, не планировались.

Человек не единственное живое существо, создающее водоёмы. Хорошо известны бобры, у которых люди переняли опыт сооружения прудов на водотоках. Многие крупные млекопитающие, такие как, слоны и бегемоты, невольно создают водоёмы за счет активных перемещений по влажной почве. Растительность тоже способствует появлению водоёмов, часто совсем небольших и эфемерных, например, микроводоёмы в дуплах и в пазухах листьев. При падении деревьев образуются выворотни – когда вместе с корнями из земли поднимается часть грунта, а появившаяся воронка заполняется дождевой или *талой* водой.

Существующее многообразие малых водоёмов мотивирует исследователей систематизировать и классифицировать их, однако этот вопрос ещё более



Одни из самых распространенных «случайных» водоёмов – лужи в колеях дорог.
Фото Д.А. Филиппова.

сложен, чем поиск четкого определения малого водоёма. Типология по происхождению считается самой логичной, поскольку она перекликается с хорошо продуманной классификацией озёрных котловин. Однако при таком подходе возникают дополнительные вопросы, которые связаны с основной проблемой четкого определения малого водоёма. Главное отличие малых водоёмов в их размере, который и определяет особенности их *функционирования*. Поэтому два малых водоёма совсем разного происхождения могут быть гораздо ближе друг к другу, чем некоторые водоёмы с одной историей. Лужа в искусственной канаве, пойменная баклуша и степная западинка имеют больше общего, чем некоторые старицы в долине реки, которые могут существенно отличаться из-за разного расстояния от русла, размера и/или уровня зарастания.

Часто водоёмы разделяют на группы по продолжительности их существования²³. Например, эфемерные водоёмы, которые, как правило, возникают случайно, существуют короткое время, а затем исчезают надолго или навсегда. Отчасти похожи на них временные водоёмы, которые тоже полностью пересыхают, но их ключевое отличие в периодичности высыхания. У временных водоёмов водная и сухая фазы сменяются с некоторой частотой. Это может происходить со сменой сезонов года, а может случаться раз в несколько лет. Для таких водоёмов пересыхание не означает *коллапс экосистемы*, а необходимый этап. Остальные водоёмы могут быть названы постоянными, хотя это тоже в значительной степени условно. Даже крупные старицы постепен-

²³ Williams D.D. The biology of temporary waters. Oxford University Press, 2006. 337 pp.



Кабанья «купалка» – микроводоём, созданный кабанами. Фото И.В. Башинского.



Водоём в выворотне. Фото А.А. Прокина.



Рис. 1. Основные типы малых водоёмов европейской части России по особенностям водного режима: 1 – эфемерный, 2 – сезонный (весенний), 3 – прерывистый, 4 – пересыхающий (летом) «северный», 5 – пересыхающий (летом) «южный», 6 – пересыхающий (летом) «северный» промерзающий, 7 – полупостоянный «северный», 8 – полупостоянный «южный», 9 – постоянный «северный», 10 – постоянный «южный».

но зарастают, плотины бобровых или искусственных прудов рано или поздно разрушаются, водоёмы заиливаются и превращаются в болота или луга, либо затопляются речными водами. Основные типы водоёмов европейской части России по особенностям водного режима, приведены на рисунке 1.

Похожая система разработана малакологами для «минорных водоёмов», которые упоминались в первой главе. Эта классификация выделяет иссыхающие водоёмы (которые остаются высохшими большую часть года), эфемерные (лужи с короткими периодами обводнения, обычно весной и осенью), периодические (с безводным периодом от 1 до 3 месяцев), полупостоянные (с грунтовым питанием и пересыханием в отдельные годы не более чем на 1 месяц), дренированные постоянные водоёмы, и полупроточные (связанные с водотоком). Также эта классификация включает проточные местообитания и мадические (влажные поверхности)²⁴.

Поскольку малые водоёмы часто существуют в скоплениях, и сильно зависят от окружающей их территории, есть смысл в их классификации по окружающим ландшафтам. В Европе активно применяют термин «*pondscape*» (по аналогии с «*landscape*» – ландшафт), который описывает именно систему водоёмов с окружающей их местностью²⁵. Используя такой подход можно выделить городские системы водоёмов, сельские, пойменные, лесные и так далее. Во многих случаях это будет корректнее других классификаций. Например, два деревенских водоёма могут быть разными по происхождению (копань

²⁴ Березкина В. Э., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. Ленинград, 1988. Т. 174. 306 с.

²⁵ Boothby J. Pond conservation: towards a delineation of pondscape. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 1997. Vol. 7(2). P. 127–132.



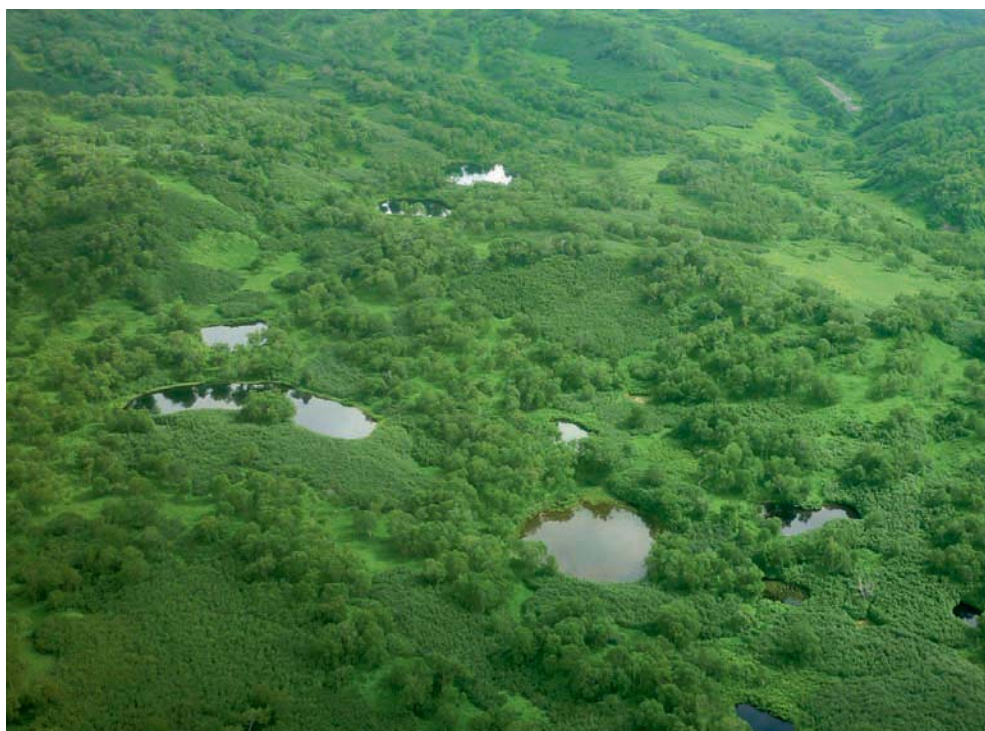
Разнообразные водоёмы Большеземельской тундры. Фото О.Л. Макаровой.



Многочисленные болотные озерки в центре верхового болота. Фото Д.А. Филиппова.



Скопление пойменных водоёмов в верховьях р. Хопёр. Фото И.В. Башинского.



Термокарстовые водоёмы на Камчатке. Фото А.С. Сажнева.

и пруд), но их жизнь будет определяться деятельностью местных жителей, которые используют их схожим образом. Так и пойменные водоёмы, очень разные по размерам и формам, живут, прежде всего, по законам *поймы*, и зависят от *паводков*. Городская среда тоже является той силой, которая перевешивает все остальные факторы, и поэтому все разнообразные водоёмы мегаполиса могут быть отнесены к единой системе водоёмов.

Сама деятельность человека тоже может быть некоторым инструментом типологии водоёмов, но это касается в основном искусственных водных объектов. Часто можно услышать характеристики, относящиеся к их назначению, например, пожарный водоём, рыборазводный пруд, водопой, очистное сооружение, декоративный пруд или сточная канава. Недостаток такого подхода в том, что есть множество водоёмов комплексного назначения, которые могут одновременно использоваться для различных целей.

Как и в случае с определением термина «малый водоём», невозможно найти идеальную типологию таких объектов и ту классификацию, которая отразит все особенности водоёмов или хотя бы устроит всех исследователей. С большой долей определенности водоёмы можно разделить на естественные и искусственные, а также на временные и постоянные. Естественные водоёмы можно распределить по их происхождению, например, просадочные, пойменные, биогенные. Искусственные водоёмы можно различать по их назначению. Ниже будут приведены описания самых основных и распространенных типов малых водоёмов, что лишним раз подчеркнет их разнообразие, и сложность установки каких-либо чётких рамок.



Заброшенный колодец, Вьетнам. Фото А.А. Прокина.



ТЕРМОКАРСТОВЫЕ ВОДОЁМЫ

Описание. Термокарстовые водоёмы образуются в результате проседания земной поверхности, вызванного деградацией *вечной мерзлоты*, в том числе вытаявания подземного льда и протаивания льдистых мёрзлых пород. Для образования водоёмов необходим вынос талых отложений водой (сточный термокарст) или их полное таяние (бессточный термокарст). Развитие идёт от возникновения малых водоёмов к объединению их в крупные озёра. Малые водоёмы, не выработавшие ёмкой котловины и не имеющие значительного теплозапаса в водной массе, полностью промерзают до дна в зимний период. Для них характерны малые глубины и обширная площадь разлива в летнее время. Берега, как правило, обрывистые, сложены торфянистыми отложениями, на взморьях обычны пески. Воды иногда отличаются высокой *цветностью* за счет вымывания из почв гуминовых и фульвовых кислот, соответственно здесь наблюдаются низкие значения кислотности (рН) и минерализации, если, конечно, нет проникновения морских вод, как например, в тундровых маршах. Безлёдный период таких водоёмов обычно короткий (около 3 месяцев).

На фото: Ландшафт с термокарстовыми полигональными водоёмами в Ненецком автономном округе. Фото М.С. Бизина.

Разновидности и местные названия. Яркий пример термокарстовых водоёмов – «*полигональные пруды*» широко распространённые в тундрах. Некоторые из них действительно могут иметь форму многоугольников. На севере Европы, в Германии и Дании, широко распространены другие термокарстовые водоёмы – «*золли*», которые хотя и встречаются вне зоны вечной мерзлоты, но образовались также в результате таяния грунтов во время отступления ледников. В Западной Сибири термокарстовые котловины называются «*хасыреями*», а в Якутии – «*аласами*».

Распространение. Субарктический пояс и равнины на месте расположения *четвертичных оледенений*.

Особенности флоры и фауны. В составе флоры обычны полушники, водяная сосенка, лютики. В наиболее глубоких водоёмах встречаются кувшинка четырехгранная и кубышка малая. По берегам могут быть развиты заросли вахты трёхлистной, сабельника болотного и других растений. Среди донных беспозвоночных обычны олигохеты, личинки комаров-звонцов (Chironomidae), некоторые мелкие моллюски, такие как *Sphaerium nitidum*, представители родов *Euglesa* и *Gyraulus*. Из листоногих раков в массе могут развиваться *Lepidurus arcticus* и *Polyartemia forcipata*, особенно в наиболее мелких водоёмах. Из стрекоз часто встречаются некоторые виды коромысел (род *Aeschna*), зеленотелок (род *Somatochlora*), стрелок (род *Coenagrion*). Среди водных клопов наиболее обычны некоторые гребляки и водомерки.



Росянка английская на берегу термокарстового водоёма, Камчатка. Фото А.А. Прокина.



Полигональное болото, Большеземельская тундра, Паханческая губа. Фото О.Л. Макаровой.

Водные жуки представлены преимущественно плавунцами (Dytiscidae), среди которых много видов с древними ареалами, охватывающими субарктический пояс Евразии и Северной Америки, в том числе тундростепного происхождения, которые сегодня имеют изолированные участки распространения в горных районах на юге. Эти виды – ровесники вымершей мамонтовой фауны млекопитающих, которая была распространена во внетропической зоне Северного полушария 100–10 тыс. лет назад. Из рыб обычны девятиглые (род *Pungitius*) и трёхиглые (род *Gasterosteus*) колюшки. Из-за промерзания водоёмов до дна, встречи сиговых (Coregonidae) и арктических гольцов (род *Salvelinus*) носят здесь случайный характер и связаны с заходом по протокам в период высокой воды. В более южных районах обитает золотой карась, на Дальнем востоке гольяны рода *Rhynchocypris*, далии *Dallia pectoralis*.

Основные угрозы. Активное хозяйственное освоение энергоресурсов Арктики приводит к изменению *гидрографической сети* вследствие активной строительной деятельности на лицензионных участках: дамбирование дорог, добыча грунта со дна водоёмов, нарушение естественного покрова тундры колеями и другое вмешательство. Термокарстовые водоёмы, расположенные за пределами Арктики, как правило, распространены в местах активного хозяйственного воздействия (например, север Европы), где им вредят химические удобрения и эрозия, вызванная распашкой прилегающих полей.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Тундры замыкают большинство миграционных потоков водоплавающих птиц. Термокарстовые



Водоём, зарастающий водяной сосенкой в Большеземельской тундре, Паханчесская губа. Фото М.С. Бизина.



Водоём, зарастающий лютиком *Ranunculus hyperboreus* в Большеземельской тундре, Паханчесская губа. Фото М.С. Бизина.

водоёмы, как основной тип водных объектов этой природной зоны, играют роль ключевых местообитаний для сезонных миграций, размножения, нагула и линьки птиц. Разнофазность *сукцессий* водно-болотных угодий (включая термокарстовые водоёмы) играет роль стабилизатора численности популяций гидрофильных птиц. Золли, расположенные скоплениями среди сельскохозяйственных полей, имеют большое значение как хранилища воды, используются для обеспечения полива и водопооя, служат важными местообитаниями для насекомых-опылителей²⁶.

Охрана и изучение. Термокарстовые водоёмы, как часть тундровых природных комплексов, охраняют и изучают в нескольких северных заповедниках. Так, более 30 000 водоёмов расположено на территории Усть-Ленского заповедника в Якутии. Множество подобных водоёмов можно найти в Таймырском и Ненецком заповедниках, в Гыданском национальном парке.

²⁶ Vasić F., Paul C., Strauss V., Helming K. Ecosystem Services of Kettle Holes in Agricultural Landscapes. *Agronomy*. 2020. Vol. 10(9). P. 1326.

Большеземельская тундра, Паханческая губа, вид на приморскую аккумулятивную равнину. Фото М.С. Бизина.





КАРСТОВЫЕ ВОДОЁМЫ

Описание. Карстовые водоёмы образуются в провальных котловинах путём заполнения их водой. Провал возникает в результате обрушения поверхностного грунта в подземные пустоты, которые формируются в процессе размывания карстующихся пород (известняк, гипс, доломит и др.). После обвала образуется углубление воронковидной, чашевидной или неправильной формы с округлыми или асимметричными краями глубиной до 53 м (глубина карстовых озёр площадью до 1 км² может достигать 35.5 м), которое заполняется грунтовыми водами, вследствие чего в котловине образуется водоём. Питание карстовых водоёмов происходит за счет подземных, талых, дождевых, речных вод. Площадь водного зеркала составляет от нескольких десятков до сотен квадратных км. В районах активного карста воронки могут сливаться между собой, образуя водоёмы неправильной формы. Кроме того, в глубинной части водоёмов могут образоваться подводные пещеры, полости и ходы^{27,28}.

В связи с особым типом происхождения котловины и близкого залегания карбонатных пород в карстовых водоёмах формируются специфические условия для проживания живых организмов. Это сильный уклон дна котловины и, как следствие, резкое увеличение глубины близ береговой линии, высокая прозрачность воды и высокое содержание солей (от нескольких десятков

²⁷ Гвоздецкий Н.А. Карст. М.: Мысль, 1981. 214 с.

²⁸ Чикишев А.Г. Карст Русской равнины. Москва: Наука, 1978. 191 с.

На фото: Карстовое озеро с пляжной зоной, Владимирская область. Фото Д.А. Филиппова.



Крупный карстовый воклюз в Северной Осетии. Фото А.С. Сажнева.

до нескольких сотен мг/л), высокая электропроводность^{29,30,31}. Воды обычно прозрачные, зеленоватые или зеленовато-коричневые имеют щелочную реакцию среды. Встречаются также водоёмы с водой коричневого, изумрудного или голубоватого цвета в зависимости от состава пород, окружающих котловину³. Уровень воды может резко меняться в пределах от 0.3–1.0 м до почти полного исчезновения. Вода может уходить в подземные пустоты, сеть подземных рек, перемещаться в другой водоём, а потом возвращаться и снова наполнять обсохшую котловину. Такие водоёмы иногда называют «исчезающими». Примерами могут быть озёра Шимозеро, Куштозеро, Лухтозеро в Вологодской области.

Разновидности и местные названия. По химическому составу растворимых пород, в процессе размывания которых образуются котловины, выделяют карбонатный карст (известняки, мраморы, доломиты), солевой карст (каменная соль, сильвинит), сульфатный карст (гипсы, ангидриды). В связи с этим вода может иметь различный ионный состав и минерализацию.

Распространение. Карстовые водоёмы встречаются по всей территории европейской части России. Возникновение и распространение их связано с историей развития, геологическим строением, а также биоклиматическими условиями Русской равнины. В Восточной Европе ученые выделяют 10

²⁹ Озёра Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. 236 с.

³⁰ Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБ и НТ, 2001. 200 с.

³¹ Баянов Н.Г., Кривдина Т.В., Логинов В.В. Озёра юго-запада Нижегородской области. Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2014. Вып. 12. С. 241–263.



Харовые водоросли в карстовом водоёме. Фото Д.А. Филиппова.

крупных карстовых областей (Прибалтийскую, Онежско-Кулойскую, Центрально-Русскую, Тимано-Печерскую, Средневожско-Камскую, Среднерусско-Приволжскую, Деснинско-Припятскую, Приднепровско-Донецкую, Молдавско-Украинскую и Прикаспийскую), которые подразделяют на 26 карстовых провинций, 59 карстовых округов и 187 карстовых районов³². В европейской части России наибольшая численность озёр карстового происхождения находится в зоне избыточного увлажнения – на Северо-Западе европейской части России, Верхней Волге, Волжско-Камском регионе. Южнее русел рек Волги и Камы известны немногочисленные малые карстовые озёра, многие из которых объявлены памятниками природы. Достаточно много карстовых водоёмов на Кавказе.

Особенности флоры и фауны. Флора карстовых водоёмов европейской части России разнообразна, в целом насчитывает около 200 видов водных и прибрежно-водных растений. Заращение водоёмов с водами гидрокарбонатного типа происходит путём образования сплавин – сфагновой или травяной. Основу сплавины формируют, как правило, сфагновые мхи и длиннокорневищные сосудистые растения – тростник южный, белокрыльник болотный, сабельник болотный, вахта трёхлистная, осоки вздутая, волосистоплодная и плетевидная. Их корневища переплетаются между собой, пустоты между ними заполняют сфагновые и гипновые мхи или другие гигрофитные (околоводные) сосудистые растения, тем самым формируется плотный мат, внутри которого накапливаются растительные остатки. В дальнейшем это даёт возможность продвижения другим травянистым и древесным растениям

³² Чикишев А.Г. Карст Русской равнины. Москва: Наука, 1978. 191 с.

и приводит к постепенному зарастанию мелководий. Берега и мелководья карстовых озёр часто заняты моновидовыми (с одним видом растений) или мало видовыми бордюжными или прерывистыми сообществами высокотравных гелофитов и гигрогелофитов (прибрежно-водных растений) – тростника южного, манника большого, рогозов широколистного и узколистного, клубнекамыша озёрного, телиптериса болотного, осок вздутой, буровой, удлиненной и острой, камыша укореняющегося. На редких мелководьях сплавинообразователи уступают место сплошным или разреженным зарослям низкотравных прибрежно-водных растений (гелофитов) – стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и простого, сусака зонтичного, частухи подорожниковой. Настоящие водные растения – гидрофиты, как правило, не образуют обширных зарослей, встречаются небольшими пятнами, куртинами, единичными побегими. Из обычных видов это кубышка жёлтая, кувшинка белоснежная, пузырчатка обыкновенная, рдесты блестящий, плавающий, пронзеннолистный, сплюснутый, водокрас лягушачий, ряски малая, трёхдольная, многокоренник обыкновенный. Особенностью флоры карстовых озёр является то, что в них единично встречаются редкие виды, в том числе занесённые в Красные книги Российской Федерации (полушники озёрный и колючеспоровый) и ряда её регионов. Прежде всего, рдесты альпийский, туполистный, длиннейший, повойничек перечный, водяной орех плавающий, наяды малая и морская.

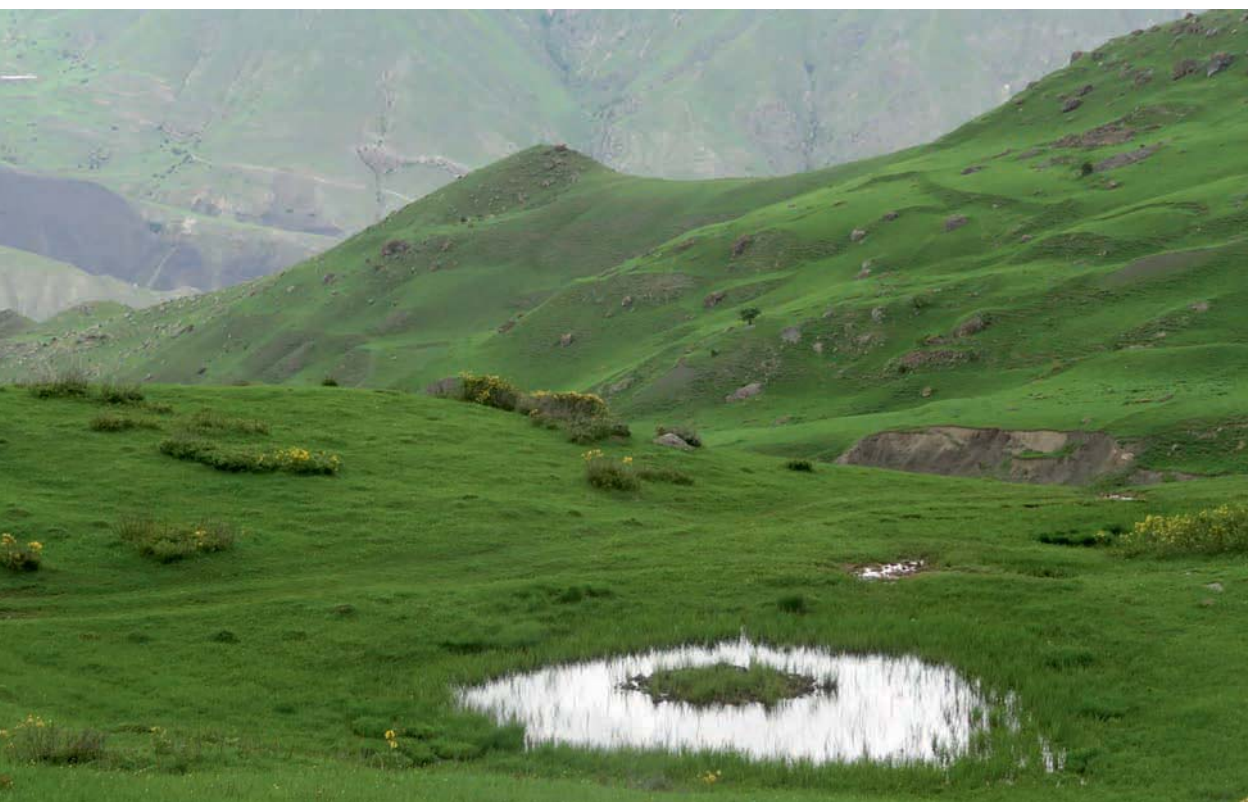
Высокая минерализация воды определяет своеобразие фауны малых карстовых водоёмов. Хотя здесь не встречаются виды, характерные для глубоких карстовых озёр, например, некоторые реликтовые веслоногие рачки, бокоплавы и мизиды, существует комплекс специфических раковинных амёб, хирономид и других донных беспозвоночных. Так, именно здесь большой численности часто достигают личинки мух-львинок (*Stratiomyidae*) и брюхоногие моллюски семейства катушковые (*Planorbidae*). Иногда могут встречаться представители подземной фауны, например, бокоплавы рода *Synurella*. Среди рыб типичным обитателем карстовых водоёмов является озерный гольян *Rhynchocypris percunurus*.

Основные угрозы. Изменение гидрологического режима территории, активный карст, иссушение климата, снижение уровня грунтовых вод, процессы эвтрофирования и зарастания.

Хозяйственное использование/экосистемные услуги. Воды карстовых водоёмов иногда выкачивают для нужд народного хозяйства в небольших населённых пунктах. Из-за своей оригинальности и красоты водоёмы карстового происхождения часто являются туристическими объектами. С ними связаны разные истории, легенды и сказания. Антропогенное воздействие может заключаться в замусоривании мест стоянок, вытаптывании прибрежной растительности, нарушении береговой линии. В большинстве случаев люди понимают ценность необычных озёр и относятся к ним бережно, организуют благоустроенные стоянки, ухаживают за ними.

Охрана и изучение. Многие из карстовых водоёмов европейской части России находятся на территории заповедников (Волжско-Камский, Окский, Мордовский (оз. Бездонное), Пинежский), национальных парков (Валдайский, Мещера, Мещерский, Марий Чодра, Самарская Лука (оз. Золотенка)), природных парков (памятник природы федерального значения оз. Светлояр в природном парке «Воскресенское Поветлужье»), ландшафтный заказник «Карстовые озёра» Новгородской области. Южнее русел рек Волги и Камы известны немногочисленные карстовые водоёмы, которые, как правило, объявлены памятниками природы или находятся в границах комплексных ООПТ.

На фото: Малый карстовый водоём, Кабардино-Балкария. Фото А.А. Прокина.





СУФФОЗИОННЫЕ (ПРОСАДОЧНЫЕ) ВОДОЁМЫ

Описание. Суффозия (от лат. *suffosio* – подмывание) – механический вынос тонких частиц водой, фильтрующейся в толще горных пород. За счет растворения солей и механического выноса частиц происходит разрыхление пород, образование подземных пустот, приводящих к обрушению и просадке сводов. В результате на поверхности Земли образуются формы, аналогичные типичным карстовым – воронки, замкнутые западины и т.д. Но в отличие от карстовых западин, суффозионные обычно не такие глубокие (как правило, с максимальной глубиной менее 3 м), часто идеально круглые. Обычно хорошо прослеживается поясное зарастание гидрофильным разнотравьем, осоками, тростником с открытым зеркалом воды в центральной части. Небольшая глубина водоёмов способствует их быстрому зарастанию сначала травянистой, а затем древесной растительностью, иногда превращению в болота, даже сфагновые.

Разновидности и местные названия. Ранние безлесные стадии развития водоёмов называют «*блюдцами*», или «*выпотами*» в случае расположения на солонцах; заполненные водой наиболее крупные западины – «*падами*». Для «*осиновых кустов*» Окско-Донской равнины характерно зарастание водоёмов сначала зарослями ив, а затем осины, иногда с примесью дуба. В Западной Сибири, на Урале и некоторых других регионах зарастание западин заканчивается березовой стадией («*колок*»).

Распространение. Процессы суффозии наиболее обычны в областях преобладания лёссов и лёссовидных пород, на водоразделах и террасах, преи-

На фото: Суффозионные котловины на стадии заболачивания озёр в охранной зоне Хопёрского заповедника. Фото Д.А. Филиппова.

мощественно в лесостепных, степных и полупустынных зонах умеренного пояса.

Особенности флоры и фауны. В суффозионных водоёмах Окско-Донской равнины, наряду с обычными, встречаются редкие виды флоры: роголистник донской, рдест сарматский, кальдезия белозеролистная. На открытой воде центральной части водоёмов вместе с рясковыми часто заметны сальвиния плавающая, печёночники. Обычны виды водных насекомых, выдерживающие или предпочитающие засоление: некоторые жуки-водолюбы и плавунцы, клопы-гребляки. Также здесь могут в массе развиваться отдельные виды брюхоногих моллюсков. Из рыб чаще всего отмечаются гиногенетические популяции серебряного карася. Большое значение, особенно в засушливых регионах, просадочные водоёмы имеют для околородных и водоплавающих птиц и земноводных.

Основные угрозы. Так как *лёссы* являются материнской породой чернозёмных и серозёмных почв, то, естественно, область их распространения практически полностью распахана. К деградации суффозионных водоёмов приводит дополнительная распашка в их непосредственной близости, чрезмерный выпас скота, вырубка деревьев и осушка западин.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Поддержание уровня грунтовых вод, снегозадержание, сохранение ряда редких видов биоты в условиях практически полного сельскохозяйственного освоения территории.

Охрана и изучение. Охраняются в пределах государственного заказника «Хопёрский», заказника «Каменная степь», а также ряда других ООПТ европейской части России, Урала и Западной Сибири.

Озеро Белое в Мордовии в засушливом 2010 году. Фото Е.В. Ершковой.





СТАРИЦЫ

Описание. В долинах рек образуются многочисленные пойменные водоёмы. В результате свободного *меандрирования* река подмывает один из своих берегов, формируя таким образом повороты русла и подковообразные излучины. Завершающая стадия развития излучины – прорыв перешейка между её концевыми участками в результате сближения противоположных берегов. После этого основное русло реки спрямляется, и излучину называют старым руслом. В зависимости от степени изоляции от реки различают речные рукава, затоны, пойменные озёра (старицы) и озёрки, пойменные болота (старицы на этапе заболачивания)³³. Пойменные водоёмы могут находиться на разных стадиях развития, отличаются степенью зарастания, составом флоры и фауны^{1,34,35,36,37}. Пойменные водоёмы в половодье соединяются с основным

³³ Жизнь пресных вод СССР / Под ред. В.И. Жадина. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 912 с.

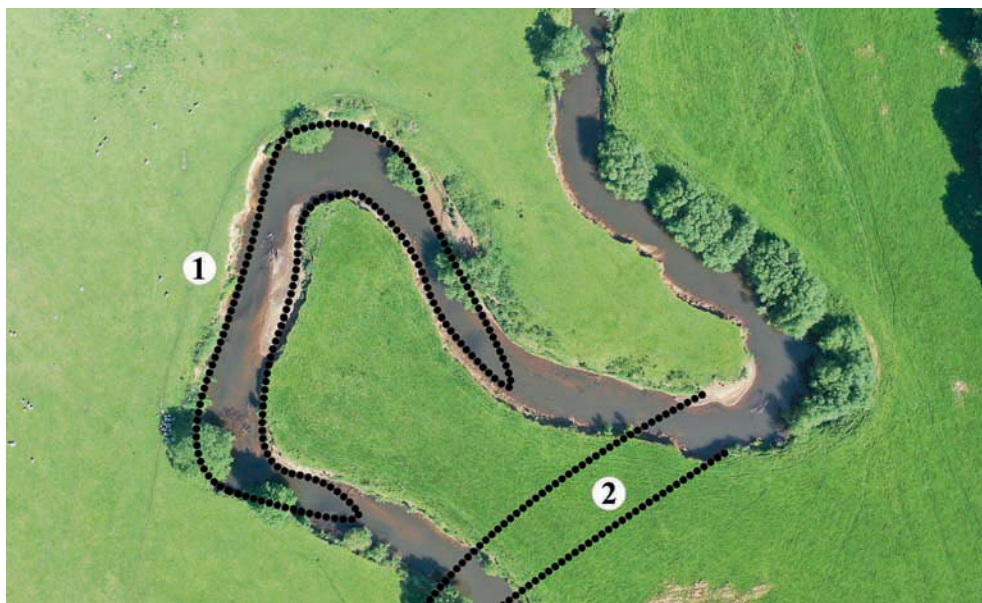
³⁴ Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБ и НТ, 2001. 200 с.

³⁵ Марков М.В., Беляева В.И., Попова Н.К. Растительность водоёмов пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Ученые записки Казанского государственного университета. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 25–42.

³⁶ Печенюк Е.В. Закономерности развития высшей водной флоры и растительности пойменных озёр Хоперского государственного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2001. 22 с.

³⁷ Петрова Е.А. Особенности зарастания стариц реки Суры на разных стадиях эволюции водоёмов // Гидробиология 2005: материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам, Борок, 11–16 окт. 2005 г. Рыбинск, 2006. С. 328–330.

На фото: Старица в пойме р. Пинега, Архангельская область. Фото Д.А. Филиппова.



Очертания будущей старицы (1) в случае, если река прорвёт себе новое русло (2). Исходное фото Nick Russil.

руслом реки. В этот период происходит перераспределение по пойме грунтов, вод, органического вещества разного происхождения, водных животных и растений. В связи с этим для биоты очень важна удалённость водоёма от основного русла, наличие протоков, связывающих его с другими водоёмами или рекой, морфометрия котловины, степень и характер зарастания как самого водного объекта, так и окружающей его поймы. Так же важны периодичность и продолжительность половодья, и то время, которое каждый конкретный водоём заполнен полыми водами.

Разновидности и местные названия. Речной рукав – это сформировавшееся отдельное русло реки со всеми свойственными ему (руслу) особенностями морфологического строения. Обычно рукава вновь впадают в ту же реку, но ниже по течению. Затон – длинный непроточный залив реки, образованный из старицы, протоки или отделённый от основного русла косой. Пойменные озёра – участки прежнего русла реки, которые со временем превратились в отдельные бессточные водоёмы. Старица, как правило, имеет серповидную или петлеобразную форму, что напоминает о происхождении от речной излучины.

Распространение. Пойменные водоёмы распространены по всей России в долинах равнинных и предгорных рек и более характерны для первых. Горные реки обычно имеют значительный уклон и поэтому не *меандрируют*. Но из-за перемещения грунтов, катастрофических паводков, оползней и в их долинах формируются небольшие пойменные водоёмы, которые обычно существуют не более нескольких лет и затем вновь разрушаются быстрым горным потоком.

Особенности флоры и фауны. Растительный покров водоёмов речной долины полностью отражает на себе морфологические особенности пойменных водоёмов. На разных стадиях развития они характеризуются определённым флористическим составом^{38,39,40}. На ранних этапах растительный покров речных стариц повторяет таковой речного русла. На спрямленных и достаточно глубоководных плёсовых участках вдоль берегов формируются небольшие куртины или узкие бордюрные заросли из прибрежно-водных растений – гелофитов (тростника южного, рогозов широколистного и узколистного, манника большого, схеноплектуса озёрного) и гигрогелофитов (осоки острая, пузырчатая, камыш лесной и др.). На защищённых от сильного течения мелководьях растут штукения гребенчатая, рдест Берхтольда, роголистник погружённый и некоторые другие виды. Речные рукава и затоны имеют тот же характер растительного покрова, что и русло реки с тем отличием, что в них начинает формироваться, особенно вдоль пологих берегов, поясной тип растительности. После замыкания излучины и отделения её от основного русла реки образуется молодая старица. Растительный покров её состоит из хорошо развитых монодоминантных поясов высокотравных и низкотравных гелофитов (прибрежно-водных растений), укореняющихся плавающих и погруженных гидрофитов (настоящих водных растений). С течением столетий наступает стадия зрелости пойменного водоёма. Для стариц площадью до нескольких гектар характерно сочетание речной и озёрной растительности. На таких водоёмах развиваются отчётливые поясные заросли высокотравных и низкотравных гелофитов, укореняющихся растений с плавающими на воде листьями, пояс погружённых укореняющихся и плавающих в толще воды видов. Такие водоёмы отличаются многовидовым составом растительных сообществ, высоким разнообразием гидрофитов, особенно на мелководьях, присутствием как речных, так и озёрных растений³.

Значительный вклад в процесс зарастания пойменных водоёмов вносит телорез алоэвидный – плавающий столонообразующий многолетник. Он обладает высокой вегетативной активностью, быстро захватывает свободное пространство и образует плотный покров. Другим растениям сложно пробиться сквозь заросли телореза, поэтому его сообщества маловидовые.

Стадия отмирания пойменного водоёма наступает, когда он переходит в заболоченную низину или замещает русло реки³⁸. В заболоченных низинах есть заросли ив пепельной и корзиночной, среди которых или на открытых местах растут лабазник вязолистный, окопник лекарственный, ирис лож-

³⁸ Марков М.В., Беляева В.И., Попова Н.К. Растительность водоёмов пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Ученые записки Казанского государственного университета. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 25–42.

³⁹ Печенюк Е.В. Закономерности развития высшей водной флоры и растительности пойменных озёр Хоперского государственного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2001. 22 с.

⁴⁰ Петрова Е.А. Особенности зарастания стариц реки Суры на разных стадиях эволюции водоёмов // Гидробиотаника 2005: материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам, Борок, 11–16 окт. 2005 г. Рыбинск, 2006. С. 328–330.



Старица реки Хопёр. Фото А.А. Прокина.



Заросли погруженных укореняющихся гидрофитов – рдеста пронзеннолистого (1), наяды малой (2), и элодеи канадской (3). Фото Е.В. Ершковой.



Старица р. Хопёр, зарастающая телорезом и водокрасом. Фото И.В. Башинского.



Ирис ложноаирный. Фото Д.А. Филиппова.

ноаирный, осоки острая и лисья. При активных процессах *меандрирования* река может подмыть один из берегов старицы и снова вернуться в своё старое русло. Старица в этом случае перестаёт существовать.

Фауна стариц даже при многолетнем отсутствии связи с основным руслом сохраняет сходство с речной. За исключением *карстовых*, только здесь в малых водоёмах можно встретить губок, гидр, личинок многих семейств подёнок и ручейников, вислоккрылок. Лишь в этом типе малых водоёмов встречаются двустворчатые *моллюски* семейств Dreissenidae и некоторые Unionidae, из брюхоногих, наряду с обычными во всех малых водоёмах Pulmonata, обитают живородки *Viviparus contectus* и Bithyniidae. В старичных водоёмах достаточно часто наблюдается полное зарастание водного зеркала рясковыми (Lemnoideae) и другими свободно плавающими на поверхности макрофитами. В таких случаях под их зарослями создаётся афотическая зона, то есть свет не проникает в толщу воды, соответственно затруднён фотосинтез фитопланктона и развитие зоопланктона. На дне могут наблюдаться и вовсе бескислородные условия, ведущие к заморам. В результате вся жизнь водоёма сосредотачивается в слое плавающих растений, куда поднимаются многие донные организмы (так называемый эффект «второго дна»).

В засушливые годы, когда нет разливов реки или они минимальны, водоёмы по своей биоте становятся максимально отличными друг от друга. В годы высокого половодья происходит так называемая «гомогенизация» биоты, то есть по флоре и фауне водоёмы становятся более сходными. Очень важны половодья для формирования рыбного населения. Например, в засушли-



Выдра – один из видов млекопитающих, которых можно встретить в старицах.
Фото А.А. Кадетовой.



Зарастающая телорезом старица р. Сердоба. Фото И.В. Башинского.



Старицы реки Северная Двина. Фото Д.А. Филиппова.



Старица в пойме р. Обь, Ханты-Мансийский АО. Фото Д.А. Филиппова.



Пересыхающая старица р. Хопёр. Фото И.В. Башинского.

вые годы в пойменных водоёмах сокращается разнообразие рыб, особенно если в них встречается ротан, в отсутствие хищников выедающий остальные виды. В полноводные годы, напротив, из реки заходят щука и окунь, которые не позволяют ротану достичь высокой численности. Почти исключительно в пойменных водоёмах обитает крайне редкий вид водных млекопитающих – русская выхухоль.

Основные угрозы. Трансформация гидрологического режима рек и изменение климата приводят к снижению частоты *половодий*, уровня грунтовых вод. Характерны интенсивные процессы *эвтрофирования* и зарастания водной растительностью. Угрозу представляют *рекреация* и нерегулируемый туризм.

Хозяйственное использование/экосистемные услуги. Старичные водоёмы – это очаги концентрации животных, их убежища, места нереста и гнездования. Они служат важным местообитанием для уязвимых и редких видов. В современном мире старицы часто играют роль объектов *рекреации* и туризма, места лова рыбы и охоты на водоплавающих птиц, служат местом водопоя и забора воды для полива.

Охрана и изучение. Многие из старичных водоёмов европейской части России – гидрологические памятники природы федерального, регионального и местного значения, располагающиеся на заповедных территориях. Их перечни можно найти в региональных кадастрах ООПТ. Ряд озёр-стариц в настоящее время рекомендованы к охране. История изучения и сохранения флоры и фауны пойменных водоёмов европейской части России начинается со времён экспедиций *Петра Симона Палласа* и продолжается по сей день.



ВТОРИЧНЫЕ ПОЙМЕННЫЕ ВОДОЁМЫ

Описание. Помимо стариц, в *поймах* можно встретить множество вторичных водоёмов. Они не являются частью старого русла, а образуются в понижениях *поймы*, заполняясь талой водой и потоками воды в *половодье*. Они могут быть в виде круглых воронок, мелких луж, небольших заросших болот. Большинство таких водоёмов временные. Срок их жизни связан с уровнем и продолжительностью *паводков*, а также с погодными условиями года.

Распространение. Распространены они также широко, как и старицы, по долинам равнинных рек. В большом количестве встречаются в дельтах больших рек, например, Волги.

Разновидности и местные названия. Самое частое название таких водоёмов – «баклуши» (или «баклужи»). Широко употребляется слово «полой», которое может относиться как к отдельным водоёмам, так и всей заболоченной пойменной низменности. Похожий смысл имеет термин «сор». В Сибири так называют комплексы разнообразных пойменных водоёмов, хотя среди них есть и такие крупные как Обские соры – многокилометровые прирусловые водоёмы Обской губы.

Особенности флоры и фауны. В отличие от стариц, в таких водоёмах не очень развита водная растительность. Обычно это полупогруженная растительность, которая появляется при постепенном зарастании пойменных понижений (например, ситники и болотницы). Водная фауна представлена в основном беспозвоночными, характерными для временных водоёмов. Рыба

На фото: Остаточный водоем в пересыхающем рукаве р. Дзабхан, Монголия. Фото А.А. Прокина.

в таких водоёмах постоянно не живет, но может попадать в период половодья, затем погибая при высыхании. Часто здесь нерестятся земноводные, например, бурые лягушки, у которых головастики успевают превратиться в лягушонка до пересыхания водоёма.

Основные угрозы. Основные угрозы связаны с *климатическими изменениями* и зарегулированием течения рек при создании водохранилищ. Высокие *половодья* становятся редкостью, и *пойма* постепенно высыхает и зарастает. Выше подпора воды *поймы*, наоборот, заболачиваются, что тоже приводит к снижению количества пойменных водоёмов. Негативно на существование водоёмов пойм повлияло изменение структуры сельского хозяйства. Раньше поймы рек использовались как сенокосы и выгоны; тростник и другие прибрежно-водные растения выкашивались для кровельных и других работ. Теперь же продукция разнотравья, как правило, не удаляется из поймы, поэтому ускоряется её зарастание и закустаривание, при разложении фитомассы в воде часто возникают заморы.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Выступают в роли важных очагов *биоразнообразия*, местами обитания многих беспозвоночных, важными нерестилищами земноводных. Как и другие временные водоёмы, имеют эпидемиологическое значение, так как являются местом выплода кровососущих двукрылых насекомых.

Охрана и изучение. Охраняются и изучаются в составе всех пойменных комплексов на территории Воронежского, Воронинского, Хопёрского, Окского, Астраханского и других заповедников.

Временный пойменный водоём. Фото И.В. Башинского.





ИСТОКОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Описание. Водоёмы данного типа возникают в местах выклинивания на поверхность подземных вод различного генезиса, предшествуя истоковому участку водотока (креналь). Все источники можно разделить на холодные и горячие. Первые образуются водами атмосферного происхождения, которую они могут получать из водоносных слоёв различного залегания и ледников, а вторые – водой глубинного происхождения. Часто представляют собой сложный комплекс *биотопов* с разной степенью увлажнения, зарастания растительностью и глубиной. Площадь может варьировать от нескольких квадратных метров до километра, в зависимости от дебета подземных вод, проницаемости грунтов и горных пород, дренированности территории. Иногда в основании истоковых комплексов могут формироваться не водотоки, а болота, которые в случае уклона поверхности называют *висячими*. Вода, выходящая из-под земли, за исключением карстовых источников, практически не содержит растворённого кислорода, но может содержать другие газы, часто минерализована, характеризуется постоянной температурой в течение года.

На фото: Нарзанский источник в Северной Осетии. Фото А.А. Прокина.

Разновидности и местные названия. Наиболее общее название – ключи, которое в широком смысле включает любые выходы подземных вод, не только относительно стоячие, но и проточные (как например, образующиеся на склонах реокрены, то есть родники в узком смысле). Наиболее распространены такие типы как лимнокрен и гелокрен. Первые (ключи в узком смысле) выбиваются на дне небольшого бассейна (западинки) и вода, наполняя углубление до краев, переливается через них. Вторые (топи) просачиваются через относительно мощный слой почвы, растекаясь на значительной площади (не путать с *болотными топиями*). Отдельный тип представляют собой «*воклюзы*» – восходящие карстовые источники. На Кавказе широко распространены «*нарзаны*», которые отличаются своеобразным минеральным составом воды (сульфатно-гидрокарбонатная натриево-магниевая-кальциевая). Многие источники обустроены человеком, а безнапорные представляют собой разнообразные скважины и колодцы.

Распространение. Распространены повсеместно, однако, наибольшее пространственное развитие получают на равнинах, в верхних участках речных бассейнов различного порядка. Часто выклинивания подземных вод наблюдаются также у подножия крутых террас, тогда они относятся к притеррасным.

Особенности флоры и фауны. Растительный покров истоковых комплексов достаточно пёстрый и неоднородный. Его формируют гипновые мхи (например, родов *Cratoneuron*, *Calliergonella*, *Calliergon* и др.) и ряд травяни-



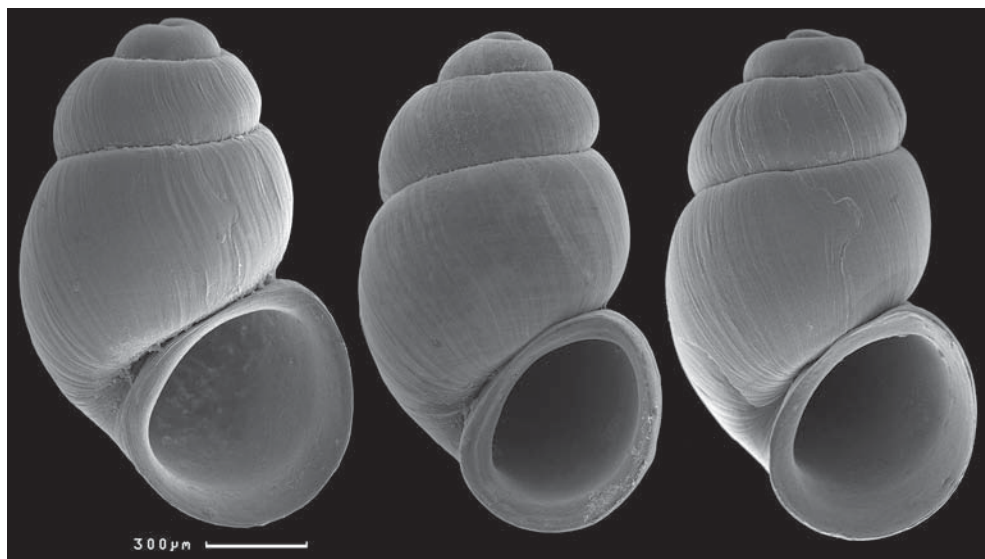
Кара-су – воклюз в зонах разгрузки подземных вод конусов выноса бессточных рек, Азербайджан. Фото О.Н. Артаева.

стых растений (несколько видов осок и хвощей, сердечник горький, манник плавающий и отмеченный, лабазник вязолистный, крапива двудомная и др.). Часто такие участки могут быть облесены или закустарены (в особенности, ольхой чёрной и серой, несколькими видами ив, смородиной чёрной). Типичные настоящие водные и прибрежно-водные растения практически не встречаются, что связано с достаточно жёсткими абиотическими условиями (постоянный поток воды, низкая (или наоборот, высокая) температура воды, особенности грунтов и небольшие размеры).

Не только в водных биотопах, но и в насыщенных влагой моховых подушках, обычны мелкие двусторчатые моллюски рода *Euglesa*, в переувлажненной почве крупные олигохеты *Eiseniella tetraedra*, которых называют «болотный червь». Иногда большой численности могут достигать личинки двукрылых семейств Psychodidae и Ptychopteridae. В местах выхода подземных вод на поверхность могут встречаться некоторые подземные ракообразные, например, бокоплавы родов *Synurella* и *Niphargus*, изоподы рода *Proasellus*, креветки рода *Xiphocaridinella*. На Кавказе в источниках часто встречаются мельчайшие моллюски из семейства Hydrobiidae, например, представители родов *Schapsugia* и *Tschernomorica*. Высокое разнообразие в истоковых комплексах демонстрируют водяные клещи. Среди них есть много видов, специфичных для отдельных типов источников, например, гелокренов. Исключительно здесь обитают многие представители семейства



Подземная креветка *Xiphocaridinella jusbaschjani* из карстового источника в долине р. Агура в окр. г. Сочи. Фото И.А. Турбанова.



Раковины моллюсков *Tschernomorica* sp. – обитателей источников побережья Черного моря на Северном Кавказе. Электронная микрофотография Д.М. Палатова.

Hydryphantidae (роды *Panyus*, *Protzia* и др.), некоторые виды родов *Sperchon*, *Hygrobates* и других. Часто здесь проходит размножение земноводных и развитие головастиков. Фауна закрытых, обустроенных человеком источников представлена обитателями подземных вод.

Зимой вода в источнике теплее, чем в истоковом участке водотока, так как по мере течения она охлаждается воздухом. В этот период многие обитатели кренали мигрируют в истоковые водоёмы, несмотря на низкое содержание здесь кислорода.

Основные угрозы. Кроме загрязнения подземных вод и сведения лесных насаждений на дебит воды и биоту часто отрицательно влияет обустройство родников. Глубокая расчистка источников приводит к понижению базиса разгрузки подземных вод, а, следовательно, и понижению в бассейне их зеркала, иссушению прилегающей местности. Удаление растительного опада, камней и других естественных субстратов лишает беспозвоночных специфических местообитаний.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Ключи широко используются как источники питьевой воды, в том числе минеральной. Истоковые комплексы перехватывают соли, выносимые на поверхность подземными водами, а также накапливают вещества, смываемые с водосбора (особенно в случае притеррасного расположения).

