

СООБЩЕСТВА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Н. Ивичева¹, А. С. Комарова², Е. В. Угрюмова¹, И. В. Филоненко¹

¹ Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии
160012, г. Вологда, ул. Левичева, д. 5, e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: komarova.as90@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.10.2020

В августе 2018 г. на озерах Кубенское, Воже и реке Молога проведены исследования фауны макро-беспозвоночных, приуроченной к зарослям *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *Butomus umbellatus* L. и *Potamogeton perfoliatus* L., с целью сравнить фитофильную и донную фауну в разнотипных водных объектах. Проводились смывы с макрофитов и отбирались пробы грунта в зарослях (всего проанализировано 37 проб). Отмечено 68 видов водных беспозвоночных, в том числе 49 видов – оз. Кубенское, 41 – р. Молога, 31 – оз. Воже. Преобладали хирономиды (20 видов) и олигохеты (14). В зарослях трех видов макрофитов отмечено менее трети всех зафиксированных в исследованных водных объектах видов макробеспозвоночных. Наибольшая встречаемость отмечена для *Endochironomus albipennis* Meig., *Glyptotendipes gripekoveni* Kief., *Cricotopus* gr. *sylvestris*. Эти же виды доминируют в сообществах по численности. С использованием кластерного анализа фауна всех биотопов разделилась на зоофитосы и донные. Численность и биомасса беспозвоночных в зоофитосах в большинстве случаев в 3–15 раз выше, чем в бентосе. В озерах видовое разнообразие в зоофитосах в 1.5–5 раз ниже, чем в грунте. В р. Молога видовое разнообразие зоофитосов, наоборот, несколько выше. В озерах в трофической структуре преобладают собиратели-фильтраторы. В оз. Воже также отмечена высокая доля хищников в биомассе. В р. Молога трофическая структура более разнообразна: наряду с фильтраторами представлены соскребатели, измельчители и хищники. При сравнении с исследованиями 1970-х гг. структура сообществ зоофитосов и зообентоса в оз. Воже практически не изменилась. В оз. Кубенское отмечено доминирование *E. albipennis*, который ранее для этого водоема не указывался. Видовой состав и обилие водных макробеспозвоночных определяется типом субстрата (грунт или растение), тогда как структура сообществ – в первую очередь типом водоема, а не типом зарослей.

Ключевые слова: зообентос, зоофитосы, водные беспозвоночные, макрофиты, фитофильная фауна.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-104

ВВЕДЕНИЕ

Заросли высшей водной растительности являются одним из биотопов обитания водных макробеспозвоночных. Они создают специфическую среду с определенными физическими и химическими характеристиками, а также формируют архитектуру биотопа [Dibble et al., 2006]. В водной среде именно в зарослях наблюдаются наибольшие количественные показатели живых организмов. Заросли служат укрытием от хищников [Crowder, Cooper, 1982] и субстратом для колонизации водорослями и микроорганизмами, используемыми беспозвоночными в пищу. Структура сообществ и количественные показатели организмов на плавающих и погруженных растениях различаются [Dvořák, Bestz, 1982]. Обилие беспозвоночных также зависит от степени расчлененности листьев [Cherovelil et al., 2000]. Плотность населения в зоофитосах, особенно хирономид, увеличивается с ростом трофического статуса водоема [Pieczyńska et al., 1998]. Виды беспозвоночных, специфичных для определенных видов растений, практически не выявлены [Dvořák, Bestz, 1982; Kornijów, 1989; Hann, 1995; Pieczyńska et al., 1998]. Л. Н. Зимбалевская

[1981 (Zimbalevskaya, 1981)] указывает, что для зарослей характерно небольшое (по сравнению с другими биотопами) видовое богатство макробеспозвоночных.

Макробеспозвоночные это один из основных кормовых объектов для рыб. Обитатели зарослей также успешно используются рыбами в пищу. Степень выедания рыбами зависит от плотности зарослей [Crowder, Cooper, 1982]. Период наибольшего развития высшей водной растительности совпадает с периодом активного питания рыб. Беспозвоночные населяют растения только в период их активной вегетации. В зимний период все организмы мигрируют в грунт. Интенсивное заселение растений беспозвоночными связано с периодом размножения насекомых – поэтому основу зоофитосов составляют гетеротопные организмы [Pieczyńska et al., 1998]. В подзонах средней и южной тайги период активной вегетации макрофитов длится 4 месяца, наибольшего развития высшая водная растительность и связанные с ней зоофитосы достигают в августе [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)]. Зарослевая фауна во многом формирует

бентосные сообщества под растениями, поскольку гидробионты свободно перемещаются между двумя биотопами. Интерес представляет общность фауны беспозвоночных, обитающих на самом растении и в грунте под растением.

Озера Кубенское и Воже являются крупными промысловыми водными объектами. В настоящее время активный промысел ведется также на р. Молога. Для озер характерно интенсивное зарастание высшей водной растительностью: оз. Воже зарастает на 18% [Распопов, 1978 (Rasporov, 1978)], Кубенское – на 30% [Распопов, 1977 (Rasporov, 1977)]. Исследования фитофильной фауны проводились в 1970-х гг. на оз. Кубенское [Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977)] и на оз. Воже [Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978)]. При этом за последние 40 лет степень зарастаемости оз. Воже

практически не изменилась [Филоненко, Комарова, 2015 (Filonenko, Komarova, 2015)]. Особый интерес представляет выявление изменений, произошедших в фитофильной фауне озер Кубенское и Воже за этот период. В 1950-е гг. исследовалась фитофильная фауна Рыбинского водохранилища [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)], притоком которого является р. Молога. В то же время данные о растительности и донной фауне р. Молога крайне скудны [Филиппов, 2010 (Philippov, 2010); Левашов, Романовский, 2014 (Levashov, Romanovskiy, 2014)].

Цель работы – сравнить фитофильную и донную фауну макробеспозвоночных, ассоциированную с разными видами растений в различных водных объектах Вологодской области между собой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования выполнены на трех крупных водных объектах. На всех них активно ведется промысел, а также процветает любительское рыболовство.