Охрана и изучение. Флора и растительность этих экосистем хорошо изучены в Верхнем Поволжье, а беспозвоночные – в Московской, Пензенской, Самарской областях и на Северном Кавказе. Ключи часто служат источником питьевой воды для населения, в связи с чем многие из них объявлены памятниками природы регионального или местного значения.



БОЛОТА И БОЛОТНЫЕ ВОДОЁМЫ

Описание. Болота представляют собой природные образования, занимающие часть земной поверхности и представляющие собой отложения торфа, насыщенные водой и покрытые специфической растительностью. Площадь болот начинается от нескольких квадратных метров и может достигать огромных величин (например, Васюганские болота – одни из самых крупных в мире – до 53 тыс. км²). Болота могут формироваться в понижениях рельефа и на склонах, путём заболачивания прилегающих суходолов и/или зарастания и заторфовывания первичных водоёмов. В процессе развития они, как правило, проходят несколько стадий: евтрофную (низинную), мезотрофную (переходную) и олиготрофную (верховую). Данные стадии связаны с особенностями водно-минерального питания, которое по мере развития становится беднее, так как происходит переход от грунтового питания к атмосферному (поступление питательных веществ с грунтовыми водами или только с атмосферными осадками). Конкретное болото может находиться на одной, двух или на трёх стадиях развития, что обычно связано с природно-климатическими условиями местности и с площадью самого объекта.

На фото: Болотные озёрки в центре верхового болота Алексеевское-1, Вологодская область. Фото Д.А. Филиппова.



Болотные озерки и сфагновые мочажины на верховом болоте Озерко, Вологодская область. Фото Д.А. Филиппова.

Уникальность болот как водных объектов подчёркивается не только закономерной аккумуляцией торфа (и воды), но и наличием внутриболотной *гидрографической сети*. Она состоит из комплекса связанных между собой водных объектов и формируется исключительно на болотах и благодаря им. Немного упрощённо это можно представить в виде «матрёшки» – один водный объект входит в состав другого водного объекта. Важно отметить, что болотные водоёмы не могут существовать без болот, а болота, в свою очередь, почти всегда содержат эти самые болотные водоёмы. Все водные объекты болот, кроме крупных остаточных первичных озёр, относятся к «малым водоёмам», но это очень разношёрстная группа. Болотные водоёмы могут различаться по своему происхождению (естественные/искусственные, первичные/вторичные), степени проточности или застойности вод (водотоки/топи/водоёмы), положению в мезорельефе, морфометрическим характеристикам (размеры, глубины, очертания контуров берегов), наличию открытой водной поверхности, характеру и степени зарастания и т.д. Разнообразие типов болотных водоёмов увеличивается по мере сукцессионного развития торфяного болота.

Разновидности и местные названия. Болота, как правило, подразделяют на типы в соответствии с особенностями их водно-минерального питания, положением в мезорельефе, характером растительного покрова и торфяных



Остаточные болотные озёра на торфяном болоте Ельничное озеро, Республика Мордовия. Фото Д.А. Филиппова.

залежей^{41,42}. Так, евтрофные болота с грунтовым напорным питанием относятся к ключевым; евтрофные в *поймах* рек и по берегам озёр – низинным заливаемым; олиготрофные на водоразделах – верховым грядово-мочажинным или верховым пушицево-сфагновым и т.д. Имеются и более специализированные типы – аапа (травяно-сфагново-гипновые грядово-мочажинные болота), бугристые, полигональные болота⁴³. Учитывая широкое распространение и разнообразие, болота (включая в данном случае также заболоченные или болотистые места) в России имеют много местных/локальных названий: трясина, зыбун, чисть, гладь, рям, багриня, вельга, елань, кёлёк, мох, мошок, нюр, ерсей, вётник, куфтырь, лазовина, нёкорь, барамбашник, понджа, урман, суо и др.

Водные объекты болот можно разделить на три основные группы: 1) объекты с постоянно открытой поверхностью воды (болотное озеро, болотное озерко, болотная река, болотный ручей), 2) объекты с периодически открытой поверхностью воды (травяная мочажина, моховая мочажина, застойная топь, проточная топь, заливаемая болотная пойма), 3) специфические болот-

⁴¹ Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

⁴² Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T., Kuznetsov O., Smagin V., Fedotov Yu. Russian Federation (European Part). In: Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds.) Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation. Stuttgart, 2017. P. 589–616. DOI: 10.1127/mireseurope/2017/0001-0049

⁴³ Юрковская Т.К. Закономерности распространения болот в России. Ботанический журнал. 2006. Т. 91, №12. С. 1777–1786



Остаточное болотное озеро на торфяном болоте Ельничное озеро, Республика Мордовия. Фото Д.А. Филиппова.



Болотные озерки на травяном горном болоте Уштулу, Кабардино-Балкарский высокогорный заповедник. Фото Д.А. Филиппова.

ные водные объекты (деятельный горизонт, сплавина, плавучий остров, внутризалежная водная прослойка, водная жила). Первая группа – это вполне типичные водные объекты, они имеют очень много общего с «неболотными» озёрами, реками и ручьями, но отличаются наличием влияния на их развитие постоянно нарастающего торфяного болота. Объекты второй и третьей групп формируются почти исключительно на болотах и вне их не встречаются. Поверхностные объекты внешне выглядят как обводнённые застойные или слабопроточные участки болота, а подповерхностные и внутризалежные объекты представляют собой водоёмы или потоки воды внутри торфяных залежей и весьма сложны для исследования традиционными методами и методиками. Болотные водоёмы, как правило, не имеют местных названий, за исключением, наверное, лишь озёр (ламба, ламбушка, ламбина), сплавин (зыбун) и «окон» в них (глазовина).

Распространение. Болота в России занимают около 20% её территории, что составляет до 40% торфяных болот земного шара! Существенные площади болот сосредоточены в Западной Сибири и на севере европейской части (особенно в таёжной и отчасти тундровой зонах). С севера на юг площадь болот уменьшается, но количество их, как правило, увеличивается. Распространение болотных водоёмов напрямую связано с распространением тех или иных типов болот, к которым они приурочены. Например, болотные озёрки характерны для верховых болот, поэтому их основной ареал – таёжная зона, а межбугорные понижения бугристых торфяников – тундра. Однако, болотные озёра, реки и ручьи могут встречаться в разных природных зонах.



Обводнённая мочажина на болоте Испании-1, Грузия. Фото А.А. Прокина.

Особенности флоры и фауны. В целом для торфяных болот характерна специфическая растительность, которая может быть сложена деревьями (болотные формы сосны обыкновенной, а также берёзы пушистой, ольха чёрная, в Сибири и на Дальнем Востоке – сосна сибирская, лиственница сибирская), кустарниками (ивы, берёза карликовая и низкая), кустарничками (подбел обыкновенный, клюквы болотная и мелкоплодная, хамедафна, багульник болотный, водяника), травянистыми растениями (осоки, тростник, пушицы влагалищная, узколистная, широколистная, стройная, очеретник белый, шейхцерия, хвощи, вахта и др.), сфагновыми и гигрофильными видами других мхов. Сочетание видов этих групп в условиях конкретной природной зоны и локальных условий формирует набор сообществ, которые в свою очередь определяют тип болота. Для болотных озёр, рек, ручьёв характерна водная растительность, но, как правило, она представлена небольшим количеством видов (рдесты альпийский и туполистный, ежеголовники, болотники), способных выдерживать низкие значения pH, низкую минерализацию и повышенную цветность воды, бедные торфянистые грунты. Заращение таких водных объектов – краевое, сильно фрагментарное, реже полосное. Мочажины и топи относятся к сильно заросшим водным объектам, основу растительности которых составляют болотные (а не водные) виды растений (сфагновые и гипновые мхи, вахта, осоки, очеретник, шейхцерия, росянки, сабельник, пузырчатки).

В фауне макробеспозвоночных болот среди насекомых максимальным числом видов представлены двукрылые и жесткокрылые, значительна доля гигрофильных (полуводных) видов олигохет, клещей, двукрылых и жуков; среди моллюсков преобладают легочные брюхоногие; разнообразие таких групп как мшанки, пиявки, ракообразные, поденки, веснянки и ручейники весьма низкое. К специфическим обитателям болотных водоёмов относятся личинки многих двукрылых, жуков-трясинников рода *Cyphon*, личинки и имаго ряда видов жуков-плавунцов из родов *Hydroporus* и *Agabus*, некоторые клопы, клещи и др. Фаунистическую специфику имеют отдельные типы болотных водоёмов и даже биотопы. Например, в зарослях гипновых мхов мочажин и озерков, таких как *Drepanocladus*, обычны личинки комаров-цилиндротомид *Phalocrocera replicata* и мокрецы рода *Dasyhelea*, в обводненном сфагнуме там же из цилиндротомид встречается *Triogma trisulcata*, а из мокрецов – *Brachypogon nitidulus*.

Основными адаптациями к обитанию в болотных водоёмах для макробеспозвоночных считается способность к дыханию атмосферным воздухом, устойчивость к пересыханию и промерзанию биотопов, способность переносить низкие значения pH, точный выбор микробиотопов для развития преимагинальных стадий, очень короткие или, наоборот, длинные жизненные циклы, позволяющие пройти развитие всего лишь за один или за несколько благоприятных периодов; партеногенез, стабилизирующий наиболее адаптированный генотип. Многие из этих адаптаций свойственны также и обитателям временных водоёмов.



Осоковое болото в окр. с. Верхний Згид, Северная Осетия. Фото А.А. Прокина.



Осока дернистая. Фото Д.А. Филиппова.



Шейхцерия болотная – характерный вид болотных водоёмов переходных и особенно верхних болот. Фото Д.А. Филиппова.



Сфагnum большой на стадии спороношения. Фото Д.А. Филиппова.



Очеретник белый в сфагновой мочажине верхового болота. Фото Д.А. Филиппова.

Показано, что высокое разнообразие растительности и бóльшая первичная продукция низинных болот и «маршей» обеспечивает здесь и бóльшее фаунистическое разнообразие насекомых, по сравнению с верховыми болотами. В отношении трофической специализации большинство видов в болотных водоёмах формально принадлежат к детритофагам, которые зачастую питаются не детритом, а бактериальной флорой детрита или эпифитными водорослями, но, в любом случае, потоки энергии в болотных водоёмах идут преимущественно по детритным пищевым сетям (так называемая микробная «петля» – см. раздел временные водоёмы), в которых в отсутствие рыб верховными хищниками выступают, как правило, хищные насекомые (жуки, стрекозы, клопы).

Основные отличия гидробиоценозов объектов с периодически открытой поверхностью воды (мочажины, топи и др.) от объектов с постоянно открытой водной поверхностью (болотные озёра, реки, ручьи) заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей численности/биомассы планктонных сообществ и уменьшение таковых для бентосных, повышению трофического статуса водных объектов⁴⁴. На развитие биоценозов водных

⁴⁴ Филиппов Д.А. Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоёмов и водотоков. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2017. Вып. 79(82). С. 251–277. DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10063.

объектов болот существенную роль оказывают ключевые виды (из флоры это прежде всего сфагновые мхи, из фауны – бобры).

Основные угрозы. Развитие и функционирование болот определяют три основные группы факторов: природные, антропогенные (под влиянием структурно-механических и функциональных нарушений) и зоогенные. Наибольшее влияние на болота как водные объекты оказала лесомелиорация, уничтожение торфяных болот в результате их осушения и торфодобычи, торфяных пожаров и затопления при создании водохранилищ. Существование болотных водоёмов напрямую зависит от сохранности болот, с которыми они связаны пространственно и функционально. Особой угрозе подвержены болота южных территорий (лесостепные и горные регионы), что связано, в основном, с их малыми размерами и, соответственно, низкой стабильностью в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия (например, распашки прилегающих к болотам территорий).

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Болота – неотъемлемый компонент ландшафта, они выполняют целый ряд важнейших функций, включая гидрологическую, газорегуляторную, климатическую, геохимическую, средообразующую и др. Они участвуют в увлажнении, аккумуляции воды и её стоке, формировании теплового баланса территории, в синтезе новых веществ, перераспределении химических элементов внутри болота, их аккумуляции, концентрации и выносе за пределы болота, формировании рельефа поверхности, депонировании углерода и эмиссии парниковых газов и не только. Торфяные болота, с точки зрения природопользования, выполняют и ресурсно-сырьевую функцию: для человека болото – это и участок земли, и источник сырья в виде пресной воды, ягод, торфа и т.п.



Часто в тростниковых зарослях на болотах строят свои гнезда мыши-малютки. Иллюстрация из книги Альфреда Брема «Общие знания о царстве животных. Млекопитающие» (1900).

Торфяные болота, с точки зрения природопользования, выполняют и ресурсно-сырьевую функцию: для человека болото – это и участок земли, и источник сырья в виде пресной воды, ягод, торфа и т.п.

Охрана и изучение. Охрана болотных водоёмов невозможна без охраны болот, неотделимой частью которых они являются. Именно сохранение болот, их биологического и ландшафтного разнообразия, во многом гарантирует и сохранение биоценозов болотных водоёмов. Болота и болотные водоёмы представлены на многих ООПТ, особенно, в таёжной зоне европейской части России и Сибири. Здесь и выполняются основные исследования, например, в заповедниках – Васюганском, Дарвинском, Кивач, Пасвик, Пинежском, Полистовском, Рдейском, Центральном-Лесном, Мордовском, Юганском, национальном парке «Смольный», в заказниках – Болото Койву-Ламбасуо, Болото Ламмин-Суо, Мшинское болото, Раковые озёра, Шиченгский и некоторых других.



ПРУДЫ

Описание. Пруды – искусственные водоёмы, созданные человеком путём сооружения плотин и запруживания водотоков. Часто прудами называют и другие искусственные водоёмы, например, копани, декоративные бассейны. Иногда в обиходе слово «пруд» используют для обозначения естественных водоёмов и небольших озёр. В английском языке слово «пруд» (pond) не привязано к искусственному происхождению водоёма и фактически является синонимом словосочетания «малый водоём».

История сооружения прудов имеет древние корни, люди начали создавать пруды, как только перешли к осёдлости. Изначально их строили в основном для сохранения воды для полива посевов и водопоя домашнего скота. В более позднее историческое время самым распространённым типом искусственных водоёмов стали мельничные пруды, в XVIII веке в России насчитывалось 65 тыс. водяных мельниц⁴⁵. С конца XIX века сооружение прудов в нашей стране проводилось в государственном масштабе, благодаря предложенным *В.В. Докучаевым* мероприятиям по оптимизации водного хозяйства степной и лесостепной природных зон.

⁴⁵ Черных О.Н., Волшаник В.В. Роль водяных мельниц в воссоздании исторических ландшафтов. Природообустройство. 2017. №4. С. 47–55.

На фото: Старый пруд в лесостепном ландшафте Пензенской области. Фото И.В. Башинского.



Старая водяная мельница и плотина мельничного пруда. Северная Каролина, США.
Фото Div Manickam.

В современное время пруды строятся, как правило, с помощью земляных плотин, в тело которых вкапывается труба для стока воды. Более сложные гидротехнические сооружения (например, шлюзы, турбины) характерны для крупных водных объектов – водохранилищ, которые эксплуатируются для активного регулирования стока⁴⁶. Хотя пруды можно считать малыми водохранилищами, их основная задача – не регулирование, а накопление воды.

Для прудов характерны интенсивные процессы заиления и зарастания. По этой причине осталось не так много прудов, которые существуют столетия. Срок полного заиления пруда может составлять всего 8–10 лет⁴⁷, поэтому, чтобы они существовали долгие годы, их нужно периодически осушать или очищать.

Разновидности и местные названия. Существует ряд научных классификаций прудов, которые делят такие водоёмы по размеру, форме, возрасту, способу сооружения, положению в речной сети, степени зарастания⁴⁸. Наиболее понятной можно считать разделение прудов по их назначению, поскольку характер деятельности человека для таких водоёмов – определяющий фактор. Например, рыборазводные пруды жестко контролируются, в них поддерживаются определённые условия, необходимые для конкретных стадий развития рыбы, поэтому не столь важно положение такого пруда в

⁴⁶ Эдельштейн К.К. Гидрология озёр и водохранилищ: Учебник для вузов. Москва: Издательство «Перо», 2014. 399 с.

⁴⁷ Мильков Ф.Н. Человек и ландшафты: очерки антропогенного ландшафтоведения М.: Мысль, 1973. 224 с.

⁴⁸ Мишон В.М. Функционально-генетическая классификация прудов Центрального Черноземья. Вестник Воронеж. гос. ун-та. Серия: География. Геоэкология. 2003. №3. С. 23–32.

долине и его возраст. *Рекреационные* и ландшафтно-декоративные пруды служат, прежде всего, для отдыха человека, и могут быть очень разными по размеру и форме. Пруды-отстойники вообще не очень пригодны для множества водных организмов и имеют конкретное прикладное значение – очищать воду от промышленных загрязнений. Для пожарного водоёма важно его расположение рядом с населённым пунктом и возможность подъезда техники для забора воды. Другие, менее специализированные пруды, считаются объектами комплексного назначения, и могут выполнять множество разных функций одновременно.

Распространение. Пруды встречаются повсеместно, но больше всего их в засушливых и южных районах, где существуют проблемы с водой. Если говорить о нашей стране, то около половины всех прудов расположено в лесостепной и степной природных зонах⁴⁹. Помимо дефицита воды, для этих регионов характерен овражный рельеф и разветвлённая сеть малых и временных водотоков, что позволяет строить на них множество плотин.

Особенности флоры и фауны. Фауна и флора прудов может сильно зависеть от их хозяйственного назначения, морфометрии котловины и возраста. Понятно, что в водоёмах, которые используются для водопоя стадом коров, водная растительность будет скудной, а в рыбопродуктивных прудах будет доминировать только заселённая туда рыба. Если говорить о прудах комплексного назначения, для них будет характерна типичная для конкретного региона водная фауна и флора. Поскольку пруды очень тесно связаны с человеком, их особенностью можно считать большое количество чужеродных видов. В прудах целенаправленно выращивают ценные объекты аквакультуры, многие из которых – это интродуценты, например белый амур (*Stenopharyngodon idella*), пёстрый (*Hypophthalmichthys nobilis*) и белый (*Hypophthalmichthys molitrix*) толстолобики, радужная форель (*Oncorhynchus mykiss*). Люди запускают в такие водоёмы ротана, серебряного карася, красноухих черепах. Очень часто можно встретить канадскую элодею, которая образует большие густые заросли, вытесняя другие виды растений.

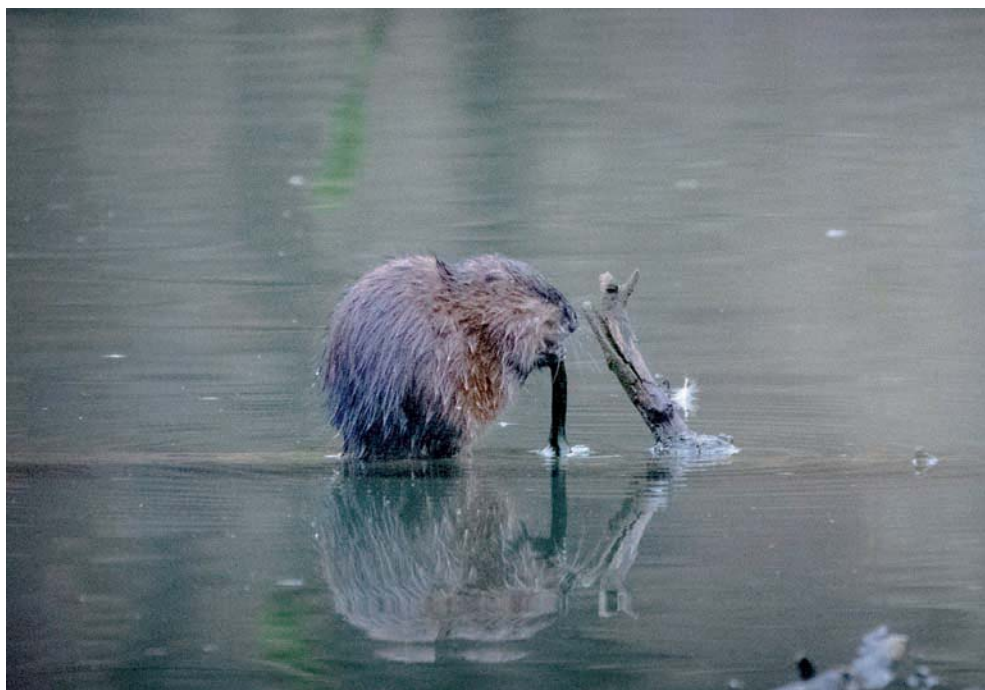
Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Хозяйственная ценность прудов очевидна, пруды служат для множества целей, например, водоснабжения и орошения, разведения рыбы и водоплавающей птицы, водопоя крупного рогатого скота. Помимо этого, в прудах накапливаются органические и минеральные наносы, благодаря чему расположенные ниже по течению водотоки защищены от заиления и обмеления. Искусственные водоёмы активно используются людьми в качестве мест отдыха, имеют культурно-духовное значение, служат источниками вдохновения. В прошлые века, престиж дворянских усадеб зачастую определялся наличием красивых и оборудованных прудов⁵⁰.

⁴⁹ Прыткова М.Я. Географические закономерности осадконакопления в малых водохранилищах. Диссертация ... докт. геогр. наук. Ленинград, 1982. 475 с.

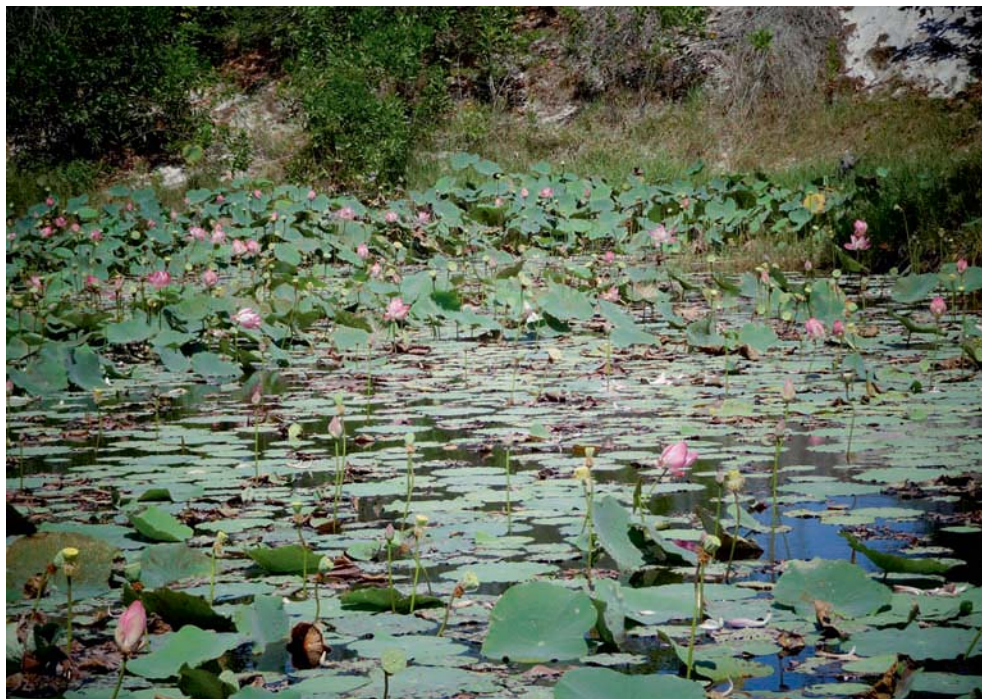
⁵⁰ Филатова С.В. Водоём в культурно-бытовом пространстве провинциального дворянства в конце XVIII – начале XX века (по материалам Пензенского края). Исторический курьер. 2022. № 3. С. 164–176.



Элодея канадская. Фото: Д.А. Филиппов.



Чужеродный вид в Евразии – ондатра, частый обитатель искусственных водоёмов.
Фото Mathias Elle.



Плантация лотоса в пруду, Вьетнам. Фото А.А. Прокина.

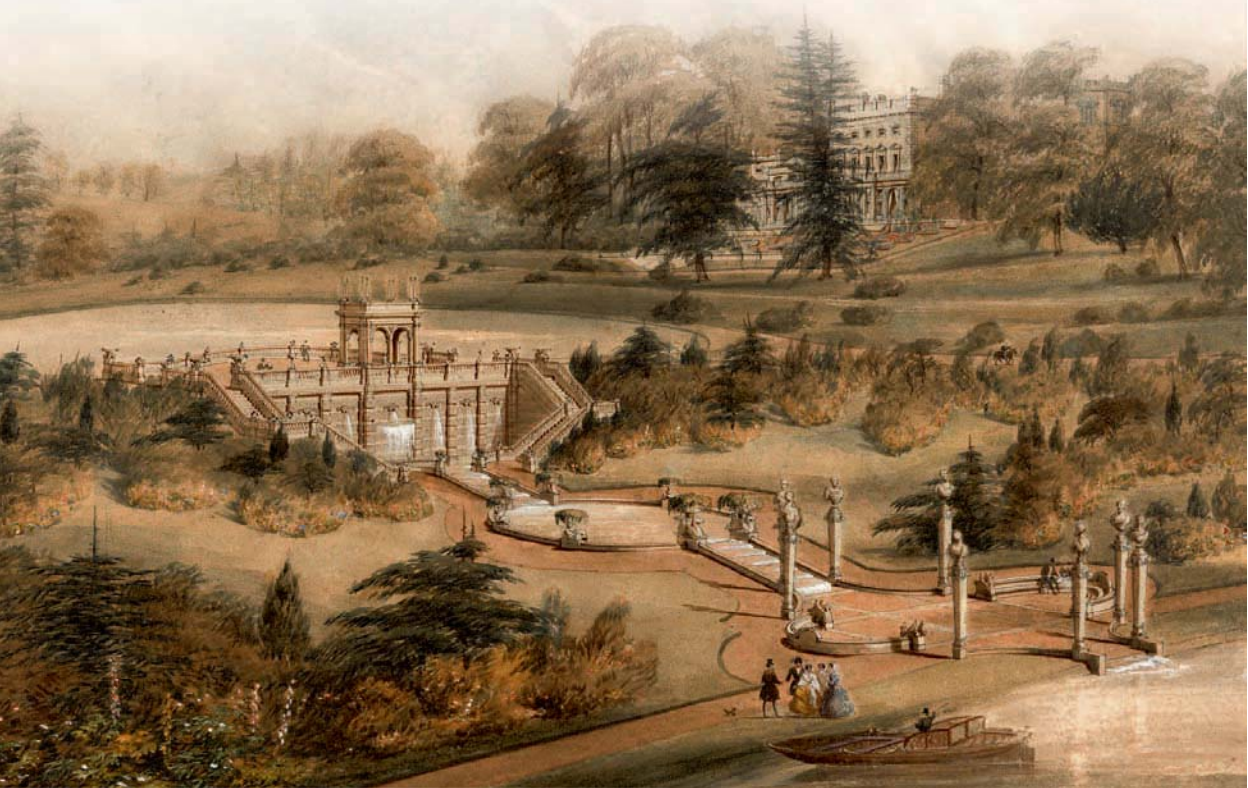


Форелевый пруд на берегу р. Бзыбь, Абхазия. Фото А.С. Сажнева.

Основные угрозы. Поскольку пруды являются водоёмами, сильно зависимиыми от человека, риски и угрозы их существованию тоже в основном связаны с людьми. Как уже отмечалось выше, характерная черта прудов – их интенсивное заиление. Поэтому основные угрозы связаны с неправильной эксплуатацией водоёмов. Если пруд не спускать или не очищать, то он быстро зарастёт и превратится в низинное болото. В отличие от бобровых, искусственные пруды реже размываются *паводками*, поскольку их плотины гораздо прочнее. Для многих прудов угрозы связаны с сильным *эвтрофированием*, которое может ускоряться от большой хозяйственной нагрузки – например, высокая плотность рыбы в водоёмах для платной рыбалки или большие скопления домашней птицы. Этому способствуют также расположенные рядом животноводческие комплексы и смыв минеральных удобрений с полей.

Охрана и изучение. Пруды распространены повсеместно, поэтому в целом не нуждаются в охране. Хотя при большой хозяйственной нагрузке может возникать необходимость применения специальных мер по их сохранению. Для этого важно соблюдение водного законодательства и всех норм эксплуатации, в зависимости от назначения. Присвоение прудам и прилегающим к ним территориям статуса *ООПТ*, как правило, обосновывается их историческим или культурным значением. Поскольку такие водоёмы связаны с хозяйственной деятельностью, на территории заповедников и национальных парков они встречаются редко.

Проект усадьбы Коули, графство Глостершир, Великобритания. Архитектор Джордж Соммерс Кларк (1855–1860).





КОПАНЫЕ ВОДОЁМЫ

Описание. Это малые искусственные водные объекты, созданные на участке земной поверхности путём выемки грунта открытым способом. Объекты данной группы возникают в результате решения утилитарных задач. Как правило, они выполняют следующие основные функции: накопление воды (копани), добыча полезных ископаемых (песчано-гравийные материалы, известняк, торф и др.) (карьеры), отведение воды (каналы, канавы), инженерные ограждения (рвы). Здесь не рассматриваются акведуки, оросительные каналы, в том числе арыки, в которых все-таки наблюдается медленное течение воды, то есть они относятся к водотокам, а не водоёмам.

Уровень воды в данных водных объектах может колебаться от стабильного до резко переменного, то есть от постоянно наполненных водой до наполняющихся на непродолжительное время. В последнем случае водоём относится к временным. В карьерах водоёмы могут и не формироваться вовсе, если они, например, находятся на возвышенном месте или выемка грунта не достигла водоупорного горизонта, либо грунты не способствуют накоплению влаги, поступившей с атмосферными осадками.

На фото: Копань в графстве Девоншир, Великобритания. Фото Red Zeppelin.



Копань на торфяном болоте Чёрное, Свердловская область. Фото Д.А. Филиппова.

Разновидности и местные названия. Данные объекты различаются по возрасту: молодые (меньше 5 лет), сравнительно молодые (5–20), среднего возраста (20–30), сравнительно старые (30–50) и старые (>50). По режиму эксплуатации копань подразделяют на следующие группы:

- 1) рекреационные копань (декоративные копанье водоёмы);
- 2) деревенские и дачные копань (копань дачных массивов и садоводческих товариществ, использующиеся для полива);
- 3) выгонные копань (копань на выгонах, устраиваемые для водопоя и купания скота, а также выгула домашней водоплавающей птицы);
- 4) рыбоводные пруды (водоёмы для содержания и разведения рыб)⁵¹.

Карьеры подразделяют по видам добываемого сырья: глиняный, известняковый, песчаный, торфяной и др.

Распространение. Распространение водных объектов из данной группы, в силу их искусственного происхождения, в целом, всесветное. Копань приурочены, как правило, к сельской местности или элементам ландшафтного дизайна; карьеры – к месторождениям конкретных видов полезных ископаемых; каналы – к придорожным полосам автомобильных дорог; каналы и канавы – к осушительной сети при лесомелиорации или разработке торфяных месторождений; рвы – к старинным городам, укреплениям, башням, замкам, городищам, а также к границам стран (противотанковые рвы) и т.д. В некото-

⁵¹ Гарин Э.В. Флора и растительность копаней Ярославской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2004. 21 с.



Ров вокруг средневекового замка, Великобритания. Фото Jack B.

рых регионах сохранились граничные каналы, которыми до XX века разделялись границы охотничьих участков.

Особенности флоры и фауны. Для данной группы объектов (кроме торфяных карьеров) характерно наличие по берегам и мелководьям небольших или сплошных зарослей рогозов широколистного и узколистного, частухи подорожниковой, болотницы болотной, ситников членистого, сплюснутого, скученного, жабьего, манника плавающего, лисохвоста равного. Флористический состав может быть как беден, так и богат в зависимости от грунтов дна, характера береговой линии, глубины, удаленности от речных пойм. В воде можно встретить ряску малую, многокоренник обыкновенный, роголистники погружённый и полупогружённый, различные виды рдестов (например, Берхтольда, волосовидный, маленький, реже – пронзённолистный, курчавый и других), штукению гребенчатую. На песчаных грунтах встречаются повойнички перечный и мокричный. Из редких видов можно отметить наяды большую и малую. Флора торфяных карьеров повторяет флору болот в сильно обеднённом виде. Как и в искусственных прудах, могут встречаться виды не свойственные территории вследствие непреднамеренного заноса или целенаправленной интродукции. Яркими примерами являются такие водные растения, как реликт альдрованда пузырчатая, которая встречается в старых торфяных карьерах, нимфейник, распространенный в местах дореволюционных парков, аквариумные растения валлиснерия спиральная, эгерия густая и гидрилла мутовчатая, различные экзотические виды кувшинок и лотос.



Рогоз широколистный. Фото Д.А. Филиппова.



Дренажная канава по краю торфяника в Колхидской низменности, окр. г. Кобулеты, Грузия. Фото А.А. Прокина.

Растительный покров водного объекта во многом зависит от его возраста и режима эксплуатации, а также степени закустаренности берегов. Как правило, без специального ухода копани и каналы зарастают и заболачиваются за 30–50 лет. Флора копаней отличается от других водных объектов наличием большого количества случайных видов; собственно водные растения немногочисленны и представлены видами с широкой экологической амплитудой^{52,53}. Флору каналов, как правило, составляет незначительное количество водных и болотных видов, что связано с их небольшими размерами, подвижностью грунтов. Копани, каналы, канавы и рвы формируют фитоценозы (растительные сообщества) с простым строением и доминированием одного или небольшого числа видов.

Фауна беспозвоночных не имеет специфики и соответствует таковой близких по характеристикам котловины и воды естественных водоёмов конкретного ландшафта. Зарастающие выработанные торфяники (включающие торфяные карьеры и каналы) обладают своеобразной мозаичностью территории и привлекательны для птиц. Видовой состав птиц относительно скромный, но численность ряда групп (например, водоплавающих и перелётных) может быть значительной. Торфяные карьеры, дачные и деревенские копани используют для разведения неприхотливых рыб (например, карпа, серебряного карася).

Основные угрозы. Данная группа водных объектов в силу искусственного происхождения сильно подвержена деградации (зарастание, заиление, заболачивание, закустаривание и др.). Учитывая, что данные объекты выполняют лишь хозяйственные задачи, их существование и поддержание в том или ином виде в значительной степени определяется человеком и режимом эксплуатации.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Все водные объекты данной группы создаются для решения исключительно утилитарных задач: питьевых (деревенские копани), защитных (рвы), мелиоративных (канавы и каналы), сельскохозяйственных (дачные и выгонные копани), пищевых (рыбоводные пруды), эстетических (декоративные копани).

Охрана и изучение. В связи с широким распространением и антропогенным происхождением, в специальных мерах охраны не нуждаются. Активных исследований данных объектов в ООПТ не проводится. Основные направления исследований связаны с изучением растительного покрова и возможностей их использования для аквакультуры. Хотелось обратить внимание читателя на то, что водоёмы данного типа, также, как и пруды, не должны подвергаться преднамеренному заселению чужеродными (в т.ч. аквариумными, декоративными) видами флоры и фауны.

⁵² Гарин Э.В. Флора и растительность копаней Ярославской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2004. 21 с.

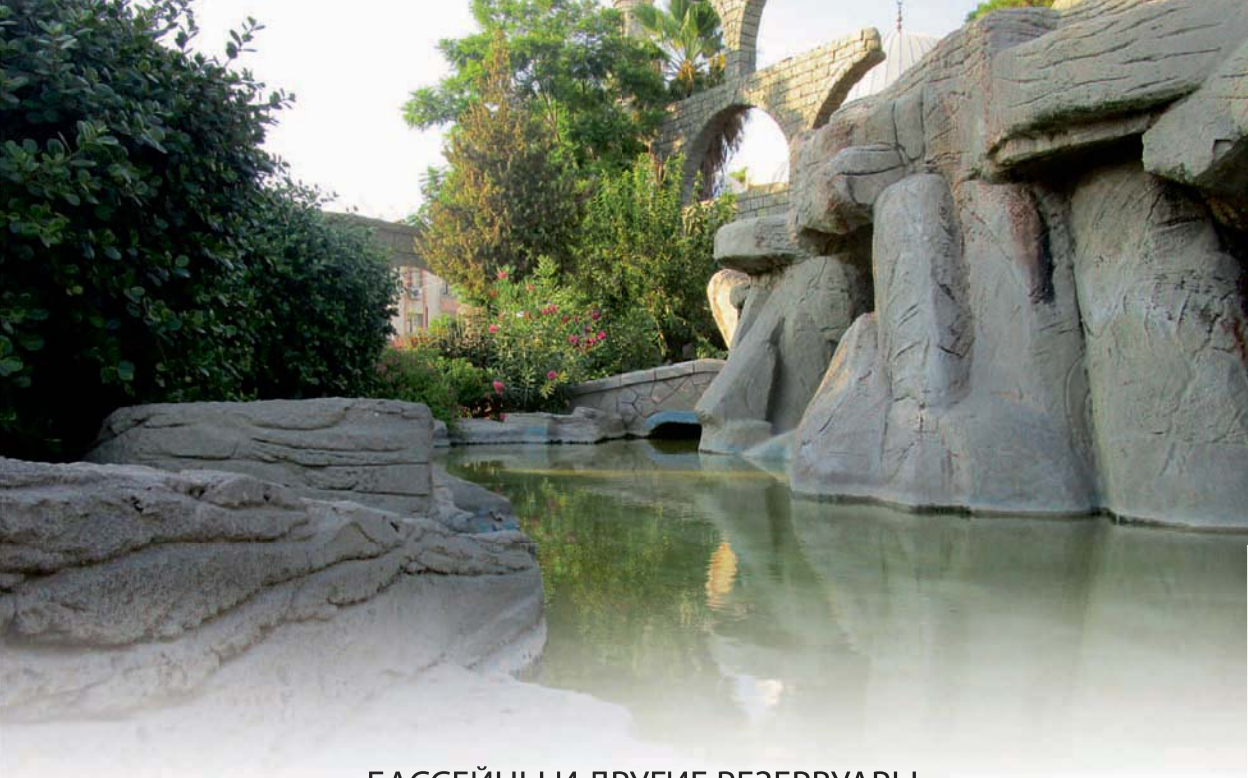
⁵³ Гарин Э.В. Флора деревенских копаней северо-запада Ярославской области. Биология внутренних вод. 2019. № 4-2. С. 3–7. DOI: 10.1134/S0320965219060056



Декоративный копаный водоём в парке Зарядье, Москва. Фото А.А. Прокина.



Копань на биостанции Тюменского государственного университета «Озеро Кучак», Тюменская область. Фото Д.А. Филиппова.



БАССЕЙНЫ И ДРУГИЕ РЕЗЕРВУАРЫ

Описание. Под бассейнами подразумеваются искусственные водоёмы, которые представляют собой специальную ванну, наполненную водой⁵⁴. Особенности этих водоёмов являются искусственный субстрат и полностью контролируемый человеком *дренаж*. Могут иметь разные формы, в том числе соответствовать правильным геометрическим фигурам. Для таких водоёмов характерны экстремальные условия среды. В них происходят существенные скачки температуры, наблюдается падение содержания растворенного кислорода, меняется кислотность воды. Эти изменения строго связаны с деятельностью человека, который может вносить различные химические средства, например, для очистки воды, или искусственно регулировать уровень воды и её температуру.

Разновидности и местные названия. К такому типу водоёмов можно отнести множество различных открытых резервуаров. Например, очень распространены декоративные и садовые пруды, пластиковую основу для которых можно купить в обычных магазинах. Бассейнами, по сути, являются фонтаны, отличие которых в наличие источника воды, который направляет потоки. Различные цистерны и ёмкости, которые служат конкретным хозяйственным целям, тоже можно считать разновидностью бассейнов.

Распространение. Распространены повсеместно в городах и населенных пунктах, а также в их окрестностях на придомовых территориях.

⁵⁴ Теодоронский В.С., Сабо Е.Д., Фролова В.А. Строительство и эксплуатация объектов ландшафтной архитектуры: учебник. М.: Издательский центр «Академия», 2008. 352 с.
На фото: Декоративный водоём в курортном поселке, Турция. Фото И.А. Башинской.



Декоративный водоём в Ботаническом саду Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург. Фото Д.А. Филиппова.

Особенности флоры и фауны. Несмотря на свою экстремальность и полную зависимость от человека, такие водоёмы не безжизненны. Например, для декоративных садовых водоёмов характерно размножение и обитание множества водных беспозвоночных – стрекоз, жуков, моллюсков, клопов, комаров⁵⁵. В такие прудики приходят нереститься лягушки и тритоны. В фонтанах обитают инфузории, нематоды, личинки двукрылых⁵⁶. Декоративные водоёмы могут быть искусственно заселены рыбами, например, золотой рыбкой (карасем) или карпами кои. Флора бассейнов представлена различными водорослями, которыми обрастают стенки и дно резервуаров. Высшие растения в такие водоёмы люди высаживают сами, это могут быть как декоративные культивируемые виды, так и обычные представители водной флоры региона.

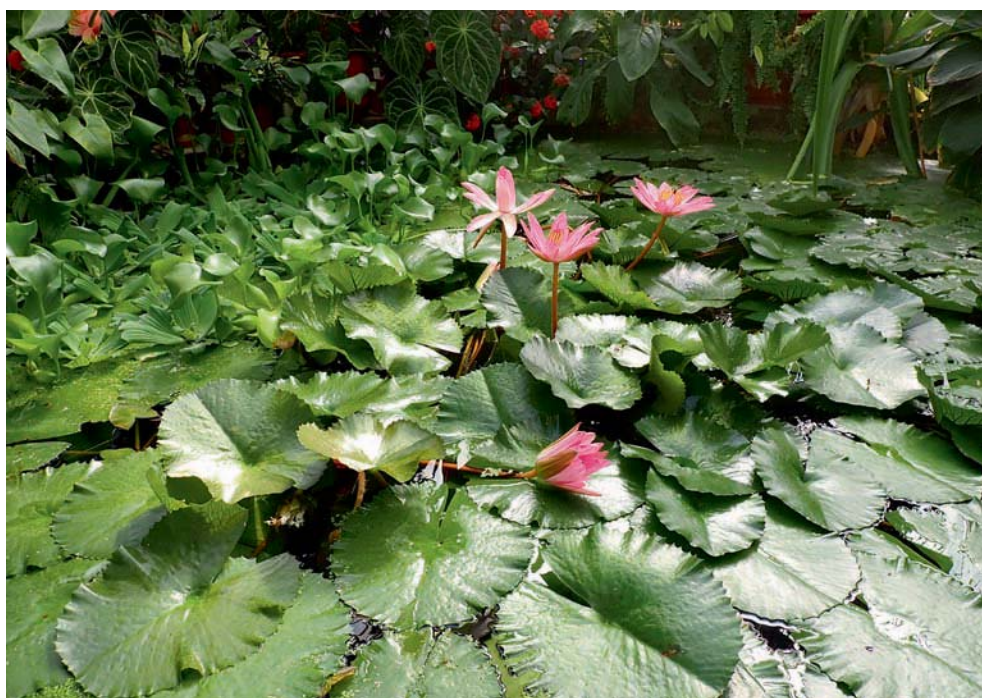
Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Чаще всего выполняют декоративную функцию, используясь для *рекреации* и в качестве культурных объектов. В районах с жарким климатом издревле бассейны и фонтаны служат для смягчения городского микроклимата и как источник питьевой

⁵⁵ Hill M.J., Wood P.J., Fairchild W., Williams P., Nicolet P., Biggs J. Garden pond diversity: Opportunities for urban freshwater conservation. *Basic and Applied Ecology*. 2021. Vol. 57. P. 28–40.

⁵⁶ Čerba D., Hamerlík L. Fountains – overlooked small water bodies in the urban areas. In: Pešić, V., Milošević, D., Miliša, M. (eds) *Small water bodies of the western Balkans*. Springer Water. 2022. Springer, Cham. 451 p.



Одомашненный карп кои – самый распространенный обитатель декоративных водоёмов.
Фото И.А. Башинской.



Культивируемые водные растения в Ботаническом саду Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург. Фото Д.А. Филиппова.



Картина немецкого художника Макса Меркера «Рим, вид на город от фонтана Виллы Медичи» (1890).



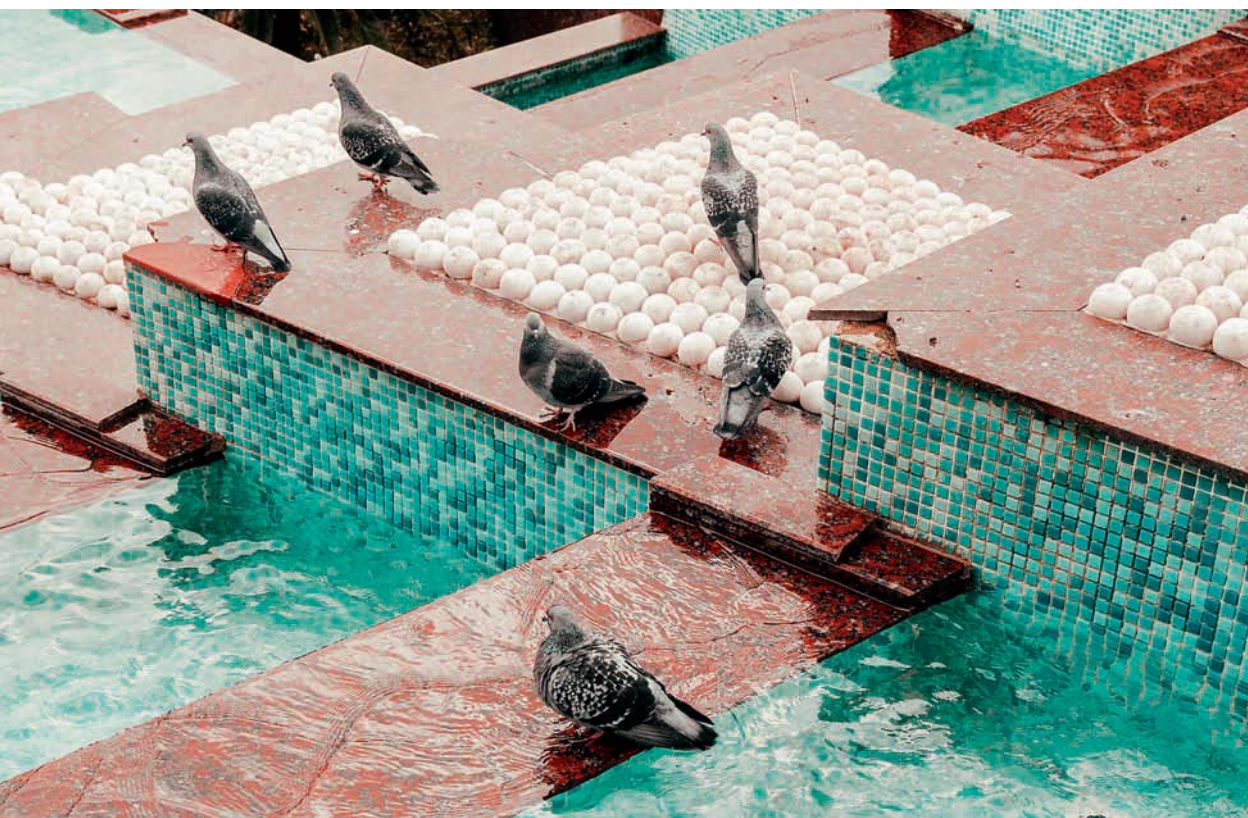
Фонтан занимает центральное место на главной площади многих населенных пунктов. Пензенская обл., п. Сахзавод. Фото И.В. Башинского.

воды⁵⁷. Также могут иметь различное хозяйственное значение, например, использоваться для очистки воды, разведения рыбы. Здесь способны развиваться личинки кровососущих комаров, которые имеют важное эпидемиологическое значение.

Охрана и изучение. Для таких водоёмов нет необходимости в специальных мерах охраны, но они могут служить важными местообитаниями для многих организмов в условиях городской застройки. Если в окрестностях населённых пунктов обитают редкие виды гидробионтов, то необходимо проводить мониторинг *биоразнообразия* в декоративных водоёмах. В некоторых случаях, их сооружение может быть эффективной природно-охранной стратегией.

⁵⁷ Hynynen A., Juuti P., Katko T. Water fountains in the worldscape. International Water History Association and KehräMedia Inc. 2012. 222 p.

Голуби спасаются от жары около бассейна в Турции. Фото Miltiadis Fragkidis.





БОБРОВЫЕ ПРУДЫ

Описание. Сооружаются бобрами на малых водотоках, перекрыванием русла плотинами. В большинстве случаев бобры строят плотины из веток, укрепляя их грунтом, который сгребают со дна, тем самым углубляя водоём. Иногда в строительстве используют камни и любой удобный материал, найденный на берегу, даже кирпичи и доски. Благодаря постройке плотины происходит повышение уровня воды, которое необходимо бобрам, чтобы обезопасить входы в свои жилища – *хатки* или норы. Часто эти грызуны строят каскады прудов для удержания большего количества воды на маловодных реках или обеспечения себе доступа к кормам выше по течению. Там, где нет постоянного потока воды, бобры тоже могут формировать пруды, например, на пойменных водоёмах и болотах. В таких случаях они сооружают небольшие плотины весной на пути стока *талых вод*, либо могут просто углублять водоём, создавая земляные бугры, препятствующие уходу воды.

Площадь прудов может быть от нескольких квадратных метров до нескольких десятков гектар, но чаще всего они небольшие, протяженностью не более 100 м. Глубина зависит от строения долины реки, обычно составляет не более 1–2 м. Для бобровых прудов характерно повышенное количество *органического вещества*, которое вносят бобры, а также низкий уровень

На фото: Бобровый пруд в верховьях р. Сура, Пензенская область. Плотина построена с использованием камней. В середине пруда сложены запасы корма на зиму. Фото В.В. Осипова.

растворенного в воде кислорода. В течение года в таких водоёмах могут наблюдаться большие колебания уровня воды, особенно весной и в период высоких *паводков*. В таких случаях плотины разрушаются, бобры могут покидать водоём и искать более подходящие местообитания. При ремонте плотины, уровень вновь поднимается, и уже в течение лета колебания могут быть незначительными.

Разновидности и местные названия. Обычно бобровые пруды бывают двух типов – руслового и прудового. В первом случае водоём имеет узкую вытянутую форму и не выходит за границы русла, во втором случае – заливат часть *поймы*. Различия зависят от строения долины и высоты склонов. Можно ещё выделить спущенные или брошенные бобровые пруды. Они отличаются тем, что плотина плохо сдерживает поток воды, так как бобры ушли и не ремонтируют её. В большинстве случаев уровень воды сильно снижается, фактически в пойме остаётся исходный водоток с небольшими заводьями и временными водоёмами. В лесных ландшафтах, если не произошло повторного заселения, спущенные бобровые пруды постепенно превращаются в болото, а потом в луг.