Река Молога – это крупная река, впадающая в Рыбинское водохранилище, частично образованное на затопленной пойме нижнего течения реки. До затопления Рыбинского водохранилища река входила в состав Тихвинской водной системы. Длина реки после затопления Рыбинского водохранилища составляет 433 км, площадь бассейна – 29.7 тыс. км². В нижнем

течении (от места впадения р. Чагодоша) на р. Мологу распространяется подпор от Рыбинского водохранилища и на этом участке она становится судоходной [Шестакова, 2007 (Shestakova, 2007)]. Пробы отбирались в районе д. Ванское в 65 км до устья (Моложский плес Рыбинского водохранилища) (рис. 1). Средняя глубина на исследованном участке составила 3 м, максимальная – 6 м. Скорость течения на данном участке составила 0.07 м/с. Заросли макрофитов отмечаются в широких мелководных излучинах реки.

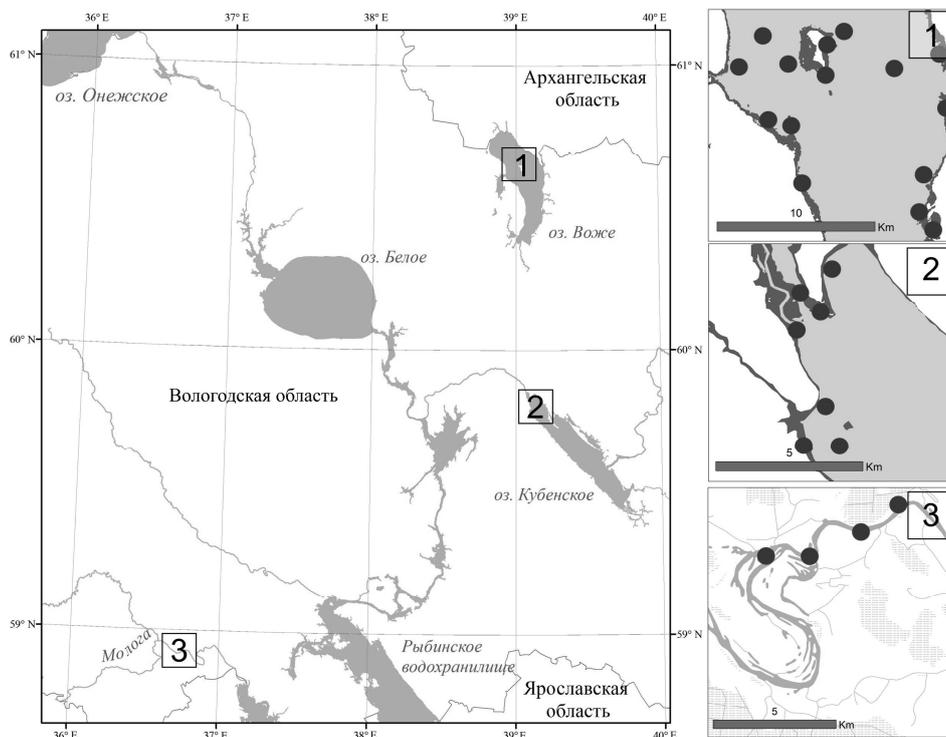


Рис. 1. Территория исследования и места отбора проб.

Fig. 1. Study area and sampling locations.

Кубенское озеро – одно из наиболее крупных на территории Вологодской области. Оно является частью Северо-Двинской водной системы, реконструированной в последнее десятилетие. Плотина в истоке р. Сухоны, реконструированная в 2014 г., стабилизировала уровень воды в озере. Площадь акватории составила 407 км², площадь водосбора – 14440 км². Озеро мелководное, средняя глубина составляет 2.5 м, максимальная – 4 м [Веселова, 1977 (Veselova, 1977)]. Пробы отбирались в северо-западной части озера в прибрежье. Заросли макрофитов встречаются равномерно вдоль всего берега.

Озеро Воже самое северное из изученных водных объектов. Оно единственное из крупных водных объектов области не является судоходным. Площадь оз. Воже составляет 416 км², площадь водосбора – 6260 км². Оно также является мелководным: средняя глубина составляет 0.9 м, максимальная – 5 м [Веселова, 1979 (Veselova, 1979)]. Пробы отбирались в прибрежье, а также в центре северной части озера.

Полевые исследования проводились во второй половине августа 2018 г. в период наибольшего развития высшей водной растительности. Исследовались зоофитос и зообентос в сообществах трех видах макрофитов: горец земноводный *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L., рдест

пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L. Фитоценозы этих видов сосудистых растений указываются как наиболее продуктивные [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972); Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978); Зимбалева, 1981 (Zimbalevskaya, 1981)].

Отбор проб осуществлялся с лодки, в зарослях на глубине 0.5–1.5 м. Осуществлялись смывы с растений и отбор проб грунта. Для смывов использовался сачок площадью 0.08 м² из газа с ячейей 250 мкм. Смыв проводился с площади зарослей равной площади рамки сачка. На заросли сверху надевался сачок, на глубине 20 см растения срезались, переворачивали сачок и тщательно промывали листья и стебли. В этих же зарослях при помощи дночерпателя отбирались пробы грунта. Каждая проба зообентоса состояла из трех повторностей. Пробы грунта также промывались через газ 250 мкм. Пробы фиксировались формалином. Всего было отобрано 20 проб зоофитоса и 17 – зообентоса.

Построение кластерного анализа (на основании индекса Брея–Кертиса) и расчет индексов видового разнообразия (Шеннона, Симпсона) осуществлялись в программе PAST v. 3.17. Латинские названия видов приводятся по GBIF [GBIF, 2020].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в зарослях трех видов макрофитов было отмечено 68 видов и таксонов более высокого ранга бентосных организмов (табл. 1). Самая многочисленная по видовому богатству группа – хирономиды (20 видов). Также отмечено 14 видов олигохет, 8 – моллюсков, 5 – ручейников, по 4 – пиявок, поденок, стрекоз, 2 – бабочек, 1 – бокоплавов и не определенные до вида гидры, клещи, жуки, клопы, мокрецы и лимониды. Больше всего видов – 49 – отмечено в оз. Кубенское. В р. Молога отмечен 41 вид, в оз. Воже – 31. Наибольшее число видов амфибиотических насекомых (28) отмечено в р. Молога. Максимальное число видов олигохет (12) и моллюсков (8) – в оз. Кубенское.

Наибольшая встречаемость отмечена для вида *Endochironomus albipennis* – 95% проб. *Glyptotendipes gripekoveni* и *Cricotopus* gr. *sylvestris* зафиксированы в 56% проб. Отдельные виды беспозвоночных тяготеют к определенному биотопу. Так, пиявка *Helobdella stagnalis* найдена исключительно в зарослях сусака, олигохета *Ripistes parasita* – в зарослях рдеста в оз. Воже. Однако оба эти вида встречаются и в других биотопах.

Кластерный анализ (рис. 2) показывает, что все исследованные биотопы как по численности, так и по биомассе делятся на 2 группы. В одну группу попадают практически все зоофитосы, во вторую – все бентосные биотопы. Можно сделать вывод, что ключевым фактором является биотопическое распределение.

Численность и биомасса макробеспозвоночных в зоофитосах выше, чем в грунте. Исключение составили только заросли *B. umbellatus* в р. Молога. Во всех зоофитосах и в бентосе по численности преобладают хирономиды (рис. 3). Среди хирономид доминируют 3 вида: *E. albipennis*, *G. gripekoveni* и *C. gr. sylvestris*. При этом *E. albipennis* доминирует в большинстве биотопов озер Кубенское и Воже как по численности, так и по биомассе. Относительная численность данного вида в зоофитосах выше, чем в бентосе. Трофическая структура в большинстве биотопов характеризуется преобладанием фильтраторов (рис. 4), к которым Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] относит доминирующий вид *E. albipennis*. Грунтозаглатыватели, к которым относятся олигохеты Tubificidae, отмечены исключительно в бентосе.

Таблица 1. Видовой состав макробеспозвоночных зоофитосов (z) и бентоса (b) в р. Молога, озерах Кубенское и Воже в зарослях *Persicaria amphibia* (Pa), *Butomus umbellatus* (Bu), *Potamogeton perfoliatus* (Pp)**Table 1.** Species of macroinvertebrates of zoophytoses (z) and benthos (b) in Mologa river, Kubenskoe and Vozhe lakes in *Persicaria amphibia* (Pa), *Butomus umbellatus* (Bu), *Potamogeton perfoliatus* (Pp)

Виды Species	Молога Mologa						Кубенское Kubenskoe						Воже Vozhe					
	Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp	
	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Hydrozoa																		
<i>Hydra</i> sp.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Bivalvia																		
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Gastropoda																		
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Cincinna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. palustris</i> (O.F. Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
Planorbidae gen. sp.	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta																		
Enchytraeidae gen. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nais barbata</i> Müller, 1774	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. communis</i> Piguët, 1906	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>N. pseudobutusa</i> Piguët, 1906	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ophidonais serpentina</i> (O.F. Müller, 1773)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguët, 1906)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Uncinaxis uncinata</i> (Ørsted, 1842)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
Hirudinea																		
<i>Erpobdella</i> sp.	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
Hydracarina																		
Gen. spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Amphipoda																		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing, 1899	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Insecta																		
Odonata																		
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythromma viridulum</i> Charpentier, 1840	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ischnura elegans</i> Vander Linden, 1820	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Ephemeroptera																		
Baetidae gen sp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera																		
<i>Acentria ephemerella</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Parapoynx stratiotata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Coleoptera																		
Gen. spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-

Виды Species	Молога Mologa						Кубенское Kubenskoe						Воже Vozhe					
	Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp		Pa		Bu		Pp	
	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Heteroptera																		
Gen. spp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Trichoptera																		
Limnephilidae gen. sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lype phaeopa</i> (Stephens, 1836)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Molanna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Setodes viridis</i> (Fourcroy, 1785)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera																		
Ceratopogonidae gen. sp.	+	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Limoniidae gen. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> (Kieffer, 1913)	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nanocladius bicolor</i> (Zetterstedt, 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paralauterborniella nigrohalterale</i> (Malloch, 1915)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum convictum</i> (Walker, 1856)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. scalaenum</i> (Schrank, 1803)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Polypedilum sordens</i> (Wulp, 1874)	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>Procladius</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rheocricotopus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stictochironomus</i> sp.	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>Tanytarsus</i> sp.	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ВСЕГО	24	13	18	19	18	7	6	24	15	13	27	6	12	9	10	6	12	16