Распространение. Совпадает с *ареалами* евразийского и североамериканского бобров, которые обитают в природных зонах умеренного пояса, немного заходя в тундру и полупустыни. Однако существование таких водоёмов может быть ограничено местными природными условиями. В южных



Бобровый пруд на малой реке в районе интродукции североамериканского бобра, Огненная Земля, Чили. Фото А.А. Прокина.

засушливых регионах, бобры живут в основном в крупных реках, так как малые реки часто пересыхают, в их долинах меньше подходящей кормовой растительности. В Карелии бобры живут преимущественно в озёрах. На реках, вытекающих из озёр, они тоже строят плотины, таким образом немного увеличивая площадь уже имеющихся водоёмов.

Особенности флоры и фауны. Для бобровых прудов характерна типичная водная и прибрежно-водная растительность малых водоёмов – ряски, рдесты, тростник, осоки. Водоёмы могут частично или даже полностью зарастать древесно-кустарниковой растительностью – чёрной ольхой, берёзой, по берегам могут образовываться заросли ивы. Поскольку бобр – травоядный зверь, он не дает зарастать водоёму питательными для себя видами, например, кубышками и кувшинками. Обычно мало растительности около нор и плотин, так как бобры постоянно там копают и взмучивают грунт.

Бобровые пруды активно заселяются видами животных, которые не любят течение, например, брюхоногими моллюсками, жуками, карасями, вьюном. Кроме того, здесь получают преимущество в развитии виды беспозвоночных, питающиеся гниющим древесным материалом, оставшимися от зимних запасов бобров и постройки плотин. Часто особенно обильными становятся сообщества донных беспозвоночных на участках водотоков ниже жилых прудов, так как здесь аккумулируется часть накопленных в прудах органических



Бобровый пруд в верховьях р. Хопёр. В центре пруда возвышается жилище бобров – хатка. Фото В.В. Осипова.

веществ и, в силу проточности, более высока аэрация воды. Бобровые пруды становятся удобными местами для нереста земноводных. Заросли околоводной растительности по берегам водоёмов активно используются птицами для гнездования. В самих прудах могут жить другие водные млекопитающие – например, ондатра, выдра. Копытные посещают бобровые пруды для водопоя.

Считается, что в бобровых прудах выше *биоразнообразие*, по сравнению с незапруженными участками водотоков. Преимуществом таких водоёмов является большее разнообразие местообитаний за счет сочетания проточных и не проточных участков, и появления мозаичной растительности. В самих прудах исчезают виды, которые любят более насыщенную кислородом и проточную воду (реофилы), но они сохраняются на участках рек между прудами.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Бобровые пруды в массе своей не имеют хозяйственного значения, хотя в отдельных случаях могут служить в качестве пожарных водоёмов или использоваться для рыбалки и охоты. Их польза выражается в создании местообитаний, повышении биоразнообразия, связывании *парниковых газов*, смягчению последствий экстремальных погодных явлений (засух, наводнений), очистке и накоплении воды, *рекреационных возможностях*. Суммарная ценность всех *экосистемных услуг*, предоставляемых бобровыми прудами, в глобальном масштабе оценивается в 332.6 млн. долларов США в год⁵⁸.

С другой стороны, бобровые пруды могут стать проблемой, когда они подтапливают дороги, сельскохозяйственные угодья, дачные участки, а также мешают безопасной эксплуатации гидросооружений (шлюзов, каналов). В странах Европы и Северной Америки существуют специальные службы (так называемый «бобровый менеджмент»), которые следят за состоянием бобровой популяции, принимают меры по снижению уровня воды в прудах (устанавливают специальные трубы), а также отлавливают и перевозят бобров на другие реки.

Основные угрозы. Существование данных водоёмов напрямую связано с деятельностью бобров. В историческом прошлом евразийский бобр фактически вымер на территории Евразии, после чего исчезли и бобровые пруды. Сейчас данный вид полностью восстановил свою численность, лишь сибирские подвиды занесены в *Красную книгу* Российской Федерации. Основной угрозой остаётся деятельность человека, в частности, охота, вырубка и застройка природных территорий. Исчезновению бобровых прудов, кроме браконьерства и избыточного выделения охотничьих квот, в отдельных регионах могут способствовать климатические изменения, которые приводят к засухам и снижению водности малых водотоков.

Охрана и изучение. В связи с широким распространением в специальных мерах охраны не нуждается. Бобровые пруды в большом количестве представлены во множестве *ООПТ*. Такие водоёмы активно изучаются во многих заповедниках – Воронежском, Рдейском, Приокско-Тerrasном, Присурском, Мордовском, Приволжской лесостепи, Кологривском лесу и других.

⁵⁸ Thompson S., Vehkaoja M., Pellikka J., Nummi P. Ecosystem services provided by beavers *Castor* spp. *Mammal Reviews*. 2021. Vol. 51. P. 25–39.



Бобровый пруд в степи. По берегу хорошо заметны вылазы бобров и отнорки.
Фото И.В. Башинского.



Бобровая плотина на реке Таденка в Приокско-Тerrasном заповеднике. Фото А.А. Прокина.



ВРЕМЕННЫЕ (АСТАТИЧЕСКИЕ) ВОДОЁМЫ

Описание. Существует огромное разнообразие водоёмов в естественных и искусственных отрицательных формах рельефа, которые возникают в многогодные периоды года и затем пересыхают, а иногда выдуваются ветром или вымораживаются. В отдельный тип водоёмов выделяют полупостоянные, которые пересыхают не каждый год. Субгляциальные (подлёдные) водоёмы могут освобождаться из-под льда также не ежегодно.

В зависимости от источника воды (таяние снега, дожди, разливы рек), длительности существования (от нескольких дней до месяцев), особенностей дна котловины (грунт, уклон уреза, наличие затопленной растительности и опада), размеров, затенённости, степени ветрового перемешивания вод и других факторов во временных водоёмах значительно отличаются параметры среды обитания живых организмов и, соответственно, их состав.

Важно также, насколько постоянно в ряду лет в данном месте в определённые периоды возникает водоём: это может быть как разовое случайное, так и периодическое повторяющееся явление. Разовые, случайно образовавшиеся водоёмы обычно эфемерны, существуют несколько дней или даже часов. Периодически возникающие могут быть эпизодическими (образуются

На фото: Эфемерный водоём в глинистой полупустыне, Монголия. Фото А.А. Прокина.



Прирусловой водоём в долине горной реки, Адыгея. Фото А.А. Прокина.

раз в несколько лет) или сезонными. «Прерывистыми» (intermittent) считаются те, которые в ряду лет относятся то к сезонным, то к более длительно существующим. Известно большое количество классификаций временных (астатиических) водоёмов. Например, по глубине: мелкие или лужи (puddles) (до 5 или 20 см глубиной по мнению разных авторов), мелководные (pools) (до 20 или 60 см) и глубокие или «пруды» (ponds) (> 20 или 60 см) и др.

Из-за непродолжительного времени существования водоёмов вклад первичной продукции фитопланктона и других *автотрофов* в их *трофическую сеть* обычно не велик. Экосистемы здесь формируются преимущественно на основании терригенного *органического вещества* (то есть наземного происхождения). Его источниками может служить затопленная почва, растительность, лиственный опад и другие остатки растений и животных. Далее энергия растворенного терригенного органического вещества передаётся зоопланктону через бактерий и простейших (так называемая микробная «петля»). Для преимущественного развития тех или иных групп зоопланктона важно соотношение разных форм азота и фосфора, поэтому часто именно основной источник органики определяет, каков будет его состав.

Разновидности и местные названия. Отдельную группу временных водоёмов составляют таковые на покровных ледниках, или паковых льдах (снежницы). Исчезновение таких водоёмов может происходить постепенно (замерзание, намораживание на ледовую подложку) или быстро (проваль-



Временные водоёмы на на стройплощадке. Фото Д.А. Филиппова.

ный сток в ледниковые трещины и промоины, сток в море). Известны водоёмы катастрофического происхождения, которые существуют считанные дни или недели (например, лавинно-запрудные, селе-запрудные; сбросные, возникающие при сбросе сточных вод на рельеф). Такие типы временных водоёмов как наскальные ванны, микроводоёмы и мочажины болот рассмотрены в отдельных разделах.

Распространение. Самая широко распространенная и многочисленная группа водоёмов на планете, также и наиболее древняя. По мнению академика *Г.А. Заварзина*, именно омбротрофные (дождевого питания) водоёмы послужили плацдармом для заселения суши микроорганизмами⁵⁹.

Особенности флоры и фауны. В наиболее прогреваемых водоёмах открытых ландшафтов могут развиваться нитчатые и другие водоросли, особенно это касается *прирусловых луж*, даже в горных реках. Наблюдаются заносы рясковых, водных папоротников и печёночников, которые, однако, не успевают достичь здесь массового развития. В зарастании луж в колеях лесных дорог участвуют частуха подорожниковая, ситняг болотный, болотницы, полевица побегообразующая и другие.

В водоёмах, которые периодически возникают в одном и том же месте, обычны виды беспозвоночных, которые переживают сухие периоды в виде покоящихся стадий (цисты и т.д.). К ним относятся, например, листоногие

⁵⁹ Заварзин Г.А. Эволюция прокариотной биосферы: «Микробы в круговороте жизни». 120 лет спустя: Чтение им. С.Н. Виноградского/ Ред. Колотилова Н.Н. – М.: МАКС Пресс, 2011. 144 с.



Временный водоем в монгольской степи. Фото А.А. Прокина.



Головастики, моллюски физы *Physa fontinalis* (1) и личинка ручейника (2) в лесной луже. Фото В.Б. Зверевой.

ракообразные и некоторые двукрылые. Кроме таких организмов, здесь массово развиваются гетеротопные насекомые, жуки и клопы, имаго которых способны к полёту и поэтому быстро заселяют богатые пищей, относительно хорошо прогревающиеся из-за малой глубины и, как правило, безрыбные водоёмы. Известны также некоторые насекомые, которые успевают развиваться за короткое время существования лужи. В частности, это жуки-морщинники (*Helophoridae*), некоторые ручейники (например, *Limnephilus vittatus*). Безусловно, самыми известными и важными в практическом отношении обитателями временных водоёмов по праву считаются личинки крововосуших комаров (*Culicidae*).

Несмотря на короткое время существования в пределах года, временные водоёмы сохраняют стабильность своей экосистемной организации, выражающейся в доминировании листоногих ракообразных и насекомых очень длительное время. Только здесь сохранились внешне не изменившиеся с триасового периода (201–252 млн. лет назад) щитни рода *Triops*, с юрского периода (145–201 млн. лет назад) – жуки рода *Helophorus*, многие «конхостраки» и др.

Многие виды земноводных предпочитают нереститься именно во временных водоёмах, так как здесь их личинкам меньше угрожают крупные хищники (например, рыбы). Околоводные птицы также часто кормятся здесь многочисленными ракообразными и насекомыми, которым трудно избежать пернатых хищников при малых глубинах и в отсутствии развитых зарослей макрофитов.

Основные угрозы. Связаны с преобразованием ландшафта и микрорельефа. Особенно опасны для временных водоёмов распашка целинных земель и сведение лесов.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Имеют большое значение для поддержания биоразнообразия. Для человека важны с эпидемиологической точки зрения. Также, как и в микроводоёмах, здесь размножаются кровососущие комары, переносчики опасных заболеваний.

Охрана и изучение. Несколько видов жаброногов (*Anostraca*), обитающих исключительно во временных водоёмах, занесено в региональные Красные книги. Постоянный мониторинг временных водоёмов в связи с их эпидемиологическим значением проводится учреждениями Роспотребнадзора.



НАСКАЛЬНЫЕ ВАННЫ

Описание. Представляют собой углубления в горных породах, заполненные водой. В случае расположения на морских берегах, в зонах заплеска и проникновения брызг, воды в таких углублениях близки по солёности к морским, хотя и разбавляются атмосферными осадками. В жарких регионах солёность вследствие интенсивного испарения, наоборот, может быть выше морской. На удалении от берегов морей и океанов водное питание наскальных ванн полностью атмосферное и, соответственно, воды пресные. Отдельный случай – ванны в поймах рек, где речные воды составляют основу водоёмов. Кроме растительного *детрита*, приносимого водами или ветром, часто значительную долю органического вещества этих водоёмов составляет гуано (помёт) водных и околоводных птиц, гнездящихся здесь или посещающих данные биотопы в разных целях. Как правило, такие водоёмы не глубже одного метра, а по площади не более нескольких квадратных метров. Часто они пересыхают или полностью промываются водой в периоды сильных приливов, разливов рек, сильных дождей. Вследствие этого, а также своих малых размеров, относятся к временным водоёмам, где трофические сети организованы по типу микробной «петли» (см. раздел временные водоёмы). Важный фактор формирования особенностей вод – сами породы, в которых формируется водоём. Например, граниты и базальты химически почти полностью инертны, а известняки обогащают воду ионами кальция.

На фото: Наскальная ванна на берегу Белого моря, Карелия. Фото Д.А. Филиппова.



Наскальная ванна на берегу Белого моря. Фото П.Н. Петрова.

Разновидности и местные названия. Трещины в камнях, наполненные водой, также служат важными биотопами для ряда членистоногих.

Распространение. Связано с выходами различных горных пород на поверхность, процессами их волновой и ветровой эрозии, которые образуют углубления.

Особенности флоры и фауны. Флора представлена водорослями обрастаний. Иногда в наиболее крупных постоянных водоёмах, где с течением времени формируются минеральные грунты, могут поселяться различные виды макрофитов, нитчатые и харовые водоросли. Здесь встречается весь комплекс беспозвоночных, характерных для временных водоёмов определённой природной зоны, особенности которого зависят от размеров ванны и физико-химических свойств вод. Так, например, в ваннах зоны заплеска на морских побережьях, вместе с пресноводными, встречаются морские виды зоопланктона и остракод. Из-за преобладания соединений азота, поступающих из гуано птиц, здесь часто доминируют веслоногие рачки. К специфическим обитателям относятся многие виды жуков-водобродок (Hydraenidae) рода *Ochthebius*, среди которых есть даже специфические обитатели гипергалинных вод, часто эндемичные для отдельных небольших территорий или островов.

Основные угрозы. Для нормального существования многих наскальных ванн важно сохранение колоний птиц, важного элемента трофики (баланса питательных веществ) таких водоёмов.



Наскальная ванна с отложениями детрита на дне. Фото П.Н. Петрова.

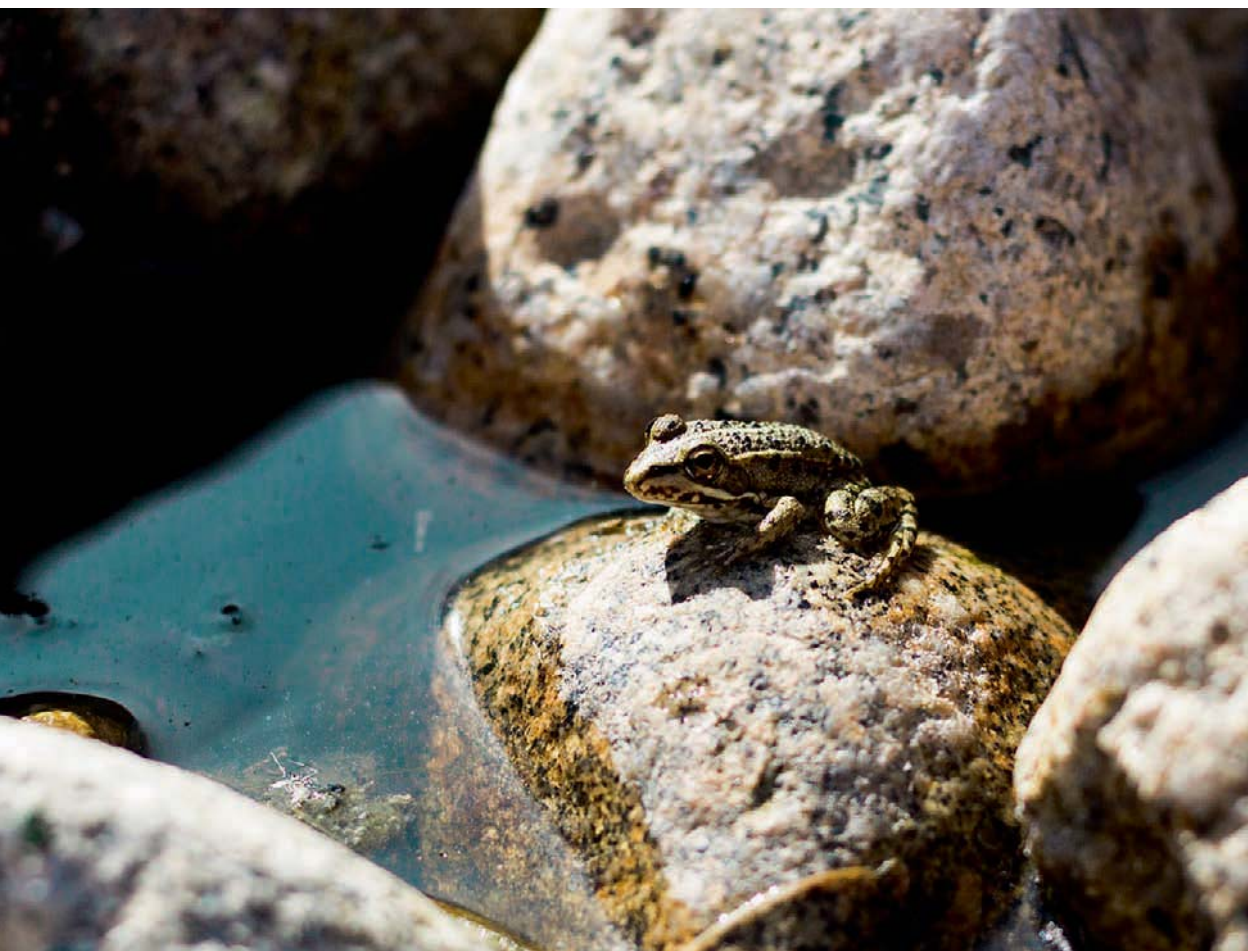


Наскальный микроводоём дождевого питания, Вьетнам. Фото А.А. Прокина.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. В пресноводных ваннах также, как в микроводоёмах и временных водоёмах, развиваются личинки кровососущих комаров – переносчиков опасных заболеваний человека.

Охрана и изучение. Мониторинг этих водоёмов в связи с их эпидемиологическим значением проводится учреждениями *Роспотребнадзора*.

Пиренейская лягушка около наскальной ванны. Национальный парк Пенеда-Жереш, Португалия. Фото Catarina Carvalho.





МИКРОВОДОЁМЫ

Описание. Искусственные микроводоёмы формируются в самых разных полых предметах, либо целенаправленно (поилки и ванночки для животных, ёмкости для выращивания водных растений), либо случайно (автомобильные покрышки, различные контейнеры и другие ёмкости). В англоязычной литературе для таких микроводоёмов используется термин «контейнерные местообитания» (*container habitats*) или «антротельматы» (*anthrotelmata*), к которым по происхождению относят также и более крупные водоёмы, например, водосборные цистерны, пожарные ёмкости и другие резервуары. Наиболее распространённый тип естественных микроводоёмов – фитотельматы, образующиеся в полостях растений. К ним относятся водоёмы в дуплах деревьев и полостях стеблей бамбуков (дендротельматы), пазухах листьев, розетках бромелиевых, ловчих кувшинах хищных растений и др. Объём таких водоёмов варьирует от 3–10 мл (скопления воды в пазухах и влагищах листьев) до 30 и более литров (крупные дупла), но чаще всего не превышает одного литра. Время существования фитотельмат зависит от режима осадков и интенсивности испарения. Небольшие часто осушаются и наполняются, крупные дупла могут сохранять воду годами. Основной цепей питания здесь служит *детрит*, в первую очередь, лиственной опад, и разлагающийся материал самого растения, в котором образовался водоём, а также трупы и экскременты животных.

Разновидности и местные названия. Малоразмерные наскальные ванны и мочажины на болотах рассмотрены в отдельных разделах.

На фото: Микроводоёмы в следах на медвежьей тропе, Камчатка. Фото А.А. Прокина.

Распространение. Распространены повсеместно, но наибольшее типологическое разнообразие связано с влажными тропическими лесами.

Особенности флоры и фауны. Флора незатенённых микроводоёмов обычно представлена водорослями обрастаний. К типичным обитателям относятся многие виды остракод и личинки кровососущих комаров (*Culicidae*): *Aedes aegypti*, *A. albopictus*, *Culex pipiens*, некоторые *Anopheles*. К дуплам в Европе приурочены личинки отдельных видов других семейств двукрылых: мокрецов из рода *Dasyhelea*, звонцов рода *Metriocnemus*, бабочниц родов *Telmatoscopus* и *Lepiseodina*, скатоцид рода *Holoplagia*, сирфид рода *Myiatropa*; жуков-трясинников *Prionocyphon serricornis* и рода *Sacodes*. Своеобразен и микромир водоёмов в дуплах, откуда известны специфические виды раковинных амёб и рачков.

Основные угрозы. Вырубка старых дуплистых деревьев, сведение лесов.

Хозяйственное значение/экосистемные услуги. Вид кровососущих комаров *Aedes albopictus* переносчик лихорадки денге, Зика и Западного Нила, чикунгуньи и энцефалита Ла-Кросс, *Aedes aegypti* – лихорадки денге и Зика, жёлтой лихорадки, чикунгуньи, вирусов Синдбис, Майарао и др. Представители рода *Anopheles* – основные переносчики малярии, иногда филяриозов и других инфекций.

Охрана и изучение. Мониторинг микроводоёмов в связи с их эпидемиологическим значением проводится учреждениями Роспотребнадзора. В силу своих очевидных границ и небольшого объёма микроводоёмы часто служат модельными объектами для изучения экосистем, природными микрокосмами. За жизнью этих водоёмов достаточно просто наблюдать. Кроме того, здесь возможно манипулировать факторами среды, проводя эксперименты не в лабораторных условиях, а непосредственно в природе.

Лягушка *Kalophrynus* sp. в дупле дерева, Вьетнам. Фото Л.А. Неймарка.





ЧАСТЬ 3.

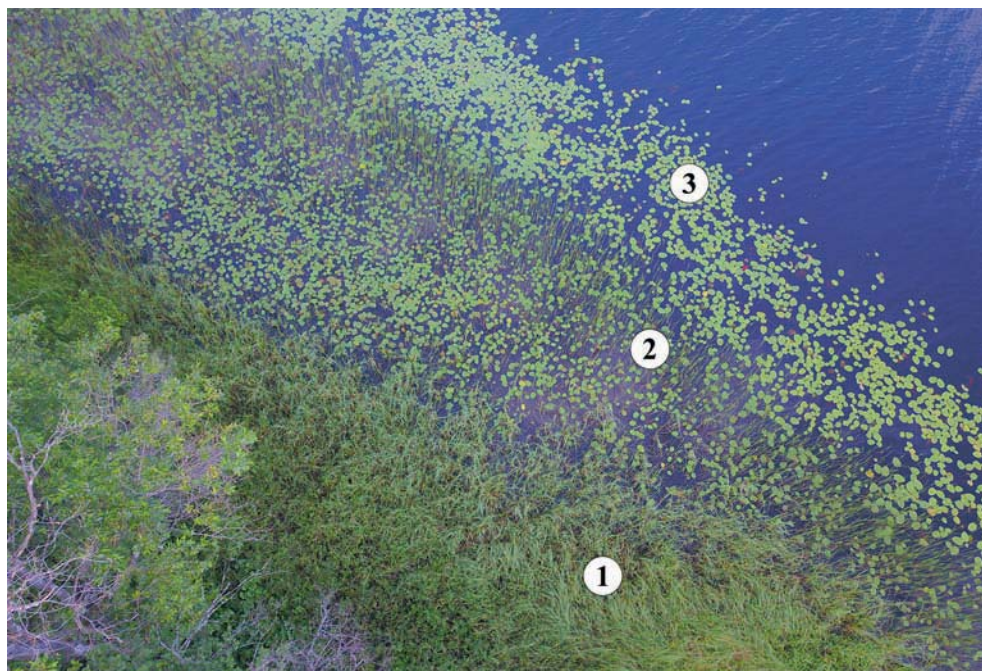
ФЛОРА И ФАУНА МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Высшие растения – это самостоятельные структурные компоненты малых водоёмов, которые имеют важнейшее значение в структуре и *функционировании* водных экосистем. Например, они, наряду с фитопланктоном и фитоперифитомом, служат производителями кислорода и первичной продукции, участвуют в пищевых сетях, изменяют водную среду (замедляют потоки воды, улавливают взвешенные вещества, уменьшают уровень освещённости), способны поглощать и накапливать загрязняющие вещества своими тканями и др.

Растительный покров водоёмов формируют водные и прибрежно-водные растения. Их часто называют макрофитами («макроскопические растения» – видимые невооружённым глазом). Макрофиты – неоднородная в *таксономическом* плане группа, в которую могут входить сосудистые растения, листостебельные мхи, печёночники и макроскопические (многоклеточные) водоросли (в основном харовые, зелёные, жёлто-зелёные). Макроводоросли – это первичноводные организмы, а водные сосудистые растения и мохообразные – вторичноводные (организмы, обитающие в воде, чьи эволюционные предки развивались на суше). В водоёмах растения обитают как в водной толще, так и в увлажнённых и переувлажнённых условиях прибрежья, зоны уреза воды и различных типов мелководий. Фактически, растительные орга-

На фото: Кубышка жёлтая. Фото Д.А. Филиппова.



Поясное зарастание прибрежных участков водоёмов (пояс 1 – осока носатая; пояс 2 – хвощ речной и кубышка жёлтая; пояс 3 – кубышка жёлтая и кувшинка чисто-белая), оз. Святое, Вологодская область. Фото Д.А. Филиппова.

низмы в водоёмах существуют в неоднородной системе на границе водной, воздушной и наземной сред.

Каждый экотоп формирует особые условия среды, в которых для растений наиболее важны физико-химические свойства воды (рН, общая минерализация, содержание кислорода, цветность, прозрачность), характер и свойства грунтов, морфометрия водного объекта (размеры, средние и максимальные глубины, характер береговой линии, наличие заливов), присутствие течения и его скорость, примыкающие растительные сообщества (лесные, луговые, кустарниковые, болотные, синантропные) и некоторые другие. Все эти экологические факторы воздействуют на растительный организм в комплексе. В ответ на подобное воздействие у растений выработались особые морфолого-анатомические приспособления и характерный внешний облик, они заняли определённые экологические ниши внутри водного объекта.

Существует значительное количество классификаций растений водоёмов и водотоков, основанных на четырёх основных подходах: аутэкологический – на основании отношения видов к градиенту экологического фактора (например, степени связи с водой или воздухом); типологический – на легко наблюдаемых признаках сообществ (например, растения погружённые или с плавающими листьями); физиономический – на внешних, бросающихся в глаза признаках самих видов; эколого-морфологический – на основе биоморфологии и экологии видов растений. В основу широко применяемой в

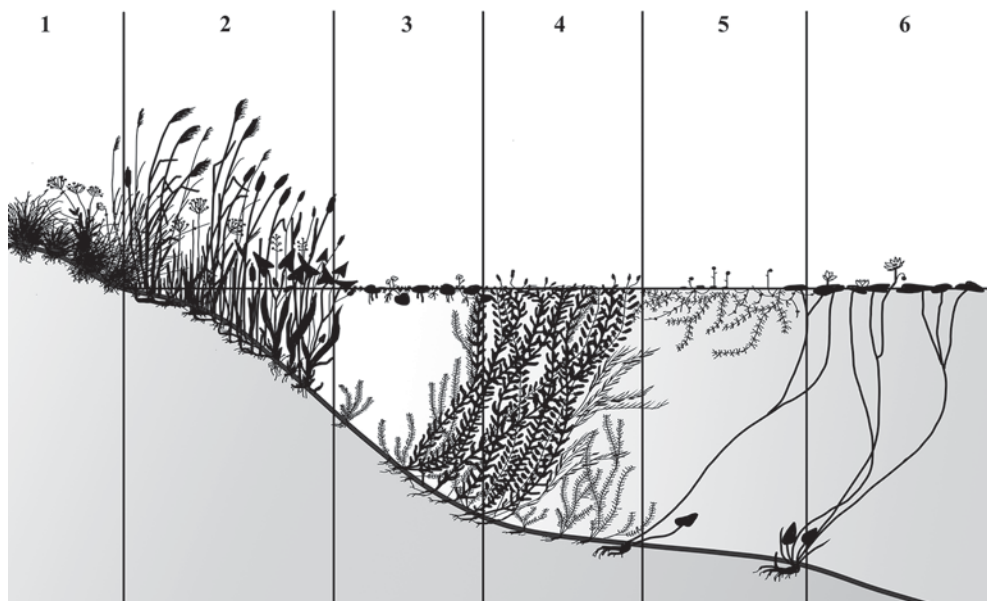


Рис. 2. Экологические группы водных растений: 1 – гигрофиты, 2 – гелофиты, 3 – свободно плавающие на поверхности воды гидрофиты, 4 – погружённые укореняющиеся гидрофиты, 5 – свободно плавающие в толще воды гидрофиты, 6 – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями.

настоящее время классификации положены степень насыщения среды водой (как основной фактор для макрофитов) и степень взаимодействия побегов растений с водной средой. Экотипологическая классификация^{60,61} является трёхступенчатой (группа экотипов – экотип – экогруппа) и в обобщённой форме выглядит следующим образом (схема, рис. 2).

Флора водного объекта – это совокупность всех видов растений, встречающихся на нём (см. рис. 2). Она может включать виды, относящиеся к одной или нескольким экологическим группам, но наибольшее значение для водоёма имеют растения, объединённые в «водную флору», которая, по сути, может считаться «лицом» данного водного объекта, тогда как околководные растения играют незначительную роль в функционировании водной системы.

Растения перечисленных выше экотипов и экогрупп формируют растительные сообщества. Водная растительность включает в себя гидрофитную (образована сообществами гидрофитов) и прибрежно-водную (образована сообществами гелофитов и гигрогелофитов). Для водных объектов характерны, как правило, маловидовые и часто монодоминантные растительные сообщества, поэтому иногда фитоценозы называют зарослями – тростниковые, озёрнокамышовые, рогозовые, водноореховые, рясковые. Это означает, что сообще-

⁶⁰ Папченко В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБиНТ, 2001. 200 с.

⁶¹ Папченко В.Г., Щербakov А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины. Гидрботаника 2005: материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам, Борок, 11–16 окт. 2005 г. Рыбинск, 2006. С. 377–378.

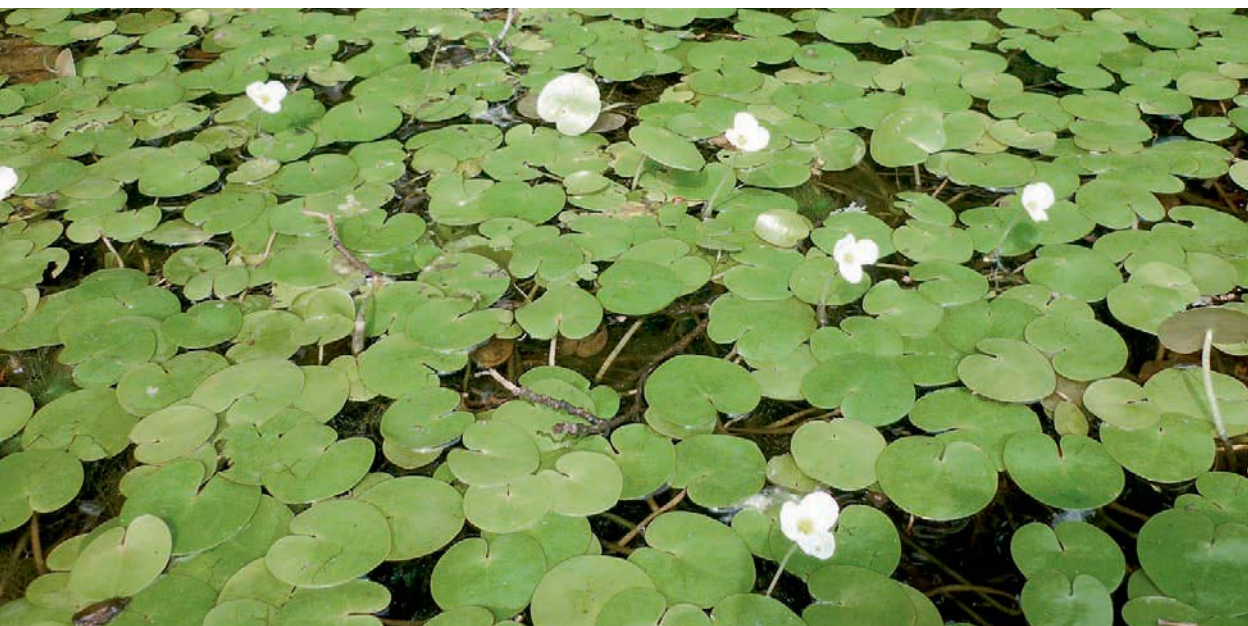
ства сформированы тростником южным, камышом озёрным, рогозом широколистным, водяным орехом и определённым видом рясок, соответственно.

Процесс появления и развития растительного покрова на акватории водоёма или водотока называется зарастанием, а его изучение – основная фундаментальная задача гидробиологии. Все типы водных объектов отличаются по характеру зарастания, то есть по его способу, типу и скорости. Скорость зарастания определяется как время прохождения *сукцессионных смен* сообществ от начала до завершения зарастания водного объекта (как правило, малый размер и глубина водного объекта, и антропогенное воздействие на него ускоряют процесс). Способ зарастания может иметь донный или сплавинный характер появления и развития растительности (большое значение имеют глубина водного объекта, характер берегов и мелководий, наличие/отсутствие примыкающих к нему болот). Тип зарастания – характер распределения растительных сообществ по акватории. Он обусловлен стадией развития растительного покрова и способом зарастания водного объекта. Различают следующие типы зарастания: сильно фрагментарный, фрагментарный, прибрежный, поясной (зональный), прибрежно-фрагментарный, сплошной подводный, сплошной многоярусный, сплавинный и другие.

Важной характеристикой зарастания водного объекта является степень зарастания²² (соотношение площади зарослей на водоёме к общей площади акватории этого водоёма). Существует несколько классификаций степени зарастания, но наиболее практичной может служить следующая: незарастающие – растительность занимает менее 1% акватории; очень слабо зарастающие – 1–10%; слабо зарастающие – 11–25%; умеренно зарастающие – 26–50%; сильно зарастающие – 51–75%; очень сильно зарастающие – >75%.

Малые водоёмы, в силу своих небольших размеров, очень подвержены зарастанию, поэтому могут служить отличным модельным объектом для решения как практических, так и фундаментальных задач.

Водокрас лягушачий. Фото Е.В. Ершковой.





Настоящие водные растения

Это группа растений, для которых водная среда служит оптимальным местообитанием (для нормального прохождения своего жизненного цикла требуют постоянного контакта своего вегетативного тела с водной средой), включающая свободно плавающие на поверхности воды или в её толще и погружённые укореняющиеся растения с плавающими листьями или без них. Данный экотип составляют 5 экогрупп.

Макроводоросли и водные мохообразные – экогруппа включает криптогамные (размножающиеся спорами) гидрофиты. В малых водоёмах встречаются харовые, зелёные, красные и сифоновые водоросли, риччии, риччиокарпос плавающий, скапани, фонтиналисы, лептодикциум речной, некоторые виды сфагнов и т.п. Мохообразные встречаются во многих типах малых водоёмов и, как правило, крупных зарослей не образуют, за исключением болот и некоторых болотных водных объектов. Харовые водоросли предпочитают воды с высокой концентрацией минеральных веществ, поэтому их можно встретить в мелководных водоёмах естественного происхождения и прудах с высокой минерализацией воды, где они могут образовывать «подводные луга» (сомкнутые харовые заросли). Исследование данной экогруппы требует специальных знаний и навыков особенно в плане видовой идентификации.

На фото: Заросли кувшинки белоснежной. Фото Е.В. Ершковой.



Печёночник риччия плавающая. Фото Е.В. Ершковой.



Влаголюбивый листостебельный мох скорпидиум скорпидиевидный. Фото Д.А. Филиппова.



Роголистник погружённый. Фото Е.В. Ершковой.



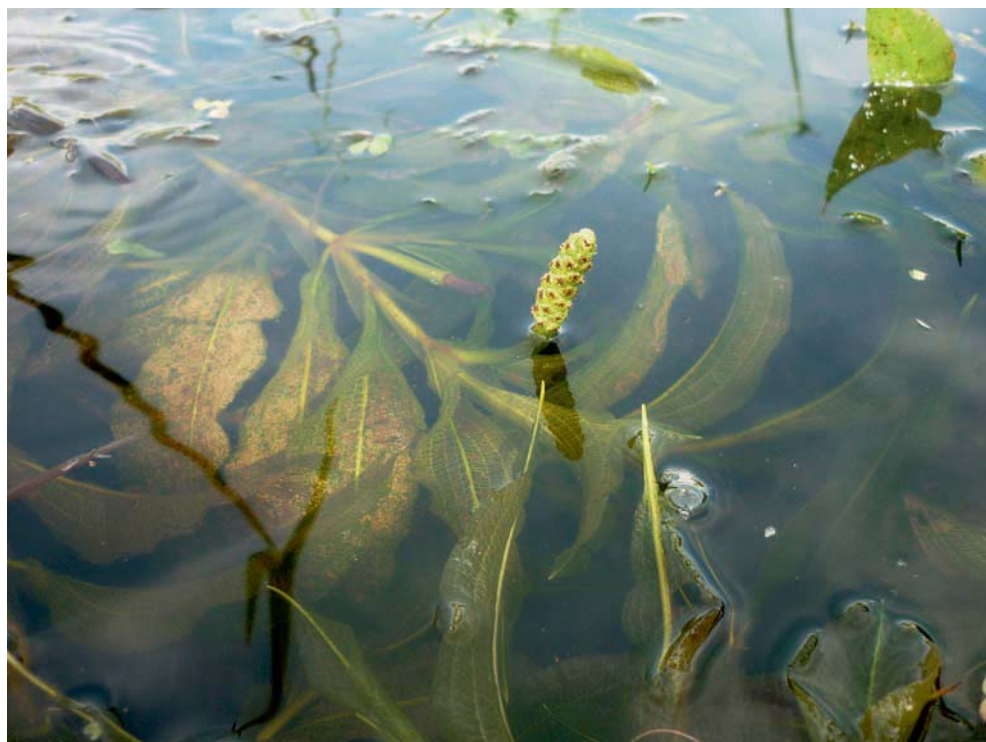
Цветки пузырчатки – свободно плавающего гидрофита. Фото И.В. Башинского.



Клоп пляя-крошка *Plea minutissima* отдыхает на веточке пузырчатки. Пузырьки этого хищного растения служат для ловли мелких водных организмов. Фото В.П. Николаева.

Свободно плавающие в толще воды гидрофиты – водные растения, у которых вегетативные побеги полностью погружены в воду и нет органов прикрепления к грунту. В малых водоёмах встречаются роголистники погружённый и донской, пузырчатки малая, средняя, обыкновенная и южная, ряска трёхдольная. У растений этой экогруппы, как правило, сильно рассечённые листья с большим количеством воздухоносных полостей, что обеспечивает хорошую плавучесть и процесс «парения» в водной толще. Так как растения поглощают растворенный кислород из водной среды, то у них редуцированы устьица. Они зимуют в придонных иловых отложениях в виде специализированных вегетативных почек – турионов. Весной из них появляются вегетативные побеги, которые на первых этапах развития (у роголистников и пузырчаток) прикреплены к грунту, а затем поднимаются в толщу воды. Турионы ряски трёхдольной минуют этап прикрепления и развиваются сразу в воде. Генеративные органы, как правило, воздушные.

Погружённые укореняющиеся гидрофиты – погружённые в водную толщу водные растения с развитой корневой системой, расположенной в грунте. В малых водоёмах наиболее обычны элодея канадская, уруть мутовчатая и сибирская, турча болотная, наяды, шелковники, ряд рдестов (пронзёнолистный, блестящий, курчавый, Берхтольда, туполистный, сплюснутый, гребенчатый), полушник озёрный и колючеспоровый, телорез обыкновенный и некоторые другие. У растений данной экогруппы корни выполняют функции всасывания и закоривания; весь вегетативный побег, а иногда и цветки, погружены в воду; побег имеет разветвлённую структуру, обладает



Рдест блестящий. Фото Е.В. Ершковой.



Рдест гребенчатый. Фото Е.В. Ершковой.



Заросли телореза обыкновенного. Фото Д.А. Филиппова.

высокой плавучестью за счёт развития в стебле и листьях воздухоносной ткани – аэренхимы.

Характерная черта укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями – наличие гетерофилии или разнолистности, в отличие от предыдущей группы. Большая часть вегетативного тела таких растений погружена в воду, а на побегах образуются листья двух видов: тонкие и кожистые подводные листья и листья плавающие на воде, обладающие плотной листовой пластинкой с восковой кутикулой и устьицами на верхней стороне, что способствует отталкиванию воды, облегчению процессам дыхания и поглощения кислорода из воздушной среды, а не из воды. Черешки, несущие плавающие листья, почти полностью состоят из воздухоносной ткани или имеют вздутия, содержащие аэренхиму. Цветки и соцветия обычно возвышаются над водой. В малых водоёмах встречаются некоторые виды рдестов (альпийский, злаковый, плавающий), кубышки жёлтая и малая, кувшинка чисто-белая, горец земноводный, водяной орех плавающий, лотосы каспийский и орехоносный.

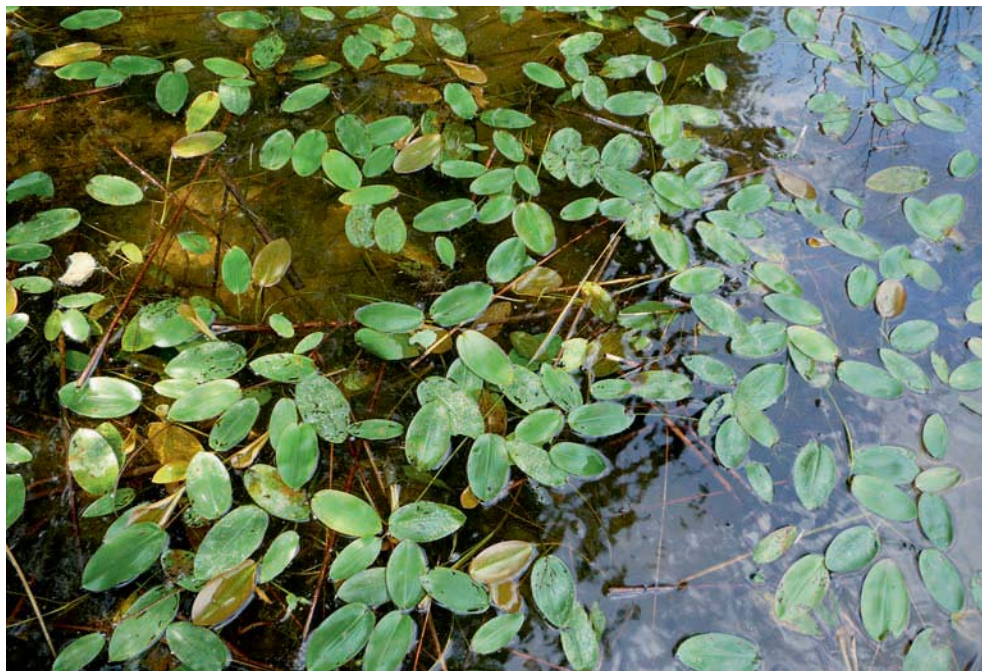
Свободно плавающие на поверхности воды гидрофиты – экогруппа неукореняющихся, свободно перемещающихся на поверхности воды водных растений. В малых водоёмах встречаются ряска малая, горбатая и турионообразующая, вольфия бескорневая, многокоренник обыкновенный, водокрас обыкновенный, сальвиния плавающая. Растения этой группы имеют плотные



Водяной орех плавающий, или чилим. Фото Е.В. Ершковой.



Горец земноводный. Фото Е.В. Ершковой.



Заросли рдеста плавающего. Фото Д.А. Филиппова.



Сообщество рясковых (1 – ряска малая, 2 – ряска горбатая, 3 – многокоренник обыкновенный, 4 – ряска турионообразующая). Фото Е.В. Ершковой.



Водный папоротник сальвиния плавающая. Фото Д.А. Филиппова.



Плавающий папоротник азолла. Фото А.А. Прокина.

листья, покрытые волосками или восковой кутикулой (такое приспособление защищает верхнюю сторону листа от воды). Устьица располагаются на верхней стороне листовой пластинки, что существенно облегчает газообмен растений. На побеге в основании листьев (в случае рясковых – на нижней стороне листеца) под водой образуются придаточные корни, которые выполняют функцию якоря.

Цветок кубышки желтой. Фото Е.В. Ершковой.





Прибрежно-водные растения

Такие растения включают две группы экотипов – гелофиты и гигрогелофиты. Гелофиты (или воздушно-водные растения) – укореняющиеся растения, вегетативное тело которых расположено как в воде, так и над её поверхностью. Они занимают прибрежные мелководья с глубиной обычно до 1 м, и тогда нижняя часть побега погружена у растений в воду, а верхняя возвышается над водой. Во время меженного периода мелководные участки могут обсыхать, тогда гелофиты растут в условиях полного контакта побегов с воздушной средой. По критерию высоты побегов выделяют экогруппу низкотравных гелофитов (высотой до 60–100 см; например, частуха подорожниковая, стрелолист обыкновенный, ежеголовники прямой и простой, сусак зонтичный, хвощ речной и др.) и высокотравных гелофитов (высотой 170–250 см; например, тростник южный, камыш озёрный, рогоз широколистный и узколистный, манник большой, цицания широколистная и другие). Они могут образовывать сплошные заросли по берегам и мелководьям малых водоёмов или произрастают отдельными куртинами.

Гигрогелофиты – растения уреза воды, освоившие сырые, перенасыщенные водой, слабо залитые и водопокрытые грунты. Данная группа прибрежно-водных растений типична для низких уровней береговой зоны затопле-

Камыш озёрный. Фото Е.В. Ершковой.



Стрелолист обыкновенный. Фото Е.В. Ершковой.



Сусак зонтичный. Фото Д.А. Филиппова.



Заросли хвоща речного. Фото Д.А. Филиппова.



Заросли тростника обыкновенного. Фото Д.А. Филиппова.



Заросли белокрыльника болотного. Фото Д.А. Филиппова.



Калужница болотная. Фото А.А. Прокина.



Заросли сабельника болотного. Фото Е.В. Ершковой.



Заросли вахты трехлистной. Фото Д.А. Филиппова.

ния, растения произрастают на прибрежных отмелях глубиной до 0.2–0.4 м, многие из них типичны для краевых участков сплавин. В малых водоёмах встречаются белокрыльник болотный, калужница болотная, сабельник болотный, вахта трёхлистная, осока острая, водяная, вздутая и ложносытевидная, клбнекамыш морской, ситняг игольчатый, дербенник иволистный, вех ядовитый, омежник водный, жерушник земноводный, касатик водный, полевица побегообразующая и др.

Осока острая. Фото Д.А. Филиппова.





Околоводные растения

Заходящие в воду (или околоводные) растения – береговые растения, закономерно встречающиеся на водопокрытом грунте. Данная группа включает два экотипа: 1) гигрофиты и 2) гигромезо- и мезофиты.

Гигрофиты – растения сырых/болотных местообитаний. Они занимают переувлажнённые берега и отмели (заходя довольно часто в воду вблизи низких берегов), наиболее активно развиваются на болотах и связанных с ними водных объектах. Иногда выделяют травянистые и древесные гигрофиты. К последним относятся ивы, которые часто обрамляют берега водоёмов и водотоков, и нередко растут в воде. По берегам малых водоёмов встречаются ивы пепельная, прутовидная и чернеющая, мята полевая, зюзник европейский и высокий, кипрей болотный, череда поникающая и трёхраздельная, чужеродный вид череда облиственная, несколько видов ситников (членистый, жабий, сплюснутый, развесистый), камыш лесной, а также многие виды осок, шейхцерия болотная, очеретник белый и др.

Гигромезофиты и мезофиты – растения сырых лугов. Они характерны для высоких уровней береговой зоны затопления и зоны заплеска, но, собственно, в водной среде встречаются редко. Виды данной экогруппы могут встречаться по берегам копаней, в пойменных понижениях, во временных

На фото: Ситник развесистый. Фото Е.В. Ершковой.



Мята полевая. Фото Е.В. Ершковой.



Вербейник обыкновенный. Фото Д.А. Филиппова.



Сушеница топяная. Фото Е.В. Ершковой.



Заросли папоротника телিপтериса болотного. Фото Д.А. Филиппова.

водоёмах, на олуговелых берегах водоёмов и водотоков. Это, например, мать-и-мачеха обыкновенная, вероника длиннолистная, лапчатка гусиная, полевица гигантская, девясил британский, двуклосточник тростниковидный, пырей ползучий, некоторые виды вейников и другие.

Заросли горца развесистого. Фото Д.А. Филиппова.





МИКРОМИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Малые водоёмы, как и более крупные, обильно населены разнообразными организмами, присутствие которых трудно заметить невооружённым глазом. Несмотря на свои размеры (от десятков микрон до нескольких миллиметров) и неприметность, такие организмы составляют основную биомассу любого водоёма и численно превосходят всех более крупных гидробионтов, населяющих тот же водоём. Речь идет, в первую очередь, о планктонных организмах, а также мельчайших «фракциях» обрастателей (*перифитона*) и донных обитателей (*бентоса*). Среди них есть одноклеточные и колониальные, а также многоклеточные организмы. Они – это основа всех трофических цепей водоёма, поэтому существование более крупных организмов в этой среде в значительной мере зависит от состояния популяций этих «незримых» гидробионтов.

Одноклеточные и колониальные фотосинтетические организмы обычно объединяются под внесистематическим названием «водоросли» и в совокупности своей составляют «фитопланктон» водоёма. Среди них наиболее обычны в пресных водах диатомовые (*Bacillariophyta*), зелёные (*Chlorophyta*), жёлто-зелёные (*Xanthophyceae*), динофитовые (*Dinophyceae*), эвгленовые водоросли (*Euglenoidea*) и цианобактерии (*Cyanobacteria*), также известные под устаревшим названием «синезелёные водоросли». В нормальных условиях концентрация фотосинтетических микроорганизмов составляет от сотни до нескольких тысяч клеток в 1 мм воды. При поступлении в водоём избыточ-

На фото: Личинки-науплии веслоногого рачка *Acartocyclops vernalis*. Фото Н.Л. Муравьевой.

ного количества *биогенных веществ* концентрация водорослей может резко возрастать, доходя до миллиона клеток в миллилитре, тогда происходит так называемое «цветение» водоёма. Малые водоёмы подвержены «цветению» в большей мере, чем крупные водные объекты, поскольку первые имеют меньший объём, и, соответственно, меньшую буферную ёмкость. «Цветение» воды представляет опасность для всех групп гидробионтов, включая сам фитопланктон – прозрачность воды резко падает, в результате чего многим фотосинтетикам не хватает солнечного света, и они начинают массово отмирать, насыщая воду токсическими веществами. Кроме того, в тёмное время суток «цветущие» водоросли прекращают фотосинтез и потребляют кислород, концентрация которого в воде в такие моменты становится крайне низкой. Всё это может привести к массовой гибели *гидробионтов*, дышащих растворённым в воде кислородом и не способных покинуть водоём либо пережить неблагоприятный период в виде покоящихся стадий. «Цветение» воды – яркий, но не единственный пример того, насколько сильно зависят экосистемы водоёмов от жизнедеятельности микроскопических организмов.

Гетеротрофные протисты, мелкие ракообразные (Crustacea) и коловратки (Rotifera) составляют так называемый «зоопланктон» водоёма. Вместе с «водорослями» эти мельчайшие организмы образуют основную *биомассу* водоёма и служат кормовой базой для более крупных животных – хищных насекомых, ракообразных, рыб и земноводных. В общих чертах микромир

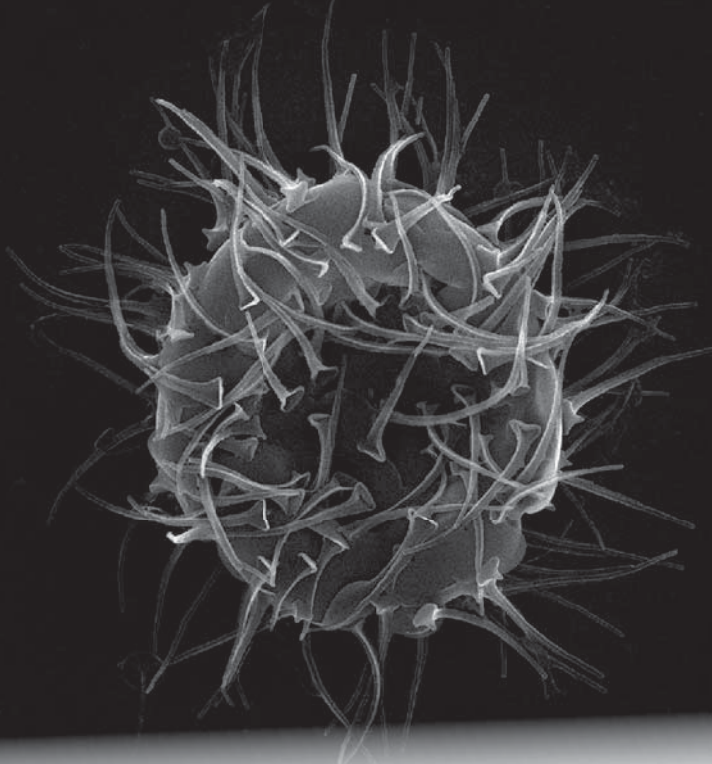


Циклоп (слева) и дафния (справа) – типичные представители зоопланктона малых водоёмов. Фото В.Б. Зверевой.

малых водоёмов достаточно сходен с таковым более крупных водоёмов. Различия качественного состава, как правило, могут быть зафиксированы на уровне родов и видов живых организмов, тогда как списки более крупных таксонов (семейств, отрядов), населяющих те или иные малые и большие водоёмы, могут быть практически идентичными. В малых водоёмах, в силу их сравнительно небольшой глубины, большую долю в биомассе зоопланктона занимают зарослевые и *литоральные* виды, тогда как в крупных и глубоких водоёмах львиная доля *биомассы* зоопланктона приходится на *пелагических* представителей.

Ветвистоусый рачок *Simocephalus* sp. Фото В.П. Николаева.





10µm

Протисты

Протистами называют одноклеточные эукариотические (то есть имеющие клеточное ядро) организмы, иногда образующие колонии, состоящие из одиночных клеток. Они населяют водоёмы всех типов и локализаций и встречаются во всех субаквальных биотопах. Среди них есть автотрофы (различные группы «водорослей») – продуценты, производящие органическое вещество и поставляющие его во все трофические цепи водоёма, а также гетеротрофы – первичные консументы – потребители органического вещества. Кроме перечисленных выше групп «водорослей», наиболее известными и широко распространёнными представителями протистов в пресных водах являются инфузории (Ciliophora) и амёбы, разнообразие которых очень велико. Среди инфузорий, помимо широко известной инфузории-туфельки и множества сходных с ней видов, обращают на себя внимание инфузории-трубачи (стенторы), как свободно плавающие, так и прикреплённые, а также сувойки. Последние ведут исключительно прикрепленный образ жизни, используя в качестве субстрата для образования колоний самые разные находящиеся в воде объекты – стебли и листья водных растений, валежник, камни, раковины моллюсков и даже покровы живых планктонных ракообразных. Также в водоёмах суши встречаются планктонные ресничные инфузории-тинтинни-

На фото: Экзоскелет солнечника *Raineriophrys kilianii*. Электронная микрофотография К.И. Прокиной.

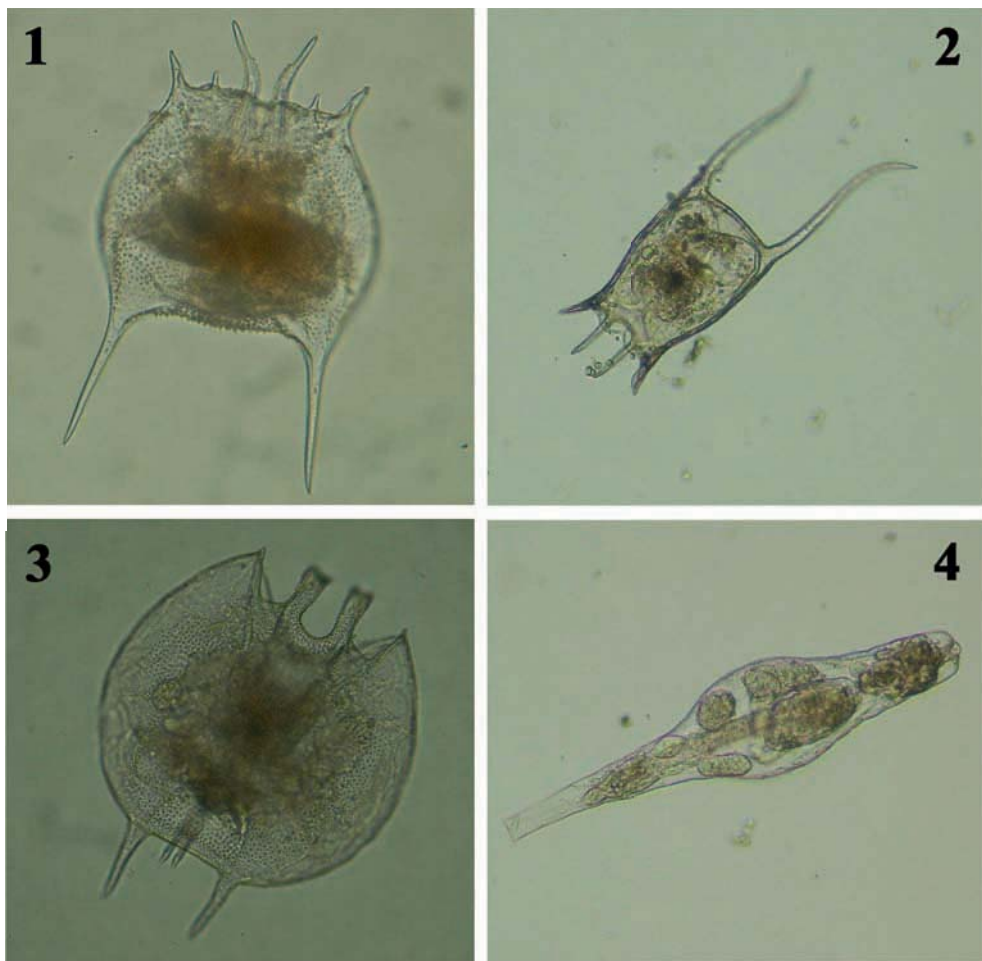


Сидячие инфузории *Vorticella* sp. на жуке-водолюбе *Helochaeres obscurus*. Фото В.П. Николаева.

ды, для которых характерно наличие колоколообразной или чашеобразной раковинки.

В придонных слоях воды, на поверхности грунта и в зарослевых биотопах широко распространены раковинные амёбы (ризоподы) – амёбоидные протисты, строящие органические раковинки, зачастую инкрустированные минеральными частицами. Среди них есть незначительное количество планктонных видов, остальные – это представители *бентоса* и зарослевой фауны, которые иногда присутствуют и в *пелагиали*, поднимаемые со дна и субстратов подводными течениями и ветро-волновыми процессами.

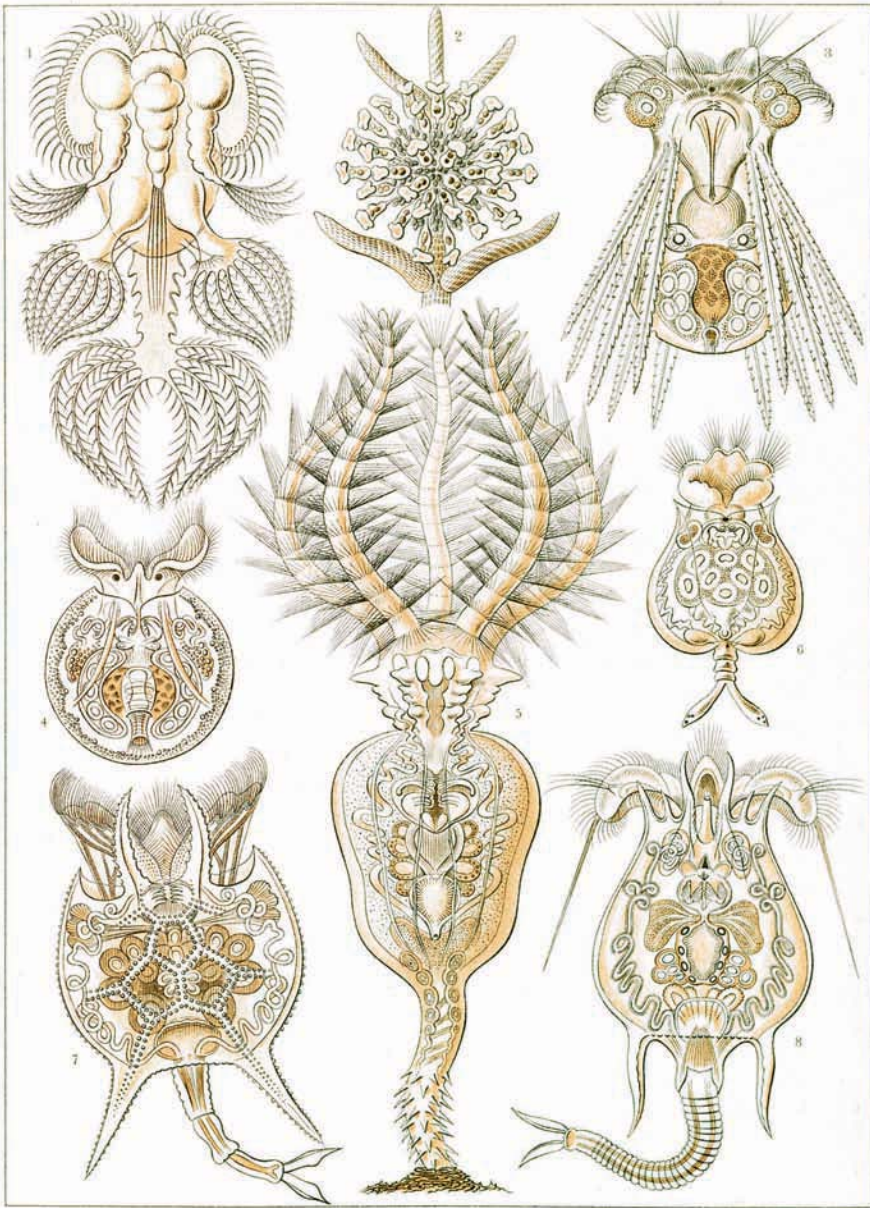
Помимо инфузорий и амёбоидных протистов, в пресных водоёмах нередко встречаются так называемые солнечники. В большинстве своём они имеют шаровидную форму тела с радиально расходящимися «лучами» – псевдоподиями, что делает их внешне похожими на морских радиолярий. Иногда солнечники могут быть достаточно крупными (до 1 мм в диаметре) и заметными невооруженным глазом. Наиболее обычными представителями солнечников в нашей фауне являются виды рода *Actinosphaerium*.



Коловратки

Это свободноживущие (реже – прикрепленные) многоклеточные организмы, характерной особенностью которых является наличие своеобразного реснитчатого коловращательного аппарата, обеспечивающего этим животным питание и передвижение. Мировая фауна коловраток (Rotifera) включает более 1500 видов, большинство которых населяет пресные водные объекты. Они распространены в водоёмах всех типов и размеров, и, как правило, весьма обильны во всех экотопах. Размеры тела варьируют в пределах от 40–50 мкм до первых миллиметров. Тело окружено кутикулой, которая у некоторых представителей утолщена и формирует панцирь, как, например, у планктонных коловраток родов *Keratella* и *Brachionus*. Питаются коловратки бактериями, одноклеточными водорослями, амёбами и инфузориями, а ино-

На фото: Коловратки *Brachionus quadridentatus* (1), *Keratella quadrata* (2), *Platylabus quadricornis* (3) и *Rotaria neptunia* (4). Фото В.А. Сенкевич.



Rotatoria. — *Зидертиере*.

Коловратки. Иллюстрация из книги Эрнста Геккеля «Красота форм в природе» (1904).

гда и более мелкими коловратками. Сами служат кормом для ранней молодежи большинства пресноводных рыб. Коловратки обладают высокой устойчивостью к экстремальным условиям, переживая в состоянии криптобиоза периоды высыхания и промораживания продолжительностью до нескольких лет.



Ветвистоусые ракообразные

Мелкие ракообразные (размер наиболее крупных представителей составляет 3–6 мм), мировая фауна ветвистоусых (Cladocera) насчитывает более 850 видов, а подавляющее большинство их – пресноводные или солоноватоводные. Тело покрыто хитиновым экзоскелетом, основные элементы которого – двустворчатый *карапакс* и головной щит. Многие виды способны размножаться как половым путём, так и *партеногенетически*, причем последний способ размножения превалирует. Самки таких видов на протяжении вегетационного периода рожают подобных себе *партеногенетических* самок, что позволяет им быстро достигать высокой численности в водоёме. Немногочисленные самцы кратковременно появляются в таких популяциях только осенью, либо при существенном ухудшении условий – падении уровня воды, резком снижении или повышении температуры, недостатке кислорода или кормовой базы. Оплодотворенные самцами самки вынашивают в выводковой сумке яйца, в то время как их *карапакс* дополнительно хитинизируется и видоизменяется. При последующей линьке такой *карапакс* сбрасывается самкой вместе с заключенными в нем яйцами и «захлопывается» – образуется эфиппиум – оболочка для яиц, который затем оседает на дно или выносится ветро-волновыми процессами в прибрежную часть водоёма.

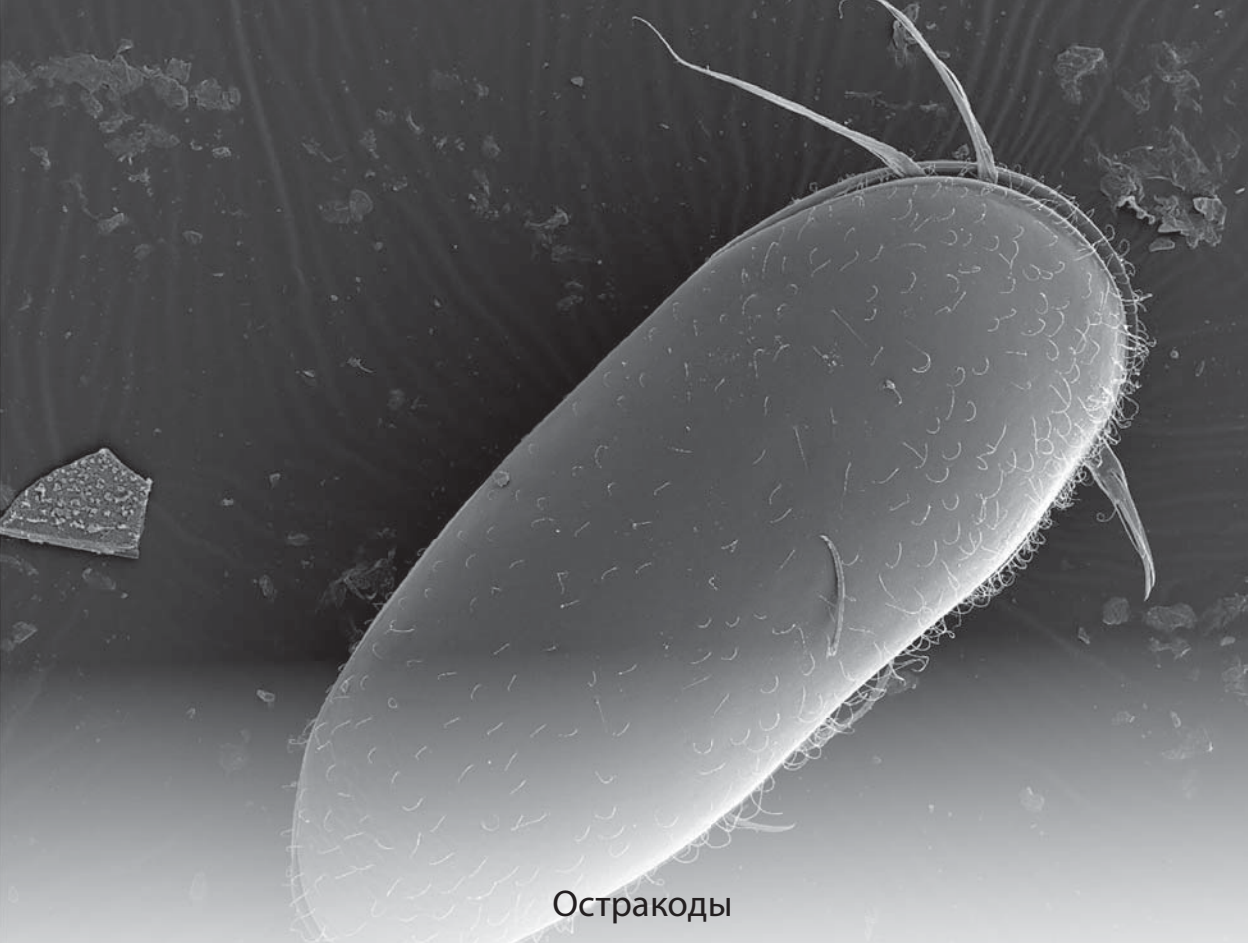
Рис.: Ветвистоусый рачок *Daphnia magna*. Фото Н.Л. Муравьевой.

Яйца в эфиппиуме сохраняют жизнеспособность на протяжении нескольких лет, порой десятилетий и даже сотен лет. Известны случаи успешного выхода молоди из эфиппиумов, извлеченных из слоёв донных отложений возрастом около 800 лет.

Почти все виды кладоцер могут быть встречены как в малых, так и в больших водоёмах. Представители зарослевой и *литоральной* фауны в крупных водоёмах сосредоточены в основном в прибрежной зоне и мелководных участках, тогда как в малых водоёмах они могут встречаться по всей площади и численно превосходить *пелагические* виды. Немногие пресноводные кладоцеры – хищники, например, это представители родов *Leptodora*, *Polyphemus* и *Bythotrephes*, населяющие *пелагиаль*, и, соответственно, не часто встречающиеся в мелководных, обильно зарастающих макрофитами, водоёмах. К *пелагическим* фильтраторам относятся многие виды дафнид, некоторые босминиды (*Bosmina coregoni*), а также ктеноподы родов *Sida*, *Holopedium* и *Diaphanosoma*. Эти рачки питаются планктонными одноклеточными и колониальными водорослями и взвешенными в воде частицами *демпума*. Некоторые из них (например, род *Sida*, *Diaphanosoma brachyurum*) встречаются на мелководье и даже в зарослях водоёмов; тем не менее, их присутствие в большей мере характерно для водоёмов, имеющих *пелагическую* часть.

Наибольшее видовое разнообразие кладоцер наблюдается в мелководных участках – на открытой и зарастающей макрофитами *литорали*. Количество видов здесь может превышать таковое в *пелагиальной* части того же водоёма в 5–10 раз. Обычно в одном водоёме сосуществует 10–30 видов ветвистых ракообразных. Большинство из них питаются одноклеточными и колониальными водорослями, которых ловят в планктоне, либо соскребают бактериально-водорослевые обрастания с различных подводных субстратов (поверхности дна, стеблей и листьев макрофитов и др.).

Относительно специфическая фауна кладоцер свойственна временным (эфемерным) водоёмам. Здесь встречаются некоторые представители дафнид, моинид и хидорид, не характерные для постоянных водоёмов (например, *Daphnia magna*, *Moina brachiata*, *Dunhevedia crassa*). Существенные факторы, определяющие фауну ракообразных таких водоёмов – это отсутствие (в большинстве случаев) в них рыб и экстремальные условия, связанные с периодическим исчезновением водоёма как такового. Все обитающие здесь кладоцеры могут образовывать стойкие стадии (эфиппиумы с заключенными внутри яйцами), способные пережить длительное высыхание, нагрев и промораживание дна водоёма. Однако, наряду с видами специфическими для временных водоёмов, здесь часто встречаются многие кладоцеры, характерные для постоянных малых и крупных водоёмов.



Остракоды

Ещё одна группа мелких (от десятых долей миллиметра до 2–3 см) ракообразных – остракоды (Ostracoda), характерная особенность которых – двустворчатая хитиновая раковинка, зачастую обызвествленная, покрывающая всё тело рачка. Они населяют водоёмы различной солёности, включая моря и океаны. Мировая фауна остракод, обитающих в континентальных водах, насчитывает около 2000 видов. Питаются они преимущественно *детритом* и *перифитоном*. Вместе с *клагоцерами* и *копеподами*, эти рачки встречаются во многих постоянных и временных малых водоёмах. В большинстве своём, они населяют зарослевые и придонные биотопы, поскольку не способны к продолжительному активному плаванию. Многие виды могут откладывать яйца, стойкие к высыханию и нагреву, что даёт им возможность обитать в эфемерных водоёмах, где они зачастую достигают большой численности. Благодаря разнообразию видов, многие из которых приурочены к специфическим условиям среды, эти рачки – организмы-индикаторы, используемые в экологическом *мониторинге* и *палеоэкологических* реконструкциях. Остракоды известны с начала ордовикского периода палеозойской эры (485–445 млн. лет назад). Описано множество ископаемых видов, благодаря чему они также являются важными инструментами *стратиграфических исследований*.

На фото: Остракода рода *Dolerocypris*. Электронная микрофотография А.Н. Неретиной.



Веслоногие ракообразные

Один из наиболее обширных таксонов среди ракообразных – веслоногие (Copepoda). Его представители населяют океаны, моря и разнотипные континентальные воды. *Веслоногие ракообразные* включает большое число паразитических форм, однако в пресных и солоноватоводных водоёмах наибольшее обилие и экологическое значение имеют свободноживущие копеподы – преимущественно планктонные, реже *бентосные*. Наряду с *клагоцерами*, копеподы формируют основную часть *биомассы* зоопланктона как в крупных озёрах и реках, так и в малых водоёмах различных типов. В первую очередь речь идет о представителях отрядов Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida. Планктонные виды питаются в основном одноклеточными водорослями, однако среди них встречаются и хищники, поедающие коловраток, клагоцер, других копепод и даже водных личинок двукрылых. Как и в случае с клагоцерами, подавляющее большинство видов свободноживущих копепод общие для крупных и постоянных малых водоёмов. Определённые ограничения на возможный состав фауны копепод накладываются, опять же, эфемерные водоёмы – поскольку в них могут стабильно существовать в основном те виды, которые способны откладывать покоящиеся яйца, стойкие к высыханию и промерзанию. Продуктирование покоящихся яиц достоверно показано только для небольшого числа пресноводных веслоногих. В то же время, имеются указания на небольшое число видов, населяющих преимущественно временные водоёмы и редко встречающиеся в постоянных. К таким видам относятся, например, *Cyclops furcifer*, *Megacyclops latipes*, *Acanthocyclops vernalis* и некоторые другие.

На фото: Веслоногий рачок *Acanthocyclops vernalis*. Фото Н.Л. Муравьевой.



ТРЕМАТОДЫ

Трематоды, или дигенеи (класс Trematoda), – группа паразитических плоских червей, также являющаяся неотъемлемой частью сообществ малых водоёмов. Биомасса паразитов на стадии свободноплавающих личинок может быть значительной, не уступая биомассе некоторых групп водных беспозвоночных. Все дигенеи имеют сложный жизненный цикл, включающий одного или более промежуточных хозяев и окончательного (дефинитивного) хозяина. В качестве первого промежуточного хозяина для превалирующего большинства трематод выступают моллюски, в малых водоёмах в этой роли оказываются двустворчатые и брюхоногие (как жабродышащие, так и и легочные). Поэтому в научных исследованиях для описания биоразнообразия паразитов часто прибегают к изучению паразитов моллюсков, что отражает целостную картину зараженности сообщества. Многие виды трематод имеют второго промежуточного хозяина, в качестве которого выступают беспозвоночные, рыбы, амфибии, рептилии, мелкие млекопитающие и птицы. В качестве окончательных хозяев зачастую трематоды выбирают позвоночных, в числе которых отмечены рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие.

Жизненный цикл трематод сильно отличается у разных видов, однако есть некоторые общие характерные черты, в особенности, если рассматривать его через призму жизни малых водоёмов. Яйца трематод с экскрементами позвоночных попадают в воду. Здесь они развиваются в личиночную стадию,

На фото: Свободноплавающие личинки (церкарии) трематоды *Haematoloechus asper* – паразита земноводных, в чашке Петри с препаровальной иглой (черная полоса). Фото А.О. Свинаина.

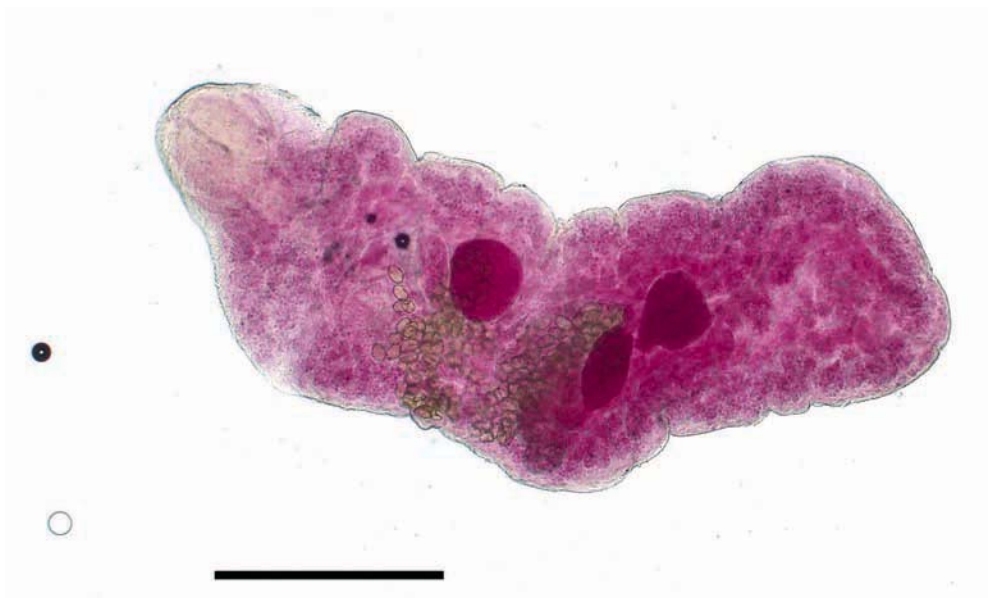
называемую мирацидий. Мирацидий имеет множество ресничек, служащих для свободного передвижения в воде и поиска первого промежуточного хозяина. Характерным отличием мирацидиев от всех других стадий является наличие глаз, которые редуцируются при попадании в моллюска. Жизнь мирацидия зачастую коротка и, если он не успевает найти подходящего моллюска, то погибает. Найдя хозяина, в его теле мирацидий развивается в следующую личиночную стадию – материнскую спороцисту. Она локализуется в гемоцеле (первичной полости), печени, мантии, жабрах двустворчатых моллюсков. Внутри материнской спороцисты образуются зародышевые клетки, дающие начало дочерним поколениям – редиям или дочерним спороцистам (у разных видов разные варианты дочерних поколений). Редии отличаются от дочерних спороцист наличием пищеварительной системы, тогда как дочерняя спороциста представляет собой мешок, заполненный развивающимися зародышевыми клетками, из которых формируются уже новые стадии развития трематод – церкарии. Отличия заключаются и в характере «рождения» дочерних поколений – зачастую редии разрывают оболочки материнской спороцисты, тогда как дочерние спороцисты выходят из «родильного отверстия», тем самым продлевая жизнь материнской спороцисты и возможность рождения новых дочерних поколений.

Некоторые учёные предположили наличие эусоциального поведения у дочерних поколений некоторых видов трематод – когда часть особей не размножаются, а помогают размножающимся особям. Их редии в моллюске можно подразделить на две хорошо отличающиеся группы – «солдат» и «маток». Солдаты-редии активно перемещаются в теле моллюска и ловят непрошенных гостей – мирацидиев чужих видов, активно поглощая их. Другие же – редии-матки, крупные личинки, заняты производством следующих стадий развития – церкарий. Хотя это подвергалось критике со стороны ряда паразитологов, одно понятно точно – редии способны перемещаться в тканях моллюска и поглощать его ткани, а вместе с тем и непрошенных гостей, за счёт активного питания и наличия пищеварительной системы. В отличие от редий многие дочерние спороцисты питаются всей поверхностью тела и не имеют специальных органов, в эволюционном плане являясь вторично упрощёнными стадиями.

Церкарии – следующая стадия развития трематод, обладающая чертами свободноплавающей личинки, имеющая собственно тело и хвост, строение которого различается у разных групп трематод. Церкарии выходят из моллюсков в толщу воды и ведут активный поиск своих вторых промежуточных хозяев. При внедрении в тело второго промежуточного хозяина церкарии отбрасывают хвост за ненадобностью и формируют последующие новые стадии развития – мезо- или метцеркарии. Существуют виды, например, печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*), церкарии которых минуют стадии промежуточных хозяев и, отбрасывая хвост, формируют цисты на поверхности водных растений (адолескарии), дожидаясь момента, когда их съест окончательный хозяин (крупный рогатый скот), в теле которого уже



Свободноплавающая личинка (церкария) трематоды из семейства Schistosomatidae.
Фото А.О. Свирина.



Взрослая особь паразита *Dolichosaccus rastellus*, прикрепляющегося присоской к кишечнику окончательного хозяина (земноводных). Препарат, окрашенный квасцовым кармином Гренахера. Фото А.О. Свирина.

и формируется взрослый червь, называемый маритой. Количество выходящих в день церкарий из тела моллюска может составлять от нескольких десятков и сотен до десятков тысяч, а продолжительность выхода церкарий порой может растягиваться на месяцы. Именно на стадии церкарий трематоды могут служить пищей другим гидробионтам, являясь таким же компонентом зоопланктона, как и свободноживущие ветвистоусые ракообразные, инфузории или амёбы.

Для многих видов трематод характерна гостальность – специфическая привязанность к своему хозяину, и лишь немногие виды обладают широким спектром хозяев. Гостальность существует на всех этапах развития паразита: в качестве первого промежуточного хозяина трематоды часто выбирают только один вид моллюсков, либо два, но близких; вторые промежуточные могут быть только амфибиями, рыбами и т.д.; окончательный хозяин – нередко только определенная группа птиц или млекопитающих, а иногда даже единственный вид. Вариантов огромное множество, каждый цикл отдельно взятого вида трематод уникален.

В ходе сотен миллионов лет совместной эволюции, «гонки вооружений» хозяина и паразита, между ними возникли сложные системы взаимодействий, позволяющие выживать и стабильно сосуществовать в популяциях хозяев. У многих паразитов, в том числе и трематод, выработались особые механизмы манипуляции своими жертвами: они могут изменять физиологию, поведение и даже их внешний облик для того, чтобы попасть к окончательному хозяину. В качестве примера изменения морфологии под действием трематод можно привести североамериканский вид *Ribeiroia ondatrae*, изменяющий внешний облик головастиков амфибий. При попадании в тело амфибии он перестраивает их развитие и ведет к формированию дополнительных конечностей. С такими деформациями амфибии становятся менее подвижны и более подвержены риску поедания окончательным хозяином, в качестве которого выступают цапли. В Евразии есть вид трематод *Strigea robusta*, который вызывает у зелёных лягушек и жаб синдром «аномалии Р», описанный еще в середине XX века французским ученым Жаном Ростаном. Амфибии с этим синдромом имеют измененные укороченные или изогнутые конечности и множество пальцев, что повышает риск быть съеденными кряквой, которая и служит паразиту окончательным хозяином. Спороцисты *Leucochloridium paradoxum* прорастают в щупальца гигрофильных улиток – янтарок, которые обычны в зарослях гелофитов по берегам водоемов, увеличиваются в диаметре и становятся ярко-зелёными. Пульсирующие движения щупальца напоминают гусениц и привлекают птиц, поедающих таких «псевдогусениц», а уже в кишечнике птиц метацеркарии превращаются во взрослых червей, замыкая свой жизненный цикл. Щупальца улитки, оторванные птицей, регенерируют и туда проникают новые спороцисты, служащие приманкой для новых птиц-хозяев.

Таким образом, трематоды, несмотря на свой паразитический образ жизни, могут считаться постоянным компонентом водных экосистем и быть



Деформации конечностей (аномалия *P*) у головастика озёрной лягушки, вызываемые трематодой *Strigea robusta*. Фото А.О. Свинина.

включенными в рацион питания гидробионтов. Всё это делает трематод уникальной группой, поддерживающей целостность функционирования экосистем и составляющей определенную долю её биомассы в малых водоёмах.



МАКРОМИР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Во внутренних водных объектах, которые объединяют водотоки и водоёмы суши, встречается меньше типов беспозвоночных, чем в океане, но больше, чем в наземно-воздушной среде обитания.

Такие типы первичноводных (исходно эволюционировавших в водной среде) многоклеточных беспозвоночных животных как губки (Spongillida), мшанки (Ectoprocta или Bryozoa), внутрипорошицевые (Entoprocta) и немертины (Nemertea) не типичны для малых водоёмов, их представители в водоёмах суши в основном встречаются в крупных реках и озёрах. Другие первичноводные животные (кольчатые и круглые черви, моллюски и ракообразные) в малых водоёмах обычны, но менее разнообразны, чем в крупных. В частности, из кольчатых червей здесь не встречаются многощетинковые (Polychaeta), редки рачьи пиявки (Branchiobdellida), паразитирующие на речных раках, и представители класса Aphanoneura.

Вторичноводные (заселившие воду с суши) животные: насекомые, паукообразные и легочные моллюски (Pulmonata), наоборот, очень разнообразны в малых водоёмах.

Из кишечнополостных (Cnidaria) в постоянных малых водоёмах достаточно обычны гидры (Hydrozoa), порой формирующие целые «сады» на водных растениях. Также среди растительности и на прочих погруженных субстратах

На фото: Типичные представители макромира водоёмов – щитень весенний *Lepidurus apus*, жаброноги, личинки и куколки кровососущих комаров. Фото П.В. Черенкова.



Гидра с добычей – ветвистоусым рачком. Фото В.П. Николаева.



Взрослый волосатик. Фото С.Л. Соболева.

встречаются свободно живущие плоские (Platyhelminthes) и брюхопесочные (Gastrotricha) черви, хотя их общее разнообразие здесь ниже, чем в озёрах и водотоках. Иногда можно встретить взрослых волосатиков (Gordiida), неполовозрелые стадии которых практически «зомбируют» заражённых ими насекомых и вынуждают их тонуть в воде для обеспечения водного размножения выходящего из них паразита.

Малощетинковые (олигохеты) и круглые (нематоды) черви обычны в донном грунте и скоплениях нитчатых водорослей. Некоторые олигохеты особенно обильны в торфяном грунте болотных водоёмов, например, представители семейства Lumbriculidae.

В хорошо прогреваемых постоянных малых водоёмах, к которым приходят на водопой дикие и домашние животные, встречаются медицинские пиявки (род *Hirudo*), способные наряду с черепашьими (*Placobdella costata*), пить кровь человека. Там же обычны улитковые Glossiphonidae и некровососущие хищные червеобразные малые ложноконские пиявки (Erpobdellidae), из которых наиболее редка однополосая (*Erpobdella monostriata*), известная в России по находкам в двух озёрах Большеземельской тундры и одном лесном озере в Воронежской области. Рыбьи пиявки (Piscicolidae) оправдывают свое название, и питаются исключительно на рыбах. В Арктике встречаются ближайшие родственники пиявок – Acanthobdellida, паразитирующие на лососевых, хариусовых рыбах, и иногда на налиме и трехиглой колюшке

Из моллюсков в малых водоёмах обычно не встречаются крупные двустворчатые (Bivalvia) фильтраторы семейств Unionidae и Dreissenidae, а вот



Овальные кладки яиц пиявок *Erpobdella* sp. на большом прудовике *Lymnaea stagnalis*.
Фото С.Л. Соболева.



Жаброног *Artemia parthenogenetica*, вид анфас. Фото В.П. Николаева.



Взрослый водяной клещ *Eylais hamata*. Фото Н.Л. Муравьевой.

прочие более мелкие двустворки и различные брюхоногие (Gastropoda), особенно легочные, здесь обычны, разнообразны и многочисленны.

Обычны в малых водоёмах тихоходки (Tardigrada), миниатюрные родственники членистоногих, покоящиеся стадии которых способны переживать очень длительное обезвоживание, высокие и низкие температуры, почти полное отсутствие кислорода. Это позволяет им жить даже в таких нестабильных по увлажнению местообитаниях как моховые подушки.

В малых водоёмах не встречаются креветки, кумовые, мизиды, настоящие раки и крабы, здесь обеднена фауна амфипод (бокоплавов). В то же время, в подземных водах и пещерных водоёмах, наоборот, в целом высоко разнообразии амфипод, изопод и креветок, обычны батинеллиевые (Bathynellacea), хотя в каждой конкретной пещере набор видов минимален, и часто они эндемичны, то есть известны из одной пещеры или карстового района. Преимущественно с временными водоёмами связано большинство групп и видов листоногих ракообразных.

Некоторые водяные клещи (Hydrachnidia), такие как Piersigiidae, представители родов *Parathyas* и *Euthyas* из семейства Hydryphantidae приурочены к временным водоёмам, Calyptostomatidae – к болотным. В малых водоёмах обычны панцирные клещи (Oribatida), иногда встречаются Halacaridae. Значительной спецификой отличается комплекс клещей, обитающих в источковых комплексах.



Каёмчатый охотник *Dolomedes fimbriatus* – самый крупный хищник на поверхностной плёнке воды. Фото И.В. Башинского.

В пойменных малых водоёмах нередки пауки серебрянки (*Argyroneta aquatica*), живущие под водой в шарообразном паутинном домике, изнутри наполненном воздухом. Этот воздух паук таскает под воду на своём теле, покрытом густыми гидрофобными волосками. На поверхности воды охотятся крупные пауки рода *Dolomedes*.

Беспозвоночные животные малых водоёмов представлены обитателями дна – *бентосом*, толщи воды – зоопланктоном и нектоном, верхнего слоя воды – гипонейстоном, зарослей макрофитов – зоофитосом, поверхностей подводных предметов – перифитоном, а также жителями полуводных биотопов.

В целом, разнообразие первичноводных многоклеточных животных во внутренних водоёмах существенно ниже, чем в морях и океанах. Меньше и их размеры. Это связано с тем, что большая часть видов ведет прикрепленный или подвижный придонный образ жизни, питаясь осаждающимся *детритом*. Объём воды, который поставляет этот *детрит*, образующийся при отмирании фито- и зоопланктона, над одинаковой площадью грунта в морях и океанах, конечно, больше, чем в большинстве водоёмов суши, особенно малых. Кроме того, во внутренних водоёмах, по сравнению с океанами и морями, менее стабильны условия жизни *гидробионтов*. В частности, в течение сезона и ряда лет меняется уровень воды, температура, содержание растворенного кислорода, органического вещества, минерализация, прозрачность, пресс хищников и другие факторы среды.

Вторичноводные животные – насекомые, паукообразные и лёгочные брюхоногие моллюски более разнообразны во внутренних водоёмах, по сравнению с океанами и морями, и больше всего их как раз в малых. В первую очередь это связано с возможностью этих животных перемещаться от одного водоёма к другому, в силу дыхания атмосферным воздухом и способностью переживать неблагоприятные условия, вплоть до пересыхания воды.



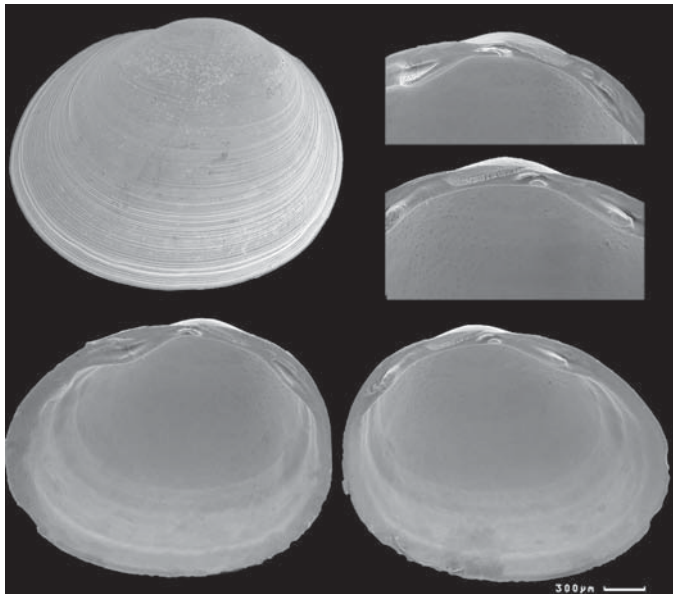
МОЛЛЮСКИ

В фауне внутренних водоёмов европейской части России встречаются представители 16 семейств, из которых 11 отмечено в малых водоёмах. В настоящее время из-за активного пересмотра систематики моллюсков с применением молекулярно-генетических и анатомических признаков, которая ранее была основана преимущественно на строении раковины, более точные оценки разнообразия группы затруднены, как затруднена, в некоторых случаях, и видовая идентификация её представителей.

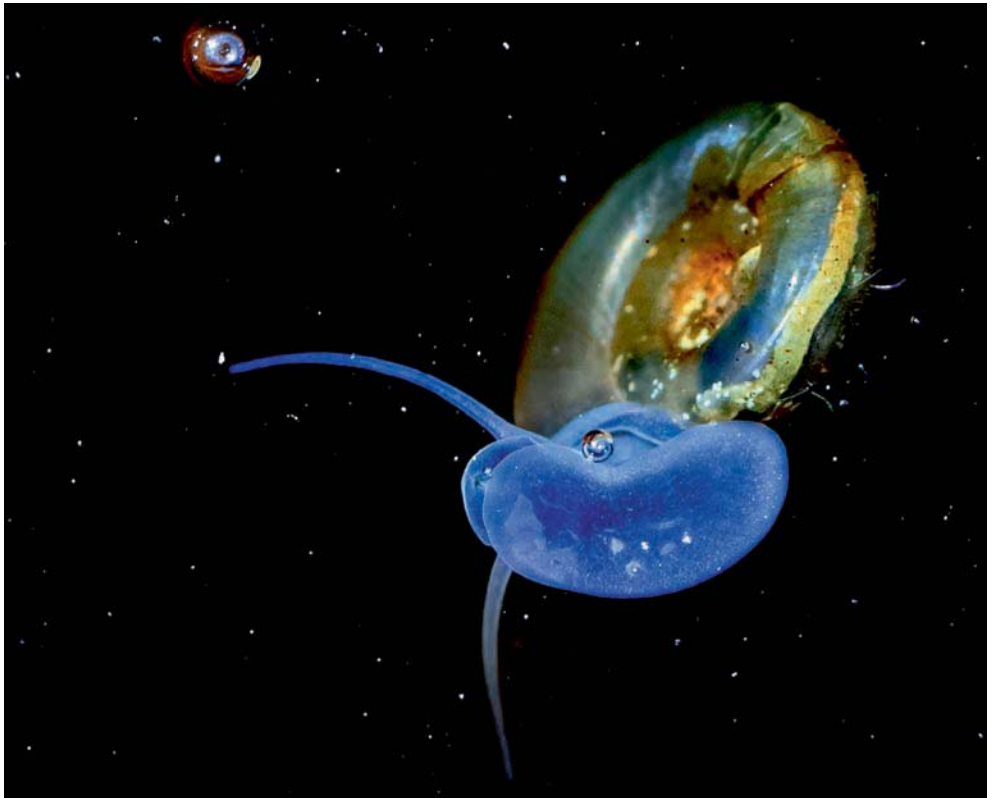
Из двустворчатых (*Bivalvia*) моллюсков, относящихся по типу питания к фильтраторам или совмещающих фильтрацию с собиранием пищи, в малых водоёмах широко распространены и часто достигают высокой численности представители семейства шаровок (*Sphaeriidae*). В наиболее глубоких пойменных водоёмах (старицах) могут также обитать крупные *Unionidae* – перловицы (род *Unio*) и беззубки (рода *Anodonta* и *Pseudanodonta*). Расселяются униионыды с помощью личинок – глохидиев, которые паразитируют на рыбах.

Некоторые виды шаровок предпочитают временные водоёмы (например, *Musculium creplini*), среди горошинок (*Euglesinae*) есть специализированные обитатели болотных водоёмов и истоковых комплексов разных типов.

На фото: Большой прудовик *Lymnaea stagnalis*. Фото С.Л. Соболева.



Раковина горошинки *Euglesa personata* – обитателя гелокренов. Электронная микрофотография Д.М. Палатова.



Массовый вид малых водоёмов – катушка окаймлённая *Planorbis planorbis*. Фото В.Б. Зверевой.

Разнообразие брюхоногих (Gastropoda) моллюсков в рассматриваемых нами водоёмах существенно выше, чем двустворчатых. Среди типичных обитателей водоёмов поймы необходимо упомянуть живородок или лужанок (*Viviparus contectus*, Viviparidae), не откладывающих яйца, а отрождающих сразу маленьких улиточек. Здесь же встречаются битинииды (Bithyniidae) и затворки (Valvatidae), устье раковины которых, как и у живородок, закрыто крышечкой, что позволяет им переносить неблагоприятные периоды пересыхания, чрезмерного прогревания воды и массового развития цианобактерий и водорослей («цветение воды»), вследствие которого часто наблюдается резкое снижение концентрации растворённого в воде кислорода.

Безусловные лидеры по разнообразию и обилию в малых водоёмах – легочные моллюски (Pulmonata), которые обычно дышат атмосферным воздухом и гермафродитны. Здесь надо оговориться, что кроме лёгочного дыхания, эти моллюски эффективно используют кожное, в том числе с помощью адаптивных жабр – специальных выростов, пронизанных кровеносными сосудами, а также с помощью «диффузионной жабры» – выталкиваемого из лёгкого пузырька воздуха, который по разнице концентраций обогащается кислородом, растворённым в воде, или может присоединяться к другим пузырькам воздуха под водой. Более того, полость лёгкого может заполняться водой, и оно тоже начинает функционировать как жабра. Такая пластичность в способах дыхания позволяет легочным брюхоногим осваивать самые разные биотопы, вплоть до глубоководных, быть активными подо льдом, переживать неблагоприятные явления в жизни водоёмов.

К Pulmonata относятся чашечковые (Acroloxidae) с колпачковидной раковиной, катушки (Planorbidae) с плоскоспиральной, а также прудовики (Lymnaeidae), раковина которых варьирует по форме от уховидной до башневидной, и физиды (Physidae). Все легочные моллюски лишены крышечки, а представителей семейства физид можно отличить по тому, что устье их раковины по левую сторону от ее оси (все остальные наши брюхоногие моллюски имеют правозавитые раковины). Среди представителей этих семейств есть специализированные обитатели практически всех типов малых водоёмов. Например, малый прудовик (*Galba truncatula*) обитает в истоковых комплексах и различных лужах, вплоть до отпечатков копыт, заполненных водой. Виды *Aplexa hypnorum* (Physidae), *Anisus spirorbis*, *A. leucostoma*, *Lamorbis rossmaessleri* (Planorbidae) приурочены к обитанию в небольших временных местообитаниях, включая пойменные лужи, а виды *Stagnicola corvus* и *S. palustris* – постоянным пойменным, в том числе болотным водоёмам. Физиды обычны во временных и полупостоянных водоёмах.

Особенно много брюхоногих встречается в зарослях макрофитов. Чашечковых часто можно встретить на розетках телореза, а прудовиков и катушек – практически на любой растительности, от придонных стеблей прибрежно-водных растений (гелофитов) и настоящих водных растений (гидрофитов) до поверхностно-плавающих листьев.

Брюхоногие в основном питаются различными обрастаниями, соскребая их с помощью радулы – хитиновой тёрки, расположенной в ротовой полости. Они также могут поедать гниющие ткани растений и *детрит*, а большой прудовик (*Lymnaea stagnalis*) не гнушается и падалью. Отмечены даже случаи каннибализма и поедания своих кладок, что обычно наблюдается в период размножения.

Как и другие организмы, моллюсков используют для индикации качества среды их обитания. В последнее время появились методы, основанные на физиологическом ответе отдельной особи на изменения среды, в частности использование частоты сердечных сокращений двустворчатых для контроля изменений температуры, солёности, концентраций тяжёлых металлов и нефтепродуктов в питьевой воде.