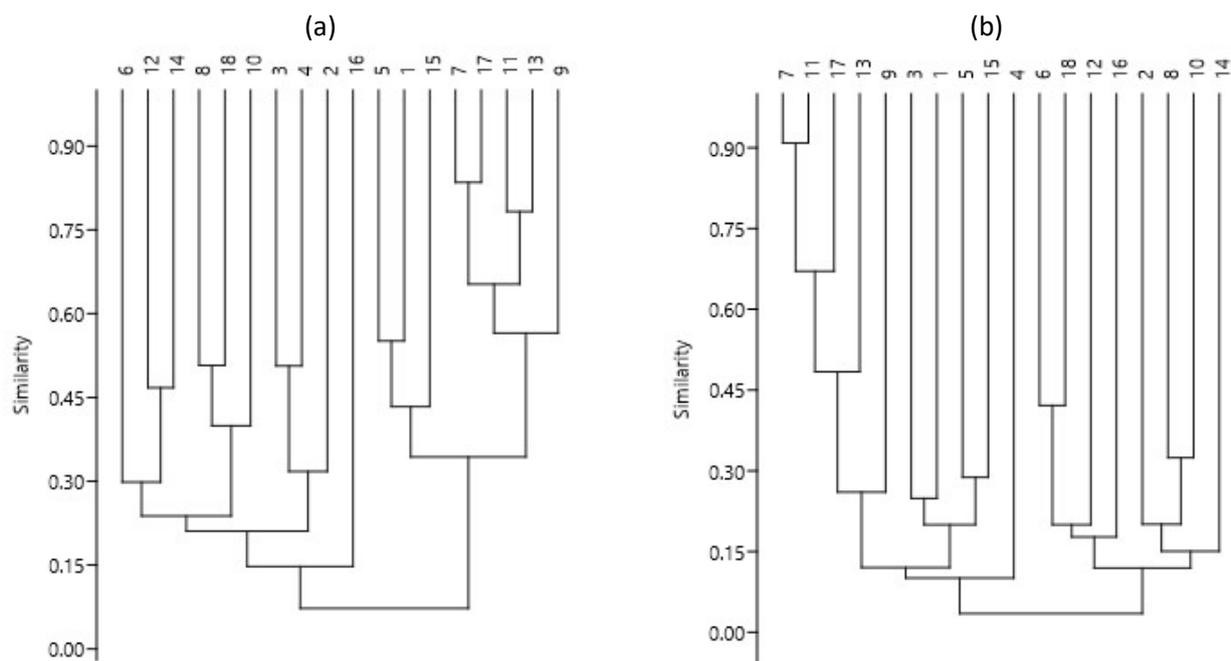


Рис. 2. Кластерный анализ биотопов на основании индекса Брея-Кертиса по численности (а) и биомассе (б).

Fig. 2. Cluster analysis of biotops by Brey-Curtis Index by abundance (a) and biomass (b).

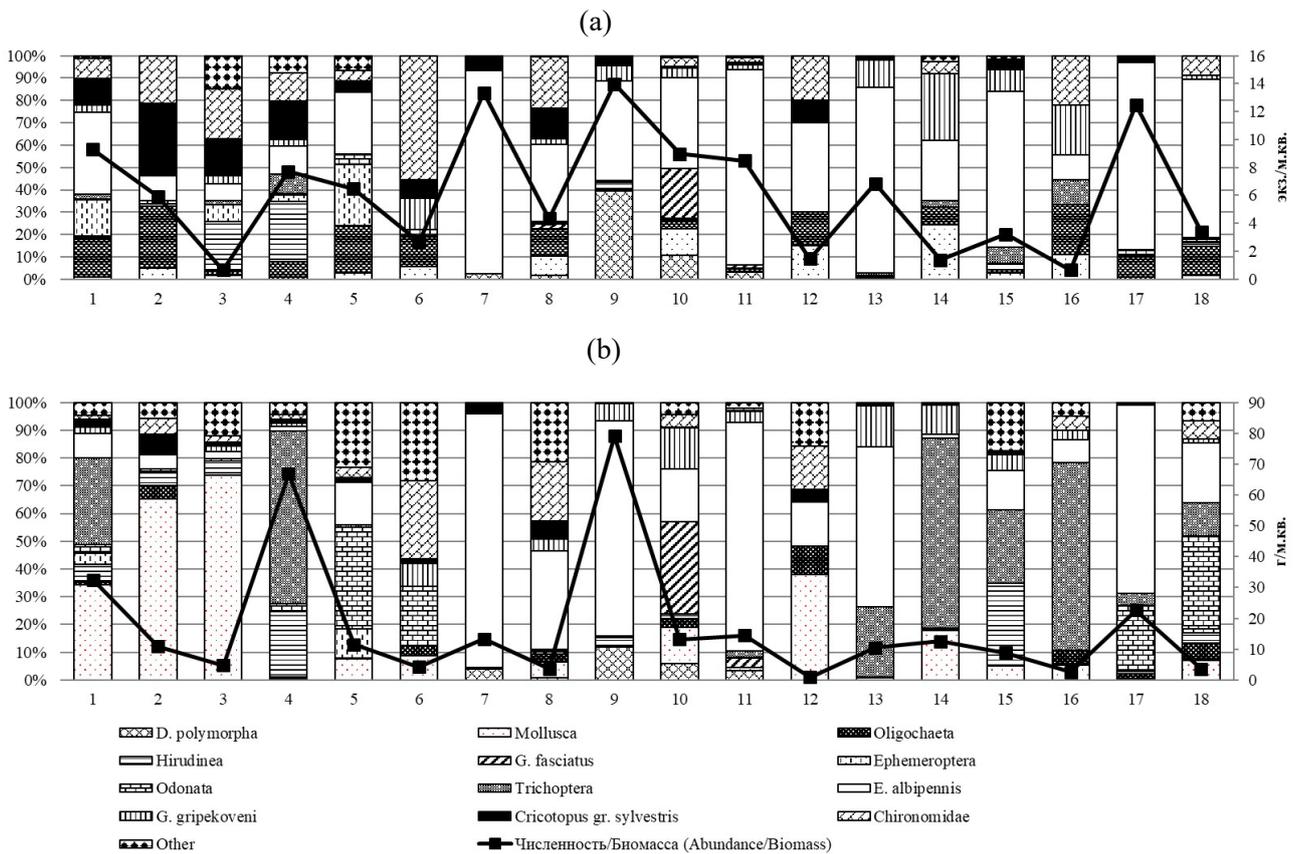


Рис. 3. Численность (а), биомасса (б) и структура сообществ зоофитосов и зообентоса.

Fig. 3. Abundance (a), biomass (b) and structure of zoophytoses and benthic communities.

В р. Мологе доля хирономид в сообществах зоофитосов и бентоса ниже, чем в озерах. Здесь отмечена наибольшая доля олигохет в численности и моллюсков в биомассе. Первые представлены семейством Naididae (*S. lacustris*, *N. communis*), вторые – родом *Lymnaea*. Только здесь поденки являются важными компонентами сообществ. Наряду с поденками, важную роль в сообществах играют ручейники и стрекозы. Только в зообентосе в *P. perfoliatus* из хирономид доминирует *Stictochironomus* sp. *B. umbellatus*, единственный воздушно-водный вид, отличается наличием пиявок как в бентосе, так и в зоофитосе. Трофическая структура сообществ в р. Молога наиболее специфична (рис. 4). Доля фильтраторов не превышает 50% численности и биомассы. Здесь отмечена наибольшая доля хищников и собирателей-глодателей.