Многие виды брюхоногих служат хозяевами (одними из) для паразитических плоских червей трематод, некоторые из которых опасны и для человека. Трематоды вызывают такие заболевания как клонорхоз, описторхоз, шистосомоз, фасциолёз. Особенно широко на территории европейской части России, а также в Западной Сибири распространён описторхоз, где его вызывают трематоды *Opisthorchis felineus* (кошачья двуустка), первые промежуточные хозяева которых – битинииды. При заболевании поражаются внутрипечёночные жёлчные протоки, жёлчный пузырь и протоки поджелудочной железы. Заражение паразитом происходит при употреблении сырой, слабо солёной или недостаточно термически обработанной рыбы из семейства карповых. В Обь-Иртышском бассейне располагается крупнейший в мире эндемичный очаг описторхоза.



Роговая катушка, раковина которой обросла цианобактериями. Фото А.О. Свицина.



РАКООБРАЗНЫЕ

Одним из основных компонентов зоопланктона и зообентоса в континентальных водоёмах различной солёности являются ракообразные (Crustacea). Они населяют водоёмы всех типов – от пересыхающих луж, наскальных ванн и заполненных водой дупел деревьев до подземных и пещерных водоёмов, крупных рек и озёр. Наиболее распространёнными и массовыми среди них являются веслоногие (Copepoda) и ветвистоусые (Cladocera) ракообразные. Концентрация этих организмов может достигать нескольких сотен особей в 1 литре воды, а в участках массовых локальных скоплений – и нескольких тысяч особей в литре (см. главу «Микромир малых водоёмов»). Как было сказано выше (см. главу «Макромир беспозвоночных малых водоёмов»), многие группы ракообразных здесь редки или не встречаются. Из высших раков в европейской части России обычен вид равноногих (Isopoda) – водяной ослик (*Asellus aquaticus*), которого можно встретить в постоянных малых водоёмах практически всех типов. Представители других групп ракообразных, рассмотренных ниже, как правило не так многочисленны в постоянных водоёмах, но, напротив, весьма разнообразны и обильны в водоёмах эфемерных. Ракообразные часто служат основой кормовой базы молоди большинства рыб, некоторых земноводных и хищных насекомых.

На фото: Подземный бокоплав *Niphargus* sp. из пещеры Гигантов, окр. г. Сочи.
Фото И.С. Турбанова.



Щитни

Эти жаброногие ракообразные существенно крупнее всех, рассмотренных выше – размеры тела взрослых щитней (*Notostraca*) могут достигать 12 см (обычно в половину меньше). Отличительной морфологической особенностью этих ракообразных служит наличие широкого хитинового щита, покрывающего сверху значительную часть тела. Они – типичные обитатели мелких пересыхающих водоёмов, в которых отсутствуют рыбы и земноводные, охотящиеся в воде. Здесь они занимают самый верхний уровень в *трофических сетях*. Изредка щитни встречаются и в более крупных водоёмах, например, в некоторых северных озёрах, где единственные представители ихтиофауны – это колюшки. Как и другие обитатели эфемерных водоёмов, щитни откладывают яйца стойкие к неблагоприятным условиям – они переживают длительное пересыхание и экстремальный нагрев грунта даже в условиях пустынь. В сезон дождей или снеготаяния, когда котловина заполняется свежей водой, из яиц выходят науплиусы – планктонные личинки, которые вскоре опускаются на дно, где кормятся *детритом*, но по мере роста переходят к хищничеству. Их добычей становятся более мелкие ракообразные, черви, моллюски и насекомые. Молодь растёт очень быстро, достигая за несколько недель крупных размеров и половой зрелости. Некоторые виды (в частности, широко распространенный *Triops cancriformis*) долгое время считались

На фото: Щитень летний *Triops cancriformis*. Фото Н.Л. Муравьевой.

древнейшими «живыми ископаемыми», поскольку остатки триасовых щитней морфологически практически идентичны современным. Однако позже с помощью молекулярно-генетических методов было показано, что современные виды имеют гораздо более позднее, кайнозойское происхождение. Тем не менее, эта группа ракообразных, появившаяся в геологической летописи еще в девонском периоде палеозойской эры (359–419 млн. лет назад), является примером морфологического и экологического стазиса.

Щитень весенний *Lepidurus apus* и головастик. Фото П.В. Черенкова.





Жаброноги

Еще одной группой жаброногих ракообразных, характерной, прежде всего, для малых водоёмов, являются так называемые «голые жаброноги» – аностраки (*Anostraca*). Мировая фауна насчитывает около 200 видов, обитающих в водоёмах с различной солёностью – от пресных до гипергалинных. Размеры тела взрослых особей большинства видов составляют 1–3 см. Наиболее известным представителем группы является вид *Artemia salina*, имеющий хозяйственное значение. Он обитает в солёных озерцах, крупных озёрах и лиманах, где достигает большой численности и производит невероятное количество покоящихся яиц, зачастую образующих в волноприбойной зоне водоёма обильные «наносы». Эти яйца в высушенном состоянии сохраняют жизнеспособность на протяжении по крайней мере нескольких лет. Они добываются в промышленных масштабах и используются в аквакультуре для выведения мельчайших планктонных личинок – науплиусов, служащих стартовым кормом для молоди рыб. Прочие виды анострак также откладывают стойкие к экстремальным условиям яйца, что позволяет им обитать в эфемерных водоёмах, вместе с щитнями и остракодами, а также «конхостраками», описанными ниже. Тело голых жаброногов, как и следует из этого тривиального названия, не покрыто никакими створками или щитами. Питаются они преимущественно одноклеточными и мелкими колониальными водорослями, а также частицами детрита. При обилии планктонных водорослей, эти рачки предпочитают активно перемещаться в толще воды, а при их недостатке опускаются на дно, где взмучивают донный осадок в поисках корма. Пищевые частицы улавливаются ногами, перемещаются ими в сторону ротового аппарата, где склеиваются секретом специальной железы в пищевой комок, который затем поедается.

На фото: Жаброног *Artemia parthenogenetica*. Фото В.П. Николаева.



«Конхостраки»

Внетаксономическая (сборная, включающая несколько таксонов) группа (Laeviceadata и Spinicaudata) жаброногих ракообразных, имеющих двустворчатую раковину, полностью скрывающую тело. Их раковина, как внешне, так и по своему происхождению, отличается от раковин остракод и створок клатоцер – она гомологична головному щиту щитней, и имеет, за редким исключением, отчетливые концентрические линии роста, из-за чего наблюдается внешнее сходство с двустворчатыми моллюсками. Размеры раковины у большинства видов варьируют от нескольких миллиметров до 1.5–2 см. Известно около 200 современных и 300 вымерших видов. Обитают «конхостраки» в основном в мелких, часто пересыхающих, пресных и солоноватоводных водоёмах. Чаще всего они занимают те же местообитания, что и другие относительно крупные жабронogi (щитни, аностраки, а также дафнии подрода *Stenodaphnia*). Наиболее известными и широко распространенными родами «конхострак» являются *Lynceus*, *Limnadia* и *Cyzicus*. «Конхостраки» не способны к длительному активному плаванию и проводят большую часть времени на дне, где в поисках корма взмучивают грунт.

На фото: «Конхострака» (Laeviceadata) *Lynceus brachiurus*. Фото В.П. Николаева.



НАСЕКОМЫЕ

В целом с водной средой обитания связаны представители многих отрядов насекомых (класс Insecta), у которых освоение её проходило многократно и не синхронно. Одни из них живут в воде или на её поверхности на большинстве стадий индивидуального развития и тогда их называют водными, другие – в основном на стадии личинки или нимфы (личинки у насекомых с неполным превращением), тогда как имаго живут на суше. Таких насекомых называют амфибиотическими. К первым относятся клопы (Heteroptera) из двух инфраотрядов (Neromorpha и Gerrhormorpha) и многие жуки (Coleoptera). Ко вторым – все представители отрядов подёнок (Ephemeroptera), стрекоз (Odonata), веснянок (Plecoptera), ручейников (Trichoptera), большекрылых (Megaloptera), множество двукрылых (Diptera), некоторые бабочки (Lepidoptera), сетчатокрылые (Neuroptera), перепончатокрылые (Hymenoptera) и жуки, а в южном полушарии – скорпионницы (Mesoptera) из семейства Nannochoristidae. Общая картина встречаемости отрядов в озёрах, постоянных и временных малых водоёмах европейской части России дана на рис. 3.

Конечно, любая классификация условна и описывает лишь большинство наблюдаемых явлений, но никогда всё. Даже среди перепончатокрылых и бабочек есть виды, у которых имаго живут под водой. Наездник прествичия (*Prestwichia aquatica*) плавает под водой с помощью длинных ног, а другой – карафрактус (*Caraphractus cinctus*) – с помощью крыльев. Бескрылые самки подводной огнёвки (*Acentria ephemerella*) выставляют над водой вершину брюшка лишь во время спаривания, всё остальное время находясь под водой. В то же время у большинства жуков-водобродок (Hydraenidae) личинки наземные, а имаго водные. В тропиках известны водные тараканы и прямокрылые, наземные личинки стрекоз. Немало видов из различных групп насекомых обитают в насыщенной влагой почве по берегам водоёмов или в болотном торфе, где условия среды промежуточные между водой и сушей. Наконец, в аридных зонах есть виды комаров-звонцов (Chironomidae), которые способны на стадии яйца годами переживать засушливые времена, ожидая редких и кратких периодов образования временных водоёмов, в ко-

На фото: Личинка подёнки *Cloeon* sp. (справа) и её личинная шкурка (слева).
Фото Н.Л. Муравьевой.



Рис. 3. Встречаемость отрядов насекомых европейской части России в водоёмах разных типов (по: Williams D.D. The biology of temporary waters. Oxford University Press, 2006. 337 p. с изменениями). Здесь и далее: чёрный цвет – представители *таксона* встречаются массово или обычно; серый – редки.

торых развиваются их личинки. Получается, что такие виды большую часть своей жизни проводят на суше.

Условия обитания многих коллембол (*Collembola*), клопов-водомеров (*Gerrotomorpha*), жуков-вертячек (*Gyrinidae*), некоторых пауков и клещей на поверхностной плёнке водоёмов совсем не похожи на те, которые мы ре-



Личинка ручейника *Nemotaulius punctatolineatus* в домике из листьев дуба на дне лесной лужи. Фото В.Б. Зверевой.



Клещи расселяются на полнокрылых водомерках *Aquarius paludum*. Фото П.В. Черенкова.

гистрируем под ней, они весьма экстремальны и далеки от оптимумов как наземных, так и подводных организмов. Здесь в дневное время высока *инсоляция*, вне тропиков и полюсов значительны суточные и сезонные перепады температуры.

В стоячих водоёмах практически нет нимф веснянок, которые предпочитают водотоки, за что их относят к реофильным (любящим течение) или реобионтным (не способным существовать без него) организмам. К этой же



Имаго подёнки *Cloeon inscriptum* – массового вида пойменных водоёмов. Фото Н.Ю. Ключе.

группе принадлежат многие подёнки и ручейники, есть реофилы и среди остальных отрядов, но их не больше, чем лимно- или стагнофилов, то есть любителей стоячей воды.

Среди последних известны единичные виды, которые приурочены исключительно к крупным водоёмам – озёрам или водохранилищам, так что почти всё разнообразие насекомых, которых не лимитирует проточность, можно встретить в малых водоёмах. Огромное типологическое разнообразие этих водоёмов и их самая большая количественная представленность на планете, определяет существование широкого круга адаптаций (приспособлений) организмов к условиям обитания в них. Существуют физиологические, морфологические, поведенческие и другие группы адаптаций, которые реализуются на индивидуальном, групповом, популяционном, видовом и более высоких таксономических уровнях. Например, синхронный вылет определенного вида подёнок из воды обеспечивает эффективное размножение очень недолго живущих имаго, а наличие гемоглобинов у личинок многих комаров-звонцов (*Chironomidae*) позволяет им обитать в практически бескислородных условиях.

Насекомые во внутренних водоёмах не только самая богатая видами группа, но зачастую доминирующая по численности и *биомассе* в донных и фитофильных (связанных с растительностью) сообществах. Они очень разнообразны по типам и способам питания. Среди них есть фильтраторы, соскребатели, грунтоеды, потребители водорослей и макрофитов, *детрита*, древесины и многие другие. Часто в отсутствии рыб хищные насекомые, жуки, клопы и личинки стрекоз, контролируют всю *трофическую сеть* водоёма. Велика роль окрыленных фаз насекомых в выносе (в том числе возвращении) *органического вещества* и микроэлементов из водной среды на сушу, против направления стока. Вылетающие из воды насекомые обеспечивают распространение форезирующих (путешествующих) на них водяных клещей, некоторых видов водорослей и простейших, а иногда даже моллюсков. Насекомые составляют основу питания многих рыб, птиц, других позвоночных и беспозвоночных. В некоторых регионах водные и амфибиотические насекомые традиционно используются человеком в пищу и в медицинских целях. Во многих странах мира разные народы употребляют в пищу водных клопов родов *Belostoma*, *Lethocerus*, представителей семейств *Nepidae*, *Corixidae* и др.; едят крупных и средних водолюбов (*Hydrophilidae*), плавунцов (*Dytiscidae*) и даже мелких жуков семейств *Haliplidae* и *Noteridae*. Жареные насекомые привлекают туристов, являясь «визитной карточкой» местных рынков.

Массовые виды двукрылых, например, хаоборид (*Chaoboridae*) также идут в пищу. Африканский *Chaoborus edulus* (съедобный) во время роения образует гигантские скопления до 100 м высотой. Комаров собирают местные жители, вываривают и делают из них кунга — блюдо в виде лепёшек или котлет.



Имаго ручейника *Limnephilus* sp. Фото С.И. Мельницкого.



Изображения подёнок из книги Мэри Орвис Марбери «Любимые мушки и их истории» (Favorite Flies and Their Histories, 1892).



Стрекозы

Отряд насекомых с неполным превращением Odonata представлен на большей части планеты, в том числе и на территории европейской части России двумя подотрядами – Zygoptera (равнокрылые стрекозы) и Anisoptera (разнокрылые), включающими 120 видов из 10 семейств. По последним данным всего в России известно 156 видов (в мировой фауне около 7000) из 11 семейств.

Нимфы и имаго всех стрекоз хищные, у первых нижняя губа преобразована в так называемую маску, которая резко выбрасывается вперед для поимки добычи. После захвата жертвы маска возвращается в исходное положение, подтягиваясь к верхним челюстям. Если имаго охотятся исключительно на насекомых, некоторые только на стрекоз (одонатофаги), то в рацион нимф входят самые разные беспозвоночные, а иногда даже головастики и мальки рыб.

К равнокрылым относят небольших изящных стрекоз с тонкими нимфами (наядами), брюшко которых на вершине несёт три листовидные трахейные жабры для усвоения растворенного в воде кислорода, которые также не утратили исходную роль хвостового плавника мезозойских предков. Эти нимфы очень подвижны и активно преследуют добычу, но, как правило, не покидают заросли водных растений, в которых многих успешно маскирует зеленоватая окраска. Встречаются и случаи разделяющей окраски, которая скрадывает личинок за счёт чередования тёмных и светлых участков тела. Например, часто такую полосатую окраску имеют хвостовые жабры.

На фото: Откладка яиц тандемами крсноглазки-зеленушки *Erythromma viridulum* в стебли урути. Фото С.Л. Соболева.

Разнокрылые стрекозы – крупные насекомые, брюшко нимф которых заканчивается анальной пирамидой. Жабры у них внутренние – ректальные, образованные продольными и поперечными складками кишечника, пронизанными густой сетью трахей. В результате для омывания жабр водой они вынуждены пропускать её через кишечник, совершая резкие реактивные движения, при которых анальная пирамида выполняет роль сопла, замыкая анальное отверстие. Такая способность привела к тому, что они, с одной стороны смогли мгновенно перемещаться в случае опасности, с другой стали охотниками-засадчиками. У нимф некоторых стрекоз наблюдается присутствие как хвостовых, так и ректальных жабр, а иногда последние снабжены в большей степени капиллярами, чем трахеями.

Развитие личинок стрекоз может длиться до 4 лет, в то время как взрослые живут обычно несколько недель, за исключением (для нашей фауны) серых люток (род *Sympetma*) и некоторых каменухек (род *Sympetrum*), которые зимуют на стадии имаго.

В европейской части России нет видов, приуроченных к временным водоёмам, а в полупостоянных южнее тундры можно встретить лишь некоторых *Zygoptera*, так как для развития *Anisoptera* требуется обычно более одного года. Длительная фаза нимфы также определяет предпочтительный выбор разнокрылыми стрекозами относительно глубоких, не промерзающих до дна водоёмов. В целом, благоприятно на разнообразие и численность стрекоз влияет строительная деятельность бобра на малых водотоках. Часть русла преобразуется в бобровые пруды, где развивается большее, чем на исход-



Личинка стрекозы лютки дикой *Lestes barbarus* на побеге пузырчатки. Фото В.П. Николаева.

ных участках водотоков, число видов. Сохраняются и незарегулированные участки, где выживают реофильные виды. А бобровые луга служат удобными биотопами для охоты имаго.

Несмотря на дыхание растворенным кислородом, некоторые виды стрекоз предпочитают условия кислых и цветных болотных вод, обеднённых им. Здесь обычны лютки (*Lestidae*) и некоторые представители родов стрелка (*Coenagrion*), белонос (*Leucorrhinia*) и плоскобрюх (*Libellula*). В болотных водоёмах, как правило, нет рыб, так что нимфам стрекоз остаётся остерегаться и конкурировать за пищу лишь с хищными жуками и клопами. Описаны конкурентные отношения личинок жуков и стрекоз, из которых победителями выходят те, кто успевает перегнать противника в росте, выйдя за пределы одного с ними размерного класса раньше.

Для имаго стрекоз характерна выраженная меж- и внутривидовая территориальная конкуренция за индивидуальные охотничьи участки, а у некоторых видов ещё и за места яйцекладок. Такая конкуренция наблюдается, если яйца откладываются не просто в воду или донный грунт вблизи уреза воды, а в ткани водных растений, иногда у самого дна. Откладка яиц *Zygoptera* происходит в тандеме, то есть самец не освобождает самку после спаривания и удерживает, пока она спускается под воду, а иногда следует вместе с ней. Под водой стрекоз окружает воздушный пузырь, защищающий от смачивания и позволяющий дышать. Также вместе они покидают воду и улетают.

Взрослые равнокрылые стрекозы обычно держатся вблизи водоёмов, лишь серые лютки могут улететь далеко от мест размножения. Более крупные и лучше летающие разнокрылые стрекозы, напротив, разлетаются от водоёмов на большие расстояния по ряду причин. Во-первых, зрелые территориальные самцы вытесняют со своих участков молодых, во-вторых, самки спешат удалиться от воды, избегая излишнего спаривания, в-третьих, дальние миграции обеспечивают расселение видов на новые территории.

Известны случаи миграций стрекоз на тысячи километров, которые они совершают порой огромными стаями. Это необходимо учитывать при составлении различных охранных списков и *Красных книг*, так как регистрации имаго мало для того, чтобы быть уверенным в обитании вида на определённой территории. Для точной уверенности в этом следует приложить усилия к поиску мест развития личинок и выяснению дальнейшей судьбы взрослых стрекоз, так как для некоторых видов-мигрантов известны весенние залёты в Россию, где после размножения к концу лета личинки успевают развиться, а новое поколение улетает обратно к югу.

Интересный факт, что знаменитая «попрыгунья-стрекоза» в басне *И.А. Крылова* появилась при переводе непонятной русскому человеку того времени «цикады» из басни *Ж. Лафонтена*. В данном случае слово стрекоза (иногда употреблялось как стреказ) просто хорошо отражало стрекотание цикады. Про повадки цикады-попрыгуньи Иван Андреевич мог и не знать, а ориентировался на кузнечика, с которым отождествляли цикаду многие европейские авторы.



Имаго серолютки сибирской *Syrrepta raedisca* плохо заметно на фоне сухой травы.
Фото В.А. Соболевой.



Выход имаго белоноса хвостатого *Leucorrhinia caudalis* из экзувия нимфы.
Фото Н.Л. Муравьевой.



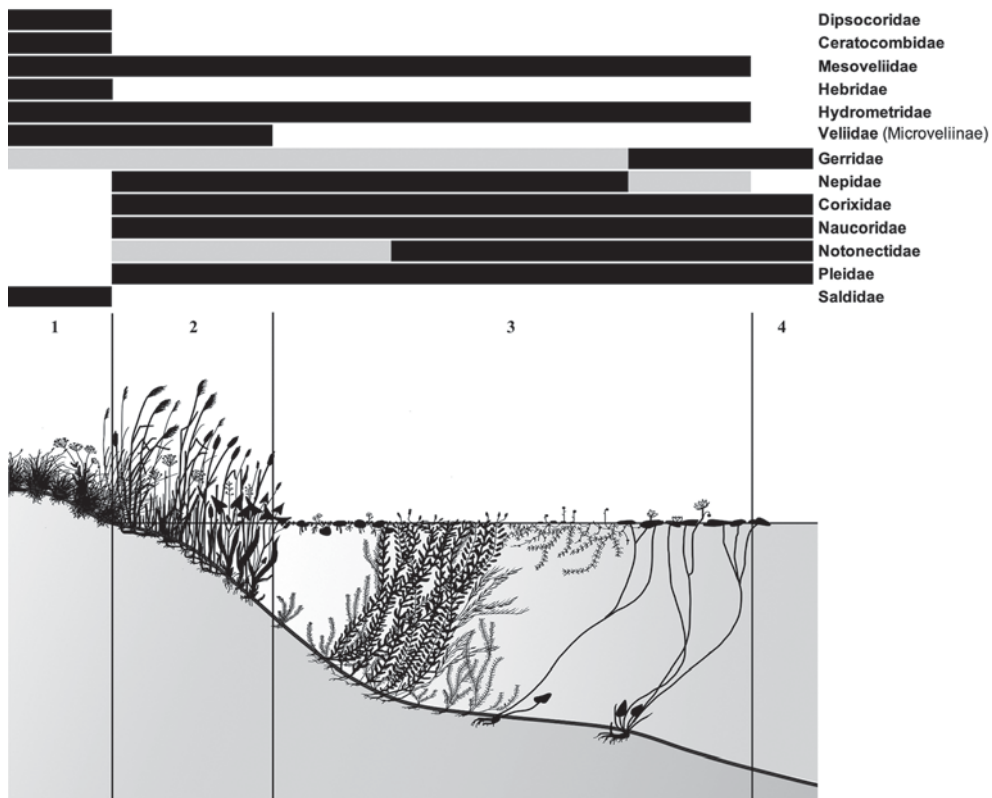
Клопы

Две крупные группы (инфраотряд) клопов, водные клопы (Neromorpha) и водомерки (Gerromorpha), по-настоящему освоили водную среду, первые «изнутри», вторые – «снаружи». Представители еще трёх инфраотрядов (Leptopodomorpha, Dipsocoromorpha и Ceratocombomorpha) обитают преимущественно по берегам водных объектов, но никогда не встречаются под водой или на ее поверхности. Среди них в европейской части России большим количеством видов отличается семейство Saldidae, относящееся к Leptopodomorpha, два других инфраотряда представлены единичными видами. Распределение семейств по зонам водоёма показано на рис. 4.

Водные клопы и водомерки в малых водоёмах на территории европейской части России насчитывают 80 видов из 12 семейств, две трети которых можно встретить в малых водоёмах. Способность большинства имаго к полету определяет широкие возможности для миграций и сезонных смен биотопов у представителей этого отряда, как и у водных жуков.

Большинство представителей группы – хищники, лишь некоторые гребляки (Corixidae) способны питаться *detritом* или совмещать питание им и животной пищей. Представители семейства Nepidae, водяной скорпион (*Nepa cinerea*) и водяной палочник (*Ranatra linearis*), получают атмосферный кислород через вытянутую из вершины брюшка дыхательную трубку, что делает их обитателями верхнего слоя воды, где они обычно сидят в засаде в зарослях и

На фото: Водомерка *Aquarius paludum* высасывает упавшего на воду паука.
Фото Н.Л. Муравьевой.



Встречаемость (обозначение цвета см. рис.3, стр. 164) семейств клопов европейской части России в различных зонах малого водоёма: 1 – урез воды и супралитораль, 2 – гелофитов, 3 – с макрофитами на поверхности воды, 4 – открытой воды (по: Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2007. 205 с. с изменениями).

схватывают модифицированными передними ногами проплывающих мимо жертв. Другие водные клопы – хорошие пловцы с гребными конечностями, их способ охоты – преследование.

Среди водомерок (Gerromorpha), которые, как правило, питаются упавшими на воду насекомыми, есть виды, обитающие исключительно в зарослях поверхностно-плавающих растений (палочковидные водомерки Hydrometridae) или на их листьях и листочках (Mesoveliidae), а также обитатели прибрежной зоны и сфагнет (например, Hebridae и Microveliinae).

Настоящие водомерки (Gerridae) и иногда, встречающиеся в остаточных водоёмах пересыхающих русел рек или прирусловых лужах, представители рода *Velia* (Veliidae) успешно скользят по открытой воде. Благодаря силам поверхностного натяжения, под каждой лапкой водомерки образуется упругая лунка, которая толкает конечность обратно вверх, помогая шагать. Если необходимо ускориться, то клоп начинает грести средней парой ног, разводя их в стороны и упираясь в поверхность воды для толчка.



Нимфа водяного скорпиона *Nepa cinerea* лакомится личинками кровососущих комаров *Culex* sp., которые вместе с ней всплыли подышать. Фото Н.Л. Муравьевой.

Всем водомеркам свойственен крыловой полиморфизм, то есть наличие в популяциях особей с различной степенью развития крыльев. Так как многие биотопы могут периодически пересыхать, то длиннокрылые особи, способные летать, легко переселяются в другое место. С другой стороны, бескрылость или короткокрылость позволяет направить энергию, которая пошла бы на формирование крыльев, например, на размножение. Такая стратегия хороша в стабильных водных биотопах, где миграции по воздуху не обязательны.



Водяной палочник *Ranatra linearis* готовится к перелёту. Фото С.Л. Соболева.

Как и жукам, многим клопам свойственна *стридуляция* (стрекотание), Возникновение звуковой коммуникации и видовой изоляции на этом основании привело к эволюционному расцвету гребляков (Corixidae) в мезозое, на что первый обратил внимание палеоэнтомолог Ю.А. Попов, который соотнес вспышку разнообразия этого всеядного семейства с появлением у них специальных стридуляционных органов. На сегодняшний день животным, которое издает самые громкие звуки относительно своего размера на Земле считается как раз мельчайший (~ 2 мм) вид гребляков (или отдельного семейства Micronectidae) *Micronecta sholtzi*. Его звуки слышны для человека, но обычно теряются при переходе из воды в воздух.

Существуют виды водомерок, приуроченные к болотным водоёмам (например, сфагновая водомерка *Gerris sphagnetorum*) или сфагнетам (водомерки *Microvelia buenoi*, *Hebrus ruficeps*). Такие водные клопы как плавт (*Ilyocoris cimicoides*, Naucoridae) и некоторые гладыши (*Notonecta glauca*, Notonectidae) обитают преимущественно в пойменных водоёмах. Гребляки за счёт представителей родов *Corixa*, *Paracorixa* и некоторых *Sigara* достигают огромной численности в степных водоёмах, часто временных и засоленных. Представители других родов гребляков – *Hesperocorixa*, *Callicorixa* и особенно *Arctocorisa* распространяются далеко на север, где могут доминировать, например, в наскальных ваннах на морских островах.

Водные клопы известны как вредители прудового рыбного хозяйства, а также как потребители личинок кровососущих комаров (Culicidae). Как стрекозы и жуки, они могут становиться верховными хищниками в безрыбных во-



Нимфа гладыша *Notonecta* sp. Фото Н.Л. Муравьевой.

доёмах. Для некоторых птиц, например, для обыкновенного гоголя, гребляки в некоторых районах, как выяснилось, основной пищевой объект. В рационе диких утиных их доля может составлять >50%.



Жуки

Жуки от 10 до 20 раз независимо осваивали водную среду, причем некоторые «ходили туда и обратно» по несколько раз в пределах семейства и даже рода (например, род *Cercyon*, Hydrophilidae). Поэтому среди данной группы насекомых встречаются самые разные варианты связи с водной средой, большое разнообразие жизненных форм, типов и способов питания.

Настоящие водные жуки живут под водой, как минимум, на стадиях личинки и имаго. К ним в европейской части России относятся хищные на этих стадиях плавунцы (Dytiscidae) и вертячки (Gyrinidae), а также толстоусы (Noteridae), которые еще и окукливаются под водой; хищники и падальщики на стадии личинки и *детритофаги* на взрослой: морщинники (Helophoridae), часть водолюбов (Hydrophilidae), влаголюбы (Hydrochidae); фильтрующие фитопланктон на стадии имаго сперхеи (Spercheidae), преимущественные альгофаги – плавунчики (Haliplidae), а также прицепыши (Dryopidae). Это, конечно, весьма общие данные о питании. Например, среди хищников есть специализирующиеся на моллюсках, личинках двукрылых, ракообразных разных размеров. Различаются и способы охоты, поведение. Вертячки держатся стайками, чтобы стать более узнаваемыми для рыб, которые однажды попробовав их на вкус, стараются никогда более не проглатывать их даже случайно. Причиной тому специальные ядовитые для рыб вещества, способствующие передвижению этих жуков в среде поверхностного натяжения жидкости на границе воды и воздуха. Их вращения вокруг собственной оси тоже не случайны. Выслеживая добычу, они

На фото: Стайка вертячек *Gyrinus* sp. Фото П.В. Черенкова.



Иллюстрация из книги «The royal natural history» (1896). *Dytiscus marginalis*: 1 – самец, 2 – самка, 3 – кладка, 4 – куколка, 5 – личинка, нападающая на головастика. *Hydrochara caraboides*: 6 – имаго, 7 – личинка. *Acilius sulcatus*: 8 – самка, *Nebrioporus elegans*: 9, *Peltodytes caesus*: 10.

полагаются не только на глаза, но и на усики, которые лежат на воде улавливают волны, отраженные от других предметов. Поэтому важно самому создавать волны, чтобы обследовать охотничий участок.

Имаго водных жуков дышат атмосферным воздухом, который запасают в субэлитральной полости (пространство под надкрыльями, куда открываются трахеи), поэтому предпочитают мелководные участки и/или заросли, где подъём к поверхностной плёнке для возобновления воздушных запасов требует меньше энергетических затрат, чем на глубине. В неблагоприятные периоды они, как и многие водные клопы, могут использовать «диффузионную жабру» – пузырёк воздуха на конце брюшка. Личинки некоторых видов плавунцов и водолюбов имеют трахейные жабры, большинство же поднимается к поверхности за атмосферным воздухом. На младших стадиях развития личинок большую роль играет кожное дыхание.

У амфибиотических жуков личинки развиваются под водой, а имаго живут на суше. Типичные представители этой группы – трясиныки (Scirtidae), личинки которых процеживают *dempum* в различных малых водоёмах вплоть до болотных (род *Contacyphon*) или в сообществах рясковых на водной поверхности (род *Scirtes*). Питание имаго изучено плохо, считается, что многие из них афаги (не питаются вовсе), но отмечены случаи фитофагии на прибрежно-водных (гелофитах) и наземных растениях.

Похожий образ жизни ведут фитофильные жуки, с тем отличием, что их личинки тоже фитофаги, зачастую связанные с одним или несколькими кор-



Спаривание радужниц *Donacia crassipes*.
Фото В.А. Соболевой.

мовыми растениями. К этой группе относятся листоеды (Chrysomelidae) подсемейства радужниц (Donaciinae). Их личинки подгрызают подводные части макрофитов и дышат, пронзая специальными крючками-дыхальцами на задней части их тела аэренхиму (воздухоносную ткань) растений для получения воздуха. Там же на подводных частях растений они и окукливаются в овальных хитиновых колыбельках, а имаго вылетают на сушу и питаются надводной частью макрофитов. Есть, конечно, и исключения, так представители рода радужниц *Macrolea* всю жизнь проводят под водой. Фитофильные водные жуки известны и в других подсемействах листоедов, а также среди долгоносиков (Curculionidae).

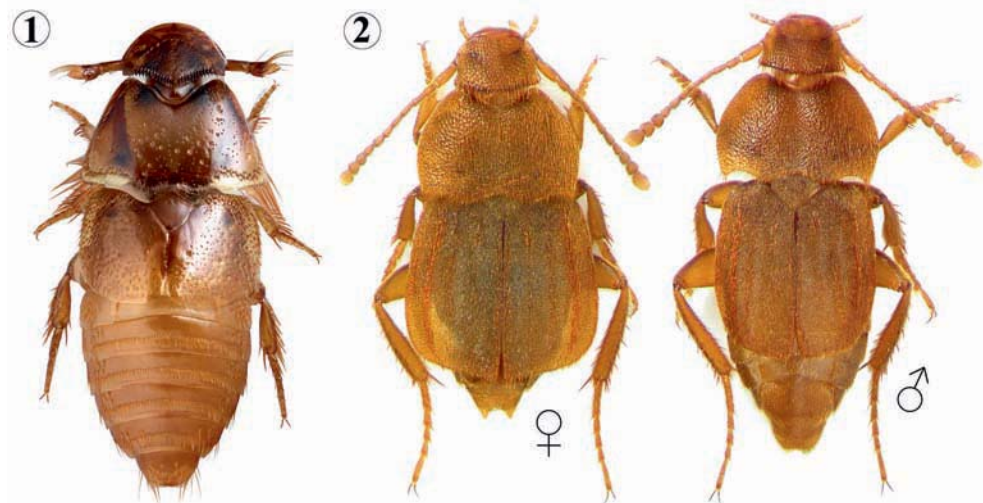
Прибрежные жуки обитают в насыщенной водой почве вблизи уреза воды, исключительно здесь встречаются пилоусы (Heteroceridae), илоносцы (Georissidae), Sphaeriusidae и Limnichidae, а также некоторые представители наземных семейств, жужелиц (Carabidae), стафилинид (Staphylinidae) и других. Илоносцы облепляют себя со спины частичками почвы так, что делаются практически не заметными на её фоне. Пилоусы образуют колонии по берегам водоёмов, в которых одновременно может жить до четырёх видов. Роя в субстрате (песок, илистый грунт) разветвлённые сети туннелей и нор, они используют вибрацию трения заднего бедра о ряд параллельных ребрышек на брюшке, чтобы общаться.

Вообще несмотря на то, что обычно мы этого не слышим, мир жуков полон звуков. Стридуляция – извлечение звука или вибрации, происходящее посредством трения одной части тела, имеющей особые стридуляционные органы, о другую – у жуков известна для более чем 30 семейств, имеет самые разные формы и служит для звуковой коммуникации. Сигналы могут издавать не только взрослые жуки, но и некоторые личинки. Стридуляция важна при оборонительном поведении и привлечении полового партнёра, а также для узнавания особей своего вида, работая как изолирующий механизм, предотвращающий межвидовые спаривания, что особенно важно при совместном обитании сразу нескольких близких видов. В воде звук распространяется лучше, чем на суше, поэтому акустические сигналы важны для многих плавунцов (Dytiscidae) и водолюбов (Hydrophilidae). Стридуляционными органами большинства из них служат соприкасающиеся части внутренней стороны надкрылий и брюшка. Используя видоспецифичность звуков, «по голосу» возможно даже определить какие виды живут в водоёме, но такие работы только начинаются.



Личинка водолюба *Hydrochara* sp. охотится на имаго плавунчика *Halipilus* sp., прячущегося в листьях мха фонтиналиса. Фото В.П. Николаева.

В европейской части России обитают два вида жуков, которых называют бобровыми блохами (Leiodidae, Platypsillinae), собственно бобровая блоха (*Platypsillus castoris*) и жук-выхохолевик (*Silphopsyllus desmanae*), – комменсалы соответствующих хозяев-млекопитающих, питающиеся их ороговевающим эпителием. Выхохолевик – один из наиболее редких жуков в мире, известный по пяти находкам из Пензенской, Липецкой и Воронежской областей.



Жуки – комменсалы водных млекопитающих: 1 – бобровая блоха *Platypsillus castoris*, 2 – выхохолевик *Silphopsyllus desmanae*. Фотографии К.В. Макарова.

Всего в России отмечено 880 видов водных жуков (в широком смысле) из 21 семейства, половина из которых встречается в европейской части России и около 250 видов – в малых водоёмах. Распределение семейств по зонам водоёма показано на рис. 5.

Практически в каждом типе малых водоёмов обитает свой комплекс приуроченных именно к нему водных жуков, наряду с более пластичными в этом отношении видами. В различных временных водоёмах обычны морщинники (Helophoridae), способные к их освоению за счёт быстрого развития личинок. Им свойственна исключительная эволюционная морфологическая стабильность – внешняя неизменность с юрского периода (145–201 млн. лет назад) на уровне рода, а с миоцена (5–23 млн. лет назад) на уровне вида. Этим они, наряду с ещё более стабильными жаброногими ракообразными (Branchiopoda), подчёркивают тот факт, что экосистемы этих водоёмов, оставшиеся вне прессы рыб, сохранили архаичные черты своей экосистемной организации.

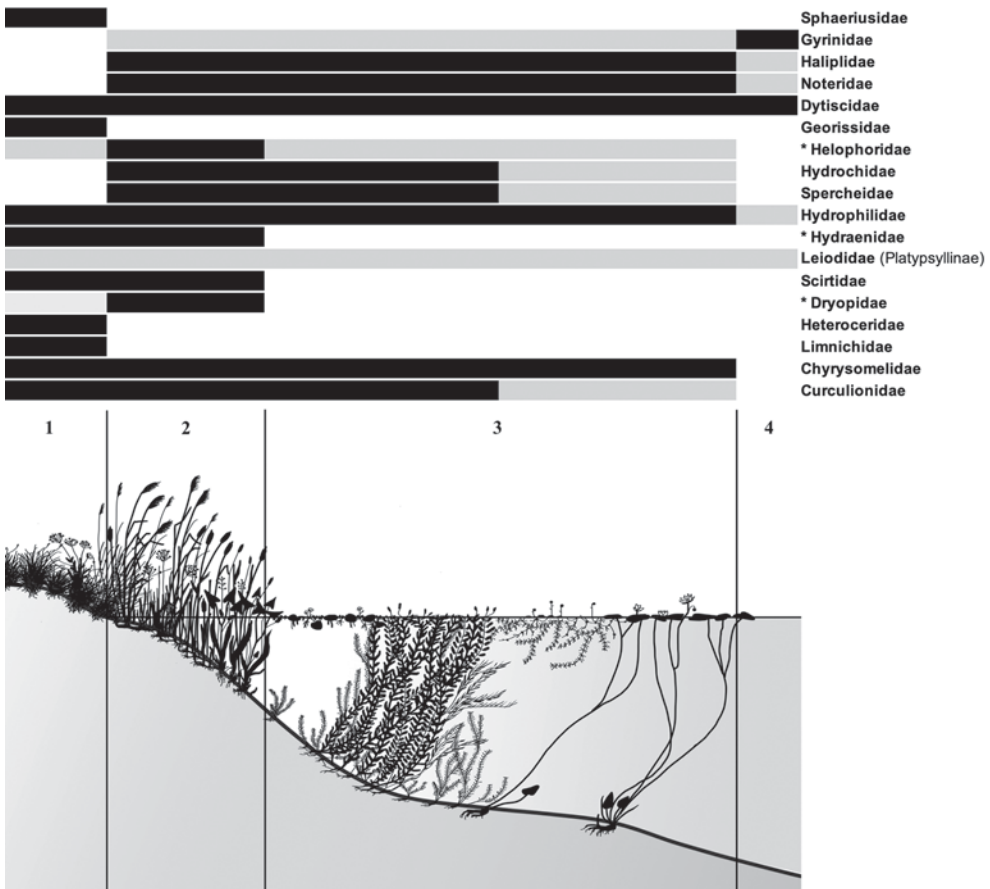


Рис. 5. Встречаемость (обозначение цвета см. рис. 3, стр. 164) семейств водных жуков европейской части России в различных зонах малого водоёма: 1 – урез воды и супралитораль, 2 – гелофитов, 3 – с макрофитами на поверхности воды, 4 – открытой воды, *предпочитают мелководья без высокотравных гелофитов.

Есть виды, которые обитают в степных, полупустынных и приморских гиперсолёных водоёмах, в том числе временных, выдерживая минерализацию гораздо выше океанической и морской, например, некоторые плавунцы рода *Hygrotus*, водолюбы родов *Berosus*, *Enochrus* и *Paracymus*, водобродки (Hydraenidae) рода *Ochthebius*. Существуют виды трясинников, приуроченные к дуплам (*Prionocyphon serricornis*) или, например, плавунцы (*Ilybius wasastjernaе*), которые обитают преимущественно в водоёмах под вывороченными ветровалом корнями деревьев (выворотнями).

Некоторые водные жуки вторично освоили сушу и стали обитателями различных питательных влажных субстратов – гниющих грибов, экскрементов позвоночных, пасоки, береговых наносов. Несколько видов плавунцов в горных регионах разучились плавать и стали почвенными обитателями, а отдельные тропические водолюбы – спутниками бродячих муравьёв. Напротив, некоторые околводные жуки на время могут погружаться в воду в поисках добычи. Для жуков родов *Stenus* и *Dianous* (Staphylinidae) известен уникальный способ передвижения – глассирование, или скольжение (skimming) по поверхности воды за счёт выделения особых веществ (стенузин и его производные), сходных с поверхностно активными (например, мыло), которые создают градиент поверхностного натяжения и толкают жуков вперед. Ноги при этом прижаты к телу и не используются для движения, но за счет гидрофобных волосков на лапках позволяют жукам не тонуть, конец брюшка при передвижении выступает в роли руля. Так жуки с довольно быстрой скоростью достигают берега при падении в воду, а заодно спасаются от потенциальных водных хищников. При постоянном выделении веществ жуки могут преодолевать расстояние до 15 метров.

Малые водоёмы служат важным плацдармом для видов, расширяющих ареалы. Сегодняшние *изменения климата* частично повторяют ситуацию начала XX века, когда распашка территорий и вырубка лесов в глобальном масштабе сопровождалась ксеротизацией (осушением) ландшафта и многие южные виды начали продвигаться на север. Повторные попытки расширений ареалов на север зарегистрированы в настоящее время в европейской части России, как минимум, для двух видов из диаметральных размерных классов – одного из крупнейших наших плавунцов, скомороха (*Cybister lateralimarginalis*) и мельчайшего *Hydrovatus cuspidatus*. Важно, что первый расселяется быстрее, а причины его успеха в конкуренции с нативными (местными) представителями рода *Dytiscus*, видимо, состоят в более широком пищевом спектре и сниженной «половой гонке вооружений». Эта гонка обусловлена тем, что при спаривании самец, располагающийся над самкой, не дает ей всплывать и пополнять запас воздуха, вплоть до гибели последней. Сцепка самца и самки обеспечена присосками на лапках самца, которые лучше способны удерживать гладкую самку, чем ребристую или шагренированную. В итоге последние чаще выживают после спаривания. Так вот у скомороха почти все самки шагренированные.

Жуки – одна из немногих групп насекомых, связанных с водой, которые учитываются в Красных книгах Российской Федерации и регионов. К сожалению, внесение тех или иных видов в охранный список определённой тер-

ритории и их статус зачастую определяется исключительно субъективными причинами, уровнем знаний авторов очерков. Так, например, в некоторые региональные *Красные книги* внесён расселяющийся на север скоморох. Эта ситуация, безусловно, должна быть исправлена в дальнейшем, в том числе с учетом важнейшей роли малых водоёмов в сохранении таксономического разнообразия обитателей внутренних водных объектов.



Личинка плавунца *Graphoderus* sp. Фото В.П. Николаева.



Двукрылые

Среди насекомых этого отряда представители многих семейств имеют водных личинок. Такие двукрылые называются амфибиотическими (см. главу Насекомые): имаго живёт в наземно-воздушной среде, а все преимагинальные фазы (яйцо, личинка, куколка) – в воде. Кроме различных водных биотопов, многие двукрылые развиваются в полуводных, таких как болотные сплавины, сфагнеты, подушки зелёных мхов, кочки осок и пушиц, пропитанных водой прибрежных почвах, береговых наносах и др. Некоторые живут и вовсе в экзотических биотопах – тонкой плёнке воды на тающих ледниках, в мантийной полости моллюсков, жабрах подёнок, кладках икры земноводных. Среди них есть и паразиты водных животных, и минёры растений. Встречаемость личинок разных семейств в водоёмах европейской части России показана на рис. 6.

В общей сложности до трети всех двукрылых, около 46000 видов мировой фауны из 41 семейства, связано в своём развитии с водной средой обитания. Многие виды служат индикаторами качества воды, которое можно оценить, например, по *сапробности* – комплексу свойств организма, обуславливающих его способность обитать в воде с тем или иным содержанием *органических веществ*, степени загрязнения ими.

На фото: Массовый вылет комаров-звонцов (Chironomidae). Фото А.А. Прокина.

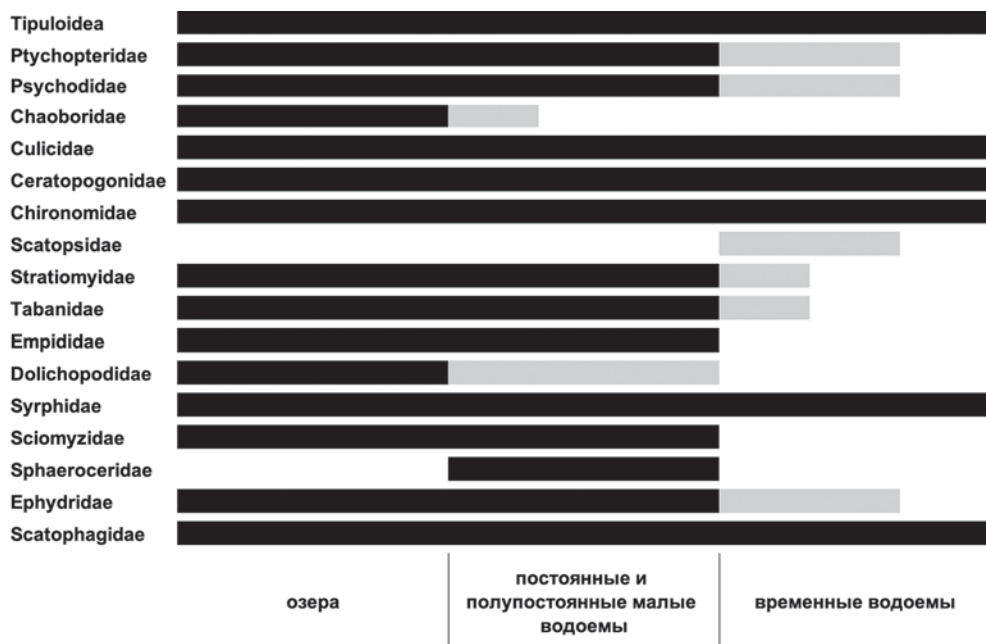


Рис. 6. Встречаемость (обозначение цвета см. рис. 3, стр. 164) личинок двукрылых европейской части России в водоёмах разных типов (по: Williams D.D. The biology of temporary waters. Oxford University Press, 2006. 337 p. с изменениями).

Из *бентосных* форм наибольшее распространение имеют представители семейства комаров-звонцов (Chironomidae). Это большое семейство, насчитывающее 7000 видов в мире и 600 видов в России, представлено в основном небольшими, неяркими насекомыми, отдаленно напоминающими кровососущих комаров. Часто они образуют большие рои, хорошо заметные и часто слышные в вечернее время. Строение тела личинок разнообразно, однако, большинство из них – червеобразные, круглые в сечении существа. Красный цвет многим личинкам хирономид придаёт гемоглобин, который содержится в их гемолимфе и помогает заселять наиболее глубоководные участки водоёмов, где содержание кислорода очень низкое. Красные личинки наиболее крупных по размеру видов, в основном из рода *Chironomus*, – мотыль (blood worms) – хорошо знакомы любителям рыбной ловли и аквариумистам.

Среди обитателей дна малых водоёмов могут попасться крупные ползающие червеобразные личинки комаров-долгоножек семейства Tipulidae и болотниц (Limoniidae). Личинки некоторых видов их ближайших родственников из семейства Cyllindrotomidae обитают в обводнённых зелёных или сфагновых мхах, на веточки которых они очень похожи. Личинки Ptychopteridae обычны в истоковых комплексах и, иногда в болотах. Внешне весьма похожие имаго этих семейств, особенно долгоножек, хорошо известны всем. Это крупные длинноногие комары, которых многие ошибочно считают малярийными. На самом деле, это безобидные животные, имеющие с кровососущими комарами (Culicidae) лишь отдалённое родство.



Личинки комаров-звонцов *Chironomus plumosus*. Фото В.В. Большакова.



Спаривание комаров-долгоножек рода *Nephrotoma*. Фото С.Л. Соболева.

В сильно загрязнённых *органикой* малых водоёмах могут попасться так называемые «крыски». Это крупные червеобразные личинки с очень длинной дыхательной трубкой, слегка похожей на крысиный хвост. Это личинки иловых мух, относящихся к семейству сирфид (Syrphidae). Представители обширного семейства сирфид ведут очень разнообразный образ жизни как на стадии личинки, так и имаго. При попадании яиц этих мух в кишечник человека могут развиваться миазы.

В самых разных водоёмах в составе *бентоса* и зоопланктона, на затопленной древесине и во мхах, а также во влажной почве обычны мелкие полупрозрачные веретенovidные личинки комаров-мокрецов (Ceratopogonidae). Мельчайшие имаго многих мокрецов относятся к комплексу гнуса, то есть их самки питаются кровью, в том числе человека, повреждая кожу подобно более крупным мошкам (Simuliidae), личинки которых обитают в водотоках, а не в малых водоёмах.

В минерализованных содовых водоёмах большой численности могут достигать личинки мух-львинок (Stratiomyidae) с твердыми, часто кальцинированными, покровами. Они обычны также в зарослях поверхностно-плавающих растений, некоторые обитают в истоковых комплексах. В составе *бентоса*, болотных грунтах и полуводных биотопах встречаются личинки некоторых слепней (Tabanidae), иногда довольно крупные и длительно (до 3 лет) развивающиеся. На питании брюхоногими моллюсками специализируются личинки Sciomyzidae, среди которых есть как свободно живущие хищники, так и паразиты. Особенно много их бывает в пойменных водоёмах и зарослях других водоёмов, где много улиток.



Личинка перистоусого комара *Chaoborus* sp. Фото В.П. Николаева.