Сообщества зоофитосов и зообентоса оз. Кубенское отличаются присутствием двух инвазионных видов: *Dreissena polymorpha* и *Gmelinoides fasciatus*. Оба эти вида в массе отмечены только в *B. umbellatus*. Вероятно, привлекают эти виды жесткие стебли растений. Наибольшая численность *D. polymorpha* отме-

чена в зоофитосе *B. umbellatus*, наибольшая биомасса *G. fasciatus* – в бентосе (рис. 3). Во всех биотопах хирономиды составляют более 50% численности, доминирует *E. albipennis*. В зоофитосах *P. amphibia* и *P. perfoliatus*, оба из которых являются погруженно-водными, данный вид составляет более 90% численности и биомассы. Трофическая структура (рис. 4) биотопов Кубенского озера наиболее простая: более 50% численности и биомассы во всех биотопах составляют фильтраторы.

В оз. Воже ключевую роль в сообществах зоофитосов и зообентоса также составляют хирономиды (рис. 3). Доля *E. albipennis* в численности в зоофитосах превышает 50%, в бентосе его доля ниже. Численность вида *G. gripekoveni* в оз. Воже наибольшая. В зообентосе *P. amphibia* и *B. umbellatus* отмечена высокая численность моллюсков, по биомассе доминируют ручейники. В зарослях *P. perfoliatus* оз. Воже, как и в р. Молога, отмечена высокая биомасса стрекоз. Трофическая структура зообентоса более разнообразна, чем в оз. Кубенское (рис. 4) и характеризуется высокой биомассой хищников (вплоть до доминирования).

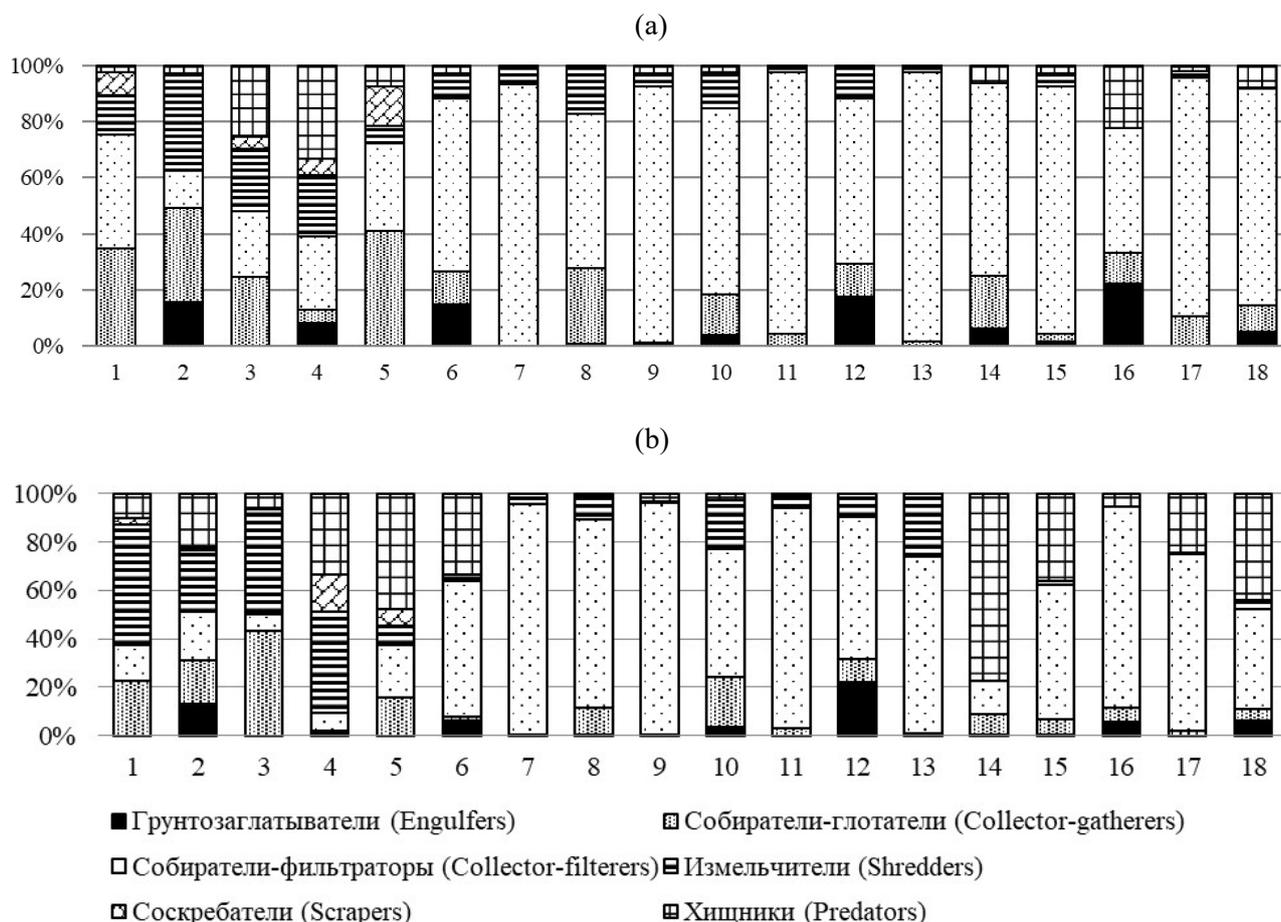


Рис. 4. Трофическая структура сообществ зоофитосов и зообентоса.

Fig. 4. Trophical structure of zoophytoses and benthic communities.