Личинки семейства мух-береговушек (Ephydriidae) дышат атмосферным воздухом с помощью дыхательной трубки на конце тела, поэтому обитают на мелководьях. Они заселяют самые разные местообитания, включая экстремальные. Например, береговушки иногда достигают очень высокой численности в гиперсолёных водоёмах, могут жить в отстойниках, горячих и серных источниках, разливах нефтепродуктов, водоёмах, сильно загрязненных удобрениями.

В различных мелководных водоёмах, таких как истоковые комплексы и дупла, часто обитают личинки комаров-бабочниц Psychodidae, в дуплах, кроме того, встречаются Scatopsidae и другие (см. главу Микроводоёмы). Ли-



Куколка перистоусого комара *Chaoborus* sp. Фото В.П. Николаева.



Личинка кровососущего комара *Culex* sp. Фото В.П. Николаева.

чинки некоторых представителей семейств мух Empididae, Dolichopodidae, Muscidae, Scatophagidae, Sphaeroceridae, Pallopteridae и др., комаров из надсемейства Sciaroidea и семейства Bibionidae часто обитают в самых разных полуводных биотопах.

Планктонные формы в широком смысле представлены в основном двумя семействами: кровососущими комарами и хаборидами (Chaoboridae). Личинки и куколки обоих семейств выглядят очень похожими друг на друга и совершают в воде характерные движения. Резко изгибая тело, они двигаются вверх к поверхности воды, чтобы наполнить трахеи атмосферным воздухом, а затем при помощи таких же движений погружаются вниз. При массовом скоплении личинок этих семейств в водоёме эти движения очень хорошо заметны, когда вы подходите к водоёму, или когда на водоём падает тень наблюдателя. Если личинки большинства кулицид обычно приурочены к верхнему слою воды и входят в состав гипонейстона, то хабориды в течение тёмного времени суток за счет использования своеобразных «воздушных пузырей» передвигаются и охотятся на зоопланктон по всей толще воды, а днём скрываются на дне, поэтому их иногда относят к пелагобентосу.

Кровососущие комары – крупное семейство, насчитывающее 3500 видов в мире и около 100 видов в России. Их облик на фазе имаго хорошо знаком любому. В условиях европейской части России самки большинства видов кровососущих комаров нападают на теплокровных животных, млекопита-



Куколка кровососущего комара из подсемейства Culicinae. Фото В.Б. Зверевой.

ющих и птиц, за редким исключением на пойкилотермных. Так, самки *Culex territans* атакуют лягушек, жаб и других земноводных. Личинки кровососущих комаров – фильтраторы и соскребатели, питающиеся сестоном, бактерио-, микрофито- и зоопланктоном. На Дальнем Востоке нашей страны существуют виды кровососущих комаров, личинки которых хищничают в воде (например, в дуплах), поедая представителей других видов семейства. Иногда им свойственны так называемые «компульсивные убийства», когда хищник убивает гораздо больше жертв, чем может съесть. Такие виды в тропических регионах используются как эффективные биологические агенты борьбы с переносчиками опасных болезней, например, малярии.

Некоторые кровососущие комары – *синантропы*, например, «подвальный комар» *Culex pipiens f. molestus*, а также вид *Aedes aegypti*. В последнее время на территории России, как и на сопредельных территориях, отмечается появление и активная экспансия *инвазионных*, то есть ранее не свойственных данной территории, видов кровососущих комаров. В европейскую часть России проник и активно продвигается на север, освоив обитание в автомобильных покрышках и других микроводоёмах, *Aedes albopictus*, а на Дальнем Востоке – *A. flavopictus*.

Многие виды кулицид переносят опасные для человека, домашних и сельскохозяйственных животных заболевания. Самое известное из них – малярия. Благодаря переносу наиболее тяжело протекающей формы малярии в тропической Африке, кулициды – это самые опасные животные на Земле. По некоторым данным, от болезней, переносимых ими, в год умирает не менее 725 тыс. человек. К переносу малярийного плазмодия способны кровососущие комары отдельного подсемейства Anophelinae. У нас они представлены видами рода *Anopheles* (малярийный комар). На территории нашей страны с помощью кровососущих комаров возможен перенос паразитарных (малярия, дирофилляриоз), бактериальных (туляремия) и вирусных заболеваний (карельская лихорадка).



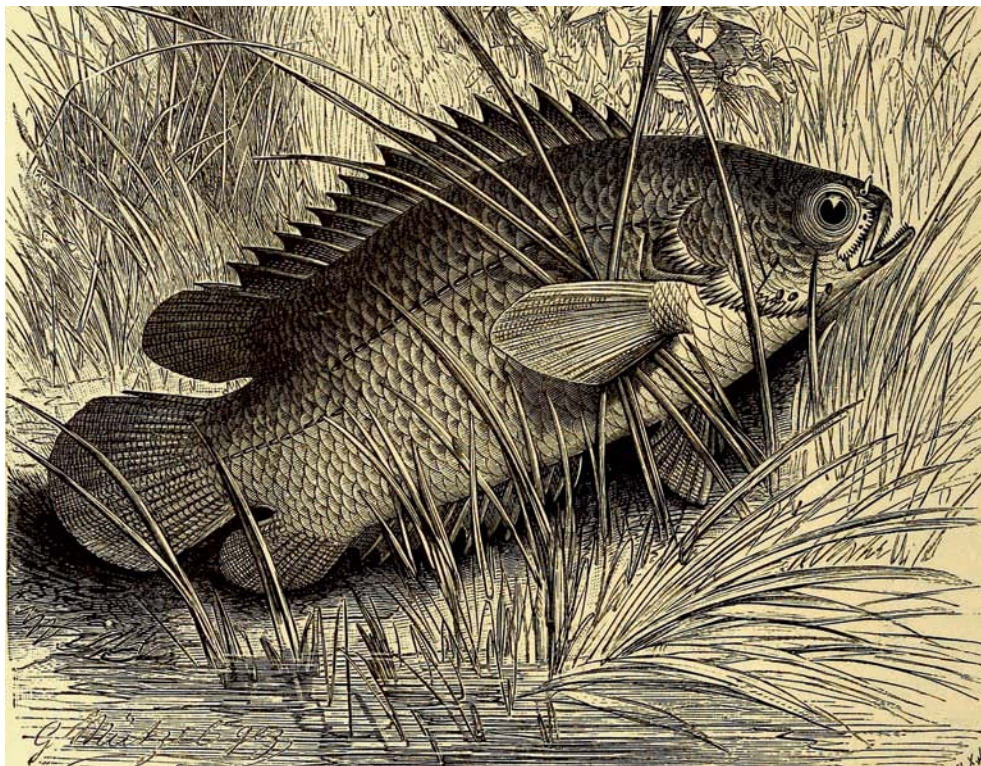
РЫБЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Малые водоёмы часто являются весьма специфичной средой обитания для рыб. Рыбы могут жить не только в прудах и озёрах, но и в горячих источниках, канавах, лужах, на рисовых полях и даже в дуплах деревьев. Часто малые водоёмы характеризуются экстремальными значениями некоторых факторов среды обитания, к которым рыбы успешно приспособились. Среди них можно выделить малые глубины и сезонное пересыхание, высокие колебания температуры воды, низкое содержание кислорода, антропогенные загрязнения, иногда предельные гидрохимические показатели (минерализация, водородный показатель pH (кислотность)), изолированность местообитания.

Однако малые глубины и пересыхание – это помеха не для всех рыб. Многие из них умеют зарываться в ил и впадать в оцепенение, чтобы пережить неблагоприятный период. Анабасу, тропической рыбе, живущей в болотных водоёмах, ещё проще, она может с помощью плавников переползти в другой водоём. За это её ещё называют рыба-ползун.

Отдельные представители рыб семейства карпозубых могут жить во временных лужах. Например, в аргентинских пампасах живут интересные рыбы рода *Cynolebias*. Продолжительность их жизни составляет всего 2–3 месяца, пока существует лужа. После нереста они погибают, а икра, отложенная в ил,

На фото: Стая декоративных карпов кои. Фото Chris Sheldon.



Анабас – рыба ползун. Иллюстрация из книги Альфреда Брэма «Иллюстрированная жизнь животных. Общий очерк царства животных» (1890).

может сохранять свою жизнеспособность несколько лет, ожидая сезона дождей. Таких рыб за их короткий жизненный цикл называют эфемерными.

Рыбы малых водоёмов могут жить в широком диапазоне температур. Среди рекорсменов рыб-экстремалов можно отметить пустынного карпозубика (*Cyprinodon macularius*), который живёт в горячих источниках полупустынь юго-западной части Северной Америки, при температуре воды до +52 °С и высокой солёности. А в тундровых озёрах и болотах Чукотки и Аляски можно увидеть рыбу даллию (*Dallia pectoralis*), которая известна своей устойчивостью к холодной воде. Она выдерживает до получаса воздействие температуры в –20 °С и даже может переносить вмерзание в лёд.

Низкое содержание кислорода в воде тоже не всегда помеха для рыб. Помимо жабр, некоторые виды могут дышать всей поверхностью кожи и даже кишечником. К таким рыбам можно отнести южноамериканских сомиков коридорасов (род *Corydoras*) или нашего вьюна (*Misgurnus fossilis*). У некоторых видов рыб имеются специальные органы, которые служат своеобразным «воздушным депо» и помогают им долго обходиться без кислорода. Например, они есть у змееголова (*Channa argus*), мешкожаберного сома (*Heteropneustes fossilis*), гурами рода *Trichogaster*. У двоякодышащих



Гурами, как и многие другие аквариумные рыбы, являются типичными обитателями тропических малых водоёмов. Фото Harshit Suryawanshi.



Линь – обычный обитатель водоёмов в средней полосе Европейской России. Фото В.В. Осипова.

рыб (австралийский рогозуб – *Neoceratodus forsteri*, сенегальский многоног – *Polypterus senegalus*) наряду с жаберным дыханием есть лёгочное. Функцию лёгкого выполняет большой ячеистый плавательный пузырь.

Даже самые непригодные для жизни малые водоёмы рыбы сумели освоить. Среди них обыкновенный фундулюс (*Fundulus heteroclitus*), который по праву считается самой выносливой рыбой на Земле. Он обитает в солоноватоводных лагунах и эстуариях, солёных маршах восточного побережья США. Этот вид устойчив к высокой солёности воды, значительным перепадам температуры и низкому содержанию кислорода. Может жить в водоёмах, сильно загрязнённых промышленными отходами, где их содержание в воде нередко достигает летального уровня. Кстати, это первая рыба, которую отправили в космос.

Обычные обитатели малых естественных водоёмов европейской части России – неприхотливые к среде обитания виды рыб-лимнофилов (предпочитающих стоячую воду): карась серебряный (*Carassius gibelio*) и золотой (*Carassius carassius*), ротан-головешка (*Percottus glenii*), вьюн. Кроме этих видов в малых водоёмах встречаются линь (*Tinca tinca*) и озёрный голяк (*Rhynchocypris percunurus*). Линь обычно обитает в тех же водоёмах, что и караси, но немногочисленен и более теплолюбив. В отличие от остальных видов озёрный голяк предпочитает жить севернее преимущественно в карстовых озёрах. Он тоже очень неприхотлив к среде обитания, иногда живет в водоёмах вместе с ротаном, где достигает высокой численности. В настоящее время озёрный голяк активно расширяет свой ареал.

Если водоём частично проточный или имеет связь во время весеннего половодья с рекой, то в составе его ихтиофауны можно увидеть виды «универсалы», которые могут жить в биотопах и лимнофилов и реофилов (любящих течение). К ним относятся щука (*Esox lucius*), окунь (*Perca fluviatilis*), верховка (*Leucaspis delineatus*), краснопёрка (*Scardinius erythrophthalmus*), сазан (*Cyprinus carpio*), плотва (*Rutilus rutilus* и *R. lacustris*), язь (*Leuciscus idus*) и горчак (*Rhodeus sericeus*). Тем не менее, не все малые водоёмы населены нетребовательными видами рыб. Например, в бобровых прудах на небольших лесных речках живут типичные реофилы: усатый голец (*Barbatula barbatula*), речной голяк (*Phoxinus phoxinus*) и даже ручьевая форель (*Salmo trutta*).

Отдельно стоит упомянуть рыбозаводные пруды. В этих искусственных водоёмах человеком создаются благоприятные условия для выращивания ценных пород рыб. Наиболее популярными интродуцированными видами рыб являются толстолобики рода *Hypophthalmichthys*, белый амур (*Ctenopharyngodon idella*), которые используются в том числе и для мелиорации, радужная форель (*Oncorhynchus mykiss*), канальный сомик (*Ictalurus punctatus*). В большинстве случаев в условиях средней полосы России эти виды рыб не имеют самовоспроизводящихся популяций, и их численность поддерживается искусственно. Часто вместе с объектами аквакультуры в малые водоёмы попадают и чужеродные виды рыб (а также беспозвоночные, например китайские беззубки рода *Sinanodonta*). Например, в водоёмы ев-



Тилапии в бетонном бассейне для выращивания рыбы. Фото В.В. Осипова.



Гамбузия – главный помощник в борьбе с малярией. Фото О.Н. Артаева.

ропейской части России вместе с растительноядными рыбами из Дальнего Востока попали ротан-головешка, серебряный карась и амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*), а из Северной Америки – солнечный окунь (*Lepomis gibbosus*).

В начале XX века в южных регионах России рыб расселяли для борьбы с малярией. В первую очередь в борьбе с комарами помогла гамбузия (род *Gambusia*), маленькая живородящая рыбка, завезенная с американских континентов. В настоящее время гамбузия широко распространена во многих малых водоёмах Кавказа, Краснодарского края, Астраханской области, а в Сочи за ее заслуги в борьбе с малярией ей даже поставили памятник. Однако эта рыба может быть проблемой не только для малярийных комаров, но и для других обитателей малых водоёмов, так как она нападает на других рыб, поедает их икру и молодь, конкурирует с ними за кормовые ресурсы. Страдают от неё и амфибии, как личинки, так и взрослые особи. Для борьбы с малярией заселяли также медаку (род *Oryzias*), которую часто называют рисовой рыбкой, так как она обитает на рисовых полях.

На рисовых полях разводят множество других видов рыб, что является частью китайского традиционного рисо-рыбного хозяйства, которое практикуется более полутора тысяч лет. Рыбы поедают вредителей и взмучивают воду, что улучшает качество грунта и обеспечивает рис дополнительными питательными веществами⁶². Для таких целей чаще всего вселяют карпов.

Новые виды рыб могут попадать в водоёмы и благодаря декоративному рыбоводству и аквариумистике. Надоевших рыб любители-аквариумисты часто выпускают на «волю» в окрестные водоёмы или «сливают» в канализацию. А потом этих золотых рыбок, карпов-кои и даже экзотических панцирных сомов, цихлид и пираний вылавливают местные рыбаки. Конечно, большинство этих видов рыб погибает зимой, не выдержав низкой температуры воды. Но некоторым удается выжить и даже размножиться. Например, любимицу всех начинающих аквариумистов гуппи (*Poecilia reticulata*) можно встретить в очистных сооружениях крупных городов. Многие обитатели малых водоёмов благодаря своей экологической пластичности – это потенциальные чужеродные виды, а наиболее уязвимыми к инвазиям остаются малые водоёмы южных регионов России. Чужеродные виды рыб могут оказывать значительное влияние на аборигенных рыб посредством конкурентных отношений, распространения болезней и паразитов.

⁶² Lu J., Li X. Review of rice–fish–farming systems in China – one of the globally important ingenious agricultural heritage systems (GIAHS). *Aquaculture*. 2006. Vol. 260, Issue 1. P. 106–113.

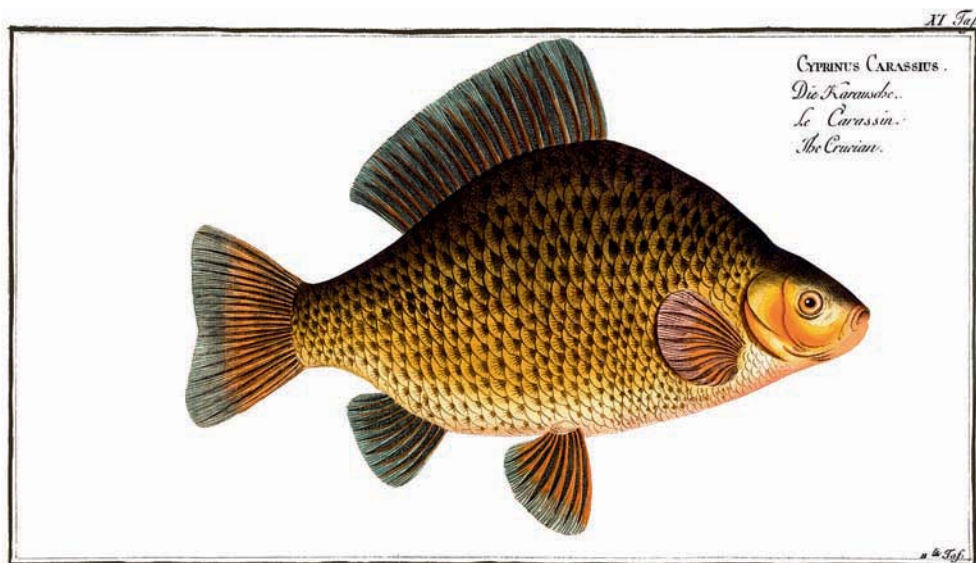


Золотой карась

Золотой карась (*Carassius carassius*) – широко распространенный в России вид, в том числе он обитает и за полярным кругом. Является популярным объектом рыболовства, в обиходе рыбаки называют эту рыбу красным, жёлтым или чёрным карасём. Населяет множество разнообразных стоячих и слабопроточных водоёмов, обычен в старицах, мелководных озёрах, прудах. Рыба отличается неприхотливостью к среде обитания, устойчива к низкому содержанию кислорода, высокой кислотности, при неблагоприятных условиях может зарываться в ил и впадать в оцепенение.

Еще во времена Средневековья люди стали специально разводить золотого карася, чтобы обеспечить себя свежей рыбой в течение всего года, так как это была единственная рыба, способная выжить при зимних заморах. Это явление – резкое падение кислорода в воде из-за образования плотного ледового покрова – очень характерно как раз для малых водоёмов. При недостатке кислорода золотые караси могут прожить более пяти месяцев. В этом им помогает высокая концентрация гемоглобина в крови, а также резкое увеличение дыхательной поверхности жабр в условиях низкого уровня кислорода. Однако выживаемость карася очень сильно зависит от обилия пищи в летний период, которая позволяет накопить достаточное количество энергетически важных веществ (например, гликогена). При высокой плотности и конкуренции за корм, смертность этой рыбы зимой становится гораздо

На фото: Золотой карась. Фото О.Н. Артаева.



Золотой карась в представлении иллюстраторов книги Маркуса Элизера Блоха «Ichthyologie, ou Histoire naturelle: générale et particulière des poissons» (1785).

выше. Если содержание кислорода в воде падает весной или летом, караси гибнут буквально за один день, поскольку могут быть истощены за зиму, когда еды в воде гораздо меньше⁶³.

Питаются золотые караси водными беспозвоночными, детритом и растительностью. Крупные караси могут съесть и мелкую рыбу. При неблагоприятных условиях сильно мельчают и вырождаются, образуя карликовую тугорослую форму. В некоторых водоёмах золотой карась может быть единственным представителем ихтиофауны. В таких случаях форма его тела становится узкой. И, наоборот, в водоёмах с другой рыбой, прежде всего, хищной, форма тела у золотого карася становится более высокой. Получается хорошая морфологическая защита от основного хищника – щуки, которой сложно проглотить округлую рыбу⁶⁴.

В последние годы в наших водоёмах наблюдается постепенное вытеснение золотого карася популяциями серебряного карася (в первую очередь за счет гибридизации). Это стало большой проблемой, например, в Британии, где одно время массово завозили и выпускали в пруды золотых рыбок – одомашненную форму серебряного карася, а рыбные хозяйства даже не различали два вида карасей при их разведении⁶⁵.

⁶³ Olsén K.H., Bonow M. Crucian carp (*Carassius carassius* (L.)), an anonymous fish with great skills. Ichthyological Research. 2022. <https://doi.org/10.1007/s10228-022-00892-z>

⁶⁴ Brönmark C., Miner J. G. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. Science. 1992. Vol. 258. P. 1348–1350.

⁶⁵ Wheeler A.C. Status of the crucian carp, *Carassius carassius* (L.), in the UK. Fisheries management and ecology. 2000. Vol. 7, no 4. P. 315–322.



Серебряный карась

Серебряный карась (*Carassius auratus complex*) – сложная в таксономическом отношении группа, отличающаяся типом размножения (обоеполюй, гиногенетический), уровнем плоидности (диплоиды и полиплоиды) и возможным происхождением. Так же различают географические формы (евроазиатский, китайский и группа японских карасей). Предком аквариумной золотой рыбки тоже является именно серебряный, а не золотой карась. Считается, что эта форма была выведена в Китае более 1000 лет назад.

Ареал этой рыбы еще шире, чем у золотого карася. Родиной серебряного карася считается Дальний Восток. Благодаря таким видовым качествам, как многократность нереста, широкий спектр питания и высокая устойчивость к антропогенным загрязнителям, серебряный карась активно расширяет свой ареал. Рыба встречается практически в любом пригодном для обитания водоёме или водотоке. Это могут быть озёра, пруды, водохранилища, реки, болотные водоёмы, бассейны, канавы, карьеры, фонтаны. Так же, как и золотой карась, устойчив к низкому содержанию кислорода, высокой кислотности, при неблагоприятных условиях может зарываться в ил и впадать в оцепенение. Хотя способность выживать при недостатке кислорода у серебряного карася гораздо ниже, в таких условиях он может продержаться не более двух недель⁶⁶.

У серебряного карася есть интересная особенность размножения. Часть популяций рыбы состоит только из самок, которым для размножения не-

⁶⁶ Olsén K.H., Bonow M. Crucian carp (*Carassius carassius* (L.)), an anonymous fish with great skills. Ichthyological Research. 2022. <https://doi.org/10.1007/s10228-022-00892-z>

На фото: Серебряный карась. Фото О.Н. Артаева.



Золотая рыбка породы рюкин. Иллюстрация Синносукэ Мацубары из книги «Goldfish and Their Culture in Japan» (1908).

обходимы половые клетки самцов других видов рыб. Икринки лишь активизируются сперматозоидами, а слияния ядер после оплодотворения не происходит. Этот процесс называется гиногенезом. При гиногенезе у карася потомство так же состоит из одних самок. У двуполых популяций такого явления не наблюдается.

Из-за высокой численности серебряный карась может оказывать значительное влияние на популяции других рыб. Цианобактерии при прохождении через кишечник серебряного карася остаются невредимыми, а их рост даже стимулируются. Эта особенность, а также выедание им зоопланктона, может приводить к цветению воды в водоёмах. Взмучивание карасями воды в водоёмах с илистым дном ведет к угнетению макрофитов⁶⁷.

Серебряный карась является излюбленным объектом рыбалки и используется в качестве объекта аквакультуры, что способствует его дальнейшему расселению в другие водоёмы. В 2012 году в Якутске был установлен памятник серебряному карасю, как важной рыбе, которая прокормила весь регион в годы Великой отечественной войны.

⁶⁷ Петросян В.Г. и др. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.



Ротан-головешка

Ротан-головешка (*Percottus glenii*) – ещё один вид-вселенец с Дальнего Востока. В водоёмы европейской части России вид сначала попал в начале XX века, благодаря стараниям аквариумистов, затем с середины 1970–80 годов расселялся повторно вместе с икрой дальневосточных растительноядных рыб.

Интересен способ распространения ротана в другие водоёмы. Раньше считалось, что икру ротана на лапках разносят водоплавающие птицы. Но, как показали последние исследования, икра ротана разносится птицами при питании, проходя через пищеварительный тракт. Небольшая часть икры (до 2%) не переваривается, вместе с фекалиями попадая в новые водоёмы, и экспансия продолжается.

Ротан ведёт малоподвижный одиночный образ жизни. Предпочитает заросшие растительностью пруды, старицы, болотные водоёмы, канавы, избегает течения. Весьма неприхотлив к среде обитания, может жить в воде с очень низким содержанием кислорода, зимует в ледяных полостях водоёмов или зарывается в ил. По некоторым сведениям, переносит кратковременное замерзание в лёд. Обычно обитание ротана приурочено к сильно загрязненным эвтрофным водоёмам вблизи населенных пунктов. Прожорливый и всеядный вид. Половой зрелости достигает уже на второй год жизни. Охраняет свою икру. Благодаря своей экологической пластичности способен очень быстро наращивать численность. Часто бывает единственным обитателем

На фото: Ротан-головешка. Фото О.Н. Артаева.

водоёма, также неплохо уживается с серебряным карасём и озёрным голяном. Ротана охотно ловят на удочку, особенно дети. У рыбаков, из-за своей живучести, он – излюбленная наживка для ловли хищных рыб.

Для ротана характерен каннибализм, весьма распространенное явление у рыб. Причём «кушают» своих собратьев не только хищные виды – в период нереста не брезгают икрой и своей молодью плотва, красноперка, язь и другие карповые. Наиболее широко каннибализм представлен в малых малокормных водоёмах, где ихтиофауна представлена одним – двумя видами.

Самец ротана-головешки в брачном наряде. Фото В.В. Осипова.





Вьюн

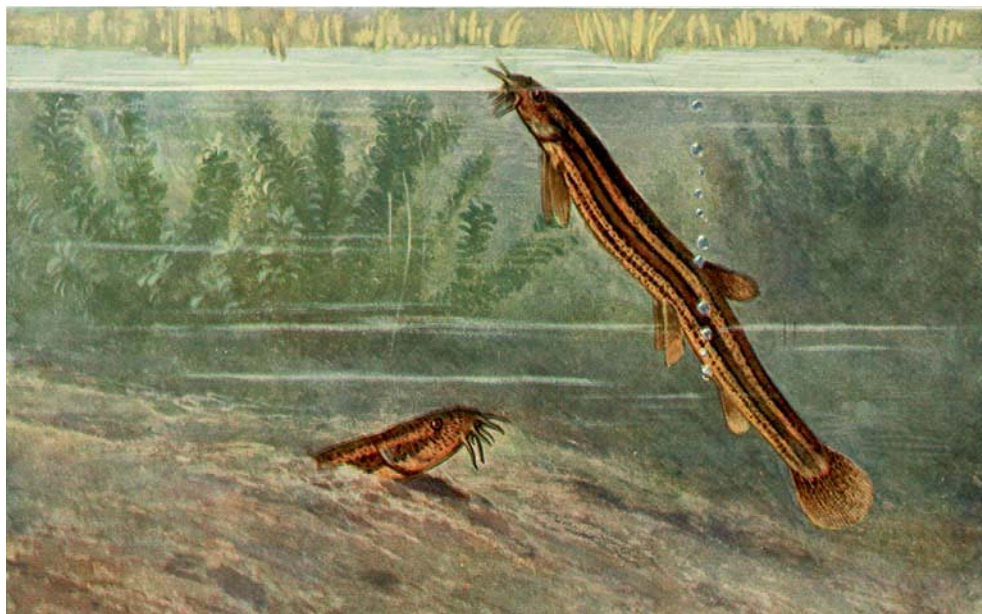
Вьюн (*Misgurnus fossilis*) довольно обычный, но немногочисленный в европейской части России вид рыб. Населяет исключительно слабопроточные местообитания с илистым грунтом – пруды, старицы, канавы, ямы, различные пересыхающие и временные водоёмы. Отличается характерной змеевидной формой тела, которое немного сжато с боков. От глаз до хвостового плавника идут заметные темные полосы. Вокруг рта расположено десять небольших усиков.

Это крайне устойчивая к самым неблагоприятным условиям рыба, может выжить там, где уже не выдерживают даже караси и ротаны. Переживает полное пересыхание, зарывшись в ил, может перемещаться по суше на небольшие расстояния в другие водоёмы. Имеет развитое кожное дыхание, может дышать кишечником. При заглатывании воздуха издает писк, за что вьюна иногда называют рыба-пискун.

Вьюн ведет скрытный, сумеречный образ жизни. В мелководных местообитаниях, а также во время засух и сильных морозов, проводит дневное время, зарывшись в ил на глубину 20–30 см. При сильном высыхании водоёмов может зарываться гораздо глубже – до 70 см⁶⁸. Большой численности в водоёмах не имеет. Питается донными организмами, с помощью обоняния благодаря своим усикам разыскивая их в грунте. Из-за видовых особенностей в уловах рыбаков встречается очень редко.

Нерестится в густых зарослях водных растений и даже на обводненных лугах. Мальки вьюна на первом этапе развития имеют внешние жабры, как у личинок тритонов, что помогает им выживать при низком содержании кислорода в воде.

⁶⁸ Freyhof J. *Misgurnus fossilis*. The IUCN Red list of threatened species. 2013: e.T40698A10351495. doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T40698A10351495.en
На фото: Голова и передняя часть тела вьюна. Фото В.В. Осипова.



Вьюн. Иллюстрация из книги Эмиля Валтера «Наши пресноводные рыбы» (1913).

В английском языке вьюна называют «weather fish» – погодная рыба. Такое название рыба получила, потому что при снижении атмосферного давления вьюны становятся очень активными, и часто поднимаются к поверхности.

В целом виду ничего не угрожает, однако в отдельных странах Европы наблюдается сильное сокращение численности вьюнов. Основная проблема в том, что русла множества европейских рек искусственно спрямляли, что привело к исчезновению излюбленных местообитаний этой рыбы – пойменных водоёмов и стариц.

Вьюн. Фото О.Н. Артаева.





ЗЕМНОВОДНЫЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Земноводные, или амфибии (класс Amphibia) – постоянные обитатели малых водоёмов. Обладая высокой численностью и плотностью населения, они служат ключевым компонентом этих экосистем, составляя значительную долю их биомассы. Земноводные, как можно понять из их названия, обитают на границе двух сред – водной и наземной, будучи тесно связанными в своем развитии и жизни с водой. За некоторыми исключениями (в основном, у тропических видов) для размножения и развития их личинок необходима водная среда. В воде происходит размножение амфибий, год от года весной они возвращаются в пруды, канавы, карьеры и другие малые водоёмы для воспроизводства нового потомства.

Преимуществом небольших водных объектов, по сравнению с крупными озёрами и реками, является их мелководность, быстрый прогрев, развитая растительность, отсутствие или низкая численность рыбы. Растения служат хорошим укрытием, а также создают больше поверхности для основного корма головастиков – микроводорослей и бактерий, обрастающих погружённые в воду части растений. Отсутствие рыбы, особенно крупных хищников, сильно облегчает жизнь головастикам и повышает их шансы осуществить метаморфоз⁶⁹.

⁶⁹ Skelly D.K. Tadpole communities: pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *American Scientist*. 1997. Vol. 85. P. 36–45.
На фото: Испанский ребристый тритон. Фото А.О. Свирина.



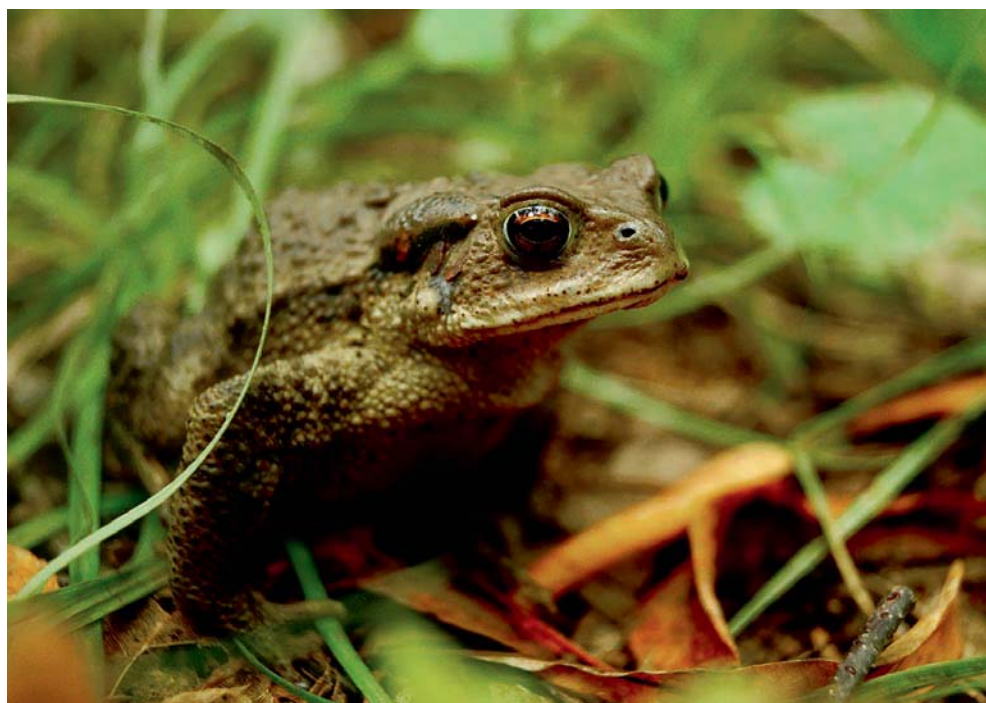
Скопления головастиков в небольшой луже. Фото Jeffrey Hamilton.

Амфибии средней полосы по характеру размножения могут быть разделены на две группы. Земноводные «взрывного» типа размножения собираются в водоёмы для воспроизводства на короткий срок весной (бурые лягушки, жабы, чесночницы, тритоны), тогда как другие имеют растянутое по времени размножение, продолжающееся иногда до середины лета (жерлянки, зелёные лягушки).

Когда амфибии выходят из зимовок для продолжения потомства в середине–конце весны, они претерпевают ряд изменений во внешнем облике. Так, например, самцы тритонов обзаводятся роскошным гребнем, тянущимся от кончика морды до хвоста. Кожные покровы лягушек в это время увеличены, вырастают в размерах и кожные перепонки между пальцами задних лап. Все эти изменения необходимы амфибиям для жизни в водной среде, ведь они не только помогают перемещаться в воде, но и увеличивают дыхательную поверхность кожи, обильно снабженную кровеносными сосудами, через которые происходит газообмен. В своем большинстве амфибии имеют легкие (исключение, например, составляет семейство безлёгочных саламандр Plethodontidae, обитающих в Северной Америке), однако они также дышат с помощью кожи и слизистой ротовой полости. Доля кожного дыхания у амфибий может быть значительной, варьируя между видами, в особенности она высока у постоянно водных амфибий. Несовершенство наземных органов газообмена и необходимость постоянного кожного дыхания ставит земноводных в тесную зависимость от влажности окружающей среды. Например, жабы за ночную охоту в пустыне могут потерять до 15% своего веса, а квакши за день – до 43%.



Головастики серой жабы кормятся обростаниями на водных растениях. Фото А.О. Свирина.



Дальневосточная жаба. Фото А.О. Свирина.

Другой важной особенностью амфибий можно считать пойкилотермность, то есть непостоянство температуры тела. Пойкилотермность амфибий сопровождается и другой неприятной особенностью – в связи с кожным дыханием, происходит постоянная потеря влаги через кожу, приводящая к снижению температуры тела. Поэтому температура тела амфибий не только соответствует температуре окружающей среды, как у других холоднокровных животных, но и нередко ниже её. В итоге, пойкилотермность делает амфибий крайне требовательными к температурным условиям. Один из наиболее холодостойких видов земноводных – сибирский углозуб, чья способность вмерзать в лёд без последствий для организма известна учёным, изучающим биологию экстремофильных видов, обитающих в критических условиях. Такая холодостойкость позволила углозубу обладать одним из обширнейших ареалов среди амфибий Евразии, который составляет не менее 12.2 млн. км², а также заселить биотопы, в которых не встречаются никакие другие виды амфибий.

Икра амфибий имеет несколько оболочек. У большинства амфибий (хотя и здесь есть исключения, например, жабы-повитухи) внешняя слизистая оболочка в нужной мере не предохраняет икру от высыхания, что делает развитие икринок амфибий возможным только в водной или сильно влажной среде. Они также не могут развиваться в гипертонической среде, то есть солёных водоемах, хотя устойчивость к солёности у амфибий различна, и некоторые виды, например, озёрная лягушка, могут обитать в солоноватых водоёмах, эстуариях, образующихся в местах впадения крупных рек в море.

Все это делает амфибий крайне уязвимой группой животных, тесно связанной в своём размножении и развитии с водой. Сокращение мест, пригодных для обитания амфибий, наряду с распространением тяжелых инфекционных заболеваний (грибки, вирусы и паразиты) привело к массовому вымиранию популяций амфибий по всему миру⁷⁰. Не менее 2000 видов амфибий (четверть от общего числа видов, описанных на настоящее время) находятся под угрозой исчезновения, а биология и статус многих видов до сих пор неизвестны, что делает их одной из самых малоизученных и чувствительных к изменениям групп позвоночных. Амфибии считаются хорошими индикаторами состояния окружающей среды, а их повсеместное исчезновение следует воспринимать как тревожный сигнал о нарастающей угрозе коллапса биоразнообразия и массового вымирания живых организмов под влиянием негативного влияния деятельности человека на экосистемы.

⁷⁰ Campbell Grant E.H., Miller D.A.W., Muths E. A Synthesis of evidence of drivers of amphibian declines. Herpetologica. 2020. Vol. 76. P. 101–107.



Углозубы

Семейство углозубы (Hynobiidae) представлено 96 видами хвостатых амфибий малого и среднего размера, распространенными в Азии. У некоторых видов известны случаи неотении – способность достигать половой зрелости и размножаться в личиночном состоянии.

В Сибири и на востоке Восточно-Европейской равнины встречается сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) – самый необычный из всех представителей углозубов. Он приспособился жить в условиях крайнего севера. Нёбные зубы этого земноводного изогнуты под углом, с чем и связано такое название «углозуб». Максимальная длина тела – 162 мм. По бокам туловища имеется 12–14 поперечных бороздок. Углозуб характеризуется бурым окрасом, вдоль спины проходит широкая светло-коричневая, иногда золотистая полоса. Брюхо имеет светлый окрас, а на спине у некоторых особей присутствуют темные крапинки. Характерный признак сибирского углозуба – четыре пальца на задних лапах, в связи с чем его также называли четырехпалым тритоном.

Углозубы способны переносить вмерзание в лёд и нижний предел температур в –35–40 °С. Известна находка сибирского углозуба, извлеченного из слоя вечной мерзлоты, находившегося там не менее 90 лет. Замерзший углозуб оттаял и начал активно питаться, что свидетельствует о возможности этого животного длительное время находиться в состоянии анабиоза.

На фото: Сибирский углозуб. Фото А.О. Свинина.

После выхода из зимовки, углозубы приступают к размножению, которое происходит в неглубоких водоёмах, либо в мелких, хорошо прогреваемых участках более крупных водоёмов с водной растительностью. Для углозубов характерны брачные танцы, во время которых самцы обхватывают веточку или травинку, погруженную в воду, и совершают волнообразные боковые движения хвостом и всем телом, как бы раскачиваясь из стороны в сторону. Самцы обхватывают подплывающих самок хвостом снизу, а затем и конечностями, что помогает самке сделать кладку. Оплодотворение у них наружное, в отличие от тритонов. Икринки откладывают в виде желеобразных икряных мешков, имеющих вид двух спирально закрученных шнуров. Личиночное развитие занимает в природе до двух месяцев, растущие личинки активно питаются разными мелкими беспозвоночными – личинками комаров, дафниями и другими компонентами зоопланктона.

Представитель семейства углозубов – уссурийский когтистый тритон. Фото А.О. Свирина.





Тритоны

К тритонам относятся некоторые представители семейства саламандровых (Salamandridae). В России водоёмы населяют несколько видов тритонов: ближневосточный (*Ommatotriton ophryticus*), тритон Карелина (*Triturus karelinii*), тритон Ланца (*Lissotriton lantzi*), обыкновенный (*Lissotriton vulgaris*) и гребенчатый (*Triturus cristatus*) тритоны.

В течение года тритоны чередуют наземный и водный периоды жизни, за исключением некоторых высокогорных популяций, где они могут обитать в водоёмах всю жизнь. Они встречаются в самых разных водных объектах, заселяя озёрки, болота, пруды, карьеры, иногда ямы, канавы и лужи, образовавшиеся в колеях дорог. Тритоны массово встречаются в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, в наземный период обитая в лесной подстилке, пнях, под корягами и в норах грызунов. В водный период жизни выбирают водоёмы с густой околводной растительностью, а также встречаются в искусственных водоёмах, расположенных на опушках леса.

Весной, обычно в конце апреля – начале марта, тритоны выходят из зимовальных убежищ и направляются к водоёмам для размножения. В этот период у самцов вырастают кожистые гребни, различающиеся по форме и

На фото: Обыкновенный тритон. Фото И.В. Башинского.

размерам у разных видов. У обыкновенного тритона на задних лапках появляются кожистые оторочки, а по бокам рта на верхней челюсти кожные складки. Характерная особенность поведения тритонов в период размножения – брачные танцы, которые самцы исполняют перед самками. Танец включает в себя несколько многократно повторяющихся элементов: показ бока, рывок, быстрые удары хвостом, выгиб спины вверх, арка, при которой самец располагается над головой самки и виляет хвостом. После брачных ухаживаний самка следует за самцом, откладывая сперматофор – слизистый комок, который она захватывает клоакой и может определенное время хранить в специальном отделе. По мере откладки яиц они оплодотворяются сперматозоидами из сперматофора. Таким образом, оплодотворение у тритонов наружновнутреннее, что также отличает их от бесхвостых амфибий с наружным оплодотворением. Число икринок, откладываемых самками, может сильно варьировать и достигать в редких случаях до 600–700 икринок (обычно 150–200). Личиночное развитие занимает два месяца. Для тритонов отмечено наличие неотении, и некоторые виды в горных районах на Кавказе могут размножаться, имея личиночные черты.

Личинки тритонов гораздо более похожи на взрослую особь, чем головастики бесхвостых земноводных. Еще они напоминают мальков рыб, особенно потому, что их лапы очень тоненькие и едва заметны. Характерным отличием являются жабры, которые не закрыты крышками как у рыб, а расположены снаружи, в виде небольших щупалец. По таким жабрам многие хорошо знают аксолотля – личинку других хвостатых земноводных – амбистом, популярных у аквариумистов.



Личинка гребенчатого тритона. Фото А.О. Свирина.



Жерлянки

Одно из наиболее древних семейств бесхвостых амфибий (Bombinatoridae), дивергенция (расхождение с близкими группами в процессе эволюции) которого произошла еще в юрский период (145–201 млн. лет назад). Эти амфибии имеют небольшое по размерам уплощенное тело с многочисленными бугорками, покрывающими всю кожу. Околоушные железы у них не выражены, барабанная перепонка отсутствует. Характеризуются яркоокрашенным брюхом, имеющим красный или жёлтый цвета (в зависимости от вида и возраста амфибий), покрытым тёмными пятнами разной формы и размеров. В случае опасности жерлянки демонстрируют яркоокрашенную нижнюю часть тела, выгибая спину и подгибая задние и передние конечности кверху, а иногда переворачиваются на спину. Защитная поза жерлянки встречается и у других видов амфибий, но получила название «рефлекс жерлянки» по самому наиболее яркому представителю, проявляющему такое поведение. И предостережение не напрасно – яд жерлянок содержит действующее вещество бомбезин, приводящий к распаду эритроцитов. У человека он вызывает жжение слизистых оболочек, озноб и головную боль; в высоких дозах (400 мг/кг) может быть смертелен для грызунов.

Жерлянки, обитающие в Европе, населяют биотопы, различные по высоте. Краснобрюхая жерлянка предпочитает равнинные местообитания и низменности, тогда как желтобрюхая заселяет горные биотопы. Обитают

На фото: Краснобрюхая жерлянка. Фото И.В. Башинского.

жерлянки в самых разных водоёмах: родниках, лужах, колеях от машин, разливах ручьев, заводях речек, канавах, ямах, болотах и озёрах. Качество воды в малых водоёмах, заселяемых жерлянками, может быть различно. Жерлянки встречаются как в водоёмах с чистой дождевой водой, так и в сильно загрязнённых водоёмах, даже в минеральных водах, лужах с сероводородом и повышенным содержанием солей.

Активность жерлянок дневная, однако в период размножения жерлянки активны также вечером и ночью. Размножение растянутое, начинается при повышении температуры воды до +11–14°C, обычно в мае, и завершается в середине лета – в июле. Обычно в этот период на водоёмах слышно характерное «унканье» жерлянок. Количество икринок, откладываемых самкой, в среднем, составляет 300–400. Период развития длится два месяца, а метаморфизирующие жерлянки появляются в июле–августе. Головастики жерлянок активные пловцы, и для пропитания не только соскребают водоросли и обрастания, но и охотятся на планктон. Поэтому внешне они отличаются более широким хвостовым плавником, который начинается почти у глаз, образуя прозрачный гребень.

Питание жерлянок составляют различные беспозвоночные, в рационе доминируют насекомые с дневной активностью, а также пауки, многоножки и дождевые черви. Спектр питания сильно зависит от сезона и периода активности. Зимовка жерлянок проходит на суше: под корягами, листовным опадом, в моховой подстилке, норах грызунов, жерлянки также закапываются в мягкий грунт по берегам водоемов. Естественных врагов у жерлянок немного из-за их специфического яда, однако ими питаются ужи, головастиков могут поедать гребенчатые тритоны.



Краснобрюхая жерлянка в защитной позе. Фото И.В. Башинского.



Чесночницы

В водоемах проходят своё личиночное развитие и другие представители батрахофауны – чесночницы. О происхождении необычного названия ведутся споры, но вероятно это связано с запахом, которым пахнет кожный секрет, служащий защитой от хищников. Эти амфибии внешне напоминают жаб, но их околоушные железы – паротиды не выражены, кожа у них гладкая или слегка бугорчатая, глаза отличаются вертикальным зрачком. На задних конечностях у основания первого пальца хорошо выраженный крупный пяточный бугорок – приспособление к роющему образу жизни. Чесночницы обитают на мягких почвах, встречаясь в лесной, лесостепной и степной зонах. Могут жить в довольно разнообразных ландшафтах: в поймах рек, по берегам озёр, на лугах, болотах, степях, садах и парках. В наземный период чесночницы закапываются в почву, используя задние конечности и крупный пяточный бугорок как лопату. Ведут скрытный образ жизни, охотятся ночью на мелких беспозвоночных: жуков, гусениц, пауков и дождевых червей.

Эта группа амфибий – эндемики западной Евразии – то есть обитает только в этой части света. Раньше считалось, что существует только четыре вида чесночниц, в том числе два в России – обыкновенная и сирийская. Современные генетические методы позволили обнаружить криптические виды, которые не отличаются внешне, но имеют разный набор хромосом. Так, подвид сирийской чесночницы на Балканах оказался отдельным видом. Обыкновен-

На фото: Чесночница. Фото А.О. Свинаина.



Сеголеток чесночницы Палласа. Фото И.В. Башинского.

ная чесночница тоже была разделена на два вида – популяции этой амфибии, живущие восточнее Курской области, относятся к отдельному виду – чесночнице Палласа⁷¹.

Чесночницы весьма сухолюбивы и в водоёмах встречаются только в период размножения, который протекает быстро. Размножаются в непересяхающих стоячих водоёмах – прудах, карьерах, канавках, старицах. Икра в виде толстых колбасовидных шнуров, содержащих иногда до 3000 икринок. Развитие растягивается на все лето и может занимать до 4 месяцев. Главная особенность головастика чесночниц – их крупный размер, нередко сопоставимый даже с взрослыми амфибиями

Чесночницы обитают в том числе в южных и засушливых областях, где не так много постоянных и больших водоёмов. Любой пригодный водоём становится полон головастика, их скопления могут быть легко заметны с берега. Часто в таких водоёмах нет рыбы, поэтому почти все лето головастики чесночниц остаются важным компонентом экосистемы, и, обладая мягкими и ничем не защищенными покровами, становятся легкой добычей для многих водных хищников – личинок стрекоз, разных стадий жуков-плавунцов и клопов. В отсутствие рыбы, они также становятся ценным пищевым объектом для птиц. Есть исследования, показывающие, что сами головастики чесночниц могут активно подавлять зарастание водоёма, поедая погружённую растительность⁷². Таким образом, чесночницы могут быть «ключевым видом» и иметь определяющее значение для малых водоёмов.

⁷¹ Dufresnes C., Strachinis I., Tzoraz E., Litvinchuk S. N., & Denoël M. Call a spade a spade: taxonomy and distribution of Pelobates, with description of a new Balkan endemic. ZooKeys. 2019. Vol. 859, P. 131–158.

⁷² Pinero-Rodríguez M.J., Gomez-Mestre I., Díaz-Paniagua C. Herbivory by spadefoot toad tadpoles and reduced water level affect submerged plants in temporary ponds. Inland Waters. 2021. Vol. 11. P. 457–466.



Жабы

Семейство жаб включает в себя земноводных, имеющих позади глаз хорошо выраженные околушные железы, бугорчатую сухую кожу. Они характеризуются отсутствием зубов на верхней челюсти. Кожа жаб содержит ядовитые железы, секрет которых опасен для многих животных. Ведут наземный образ жизни, выходя из укрытий для охоты в ночное время. Задние конечности укороченные, что определяет характер их передвижения – жабы неохотно совершают прыжки и чаще перемещаются, шагая по субстрату.

В брачный период у жаб развивается незначительная перепонка между пальцами задних конечностей, на передних ногах у самцов выражены брачные мозоли. В водоёмы приходят в основном весной, образуя большие скопления и даже клубки из сцепленных особей. Кладки икры у жаб хорошо узнаваемы – состоят из длинных лент, которые переплетают водные растения. Также и головастики хорошо отличаются своими маленькими размерами, вытянутыми хвостиками и однотонной окраской.

В средней полосе России обитает два вида жаб – серая (*Bufo bufo*) и зелёная (*Bufo viridis complex*). Последняя представляет собой два криптических вида (*B. viridis* и *B. variabilis*), то есть вида не отличающихся по морфологии, но имеющих разную молекулярно-генетическую структуру популяций. Эти два таксона в Волжском бассейне образуют одну из самых крупных гибридных зон среди земноводных. Серая жаба отличается от зелёной и окраской, и рядом других морфологических черт. У неё двойные сочленовные бугорки на нижней поверхности пальцев задних конечностей, тогда как у зелёной –

На фото: Серая жаба. Фото А.О. Свинина.



Копуляция зеленых жаб. Фото А.О. Свирина.

одинарные. Серая жаба крупнее, область её распространения простирается далеко на север, почти до Северного Ледовитого океана. Зелёная жаба, наоборот, распространилась далеко на юг до зон пустынь и полупустынь. В водоёмах этих регионов она часто бывает единственным земноводным. Тесно связана с человеком, является ярким примером синантропного вида. Её характерное свистящее пение часто можно услышать в сельской местности.

В Калининградской области встречается еще один представитель семейства – камышовая жаба (*Epidalea calamita*). Самцы зелёных и камышовых жаб имеют непарный резонатор, представляющий из себя подгорловой мешок, используемый при вокализации. На Дальнем Востоке распространена также сахалинская жаба (*Bufo sachalinensis*), на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока – монгольская (*Strauchbufo raddei*).



Квакши

Семейство (Hylidae) небольших по размерам амфибий, имеющих на концах пальцев округлые диски, позволяющие квакшам удерживаться на вертикальных поверхностях. В большинстве своём это тропические земноводные, в умеренном поясе представлены лишь единичными видами. Например, в нашей стране на Кавказе и в самых западных областях европейской части России обитает обыкновенная квакша *Hyla arborea*, на Дальнем Востоке и в Забайкалье – дальневосточная *Hyla japonica*.

Квакши – древесные обитатели и, в основном, ночные животные, в дневное время встречаются только в нерестовый период. Обитают квакши преимущественно в смешанных и широколиственных лесах. Днём обычно прячутся в верхнем ярусе на кустарниках и деревьях, на широких листьях травянистых растений, где их сложно заметить. Ночью спускаются на землю для охоты. В связи с ночным образом жизни имеют вертикальный зрачок. Окраска у квакш различная – зелёная, серая, буро-коричневая, она может меняться в зависимости от субстрата на суше.

Зимуют квакши на суше, закапываясь в лесную подстилку, также могут зимовать в дуплах, норах и под корнями деревьев. Самцы имеют непарный резонатор, который заметен в виде складок кожи на горле и раздувается при пении. Также, как и бурые лягушки, предпочитает нереститься во временных и пересыхающих водоёмах, где нет рыбы. Кладки относительно небольшие, вмещают максимум до 2000 икринок, обычно меньше. Самки откладывают

На фото: Обыкновенная квакша. Южная Осетия, окр. оз. Эрцо. Фото А.А. Прокина.



Поющий самец обыкновенной квакши. Фото А.А. Кадетовой.

их порционно в водную растительность. Личиночное развитие головастика занимает два–три месяца. Головастики квакш имеют специфический узнаваемый вид и высокий хвостовой плавник. Такой плавник помогает им резко ускориться при появлении хищников, прежде всего, беспозвоночных – например, личинок стрекоз. Размеры плавника зависят от присутствия хищников – если их нет, то и плавник будет ниже⁷³.

⁷³ Lardner B. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos*. 2000. Vol. 88. P. 169–180.



Бурые лягушки

В малых водоёмах весной в нерестовый период в массе появляются небольшие лягушки, окрашенные в коричневые цвета, а окраска самцов некоторых из них может приобретать голубоватый окрас. Это бурые лягушки, относящиеся к роду *Rana*. Бурые лягушки обладают хорошо выраженной барабанной перепонкой, некрупными размерами и коричневым окрасом тела. На спине присутствуют тёмные пятна различной формы, размеров и количества. Нередко на дорсальной части головы присутствует характерное \wedge -образное пятно.

Бурых лягушек сравнительно много – на сегодня род *Rana* насчитывает 110 видов, встречающихся в Палеарктике. В средней полосе России можно встретить два обычных, широко распространенных вида – остромордую (*Rana arvalis*) и травяную (*Rana temporaria*) лягушку. Оба вида характеризуются «взрывным» типом размножения и приходят в водоёмы лишь на непродолжительное время.

Бурые лягушки населяют большое количество разнообразных биотопов, включая как лесные, так и открытые пространства (луга, поля), встречаются и в городах, парках. Предпочитают для размножения небольшие хорошо прогреваемые водоёмы, где происходит развитие их личинок, протекающее полтора–два месяца. Кладки икры в виде характерных комков, нередко образующих плотные скопления. Одна кладка может включать до 4000 икринок. Нередко кладки погибают от пересыхания в связи с выбором лягушками

На фото.: Остромордая лягушка. Фото А.О. Свирина.



Личинка травяной лягушки, завершающая метаморфоз, охотится на личинку комара. Вид сверху. Фото Н.Л. Муравьевой

для откладывания икры луж и временных водоёмов, например, в колеях от автотранспорта. В связи с ранним размножением, икра бурых лягушек гораздо более устойчива к понижению температуры.

Многочисленные головастики бурых лягушек – это компонент питания многих гидробионтов, в числе которых беспозвоночные, такие как личинки стрекоз, хищные жуки, а также позвоночные, например, личинки и взрослые особи тритонов, лягушек, а также ужи.

Зимовка протекает как на суше (у остромордой лягушки) в лесной подстилке, норах грызунов, под корягами, валежником, так и в воде (у травяной лягушки), где лягушки могут образовывать скопления. Травяные лягушки предпочитают зимовать в проточных водоёмах, в местах выхода ключей, родников и часто избегают крупных рек.



Зелёные лягушки

Зелёные лягушки массово встречаются в малых водоёмах и являются неотъемлемым компонентом этих экосистем. Они характеризуются крупными размерами, часто зелёной окраской тела, парными боковыми резонаторами у самцов. На территории Восточно-Европейской равнины встречается три вида зелёных лягушек – озёрная (*Pelophylax ridibundus*), прудовая (*P. lessonae*) и съедобная (*P. esculentus*). Последняя заслуживает особого внимания. Это таксон видового ранга, произошедший в ходе гибридизации озёрной и прудовой лягушек. Съедобная лягушка характеризуется своеобразным типом размножения, который ученые называют полуклональным. Дело в том, что один из родительских наборов хромосом в предшественниках гамет удаляется перед мейозом (делением клеточных ядер) и удваивается (эндоредуплицируется), в результате чего в гаметы попадают только хромосомы одного из родительских видов, при этом не происходит рекомбинации. Поэтому гибридам для собственного воспроизводства необходим один из родительских видов, хромосомный набор которого гибриды элиминируют (исключают).

Прудовые лягушки сверху окрашены в ярко-зелёный, серо-зелёный или оливковый цвета с большим количеством тёмных пятен; иногда пятна могут отсутствовать. Вдоль спины проходит светлая дорсомедиальная полоса. Озёрные лягушки окрашены в буровато-зелёный цвет с большим или меньшим количеством тёмных пятен, вдоль спины проходит светлая дорсомедиальная полоса, которая чаще, чем у прудовой лягушки, может отсутствовать.

На фото: Прудовая лягушка. Фото А.О. Свинина.

В окраске прудовой лягушки в районе бёдер нередко наблюдается желтизна, часто отсутствующая у озёрной лягушки. Основное отличие данных видов заключается в длине задних конечностей и их отделов, а также в форме пяточного бугорка. Задние лапки озёрных лягушек значительно длиннее, чем у прудовых. Пяточный бугорок у озёрных лягушек низкий, нередко скошенный, укладывается два раза в длину первого пальца задних конечностей. У прудовых лягушек пяточный бугорок высокий, округлой формы и укладывается в длину первого пальца задних конечностей менее двух раз.

Зелёные лягушки различаются и по биотопической приуроченности: так, маленькие прудовые лягушки выбирают лесные биотопы, небольшие водоёмы, карьеры, озерца, пруды. Крупные озёрные лягушки выбирают *водные объекты* побольше – это берега рек, озёра, крупные карьеры и водохранилища, лишь изредка заходя в небольшие по величине водоёмы, где они и встречаются с прудовыми лягушками. Существуют и различия в выборе мест зимовок – прудовые зимуют на суше, тогда как озёрные лягушки проводят зиму под водой. Съедобные лягушки встречаются в местообитаниях с обоими родительскими видами. Интересной особенностью является то, что съедобные лягушки зимуют в зависимости от местообитаний и могут встречаться как в воде, так и на суше.

Размножение начинается в апреле–мае. Вокализирующие самцы при пении раздувают резонаторы – парные голосовые мешки по углам рта. Озёрные лягушки имеют чёрный окрас резонаторов, тогда как прудовые – белый, съедобные лягушки характеризуются серыми резонаторами. Брачные крики



Прудовая лягушка. Фото А.О. Свинина.



Озёрная лягушка. Фото А.О. Свинина.

самцов озёрной лягушки громкие, зычные, тогда как у прудовых лягушек голос более приглушённый и протяжный.

Эта уникальная группа амфибий характеризуется высокой плодовитостью. Так, самки озёрных лягушек могут выметывать до 16 тыс. икринок, тогда как самки прудовых лягушек откладывают всего до 1800. Развитие продолжительное, также, как и икрометание – у прудовых лягушек кладки икры можно встретить даже в начале июля. В связи с растянутостью периода размножения, в водоёмах существует разделение групп головастиков по возрасту. Развитие головастиков может затягиваться на три месяца. Иногда встречаются гигантские головастики озёрной лягушки, которые, по всей видимости, претерпели две зимовки, обитая в глубоких, плохо прогреваемых искусственных водоёмах без возможности выхода на берег. Такие случаи учёные относят к вариантам неполной случайной неотении.

В рацион питания входят многие беспозвоночные, а в случае с озёрной лягушкой, могут встречаться и позвоночные. Так, в горных популяциях Армении в составе питания присутствуют мелкие грызуны. Во всех местообитаниях зелёные лягушки обладают высокой численностью, встречаются на территории многих национальных парков и заповедников. Любители природы расселяли озёрную лягушку далеко за пределы своего родного ареала, поэтому сейчас ее можно встретить в необычных водоёмах – например, в водоёмах-охладителях ТЭЦ, в местах выхода термальных вод на Камчатке⁷⁴.

⁷⁴ Ляпков С.М. Места находок и состояние популяций озёрной лягушки на Камчатке. Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. 2016. Т. 21, вып. 5. С. 1821–1824.



ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

В отличие от земноводных, пресмыкающиеся (класс Reptilia), на первый взгляд, совсем не ассоциируются с водоёмами. Для многих эта группа организмов связана с сухими и пустынными ландшафтами, которые населяют такие известные и популярные рептилии, как вараны, гремучие змеи, кобры, сухопутные черепахи. Огромное разнообразие пресмыкающихся существует в тропических лесах – это, например, хамелеоны, игуаны, питоны. В умеренном поясе нашей страны видов относительно немного, и почти все они населяют всевозможные наземные ландшафты. Также существуют пресмыкающиеся, связанные с морями, например, морские черепахи и змеи.

Но малые водоёмы остаются важным местообитанием и для этой группы организмов. Что интересно, одна из самых крупных рептилий – гигантская анаконда – активно использует именно малые водоёмы, например, старицы и подтопленные участки поймы с мутной водой и густой водной растительностью. Такие места – это отличная засада для ловли пришедшей на водопой добычи. Похожим образом преимуществом малых водоёмов пользуются и другие крупные водные пресмыкающиеся – крокодилы и аллигаторы. Эти опасные хищники живут во множестве больших рек и крупных водоёмах, и даже заплывают в моря, но можно обнаружить их и в небольших пойменных водоёмах и болотах.

На фото: Три болотные и красноухая (внизу слева) черепаха греются на солнце в пруду Московского зоопарка. Фото А.А. Кадетовой.

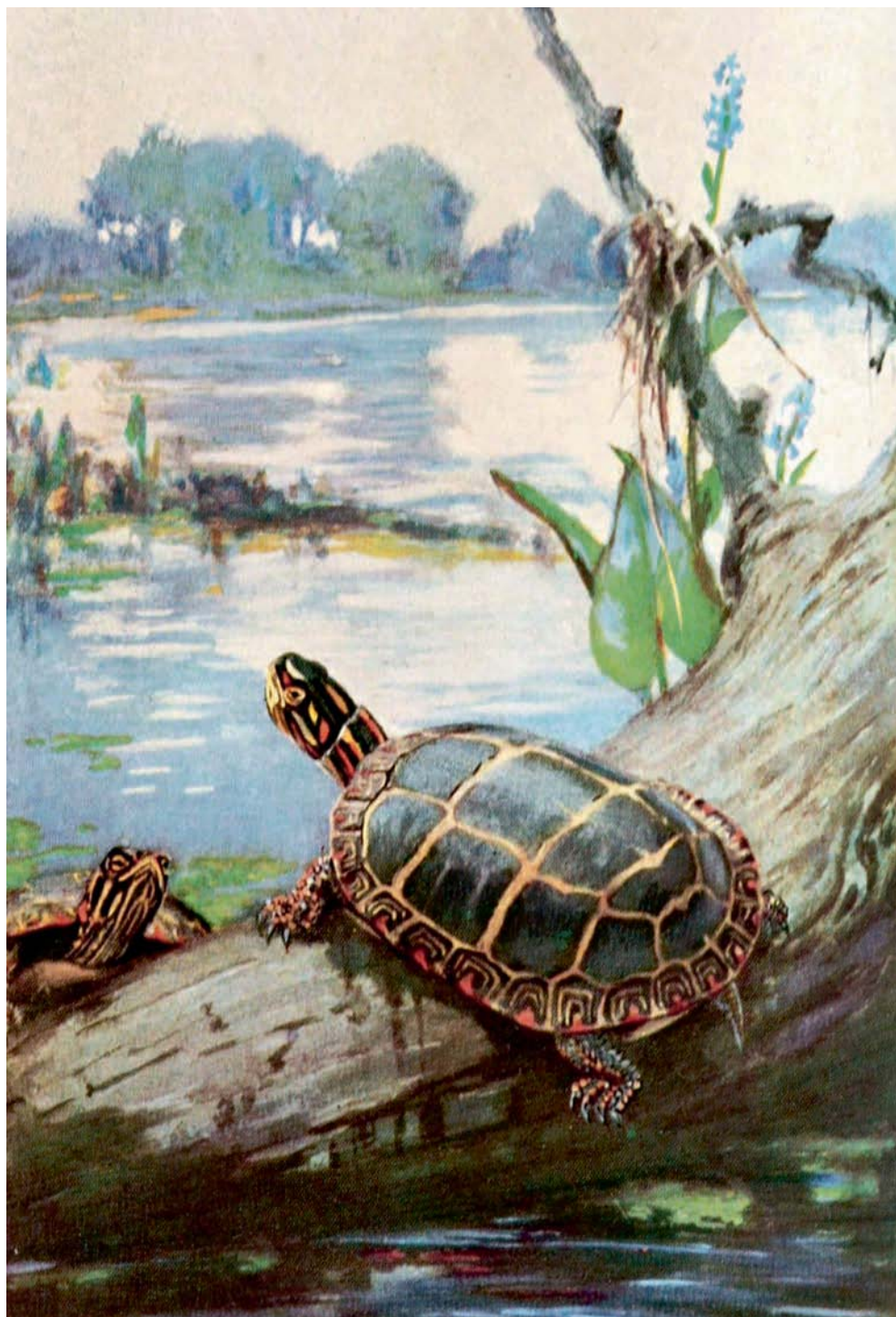


Иллюстрация американского художника Роберта Брюса Хорсфолла «Расписные черепахи» (1929-1932).



Обыкновенная гадюка пытается перебраться через пойменный водоём. Фото В.В. Осипова.



Узорчатый полоз – отличный пловец. Фото А.А. Кадетовой.

Чаще всего малые водоёмы используют пресноводные черепахи – многочисленная и разнообразная группа. В отличие от своих сухопутных родственников, они гораздо более активны и кровожадны, питаются преимущественно животной пищей. Как и морские черепахи, почти все они не могут убирать голову и лапы в панцирь. Для многих водных черепах характерной особенностью является небольшой хоботок, позволяющий дышать, не вылезая из воды. Есть группа змееголовых черепах, у которых вытянутая шея и крупная голова. Яркий представитель – черепаха матамата с причудливой угловатой формой головы и тела. Другая группа – мягкотелые черепахи, панцирь которых кожистый, без твёрдых щитков. Среди них есть и представитель фауны России – дальневосточная черепаха, внесённая в международную Красную книгу. Этому уязвимому виду угрожает не только разрушение местообитаний, но и незаконная добыча для последующей продажи в Китай, где черепаха считается деликатесом. Водные черепахи очень популярны среди аквариумистов и террариумистов, что, к сожалению, приводит к большим проблемам для местной фауны, когда экзотических животных выпускают в природные водоёмы (см. главу [Красноухая черепаха](#)). Не все виды безобидны и для человека. Есть очень крупные пресноводные черепахи, например, грифовая и каймановая, которые обладают мощными челюстями и способны нанести сильные травмы, если их побеспокоить. Их тоже держат в аквариумах и иногда выпускают на свободу за пределами своего ареала.

Аллигатор в небольшом водоёме, Флорида, США. Фото David Cashbaugh.





Обыкновенный уж

Уж (*Natrix natrix*) очень распространенная змея тёмного цвета с хорошо узнаваемыми желтыми или оранжевыми пятнами на голове. Хотя уж может отползать далеко от воды, он считается околководным видом пресмыкающихся. Ужи очень хорошо плавают, могут погружаться под воду и находиться там более получаса. Питаются эти змеи в основном земноводными, как взрослыми лягушками, так и головастиками. Охотно едят и рыбу, если её много. Есть наблюдения, что ужи специально подплывают к рыбакам, чтобы поживиться мелкой пойманной рыбой, а также подобрать на стоянках остатки потрошенного улова. Однако питание рыбой больше характерно для родственного водяного ужа (*Natrix tessellata*), который распространен на юге европейской части России.

Живут ужи по берегам очень разных водоёмов, вдоль крупных рек и озёр, могут даже заплывать в море. Водные местообитания не являются обязательными, ужи способны обходиться и без них, особенно в населенных пунктах, где змеи селятся в огородах, подвалах и хозяйственных постройках. Небольшие пруды и старицы тоже активно используются ужами, прежде всего потому, что там много излюбленной добычи – земноводных.

Хорошо заметны ужи в период размножения поздней весной, когда они активно перемещаются и во время спаривания образуют скопления – «клуб-

На фото: Обыкновенный уж. Фото И.В. Башинского.



Обыкновенный уж поедает серую жабу. Фото А.О. Свирина.

ки», состоящие из пары самок и нескольких самцов. Кладки из 4–16 мягких яиц устраивают на небольшой глубине в грунте под гнилой древесиной, в опавшей листве, иногда в пнях, сене, кучах навоза и даже мусора, то есть там, где гниение поможет поддержать необходимую температуру для инкубации. Ужата вылупляются через пару месяцев и уже готовы к самостоятельной жизни.

Обыкновенный уж совсем не опасен для человека, даже если каким-то образом сможет укусить. Обычно при встрече спешит уплыть подальше или уползти в укрытие. Если же человек пытается поймать ужа, тот может сильно шипеть и сделать несколько ложных выпадов. В руки брать ужей не стоит, так как они выделяют сильно пахнущую жидкость и стараются испачкать своего врага. Часто при опасности притворяются мертвыми, что вместе с неприятным запахом, отбивает желание у любого хищника связываться с этой змеей. К сожалению, из-за распространенных предрассудков ужей нередко убивают, путая с гадюкой. Особенно страдают меланисты – полностью черные особи, которых сложно опознать без характерных желтых пятен.



Болотная черепаха

Болотная черепаха (*Emys orbicularis*) – широко распространённый вид пресноводных черепах, местами очень многочисленный. Например, у нас в стране встречается в больших количествах в Астраханском и Хопёрском заповедниках. Распространена по всей Европе, доходя на север до Балтийского и Северных морей. В России естественная граница ареала проходит немного южнее Москвы, хотя встречается этот вид и гораздо севернее, куда черепаху искусственно заселяли.

Живёт болотная черепаха в разнообразных водоёмах, предпочитая слабопроточные воды с густой растительностью. Одним из излюбленных местобитаний можно считать пойменные озёра и старицы. Наиболее обычна в постоянных водоёмах с хорошо развитой по берегам древесно-кустарниковой растительностью, которая служит укрытием для наземных перемещений и кладок. Болотную черепаху можно встретить и в городских прудах, куда её выпускают любители природы. Этот вид с лёгкостью расселяется самостоятельно по другим искусственным водоёмам, водохранилищам, мелиоративным каналам.

Черепахи всеядны, но прежде всего предпочитают животные корма – беспозвоночных и головастика амфибий. Взрослые особи поедают и водную растительность. Активность в основном дневная, в это время черепах можно заметить во время баскинга – когда они нагреваются на солнце до необходимой температуры, например, на лежащих в воде корягах или ство-

На фото: Болотная черепаха. Фото С.Л. Соболева.



Болотная черепаха. Фото С.Л. Соболева.

лах упавших деревьев. Зимуют черепахи в глубине водоёмов, зарывшись в ил или просто расположившись на дне. Весной после зимовки приступают к размножению и откладывают яйца на берегу, выкапывая ямку глубиной 10–17 см в отдалении от водоёма. За лето может быть от одной до трёх кладок. Черепашата вылупляются спустя два–три месяца, и, если в это время уже холодно, могут оставаться под землей до весны.

В процессе жизни болотные черепахи могут использовать довольно большую территорию (до нескольких сотен квадратных метров), перемещаясь между водоёмами и отдаляясь от берега для откладки яиц на расстояние до 600 метров. Поэтому при проведении мероприятий по их сохранению, необходимо защищать не только водоёмы, но и все прилегающие ландшафты⁷⁵. Современное неудовлетворительное состояние водно-болотных угодий, в особенности малых водоёмов, считается одной из главных причин сокращения численности болотной черепахи. Разрушение подходящих местобитаний привело к исчезновению этого вида во многих частях ареала, особенно в районах европейских стран густонаселенных людьми. Кроме этого, большую угрозу для черепах представляют одичавшие домашние собаки и интродуцированные енотовидные собаки. Они очень легко могут найти и разорить кладки, особенно если яйца зарыты недалеко от водоёма, где нет лесной подстилки, прячущей следы. В перспективе угрозу может представлять изменение климата, так как черепахи относятся к видам с температурной детерминацией пола. То есть пол зародышей зависит от определенной температуры, и если она выше или ниже определенного диапазона, то из яиц вылупятся только самки или только самцы.

⁷⁵ Cadi A., Nemoz M., Thienpont S. & Joly P. Home range, movements, and habitat use of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the Rhône Alpes region, France. *Biologia*. 2004. Vol. 59, Suppl. 14. P. 89–94.



Красноухая черепаха

Красноухая черепаха (*Trachemys scripta*) не является представителем нашей фауны – её родина Северная Америка. Но поскольку этот вид стал очень популярным террариумным животным, огромное количество этих пресмыкающихся было ввезено и на другие континенты. От аквариумистов черепашки по разным причинам попадают в естественные водоёмы, где становятся проблемой для остальных водных организмов. Чаще всего черепах выпускают именно в малые водоёмы, например, городские пруды, просто потому, что они оказываются ближе всего к дому. Красноухие черепахи всеядны, поэтому наносят ущерб как водной растительности, так и многим беспозвоночным и позвоночным животным. В небольшой экосистеме малого водоёма появление такого прожорливого хищника приводит фактически к полной деградации водной флоры и фауны. Чужеродная красноухая черепаха вытесняет из водоёма аборигенные виды черепах, например, болотную. Местные организмы, которые приспособились к сосуществованию со своим аборигенным хищником, оказываются не готовы к новой угрозе. Например, головастики не узнают запах красноухой черепахи, поэтому не уходят в укрытие, и становятся легкой добычей.

Из-за таких проблем в Европе запретили продажу и ввоз красноухих черепах. В России это животное в больших количествах продается в зоомагазинах, и никаких ограничений нет. К сожалению, продавцы часто вводят в

На фото: Красноухая черепаха. Фото С.Л. Соболева.



Группа красноухих черепах греется на берегу водоёма. Фото Amy Vauggess.

заблуждение покупателей, рассказывая о том, что это карликовый вид, не требующий особого ухода. Покупая ребенку маленького черепашонка, уже через полгода родители сталкиваются с тем, что животное вырастает, и начинаются проблемы с его содержанием. В такой ситуации самое простое решение для многих – выпустить черепаху в какой-нибудь водоём. В отличие от южных стран, в России красноухая черепаха мало где может размножаться – слишком мало тёплых дней для того, чтобы её яйца успели созреть (необходима температура выше 26°C в течение 2–3 месяцев). Однако она успешно зимует в наших водоёмах (даже в Москве).

С одной стороны, красноухую черепаху нельзя считать классическим интродуцентом, как например, ондатру, поскольку сама она не может поддерживать свою популяцию. С другой стороны, постоянный выпуск новых черепашат в водоёмы способствует тому, что красноухая черепаха постоянно представляет угрозу для местной фауны. Такую ситуацию называют условной инвазией⁷⁶.

⁷⁶ Reshetnikov A.N., Zibrova M.G., Ayaz D., Bhattarai S., Borodin O.V., et al. Rarely naturalized, but widespread and even invasive: the paradox of a popular pet terrapin expansion in Eurasia. *NeoBiota*. 2023. Vol. 81. P. 91–127.



ПТИЦЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Среди более чем 10 000 видов птиц (класс *Aves*) в ходе эволюции многие таксоны этого класса освоили водный и полуводный образ жизни. Таких птиц называют гидрофильными и делят на водоплавающих и околководных. Помимо морских птиц (олуши, фрегаты, пингвины, альбатросы, топорки и др.) с водной средой, включая малые водоёмы, тесно связаны гусеобразные (гуси, утки, лебеди), поганкообразные (поганки), гагарообразные (гагары), многие виды ржанкообразных (различные кулики, чайки, крачки) и пеликанообразных (колпицы, выпи, цапли), олушеобразные (бакланы), некоторые журавлеобразные (погоныши, пастушки, камышницы, лысухи), фламингообразные (фламинго), отдельные виды ракшеобразных (зимородки) и даже воробьинообразные, например, оляпки. Опосредованно приурочены к водным объектам хищные рыбоядные птицы (скопа, орлан-белохвост), некоторые аисты и журавли. Сходный образ жизни привёл к тому, что у неродственных экологических групп птиц, таких как водоплавающие, сформировались похожие адаптивные особенности: кожная перепонка между пальцев ног, плотное оперение, развитая копчиковая (надхвостная) железа, секреция которой предохраняет перья от намокания.

Трофическая специализация и особенности поведения позволяют разным видам птиц заселять один водоём, избегая пищевой конкуренции. На мелководье утки фильтруют через роговые пластины клюва водных беспозвоночных и растительную пищу. Крачки пикируют с воздуха за рыбой у

На фото: Ходулочник *Himantopus himantopus* – представитель ржанкообразных, Монголия.
Фото А.А. Прокина.



Султанка – одна из самых крупных пастушковых птиц. Фото Paul Crook.



Большая белая цапля. Фото А.А. Прокина.

поверхности воды. Поганки ныряют за мелкой рыбой, лягушками и беспозвоночными на большие глубины. Лысухи питаются преимущественно растительной пищей, заселяя заросли прибрежно-водных макрофитов. Кулики собирают моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных в мягком грунте по урезу воды.

Гидрофильные птицы не просто потребляют ресурсы водоёмов, но и приносят *биогенные вещества* в водные экосистемы, являясь важными агентами переноса органического вещества между двумя средами – водой и сушей. Продукты их жизнедеятельности (гуано), поступая в малые водоёмы, приводят к их зоогенному *эвтрофированию* (гуанотрофикации) – обогащению водных экосистем *органическими*, *биогенными* и минеральными веществами, что изменяет химический состав воды и другие условия существования растительных и животных сообществ. Наиболее ярко этот эффект выражен в «бедных» (олиготрофных) тундровых водоёмах, а также в наскальных ваннах, где гуано водных и околководных птиц наряду с *детритом* составляет значительную долю *органического вещества*, особенно в местах массового гнездования.

Птицы способны переносить не только вещество, но и целые организмы. Перелётные птицы могут распространять из одного водоёма в другой семена и/или споры растений, фито- и зоопланктон, и даже икру рыб. Иногда такие переносы служат вектором инвазии (внедрения) *чужеродных* организмов. Благодаря полету, некоторые птицы совершают миграции, связанные с из-



Обыкновенная колпица в тростниках, пойма р. Туин-гол, Монголия. Фото А.А. Прокина.

менением экологических (например, наличие открытой воды) или кормовых условий, либо особенностями размножения. По типу сезонных переселений птиц делят на осёдлых, кочующих и перелётных. Для птиц Северного полушария типичны перелёты с севера (гнездование) на юг (зимовка) и обратно. Численность гидрофильных птиц сильно зависит от условий увлажнения. Малые водоёмы тундр служат местом кормежки и гнездования для миллионов водоплавающих и околоводных птиц. А малые водоёмы степной зоны – местом временных остановок и водопоя при миграции. Через территорию России проходят пять из восьми мировых обобщенных пролетных путей. Однако, птицы не знают границ, поэтому их охрана невозможна без международной кооперации. А охрана вида невозможна без охраны его местообитаний, включая водно-болотные угодья и малые водоёмы в целом.

Продукты жизнедеятельности птиц могут быть источником органических веществ для малых водоёмов тундры. Турухтан. Фото Д.Д. Павлова.





Утки

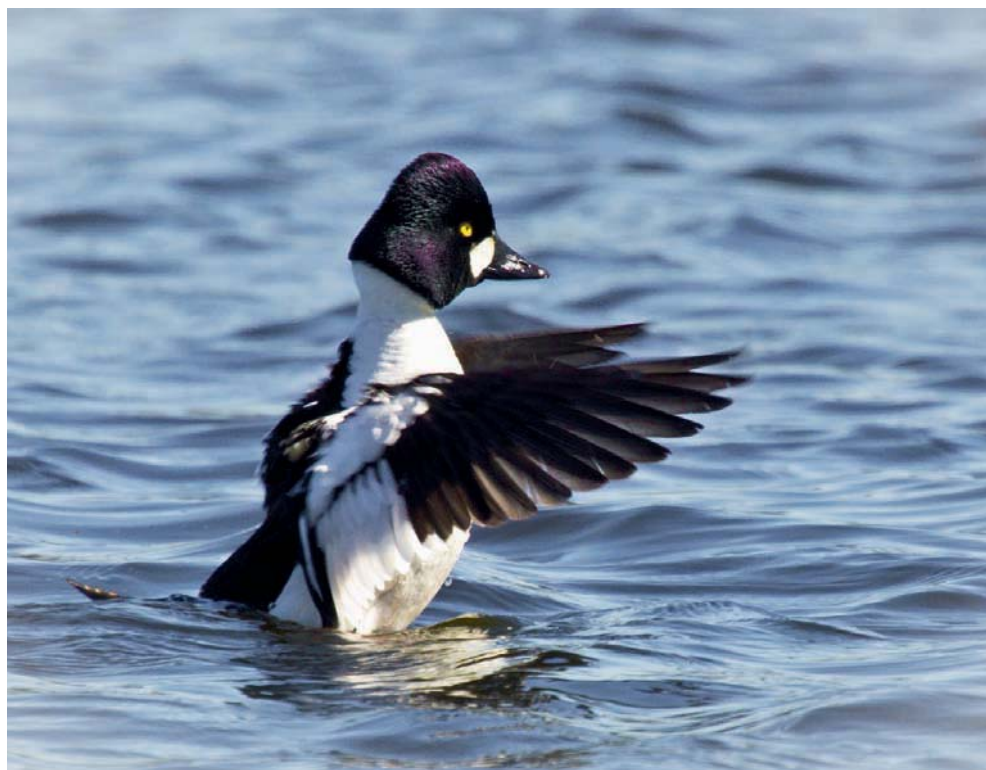
Утками называют часть или всех утиных (Anatidae) – широко распространенное и многочисленное (150 видов) семейство гусеобразных (Anseriformes) водоплавающих птиц. К утиным относятся одомашненные ещё в древности крякva и серый гусь, огари и пеганки (не путать с поганками), крохали, гоголи, гаги, морянки, лебеди, включая самого крупного представителя семейства – лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus*), и многие другие. Отличительная черта всех утиных – широкий, приплюснутый клюв, покрытый по краям роговыми пластинами или зубцами. Строения клюва формирует тактику питания: гуси и казарки питаются, щипая траву, преимущественно на суше; лебеди и большинство уток кормятся с поверхности воды, процеживая частицы растений, планктон и беспозвоночных; нырковые утки великолепно охотятся под водой, где добывают насекомых и моллюсков. Утиные активны как днём, так и ночью, особенно в сумерках.

Образ жизни почти всех утиных тесно связан с водной средой. Морянки значительную часть жизни проводят в море; каменушки адаптировались к быстрым горным рекам и ручьям; гнездящимся в дуплах го голям и мандаринкам необходимы лесные водоёмы с древесной растительностью по берегу; лебеди, огари и кряквы прекрасно обосновались в прудах и парках крупных городов, став *синантропами*. Например, огари, гнездясь в природе в различных нишах, включая норы лисиц и грызунов, в условиях городской среды охотно освоили сараи и чердаки многоэтажных домов.

На фото: Самец и самка кряквы. Фото Д.В. Кулакова.

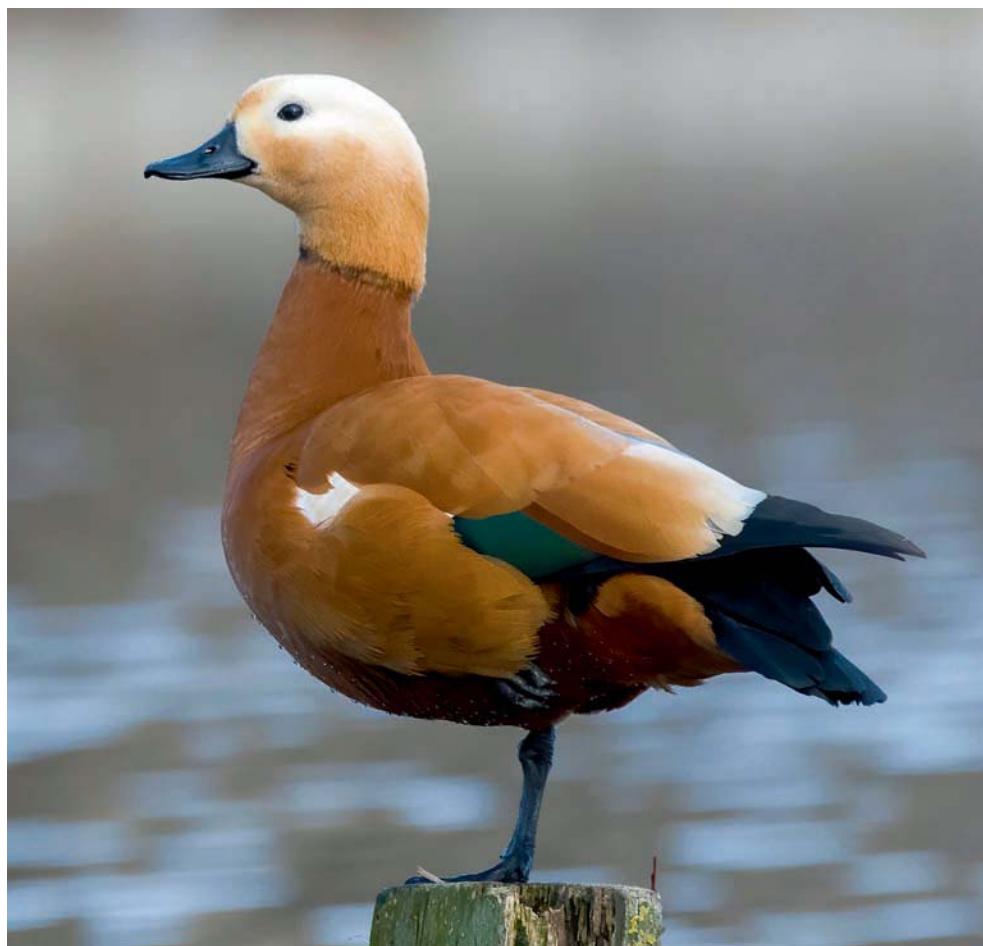


Выводок птенцов кряквы. Фото Д.В. Кулакова.



Самец гоголя. Фото Н.А. Дорофеевой.

На малых водоёмах Европы из утиных обычны кряква и гоголь. Кряква (*Anas platyrhynchos*) – очень пластичный вид и заселяет разнообразные водоёмы, включая старицы, каналы, рыбоводные и городские пруды, низинные болота, затопленные ольшаники и березняки, избегает олиготрофных водоёмов, поэтому почти не заходит в тундру. В оперении хорошо выражен половой диморфизм, селезень (самец) имеет тёмно-зелёную голову и шею, обрамленную узким белым «ошейником». Кряква частично перелётный (мигрирует только часть особей) вид, держится в одиночку или парами, образуя стаи на пролёте и в местах зимовок. Весной на местах гнездования после брачных игр и спаривания кряквы строят гнезда на земле в укромных местах недалеко от воды. В день самка откладывает по одному яйцу (в среднем 9–13), насиживание начинается с последнего. Кряква относится к выводковым птицам, птенцы почти сразу после вылупления активны, быстро покидают гнездо и вскоре могут кормиться самостоятельно.



Огарь. Фото М.В. Ездакова.

Птенцы гоголя обыкновенного (*Bucephala clangula*) тоже выводкового типа. Родиной этого перелётного вида считается Северная Америка, из которой гоголь через Азию проник на север Европы. Птицы гнездятся (в кладке обычно 5–13 яиц) у лесных водоёмов в дуплах деревьев или искусственных гнездовьях (дуплянках), поэтому птенцам уже на первые сутки после рождения приходится выпрыгивать с высоты в несколько метров, чтобы добраться до воды. Молодые и взрослые птицы отлично ныряют и добывают разных беспозвоночных.

Утиные – традиционный объект спортивной и промысловой охоты, что наряду с другими антропогенными факторами, изменением ландшафтов и фрагментацией биотопов, а также инфекционными заболеваниями приводит к уменьшению численности отдельных видов вплоть до угрозы глобального исчезновения. В Красную книгу России включено 18 видов утиных.

Самка гоголя с птенцами. Фото Н.А. Дорофеевой.





Поганки

Поганки (*Podiceps*, Podicipedidae) – небольшой (около 20 видов) род водоплавающих птиц отряда поганкообразных (Podicipediformes), распространённых на всех континентах, кроме Антарктиды. В Европе наиболее обычна большая поганка, или чомга (*Podiceps cristatus*). Название эти небольшие птицы, размером примерно с утку, получили из-за неприятного вкуса мяса с запахом рыбы.

В отличие от многих водоплавающих поганки не имеют перепонки на ногах, зато каждый палец несет с боков кожные лопасти, не менее удобные для гребли. Ногами поганки гребут не под собой, как утки или чайки, а сзади по типу корабельного винта. Поганки прекрасные ныряльщики. Они ведут дневной образ жизни, в поисках пищи ныряют на глубину до 4 м, где ловят мелкую рыбу, земноводных и/или беспозвоночных. В качестве гастролитов, для измельчения пищи, поганки глотают мелкие камни, а в качестве защиты от костей рыб – свои перья, которые обволакивают стенки желудка.

Все виды в сезон гнездования предпочитают закрытые неглубокие естественные водоёмы. Чомга может заселять искусственные водоёмы, например, пруды в городских парках. На время гнездования поганки образуют моногамные пары, соблюдая перед этим строгий брачный ритуал. Например,

На фото: Чомга. Фото М.В. Ездакова.



Птенец красношейной поганки. Иллюстрация братьев фон Райт (von Wright) из книги «Птицы Швеции» (1929).



Брачный танец чомг. Фото Д.В. Сулова.



Чомга несет на спине своих птенцов. Фото Pete Godfrey.

брачные игры больших поганок проходят весной. В брачный сезон в оперении птиц преобладают яркие рыжие краски, на шее и голове появляются перьевые хохолки, воротник, на щеках «бакенбарды». Выраженного полового диморфизма нет. В начале брачных игр чомги с распущенными перьями воротника исполняют танец в виде синхронных движений шеи и голова – так самка выбирает самца. Возникшая пара ныряет под воду за «подарком». После сблизившись вплотную, птицы встают в воде вертикально, предлагая в качестве «свадебного подарка» водоросли или водные растения (иногда самец дарит крупную рыбу). Спариваются поганки на суше.

Пара сооружает, обычно в зарослях, плавучее гнездо диаметром 60–80 см. Самки откладывают 3–4 яйца. Полосатые птенцы вылупляются примерно через 2.5 недели и прячутся в перьях на спине матери. Иногда в момент опасности взрослая птица, привлекая на себя внимание и претворяясь раненной, уводит хищника от гнезда или птенцов. С птенцами на спине самка может плавать по водоёму и добывать пищу. Молодые поганки активны практически сразу после вылупления (выводковый тип развития).



Пастушковые

Семейство пастушковые (Rallidae) включает в себя более 150 видов мелких и среднего размера водоплавающих птиц отряда журавлеобразных (Gruiformes), обитающих в зарослях (тростник, камыш, осоки) вблизи мелководных, нередко пойменных водоёмов и на заболоченных территориях, за исключением разве что коростеля, который гнездится на лугах. Распространены во всём мире, кроме Арктики, Антарктики и крупных пустынь.

Пастушковые ведут скрытый чаще сумеречный образ жизни, имеют слегка сжатое с боков тело, позволяющее легче перемещаться в густых зарослях, летают неохотно, но легко передвигаются по топким и мягким субстратам благодаря мощным ногам с длинными пальцами, у лысух – с фестончатыми плавательными лопастями. Характерная черта семейства – равномерное подергивание хвостом и покачивание головой (наподобие куриц) при ходьбе и во время плавания. Пастушковые всеядны, питаются растительной и животной пищей, включая мелких позвоночных и яйца других птиц. Половой диморфизм не выражен. Птенцы выводкового или полувыводкового типа. В европейской части России виды семейства представлены гнездящимися перелётными, реже зимующими видами, такими как коростель, камышница, лысуха, некоторые виды пастушков и погонышей.

И камышница (*Gallinula chloropus*), и лысуха (*Fulica atra*) приступают к размножению весной, выбирая водоёмы, покрытые зарослями надводной растительности, где держатся парами, хотя лысухи иногда образуют небольшие

На фото: Лысуха. Фото Д.В. Кулакова.



Птенец лысухи. Фото Д.В. Кулакова.



Камышница, или болотная курочка. Фото Д.В. Кулакова.



Гравюра японского художника Косон Охары «Камышница среди цветущих растений».

колонии. Камышница устраивает гнёзда на заломах тростника, рогоза, полужатоленном кустарнике; лысухи гнездятся сходным образом на кочках, сплавинах, реже сооружают плавучие гнезда. В кладке обоих видов в среднем по 5–9 яиц (лысухи обычно более плодовиты), птенцы вылупляются асинхронно. За год часть птиц в популяции может дать два выводка. В период размножения птенцы и взрослые, особенно в течение послегнездовой линьки, когда они не способны летать, стараются держаться в прибрежных зарослях.

Вид имеет охотничье значение, а экологическая пластичность, неприхотливость в питании и высокая плодовитость делает лысуху перспективным для одомашнивания видом. Численность некоторых других пастушковых наоборот требует охраны, так в Красную книгу России включены рогатая камышница, султанка и красноногий погоныш.



Кулики

Кулики составляют крупную (в мире около 210 видов) неоднородную группу околоводных и водоплавающих птиц отряда ржанкообразных (Charadriiformes), среди которых часть (ржанки, шилоклювки, кулики-сороки) родственны чайкам и крачкам, а другая (бекасовые, яканы и цветные бекасы), вероятно, образует самостоятельную эволюционную ветвь.

Кулики освоили все части света, включая побережья Гренландии и Антарктиды. Это птицы мелкого и среднего размера, у многих видов длинный клюв (нередко загнутый вниз или вверх) и ноги, что связано с образом жизни: обычно даже лесные и луговые виды селятся близ воды на пойменных и заболоченных участках, питаются кулики преимущественно беспозвоночными, собирая их словно пинцетом в наносах, песке или илу по берегам водоёмов и водотоков. Некоторые кулики, например, плавунчики прекрасно плавают, а яканы могут передвигаться по поверхности сильно заросших водоёмов, благодаря очень длинным пальцам.

Для куликов характерны брачные игры, токуют они как на земле (турухтан, дупель), так и в воздухе (бекас, вальдшнеп). Гнездо строят на земле. В кладке обычно не более четырех, но крупных яиц. Птенцы выводкового типа.

Забота о потомстве у куликов представлена всеми возможными видами: наиболее обычна *моногамия*, когда в паре оба родителя участвуют в по-

На фото: Бекас. Фото Д.Д. Павлова.



Травник. Фото Д.В. Суслова.



Плавунчик круглоносый. Фото Д.Д. Павлова.

стройке гнезда, насиживании яиц и кормлении птенцов; нередко *полигиния* (многоженство) – самец спаривается с несколькими самками; ситуация, когда самец и самка встречаются только для спаривания, а все заботы о потомстве выпадают на долю самки – называется *промискуитет*; ещё один вариант – это *сдвоенное гнездование*, когда самка делает две кладки, одну из которых насиживает сама, а вторую самец. У некоторых арктических видов куликов (хрустан, круглоносый и плосконосый плавунчики) известна *реверсия половых ролей*, когда привлечением партнёра занимается самка (иногда спариваясь с несколькими самцами – *полиандрия*), а насиживанием и воспитанием занимается самец. В таких случаях внешние различия между полами тоже реверсивны – самка немного крупнее и ярче.

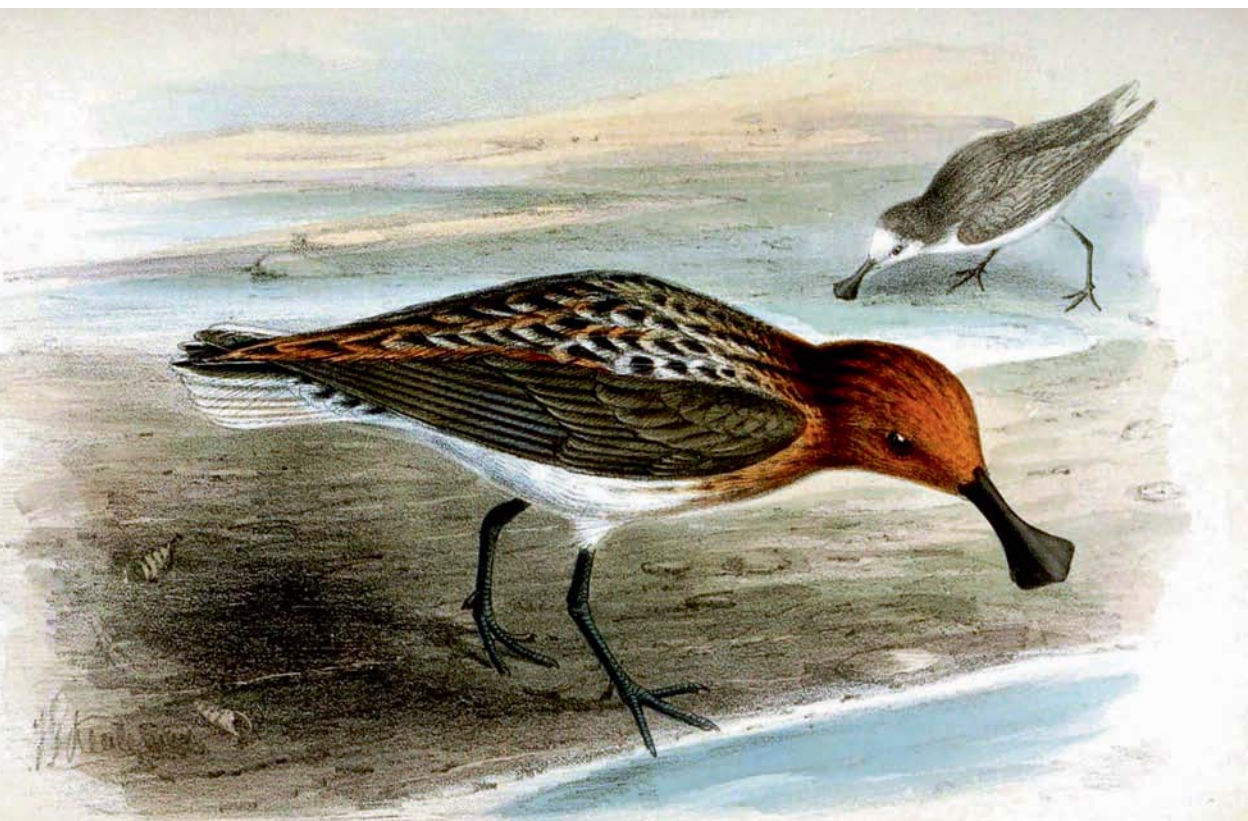
В подавляющем большинстве кулики ведут дневной образ жизни. Все они перелётные птицы. Проводя зиму в странах Африки и Азии, многие виды куликов гнездятся в заболоченных тундрах северных широт, являясь «визитной карточкой» Арктики. Но глобальные изменения климата и интенсивное освоение Арктики уже сейчас влияют на жизнь птиц. Увеличение температуры сдвигает сроки снеготаяния, а значит и прилета куликов. Например, у вылупившихся раньше обычного птенцов исландского песочника, уменьшаются размер клюва и масса тела, что в условиях зимовки не позволяет эффективно добывать моллюсков, зарывающихся в ил, приводя к повышенной



Белохвостый песочник. Фото Д.Д. Павлова.

смертности короткоклювых молодых птиц. Изменения климата, вслед за уменьшением численности мышевидных грызунов в тундре, меняют пищевые предпочтения хищников, которые, переходя на питание яйцами птиц, разоряют 2/3 гнезд куликов. Охота на пролете и местный промысел также снижают численность куликов. Это привело к вынужденному включению многих видов куликов в охранные списки, а самый быстро вымирающий вид птиц – кулик-лопатень (*Calidris pygmeus*) – эндемик северо-востока России.

Кулик-лопатень. Иллюстрация Йоханнеса Герарда Кёлеманса (Johannes Gerardus Keulemans) из журнала Ibis (1869).





МЛЕКОПИТАЮЩИЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

Малые водоёмы, как источник воды и пищи, часто могут быть центром притяжения множества сухопутных видов млекопитающих (класс Mammalia). Особенно они важны в засушливых районах, где *плёсы* пересыхающих рек служат водопоем для копытных. Во многих регионах водоёмы могут быть укрытием от жары и гнуса. Часто искусственные копани и пруды используются как водопойные водоёмы для домашнего скота. Некоторые такие водоёмы специально создавались для этих целей.

Существует множество полуводных видов млекопитающих, но почти нет видов, специализированных к обитанию в малых водоёмах. Например, выдру можно чаще встретить в долинах крупных и малых рек, а также озёр, потому что там больше рыбы, её основного корма. Другие представители семейства куньих – европейская и американская норки – обитают преимущественно вдоль ручьев и рек, предпочитая протяженные охотничьи угодья. Для североамериканских ондатры и нутрии необходимы густые заросли тростников и других прибрежно-водных растений, которые часто развиты вдоль больших прудов и водохранилищ. Они произрастают и вокруг малых водоёмов, но в гораздо меньшем объёме.