Таблица 2. Индексы видового разнообразия зоофитосов и зообентоса

Table 2. Biodiversity indexes of zoophytoses and zoobenthos

Индекс Index	Станция / Sample plot																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
H_N	2.01	2.12	2.59	2.39	2.20	1.89	0.36	1.65	1.13	1.31	0.60	1.70	0.80	1.41	1.16	1.89	0.71	1.48
S_N	0.80	0.83	0.90	0.86	0.85	0.79	0.18	0.68	0.55	0.58	0.25	0.77	0.36	0.73	0.49	0.84	0.37	0.68
H_B	2.07	1.27	1.06	1.98	1.88	1.77	0.35	1.23	0.79	1.25	0.70	1.54	1.14	1.01	1.73	1.09	0.90	1.31
S_B	0.79	0.51	0.42	0.81	0.78	0.78	0.16	0.53	0.39	0.60	0.32	0.72	0.60	0.55	0.79	0.48	0.48	0.64

Примечания. H_N – индекс Шеннона по численности, H_B – индекс Шеннона по биомассе, S_N – индекс Симпсона по численности, S_B – индекс Симпсона по биомассе.

Note. H_N – Shannon Index by abundance, H_B – Shannon Index by biomass, S_N – Simpson Index by abundance, S_B – Simpson Index by biomass.

В р. Молога значение индекса Шеннона по численности и по биомассе (табл. 2) в зоофитосах выше, чем в сообществах зообентоса. Исключение составляют заросли *B. umbellatus*, где по биомассе преобладают моллюски. В озерах Кубенское и Воже значение индексов видового разнообразия в сообществах макробеспоз-

воночных тех же видов растений ниже. Для озер характерно увеличение значений индекса Шеннона в зообентосе по сравнению с зоофитосом. На растениях доминирование отдельных видов (в частности хирономид) выражено гораздо ярче, что негативно отражается на видовом разнообразии.

ОБСУЖДЕНИЕ

На трех видах растений в озерах Кубенское и Воже зафиксировано менее трети всего видового богатства макробеспозвоночных озер

[Слепухина, 1977 (Slepukhina, 1977); Слепухина, Фадеева, 1978 (Slepukhina, Fadeeva, 1978); Ивичева, Филоненко, 2015 (Ivicheva, Filonenko,

2015)]. На низкое видовое богатство фитофильной фауны также обращала внимание Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)]. Т. Д. Слепухина в оз. Кубенское в зарослях *P. perfoliatus* в качестве доминирующих видов указывает *C. gr. sylvestris* и *Lymnaea*, в зарослях *P. amphibia* *C. gr. sylvestris* и *Naidia*. В нашем случае эти виды присутствуют, *Lymnaea* в *P. amphibia* доминирует по биомассе. Принципиальным отличием современных сборов является доминирование *E. albipennis*, который Т. Д. Слепухиной не указывается доминирующим ни для одного из биотопов оз. Кубенское. Для оз. Воже Т. Д. Слепухина в качестве доминирующего на *P. perfoliatus* и *P. amphibia* указывала биоценоз *E. gr. tendens* (в которую включался *E. albipennis*) – *C. gr. sylvestris*, который составлял более 50% численности и биомассы. Таким образом, сообщества зоофитосов в оз. Воже за последние 40 лет практически не изменились, в сообществах макробеспозвоночных оз. Кубенское отмечен новый доминирующий вид.

Зоофитосы р. Молога имеют общие черты с таковыми Рыбинского водохранилища [Мордухай-Болтовской, 1972 (Mordukhai-Boltovskoi, 1972)]: присутствие поденок, стрекоз, брюхоногих моллюсков и олигохет-наидид в зоофитосах.

Доминирование хирономид в зоофитосах подчеркивается и другими авторами в разных типах зарослей: в *P. amphibia* [Bogut et al., 2007], *Potamogeton* [Hargeby et al., 1994; Pieczyńska et al., 1998]. В ряде работ комплекс доминирующих видов на тех же видах растений совпадает: показано доминирование *E. albipennis* и *Glyptotendipes* в зарослях *P. amphibia* [Dvořák, Bestz, 1982], *E. albipennis* и *C. gr. sylvestris* в зарослях *Potamogeton* [Kornijów, 1989]. Массовое развитие трех видов хирономид на растениях влияет на то, что все исследован-

ные нами биотопы поделились на группы зоофитосов и дна как по численности, так и по биомассе. Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] отмечает приуроченность трех основных видов хирономид к типу зарослей: *E. albipennis* указывается как обитатель погруженных зарослей с развитой листовой поверхностью, *G. gripekoveni* и *C. gr. sylvestris* обозначаются обитателями воздушно-водной растительности. В то же время, в работе [Dvořák, Bestz, 1982] виды рода *Glyptotendipes* указываются как обитатели погруженно-водных растений. Личинка *E. albipennis* относится разными авторами к разным трофическим группам. Так, Л. Н. Зимбалева [1981 (Zimbalevskaya, 1981)] указываются *E. albipennis* и *Glyptotendipes* как фильтраторы. В. Я. Яковлев [2005 (Yakovlev, 2005)] относит эти виды к факультативным фильтраторам, собирающим пищу с поверхности. Dvořák и Bestz [1982] указывают *Glyptotendipes* в качестве минеров, *E. albipennis* – в качестве соскреба-телей. Мы придерживаемся точки зрения Л. Н. Зимбалева – соответственно, в нашем случае именно фильтраторы являются доминирующей трофической группой.

Все три исследованные нами вида растений имеют сходную архитектуру с точки зрения субстрата для обитания беспозвоночных. Сообщества макробеспозвоночных на разных видах растений практически не различаются. Только в оз. Кубенское в зарослях *B. umbellatus* в массе отмечены инвазионные виды *D. polymorpha* и *G. fasciatus*. Отсутствие *D. polymorpha* в зарослях *P. amphibia* отмечается также в статье [Bogut et al., 2007]. Состав сообществ беспозвоночных в зоофитосе определяется в первую очередь типом водоема, а не видом растений, что подтверждается и в ряде исследований [Hann, 1995; Pieczyńska et al., 1998].

ВЫВОДЫ

Видовой состав и обилие водных макробеспозвоночных определяется типом субстрата (грунт или растение) благодаря доминированию трех видов хирономид. Приуроченности видов зообентоса к определенному виду растений не выявлено. В реке доля амфибиотических насекомых (не хирономид) выше, чем в озерах. Трофическая структура в разнотипных водных

объектах отличаются: в реке преобладает комплекс измельчители-хищники-собиратели, в озерах доминируют фильтраторы. Видовое разнообразие в реке на растениях выше, чем в грунте, в озерах – наоборот. Структура сообществ определяется в первую очередь типом водоема, а не видом растений, формирующим заросли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (АААА-А18-118012690106-7). Авторы благодарят Д. А. Филиппова (ИБВВ РАН) за ценные советы при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселова М. Ф. Природные условия бассейна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. I. Гидрология. Л.: Наука, 1977. С. 5–15.

- Веселова М.Ф. Природные условия бассейна озер // Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л.: Наука, 1979. С. 5–17.
- Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). Киев: Наукова думка, 1981. 216 с.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. Зообентос озера Воже // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17, № 4–4. С. 705–711.
- Левашов А.Н., Романовский А.Ю. Флора и растительность долины реки Мологи и примыкающих участков водораздела // Устюжна: Краеведческий альманах. Вып. 8. Вологда: ВГПУ, 2014. С. 373–422.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна зарослей высших водных растений // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 209–217.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л.: Наука, 1977. С. 68–88.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 12–27.
- Слепухина Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. III. Зоология. Л.: Наука, 1977. С. 51–86.
- Слепухина Т.Д., Фадеева Г.В. Зообентос и фитофильная фауна озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.
- Филиппов Д.А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. 217 с.
- Филоненко И.В., Комарова А.С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 63–72. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4622
- Шестакова Л.Г. Река Молога // Природа Вологодской области. Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. С. 144–145.
- Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 2. Апатиты: Изд-во КНИЦ РАН, 2005. 145 с.
- Bogut I., Vidakovic J., Palijan G., Cerba D. Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes // *Biologia*. 2007. Vol. 62, No. 5. P. 600–606. DOI: 10.2478/s11756-007-0118-0
- Cheruvilil K.S., Soranno P.A., Serbin R.D. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: Sample size and power to detect effects // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 441, is. 1. P. 133–139. DOI: 10.1023/A:1017514824711
- Crowder L.B., Cooper W.E. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey // *Ecology*. 1982. Vol. 63, No. 6. P. 1802–1813. DOI: 10.2307/1940122
- Dibble E.D., Thomaz S.M., Padial A.A. Spatial complexity measured at a multiscale in three aquatic plant species // *Journal of Freshwater Ecology*. 2006. Vol. 21, No. 2. P. 239–247. DOI: 10.1080/02705060.2006.9664992
- Dvořák J., Bestz E.P.H. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 95, is. 1. P. 115–126. DOI: 10.1007/bf00044479
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].
- Hann B.J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland // UFS (Delta Marsh) Annual Report. 1995. Vol. 30. P. 78–84.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 279, is. 1. P. 83–90. DOI: 10.1007/BF00027843
- Kornijów R. Seasonal changes in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy // *Archiv für Hydrobiologie*. 1989. Vol. 117. S. 49–60.
- Pieczynska E., Kolodziejczyk A., Rybak J.I. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 391, is. 1–3. P. 9–21. DOI: 10.1023/A:1003503731720

REFERENCES

- Bogut I., Vidakovic J., Palijan G., Cerba D. Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes. *Biologia*, 2007, vol. 62, no. 5, pp. 600–606. doi: 10.2478/s11756-007-0118-0
- Cheruvilil K.S., Soranno P.A., Serbin R.D. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: Sample size and power to detect effects. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 441, is. 1, pp. 133–139. doi: 10.1023/A:1017514824711
- Crowder L.B., Cooper W.E. Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey. *Ecology*, 1982, vol. 63, no. 6, pp. 1802–1813. doi: 10.2307/1940122
- Dibble E.D., Thomaz S.M., Padial A.A. Spatial complexity measured at a multiscale in three aquatic plant species. *Journal of Freshwater Ecology*, 2006, vol. 21, no. 2, pp. 239–247. doi: 10.1080/02705060.2006.9664992
- Dvořák J., Bestz E.P.H. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia*, 1982, vol. 95, is. 1, pp. 115–126. doi: 10.1007/bf00044479
- Filonenko I.V., Komarova A.S. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже [Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in the Lake Vozhe]. *Printsipy ekologii*, 2015, no 4, pp. 63–72. doi: 10.15393/j1.art.2015.4622 (In Russian)
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].