На фото: Бегемоты в национальном парке Серенгети, Танзания. Фото Mariola Grobelska.



«Болотный бобр» – нутрия, которую разводят и расселяют ради ценного меха.
Фото А.А. Кадетовой.



Водяная полевка. Фото Jonathan Ridley.

В малых водоёмах можно увидеть водяных полёвок, которых чаще называют водяными крысами. Но они не приурочены к конкретным типам водных местообитаний, и, кроме того, с большей охотой могут заселять поля и огороды вдали от воды. С малыми водоёмами связаны одни из немногих ядовитых млекопитающих – куторы, или водяные землеройки, которые широко распространены по небольшим ручьям и озёрам. Яд в слюне им нужен, чтобы создавать запасы корма в виде обездвиженных беспозвоночных. В водоёмах Австралии, в том числе малых, можно встретить другое ядовитое млекопитающее – утконоса. Типичным обитателем малых водоёмов можно считать русскую вухоль, которая населяет в основном системы пойменных водоёмов. Однако ей необходимо наличие рядом более глубоких озёр, где можно перезимовать, а весной – *паводков*.

Некоторые млекопитающие выступают в роли видов-средообразователей. Например, хорошо известна строительная деятельность бобров, в результате которой они создают пруды на малых водотоках и значительно увеличивают обводнённость территории. Помимо этого, бобры могут заселять уже существующие водоёмы – озёра, старицы, мелиоративные каналы, искусственные пруды. Иногда они даже могут продлевать жизнь водоёма, укрепляя созданную людьми плотину. Но в большинстве случаев, блокируя переливную систему гидросооружений, бобры, наоборот, способствуют ско-



Канал, вырытый бобрами в пойме р. Хопёр. Фото И.В. Башинского.

рейшему размыву плотин, насыпей железнодорожных путей и автомобильных дорог.

Помимо бобров, есть и другие млекопитающие-средопреобразователи. Например, слоны и бегемоты, за счет своих перемещений по болотистой местности создают разветвлённые сети троп, которые заполняются водой. В итоге получаются системы канав и каналов, которые связывают другие водоёмы или протоки рек. В сухие сезоны такие водоёмы становятся дополнительными источниками воды для многих организмов.

В условиях умеренного климата к строителям водоёмов можно причислить кабанов. Активная роющая деятельность в *поймах*, оврагах и понижениях рельефа часто приводит к образованию луж и канав. Хорошо известны кабаньи купалки, небольшие мутные и безжизненные водоёмы. Если кабаны облюбовали маленький естественный водоём, скорее всего, со временем он тоже может стать безжизненным в результате их роющей активности и прожорливости.

Купание кабанов в небольшом водоёме. Фото Jonathan Kemper.





Бобр

Сейчас существует два вида бобров: североамериканский *Castor canadensis* и евразийский *Castor fiber*. Внешне отличить их практически невозможно, так же, как и нет доказанных различий в их деятельности, особенностях строительства плотин и прудов. Евразийский бобр обитает только в Европе и Азии, североамериканского искусственно расселяли из Америки на другие континенты, поэтому теперь он живёт в некоторых странах Северной Европы, в России (Карелия, Ленинградская область и Камчатка), и даже в Южной Америке на Огненной Земле.

В прошлом бобровый мех и струя (пахучий секрет железы, которым они метят территорию) очень сильно ценились, поэтому бобра добывали в промышленных масштабах. Это привело к тому, что в Евразии к началу XX века зверь фактически вымер. Однако затем была проведена активная компания по реинтродукции бобров, и их ареал полностью восстановился.

Бобры отдадут предпочтение медленно текущим рекам и старицам , озёрам и прудам, водохранилищам, а также карьерам и ирригационным каналам. Как правило, эти звери стараются избегать широких и слишком быстрых речных вод, а также водоёмов, которые промерзают в зимний период до самого дна. Для бобра очень важно наличие на берегу древесной и кустарниковой растительности, представленной мягкими лиственными породами, а также

На фото: Евразийский бобр. Фото С.Л. Соболева.



Евразийский бобр. Фото С.Л. Соболева.

достаточного количества трав, входящих в его рацион. В летнее время бобры питаются, например, камышами, рогозом, кувшинками. В зимнее время предпочитают кору и древесину деревьев. Наиболее любимые породы – осина, берёза, ива, тополь, любые фруктовые.

Плоский голый хвост, который бобры используют при нырянии – характерная и узнаваемая особенность животного. Иногда хвост применяют для отпугивания чужака или предупреждения других об опасности – для этого грызун шумно хлопает им по воде. Бобры прекрасно плавают и отлично ныряют, могут до 20 минут находиться под водой. На суше грызун становится довольно неуклюжим и уязвимым.

Живут бобры семьями, которые состоят из двух родителей и одного–двух детёнышей. Звери строго территориальные, границы своего поселения помечают неглубокими погрызами на стволах деревьев и сигнальными холмиками – небольшими пахучими кучками грунта на берегу.

В реках и озёрах с обрывистыми берегами бобры живут в норах, вход в которые находится под водой. На малых водотоках вынуждены строить плотины и поднимать уровень воды, чтобы укрыть вход в жилища. Если берега пологие и рыть норы не получается, строят в центре водоёма крупные хатки, которые расположены на относительном возвышении и окружены водой.



Русская выхухоль

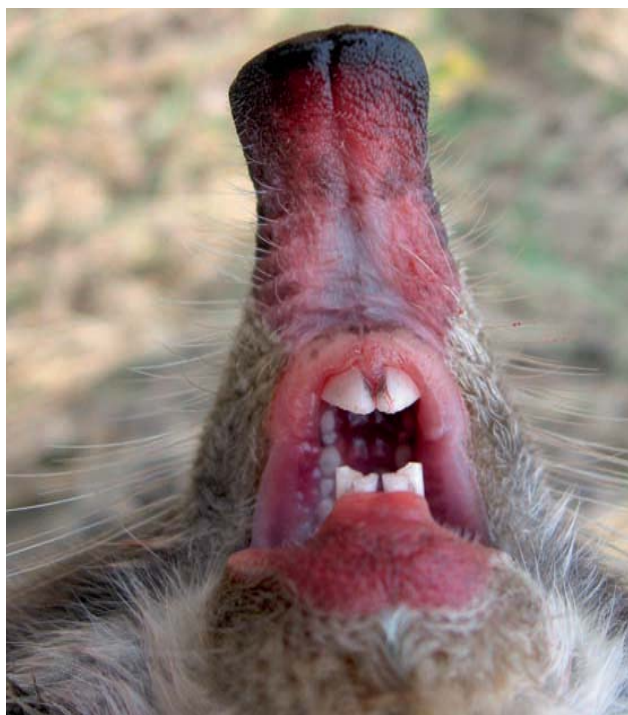
Выхухоль – некрупный зверёк с небольшим вытянутым хоботком и голым хвостом. Выхухоль – это близкий родственник крота и тоже характеризуется почти полным отсутствием зрения. Существует всего два вида выхухолей – пиренейская (*Galemys pyrenaicus*) и русская (*Desmana moschata*). Пиренейская живет во Франции, Испании, Португалии, отличается меньшими размерами и обитает в основном в горных речках. Область распространения русской выхухоли почти полностью расположена в России и охватывает поймы рек бассейна Волги, Дона, Днепра, и Урала.

Выхухоль селится в норах, которые роет сама в высоких берегах водоёмов. Вход в жилище всегда находится под водой. Часто использует широкие и глубокие бобровые норы, в которых делает свои отнорки. С бобрами она мирно сосуществует, их способность углублять пойменные водоёмы очень помогает выхухоли в маловодные годы.

Добывает пищу под водой, для чего буквально бегает по дну, натаптывая характерные дорожки до середины водоёма или даже до другого берега. Питается различными водными беспозвоночными, особенно любит брюхоногих моллюсков, например, прудовиков. Чтобы найти пищу, выхухоль обнюхивает найденные объекты, а поскольку под водой запахи не передаются, она выпускает пузырьки и уже затем, вдыхая их, определяет, что перед ней – пища или камень. Ест скрытно – у себя в норе, поэтому следы погрызенных ракушек можно обнаружить, только если их вымывает из норы водой.

Русская выхухоль обитает в основном в пойменных водоёмах и старицах. Считается, что динамичный водный режим таких водоёмов с большими колебаниями уровня воды весной в половодье, помогает этим зверькам размно-

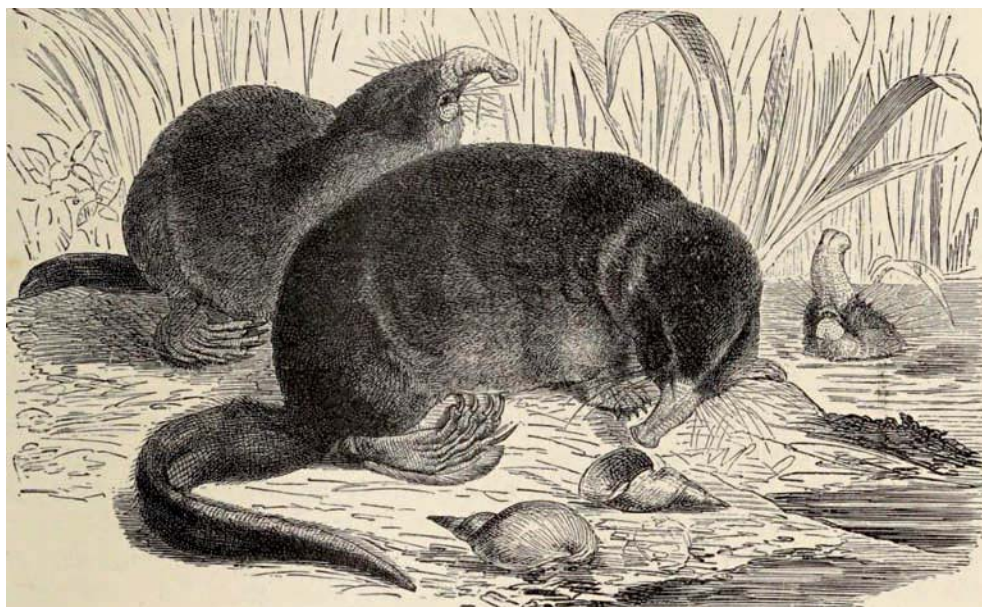
На фото: Русская выхухоль. Фото Ю.Ф. Ивлева.



Нос и пасть выхухоли. Фото А.И. Землянухина.



Русская выхухоль. Фото Ю.Ф. Ивлева.



Русская вухоль. Изображение из книги «The royal natural history» (1893–1994).

жаться. Будучи скрытым видом, вухоль почти не покидает нор, кроме как для поиска еды. Высокий *паводок* нарушают привычный ритм её жизни, затопливая жилища. Вухоли начинают перемещаться по *пойме*, искать новые подходящие местообитания и так знакомятся друг с другом, создавая пары.

Ещё в начале XX века вухоль была многочисленна, её добывали в промышленных масштабах из-за очень ценного меха. После подрыва численности был введен запрет на отлов, и постепенно популяция вухоли восстановилась. В настоящее время ситуация вновь стала серьёзно ухудшаться. Строительство водохранилищ и *изменения климата* привели к снижению уровня *половодий*, множество пойменных водоёмов стали регулярно пересыхать. Большой урон популяции вухоли наносит и браконьерство, в частности, распространенная практика лова рыбы китайскими лесочными сетями. Вухоли запутываются в поставленных или брошенных сетях и задыхаются. Единственный шанс на спасение вида от вымирания – это сохранение популяций хохули (народное название) в пределах *ООПТ*, например, в Хопёрском, Окском, Присурском, Мордовском заповедниках. Именно необходимостью сохранения русской вухоли в пойменных водоёмах р. Хопёр было обусловлено создание Хопёрского государственного заповедника в 1935 г. В настоящее время «Клубом друзей русской вухоли» предпринимаются попытки размножить вид в неволе для дальнейшего выпуска в природу. Но для этого важно сохранить сами пойменные водоёмы и старицы.



Ондатра

По своему происхождению ондатра (*Ondatra zibethicus*) – это североамериканский грызун. Издалека она похожа на маленького бобра или крупную водяную полёвку. Её хвост отличается от бобрового, он не плоский, а наоборот приплюснут с боков.

Из Северной Америки в наши водоёмы ондатру стали завозить с начала XX века. Сначала это были эпизодические выпуски в природу, затем её стали специально расселять в качестве ценного пушного зверя. Для разведения ондатры строили специализированные фермы, откуда зверьки часто сбегали. Кроме того, её пытались использовать в борьбе с зарастанием малых водохранилищ. В нашей стране расселение ондатры продолжалось несколько десятилетий, в результате чего этот зверь распространился по всей территории России.

Ондатры обитают в различных водоёмах, живя в норах, вход в которые находится под водой. Из малых водоёмов наиболее охотно селится в искусственных прудах, или старицах. Обычно поселяется в норах, но, как и бобры, ондатра умеет строить хатки, располагая их в прибрежных зарослях, если пологие или заболоченные берега не способствуют рытью. Эти жилища отличаются от бобровых тем, что полностью состоят из листьев и стеблей околородной растительности. Ондатры могут использовать системы нор, созданные бобрами, и охотно селятся в бобровых прудах.

Излюбленный корм ондатры – корневища водных растений. Её присут-

На фото: Ондатра. Фото Dallas Penner.



Иллюстрация американского художника Роберта Брюса Хорсфолла «Ондатра, поедающая мягкую белую часть рогоза» (1900).



Жилище ондатры – хатка, сделанная из стеблей прибрежно-водных и околководных растений. Фото И.В. Башинского.

ствие можно обнаружить по кормовым столикам – сложенным кучкам листьев камыша или рогоза с откусанной нижней частью. Помимо растительной пищи питается водными беспозвоночными, моллюсками, земноводными, рыбой. При большой численности может представлять угрозу водоёмам, так как выедает значительное количество водной и околотоводной растительности.

Зверьки очень плодовиты, за лето у пары может родиться два–три выводка по шесть–семь детенышей. В отличие от бобров ондатры не такие территориальные и могут жить по соседству с другими семьями на одном водоёме.

Ондатра. Иллюстрация из книги Альфреда Брэма «Жизнь животных» (1927). Художник Густав Мютцель.



ПОСЛЕСЛОВИЕ

Итак, в этой книге мы постарались рассказать о всем многообразии малых водоёмов, об их значении и проблемах, о замечательной флоре и фауне, которая тесно связана с этими экосистемами. Но это лишь первый шаг, который нацелен на то, чтобы привлечь внимание. Впереди предстоит очень много работы по сохранению малых водоёмов для человечества и планеты в целом. Необходимо восстанавливать деградированные водоёмы и сооружать новые взамен уничтоженных. Важно проводить постоянную работу по поддержанию малых водоёмов в здоровом состоянии, следить за ними и вести регулярный мониторинг. Нужно защищать конкретные уязвимые виды растений и животных и не допускать вселения чужеродных видов. Многие из этого невозможно без разработки мер государственной поддержки, внесения изменений в законы и кодексы. Однако помогать малым водоёмам в рамках деятельности волонтерских и общественных организаций по силам и небольшим группам людей. Уже сейчас существует множество добровольческих отрядов, которые занимаются очисткой водоёмов от бытового мусора.

Огромное значение играет разъяснительная работа, пропаганда знаний о природе. Чем больше людей будет понимать, какие процессы проходят в прудах, какие необычные животные живут в них, и какое значение все это имеет для общества и природы, тем меньше будет проблем с охраной водоёмов.

Мы надеемся, что наша книга поможет внести свой вклад в правильное общение человека и природы.

Бобровый пруд в степи. Фото И.В. Башинского.



ГЛОССАРИЙ

- АВТОТРОФЫ** – организмы, способные к синтезу органических веществ из неорганических, например, за счет фотосинтеза.
- АРЕАЛ** – область распространения (обитания) таксона (вида, рода и т.д.), географической популяции (подвида).
- БЕНТОС** – комплекс живых организмов, населяющих донные грунты.
- БИОГЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА** – произведенные живыми организмами, в первую очередь органические (соединения углерода, азота, фосфора).
- БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ** – или **БИОРАЗНООБРАЗИЕ** – включает разнообразие живых организмов на различных уровнях: таксономическое, сообществ, экосистем и т.д.
- БИОМАССА** – общая масса организмов определенного сообщества или таксономической группы, как правило, выраженная на единицу площади или объема среды.
- БИОТОП** – пространство с относительно однородными характеристиками среды.
- БОЛОТОВЕДЕНИЕ** – наука о болотах как природном явлении.
- ВЕЧНАЯ МЕРЗЛОТА** – многолетняя мерзлота, территория, характеризующаяся отсутствием периодического протаивания почвы.
- ВОДНАЯ РАМОЧНАЯ ДИРЕКТИВА (Water Framework Directive)** – законодательный акт Европейского Союза, который предписывает странам сохранять и восстанавливать водные объекты, защищать их от загрязнения (<https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/2000/60/oj>).
- ВОДНО-БОЛОТНЫЕ УГОДЬЯ** (англ. Wetlands) – переувлажненные земли, территории, покрытые слоем воды и характеризующиеся своеобразной биотой (растительностью, животным миром и т.д.).
- ВОДНЫЙ КОДЕКС РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ** – нормативно-правовой акт, регулирующий водные отношения, в том числе права на водные объекты, водопользование, охрану водных объектов.
- ГАМЕТЫ** – или половые клетки — репродуктивные клетки, имеющие гаплоидный (одинарный) набор хромосом и участвующие, в частности, в половом размножении.
- ГЕТЕРОТРОФЫ** – организмы, питающиеся готовым, как правило, произведенным другими организмами, органическим веществом (биогенным).
- ГИДРОБИОНТЫ** – организмы, обитающие в водной среде на большинстве стадий развития.
- ГИДРОГРАФИЧЕСКАЯ СЕТЬ** – совокупность всех водных объектов на определенной территории суши. Характеризуется коэффициентами густоты речной сети, озёрности и заболоченности.
- ГИДРОЛОГИЯ** – наука о природных водах, внутренних процессах (в первую очередь физических и химических) в гидросфере, ее взаимодействии с литосферой и атмосферой.
- ГИНОГЕНЕЗ** – особая форма полового размножения, при которой после проникновения спермия в яйцеклетку их ядра не сливаются, и в последующем развитии участвует только ядро яйцеклетки, либо не происходит оплодотворения.
- ГЛОБАЛЬНЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ** – долговременные изменения температуры и погодных условий, связанные как с естественными процессами (солнечными циклами), так и с антропогенной деятельностью (сжигание ископаемого топлива, выбросы парниковых газов).
- ГУМИНОВЫЕ И ФУЛЬВОВЫЕ КИСЛОТЫ** – смесь высокомолекулярных природных органических соединений, образующихся при разложении отмерших растений и их превращения в гумус.

ДЕТРИТ – комплекс мелких (мкм) остатков живых организмов. В отличие от илов, практически не содержит минеральной составляющей.

ДОКУЧАЕВ В.В. – Василий Васильевич Докучаев (1846–1903), геолог и почвовед, основатель школы научного почвоведения и географии почв, учения о почвах как самостоятельном природном теле, инициатор создания ветрозащитных лесополос, прудов для предотвращения опустынивания засушливых регионов.

ДРЕНАЖ – естественное или искусственное отведение воды.

ЕВРОПЕЙСКОЕ СООБЩЕСТВО ПО СОХРАНЕНИЮ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ (European Pond Conservation Network) – международное объединение ученых, управленцев, специалистов по охране природы и всех заинтересованных людей, главной целью которого является распространение знаний о малых водоёмах. (www.europeanponds.org)

ЗАВАРЗИН Г.А. – Георгий Александрович Заварзин (1933–2011), микробиолог, исследователь геохимической роли бактерий, в том числе в эволюции биосферы, популяризатор экологической (природоведческой) микробиологии.

ЗООПЛАНКТОН – комплекс гетеротрофных организмов обитающих («парящих») в водной среде, не способных активно преодолеть движение жидкости.

ИМАГО – половозрелая, как правило, окрылённая стадия развития насекомых.

ИНСОЛЯЦИЯ – облучение поверхностей солнечным светом, потоком солнечной радиации.

ИНТРОДУКЦИЯ/РЕИНТРОДУКЦИЯ – преднамеренное вселение организмов / искусственное восстановление утраченных ими областей распространения.

КАРАПАКС – спинная часть панциря, у членистоногих сплошной хитиновый щиток, покрывающий их тело сверху.

КЛУБ ДРУЗЕЙ РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ – объединение учёных, волонтеров и всех заинтересованных людей, которое занимается мониторингом состояния популяций выхухоли, разработкой мер ее охраны, просветительской работой. (<https://русская-выхухоль.рф>)

КЛЮЧЕВОЙ ВИД – вид, влияние которого на экосистему непропорционально больше, по сравнению с его обилием.

КОЛЛАПС ЭКОСИСТЕМЫ – потеря экосистемой своих ключевых абиотических и биотических особенностей, неспособность поддерживать характерную биоту, и трансформация в принципиально другой тип экосистемы.

КРЫЛОВ И.А. – Иван Андреевич Крылов (1769–1844), публицист, поэт, баснописец, издатель. Более всего известен как создатель более 200 басен, многие из которых основаны на переводах и адаптации (переложенные) более ранних текстов Эзопа, Лафонтена и др.

ЛАФОНТЕН Ж. – Лафонтен Жан, де (1621–1695), баснописец, создатель жанра басни в его современном стихотворном виде.

ЛЕДНИКОВЫЕ ПЕРИОДЫ – периоды общего похолодания климата, обычно продолжительностью в несколько млн. лет, с чередованием интервалов оледенений и межледниковий.

ЛЁССЫ И ЛЁССОВИДНЫЕ ПОРОДЫ – глинистые мелкодисперсные горные породы, содержащие также пылевые частицы, карбонаты, супесчаную фракцию.

ЛИМНОЛОГИЯ – или **ОЗЁРОВЕДЕНИЕ** – наука об озерах, их особенностях, происхождении и развитии.

ЛИТОРАЛЬ – прибрежная мелководная часть водоема от уреза воды до нижней границы произрастания высших цветковых растений.

МАКРОФИТЫ – крупные, видимые невооруженным глазом, растения, независимо от их систематического положения и экологической приуроченности. Термин традиционно применяется по отношению в основном к водным растениям, но не ограничивается ими.

МАЛАКОЛОГИЯ – раздел зоологии, посвященный изучению моллюсков.

МАРШИ – водно-болотные угодья на низких морских берегах, подверженные воздействию приливов и нагонов морской воды.

МЕАНДРИРОВАНИЕ – русловой процесс, состоящий в смене последовательных стадий извилистости речного русла, приводящий к образованию (отшнуровыванию) старицы.

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СОЮЗ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, IUCN) – международная некоммерческая организация, занимающаяся проблемами сохранения биоразнообразия, в том числе разработкой природоохранных стратегий и составлением Красной книги. (www.iucn.org)

МЕЙОЗ – процесс деления клеточных ядер, приводящий к уменьшению числа хромосом вдвое и образованию гамет.

МЕЛИОРАЦИЯ – комплекс искусственных мероприятий по улучшению гидрологических условий в хозяйственных целях.

МЁНСТЕД П. – Петер Мёрк Мёнстед (1859–1941), датский художник, прославившийся своими реалистичными пейзажами. В том числе, на своих картинах часто изображал различные водоёмы.

МОНЕ К. – Оскар Клод Моне (1840–1926), французский художник, один из основателей импрессионизма. В своём саду создал небольшой пруд с кувшинками, который нарисовал более 200 раз.

МОНИТОРИНГ – слежение, в данном контексте постоянное отслеживание протекания природных процессов.

НЕОТЕНИЯ – явление, при котором достижение организмом стадии половозрелости происходит на личиночной стадии, далее может не происходить метаморфоза во взрослую особь.

ОЗЕРКО – по размерным классификациям озёр, водоём площадью менее 1 гектара (0.01 км²). Вторичные озерки, возникающие на уже сформировавшемся болотном массиве, принято называть болотными озерками.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО – соединения углерода, азота, фосфора и серы: белки, жиры, углеводы.

ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ (ООПТ) – участки земли, водной поверхности и воздушного пространства над ними, где располагаются природные комплексы и объекты, которые имеют особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение. ООПТ полностью или частично изъяты из хозяйственного использования решениями органов государственной власти, для них установлен режим особой охраны.

ПАВОДОК – фаза водного режима водотока, характеризующаяся интенсивным увеличением расходов и уровня воды. В отличие от половодья, которое повторяется периодически в один и тот же сезон.

ПАЛЕАРКТИКА – биогеографический регион, охватывающий всю Европу, большую часть Азии (севернее Гималаев, кроме Аравийского полуострова) и северную часть Африки.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ – раздел палеонтологии, изучающий взаимоотношения организмов и окружающей среды в геологическом прошлом, историческую эволюцию этих взаимоотношений.

ПАЛЛАС П.С. – Пётр Симон Паллас (1741–1811), учёный-энциклопедист, естествоиспытатель и путешественник. С 1768 по 1774 год возглавлял академическую экспедицию в центральные губернии России, в районы Поволжья, Урала, Западной Сибири, Алтая и Забайкалья, во время которой был собран уникальный материал по зоологии, ботанике, палеонтологии, геологии, географии, этнографии, культуре и быту, языкам населяющих эти регионы народов, по экономике исследованных областей.

- ПАРНИКОВЫЕ ГАЗЫ** – газы, которые пропускают солнечную радиацию, но задерживают инфракрасное излучение Земли, тем самым обеспечивают повышение температуры поверхности («парниковый эффект»). К таким газам относятся, например, водяной пар, диоксид углерода, метан и закись азота.
- ПАРТЕНОГЕНЕЗ** – форма полового размножения, когда яйцеклетки развиваются во взрослом организме без оплодотворения сперматозоидами.
- ПЕЛАГИАЛЬ** – толща глубоководной зоны водоема.
- ПЕРИФИТОН** – организмы обрастаний, населяющие различные твердые субстраты под водой.
- ПЛЁС** – в реках глубоководный участок с замедленным течением, расположенный между перекатами.
- ПЛОИДНОСТЬ** – количество полных наборов хромосом в ядре клетки.
- ПОЙМА** – часть речной долины, которая затопливается во время половодья и иногда во время паводков.
- ПОПОВ Ю.А.** – Юрий Александрович Попов (1936–2016), энтомолог и палеонтолог, один из авторов современной системы клопов, выделивший три инфраотряда и описавший более 250 таксонов.
- ПРОДУЦЕНТЫ** – производители первичного органического вещества из неорганических веществ, они же автотрофы.
- РАМСАРСКАЯ КОНВЕНЦИЯ О ВОДНО-БОЛОТНЫХ УГОДЬЯХ (Convention on Wetlands)** – международный договор, в котором содержится список водно-болотных угодий международного значения, главным образом, в качестве местобитаний водоплавающих птиц (www.ramsar.org)
- РЕКРЕАЦИЯ** – различные действия людей, для отдыха и восстановления сил и нормального самочувствия.
- РОСПОТРЕБНАДЗОР** – Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, одной из функций которой является осуществление государственного санитарно-эпидемиологического надзора. Последний включает предупреждение возникновения острых инфекционных заболеваний среди населения.
- РОСТАН Ж.** – Жан Ростан (1894–1977), французский биолог и писатель, долгие годы занимавшийся изучением аномальных деформаций конечностей земноводных
- САПРОБНОСТЬ** – комплекс физиолого-биохимических свойств организма, обуславливающий его способность обитать в воде с тем или иным содержанием органических веществ, то есть с той или иной степенью загрязнения.
- СЕСТОН** – взвешенные в воде частицы неорганического вещества, детрита и планктонных организмов.
- СИНАНТРОПНЫЕ ВИДЫ** – виды, обитающие совместно с человеком и в его жилищах, не являющиеся одомашненными или культивируемыми.
- СТАРОБОГАТОВ Я.И.** – Ярослав Игоревич Старобогатов (1932–2004), зоолог, специалист по систематике и эволюции беспозвоночных, прежде всего, моллюсков. Автор зоогеографического районирования континентальных водоёмов.
- СТОЛОНООБРАЗУЮЩИЕ РАСТЕНИЯ** – размножающиеся преимущественно вегетативно с помощью боковых побегов.
- СТРАТИГРАФИЯ** – раздел геологии, изучающий относительный геологический возраст слоев горных пород и корреляцию различных геологических образований, в том числе на основе биостратиграфии, получающей данные из определений ископаемых.
- СУКЦЕССИЯ** – закономерная смена стадий развития экосистемы вследствие изменения соотношений внутренних процессов продукции и деструкции (разрушения) органического вещества.

СФАГНЕТЫ – ковры и другие сообщества сфагновых мхов, где отдельные особи существуют в тесном взаимодействии, кроме них в состав растительности могут входить другие мхи и печеночники, сосудистые растения. Образование сфагнет позволило *Г.А. Заварзину* считать сфагновые мхи социальными растениями.

ТАКСОН – категория определенного ранга в биологической классификации живых организмов, отражающей их родство: тип, класс, отряд, семейство, род, вид и др.

ТАЛЫЕ ВОДЫ – вода, образующаяся вследствие таяния льда и снега.

ТЕРМОКЛИН – слой воды, в котором градиент температуры резко отличается от температуры слоев воды выше и ниже. То есть это зона температурного скачка между неперемешивающимися слоями воды.

ТРОФИЧЕСКИЕ СЕТИ – реконструированные (часто визуализированные) пищевые взаимоотношения между видами (или другими звеньями сети) в сообществе или экосистеме в целом.

ФИТОПЛАНКТОН – автотрофный компонент планктона (см. зоопланктон).

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ – процессы переноса и преобразования вещества между компонентами экосистемы и внешней средой.

ХРОМОСОМЫ – структуры в ядре эукариотической клетки, в которых сосредоточена большая часть наследственной информации и которые предназначены для её хранения, реализации и передачи.

ЦВЕТНОСТЬ ВОДЫ – показатель качества воды, на который влияет содержание в воде гуминовых и фульвокислот, соединений железа и др. соединений, придающих воде окраску.

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ОЛЕДЕНЕНИЯ – ряд оледенений в течение четвертичного периода, который начался 2.6 млн. лет назад и продолжается в настоящее время.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ – виды, ранее не свойственные данной территории (естественные ареалы которых лежат за ее пределами): случайно или преднамеренно заселенные человеком, а также расширяющие ареал самостоятельно.

ЭВРИТОПНЫЕ – обитающие в широком диапазоне местообитаний (биотопов).

ЭВТРОФИРОВАНИЕ – насыщение водоемов биогенными элементами, в основном соединениями фосфора и азота, вследствие антропогенных воздействий (поступление неочищенных стоков канализации, ферм и т.д.) или естественных причин, часто зоогенных (колонии птиц, поселения бобров и т.д.).

ЭКОСИСТЕМНЫЕ УСЛУГИ – концепция, которая описывает материальную выгоду, которую люди получают от функционирования экосистем. Такими услугами могут быть, например, обеспечение продуктами питания и питьевой водой, опыление, связывание углерода, создание возможностей для туризма. Оценка в конкретных суммах способствует лучшему пониманию роли природных процессов политиками и лицами, принимающими решения.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

ЗНАКОМСТВО С МАЛЫМИ ВОДОЁМАМИ

- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука, 1982. 144 с.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. 1956. Вып. 7. С. 77–98.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. 308 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.
- Вербицкий В.Б. Подзеркалье, или таинственный мир водоёма. М.: Дрофа, 2002. 227 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. 4-е изд. М.: Высш. школа, 1986. 472 с.
- Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озёра и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1961. 610 с.
- Жизнь пресных вод СССР. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 460 с.
- Жизнь пресных вод СССР. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 537 с.
- Жизнь пресных вод СССР. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 911 с.
- Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 470 с.
- Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. Ч. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 320 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистемах. Ижевск: Книгоград, 2011. 332 с.
- Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. 3-е изд. М.: Учпедгиз, 1950. 348 с.
- Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных. М.: Советская наука, 1948. 458 с.
- Плавильщиков Н. Жизнь пруда. М.: Детгиз, 1952. 128 с.
- Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.
- Романова Е.А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот (с использованием аэрофотосъёмки). Л.: ГИМИЗ, 1961. 244 с. + 4 л. вкл.
- Сент-Илер К.К. По нашим водоёмам. Воронеж: Воронежское областное книгоиздательство, 1937. 85 с.
- Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 255 с.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озёр. М.: Прогресс, 1969. 592 с.
- Williams D.D. The biology of temporary waters, 2nd ed. New York: Oxford Univ Press, 2006. 337 p.

ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

- Капитонова О.А. Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья. Ярославль: Филигрань, 2021. 567 с.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артёменко В.И. Флора водоёмов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 219 с.
- Кокин К.А. Экология высших водных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 160 с.
- Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. 200 с.
- Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 215 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦПМ МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Соловьева В.В., Лапиров А.Г. Гидрботаника: учебное пособие. Самара: ПГСГА, 2013. 352 с.
- Чемерис Е.В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2004. 158 с.

МИКРОМИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Вассер С.П. (ред.). Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезелёные водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Сов. наука, 1953. С. 5–652.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука, 1969. 658 с.
- Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.
- Матвиенко А.М. Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР; вып. 3. М.: Сов. наука, 1954. С. 7–188.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные: Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Изоподы, Декаподы, Амфиподы. СПб.: Наука, 1995. 628 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод европейской России. Т.1. Зоопланктон / под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зелёные водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Л.: Наука, 1982. С. 6–620.
- Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. М.: Сов. наука, 1955. С. 7–282.

Протисты

- Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика). Рыбинск, 1993. 157 с.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 300 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / под ред. Л.А. Кутиковой, Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 510 с.
- Фауна аэротенков (Атлас). Л.: Наука, 1984. 264 с.
- Янковский А.В. Подкласс Chonotricha // Фауна СССР. Инфузории. Т. 2, вып. 1. Л.: Наука, 1973. 353 с.
- Rogers D.Ch., Thorp J.H. (eds.). Keys to Palaearctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Vol. 4. 4th edn. Elsevier, 2019. 920 pp.

Коловратки

- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Euratoria (отряды Ploimida, Monimotrichida, Paedotrichida). Л.: Наука, 1970. 744 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 104).
- Кутикова Л.А. Бделлоидные коловратки фауны России // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 305. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. С. 1–315.

Ветвистоусые ракообразные

- Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т.1 / Н.М. Коровчинский [и др.]. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2021. 481 с.
- Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т.2 / Н.М. Коровчинский [и др.]. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2021. 544 с.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.–Л.: Наука, 1964. 326 с.

Остракоды

- Курашов Е.А. Определительные ключи остракод внутренних водоёмов европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 152 с.

Веслоногие ракообразные

- Борущий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 504 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 157).

ТРЕМАТОДЫ

- Быховская-Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Методы паразитологических исследований. Л.: Наука, 1969. 108 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Трематоды птиц фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 407 с.
- Гаевская А.В. Мир паразитов человека. I. Трематоды и трематодозы пищевого происхождения. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. 410 с.
- Гельминты амфибий фауны СССР / К. М. Рыжиков, В. П. Шарпило, Н. Н. Шевченко. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти, 2012. 329 с.
- Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т.1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 515 с.
- Судариков В.Е. Трематоды фауны СССР. Стригеиды. М.: Наука, 1984. 168 с.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Циммер К. Паразит - царь природы. Тайный мир самых опасных существ на Земле. Пер. с англ. 4-е изд. М.: Альпина нон-фикшн, 2017. 362 с.

МАКРОМИР БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Жадин В.И. Методика изучения донной фауны водоёмов и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод. Т. 4, Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 279–382.
- Жирков И.А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 453 с.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоёмов. Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод европейской России. Т. 2. Зообентос / под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолыхина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные: Губки, Книдарии, Турбеллярии, Коловратки, Гастротрихи, Нематоды, Волосатики, Олигохеты, Пиявки, Мшанки, Тихоходки. СПб.: Наука, 1994. 396 с.
- Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных: руководство к экскурсионному и лабораторному изучению животного мира пресных вод. М.: Сов. наука, 1948. 459 с.
- Чекановская О.В. Водные малоцетинковые черви фауны СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель пресноводных беспозвоночных центра европейской России. М.: МАКС Пресс, 2003. 196 с.
- Batzer D., Boix D. (eds). Invertebrates in freshwater wetlands. An international perspective on their ecology. Heidelberg New York Dordrecht London: Springer. 2016. ISBN 978-3-319-24978-0 (eBook). DOI 10.1007/978-3-319-24978-0
- Kriska G. Freshwater invertebrates in Central Europe. A field guide. Wien: Springer-Verlag, 2014. 411 p.
- Nesemann H., Neubert E. Süßwasserfauna von Mitteleuropa. Bd. 6. Annelida. 2. Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellea, Hirudinea. Heidelberg-Berlin: Spectrum Akademischer Verlag GmbH., 1999. 178 p.
- Rogers D.Ch., Thorp J.H. (eds.). Keys to Palaearctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Vol. 4. 4th edn. Elsevier, 2019. 920 pp.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. P. 1–235.

Моллюски

- Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae, Gastropoda, Pulmonata) Европы и Северной Америки. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод европейской России. Т. 2. Зообентос / под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолыхина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
- Стадниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины. Киев: Центр учебной литературы, 2004. 327 с.
- Glöer P. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks, 2002. 327 S.

- Glöer P. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. Vol. I Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Hetlingen: The author, 2019. 399 pp.
- Piechocki A., Wawrzyniak-Wydrowska B. Guide to freshwater and marine mollusca of Poland: Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 2016. 279 pp.

Ракообразные

- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные: Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Изоподы, Декаподы, Амфиподы. СПб.: Наука, 1995. 628 с.

Насекомые

- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. 2-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2021. 358 с.
- Клюге Н.Ю. Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса. (В 2 тт.) М.: Т-во науч. изд. КМК, 2020.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые: Акариды, Орибатиды, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Поденки, Веснянки, Стрекозы, Клпы. СПб.: Наука, 1997. 448 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники, Бабочки, Жуки, Большекрылые, Сетчатокрылые. СПб.: Наука, 2001. 836 с.
- Рязанова Г.И. Поведение насекомых. М.: Изд-во МГУ, 2019. 232 с.
- Храмов А.В. Краткая история насекомых: шестиногие хозяева планеты. М.: Альпина нон-фикшн, 2022. 454 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Nilsson A. (ed.) Aquatic insects of North Europe – a taxonomic handbook. Vol. 1. Ephemeroptera – Plecoptera – Heteroptera – Neuroptera – Megaloptera – Coleoptera – Trichoptera – Lepidoptera. Stenstrup: Apollo Books, 1996. 274 pp.
- Nilsson A. (ed.) Aquatic insects of North Europe – a taxonomic handbook. Vol. 2. Odonata – Diptera. Stenstrup: Apollo Books, 1997. 440 pp.
- Ward J.V. Aquatic Insect Ecology. 1. Biology and Habitat. New York-Chichester-Brisbane-Toronto-Singapore: J. Wiley & Sons, 1992. 438 pp.

Стрекозы

- Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 235 с.
- Онишко В.В., Костерин О.Э. Стрекозы России. Атлас-определитель. М.: Фитон XXI, 2021. 480 с.
- Скворцов В.Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: атлас-определитель. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 623 с.
- Frankе U. Bildbestimmungsschüssel mitteleuropäischer Libellen-Larven (Insecta: Odonata) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A. 1979. No. 333. P. 1–17.
- Heidemann H., Seidenbusch R. Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf de Corse). Keltern: Société Française d'Odonatologie, Verlag Erna Bauer, 2002. 416 p.

Клопы

- Канюкова Е.В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран. Владивосток: Дальнаука, 2006. 297 с.
- Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2007. 205 с.
- Шаповалов М.И., Сапрыкин М.А., Прокин А.А. Водные полужесткокрылые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) Северо-Западного Кавказа: фауна, зоогеография, экология. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 186 с.

Жуки

- Алексеев В.И. Фауна и экологическая характеристика водных жесткокрылых (Coleoptera) Калининградской области. Калининград: ФГОУ ВПО КГТУ, 2010., 380 с.
- Беньковский А.О. Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). Ливны: ИП Мухамедов Г.В., 2015. 380 с.

- Ижевский С.С., Лобанов А.Л., Соснин А.Ю. Жизнь замечательных жуков. Москва: ООО Издательский дом «Кодекс», 2014. 368 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники, Бабочки, Жуки, Большекрылые, Сетчатокрылые. СПб.: Наука, 2001. 836 с.
- Рындевич С.К. Фауна и экология водных жесткокрылых Беларуси (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrimidae, Helophoridae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Limnichidae, Dryopidae, Elmidae). Часть I. Минск: УП «Технопринт», 2004. 272 с.

Двукрылые

- Вихрев Н.Е. Рассказы о двукрылых с обзором основных семейств отряда. М.: Фитон XXI, 2019. 152 с.
- Глухова В.М. Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratorogoninae фауны СССР (Diptera, Ceratorogonidae = Heleidae). Л.: Наука, 1979. 231 с.
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 2, вып. 4. Л.: Наука, 1970. 384 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые насекомые (Комары, Мухи). СПб.: Наука, 1999. 1000 с.
- Andersen T., Cranston P.S., Epler J.H. (eds.). Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and diagnoses. Part 1 – larvae. Insect Systematics and Evolution. 2013. Suppl. 66. 573 pp.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl Ch., Madon M., Kaiser A. Mosquitoes and their control. Heidelberg-Dordrecht-London-New York: Springer, 2010. 577 pp.
- Wiederholm T. (ed.). Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. Scandinavian Entomology. 1983. Suppl. 19. P. 1–457.

РЫБЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. / под общ. ред. Ю.С. Решетникова. М: Наука, 2002. 378 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М: Высшая школа, 1963. 368 с.
- Сабунаев В.Б. Занимательная ихтиология. Л.: Детская литература, 1967. 255 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.

ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Амфибии и рептилии заповедных территорий. Под ред. Даревского И.С., Кревера В.Г. М.: 1987. 160 с.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: ABF, 1998. 576 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учебное пособие для студентов биологических специальностей пед. Институтов. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 304 с.
- Банников А.Г., Денисова М.Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 168 с.
- Большаков В.Н., Вершинин В.Л. 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 124 с.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 175 с.
- Даревский И.С., Орлов Н.Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. Справ. пособие. М.: Высшая школа, 1988. 463 с.
- Ивантер Э.В. Животный мир Карелии. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: Карелия, 1975. 96 с.
- Ищенко В.Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 148 с.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: КМК, 2005. 434 с.
- Лада Г.А., Соколов А.С. Методы исследования земноводных: Научно-методическое пособие. Тамбов, 1999. 75 с.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб: Европейский дом, 592 с.
- Орлова В.Ф., Семенов Д.В. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АСТ, 1999. 480 с.

- Пикулик М.М. 1985. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 191 с.
- Писанец Е.М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоол. музей ННПМ НАН Украины, 312 с.
- Попа Л.Л., Тофан В.Е. 1982. Земноводные и пресмыкающиеся Молдавии. Кишинев: Картя молдавеныскэ, 104 с.
- Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н. Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск, 1989. 156 с.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Новосибирск: Наука, 341 с.
- Щербак Н.Н. (Ред.). Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова Думка, 1989. 172 с.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: изд. Мордовск. гос. ун.-та, 160 с.
- Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870): экология, поведение, охрана. Воробьева Э.И. (ред.). М., 1995. 238 с.
- Воробьева Э.И. (ред.). Сибирский углозуб: зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука, 1994. 367 с.
- СТИШКОВСКАЯ Л.Л. Вечные странники (жизнь амфибий, как она есть). М.: Знание, 1988. 192 с.
- Терентьев П.В. Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 345 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука, 340 с.

ПТИЦЫ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Бибби К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учёт птиц. М.: Союз охраны птиц России, 2000. 186 с.
- Калякин М.В., Конторщиков В.В., Куркамп Г.Х. Птицы европейской части России: атлас-определитель. М.: Фитон XXI, 2019. 352 с.
- Коблик Е.А. Птицы-рыболовы. М.: Фитон XXI, 2023. 104 с.
- Корепова Д.А. Атлас-определитель перьев птиц. Ульяновск: Союз охраны птиц России, 2016. 320 с.
- Митителло К.Б. Птицы. Водоплавающие и околводные. М.: ЭКСМО, 2013. 224 с.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А. Птицы России. Фотоопределитель. М.: Фитон XXI, 2020. 640 с.
- Паевский В.А. Этимология названий птиц Палеарктики. М.–СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 289 с.
- Сибли Д.А. Каково быть птицей: о полётах и гнездовании, кормлении и пении. Как и чем живут самые известные птицы на земле. М.: Бомбора, 2022. 240 с.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ

- Барабаш-Никифоров И.И. Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1950. 107 с.
- Бородин Л.П. Русская выхухоль. Саранск: Мордовское кн. из-во, 1963. 301 с.
- Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского союза. М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России. Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Землянухин А.И. Русская выхухоль в Липецкой области. Липецк: ЛГПУ, 2009. 104 с.
- Ондатра: морфология, систематика, экология / Отв. ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. М.: Наука, 1993. 544 с.
- Рутоская М.В. Русская выхухоль. *Desmana moschata* Linnaeus, 1758 // Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е изд. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 940–941.
- Хахин Г.В. Русская выхухоль в опасности: динамика численности и проблемы охраны. М.: Изд-во ЦОДП, 2009. 104 с.
- Хахин Г.В., Иванов А.А. Выхухоль. М.: Агропромиздат, 1990. 191 с.

ОБ АВТОРАХ

Айбулатов Сергей Вадимович: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории по изучению паразитических членистоногих Зоологического института Российской академии наук. Специалист по кровососущим насекомым комплекса гнуса. E-mail: s.v.aibulatov@gmail.com

Башинский Иван Викторович: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук. Специалист по средообразующей деятельности бобров, экологии земноводных, экосистемам бобровых прудов и пойменных водоёмов. E-mail: ivbash@mail.ru

Ершкова Елена Вячеславовна: кандидат биологических наук, доцент, заместитель директора по научной работе ФГБУ «Заповедная Мордовия», доцент кафедры общей биологии и экологии Мордовского государственного университета имени Н.П. Огарёва, специалист-ботаник, гидрботаник. E-mail: vargot@yandex.ru

Жаров Антон Александрович: кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук. Основные научные интересы – палеоэкология, палеолимнология и эволюция пресноводных сообществ. E-mail: antzhar@sev-in.ru

Осипов Виталий Викторович: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь»; ведущий научный сотрудник лаборатории ихтиологии Саратовского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. В сферу интересов входит экология пресноводных экосистем, ихтиология, средообразующая деятельность бобра, чужеродные виды. E-mail: osipovv@mail.ru

Прокин Александр Александрович: кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук; ведущий биолог биологического центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета. Специалист по сообществам водных макробеспозвоночных, современным и ископаемым водным жесткокрылым и полужесткокрылым насекомым. E-mail: alekprokin@gmail.com

Сажнев Алексей Сергеевич: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук. Специалист по сообществам околотовных жесткокрылых, жукам семейств Heteroceridae, Scirtidae и др. E-mail: sazh@list.ru

Свинин Антон Олегович: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической генетики и метагеномики Института экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО) Тюменского государственного университета. Специалист по экологии, морфологии, генетике популяций амфибий, а также исследованию взаимодействия в системе «паразит-хозяин» у амфибий и трематод. E-mail: ranaesc@gmail.com

Филиппов Дмитрий Андреевич: кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук; ведущий научный сотрудник лаборатории AquaBioSafe Тюменского государственного университета. Специалист в области изучения болотных и внутриболотных экосистем. E-mail: philippov_d@mail.ru

Источники финансирования

Работы И.В. Башинского и А.А. Жарова выполнены в рамках государственного задания № 121122300053-2; А.А. Прокина и А.С. Сажнева – № 121051100109-1; С.В. Айбулатова – № 122031100263-1; Д.А. Филиппова – № 121051100099-5 и при финансовой поддержке Правительства Тюменской области по проекту ЗапСибНОЦ № 89-ДОН (2); Е.В. Ершковой в рамках госзадания Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации по теме НИР № 1-22-31-1.

Авторы фотографий

О.Н. Артаев
И.В. Башинский
И.А. Башинская
М.С. Бизин
В.В. Большаков
Н.А. Дорофеева
М.В. Ездаков
Е.В. Ершкова
А.И. Землянухин
В.Б. Зверева
Ю.Ф. Ивлев
А.А. Кадетова
Н.Ю. Ключе
Д.В. Кулаков
С.И. Мельницкий
К.В. Макаров
О.Л. Макарова
Н.Л. Муравьёва
Л.А. Неймарк
А.Н. Неретина
В.П. Николаев
В.В. Осипов
Д.Д. Павлов
Д.М. Палатов
П.Н. Петров
А.А. Прокин
К.И. Прокина
А.С. Сажнев
В.А. Сенкевич
А.О. Свинин

Д.В. Суслов
В.А. Соболева
С.Л. Соболев
И.С. Турбанов
Д.А. Филиппов
П.В. Черенков

Jack B (лицензия Unsplash)
Jaleel Akbash (лицензия Unsplash)
Pascal Bernardon (лицензия Unsplash)
Amy Baugess (лицензия Unsplash)
David Cashbaugh (лицензия Unsplash)
Mariola Grobelska (лицензия Unsplash)
Catarina Carvalho (лицензия Unsplash)
Paul Crook (лицензия Unsplash)
Mathias Elle (лицензия Unsplash)
Miltiadis Fragkidis (лицензия Unsplash)
Jeffrey Hamilton (лицензия Unsplash)
Karsten Fullhaas (лицензия Unsplash)
Pete Godfrey (лицензия Unsplash)
Jonathan Kemper (лицензия Unsplash)
Div Manickam (лицензия Unsplash)
Jasper Pappas (лицензия Unsplash)
Dallas Penner (лицензия Unsplash)
Jonathan Ridley (лицензия Unsplash)
Nick Russil (лицензия Unsplash)
Chris Sheldon (лицензия Unsplash)
Harshit Suryawanshi (лицензия Unsplash)
Anh Vy (лицензия Unsplash)
Red Zeppelin (лицензия Unsplash)

Научное издание

**Башинский И.В., Прокин А.А., Филиппов Д.А., Сажнев А.С., Осипов В.В.,
Ершкова Е.В., Свинин А.О., Жаров А.А., Айбулатов С.В.**

МИР МАЛЫХ ВОДОЁМОВ: КОЛЛЕКТИВНАЯ МОНОГРАФИЯ

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023, 282 с.

Отпечатано в ООО "Галлея-Принт"

Москва, 5-я Кабельная, 2Б

Подписано в печать 04.12.2023

Формат 70x100/16. Печать цифровая.

Бумага офсетная. Гарнитура Муриад pro

Усл.-печ. л. 23,5. Тираж 300 экз. Заказ № 28/628