- Hann B.J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland. *UFS (Delta Marsh) Annual Report*, 1995, vol. 30, pp. 78–84.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 1994, vol. 279, is. 1, pp. 83–90. doi: 10.1007/BF00027843
- Ivicheva K.N., Filonenko I.V. Zoobentos ozero Vozhe [The species richness of the benthic macroinvertebrates of Vozhe Lake]. *Izvestija Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk*, 2015, vol. 17, no 4–4, pp. 705–711. (In Russian)
- Kornijów R. Seasonal changes in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1989, vol. 117, pp. 49–60.
- Levashov A.N., Romanovskiy A.Yu. Flora i rastitel'nost' doliny reki Mologi i primykayuschikh uchastkov vodorazdela [Flora and vegetation of the Mologa River valley and adjacent sections of the watershed]. *Ustyuzhna: Krayevdedcheskij al'manakh* [Ustyuzhna: local history almanac]. Vologda, VGPU, 2014, vol. 8, pp. 373–422. (In Russian)
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. Fauna zaroslej vysshih vodnyh rastenij [The fauna of the thickets of higher aquatic plants]. *Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'* [The Rybinsk reservoir and its life]. Leningrad, Nauka, 1972, pp. 209–217. (In Russian)
- Philippov D.A. Rastitelnyj pokrov, pochvy i zhitovnyj mir Vologodskoj oblasti (retrospektivnyj bibliograficheskij ukazatel') [Plants, soils and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda, Izd-vo "Sad-Ogorod", 2010, 217 p. (In Russian)
- Pieczynska E., Kolodziejczyk A., Rybak J.I. The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. *Hydrobiologia*, 1998, vol. 391, is. 1–3, pp. 9–21. doi: 10.1023/A:1003503731720
- Raspopov I.M. Vysshaja vodnaja rastitel'nost' oz. Kubenskogo [Higher aquatic vegetation of Kubenskoe Lake]. *Ozero Kubenskoe. Ch. II. Gidrokhimija, donnye otlozhenija, rastitel'nye soobshhestva* [Kubenskoe Lake. Part II. Hydrochemistry, bottom sediments, plant communities]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 68–88. (In Russian)
- Raspopov I.M. Vysshaja vodnaja rastitel'nost' ozer Vozhe i Lacha [Higher aquatic vegetation of Vozhe Lake and Lacha Lake]. *Gidrobiologija ozer Vozhe i Lacha (v svjazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha (due to the transfer of northern waters to the Volga river basin)]. Leningrad, Nauka, 1978, pp. 12–27. (In Russian)
- Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'* [Rybinsk Reservoir and its life]. Leningrad, Nauka, 1972, 364 p. (In Russian)
- Shestakova L.G. Reka Mologa [Mologa River]. *Priroda Vologodskoj oblasti* [Nature of the Vologda Region]. Vologda, Izd. Dom Vologzhanin, 2007, pp. 144–145. (In Russian)
- Slepukhina T.D. Zoobentos i fitofil'naja fauna oz. Kubenskogo [Zoobenthos and phytophilic fauna of Kubenskoe Lake]. *Ozero Kubenskoe. Ch. III. Zoologija* [Kubenskoe Lake. Part III. Zoology]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 51–86. (In Russian)
- Slepukhina T.D., Fadeeva G.V. Zoobentos i fitofil'naja fauna ozer Vozhe i Lacha [Zoobenthos and phytophilic fauna of Vozhe Lake and Lacha Lake]. *Gidrobiologija ozjor Vozhe i Lacha (v svjazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)*. Leningrad, Nauka, 1978, pp. 131–178. (In Russian)
- Veselova M.F. Prirodnye usloviya bassejna oz. Kubenskogo [Natural conditions of the Kubenskoe Lake basin]. *Ozero Kubenskoe. Chast' I. Gidrologija* [Kubenskoe Lake. Part I. Hydrology]. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 5–15. (In Russian)
- Veselova M.F. Prirodnye usloviya bassejna ozer [Natural conditions of the lakes basin]. *Gidrologija ozer Vozhe i Lacha (v svjazi s perebroskoj severnyh vod v bassejn r. Volgi)* [Hydrology of Lakes Vozhe and Lacha (due to the transfer of northern waters to the Volga river basin)]. Leningrad, Nauka, 1979, pp. 5–17. (In Russian)
- Yakovlev V.A. Presnovodnyj zoobentos severnoj Fennoskandii (raznoobrazie, struktura i antropogennaja dinamika). Ch. 2. [Freshwater zoobenthos of Northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamics). Part 2]. Apatity, Izd-vo KNTs RAN, 2005, 145 p. (In Russian)
- Zimbalevskaya L.N. Fitofil'nye bespozvonochnye ravninnyh rek i vodohranilishh (ekologicheskij ocherk) [Phytophilic invertebrates of lowland rivers and reservoirs (environmental profile)]. Kiev, Naukova dumka, 1981, 216 p. (In Russian)

MACROPHYTE-ASSOCIATED MACROINVERTEBRATES OF HETEROGENEOUS WATER BODIES OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA

K. N. Ivicheva¹, A. S. Komarova², E. V. Ugryumova¹, I. V. Filonenko¹

¹ Russian Federal Research Institute Of Fisheries and Oceanography, Vologda department
160012, Vologda, Levicheva, 5, Russia, e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: komarova.as90@yandex.ru

In August 2018, fauna of aquatic macroinvertebrates from *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *Butomus umbellatus* L. and *Potamogeton perfoliatus* L. was studied in Kubenskoe Lake as well as in Vozhe Lake and Mologa River in order to compare the phytophilic and bottom fauna of heterogeneous water bodies. Macrophyte-associated invertebrates and samples of zoobenthos in thickens (in total 37 samples were analyzed) were col-

lected. 68 species of aquatic invertebrates were recorded, including 49 species from Kubenskoe Lake, 41 from Mologa River, and 31 from Vozhe Lake. In the thickets of three macrophyte species, less than a third of all macroinvertebrate richness from the investigated water bodies is recorded. The most abundant species were *Endochironomus albipennis* Meig., *Glyptotendipes gripekoveni* Kief., *Cricotopus* gr. *sylvestris*. By using cluster analysis, the fauna of all biotopes was divided into macrophyte-associated and bottom-associated. The abundance and biomass of invertebrates in zoophytos in most cases is 3–15 times higher than in zoobenthos. In lakes, species diversity in zoophytos is 1.5–5 times lower than in soil. In the Mologa River the species diversity of zoophytos, on the contrary, is slightly higher. In lakes in the trophic structure, filter-collectors predominate. In the Vozhe Lake a high proportion of predators in the biomass is also recorded. In the Mologa River the trophic structure is more various: along with the collector-filterers, scrapers, shredders and predators are represented. In comparison with research of the 1970s, community structure of macrophyte-associated invertebrates in Vozhe Lake has not practically changed. The dominance of *E. albipennis* was detected in the Kubenskoe Lake and that was not previously indicated for this reservoir. The species composition and abundance of aquatic macroinvertebrates is determined by the type of substrate (soil or plant), while the structure of communities depends primarily on a type of reservoir, and not on a type of thicket.

Keywords: zoobenthos, zoophytoses, aquatic invertebrates, macrophytes, phytophilic fauna